

EVOLUCIÓN Y DESTINO DE LA VIDA EN EL ESCUDO DE GUAYANA

Una historia natural basada en las contribuciones
de exploradores y naturalistas desde el siglo XVII
hasta la época actual

POR

VICENTE MARCANO

CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

Este es un libro de acceso abierto distribuido bajo los términos de la licencia de uso y distribución Creative Commons Reconocimiento 4.0 Internacional (CC BY 4.0).

Más información sobre esta licencia en <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Las noticias, los asertos y las opiniones contenidos en esta obra son de la exclusiva responsabilidad del autor o autores. La editorial, por su parte, solo se hace responsable del interés científico de sus publicaciones.

Catálogo de publicaciones de la Administración General del Estado:
<https://cpage.mpr.gob.es>

EDITORIAL CSIC: <http://editorial.csic.es> (correo: publ@csic.es)



© CSIC

© Vicente Marcano

Imagen de cubierta: herbazales tepuyanos dominados por *Stegolepis* (Rapateaceae), Tramén-Ilú tepui, al este de la Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela (foto cortesía de Javier Mesa)

e-NIPO: 833-22-152-2

Diseño y maquetación: Ángel de la Llera (Editorial CSIC)

VICENTE MARCANO nació en 1964, Caracas, Venezuela. Desde 1989 es profesor e investigador en la Universidad de Los Andes en biología adaptativa, química evolutiva, microbiología ecológica y astrobiología, con una destacada trayectoria internacional. Es director del Laboratorio de Biología Evolutiva y Organismos Extremos del Centro de Investigaciones Atmosféricas y del Espacio atendiendo proyectos sobre biodiversidad en el neotrópico e impacto del cambio climático, así como investigador asociado al Centro Ames de NASA junto al Dr. Christopher McKay. También coordina el Proyecto Institucional Cohete Universitario Sonda ULA y el Proyecto Nacional de Desarrollo de Vectores para el Posicionamiento de Nanosatélites en Órbita Baja. Sus resultados de investigación se evidencian en más de 150 publicaciones científicas en extenso refrendadas e indizadas, en cinco libros especializados y en 30 capítulos de libros, entre los que destaca *Introduction to the Study of the Lichens from the Venezuelan Andes* (Koeltz Scientific Books, Stuttgart, 1994); *Astrobiología: Desde las primeras moléculas hasta la aparición de la sinapsis* (Consejo de Publicaciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, 2003); *The genus Ramalina Acharius (Ascomycota, Lecanoromycetes, Ramalinaceae) in northern South America* (Magnolia Press Auckland, 2021). Ha sido fundador de laboratorios, grupos, programas, sociedades y fundaciones científicas en Venezuela y América Latina, y recibido numerosas distinciones y galardones. Por sus estudios sobre biodiversidad neotropical de líquenes, le fue otorgado el Premio Nacional de Ciencias, Mención Ciencias Naturales (1995); por sus descubrimientos sobre la síntesis de moléculas prebióticas bajo condiciones simuladas de la tierra primitiva y sus estudios sobre la biología celular de organismos extremos, le fue otorgado el Premio de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela (2004) y el Premio Nacional de Ciencias, Mención Ciencias Naturales (2004).

El presente trabajo pone de manifiesto la aplicación de un conjunto de estrategias de investigación y evidencia una cultura y filosofía científicas que prevalecieron entre los exploradores y naturalistas más cultos de los siglos XVIII, XIX y XX. Este enfoque, fortalecido con los recursos de la termodinámica moderna, otorga una visión y entendimiento más completos de los ecosistemas tropicales y sus interacciones, al atender su estudio desde la multi- e inter-disciplinariedad.

Evolución y destino de la vida en el escudo de Guayana se fundamenta en las investigaciones realizadas por el autor durante más de treinta años, especialmente en la región oriental representada por la altiplanicie de la Gran Sabana y sus tepuyes (ubicada en el estado Bolívar venezolano) y en la región occidental representada por el Cerro Duida y sus áreas adyacentes, Amazonas venezolano. Dichas investigaciones están basadas en observaciones y estudios meticulosos, en disciplinas como la bioenergética, biogeoquímica, botánica, climatología, ecología, etnología, espeleología, liquenología y microbiología comparadas. Su objetivo es reforzar la interpretación científica sobre un mundo enigmático, aun mayormente desconocido, que necesariamente debe protegerse debido a su fragilidad, alto endemismo y especialmente por representar un escenario único para descifrar muchos misterios acerca de la evolución y de las estrategias y potenciales adaptativos de las especies. Las amenazas que enfrenta la Guayana como la propia Amazonía —que incluyen la minería, extracción de madera, el comercio ilegal de animales y plantas, el exterminio de los pueblos indígenas y el propio cambio climático— ponen en riesgo su futuro y nuestro propio destino.

Miles de años pueden haber transcurrido; generaciones pudieron haber sido consumidas y convertidas en polvo; naciones enteras quienes una vez sorprendieron pueden estar extintas y de ellas existir solo sus nombres; sin embargo, aun la tradición del Lago Parima y el Dorado —de la Guayana— ha sobrevivido a esos cambios en el tiempo; transmitidos de padre a hijo, su fama cruzó el Atlántico y encendió el fuego romántico del calvario de Raleigh.

ROBERT H. SCHOMBURGK, 1840
A description of British Guiana

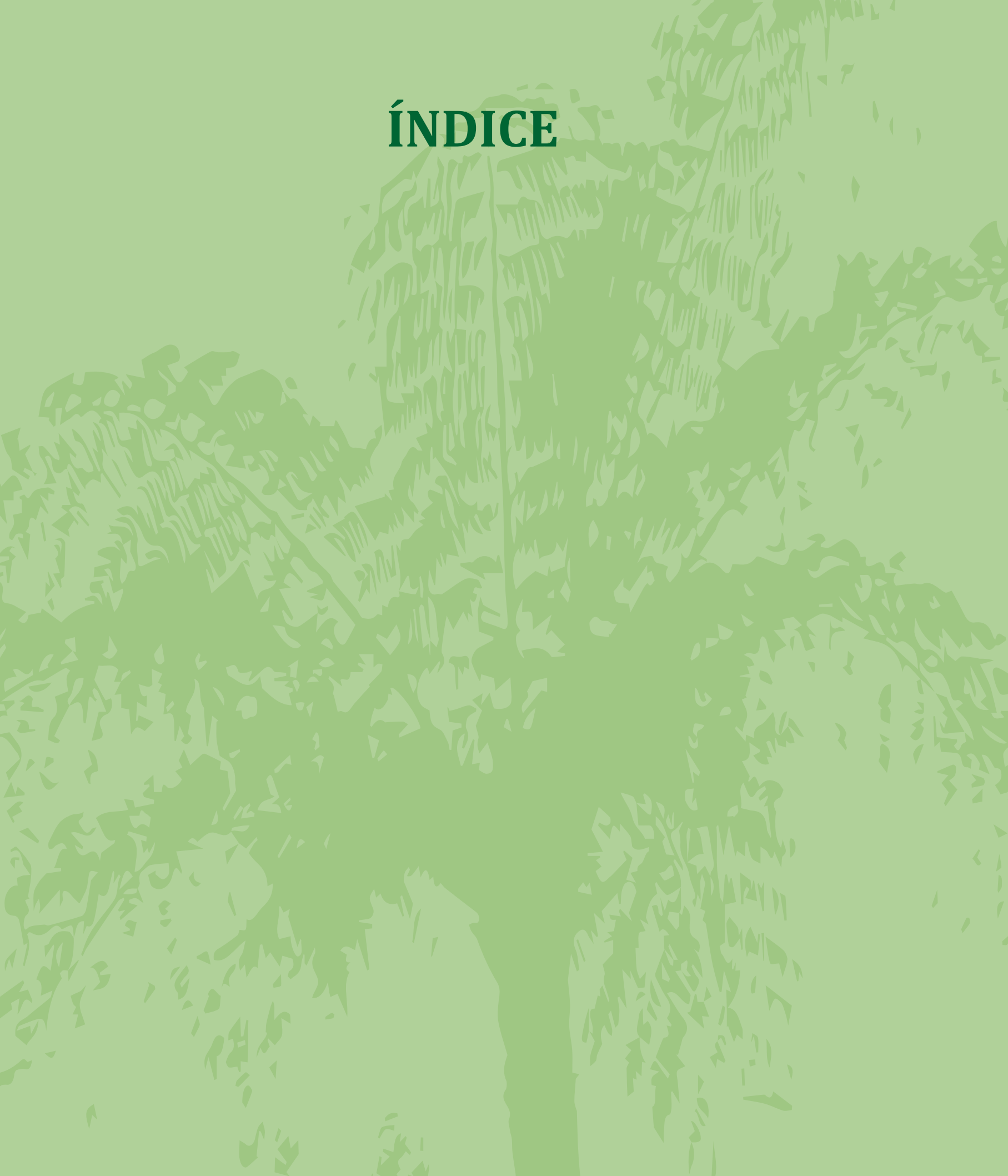
A Bonifacio

*Y a todos aquellos sobrevivientes de las fuerzas
del tiempo devorador, que aún conservan la
admiración y valoración del misterioso y único
mundo de la Guayana*



María Sibylla Merian (1647-1717), naturalista y exploradora alemana, la primera investigadora sobre la biodiversidad y evolución de la vida en la Guayana.

ÍNDICE



PRESENTACIÓN, por <i>Charles Brewer-Carías</i>	17
PRÓLOGO, por <i>Harrie Sipman</i>	21
PREFACIO	23
AGRADECIMIENTOS.....	39
Capítulo 1. SIGUIENDO LA RUTA DE LOS PRIMEROS EXPLORADORES.....	43
1. Los primeros descubrimientos.....	44
2. Robert Hermann Schomburgk.....	60
3. Karl Ferdinand Appun	64
4. Everard Im Thurn	65
5. Theodor Koch-Grünberg	68
6. Charles Brewer-Carías.....	69
7. Motivación, riesgos y sacrificios de los primeros exploradores de la Guayana.....	73
8. Antropocentrismo y prejuicios en la valoración de la obra de los primeros exploradores de la Guayana	76
Capítulo 2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	81
1. Dimensiones de la Guayana según los primeros exploradores	82
2. Ubicación geográfica de la Guayana	84
3. Pantepui: las tierras altas de la Guayana.....	85
4. Límites definidos para el estudio de la Guayana en esta obra	87
5. Región de la Guayana oriental.....	88
5.1. Sector este de la Gran Sabana.....	90
5.2. Sector centro-oeste de la Gran Sabana	92
5.3. Sector norte de la Gran Sabana.....	93
6. Región de la Guayana occidental.....	97
6.1. Sector noroeste de la Guayana occidental	97
6.2. Sector noreste de la Guayana occidental.....	98
6.3. Sector suroeste de la Guayana occidental.....	100
7. Sistemas de transporte empleados en la exploración de la Guayana.....	101

Capítulo 3. CLIMA Y BIODIVERSIDAD	105
1. Generalidades.....	106
2. Los primeros registros climáticos.....	106
3. Régimen de temperatura.....	109
4. Régimen de precipitación	111
5. Vientos.....	113
6. Radiación solar	114
7. Zonas bioclimáticas	115
8. Tipos de vegetación.....	116
9. Descubriendo la gran diversidad y endemismo vegetal	118
10. Historia natural de la diversidad animal.....	123
11. Conservación de la biodiversidad.....	136
Capítulo 4. BIOENERGÉTICA Y ADAPTACIÓN.....	139
1. Generalidades.....	140
2. Aspectos relativos al control de la entropía en ectotermos de la Guayana	141
2.1. Insectos: Hydrolutos (Anostomatidae: Lutosini)	141
2.2. Anfibios: dendrobatidae (Anura).....	145
2.3. Peces.....	150
2.3.1. <i>Serrasalmus</i> (caribes)	150
2.3.2. Gymnotiformes (peces eléctricos)	152
3. Aspectos relativos al control de la entropía en endotermos de la Guayana.....	156
3.1. Aves.....	156
Capítulo 5. ORIGEN, FORMACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LAS MONTAÑAS DE LA GUAYANA.....	165
1. Concepción indígena acerca del origen y formación de los tepuyes	166
2. Concepción moderna acerca del origen y formación de los tepuyes	170
2.1. El escudo de Guayana	170
2.2. Provincia o formación Roraima.....	172
2.3. Génesis tepuyana	173
3. Evolución de los tepuyes como centros de especiación y diversificación biológica.....	176

3.1. Teoría biogeográfica.....	177
3.2. Teoría paleoecológica	179
4. Reflexiones en la búsqueda de una teoría unificada	181
Capítulo 6. ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA DE LA VEGETACIÓN TEPUYANA.....	191
1. Generalidades.....	192
2. Aspectos funcionales de la forma y dimensión de la hoja.....	195
3. Implicaciones ecofisiológicas de la diferenciación del metabolismo fotosintético.....	199
4. Significado ecofisiológico y genético de la frecuencia estomática	201
5. Estructura de los bosques de las laderas inferiores	208
6. Composición y ecología de las formaciones vegetales de las laderas inferiores.....	209
7. Zonas de transición en las laderas	211
8. Composición y sucesiones biológicas en las laderas superiores.....	212
9. Aspectos ecológicos de la vegetación de las cumbres y efecto de la altura.....	214
9.1. Bosques tepuyanos	215
9.2. Arbustales altotepuyanos.....	223
9.3. Vegetación de herbazales.....	228
9.4. Vegetación pionera y litófila.....	229
10. Control de la entropía y cambios morfológicos en la historia evolutiva de las especies tepuyanas	232
10.1. El enigmático clado Hymenophyllopsis	235
10.2. Endemicidad de <i>Pterozonium</i>	236
10.3. Ancestros de la <i>Gondwana</i>	239
11. Coevolución planta-animal.....	243
11.1. Plantas insectívoras	244
11.2. Implicaciones ecofisiológicas de la herpetofauna tepuyana	251
Capítulo 7. LA GUAYANA ORIENTAL: LA ALTIPLANICIE DE LA GRAN SABANA O ALTO CARONÍ.....	255
1. Generalidades.....	256
2. Definición y características	257
3. Los bosques de galería como centros de supervivencia o microrrefugios	258
4. Dimensión y estructura.....	261

5. Paleoecología de la Gran Sabana.....	263
6. Aspectos edafológicos y sus implicaciones evolutivas	265
7. Microclima de los bosques de galería	271
7.1. Régimen térmico.....	271
7.2. Régimen hídrico	272
7.3. Déficit de saturación.....	273
7.4. Vientos.....	274
7.5. Longitud del día e insolación.....	274
7.6. Índice de oscilación microhigrotérmica diario.....	274
8. Características ecológicas y fisiológicas generales de la vegetación de los mosaicos bosque-sabana.....	275
9. Efectos del microclima sobre la vegetación higrófila de los bosques de galería.....	277
9.1. Helechos	277
9.2. Musgos	282
9.3. Hongos.....	285
9.4. Líquenes	285
10. Los bosques de galería como sistemas termodinámicos abiertos y su futuro	289
Capítulo 8. LA GUAYANA OCCIDENTAL: EL CERRO DUIDA Y SUS ÁREAS ADYACENTES	293
1. Generalidades.....	294
2. Reseña histórica de las exploraciones en la región del cerro Duida y de sus áreas adyacentes.....	295
3. Resultados de las expediciones de 1994-1996 en las tierras de los so'to.....	299
4. Afloramientos rocosos o lajas graníticas (inselbergs).....	301
4.1. Generalidades.....	301
4.2. Vegetación y ecología.....	301
4.3. Bosques densos ombrófilos	302
4.4. Bosques de transición de base.....	302
4.5. Formaciones sobre los afloramientos graníticos desnudos	303
5. Formaciones vegetales basimontanas del cerro Duida.....	304
5.1. Características microclimáticas.....	308
5.2. Formaciones vegetales en la franja montana del cerro Duida	309
5.3. Características microclimáticas.....	309

6.	Formaciones vegetales altotepuyanas.....	310
7.	Líquenes del cerro Duida.....	312
7.1.	Datos históricos.....	312
7.2.	Composición y diversidad.....	313
7.3.	Distribución altitudinal.....	314
7.4.	Formas de crecimiento	315
7.5.	Sustratos de crecimiento.....	317
7.6.	Diversidad química y metabolismos.....	317
7.7.	Relaciones biogeográficas.....	319
8.	Diversidad de vertebrados e invertebrados.....	321
Capítulo 9.	ASPECTOS BIOGEOQUÍMICOS Y MICROBIOLOGÍA DE LAS CUEVAS TEPUYANAS.....	335
1.	Concepciones y mitos indígenas acerca de las cuevas.....	336
2.	Origen y formación de las cuevas tepuyanas.....	338
3.	Ecología microbiana de cuevas tepuyanas	341
4.	Primeras incursiones y estudios espeleológicos en la Guayana.....	344
5.	Biogeoquímica y microecología de la cueva Charles Brewer	349
5.1.	Primera expedición microbiológica a la cueva Charles Brewer	352
5.1.1.	Análisis microclimático	353
5.1.2.	Análisis por difracción de rayos X (XRPD)	355
5.1.3.	Análisis físico-químico	358
5.1.4.	Análisis de pigmentos cianobacteriales	361
5.1.5.	Análisis microbiológicos y de cultivos	361
5.1.6.	Análisis de metabolitos secundarios	363
5.2.	Segunda expedición microbiológica a la cueva Charles Brewer.....	363
5.2.1.	Análisis bacteriano por técnicas de biología molecular	364
5.3.	Origen microbiológico de los espeleotemas de ópalo.....	367
5.4.	Edad de los espeleotemas de ópalo	371
5.5.	Consideraciones finales sobre los espeleotemas.....	372
6.	Pseudofósiles de óxido de manganeso: dendritas.....	373

Capítulo 10. ETNOLOGÍA DE LOS AREKUNA Y TAUREPANG	375
1. Primeros movimientos migratorios y registros etnohistóricos	376
2. Datos antropométricos	383
3. Condiciones de salud y asistencia médico-social	386
4. Cambios en los usos de vestimenta y adornos.....	388
5. Modos de subsistencia y desarrollo productivo.....	389
6. Redes terrestres de comunicación	392
7. Cambios en la estructura de las viviendas y utensilios domésticos	393
8. Domesticación de animales.....	394
9. Transformación por aculturación de sus actividades artesanales	395
10. Fundamentos psicológicos de su personalidad.....	396
11. Etnobiología y lenguaje.....	400
12. Vínculos cosmológicos de los sistemas de numeración y cuantificadores	405
13. Uso de poderes naturales y curación	408
14. Influencia de las misiones católicas y adventistas	410
15. El Nuevo Dorado	415
Capítulo 11. ASPECTOS ETNOLÓGICOS DE LOS SO'TO DEL ALTO ORINOCO	417
1. Generalidades.....	418
2. Origen del habitante amazónico	419
3. Etnohistoria de los so'to.....	423
4. Origen del gentilicio so'to	424
5. Rasgos físicos de los so'to.....	425
5.1. ¿Etnoantropología física?	427
6. La vivienda como centro del cosmos	427
7. Lenguaje literario y símbolos.....	428
8. Etnoastrobiología	431
8.1. Los orígenes.....	431
8.2. Cronología	432
8.3. Relación hombre-universo.....	433
9. Etnozoología y mito	435
9.1. Animales de poder	435

9.2. Invertebrados comestibles.....	440
10. Violación de los derechos y la minería como un agente etnocida	441
Capítulo 12. CONCEPCIÓN DE LA GUAYANA SEGÚN LA TEORÍA TERMODINÁMICA DE LOS SISTEMAS ABIERTOS NO-EQUILIBRADOS	445
1. Flujos de energía y control de la entropía en el Pantepui.....	446
2. Límites de producción de entropía en el Pantepui	455
3. Óptimo vs. pésimo ecológico.....	456
4. Cambios de entropía en la evolución de las etnias indígenas	460
4.1. Globalización vs riqueza de Wallace	461
4.2. Efectos biotermodinámicos de las transiciones ecológico-culturales.....	462
4.3. Ganancia de información y disminución de la entropía	466
4.4. Persistencia y evolución.....	468
5. Hacia una concepción unificada de la heterogeneidad metabólica en la Guayana	470
6. Consideraciones finales y especulaciones sobre el futuro.....	473
BIBLIOGRAFÍA	481

PRESENTACIÓN

Pocas veces se nos da la oportunidad de revisar una obra donde su autor haya ido tan lejos, arrastrado por su intelecto, conocimiento y disposición y en la que podamos apreciar su empeño por describir y comunicar los más recónditos detalles de las múltiples disciplinas a las que les dedica su atención. Así, capítulo tras capítulo, este autor polímata va recorriendo para nosotros los velos, descubriendo, encontrando y aportando detalles sobre materias, formas de vida y conceptos que parecieran no guardar relación entre sí. Por lo que pensé que, al mencionarlos en un índice tan finamente elaborado, su intención debía ser que el lector descubriera el hilo subyacente en la obra, que si bien pudo haberse llamado de muchas formas, se inicia con el ambicioso título «Evolución y destino de la vida en el escudo de Guayana».

Esta publicación ofrece tantas facetas y detalles sobre aspectos tan diversos y lejanos a la realidad de la mayoría de los lectores, que muchos de los temas reatados no pueden ser ni imaginados por quienes no hayan visitado las selvas y los tepuyes guayaneses. Por lo que confiados y llevados de la mano por este guía enciclopédico que es Vicente Marcano, podemos ir aprendiendo de lugares y experiencias que nuestro guía pareciera ya haber experimentado genéticamente. Quizás por haber heredado ese mismo amor por los detalles y los territorios desconocidos que tuvieron en el pasado sus ancestros directos y muy especialmente su abuelo homónimo, quien junto a sus hermanos Bonifacio (fallecido durante una de esas expediciones) y Gaspar Marcano-Echenique, estuvieron durante el siglo XIX viajando a pie, en mula y en bongos hasta sumergirse en los remotos raudales de Atures y Maipures en el río Orinoco, buscando conocer y compartir sin egoísmo, las plantas, animales y rocas que iban descubriendo por la remota Guayana y otros lugares de Venezuela. Algo igual que lo hace ahora el Vicente Marcano de nuestro siglo, sin reparar en distancias, enfermedades o en las limitaciones económicas, ya que a pesar de haber vivido en siglos distintos, ha sido empujado de manera indetenible por el ansia y la urgencia que se requiere cuando se trata de desarrollar casi todas las ramas de la ciencia y a la vez dedicarse a compartir lo aprendido a través de centenares de escritos.

Es aquí en nuestro tiempo y con el cuidado de su pluma, cuando Vicente Marcano ha decidido explicarnos generosamente la relación que tienen entre sí cosas tan apartadas, como puede ser la actividad de la bacteria *Acidithiobacillus ferrooxidans* que transforma la cuarcita en ópalo y genera así los excepcionales bioespeleotemas que se desarrollan lejos del agua en el interior de una cueva que lleva mi nombre (la mayor del mundo en cuarcita) y que se encuentran en la cumbre del tepui Chimantá. Simultáneamente nos da a conocer las claves taxonómicas que nos permiten conocer las diferencias entre las especies de unos extraños líquenes del género *Siphula*, que Marcano encontrara y descubriera en la cumbre del Churí tepui durante los años 2005 y 2006. Un poco más adelante y sin romper el hilo del texto, nos explica sobre los helechos arborescentes gigantes por los cuales se siente atraído y nos hace saber que bautizó como *Cyathea surukunensis* a una de estas pteridofitas con dimensiones arbóreas que encontró en proximidad al río Surukún cercano al monte Roraima. Sin detener su entusiasmo continúa nuestro autor logrando le prestemos atención acerca de la fragilidad de los helechos de la familia *Hymenophyllaceae* y compartamos su angustia ante la reducción de poblaciones de ciertas especies de plantas que solo existen en la cumbre de los tepuyes y que están peligrando en parte por los 10 000 incendios que cada año provocan los indígenas Pemón en la Gran Sabana.

Podríamos continuar revisando capítulo tras capítulo de esta fascinante hoja de vida de un entendedor de todas las ciencias y no dejar de compartir su emoción, como la que sintió al conseguir 205 especies de líquenes distintos en el Cerro Duida hacia el alto Orinoco, al cual ascendió hasta alcanzar su cumbre por la cara norte en 1996. Pero cambia súbitamente de escenario y nos hace saber sobre su preocupación por la vegetación que se desarrolla en contra de todas las posibilidades encima de los calurosos inselbergs o lajas graníticas emergentes que proceden del basamento precámbrico del escudo guayanés por los alrededores de los mismos raudales que visitaron sus antepasados.

Uno pudiera creer al concluir la lectura de todas las materias que Marcano nos presenta en el índice de esta maravillosa y extensa obra, que la región de Guayana y su historia natural sea lo más importan-

te de su trabajo. No es así hasta que uno descubre que lo más importante es su autor, compartiendo la capacidad de dominar conocimientos múltiples y simultáneos propios de un polímata en nuestro tiempo, al igual como lo fueron en el pasado y en el mismo ambiente guayanés Robert Schomburgk, Richard Spruce, Alfred Wallace, Theodor Koch-Grünberg, Im Thurn o Walter Roth. Porque este libro del enciclopedista Vicente Marcano, también debe ser considerado como un balcón por el cual podemos asomarnos para sentir el vértigo de una vida que se encuentra en proceso de desarrollo y que ya está respaldada por mas de 150 publicaciones científicas, cinco libros especializados y 30 capítulos de libros que lo han hecho merecedor de premios, reconocimientos y distinciones por parte de varias instituciones, entre las que se destaca la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, que coincidentalmente también en el pasado consideró a su abuelo Vicente Marcano como el científico más importante del país.

CHARLES BREWER-CARÍAS
Academia de Ciencias Físicas,
Matemáticas y Naturales de Venezuela

PRÓLOGO

La región llamada Guayana ha fascinado a las personas durante un largo tiempo por sus paisajes espectaculares con increíbles montañas en forma de meseta y saltos de agua, su inaccesibilidad y por los organismos especializados, los cuales solo viven allí. Durante el curso de los siglos, el enfoque de esta fascinación ha venido cambiando, reflejando los distintos intereses de muchos. Mientras los primeros visitantes europeos especulaban acerca de la simple presencia de lotes de oro, pocos siglos después el rápido desarrollo de la «Historia Natural» evocó especulaciones acerca de la presencia de un Mundo Perdido, donde criaturas ancestrales continuarían existiendo, las cuales se habrían extinguido para el resto del mundo. Después de la Primera Guerra Mundial, el área se abrió a diversas exploraciones que se intensificaron luego con el uso de helicópteros. Esto condujo a que las expectativas se acercaran más a la realidad y reveló numerosos hallazgos interesantes. Tales descubrimientos e investigaciones son tratados en varias publicaciones científicas especializadas, aunque los trabajos basados en una visión de integración con un alcance más amplio son escasos.

El presente libro ofrece una visión de integración. Vicente Marcano ha resumido su compromiso de toda la vida con la Guayana y aborda en profundidad un rango muy amplio de aspectos, con una interpretación termodinámica como un rasgo común. Los capítulos no solo abordan el tema de la biodiversidad, su especialidad principal, sino también sobre ecología, geomorfología, espeleología, etnología, entre otras. Aunque dicho enfoque común puede que no sea apreciado por todos los lectores, los detalles presentados en los capítulos definitivamente son asombrosos. Dichos capítulos están impregnados por la experiencia propia del autor recogida durante tres décadas y son comunicados de una forma amena. Ellos son enriquecidos con ilustraciones fascinantes y se ubican en una perspectiva adecuada mediante la adición de mucha información relevante procedente de publicaciones especializadas. Los capítulos son referenciados cuidadosamente de la forma usual en las publicaciones científicas. Una mención especial merece la manera cómo el autor ubica sus observaciones en un contexto histórico, señalando los cambios en el tiempo. Así, el libro no solo constituye un documento valioso de la región para el período entre 1990-2020, sino también abre la mirada del lector hacia el pasado y los cambios que se avecinan en el futuro.

Dr. HARRIE SIPMAN
Freie Universität, Botanischer Garten & Botanisches
Museum, Berlin, Germany

PREFACIO

FIGURA 1. En su épica travesía por el escudo de Guayana, el Dr. Robert Schomburgk reconoció la *Mountain of Chrystal* (cristal) que Raleigh había descubierto y descrito con gran exactitud (1596: 101-102); utilizando una lata de galletas vacía como escritorio, dibujó en noviembre de 1838 una acuarela que después reproduciría Charles Bentley en el libro *Twelve views of the interior of Guiana* publicado en 1841 por Schomburgk (Schomburgk, 1841a y b). En esta pintura destacan las sabanas existentes hacia la región de la Gran Sabana y además la utilización del fuego por parte de los indígenas de esa época, el cual es considerado uno de los agentes causantes desde épocas inmemorables de la reducción del bosque y la extensión de la sabana (Rull y Montoya, 2012).

El escudo de Guayana representa una de las regiones biogeográficas de mayor riqueza y diversidad en todo el mundo. Se encuentra ubicado al noreste de Suramérica y cubre cerca de un trece por ciento de este continente. Se extiende desde el Vaupés en Colombia, hasta la Guayana Francesa, y hacia el sur cubre el estado de Roraima en Brasil y el Amazonas venezolano (Berry *et al.*, 1995; Huber, 1995a; Hammond, 2005). Las leyendas y misterios que durante siglos se forjaron alrededor de estas tierras remotas avivaron la curiosidad de innumerables exploradores. Estos, sacrificando sus vidas bajo las mayores penurias, nunca se doblegaron ante sus variados intereses: una ambición sin límites por el descubrimiento de las riquezas que entrañaba el mítico reino de *El Dorado* (Perera 2000, 2003), hasta la búsqueda apasionada de los secretos más esenciales de su historia natural.

El interés científico por la Guayana puede remontarse a los siglos XVII y XVIII con los viajes exploratorios de María Sybilla Merian y Char-

les-Marie de La Condamine. No obstante, las exploraciones realizadas particularmente en Venezuela por Sir Walter Raleigh, a finales del siglo XVI, fueron el punto de partida para las grandes expediciones científicas emprendidas por Alexander Von Humboldt y Aimé Bonpland, Johann von Natterer, Johann von Spix, Robert y Richard Schomburgk, Alfred Wallace, Henry Bates, Richard Spruce, Karl Ferdinand Appun e Im Thurn durante el siglo XIX (figura 1). Los hallazgos obtenidos por estos naturalistas revelaron la existencia de una región con una geología, clima, ecología, especies animales, plantas y grupos humanos cuya interpretación contribuyó, de manera significativa, en la elaboración de un nuevo pensamiento científico y de una concepción distinta de la vida en todo el mundo (Humboldt, 1807, 1816-1831; Wallace, 1853; Darwin y Wallace, 1858; Helferich, 2004; Ventura, 2016).

A inicios y mediados del siglo XX, otro grupo de exploradores y científicos tales como Theodor Koch-Grünberg, el capitán Félix Cardona-Puig,



Marc de Civrieux, Bassett Maguire, Julian Steyermark, John Wurdack, George Henry Tate, William H. Phelps Jr., Jaques Lizot, Ernest Foldats, Volkmar Vareschi, Napoleón Chagnon y Otto Huber, entre otros, incursionaron las regiones del Alto Caroní, Alto Orinoco, Auyán tepui, sierra de Lema, cerro Venamo, cerro Jaua, cerro Guaiquinima, macizo de Chimantá, cerros Kukenán y Roraima, cerros Duida-Marahuaka, cerro Neblina, mostrando ante la ciencia y ante el mundo extraños ecosistemas constituidos por especies únicas de plantas y animales, y grupos humanos que vivían en plena armonía con la naturaleza, e.g. *so'to* (makiritare) y *sanema-yanoama* (yanomami). Cabe destacar las contribuciones del gran explorador de la Guayana Charles Brewer-Carías y en lo especial, su descubrimiento de las fosas del Sarisariñama, y la cueva de cuarcita que lleva su nombre, la cual se ubica entre las más grandes del mundo en su género (Brewer-Carías, 1978; Brewer-Carías y Audy, 2010).

Desde 1944 hasta 2005 se llevó a cabo en esta región, específicamente en territorio venezolano, uno de los proyectos florísticos más ambiciosos y costosos del siglo xx: *La flora de la Guayana venezolana*. Este proyecto contó durante todos estos años con el aporte científico, material y humano de los Jardines Botánicos de Caracas, Nueva York y Missouri, y de la Dirección de Investigaciones Biológicas del Instituto Na-

cional de Parques de Venezuela (Steyermark *et al.*, 1995-2005). Los resultados de estas investigaciones sorprendieron al mundo, al revelar que alrededor del ochenta y cinco por ciento de las especies de plantas que crecían en las cumbres de los *tepuyes* (en lengua indígena arekuna y taurepang de la Gran Sabana, significa montañas tabulares), eran endémicas. Según datos biogeográficos y moleculares, muchas de estas especies corresponden a linajes muy antiguos. Sus formas y adaptaciones son muy especiales y consisten de plantas con estrategias peculiares para atrapar insectos (e.g. *Heliamphora*, *Drosera*, *Utricularia*), vistosas bromelias de inmenso tamaño (e.g. *Steyerbromelia*, *Brocchinia*, *Ayensua*), especies en forma de roseta similares a los frailejones andinos (e.g. *Chimantaea*), helechos de las formas más variadas, (e.g. *Hymenophyllopsis*, *Lindsaea*, *Pterozonium*), y líquenes (e.g. *Pseudohepatica*, *Siphula*) que en conjunto, recuerdan la flora y los ecosistemas del continente prehistórico de la Gondwana (figura 2) (Goldblatt, 1993).

De igual manera, desde mediados del siglo pasado, el esfuerzo de Williams H. Phelps Jr. por inventariar y conocer la avifauna de esa región, permitió descubrir una de las regiones con la concentración de aves más alta y diversa del mundo (Mayr y Phelps, 1967; Jenkins *et al.*, 2013; Lentino *et al.*, 2018; Pérez-Emán *et al.*, 2019). Este trabajo contribuyó también con una de-

FIGURA 2. Reconstrucción de un bosque de helechos del continente de Gondwana hace 250 millones de años AP, antes de su separación en las placas de Suramérica y África. A la izquierda se observan ejemplares de *Sigillaria*, en el centro *Sphenophyllum* y a la derecha *Calamites* (según Magdefrau, 1956). Perfectamente se puede suponer que este habría sido el escenario de los bosques pantanosos que existieron antes de separarse Gondwana y conformar la región hoy conocida como Guayana (Burnham y Johnson, 2004). Es plausible que la flora de angiospermas más antigua, reconocida para Pantepuí, pudiera haber tenido lugar a partir de secuencias evolutivas originadas del inigualable clima de la Gondwana antes de su fragmentación (Maguire, 1979; Gibbs *et al.*, 1992; Gibbs y Barron, 1993; Hammond, 2005; Givnish *et al.*, 2004, 2011).



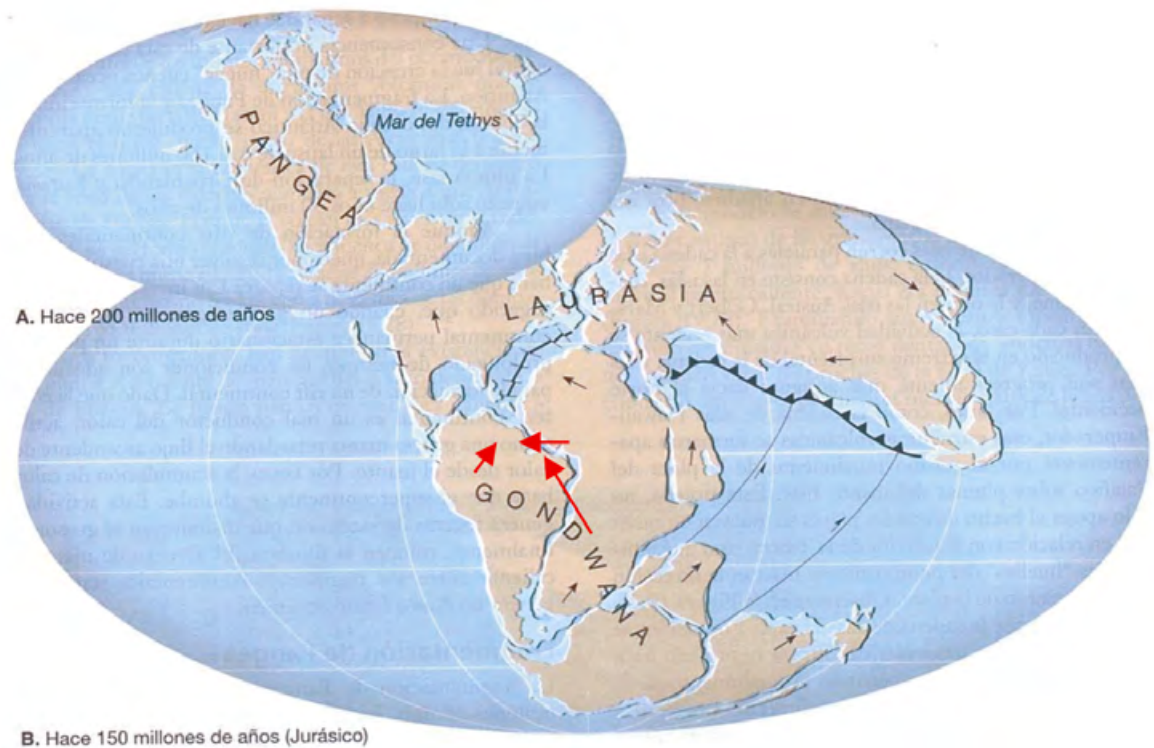
finición biogeográfica más precisa de la región y también con la creación de la «Colección Ornitológica Williams H. Phelps», considerada una de las más completas del continente. Luego, Hoogmoed (1979), Gorzula y Señaris (1999), Mcdiarmid y Donnelly (2005) y Barrio-Amorós (2012), revelaron la gran diversidad y endemismo de la herpetofauna en la región de la Guayana, de la cual destacan las adaptaciones tan especiales de las ranas venenosas de la familia Dendrobatidae. El descubrimiento del género endémico *Hydrolutos* (Orthoptera, Anostomatidae) (Issa y Jaffe, 1999; Derka y Fedor, 2010), emparentado a los enormes grillos de las regiones de Nueva Zelanda y África separadas de la Gondwana (Fleming, 1979; Johns, 1997; Gibbs, 2006), es una demostración más del carácter prístino de la biota de las tierras de la Guayana.

Las tierras de la Guayana están caracterizadas por presentar una delgada capa vegetal, suelos muy ácidos y erosionables y constituyen un ecosistema muy frágil difícil de regenerarse (Hernández, 1987; Rull, 1991; Huber, 1995b). De tal manera, cualquier actividad de tala, que-

ma, explotación minera y maderera afectan sensiblemente la supervivencia y distribución de las poblaciones de animales y plantas, incluyendo el futuro de las poblaciones indígenas que allí habitan desde hace más de quinientos años (Bovolo *et al.*, 2018; Bevilacqua *et al.*, 2019; Marcano, 2019; Observatorio Kapé-Kapé 2020). Desde un punto de vista geológico, la Guayana presenta un basamento granítico cuya antigüedad máxima es estimada en tres mil quinientos millones de años (Gibbs y Barron, 1993; Hammond, 2005), lo cual convierte a esta región en una de las más antiguas del planeta y en un patrimonio histórico natural de toda la humanidad. Su extraordinaria riqueza biológica y elevado endemismo, incluyendo su espectacular fisiografía, califican a esta región como un área única para la preservación de la biodiversidad a nivel mundial (Mittermeier *et al.*, 1998; Olsson *et al.*, 2000; Huber y Foster, 2003; Hammond, 2005; Lasso *et al.*, 2010; Bovolo *et al.*, 2018; Bevilacqua *et al.*, 2019).

Uno de los rasgos fisiográficos más característicos de la Guayana son sin duda los tepuyes, los cuales presentan altitudes variables, desde cientos de metros hasta más de tres mil metros (e.g. pico Neblina). Estas formaciones, que en su

FIGURA 3. Fragmentación de Pangea hace 150 millones de años (Jurásico-Cretácico), destacando la conformación y separación de Gondwana en las placas de Sudamérica y África. Se piensa que la fuente de los sedimentos de arenisca y cuarcíticos que cubren el escudo de Guayana proviene (flechas rojas) de los ríos progenitores de los presentes ríos Congo, Níger, Orinoco y Amazonas antes de la elevación de los Andes (Maguire, 1979; Gibbs y Barron, 1993; Hammond, 2005).



totalidad constituyen la región de Pantepui (Mayr y Phelps, 1967; Huber, 1987, 1988a; Rull *et al.*, 2019a), son desarrolladas sobre los sedimentos de cuarcitas de origen precámbrico del grupo Roraima, que recubren el escudo de Guayana. Dicho escudo, junto con el escudo brasileño, forman el núcleo ígneo-metamórfico más antiguo del continente sudamericano, el cual tiene su origen antes de la fragmentación de la Gondwana (figura 3) (Berry *et al.*, 1995; Hammond, 2005).

¿Cómo nace este libro?

Para responder a esta pregunta es necesario conocer un poco acerca de la historia del autor.

Desde muy temprana edad recibí una educación familiar basada en aprender el legado científico de mis abuelos. Este legado consistió en descubrimientos e invenciones logrados en los más variados campos del conocimiento

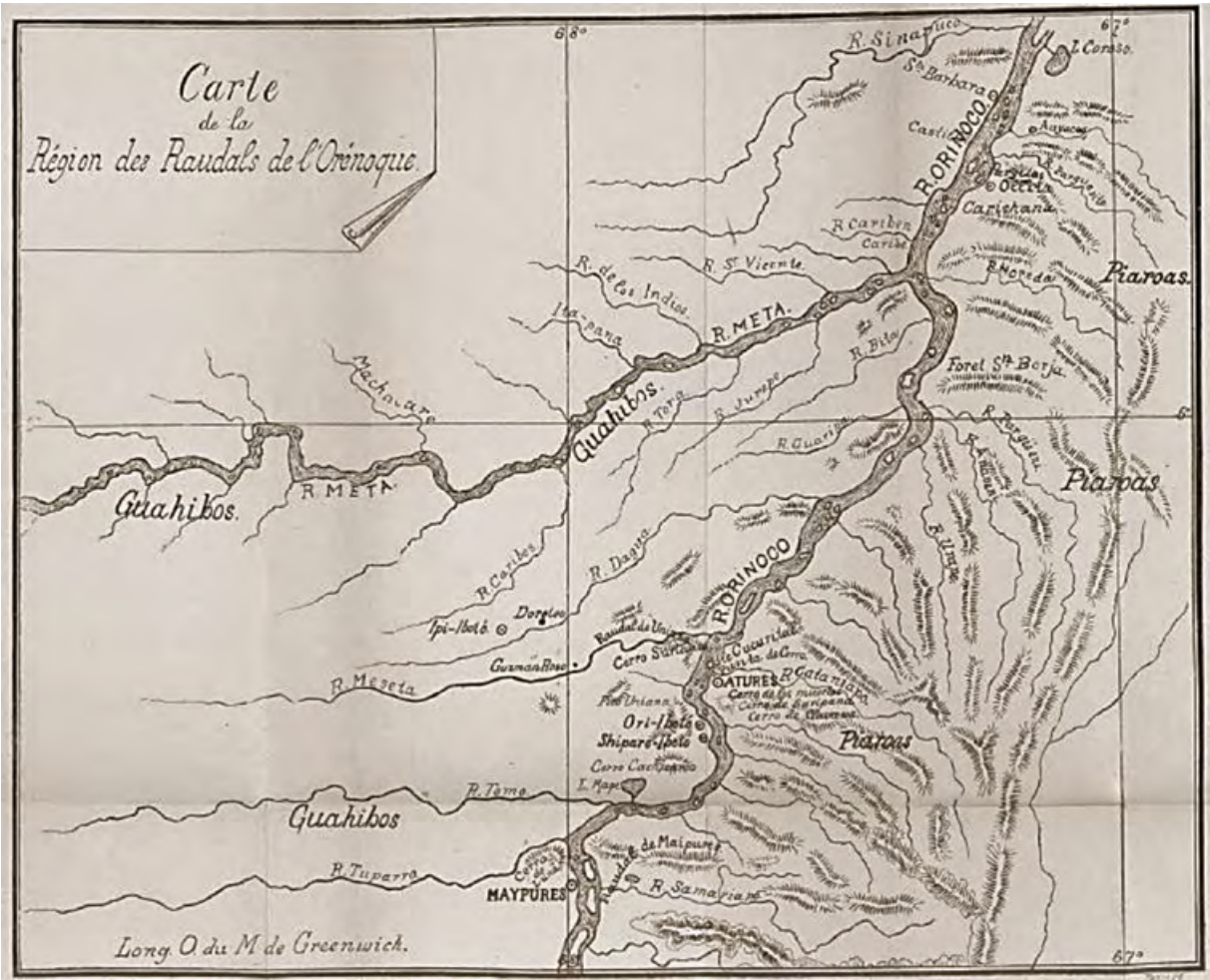
científico, específicamente en los terrenos de la electricidad, química, farmacología, fisiología, geología, espeleología, antropología y arqueología. De tal manera, como dignos representantes del positivismo del siglo XIX, los hermanos Marcano-Echenique, Vicente y Gaspar (figuras 4 y 5), sentaron con sus amplios descubrimientos y vastos estudios lo que hoy constituyen las ciencias modernas de la química, agronomía, fisiología vegetal, espeleología, biogeoquímica, antropología y arqueología en todo el norte de Suramérica (Marcano-Echenique G., 1889a y b, 1890, 1891, 1893; Marcano-Echenique V., 1881; Bifano, 2003; Álvarez-Cornett, 2017; Urbani y Pérez-Marchelli 1992, 2019).

El 27 de abril de 1887, el presidente de Venezuela, Guzmán Blanco, dictó una resolución para que se realizara una expedición antropológica cuya dirección, a sugerencia de Gaspar, confió a Vicente, para «ir en busca del indio precolombino venezolano» (Bifano, 2003). De tal manera, Vicente, en compañía de su hermano Bonifacio, de Carlos Villanueva, del eminente etnólogo el americanista Dr. Paul Rivet,



FIGURAS 4 y 5.
Hermanos Marcano-Echenique. 4. Vicente. 5. Gaspar, pioneros de las ciencias naturales en Venezuela y del estudio científico y experimental de los fenómenos naturales de la Guayana venezolana.

FIGURA 6. Mapa de las exploraciones realizadas por V. Marcano-Echenique en compañía del Dr. Paul Rivet y el ingeniero Alfredo Jahn durante la expedición de 1887, donde se aprecia la región de los raudales de Atures (Quituna) y Maipures (Mapara) en el río Orinoco y se indican las cuevas graníticas o cementerios indígenas de Shipare-iboto, Ori-iboto y Cucurital. Cabe destacar que Bonifacio, hermano de V. Marcano-Echenique, quien además fuera su joven asistente y discípulo, murió a los veintiséis años de edad durante esta expedición, después de haber contraído paludismo (Anónimo, 1887a). Dibujo realizado por Carlos A. Villanueva a partir de un croquis de V. Marcano-Echenique; tomado de la publicación de Gaspar Marcano *Etnographie precolombienne du Venezuela: Region des Raudals de l' Orenoque* (1890).



del naturalista español Pablo Paredes Morales (discípulo de Galdó y Pérez Arcas) y del geógrafo e ingeniero de origen alemán Alfredo Jahn, entre otros, realizaron una serie de expediciones por el valle de Caracas y de Aragua, en Carabobo y Coro y finalmente en la región de los raudales de Atures y Maipures en el río Orinoco (figura 6), descubriendo cementerios y cuevas repletos de osamentas humanas acompañadas de material lítico y cerámico, los cuales fueron enviados a Gaspar Marcano en París quien los analizó y donó al Museo de Broca (hoy Museo del Homme), concluyendo que se trataba de tribus indígenas extintas de origen prehispánico. También describieron innumerables petroglifos de distintas zonas, en el Medio Orinoco y hacia la región del río Caura en la Guayana. Los resultados de estas investigaciones marcaron el inicio de la etnología científica en Venezuela y en el norte de Suramérica y fueron publicados por Gaspar en tres libros: *Etnographie precolombienne du Ve-*

nezuela: valles d' Aragua et de Caracas (1889a); *Etnographie precolombienne du Venezuela: Region des Raudals de l' Orenoque* (1889b, 1890); *Etnographie precolombienne du Venezuela: Indiens Piaroas, Guahibos, Goajires, Cuicas et Timotes* (1891). Por su parte, Vicente realizó varios estudios durante estas expediciones, acerca de la fermentación de la bebida yaraque consumida por los indios del Alto Orinoco (Marcano-Echenique V., 1888) y por los indios kariña (1889); sobre la metalurgia precolombina de los indios de Venezuela (Marcano-Echenique V., 1890, 1891); sobre la nitrificación de las tierras y aguas tropicales (Muntz y Marcano-Echenique V., 1885, 1889); sobre la circulación de la savia y transpiración de las plantas tropicales (Marcano-Echenique V., 1883, 1884); sobre el origen de las aguas negras del Alto Orinoco (Muntz y Marcano-Echenique V., 1888), y sobre la fijación atmosférica de nitrógeno (Muntz y Marcano-Echenique V., 1891). La obra de estos auto-

narios naturales que forman parte de las descripciones y relatos de los primeros viajeros a través de las tierras de la Guayana (figura 7).

En la exploración de la Guayana, una de las principales dificultades ha sido desde siempre su accesibilidad. El uso de transporte aéreo, preferiblemente de helicópteros, ha constituido durante largas décadas el único recurso para acceder a las cumbres y laderas que conforman los tepuyes. De igual manera, las incursiones por la selva, necesariamente debían combinar largas travesías por caminos ya existentes o rutas que debían abrirse con machete y combinarse utilizando transporte fluvial, contando con canoas y el insustituible apoyo de los guías indígenas. Las enfermedades tropicales como el paludismo, oncocercosis y leishmaniasis ocasionadas por la picadura de insectos, los ataques frecuentes de ácaros o la mordedura de serpientes, arañas y escorpiones ponzoñosos, siempre han constituido grandes riesgos que todos los exploradores han experimentado y que han quitado la vida de muchos de ellos. La privación de muchas comodidades, a las cuales estamos acostumbrados a partir de la vida moderna y el aislamiento, constituyen factores de altísima presión psicológica, que pone a prueba el temple y fortaleza de los exploradores y selecciona a los más capaces

para adentrarse en los grandes misterios que guarda consigo el indomable mundo de la Guayana (ver capítulo 1, sección 1.7).

Redescubriendo el fabuloso mundo ancestral de la Guayana

Fue en abril de 1987, exactamente un siglo después de la expedición de 1887 de V. Marciano-Echenique a la Guayana occidental, cuando tuve la oportunidad de visitar por primera vez esta región y recorrer parte de la ruta exploratoria del Dr. Robert Schomburgk, desde el Cuyuni y el cerro Venamo hasta el Roraima y Kukenán y las poblaciones indígenas de Yuruaní. De igual manera, exploré la región oriental de la meseta Potaro, la región al sur del macizo Chimantá, siguiendo el río Surukún, vertiente del Caroní (figuras 8 y 9), y visitando las poblaciones indígenas de Wonkén, Paramán, Apoipó, Eremak y el Pilón siguiendo la ruta del profesor Koch-Grünberg (1917, 1924) y Thomas (1983), al igual que los tepuyes Gua, Perai y Chirikayén de la sierra Pakaraima. De esta expedición, se colectaron muestras de plantas fósiles en arenisca, entregadas al Dr. Valentí Rull del Castillo en el Instituto Venezolano de Investigaciones

FIGURAS 8 y 9. Río Surukún, tributario del río Caroní, en dirección a la comunidad indígena de Wonkén (8), al sur del Chimantá, Gran Sabana (9), el cual cruzamos y navegamos en nuestra expedición de 1987. Esta región constituye el hábitat de una biota muy diversa y primitiva, que además presenta un importante endemismo, tal como lo corroboramos a partir de nuestras investigaciones en helechos (Marcano, 1989a y b).

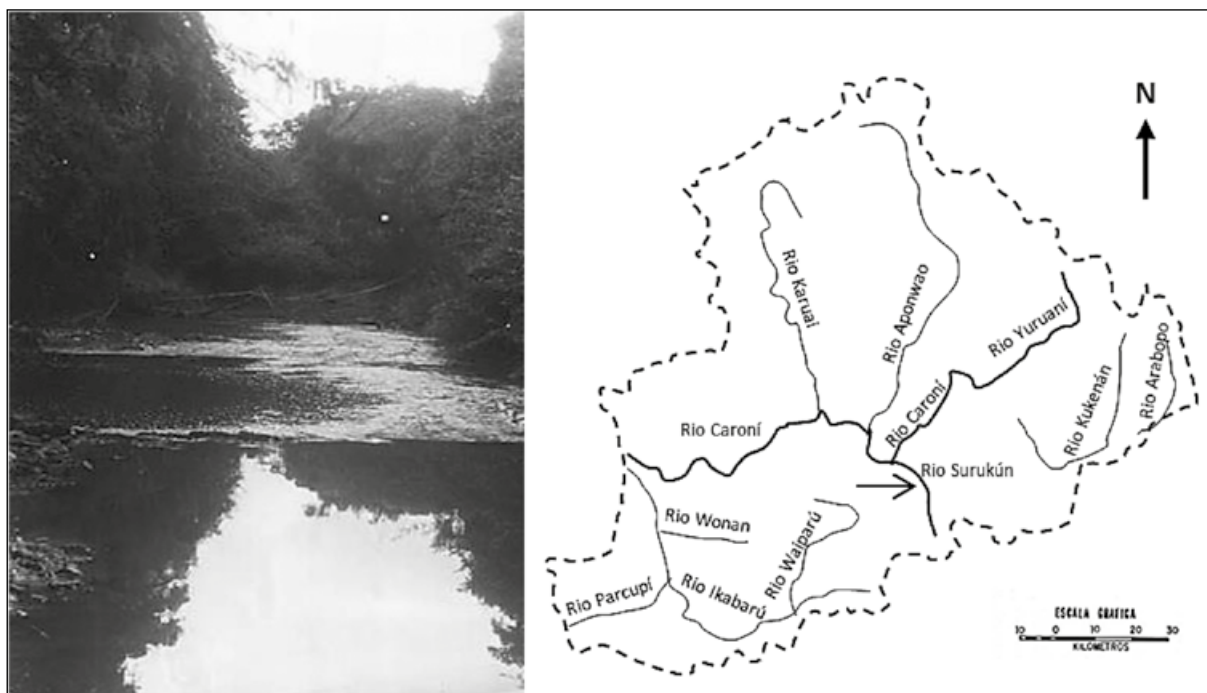




FIGURA 10. Miembros de la expedición Duida–Marahuaka III de 1996, en la población *kúnu-hana* (so'to) de *Mawádi-anehídi* (Culebra), al margen del río *Kúnu* (Cunucunuma). Detrás se aprecia el cerro *Kushamakari* (Huachamacari). De izquierda a derecha Francisco Díaz *kúnu-hana*, Dr. Enrique Lamarca, Dr. Antonio Morales-Méndez, Ing. Lorena Calderón, Aniseto —shamán y guía *kúnu-hana*—, Ing. Ligia Galiz e Ing. For. Pietro Pietrantonio, abajo en el centro el autor (*Oroscha de los yaranavi*, bautizado así por los *kúnu-hana*), líder de la expedición.

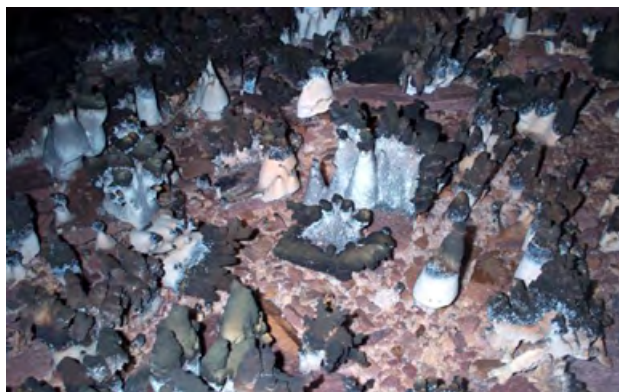
Científicas (IVIC). También se colectaron numerosos ejemplares de angiospermas, helechos, hongos y líquenes, algunas de ellas nuevas para la ciencia (Marcano, 1989a y b), incluyendo un rico material etnológico y esqueletos completos correspondientes a enterramientos indígenas de origen prehispánico descubiertos en cuevas del Chirikayén tepui, los cuales fueron estudiados por la antropóloga física, Dra. Emily de Berribeitia y donados al Museo de Ciencias Naturales de Caracas. De igual manera, se realizaron estudios por primera vez sobre la ecología, clima y composición de especies de los bosques de galería de la Gran Sabana a partir de una perspectiva de los sistemas termodinámicos abiertos no-equilibrados (Marcano, 1998).

Luego en 1988, encabezé una expedición junto al Dr. Tilman Neudecker y al Dr. Günter Gerlach, al Sororopán tepui y Ptari tepui, al cerro Autana, ríos Sipapo, Cuao, Alto Cataniapo y Alto Ventuari, auspiciada por el Jardín Botánico de Caracas, IVIC, el Instituto de Botánica Sistemática de la Universidad de Heidelberg y la Universidad de Wurzburg de Alemania, con la finalidad de colectar muestras botánicas y recoger información sobre la ecología y clima de los bosques

de galería y sabana. En 1989, regresé a la Gran Sabana, como guía y explorador en otra expedición integrada por el ilustre botánico y ecólogo francés Dr. Claude Sastre, del Laboratorio de Fanerogamia del Museo Nacional de Historia Natural de París, acompañado de su esposa Madame Francine, e investigadores del Jardín Botánico de Caracas. Durante esta expedición, tuve la oportunidad de estudiar los efectos antrópicos sobre la dinámica del bosque y la sabanización a partir de la experiencia y conocimientos adquiridos en la Guayana Francesa y en Surinam por el Dr. Claude Sastre (1980, 1982, 1984). Como resultado del aporte de estas investigaciones recibí de parte del Dr. Francisco Delascio, director en ese entonces del Jardín Botánico de Caracas, el reconocimiento de investigador asociado de dicha institución. De igual manera, recibí ese mismo año el nombramiento de curador de Pteridofitas del Herbario Regional del Ministerio de Ambiente en Puerto Ayacucho, estado Amazonas.

Entre los años de 1994 y 1996, me fue encomendada la misión, por parte del Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD), Comunidad Europea y la Corporación Técnica Alemana (GTZ), de dirigir un conjunto de investiga-

FIGURAS 11 y 12.
Expediciones a la
cueva Charles Brewer,
ubicada en el Churí
tepui, macizo de
Chimantá. Galería con
un abundante
despliegue de
bioespeleotemas de
ópalo, estudiadas
durante la expedición
checo-venezolana del
2005 (11), foto del
autor; el prestigioso
astrofísico Orlando
Naranjo (izq.) junto al
autor (der.)
explorando una galería
de la cueva Charles
Brewer, durante la
expedición del 2006
(12), foto de Javier
Mesa.



ciones multidisciplinarias en la región del Alto Orinoco, a fin de contribuir con los soportes necesarios que permitieran sostener la declaración de parte de la UNESCO de esta región como Reserva Biosfera Alto Orinoco-Casiquiare. Las expediciones realizadas me permitieron explorar y coleccionar un importante material científico sobre la herpetología, zoología, entomología, micología, liquenología, ecología, botánica, antropología y climatología en las zonas del Casiquiare, Cunucunuma, sur del cerro Huachamacari, cerro Duida y Marahuaca, Surumoni, sierra Parima y los poblados de Acanaña, Culebra, Esmeralda, Mavaca, Platanal y Ocamo, correspondientes a las etnias *so'to* (makiritare) y *sanema-yanoama* (yanomami). En estas exploraciones me acompañaron: Dr. Antonio Morales, Ing. Ligia Galiz, Dr. Antonio Descesao, Dr. Enrique Lamarca, Dr. Pietro Pietroantonio, Ing. Lorena Calderón, Dr. Wilfredo Franco, Dr. Miguel Plonszak y el Sr. Nelson Albornoz (figura 10). De estas expediciones se descubrieron y describieron numerosas especies nuevas para la ciencia, más de diez especies de líquenes endémicos (Marcano *et al.*, 1995a y b, 1996, 1997, 2000) y otras especies de batracios y coleópteros. El análisis y estudio de las colecciones de líquenes de esta región de Pantepui permitió contribuir con la elaboración de un censo e inventario más completo de las especies distribuidas en las tierras altas de la Guayana y Amazonas (Marcano, 2003; Marcano y Sipman, 2021), el cual contó con la colaboración del Dr. Harrie Sipman y del Dr. Robert Lucking del Jardín Botánico de Berlín y del Dr. André Aptroot de Utrecht.

En los años 2005 y 2006 recibí la invitación por el Dr. Charles Brewer-Carías para participar en dos expediciones espeleológicas a la cueva de

cuarcita más grande del mundo, la cual lleva su nombre, ubicada en el macizo de Chimantá (figuras 11 y 12), con la finalidad de estudiar la microbiología, clima y microecología de la cueva; también y de manera especial, las formaciones bautizadas por él como bioespeleotemas (Brewer-Carías y Audy, 2010; Aubrecht *et al.*, 2012; Marcano *et al.*, 2019, 2020). Estas extrañas estructuras fueron analizadas en el laboratorio de Biología y Química Evolutiva (el cual estuvo para ese entonces bajo mi coordinación) del Centro de Microscopía Electrónica de la Universidad de Los Andes; en el Centro de Biología Molecular Severo Ochoa de la Universidad Autónoma de Madrid y en el Centro de Astrobiología (INTA-CSIC), asociado a la NASA, en Madrid, como investigador visitante invitado por el Dr. Ricardo Amils. La trascendencia de los resultados obtenidos impactó con severidad la opinión pública, donde hubo entre los más escépticos cualquier tipo de descalificación y detracción, mientras otros tergiversaron los hechos especulando con cualquier tipo de historia amarillista. En estas expediciones participó una hueste de investigadores de tres países (Venezuela, República Checa y Eslovaquia) y de las más diversas disciplinas científicas. La historia de los acontecimientos y la descripción detallada de los resultados de estas investigaciones se presentan en el capítulo 9 de este libro.

Evolución y termodinámica en la Guayana

Los antiguos indo-védicos describían el tiempo (*Kála* काल, en sánscrito; Monier-Williams, 1979), como una fuerza o atributo del universo con la propiedad de devorar o trans-



FIGURA 13. Vista de la sabana con bosques de galería en el costado superior y en el fondo a la izquierda el Upuigmá tepui y a la derecha el Katurán tepui y casas indígenas taurepang de la población de Yunék; al norte de la comunidad indígena de Wonkén y al sur del Chimantá tepui. Foto tomada por el autor durante la expedición al macizo de Chimantá en 2005.

formar a su paso todo lo contenido en el espacio. Es así como hoy en día, el espíritu renacentista que inspiró a los primeros exploradores de la Guayana, prácticamente ha desaparecido entre quienes se forman en la investigación y estudio de sus escenarios naturales. El pragmatismo y utilitarismo justificados con las nuevas políticas ecosocialistas y el saqueo y desmantelamiento de universidades, jardines botánicos, herbarios e institutos de investigación científica en el país Venezuela, acabaron por completo todo interés y admiración por los tepuyes, su diversidad biológica y por las naciones indígenas ancestrales (García-Guadilla, 2014; Terán-Mantovani, 2016; Marcano, 2019) (figura 13), quienes son explotadas con funestos intereses demagógicos y comerciales, para satisfacer un ansia desmedida de falso progreso parasitario basado en la minería de extracción de oro, diamantes y coltán (Bello y Tillet, 2015; Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé, 2020). El legado de un mundo natural, que tardó en formarse cientos de millones de años, ahora es acabado y desvalorado por un grupúsculo de hombres ignorantes que dirigen irreversiblemente hacia la destrucción estas tierras y sus habitantes, arrebatándole a la humanidad y a las futuras generaciones el derecho de conocer un mundo único e irrecuperable en la historia del tiempo devorador.

El libro, tal como se presenta a los lectores, pone de manifiesto la aplicación de un conjunto de estrategias de investigación y evidencia una

cultura de pensamiento y filosofía científica que prevalecieron entre los investigadores más cultos de los siglos XVIII, XIX y XX. Este enfoque otorga, probablemente, una visión y entendimiento más completos de los fenómenos naturales y de sus interacciones, al abordar su estudio y conocimiento desde la multi e interdisciplinariedad. Esta obra constituye una historia sobre el testimonio de la evolución natural de las tierras de la Guayana, vista en las contribuciones de los exploradores y naturalistas desde el siglo XVII hasta la época actual, y representa el resultado del compromiso moral de vivificar el espíritu de las investigaciones de Alexander von Humboldt a los doscientos veinte años de su visita a la Guayana.

Para muchos biólogos tradicionales el equilibrio es, por definición, vida y el desequilibrio destrucción de este orden biológico, o sea, muerte. Por el contrario, para la mayoría de los biólogos evolutivos así como para los físicos, el equilibrio es termodinámica, o sea muerte, mientras que todo fenómeno viviente es una estructura disipativa en permanente desequilibrio (Clément, 2000). Desde la bacteria más simple hasta el hombre, incluyendo la propia biosfera, todos son mantenidos y reproducidos gracias a un intercambio continuo de energía libre y materia con el medio que les rodea (Lotka, 1925; Kleidon, 2010). La teoría termodinámica de los sistemas abiertos, intercambiando tanto energía y materia con el ambiente, fue desarrollada por Théophile de Donder y la Escuela de Bruselas (Prigogine et

al., 1972a). Ludwig von Bertalanffy (1940) y Erwin Schrödinger (1945) ya habían insistido sobre la importancia de este carácter para los sistemas biológicos. El profesor Ilya Prigogine, quien fuera Premio Nobel en química en 1977, propuso junto a sus colaboradores (Prigogine *et al.*, 1972a y b) que la conducta de un sistema termodinámico abierto podía ser descrita por:

$$dS = dS_e + dS_i$$

Donde dS es el cambio total en la entropía (del griego εὔτροπία, cambio, transformación) del sistema, dS_e es el cambio en la entropía contribuido por el intercambio a través de los límites del sistema y dS_i es el cambio en la entropía como resultado de procesos irreversibles dentro del sistema. El término dS_e puede ser negativo ($dS < 0$) cuando más energía fluye hacia el interior del sistema que hacia afuera o puede ser positivo ($dS > 0$) cuando más energía fluye hacia el exterior del sistema que hacia adentro de él; dS_i es siempre positivo en sistemas no-equilibrados. De tal manera, en base a la idea de Darwin-Wallace de la *supervivencia del más apto* (Darwin y Wallace, 1858), el profesor Prigogine concluyó que un mayor control en la producción de entropía dS le otorga a un organismo una ventaja selectiva, es decir, una mayor competitividad, permanencia en el tiempo y éxito evolutivo.

Esto fue planteado inicialmente por Lotka (1922a y b), al destacar la importancia de la utilización de la energía en la evolución biológica: «La selección natural tiende a hacer del flujo de energía a través del sistema un máximo». Sin embargo, «en la lucha por la existencia, la ventaja debe dirigirse hacia esos organismos cuyas estrategias de capturar la energía sean más eficientes en dirigir la energía disponible dentro de canales favorables a la preservación de las especies».

Desde el punto de vista de la termodinámica aplicada a los sistemas biológicos (Prigogine *et al.*, 1972a y b; Prigogine y Nicolis, 1977; Prigogine, 1980a y b, 2012; Prigogine y Stengers, 1984; Cracraft, 1982, 1985; Brooks y Wiley 1986; Schneider y Kay, 1994a y b; Zotin y Zotin, 1996; Marcano, 1998; Clément, 2000; Kleidon,

2004, 2009, 2010), podemos afirmar que todas las asociaciones, formaciones y poblaciones de especies tanto vegetales, animales como humanas nativas que están presentes en las tierras de la Guayana, representan sistemas termodinámicos abiertos a recibir del lado externo un flujo de energía y materia, el cual controlan a través del metabolismo. Las características del lado externo del sistema (e.g. cambios en la litósfera, el clima y factores antrópicos) se distinguen por ser ampliamente oscilantes e irreversibles en sus transformaciones históricas. Por tal motivo, no se puede esperar que los componentes biológicos y físicos de las tierras de la Guayana, en especial de Pantepui, presenten estados permanentes de estabilidad en el tiempo. Por ello constituyen sistemas termodinámicos carentes de equilibrio, verificable desde datos neontológicos (Folster y Dezzee, 1994; Marcano, 1998), paleontológicos (Rull, 1991, 2004; Rull y Montoya, 2012; Rull y Vegas-Villarúbia, 2020), geológicos (Gonzales de Juana, 1980; Gibbs y Barron, 1993; Scura y Barreat, 1994) y etnohistóricos (Thomas, 1983; Chagnon, 1992, 1997; Civrieux, 2005; Carneiro da Cunha, 2015; Fausto y Neves, 2018).

El conocimiento sobre la dependencia entre las tasas metabólicas, las medidas de los organismos y la temperatura contribuyen al entendimiento termodinámico de cómo las bacterias, plantas y animales (incluyendo el habitante indígena) controlan los flujos y almacenan la energía y materia (Gillooly *et al.*, 2001; White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballessteros *et al.*, 2018), tanto en las microcomunidades como en todo el ecosistema de la Guayana. De igual manera, el estudio de las cantidades de calor consumidas por las especies permite inferir las consecuencias del cambio climático y su destino (Bovolo *et al.*, 2018): los cambios en las temperaturas promedios regionales introducen alteraciones que afectan los flujos y capacidades de almacenamiento de energía y el propio metabolismo.

En tal sentido, Rull y Montoya (2012) concluyeron (sin adoptar *sensu stricto* criterios de la termodinámica) que durante el pasado de las tierras altas de la Guayana jamás han existido estados permanentes de estabilidad, de tal manera que:

Ni las condiciones ambientales, ni los ecosistemas y sus comunidades son inmutables a través del tiempo, sino que cambian debido a que los factores que gobiernan su composición, estructura y funcionamiento (como por ejemplo los cambios en los ciclos astronómicos) son también variables. Así pues, no podemos hablar de condiciones normales ni de anomalías, sino de dinámica del clima y la vegetación a través del tiempo. Tampoco podemos hablar de ecosistemas o tipos de vegetación originales o primigenios, en términos absolutos, ya que la dinámica biológica se manifiesta en forma de cambios continuos que siguen la dinámica ambiental.

Para nosotros, la inestabilidad, el caos de estas formaciones naturales nos exige una mayor presencia, a fin de perpetuar la contemplación y disfrute tal como surge ante la representación del cuadro de un pintor. Sin embargo, dicha representación del pintor, su obra, choca con la termodinámica, puesto que *no existe nada que sea permanente en el universo, lo único permanente es el cambio*.

A pesar de que en la línea del tiempo infinito no se pueden trazar sucesos ni acontecimientos ¿cómo podríamos ubicar la vida o la evolución en esa eternidad? En la vida hay cambios y desequilibrios (evolución), en la muerte no (Prigogine, 1999). El mensaje de esta obra es que la ciencia que es capaz de describir la creatividad de la naturaleza, también contribuye con revelar los efectos del tiempo transformador en el presente en que vivimos. Por tanto, no deberíamos calificar el actual relato como una expresión de tristeza y soledad, sino muy por el contrario de alianza entre el hombre y la naturaleza descrita por él, para poder interpretar y desenrañar el sentido de esos cambios y comprender la necesidad de valorarla en tiempo real.

Tenemos que elegir entre la tentación, tranquilizadora pero irracional, de buscar en la naturaleza la garantía de los valores humanos, la manifestación de una pertenencia esencial, o la fidelidad a una racionalidad que nos deja solos en un mundo vacío y sin sentido (Prigogine, 1999). Si bien estas decisiones son individuales, solo cuando afectan patrimonios o legados se hacen objeto de una valoración colectiva, que bajo principios y leyes que rigen una cultura es

cuando pueden evidenciarse como testimonios de una sociedad avanzada. Lamentablemente, no es este el caso del país Venezuela, donde se ubica el corazón del fabuloso mundo de la Guayana pero, ¿acaso sería una expresión oculta de la inestabilidad, del caos? Aquí es donde el triunfo de la ciencia y la racionalidad implícita solo pueden verse en la demostración de que nuestra vida (en el espacio-tiempo infinito) solo es una ilusión. Aunque es un concepto grandioso, sin lugar a dudas es profundamente pesimista, pero nos capacita para enfrentar los cambios en el devenir del tiempo con sensatez y sin nostalgias (Prigogine, 1999, 2012).

Contribución de esta obra para la valoración de la Guayana y su biodiversidad

El presente trabajo se fundamenta en las contribuciones de exploradores y naturalistas desde el siglo XVII hasta la época actual y en las investigaciones realizadas por el autor durante treinta años en las tierras de la Guayana, con especial referencia a la región oriental representada por la altiplanicie de la Gran Sabana y sus tepuyes (ubicada en el estado Bolívar venezolano) y a la región occidental representada por el cerro Duida y sus áreas adyacentes, en el Amazonas venezolano. Dichas investigaciones están basadas en observaciones y estudios meticulosos personales en las áreas de la etnología, espeleología, botánica, liquenología, microbiología, bioenergética, biogeoquímica, ecología, zoología y climatología comparados y discutidos con los estudios realizados por otros naturalistas y especialistas. El objetivo de este relato es reforzar la interpretación científica sobre un mundo natural que necesariamente debe protegerse debido a que representa un escenario único en el mundo para descifrar todos los misterios acerca de la evolución y de las estrategias y potenciales adaptativos de las especies, incluyendo nuestro propio destino.

A pesar de contarse con casi tres siglos de historias e investigaciones sobre la Guayana, aún existen muchísimas incógnitas e interrogantes sobre el origen, endemismo y distribución de las especies vegetales y animales que allí habitan

(Rull, 2004, 2019), por lo cual el calificativo de *Mundo Perdido* pudiera seguirse empleando a pesar de la opinión de algunos autores (Angosto, 2013). Por tanto, no podemos permitir, bajo ningún motivo, la alteración de los ecosistemas y la explotación de sus recursos tanto por la minería como por el turismo salvaje. Muchos de los trabajos recientes sobre las tierras de la Guayana se orientan convenientemente hacia el reconocimiento de su vulnerabilidad ante los factores antrópicos locales y el efecto del cambio climático actual y del calentamiento global que, en gran parte, surgen como consecuencia de la era industrial (Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Lasso *et al.*, 2010; Bovolo *et al.*, 2018; Rull *et al.*, 2005, 2019c). No obstante, no debemos abandonar los estudios descriptivos y la profundización sobre el conocimiento de la composición, funcionalidad, estructura y diversidad del ecosistema guayanés. *Solo cuando conocemos valoramos y cuando valoramos podemos conservar*. Conocer la ruta y grandeza de los primeros exploradores sin prejuicios nos conduce a adentrarnos cada vez más en estos misterios y apreciar esta obra única de la naturaleza.

La obra está dividida en cinco partes y doce capítulos. En la primera se presenta una descripción detallada de los acontecimientos y personas que protagonizaron las exploraciones y descubrimientos de los distintos aspectos científicos y naturales de las tierras de la Guayana, incluyendo la Guayana oriental y la Guayana occidental (capítulo 1). En la segunda parte se describen los aspectos geográficos del área de estudio (capítulo 2), el clima y la diversidad biológica (capítulo 3), la bioenergética de insectos, anfibios, peces y aves (capítulo 4) y el origen, formación y evolución de sus montañas (Pantepui) (capítulo 5). En la tercera parte se atiende la ecología y fisiología de las especies vegetales tepuyanas (capítulo 6), la edafología, ecología, el microclima y la composición de los bosques de galería de la Guayana oriental, con especial referencia a helechos, musgos, hongos y líquenes que integran la Gran Sabana o altiplanicie del Caroní (capítulo 7); se analizan los resultados de las exploraciones e investigaciones en la Guayana occidental, con especial referencia a la ecología de Alto Orinoco y su biota liquénica (cerro Duida y sus áreas adyacentes) (capítulo

8), y se ofrece un estudio detallado sobre los aspectos biogeoquímicos y la microbiología de las cuevas tepuyanas, con especial atención a la cueva Charles Brewer, basado en nuestras propias investigaciones (capítulo 9). En la cuarta parte se describen todos los aspectos relativos a la etnología de las etnias arekuna y taurepang de la Guayana oriental (capítulo 10) y *so'to* del Alto Orinoco (capítulo 11) basados en estudios de campo, incluyendo un análisis sobre sus orígenes, somatología, cultura material, cultura espiritual, lingüística, pensamiento y aculturización. Finalmente, en la quinta parte se desarrollan las bases para una concepción de la Guayana y de su historia evolutiva según la teoría termodinámica de los sistemas abiertos no-equilibrados, que incluye el análisis sobre los flujos de energía y control de la entropía en Pantepui a lo largo del tiempo; el rol de estos aspectos en la evolución de las etnias de la Guayana; se ofrece un ensayo biotermodinámico sobre una interpretación unificada de la heterogeneidad metabólica en la Guayana, y se brinda una especulación sobre el destino de la Guayana y el sentido de su preservación (capítulo 12).

Una parte del contenido de esta obra, referente a la ecología, liquenología y climatología tepuyanas, bioenergética, biogeoquímica y microbiología de la cueva de cuarcita Charles Brewer, así como también referente a la etnología y etnozoología del Alto Orinoco y del estado Bolívar, constituyen aportes novísimos para la ciencia de la Guayana, en tanto nunca antes habían sido publicados con tanto detalle por el autor. Gran parte de esta información permaneció en notas y apuntes durante más de veinte años sin salir a la luz pública.

De acuerdo al objetivo de este libro, se consideró de valor seleccionar un conjunto de dibujos y acuarelas de los naturalistas del siglo XVIII y XIX a fin de ilustrar algunos de los escenarios y especies de la Guayana y enaltecer con ello su obra científica. Muchos dibujos y fotografías fueron elaborados y obtenidos por el autor, excepto en los casos donde se menciona la fuente. La contribución del gran explorador y fotógrafo Sr. Javier Mesa engalana esta obra con espléndidas fotografías de especies de plantas y sobre la fisiografía de la Guayana.

Al poner a la disposición del público en general esta información, se pretende fomentar el interés por los estudios de los diversos aspectos científicos de las tierras de la Guayana. Espero que este libro sea de utilidad para los ecólogos, botánicos, zoólogos, ambientalistas, etnólogos, geólogos, biofísicos, etnolingüistas, historiadores y filósofos y para todos aquellos interesados en ampliar y profundizar el conocimiento de una de las regiones naturales más antiguas del planeta. De igual manera, espero sensibilizar e influir en aquellos de quienes de-

penden las grandes decisiones políticas, a fin de lograr soluciones drásticas que permitan revalorizar estos ecosistemas y proteger dicho patrimonio de la especie humana más allá de los funestos intereses del extractivismo industrial.

VICENTE MARCANO
En un lugar de la Sierra Nevada andina
de Mérida, 2019

AGRADECIMIENTOS

Una obra de esta naturaleza habría sido imposible realizar sin la asistencia, participación y apoyo de un gran número de personas:

Dr. Claude Sastre del Museo Nacional de Historia Natural, París, por su apoyo y conocimientos compartidos en nuestras expediciones a la Guayana y por la revisión de cada capítulo y valiosos comentarios; al Dr. Günter Gerlach, Universidad de Heidelberg y Dr. Tilman Neudecker, Universidad de Wuerszburg, Alemania, por haberme permitido realizar mis trabajos de campo durante 1988; Dra. Emily de Berrizbeitia y Dra. Janine Sujo Volsky del Museo de Ciencias Naturales de Caracas, por el análisis del material antropológico recogido en nuestra expedición de 1987 y por el apoyo de mis pasantías en dicha institución; Dr. Ramón Abdem Lancini y Dr. Gonzales-Sponga, por la identificación de especímenes recogidos en mis expediciones de 1987-1989; Dra. Alicia Moreau de la Dirección de Hidrología del Ministerio del Ambiente, por su apoyo para la implementación instrumental meteorológica en las expediciones de 1987-1989; a los doctores Alan Smith de la Universidad de California, Teresa Iturriaga de la Universidad Simón Bolívar; John Mickel del New York Botanical Garden; H. van der Werff del Missouri Botanical Garden; Rolla Tryon de la Universidad de Harvard y Karl Kramer de la Universidad de Zúrich, quienes nos asistieron en la determinación de una gran parte del material de pteridofitas colectado durante las expediciones de 1987-1989 y nos brindaron asesoría y bibliografía; al profesor Volkmar Vareschi, maestro quien me inspiró en la orientación filosófico-natural de mis investigaciones en el trópico y a quien en vida colaboró en la determinación de las colecciones de líquenes y helechos colectados en la Guayana; al Dr. Julian Steyermark, Dr. Leandro Aristeguieta, Dr. Mauricio Ramia, Dr. Otto Huber, Dr. Ernesto Foldats y Sr. Bruno Manara, del Jardín Botánico de Caracas, por su aporte durante mis investigaciones entre 1987-1996 en la Guayana y al Dr. Gilberto Morillo y Dr. Francisco Delascio por permitirme el acceso y trabajo en el Herbario Nacional de Venezuela; Dr. Valentí Rull del Castillo, IVIC, por sus observaciones, información y bibliografía; al Sr. Juan Otero, del Fundo Minero La Hoyada, sur Gran

Sabana, al permitirme la estancia en varias ocasiones; y a los taurepang Marcelino Vásquez, Lorenzo y Elena, amigos eternos, quienes me revelaron su mundo oculto de tradiciones, mitos y costumbres milenarias.

Expreso mi reconocimiento a todo el equipo de las expediciones Duida-Marahuaka 1994-1996, al Dr. Wilfredo Franco, por todas las gestiones que permitieron contar con el apoyo de la Corporación Técnica Alemana (GTZ), Naciones Unidas (PNUD, Comunidad Europea (UE). De igual manera al Dr. Miguel Plonczak, Dr. Héctor Scandell, Dr. José Gonzales Herrera y a mis compañeros de expedición, Dr. Antonio Morales-Méndez, amigo inseparable, quien incondicionalmente me brindó todo su apoyo y sabiduría para el estudio de la química de los líquenes; Ing. Ligia Galiz, amiga y expedicionaria a toda prueba, la cual sin su apoyo habría sido imposible la organización de las expediciones; Dr. Antonio Descesao, Dr. Enrique La Marca, Dr. Pietro Pietrantonio, Sr. Nelson Albornoz y a mis amigos *so'to* eternos, Aniceto, Luis, Francisco Díaz y demás miembros de las comunidades de La Esmeralda, Acanaña y Culebra del Alto Orinoco de quienes aprendí las «verdaderas enseñanzas de la selva». De igual manera, expreso mi gratitud al Dr. Harrie Sipman del Jardín Botánico-Museo Botánico de Berlín, quien constituyó un aliado en las investigaciones de los líquenes tropicales; Dr. Gastón Guzmán, Dr. Teuvo Ahti, Dr. W. Coppins, Dr. D. Galloway, Dr. Robert Lucking, Dr. André Aptroot y Dr. Gintvaras Kantvilas por la identificación de especímenes y sugerencias; Dra. Eldrys Rodulfo de Gil, Dr. Oton Holmsquist de la Universidad de Los Andes, por su confianza y apoyo logístico y al personal del Centro de Microscopia Electrónica de la Universidad de Los Andes, especialmente a la Dra. Rosa Virginia Mendoza y Dr. Ernesto Palacios Prü.

El autor desea expresar su gratitud a todos los miembros de la expedición Chimantá 2005, al Sr. Federico Mayoral, Sr. Charles Brewer-Capriles, Sr. Roberto Brewer, Sr. Rafael Eraso, Sr. Javier Mesa, Sr. César Barrio-Amorós y Sr. Luis Carnicero por el apoyo logístico y organizacional; a mis estudiantes y asistentes del Laboratorio de Biología y Química Evolutiva del Centro de Microscopia Electrónica de la Universidad de

Los Andes, Roxana Pérez, Luis Fajardo, Ricardo Díaz, Ing. Alberto Rojas e Ing. Alirio Balza por su asistencia técnica en el análisis químico y físico de las muestras; a todos los miembros del equipo de espeleología participante de la República Checa y Eslovenia. Al Dr. Christopher McKay de NASA-Ames Research Center y Dr. Rafael Navarro-González del Instituto de Ciencias Nucleares, UNAM, por su apoyo, confianza y colaboración en la utilización de equipos y sensores para el estudio del clima en la región de la alta montaña tropical.

De igual manera, expreso mi reconocimiento al Sr. Federico Mayoral, quien cubrió los costos operativos y técnicos de la cuarta expedición Chimantá 2006; al Dr. Luis Enrique Cottin, Presidente Nacional de BBVA Banco Provincial, quien cubrió los costos parciales de los vuelos en helicóptero, y al Dr. Charles Brewer-Carías, quien atendió la organización general de la expedición Chimantá 2006 y extendió la invitación al autor para desentrañar el significado de los bioespeleotemas de las cuevas tepuyanas. De igual manera, hay que mencionar el valioso apoyo que nos ofreció el Sr. Javier Mesa, experimentado expedicionario a nivel mundial, quien cubrió los detalles técnicos de ambas expediciones. Reconocemos también el apoyo del Sr. Ben Williams, piloto de helicópteros, quien nos accedió a las difíciles condiciones del Chimantá tepui y a la cueva Charles Brewer en varias ocasiones.

De igual manera, el autor reitera su agradecimiento especial al Sr. Javier Mesa, por su valioso aporte de las decenas de fotografías de un valor científico y documental inigualable, las cuales engalanan y resaltan el valor de esta obra; al Sr. César Barrio-Amorós por su esmerado interés de aportar bibliografía y fotografías referentes a la herpetofauna del *Mundo Perdido*, y de igual manera, con carácter muy especial, al Dr. Charles Brewer-Carías por haber tenido la gentileza de realizar una presentación y revisar las últimas pruebas editoriales del libro y haber proporcionado un enorme cúmulo de información inédita y en extremo valiosa sobre sus últimos trabajos en el escudo de Guayana.

También expreso mi reconocimiento al personal administrativo, técnico y obrero del Rec-

torado y Vicerrectorado administrativo de la Universidad de Los Andes por todo su apoyo en el desarrollo del presente proyecto durante los años 2004-2010, muy especialmente al profesor Léster Rodríguez Herrera, auténtico gerente y visionario académico, quien siempre manifestó su confianza y apoyo incondicional a nuestro equipo de trabajo y a mi persona, al otorgar los soportes necesarios para mis actividades de campo en los estudios efectuados en el Chimantá tepui y por el apoyo y financiamiento para mi estadía en los laboratorios de Madrid, demostrando anteponer la institución a sus intereses personales; al profesor Manuel Aranguren, por su apoyo constante y paciencia, quien supo interpretar el significado que tiene para la Universidad de Los Andes y para el país la investigación científica. De igual manera, expreso mi reconocimiento a todo el personal del Centro de Investigaciones Atmosféricas y del Espacio, de la Universidad de los Andes (CIAE-ULA), Ing. Leonardo La Cruz, Dr. John Ferreira, Ing. María Alejandra Parco y a mis estudiantes, Br. Enrique Parada y Br. Andrew Landaeta; al Dr. Ricardo Amils, jefe del laboratorio de extremofilia, quien invitó al autor a realizar los estudios en sus laboratorios y a todo su equipo del Centro de Biología Molecular Severo Ochoa del CSIC-UAM de Madrid, al Dr. Emiliano Sánchez, quien con toda paciencia y sabiduría, asistió al autor en los análisis de los bioespeleotemas de las cuevas del Chimantá; a la Dra. Elena Gonzales-Toril del Laboratorio de Extremofilia del Centro de Astrobiología de Madrid (INTA-CSIC, asociado a NASA). De igual manera, expreso todo mi agradecimiento a la Sra. Gisela de Civrieux, por permitirme estudiar las colecciones etnológicas de la Amazonas pertenecientes al profesor Marc de Civrieux y tener acceso a varias fuentes bibliográficas; al Dr. Franco Urbani, por su interés y recomendaciones, y nuevamente y de manera muy especial a mi amigo y colega de toda la vida el Dr. Harrie Sipman, por la revisión esmerada del libro, consejos y observaciones y por su reconocimiento a la importancia de esta obra expresado en el prólogo. Finalmente, hago un reconocimiento al equipo editorial del CSIC de Madrid, revisores y de manera especial

a la Dra. Carmen Grande, por su paciencia, gestiones y esfuerzo editorial que condujeron a la publicación de este libro.

Reservo este espacio de mis reconocimientos a mi padres, Sr. Luis Marcano y Sra. Sara de Marcano; a la Sra. Ana Núñez y a la Sra. Rossana Calderón, por su apoyo durante mis expediciones de 1994-1996 y 2005-2006; a la Sra. Laura Castillo, por haberme motivado y estimulado en la toma de decisión de haber emprendido la elaboración de este libro y por la lluvia de ideas permanentes que surgieron durante largas horas de discusiones, a ella dedico este libro con todo mi amor. De igual manera, expreso toda mi gratitud a mis hijos Louis Ganesha y Santiago por su permanente apoyo y solidaridad. Finalmente, quiero expresar mi más profundo y ma-

yor reconocimiento, a quien ha constituido mi mecenas, material y espiritual, sin ella este libro jamás habría sido emprendido como una de las empresas más importantes y de mayor esfuerzo de mi vida y, sobre todo, bajo condiciones de la mayor crisis social, económica y política que ha atravesado el país (Venezuela) desde donde parten todas las actividades científicas exploratorias, de investigación, estudio y análisis de las extraordinarias maravillas de la Guayana; donde he desarrollado este libro, en mi refugio de la finca *Kailasha*, al pie del pico Humboldt en la Sierra Nevada de Mérida; me refiero a mi hija Usha Marcano, quien ha sido mi conexión vital (umbilical) con el mundo exterior y a quien dedico este libro como el mayor regalo que pueda ofrecerle en vida.



CAPÍTULO 1

SIGUIENDO LA RUTA DE LOS PRIMEROS EXPLORADORES

Nosotros y otras personas creemos realmente que junto con la preeminencia lograda por el Homo sapiens hay una gran responsabilidad moral a la que no podemos darle la espalda. Quizás especialmente porque tenemos el poder de destruirlos, debemos respetar los derechos de nuestros cohabitantes de la Tierra

Paul y Anne Ehrlich, 1984

Extinción

1. LOS PRIMEROS DESCUBRIMIENTOS

La exploración constituye una expresión sofisticada de la curiosidad humana, la cual es característica de los primates. Esta tiene su origen en la necesidad, incrementada durante la evolución del cerebro, de reconocer e interpretar el mundo que nos rodea, ocupar nuevos espacios en la búsqueda de recursos alimenticios, y en los desplazamientos, tanto por conflictos entre grupos humanos (Wrangham, 1999), como por las presiones ambientales producidas ante los cambios climáticos estacionales o Cuaternarios (Goebel, 1999). Durante el ascenso del hombre, la necesidad de explorar el mundo adquirió grados de complejidad mayores, al trascender las distintas regiones y escenarios de la geografía terrestre y dirigir la aten-

ción mucho más allá, hacia los confines del espacio exterior.

La historia de la diáspora de los primeros australopitecinos desde el continente africano hacia el continente euroasiático y el poblamiento de América (Bonatto y Salzano, 1997; Dugoujon *et al.*, 2004; Derricourt, 2005; Dennell y Roebroeks, 2005; Henn *et al.*, 2012; Shi *et al.*, 2013) nos revela la inquietud de la especie humana para trascender el espacio y el tiempo en la búsqueda de nuevos ambientes que satisficieran sus necesidades ecológicas, materiales y espirituales. Esta misma motivación impulsó también a los primeros exploradores del Nuevo Mundo.

A los primeros exploradores españoles se les debe atribuir el protagonismo de las historias referentes a la existencia y búsqueda de la

FIGURA 1. Obra de Sir Walter Raleigh publicada en 1596 donde se describe con detalle por primera vez la geografía de la Guayana y la existencia de los reinos de los Epuremei, Emeria, Amapaia y la de los guayanos, incluyendo la descripción del mítico lago Parima y la ciudad de Manoa.



ciudad del Rey Dorado (Gran Patiti, Gran Moxo, Gran Paru o Enim), comentado por Humboldt como un mítico personaje cubierto de polvo de oro (Humboldt, 1985, IV: 538-539).

En un viaje hacia el Alto Amazonas que condujo a su descubrimiento, «Gonzalo Pizarro, hermano del marqués Pizarro, y Francisco de Orellana, iniciaron la búsqueda del Dorado en 1540, desde Zumaque, donde ellos se encontraron por accidente, y descendieron por el río Coca...» (Schomburgk, 1843a). Comentaba el historiador William Prescott (1847: 1078) que Orellana, a su llegada a España en 1542, «relató todas las circunstancias a la corte acerca de su viaje a las naciones de las Amazonas que él descubrió sobre los bancos del río, sobre el Dorado, el cual aseguró sobre su existencia en las regiones cercanas y otras maravillas. Su audiencia escuchó con oídos ávidos los relatos del viajero y en una era de maravillas cuando los misterios de Occidente y Oriente salían a la luz hora tras hora, dichos relatos podían ser excusados por no discernir la línea de la verdad entre el romance y la realidad».

Otros aventureros españoles, motivados por las historias de Orellana, intentaron en vano hallar el reino de El Dorado. En 1560, Pedro de Ursúa descendió por el río Papamene (conocido en el presente como Caquetá o Yapura) en búsqueda de El Dorado, sin éxito alguno. De igual manera, Don Pedro de Silva, recibiendo el permiso de la corte de España con el fin de conquistar El Dorado, partió desde el puerto de Borburata y atravesó la región de los Llanos de Venezuela. Abandonado por sus soldados, retornó en 1570 a Barquisimeto desde donde viajó a Perú y se embarcó a España. En su retorno fue asesinado por los indios caribes (Oviedo, 1851, tomo I, lib. VI, cap. 5 y 6; Schomburgk, 1843a).

Según los relatos de los primeros cronistas, habría sido Juan Martínez, maestro de municiones de Diego de Ordaz, quien descubrió en 1570 la ciudad de Manoa. Comentaba Raleigh (1596: 20):

Después que Martínez vivió 7 meses en Manoa y comenzó a entender el lenguaje del país, el Inga —el emperador— le preguntó si

deseaba retornar a su propio país o deseaba permanecer junto a él. Sin embargo, Martínez no deseó estar más allí y obtuvo el favor del Inga de partir, con quien envió varios Guayanianos para conducirlo a través del río Orinoco todos cargados de mucho oro tanto como pudieron transportar, lo cual el Inga le dio a Martínez al partir. Sin embargo, al llegar a las riberas del río, los habitantes de su márgenes, los Orinocoponi, les robaron a él y a los Guayanianos todo el oro...

La relación del viaje de Martínez fue enviada al consejero real en San Juan de Puerto Rico donde Antonio Berrio obtuvo una copia (Raleigh, 1596; Schomburgk, Richard, 1848; Ojer, 1960), la cual fue enviada a su vez a su campo-maestro, Domingo de Vera a España, con el fin de preparar una expedición para la conquista de El Dorado, «o como se comenzó a llamar, la Laguna de la Gran Manoa» (Schomburgk, 1843a: 17). La expedición partió el 23 de febrero de 1595 desde el puerto de San Lúcar, diecisiete días después de que Raleigh partiera desde Plymouth (6 de febrero de 1595), y arribó el 16 de abril de 1595 (Schomburgk, 1843a).

Don Antonio de Berreo y Oruña fue gobernador de Trinidad, y se casó con una hija del gran Adelantado Gonzalo Jiménez de Quesada, el fundador del «Nuevo Reino de Granada», de quien heredó sus fortunas y el deseo de descubrir las riquezas sin límites de la Guayana (Schomburgk, 1843a).

Aún esta región del Nuevo Mundo no era conocida como la Guayana. Fue a partir de los relatos que hiciera Sir Walter Raleigh en 1596 en su obra *Discovery of the Large, Rich, and Beautiful Empire of Guiana*, que se diera a conocer como un mundo mítico y quimérico en ultramar, de mayores dimensiones que las concebidas por los aventureros españoles (figura 1). Este mundo, la «Guayana» (*Guiana* de Raleigh) transformó por completo la tranquilidad de los europeos y muy especialmente de los ingleses, quienes supieron satisfacer simultáneamente las ansias de enriquecimiento material con la pasión de desentrañar los misterios acerca de la geografía y fenómenos naturales de un mundo desconocido en ese entonces (Ojer, 1969).

FIGURA 2. Mapa de la Guayana y de la Nueva Andalucía de Jodocus Hondius elaborado en 1598 a partir de las observaciones y descubrimientos que hiciera Sir Walter Raleigh en 1595 en su exploración por el territorio de la Guayana. Sobre la línea Aequinoctialis se puede apreciar el inmenso lago Parima y más hacia el norte el lago Cassipa y la ubicación de los reinos de los Epuremei y Emeria, descritos por Raleigh. Este es el primer mapa conocido que un cartógrafo hiciera sobre esta región.

Las descripciones de Raleigh acerca de una región del continente americano repleta de maravillas y riquezas (figura 2), animó a muchos exploradores a realizar las más increíbles hazañas e incursiones científicas.

Negar el valor histórico, geográfico y etno-geográfico de la obra de Raleigh es como negar la importancia de las obras de Aristóteles, de *La Iliada* o *El Mahabharata* solo por aludir la existencia de quimeras o seres fantásticos que se correspondían con el grado de evolución del pensamiento de la época. «El conocimiento general correcto sobre la geografía que Sir Walter Raleigh adquirió sobre estas regiones es sencillamente maravilloso» (Schomburgk, 1843a: 30). Una opinión compartida de igual manera por Humboldt (1985, IV). Quizás el

reproche histórico a la obra de Raleigh sea el haber despertado el ansia y la codicia en la humanidad a niveles sin precedentes y no haberse hallado un reino con las esplendorosas fortunas materiales descritas por él que la complaciera. Lo cual resulta paradójico, al inventariarse todo el oro que el imperio español sustrajo de estas tierras, el cual resultó presumiblemente incalculable.

Según Raleigh (1596), Manoa era «la ciudad imperial de la Guayana, la cual los españoles llamaron el Dorado, por la grandiosidad y por sus riquezas». «El imperio de Guayana se encuentra directamente hacia el Este de Perú en dirección al mar, y está bajo la línea equinoccial y posee más abundante oro que cualquier parte de Perú y más grandes ciudades o iguales a esas que nunca en Perú llevaron florecer jamás» (Raleigh, 1596). Otro rei-



no poco mencionado, pero con inmensas fortunas de oro, fue el de Amapaia, el cual se encontraba cerca de las «aguas rojas perniciosas» del Alto Caroní y «fue maravillosamente rico en oro y está situado también sobre el Orinoco» (Raleigh, 1596: 31-32).

La descripción de los pueblos indígenas, de sus gentilicios y de sus relaciones y hábitos en la obra de Raleigh son extraordinarias, hasta el punto de que la mayoría de ellas fueron reconocidas por Robert Schomburgk en sus viajes y se cotejan con las que después confirmaran otros exploradores. Por ejemplo, al comentar Schomburgk la obra de Raleigh (Schomburgk, 1843a: 56) quien ubicó el reino de Emeria en la región de los *carapana*, explica: «La costa entera de la Guayana entre el Amazonas y el Orinoco fue llamada durante los siglos XVII y XVIII Caribania, o la Costa Salvaje. Se supuso que esta región recibió el nombre por ser la residencia principal de los indios Caribes». Otro dato de relevancia en la búsqueda de los orígenes del nombre del río Orinoco, es suministrado por Raleigh y discutido por Schomburgk (1843a: 78): «La ocurrencia de esta palabra ha sido de gran interés para nosotros. Revela que los Orinococoni fueron una rama de la tribu Makushi, quien ahora habita las sabanas de los ríos Rupununi y Branco». Schomburgk, a partir de innumerables ejemplos de topónimos mencionados por Raleigh, cuyas composiciones y adjetivos se corresponden con voces Makushi, establece que «la analogía de estas y otras voces no es meramente accidental, no obstante revela que los Makushi o al menos una rama de esa tribu, habitaron primero el río Orinoco». Sobre los distintos nombres que ha recibido el río Orinoco ver Schomburgk (1843a: LXX).

Al haber fracasado en sus exploraciones para descubrir El Dorado, Raleigh fue condenado a muerte por el rey de Inglaterra James I y decapitado el 29 de octubre de 1618 (Duvols, 1985: 213).

El primer estudio científico sobre la biodiversidad y ecología del escudo de Guayana fue realizado por la naturalista alemana María Sibylla Merian, a finales del siglo XVII e inicios del siglo XVIII. A los cincuenta y dos años de edad, viajó en compañía de su hija menor (Dorothea María) a la región de la Guayana Holandesa, hoy Surinam, entre 1699 a 1701 (ver capítulo 3). Nunca antes una mujer había emprendido un viaje de tal naturaleza, sola y sin compañía masculina alguna. Su expedi-

ción científica fue subvencionada por Merian a partir de recursos logrados con la venta de sus obras artísticas (Paravisi-Gebert, 2017).

La concepción biológica y evolutiva de María Sibylla estaba tan adelantada a su tiempo, que impulsó su investigación convencida en la existencia de un principio de «cambio y transformación de la naturaleza», por lo cual atendió y profundizó el estudio de los procesos de metamorfosis de los insectos con tan gran interés: «Mi interés es comprender los cambios que se presentan entre los insectos y su relaciones con las plantas y con el medio» (Merian, 1705). De allí, la importancia que brindó al estudio de la alimentación (energía) de los organismos en general, el desarrollo y cambios ontogenéticos, por lo cual podría considerarse como pionera no solo de la ecología y de la entomología, sino de la biotermodinámica o bioenergética (ver capítulo 4) (Nebel 1964; Kaiser, 2001; Paravisi-Gebert, 2017). Por tales razones, ¡María Sibylla debe ser considerada, la primera investigadora sobre la *biodiversidad y evolución de la vida en la Guayana*! (ver capítulo 3).

En la primera mitad del siglo XVIII, se puede reconocer la incursión realizada por el médico-cirujano alemán Nicolas Horstman entre los años de 1739 a 1742, como la primera actividad exploratoria de la Guayana del este (esequiba) y del norte de la Amazonia (*wild coast* o costa salvaje, nombre dado por los holandeses) de carácter «no militar o evangelizadora» (Harris y Villiers, 1911; Ríos, 2015).

Partiendo el 13 de noviembre de 1739 desde Demerara, en compañía de Christian Ruijsch y Leonardo Ronij, Horstman penetró por el río Esequibo y remontó el curso de este por primera vez hasta más allá de la confluencia del Cuyuni y del Mazaruni. Luego continuó por el Alto Rupununi, hasta llegar al «Lago Amucu como es llamado por los indios, el cual está lleno de juncos y presenta dos islas en su centro» (Harris y Villiers, 1911: 174; Porro, 2013). Después realizó un breve viaje por tierra que lo llevó al Pirara y de aquí al Maho, hasta su confluencia con el Tacutu, río que lo condujo al río Branco (o Parima), tributario del río Negro. El 16 de julio de 1742 llegó a la villa de Aricari, a orillas de este último río, donde «después de superar grandes peligros y dificultades en las

aguas e indios salvajes, fui robado por un fray Carmelita, misionero de la villa» (Harris y Villiers, 1911: 174). Su misión fue averiguar para el gobernador de Esequibo (Laurens Storm Van Gravesande), región que estaba bajo el control de los Estados de Zelanda (parte de la confederación de los Países Bajos), cuál era la frontera hispano-portuguesa en el Amazonas. Si bien el descubrimiento de la desembocadura del río Esequibo se suele atribuir a los navegantes de Cristóbal Colón (Gil, 1989; Colón, 1995), específicamente a Juan de Esquivel (de quien recibe el nombre que propusiera el español Alonso de Ojeda), existe evidencia lingüística y etnohistórica que demuestra que el nombre no proviene del español Esquivel (Harris y Villiers, 1911: 9).

Schomburgk (1840d: 11) reconoció los nombres indígenas *Aranauma* para el Bajo Esequibo y *Coatyang-Kityou* para el Alto Esequibo. Según Im Thurn (1883): «El origen atribuido —por los españoles— al nombre Esequibo no es cierto. Se dice de manera usual haber sido nombrado por Juan d' Ezquibel, un miembro de la tripulación de Colón. No obstante, no se debe olvidar que el nombre indio Caribe para el río es Scapi o más correctamente Esscapi».

Horstman realiza la hazaña de explorar su curso e identificar sus tributarios, por lo cual podría conferírsele el mérito de llamar también por su nombre a dicho afluente. La importancia del viaje de Horstman se aprecia en la elaboración de un mapa que describe por primera vez la hidrografía de la Guayana Oriental (figura 3). En su viaje registró la presencia de «rocas cubiertas de varias letras y figuras» —petroglifos— en el margen del río Esequibo (Harris y Villiers, 1911: 173); también realizó observaciones sobre el *Gymnotus*. En él disipa la versión del Dorado de la Parima y confirma la existencia de la Gran Laguna y su comunicación con el Amazonas por el río Branco (*río Blanco*, llamado así por los holandeses). La concepción geográfica posterior (e.g. mapa del padre Bernardo Rotella) tergiversó y alteró el conocimiento de Horstman y consideró el lago Parima o Amucu como el centro distribuidor de las aguas que van a las hoyas del Amazonas, Esequibo y Orinoco (Gillij, 1780; Gravesande, 1897; Ojer, 1962; Porro, 2013; Ríos, 1987, 2015).

Destacaron también en este período, el ornitólogo francés François Levaillant (1801), nacido en Surinam, quien puede considerarse el primer naturalista en estudiar sistemáticamente las aves del escudo de Guayana entre los años de 1763 a 1817 (ver capítulo 3). Como también el naturalista, químico y médico estadounidense Edward Bancroft (1769), quien recorrió el este de la Guayana en 1766 (*dutch Guiana*), desde el Esequibo atravesando Surinam hasta el río Maroní. Bancroft escribió lo que puede considerarse el «primer ensayo sobre la historia natural de la Guayana», conteniendo una descripción detallada de su geografía, clima, plantas cultivables, animales, aves, serpientes, insectos, costumbres y creencias religiosas de las etnias, además de realizar valiosísimas observaciones médicas y fisiológicas de sus habitantes y experimentos pioneros acerca de la fisiología de los peces eléctricos (*Gymnotus*).

A mediados del siglo XVIII, se organizó la primera expedición científica auspiciada por la Academia de Ciencias de París, la cual conducen los franceses y geógrafos Charles-Marie de La Condamine, Luis Godin y Pedro Bouguer, y en la que participa el naturalista y médico Joseph de Jussieu (Pelayo y Samper, 1993). Por disposición del rey Felipe V acompañaron a los académicos franceses los españoles Jorge Juan y Antonio de Ulloa. Esta expedición, realizada en 1743, representó la primera expedición a la Guayana de carácter estrictamente científica y multidisciplinaria, bordeando la costa de Surinam y la Guayana Francesa, para entrar hacia el interior del río Amazonas, y remontar luego el río Negro al Norte de Brasil (figura 4) (de La Condamine, 1778: 113). Aunque los objetivos de esta expedición fueron principalmente de carácter geodésicos (confirmar la teoría de Isaac Newton referente al carácter convexo de la Tierra en el Ecuador), de La Condamine se interesó también en estudiar las costumbres y la etnobotánica de los habitantes del Amazonas. De sus estudios realizó importantes descubrimientos, como la preparación del veneno conocido como *curare* (alcaloides bis-bencilsoquinolínicos, monoméricos y diméricos extraídos de las plantas *Chondrodendron*, Fam. Menispermaceae y *Strychnos*, Fam. Loganiaceae) y la planta *quina*



FIGURA 4. Mapa elaborado por de La Condamine y certificado por la Academia Real de Ciencias de Francia el 7 de noviembre de 1745, en el cual se describe la ruta de su expedición a través de las costa de la Guayana y el cabo de Nord, continuando luego por el río Amazonas, y remontando luego el río Negro, el cual penetró el 23 de agosto de 1743; se establece su ubicación y unión con el río Orinoco (foto del texto original, de La Condamine, 1778).

(*Cinchona officinalis* L.). No obstante, de La Condamine desestimó los relatos de Raleigh, relacionando la mítica ciudad de Manoa con la tribu de los *manaos* existente en el Amazonas, los cuales «no abrían penetrado el río Orinoco» y «extraerían el oro de minas ubicadas en la región del río Casiquiare» (*l'Yquiari*) (de La Condamine, 1778: 122-127). Para de La Condamine fue de interés la información obtenida acerca de la posible comunicación del Orinoco con el Casiquiare (de La Condamine 1778: 118-119), lo cual motivara a Humboldt a emprender el descubrimiento de esta conexión. Su encuentro con Nicolas Horstman en la villa de Aricari sobre el río Negro fue de gran importancia, quien entregó el extracto de su diario y croquis a de La Condamine contribuyendo así con este en la elaboración de su mapa (Giliy, 1780: 49; Harris y Villiers, 1911: 167) (figura 4).

El reino del «Señor Dorado» nunca llegó a ser descubierto en los años sucesivos, tal como lo imaginaron los primeros exploradores españoles. La expedición de límites de 1750, dirigida por Joseph Solano, constituyó la única iniciativa conocida de exploración científica de la Guaya-

na occidental, al sureste de Venezuela, por parte del imperio español con la finalidad de conocer todo lo referente a su flora, fauna, culturas y obtener un dominio cartográfico más preciso de los límites de la colonia española (Perera, 2015). Esta expedición lamentablemente resultó un fracaso, que cobró la vida de sus científicos, incluyendo la del discípulo de Carlos Linneo, el botánico Peter Löfling (Huber y Wurdack, 1984). Para Humboldt esta expedición no fue más que un intento y afán enmascarados por controlar la región, la cual tenía «el verdadero interés de ir tras la búsqueda del Dorado» (Humboldt, 1985 IV: 386) (ver capítulo 3).

El histórico viaje por las *regiones equinociales del nuevo continente* realizado por Alexander von Humboldt junto al botánico y médico francés Aimé Bonpland, específicamente por las regiones de los raudales del Orinoco Medio, Atabapo, Alto Orinoco, Casiquiare y Río Negro, durante su expedición de 1799 (figura 5), le otorgaría el reconocimiento de constituirse en el *primer explorador científico multidisciplinario de la Guayana*. Esta afirmación está basada considerando las incursiones y los diversos estu-

dios meticulosos sobre botánica, fisiología, zoología, etnología, geografía, geofísica y geología (Minguet, 1969; Castrillón, 1995), que Humboldt realizara en esta región. Despierta la curiosidad el hecho de que Humboldt no dejara de mostrar su interés en lo referente a la situación geográfica del lago Parima y la ciudad de Manoa (Porro, 2013), los cuales fueron mencionados por Raleigh (1596) como el epicentro del reino de la Guayana.

Humboldt, a partir de observaciones locales comentó la existencia de un mito del Dorado subdividido en dos mitos: *El Dorado occidental* (o de los *Omaguas*) y *el Dorado oriental* (o de la *Parima*). «Es indudable que todo el país entre el Amazonas y el Orinoco, fue vagamente designado con el nombre de Provincias de El Dorado», pero las búsquedas se centraron principalmente hacia el suroeste y noreste del río Negro (Humboldt, 1985, IV: 539). *El Dorado occidental* (el de Antonio de Berrio) estaría ubicado entre la antigua Cundinamarca hasta Río Negro y el Orinoco, llamado en otros tiempos *Enim* o *Imperio del Gran Paytiti*. Humboldt comentó a partir de relatos de los propios indígenas, «la existencia de una Laguna de Oro, rodeada de montañas y tan grande que no es posible ver la ribera opuesta» y ubicada en el Alto Uaupe (Vaupés) (Humboldt, 1985, IV: 213-214, 538-539). *El Dorado oriental* (el de Raleigh), y por consiguiente el lago Parima, los reconoce en las tierras ubicadas al pie de la sierra Pakaraima, las cuales «están expuestas a frecuentes inundaciones», lo cual pudiera dar lugar a lagunas temporales durante la época de lluvias. Esto explica cómo «este lago fue siendo aumentado poco a poco, hasta hacer un mar interior (la Laguna Parima o Roponowini de Jodocus Hondius)» (Humboldt, 1985, V: 290, 538-539). Este lago se extendería hasta el istmo del río Rupununi y el río Esequibo (Humboldt, V: 290, 1985). Humboldt (1985, V: 299) consideró de gran importancia las observaciones que hiciera Robert Schomburgk acerca de identificar el lago Amucu (o el lago Amookoo de Im Thurn; 1883: 37) como «el núcleo del Lago Parima y del pretendido mar blanco». Humboldt cita al padre Acuña para referir otros nombres que recibió este lago, tales como *Manoa* y *Yenefiti*. Los indígenas de esta región, conocidos como *manoa* o *manaos*, «le trajeron al padre Fritz, en 1687, bastantes láminas de oro batido» (Humboldt,

1985, IV: 213). «El pueblo de los *Mayenaos* fue convertido entonces, mediante una pronunciación inexacta en *manaos*... hallado en el valle de Río Branco», al norte del estado Roraima, en Brasil (Humboldt, 1985, V: 290).

La existencia del lago Parima o Amucu no se considera hoy día solo un mito geográfico (Brewer-Carias, 2022). Existe evidencia geológica que soporta que este lago pudo haber estado presente desde hace millones de años, no obstante habiéndose reducido con el pasar del tiempo y desplazado desde la región de Takutu en el Esequibo (ver figura 9 de este capítulo) hasta la confluencia del río Negro con el río Solimões en el territorio de Roraima, Brasil (Frailey *et al.*, 1988; Marroig y Cerqueira, 1997; Pedreira *et al.*, 2003; Amaral-Soares, 2007). Es probable que en la época de los primeros exploradores persistiera aún el recuerdo entre los indígenas sobre la existencia de este gran lago, convirtiéndose un hecho paleohistórico de importancia biogeográfica en un mito ancestral de larga tradición (Porro, 2013) (ver capítulo 5, secc. 5.1).

Para Humboldt representó un anhelo, y también una frustración, no haber visitado la región del Esequibo y las sabanas del Rupununi, ocupadas por el Imperio Británico, además de la altiplanicie del río Caroní y el cerro Roraima. Este vacío en sus conocimientos geográficos lo buscó cubrir brindando el estímulo a muchos exploradores, y de manera especial al legendario naturalista, el Dr. Robert Schomburgk, para que emprendiera un reconocimiento por este vasto territorio (1835-1843). Las observaciones recogidas por Schomburgk fueron de enorme importancia en las discusiones que Humboldt hiciera sobre la Guayana, a quien cita en innumerables oportunidades (Humboldt, 1985, IV). Los viajes y exploraciones de Schomburgk lo convirtieron en el *verdadero descubridor científico de la Guayana* y en el explorador selvático más notable de todos los tiempos, de quien trataré sobre su vida y obra en detalle más adelante.

Durante la primera mitad del siglo XIX, los hallazgos obtenidos por el zoólogo austriaco Johann von Natterer (1817-1835) junto a los naturalistas alemanes Johann Spix y Karl Friedrich Phillip von Martius (1817-1820), y los ingleses Alfred Wallace, Henry Bates y Richard Spruce (1848-1854) (cuya obra analizaré a lo largo de este libro) (tabla I), comenzaban a re-

velar la existencia de «otro Dorado»: una región colmada de conocimientos sobre geología, clima, ecología, especies animales, plantas y grupos humanos que representaron el germen de una revolución científica, la cual se inició en el Nuevo Mundo y que cambió para siempre el pensamiento científico y la concepción de la vida misma en todo el planeta (Kuhn, 1962; Kaku, 1998; Pimentel, 2003; Helferich, 2004; Marcano, 2005). Todos estos conocimientos contribuyeron a reforzar en esa época las bases para el desarrollo de una concepción novedosa acerca del «origen de las especies», basadas en las ideas sobre la selección natural y la supervivencia del más apto, propuestas por los naturalistas ingleses Alfred Wallace y Charles Darwin (Wallace, 1855, 1858; Darwin y Wallace, 1858). ¡No existen dudas de que la teoría moderna de la evolución habría tenido como lugar de nacimiento las enigmáticas tierras de la Guayana.



FIGURA 5. Alexander Humboldt y Aimé Bonpland en una cabaña en la selva del río Casiquiare, Amazonas venezolano, 1856. La representación de los instrumentos científicos, flores y frutos del paisaje montañoso del fondo se basa en los bocetos del mismo Humboldt. Sin los conocimientos especializados en ciencias naturales habría sido difícil que Humboldt y Bonpland pudiesen haber logrado realizar tan grandes descubrimientos en la botánica y la zoología, así como en otras disciplinas científicas. Óleo de Eduard Ender, Centro de Arte y Exposiciones de la República de Alemania, Bonn.

Alfred Wallace fue un naturalista y científico integral, antropólogo, entomólogo, ecólogo, biogeógrafo, ornitólogo, botánico y sobre todo el precursor moderno de la biología evo-

lutiva. Con tan solo veinticinco años de edad emprendió un épico viaje por la cuenca del Amazonas en 1848, acompañado del entomólogo inglés Henry Bates. Su objetivo era claro: determinar los orígenes de la vida. Luego en 1851, se separó de él en la ciudad de Manaos, explorando la región extrema occidental del escudo de Guayana localizada hacia el oeste del cerro Duida y al norte de Río Negro en el Amazonas venezolano, llegando a la población de Yavita (Wallace, 1853). A diferencia de Darwin, Wallace contó con la oportunidad de conocer la diversidad existente en los bosques bajos de la Guayana y de la selva amazónica, establecer una inmensa afinidad y simpatía con la cultura de las poblaciones indígenas, logrando además importantes conocimientos referentes a su pensamiento, costumbres y su etnohistoria (Wallace, 1853). Fue en esta región de la Guayana y la Amazonia que Wallace empezó a desarrollar sus ideas sobre la evolución, las cuales se cristalizaron con sus observaciones en el archipiélago malayo.

Wallace estuvo cuatro años en el norte del Amazonas (1848-1852), donde una de las grandes reflexiones estaba dirigida sobre las causas de la distribución de las especies, basado en observaciones sobre el confinamiento de especies de aves, mariposas y monos, a determinados territorios separados entre sí de cincuenta a cien millas de distancia, algunos de ellos limitados por ríos como barreras naturales (Wallace, 1853). A su regreso estaba convencido de que las especies afines divergían de un tronco común desde el pasado (Wallace, 1855). «Desde las últimas eras geológicas hasta el presente, los cambios de la vida orgánica han sido graduales: la primera aparición de los animales que ahora existen se puede trazar en muchos casos, su número se incrementa gradualmente en las formaciones más recientes, mientras otras especies continuamente mueren y desaparecen, de este modo la condición actual del mundo orgánico se deriva claramente mediante un proceso natural de extinción y creación gradual de especies a partir de los últimos periodos geológicos». «Vemos que la distribución geográfica presente de la vida sobre la Tierra debe ser el resultado de todos los cambios previos, tanto de la superficie de la Tierra por sí misma como de sus propios habitantes» (Wallace, 1855: 184-185).

Esta idea fue una explicación suficiente sobre el cambio evolutivo, escrita tres años an-

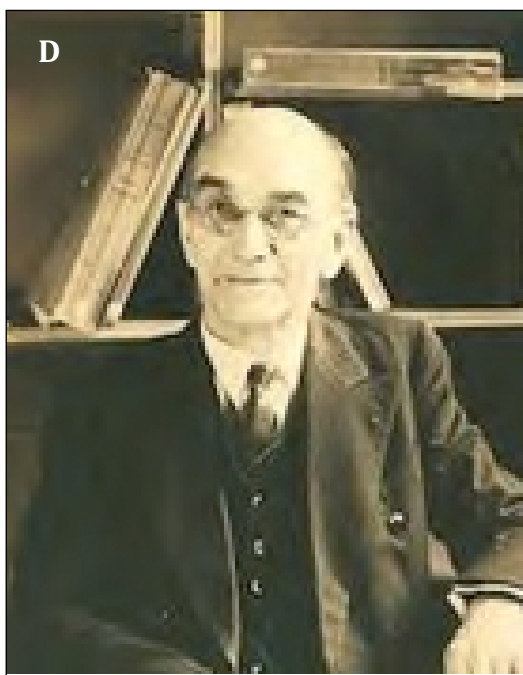
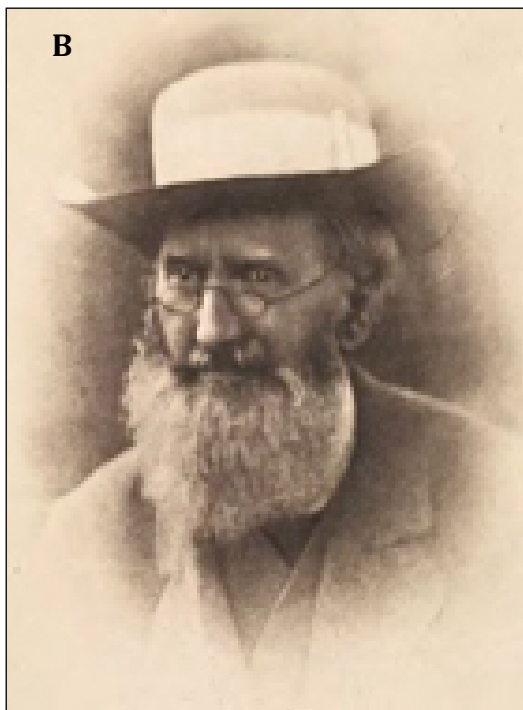


Lámina 1. Ninguna otra región del mundo parece estar colmada de tan vastos conocimientos sobre aspectos tan diversos de las ciencias naturales como la Guayana, la cual representó el centro de la atención de los hombres más cultos y amantes de la naturaleza durante el siglo xix. A. Alfred Wallace (n. 1823- m. 1913) permaneció cuatro años al norte del Amazonas donde su convivencia con grupos indígenas y sus observaciones sobre la flora y fauna le permitieron postular la teoría de la selección natural (Wallace, 1858; Darwin y Wallace, 1858); B. Richard Spruce (n. 1817- m. 1893), recorrió el Bajo y Alto Orinoco llegando hasta el norte del cerro Duida a través del río Kúnu (Cunucunuma), colectando más de ochocientos especímenes incluyendo hepáticas, musgos, palmas y plantas superiores (Spruce, 1908; Huber y Wurdack, 1984); C. Jules Crevaux (n. 1847- m. 1882), realizó uno de los viajes más conmovedores de la historia de las exploraciones de la Guayana, el cual partiendo de Cayena en la Guayana Francesa (de la cual se considera su «descubridor científico»), descendió por el río Parou y remontó el Amazonas, luego recorrió el Orinoco desde el delta continuando por Río Negro, el Guayabero y luego el Magdalena; murió asesinado por un ataque de los indígenas toba en Bolivia, (Crevaux, 1883); D. Paul Rivet (n. 1876- m. 1958) fue uno de los más importantes americanistas quien propuso la teoría multirracial del origen del hombre americano a partir de Asia (estrecho de Bering) y Oceanía (Rivet, 1943), su participación en la expedición de 1887 dirigida por V. Marcano-Echenique al Orinoco tuvo el propósito de recoger evidencias para avalar su teoría (Bifano, 2003).

FIGURA 6. El científico y naturalista francés Dr. Jules Crevaux, inició la exploración de la Guayana Francesa, la cual era prácticamente desconocida para ese entonces, partiendo de Saint-Nazaire, el 7 de diciembre de 1876, a bordo del Saint Germain. «Mon Project est de remonter les fleuve Maroni jusqu'à sa source pour arriver a une chaîne de montagnes, les monts Tumuc-Humac, où les anciens négriers plaçaient le pays legendaire de l'Eldorado» (Crevaux, 1883, cap. I). En el primer (1877) y segundo viaje (1878), emprendidos por Crevaux al norte de Suramérica, logró una verdadera hazaña al descender por los ríos Maroní, Itany y Jari y remontar el Amazonas. En su tercer viaje (1880-1881), recorrió el Orinoco desde el delta continuando por Río Negro, el Guayabero y luego el Magdalena, en el cual realizó importantes observaciones y colecciones botánicas, zoológicas y antropológicas (foto del texto original, Crevaux, 1883).



tes que Wallace (1858) enviara su propuesta elaborada a Darwin, en la que consideraba que las fuerzas selectivas actuaban sobre una variación basada en la herencia. En efecto, fue hasta 1858, bajo un estado febril, cuando surgió en él la reflexión: «¿Por qué algunos mueren y otros viven? Y la respuesta era, obviamente, escapan de los efectos de la enfermedad: de sus enemigos, los más fuertes, los más veloces o los más astutos; de la inanición, los mejores cazadores o aquellos con mejor digestión: y así sucesivamente. De pronto comprendí que la siempre presente variabilidad de los seres vivos proporcionaría el material a partir del que, por la mera supresión de los menos adaptados, a las condiciones prevalentes, permitiría únicamente a los mejor adaptados la perpetuación de los descendientes. Se me había presentado súbitamente la teoría de la supervivencia de los mejor dotados. A medida que pensaba más en ello más me convencía que habría encontrado la ansiada ley natural que daría respuesta al problema del origen de las especies» (Wallace, 1858).

Las ideas de Wallace fueron precursoras de la biología evolutiva y las experiencias, observaciones y estudios sobre la distribución de

las especies, adaptaciones y antropología le otorgaron las bases para desarrollar independientemente a Darwin la concepción del papel de la selección natural y la evolución en la biodiversificación de la Guayana y de la Amazonia.

Llama la atención que una buena parte de los naturalistas y exploradores de esta región durante el siglo XIX (tabla I, lámina I) se caracterizaran por poseer una formación profundamente humanista y estudios especializados en las más diversas ramas de las ciencias naturales. Este hecho es comprensible en una era de culto a la ilustración y el saber. Sin embargo, en el estudio de la Guayana, los elevados conocimientos multidisciplinarios adquiridos por Humboldt, probablemente sirvieron de inspiración a otros: como representante más notable de la *Edad de Oro Alemana*, también pasó a convertirse en el *descubridor científico de América* (Duviols, 1993; Potelet y Farré, 1993) (figura 3).

En la segunda mitad del siglo XIX, Karl Ferdinand Appun (1860-1868), Jules Crevaux (1877-1881) (figura 6) y Everard Im Thurn (1884) desarrollaron obras que representan

testimonios ejemplares de una metodología multidisciplinaria más madura, aplicada al estudio de la historia natural de la Guayana (Cannon, 1978). Como exploradores y naturalistas observaban la Guayana como un todo: sus montañas, ríos, minerales, bosques, sabanas, la gente, los animales, plantas, insectos, para luego obtener una comprensión y concepción completa del ecosistema y del papel que cada elemento juega en determinar la existencia y balance del mundo natural. Esta metodología emergió desde el siglo xvii a partir de los estudios pioneros emprendidos por María Sibylla Merian y Levaillant y adquirió una visión sistemática y estructurada a partir de las contribuciones de Humboldt y Wallace.

El primer naturalista y científico nacido en Venezuela en visitar y dirigir una expedición científica al escudo de Guayana, fue el químico, etnólogo y geoquímico Vicente Marcano-Echenique en 1887, acompañado de su hermano y discípulo Bonifacio Marcano-Echenique, del geógrafo de origen alemán Alfredo Jahn (Marcano-Echenique G., 1889b), del naturalista español Pablo Paredes Morales (discípulo de Galdó y Pérez Arcas) y del antropólogo francés Paul Rivet, quienes incursionaron por el Alto Orinoco hasta San Fernando de Atabapo, incluyendo el río Caura, explorando las lajas (*inselbergs*) y cuevas graníticas (Anónimo, 1887b; Bifano, 2003). La expedición sentó las bases de la etnología y arqueología de la Guayana y de los estudios geoquímicos y fitoquímicos de esa región (Urbani y Pérez-Marchelli, 2019; ver prefacio).

A inicios del siglo xx, otro coterráneo de la patria de Humboldt y de Robert Schomburgk, el profesor Theodore Koch-Grünberg (1917), llevó a cabo una serie de exploraciones y estudios minuciosos sobre las tribus de la Guayana entre 1911 y 1913, empleando métodos y estrategias de varias disciplinas que le permitieron obtener una comprensión de la dimensión humana del hombre selvático no lograda por sus predecesores. Su obra *Vom Roraima zum Orinoco*, puede ser considerada el trabajo etnográfico selvático más completo realizado en toda la historia y pionero de la biología humana.

El médico venezolano Elías Toro (1905) incursionó desde la región del río Cuyuni hasta el

Roraima siguiendo la ruta de Schomburgk, como integrante de la «Comisión de Límites con la Guayana Británica». Esta expedición se realizó a solicitud del gobierno venezolano con la finalidad de redefinir los límites fronterizos, establecer planes de explotación de los recursos naturales y estrategias para el control de la población indígena a partir del posterior restablecimiento de las misiones católicas en esa zona. Unos pocos años después en 1928, el mastozoólogo George Henry Hamilton Tate condujo una expedición al cerro Duida organizada por el Museo Americano de Historia Natural («Tyler-Duida Expedition»), la cual constituyó la primera exploración de la flora y fauna de un tepui en la Guayana occidental, logrando descubrir un número importante de especies nuevas para la ciencia (Tate y Hitchcock, 1930; Gleason, 1929, 1931; Tate 1939a).

A mediados del siglo xx, las exploraciones y estudios fueron interrumpidos por espacio de quince años debido a la Segunda Guerra Mundial. Sin embargo, el legendario capitán de la marina, el español Félix Cardona Puig, realizó de manera continua, entre los años de 1927 y 1972, una serie de investigaciones que condujeron al descubrimiento y al levantamiento cartográfico de muchos ríos y montañas, al igual que colectó importantes especímenes botánicos de especies que hoy día llevan su nombre (figura 7). Por tal motivo, es recordado como uno de los más sobresalientes exploradores de la Guayana venezolana de todos los tiempos (Brewer-Carías, 1976; Grasses, 1983; Conde-Salazar, 2009).

En cumplimiento de su cargo como jefe de exploraciones en la Dirección de Fronteras del Ministerio de Relaciones Interiores de Venezuela, el ex capitán de la Marina española, Félix Cardona Puig, efectuó numerosos viajes a la Guayana elaborando la cartografía de las zonas exploradas. Entre 1929 y 1930 acompañó a la Comisión Venezolana de Límites hasta la Piedra del Cocuy, en la región limítrofe de Venezuela, Colombia y Brasil. En 1946 entró como explorador botánico al servicio del Departamento de Investigaciones Forestales del Ministerio de Agricultura y Cría, recogiendo cerca de dos mil quinientas muestras botánicas para el Herbario Nacional de Venezuela



FIGURA 7. El capitán Félix Cardona Puig, de origen barcelonés (izquierda), realizó desde su llegada a Venezuela en 1927 la obra cartográfica más importante de la Guayana. A la derecha, campamento construido por el capitán Cardona Puig a orilla del río Kanaracuni, afluente del río Caura, en la meseta del Sarisariñama; de izquierda a derecha, Carlos Freeman, Jimmy Argel y María Ángel, Félix Cardona-Puig y Yekuanas y Sanemas (Brewer-Carías, 1982).

(Steyermark, 1967, 1983). De igual modo, formó parte de la expedición que alcanzó el lugar de nacimiento del río Orinoco, en 1951 (Anduze, 1958; Rísquez-Iribarren, 1962).

En noviembre de 1937, el zoólogo G. H. H. Tate visitó nuevamente la Guayana venezolana y como líder de una expedición («Phelps-Auyantepuy Expedition»), constituida por un equipo científico exploratorio del Museo Americano de Historia Natural, realizó el primer estudio multidisciplinario de la flora y fauna en el Auyan tepui, junto al ornitólogo norteamericano residenciado en Venezuela, William H. Phelps, quien financió la expedición. De esta expedición se obtuvieron valiosas colecciones botánicas en conjunto con muestras de fauna, de las que resultaron numerosas especies de plantas y animales nuevas para la ciencia (Phelps, 1938; Tate, 1939b; Gleason y Killip, 1939; Maguire, 1964). Tres meses antes el capitán Félix Cardona Puig ascendió y exploró por vez primera su cumbre (Pittier 1939; Steyermark 1967, 1983; ver capítulo 2).

A mediados del siglo xx, una oleada de botánicos, zoólogos y ecólogos incursionaron la región (tabla I), contribuyendo con la comprensión, a partir de estudios y análisis cada vez más específicos, acerca de la exclusividad biogeográfica de la Guayana como una tierra de alto endemismo y de fenómenos geológicos y ecológicos únicos en el mundo. Charles Brewer-Carías pro-

tagonizó ese acontecimiento, al encarnar el espíritu de uno los más grandes exploradores y descubridores de las tierras altas de la Guayana y dirigir un sin número de expediciones multidisciplinarias (más de doscientas) que mostraron ante el mundo, maravillas naturales que nadie sospechó jamás acerca de su existencia. La agudeza e intuición de Brewer-Carías permitió reforzar y elevar el significado natural y científico de la Guayana, el cual, hasta el presente, alimenta la esperanza por su conservación y protección (Brewer-Carías, 1978; Brewer-Carías y Audy, 2010b; Brewer-Carías, 2022).

Entre los botánicos y biogeógrafos más destacados del siglo xx, podemos mencionar a los estadounidenses Bassett Maguire y Julian Steyermark (considerado el colector más prolífero del mundo) (figura 8), del New York Botanical Garden, quienes durante más de cinco décadas (1944-1990) realizaron numerosas exploraciones e investigaciones que permitieron conocer todo lo referente al origen, distribución, endemismo, diversidad y composición de la *flora de las tierras altas de la Guayana venezolana*. La obra del Dr. Bassett Maguire condujo a una interpretación del origen de las especies de las cumbres tepuyanas basada en un largo proceso de aislamiento y evolución desde hace millones de años, el cual se habría originado desde los tiempos de la existencia del supercontinente Gondwana y que justificó la utilización del concepto ficticio del *Mundo Perdido* para designar

dicha hipótesis (Maguire, 1970, 1979). Los resultados de sus investigaciones de campo y expediciones, fueron publicados en una serie de once trabajos, en la revista *Memoirs of the New York Botanical Garden*, bajo el título: *The Botany of the Guayana Highland*, Part I-XI, entre los años de 1953 y 1981 (Huber y Wurdack, 1984; Huber, 1995c).



FIGURA 8. El botánico Dr. Julian Steyermark (nació el 27 de enero de 1909, en St. Louis, Missouri, murió el 15 de octubre de 1988), constituye el explorador que realizó el mayor número de colecciones de plantas en la historia de la Guayana, con 27 949 especímenes (foto Bruce Holst).

El resultado de estos estudios condujo a la publicación de la obra monumental titulada *Flora de la Guayana Venezuela*, la cual constituye nueve volúmenes que describen las plantas vasculares de la región de la Guayana de Venezuela, incluyendo los tres estados al sur del Orinoco: Amazonas, Bolívar, y Delta Amacuro. Iniciada por Julian Alfred Steyermark a comienzos de 1980, se completó después de su muerte bajo la coordinación de Paul E. Be-

rry, Kay Yatskievych, y Bruce K. Holst. Los nueve volúmenes fueron publicados entre 1995 y 2005 por Timber Press y Missouri Botanical Garden Press. El proyecto agrupó más de doscientos botánicos procedentes de todas partes del mundo y fue «the first effort to produce a comprehensive inventory and identification guide for the plants of such an extensive region of northern South America».

La obra de estos dos gigantes de la Guayana fue continuada con todo el rigor y profesionalismo por el Dr. Otto Huber del Jardín Botánico de Caracas, quien constituye un discípulo del gran maestro de la ecología tropical, profesor Volkmar Vareschi y se impregnó de su pasión y del encanto que ofrece la vegetación del trópico americano. Huber se esforzó por estudiar cada rincón y espécimen en la búsqueda de una comprensión global sobre la composición, organización de las formaciones vegetales y distribución geográfica de las especies de Pantepui y del escudo de Guayana (Huber, 1988a, 1995b, 2005, 2006; Huber y Rull, 2019). Muy pocos científicos contemporáneos conocen tan bien la vegetación y la ecología de todas las cumbres tepuyanas y de las sabanas de la Guayana como Otto Huber.

Otto Huber nació en 1944 en Bischofswissen, Alemania. Residenciado en Venezuela, desde joven exploró la vasta región del escudo de Guayana logrando una amplia experiencia y conocimientos sobre su ecología vegetal y fitogeografía, y una colección de más de 13 000 números de plantas colectadas en esta área. Huber documentó la historia de las exploraciones botánicas en la Guayana oriental y occidental y Amazonas venezolano, durante el período de los siglos XIX y XX (Huber y Wurdack, 1984; Huber, 1995c), el cual incluye información acerca del itinerario y fecha de las exploraciones y colecciones realizadas por más de doscientos exploradores durante todo este tiempo. Por otra parte, la elaboración del *Mapa de Vegetación de la Guayana venezolana* (Huber, 1995d) y de la Guayana esequiba — *Guyana*— (Huber *et al.*, 1995), resultan de inmenso valor para el estudio y conocimiento de las distintas formaciones vegetales y su distribución, tomando en cuenta la temperatura, altura, humedad y características fisiográficas de las regiones de las tierras bajas y altas del escudo guayanés (ver capítulo 3).

Tabla I. Exploradores naturalistas de la Guayana que se destacaron entre los siglos XVIII y XX, con especial referencia a la Guayana venezolana*

Nombre	País	Año	Región explorada
María Sibyla Merian *	Alemania	1699-1701	Surinam
Nicolas Horstman *	Alemania	1739-1742	Surinam, Esequibo, Río Negro
Charles-Marie De La Condamine *	Francia	1743	Río Negro, Guayana suroccidental
Peter Löfving	Suecia	1754	Guayana occidental
François Levaillant *	Francia	1763-1817	Surinam, Guayana Francesa
Edward Bancroft *	Estados Unidos	1766	Surinam, Guayana esequiba
Alexander von Humboldt	Alemania	1799	Guayana occidental, Alto Orinoco
Aimé Bonpland	Francia	1799	Guayana Occidental, Alto Orinoco
Charles Waterton *	Reino Unido	1812-1824	Guayana esequiba
Carl F. Phillip von Martius *	Alemania	1817-1820	Sur de la Guayana, norte Amazonas
Johann Baptist von Spix *	Alemania	1817-1820	Sur de la Guayana, norte Amazonas
Johann von Natterer	Austria	1830-1831	Río Negro, Casiquiare
Robert Schomburgk	Alemania	1835-1843	Roraima, Guayana occidental
Richard Schomburgk	Alemania	1841-1843	Roraima, Guayana occidental
Alfred Wallace	Reino Unido	1848-1852	Suroeste de la Guayana
Henry Walter Bates *	Reino Unido	1848-1852	Sur de la Guayana, norte Amazonas
Richard Spruce	Reino Unido	1853-1854	Guayana occidental
Karl F. Appun	Polonia	1864	Bajo Orinoco, Gran Sabana
B. Brown	Reino Unido	1869	Roraima
Carl Sachs	Alemania	1877	Alto y Medio Orinoco
Jules Crevaux	Francia	1877-1881	Guayana occidental, Bajo Orinoco
Everard Im Thurn	Suiza	1877-1884	Roraima, Gran Sabana
Henry Whitley	Reino Unido	1879-1884	Roraima y Kukenán
D. Burke	Reino Unido	1881	Roraima
H. J. Perkins	Suiza	1884	Roraima
Vicente Marcano-Echenique	Venezuela	1887	Alto Orinoco y río Caura
Bonifacio Marcano-Echenique	Venezuela	1887	Alto Orinoco y río Caura
Pablo Paredes Morales	España	1887	Alto Orinoco y río Caura
Albert Gaillard de Tiremois	Francia	1887	Alto Orinoco y río Caura
Alfredo Jahn	Venezuela-Alemania	1887	Alto Orinoco y río Caura
Paul Rivet	Francia	1887	Alto Orinoco y río Caura
Jean Chaffanjon	Francia	1886-1887	Guayana occidental, Alto Orinoco
Eugene André	Reino Unido	1897-1898	Río Caura
Frederick V. McConnell	Guyana	1894-1898	Roraima, Kukenán, Esequibo
John J. Quelch	Guyana	1894-1898	Roraima, Kukenán, Esequibo
Walter Roth *	Alemania	1907-1933	Guayana esequiba
Ernst Ulé	Alemania	1909-1910	Roraima
Siegfried Passarge	Alemania	1901	Río Caura

Nombre	País	Año	Región explorada
W. M. Selwyn	Alemania	1901	Río Caura
N. E. Brown	Reino Unido	1901	Roraima
Elías Toro	Venezuela	1905	Guayana occidental y oriental
Theodor Koch-Grünberg	Alemania	1911-1913	Roraima, Alto Orinoco
Leo Miller	Italia	1919	Guayana occidental
H. A Rice	Reino Unido	1919-1920	Guayana occidental, Alto Orinoco
G. H. H. Tate	Estados Unidos	1928	Guayana occidental y oriental
E.G. Holt	Estados Unidos	1929-1931	Guayana occidental, Alto Orinoco
D. Holdridge	Estados Unidos	1931	Macizo Chimantá, Caroní
Félix Cardona Puig	España	1927-1972	Caura, Caroní, Gran Sabana
Williams H. Phelps Jr.	Estados Unidos	1938-1973	Guayana occidental y oriental
Llewelyn Williams	Estados Unidos	1940-1944	Guayana occidental, río Caura
Marc de Civrieux	Francia	1950-1955	Guayana occidental
John Wurdack	Estados Unidos	1950-1959	Guayana occidental y oriental
G.C.K. Dunsterville	Venezuela	1950-1975	Gran Sabana, Roraima, Caroní
Karl Mägdefrau	Alemania	1958	Guayana occidental, Alto Orinoco
Bassett Maguire	Estados Unidos	1944-1981	Guayana occidental y oriental
J. M. Cruxent	España	1948-1952	Guayana occidental y oriental
Napoleón Chagnon	Estados Unidos	1964-1972	Guayana occidental, Alto Orinoco
Jacques Lizot	Francia	1968-1992	Guayana occidental, Alto Orinoco
Julian Steyermark	Estados Unidos	1961-1989	Guayana occidental y oriental
Charles Brewer-Carías	Venezuela	1961-2018	Guayana Occidental y Oriental
John J. Ewel	Estados Unidos	1964	Guayana occidental, Alto Orinoco
Ernesto Medina	Venezuela	1968-1990	Guayana occidental y oriental
Claude Henry León Sastre	Francia	1970-1995	Todas las Guayanas
Horst Folster	Alemania	1972-1990	Gran Sabana
Otto Huber	Alemania	1976-2000	Guayana occidental y oriental
Volkmar Vareschi	Austria	1958-1973	Guayana occidental, Gran Sabana
Francisco Delascio	Venezuela	1975-2018	Guayana occidental y oriental
Keith Jr. Brown	Estados Unidos	1980-1981	Guayana occidental
Lionel Hernández	Venezuela	1981-1992	Guayana occidental y oriental
Vicente Marcano	Venezuela	1987-2018	Guayana occidental y oriental
Harrie Sipman	Alemania	1988-1990	Guayana oriental
César Barrios-Amorós	España	1990-2012	Guayana oriental
Nelda Dezzeo	Venezuela	1980-1994	Gran Sabana, Guayana occidental
Valentí Rull del Castillo	España	1987-2012	Guayana oriental
Braňo Šmída	República Checa	2000-2010	Roraima, Chimantá
Marek Audy	República Checa	2000-2010	Roraima, Chimantá

* Exploradores y naturalistas que, a pesar de que no incursionaron por la Guayana venezolana, realizaron contribuciones relevantes en el escudo de Guayana (Guyana, Surinam, Guayana Francesa, norte de Brasil).

Finalmente, no se puede dejar de mencionar la labor inmensa en el presente siglo, del investigador español Dr. Valentí Rull del Castillo. Como discípulo del geólogo alemán-venezolano Carlos Schubert (Schubert y Fritz, 1985), el Dr. Rull ha capitalizado el esfuerzo de los anteriores exploradores y estudiosos de Pantepui, para brindarnos un entendimiento más completo sobre los procesos de evolución, endemismo y especiación basado en sus propios estudios sobre la paleoecología y biogeografía de las especies que allí habitan (Rull, 1991, 2004a, b, 2019; Rull *et al.*, 2019a).

Los primeros exploradores-naturalistas de la Guayana fueron científicos integrales, dotados de una enorme pasión por el conocimiento, fundamentados en una estricta formación teórico-práctica y destrezas adquiridas de grandes maestros en las escuelas de historia natural y académicas más destacadas de la época. Calificar a estos exploradores como *simples aventureros* (ver sección 1.7 de este capítulo) constituye una definición errónea, pues fueron ellos quienes descubrieron y revelaron un auténtico *Mundo Perdido* para la ciencia y la humanidad, bajo condiciones de privaciones, sacrificios y riesgos que difícilmente un hombre de nuestro siglo podría soportar.

Entre los exploradores-naturalistas conocidos (tabla I), destaca un grupo especial que poseía el talento acompañado de un conjunto de cualidades que los calificaba para abordar el estudio del escudo de Guayana, desde una perspectiva multi e interdisciplinaria, es decir, *renacentista*. Fueron ellos, a nuestro juicio: Robert Schomburgk, Karl Appun, Everard Im Thurn, Theodore Koch-Grünberg y Charles Brewer-Carías. Por tanto, dedicamos a continuación una breve descripción de su vida y obra.

Las capacidades cognitivas tan especiales que presentaban estos exploradores-naturalistas de interactuar con el «entorno como un todo», sin desvincularse de los elementos esenciales que integran el mundo natural se reconocen modernamente, según la teoría neurocientífica de las inteligencias múltiples, como una «inteligencia naturalista» (Gardner, 2001).

Alexander von Humboldt es el genio universal, el ejemplo del más grande naturalista, que encarnó el espíritu multidisciplinario jamás visto —lo cual es destacado a lo largo de

esta obra— y sirvió como inspiración a todos los investigadores del resto del mundo desde el siglo XIX (Warming, 1895; Schimper, 1935; Helfferich, 2004) hasta la actualidad, en los campos de la biogeografía, geografía ecológica y geografía fisiológica (Humboldt, 1804; Humboldt y Bonpland, 1805; ver capítulo 6). «El principal impulso por el cual fui dirigido a explorar el mundo, fue el de esforzarme seriamente a comprender los fenómenos físicos en su conexión general y representar la naturaleza como un todo, movido y animado por fuerzas internas» (Humboldt, 1799-1804, *Cartas de América*; ver capítulo 12).

2. ROBERT HERMANN SCHOMBURGK

Robert nació el 5 de junio de 1804 en Friburgo, Sajonia y era hijo de un pastor protestante de ascendencia dinamarquesa (Schomburgk, 1841a). Desde su infancia se conoce su afición a las plantas. En el parque de su casa tenía un pequeño jardín botánico que cultivaba en el tiempo que le dejaba libre el estudio de las lenguas extranjeras que su familia le había impuesto para dedicarlo al comercio. En 1823, acudía a las conferencias sobre botánica del profesor Schwagrighere. De sus excursiones a Hesse y a la región del Rin, a Hartz y a la Turingia volvía cargado de plantas. De sus estudios basados en observaciones de campo, pudo presentar una memoria al Bavarian Gazten Zeitung titulada *Thunifer Vater-landi Kunde* (Schomburgk, 1841a). A raíz de la muerte de su madre en 1827, obtuvo del cónsul Krestaer el encargo de trasladar a los Estados Unidos de América un embarque comercial. Desde Virginia, como empleado de una casa comercial, pasó a la isla de Santo Tomás en 1829, como agente de otra casa. Con el incendio de 1830, que consumió todos sus libros de cuentas y facturas junto a su biblioteca y bienes, se despidió del comercio para consagrarse a su vocación de naturalista (Schomburgk, 1841a).

Viajó por Puerto Rico, Tórtola y la última de las Islas Vírgenes, Anegada, donde se albergaba una población que vivía del saqueo de los barcos arruinados contra los arrecifes coralinos. Schomburgk presenció el hundimiento de tres barcos. En su carta a Lord Stanley de 1 de noviembre de 1844, recordaba la impresión que le

había producido la muerte de ciento treinta y cinco africanos encadenados que llevaba el barco negrero español *La Restauradora* cuando chocó enfrente de Anegada (Schomburgk, 1841a; Ojer, 1969). De las observaciones recogidas en estas islas elaboró su *Hydrographical Survey* que envió al almirantazgo, y una descripción de Anegada las cuales comunicó a la Royal Geographical Society de Londres. Esta sociedad, presidida por W. R. Hamilton, después de evaluar sus informes le confió la exploración científica del interior de Guayana, la cual tenía dos propósitos según este informe (Schomburgk, 1841a; Ojer, 1969).

El primero, la exploración de las montañas del interior que separan a Guayana de la hoya amazónica, para conectar de esa manera, lo fijado por Humboldt en el Alto Orinoco con lo que precisaren los viajeros franceses que en la actualidad exploran detrás de la Cayena. El segundo, el descubrimiento de los recursos naturales a favor de la economía de Inglaterra y de la colonia (*Report of the Committee appointed to examine plants of Expeditions*, 20-I-1834; Documentos de la Colonia de El Cabo, *Public Record Office*, C. O., 48/158).

Fue una preocupación más de la Royal Geographical Society que del propio Gobierno británico, que los ingleses ignoraran todo lo referente a la geografía de la Guayana más allá de la costa, mientras los españoles habían explorado la parte occidental y los franceses iniciaban las exploraciones hacia el este. De allí que es la propia Sociedad quien financia las exploraciones de Robert Schomburgk y gracias a la poderosa influencia que ejercieran, por sus intereses científicos victorianos, Sir William Jackson Hooker y su hijo Sir Joseph Dalton Hooker. Al agotarse los recursos de Schomburgk en pleno viaje por la Guayana, fue la Sociedad quien implorara al gobierno una petición de subsidios, a fin de completar la misión, la cual era «de enorme importancia para Inglaterra» (Schomburgk, 1841a; Ojer, 1969).

El territorio intermedio así designado es El Dorado de Sir Walter Raleigh, el cual es todavía un vacío en nuestros mapas (*Report of the Committee appointed to examine plants of Expeditions*, 20-I-1834; documentos de la Colonia de El Cabo, *Public Record Office*, C. O., 48/158).

La exploración de la Guayana por Robert Schomburgk, se realizó a partir de cinco grandes expediciones entre los años de 1835 y 1841 (Schomburgk, 1840a, b y c, 1841a, d; 1843b; Schomburgk Rich., 1848; Ojer, 1969):

Primera expedición: 21 septiembre 1835–28 marzo 1836. Reconocimiento del Esequibo hasta la catarata William IV (3°15'N) y del Rupununi (2°15'N).

Segunda expedición: 2 septiembre 1836–30 marzo 1837. Reconocimiento del Corentín (4°20'N) y del Berbice (4°N).

Tercera expedición: 12 septiembre 1837–17 junio 1839. Reconocimiento del Esequibo hasta descubrir sus fuentes. Cruce del Ecuador hasta los 0°15' S (figura 9).

Cuarta expedición: Septiembre 1838–junio 1839. Reconocimiento desde Pirara en dirección noroeste hasta el Roraima. Descenso a la Esmeralda y por El Casiquiare hasta el río Negro. Luego remontó el río Blanco hasta el fuerte de San Joaquín, descendió por el río Rupununi y el Esequibo hasta llegar a Georgetown.

Una *quinta expedición* fue realizada en 1841 en compañía de su hermano Richard, del Jardín Botánico de Berlín, quien se había trasladado a Inglaterra y luego a Georgetown, a fin de unirse a la expedición. La ruta que siguieron fue por la costa hasta el Guainía y de allí hasta el Alto de Barima. Luego siguieron hasta el Cuyuni y de allí a Georgetown. Luego viajaron desde el Cotinga al Roraima y de allí por Venamo y Cuyuni. Cinco días emplearon en el intento de escalar la cumbre del Roraima, pero después de todo tuvieron que desistir, y luego continuaron desde el Roraima a la sierra Pakaraima.

Se considera que Robert Schomburgk ha sido el mayor explorador de la Guayana y su viaje de tres mil kilómetros entre Georgetown y el cerro Duida, reconociendo a su paso el monte Roraima en 1839 (Schomburgk, 1840a, b, c, 1841d), constituye la gesta selvática de mayor dimensión en toda la historia de las exploraciones por la selva tropical de todo el mundo (Brewer-Carías y Audy, 2010).

Sobre su gran periplo (figura 10) este explorador realizó 10.625 observaciones astronómicas, casi todas por él mismo, exceptuadas doscientas treinta que habían sido realizadas por su ayudante Glascott. Recogió dos mil quinien-

tos especímenes de plantas coleccionadas y desecadas para el Museo Británico, como la extraordinaria *Victoria regia*, enorme nenúfar que descubrió y que nombró el explorador Checo Tadeáš Haenke en el año de 1841, en honor a la Reina Victoria (Schomburgk, 1843b; Ojer, 1969). Otras especies de plantas descubiertas por él con endemidad o restringidas a la Guayana, las cuales le fueron dedicadas, son:

Actinostemon schomburgkii, *Apeiba schomburgkii*, *Arthrostylidium schomburgkii*, *Baccharis schomburgkii*, *Blechnum schomburgkii*, *Bulbostylis schomburgkiana*, *Byrsonima schomburgkiana*, *Caladium schomburgkii*, *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Chelonanthus schomburgkii*, *Clusia schomburgkiana*, *Coccoloba schomburgkii*, *Cordia schomburgkii*, *Dicranopteris schomburgkiana*, *Elaeoluma schomburgkiana*, *Enterolobium schomburgkii*, *Erythroxylum schomburgkii*, *Galactophora schomburgkiana*, *Guatteria schomburgkiana*, *Habenaria schomburgkii*, *Ipomoea schomburgkii*, *Justicia schomburgkiana*, *Lindsaea divaricata*, *L. schomburgkii*, *L. guianensis*, *Lipocarpa schomburgkii*, *Marahuacaea schomburgkii*, *Memora schom-*

burgkii, *Notopora schomburgkii*, *Ocotea schomburgkiana*, *Orthomene schomburgkii*, *Paepalanthus schomburgkii*, *Piptocomma schomburgkii*, *Pogonophora schomburgkiana*, *Pradosia schomburgkiana*, *Psychotria schomburgkii*, *Qualea schomburgkiana*, *Retiniphyllum schomburgkii*, *Rhynchosia schomburgkii*, *Rhynchospora schomburgkiana*, *Roucheria schomburgkii*, *Schomburgkiana heidii*, *Smilax schomburgkiana*, *Solanum schomburgkii*, *Spathiphyllum schomburgkii*, *Symplocos schomburgkii*, *Swartzia schomburgkii*, *Tachia schomburgkiana*, *Tovomita schomburgkii* y *Turnera schomburgkiana*.

También recolectó centenares de ejemplares de madera, frutos secos, plantas vivas, orquídeas, peces, pájaros, una rica colección etnológica de armas, máscaras rituales y utensilios domésticos. También obtuvo una colección de cráneos y un esqueleto completo que donara al Royal College de Cirugía (Ojer, 1969). Además, escribió varios libros, hizo mapas y dibujos, los cuales fueron coloreados por el famoso pintor Charles Bentley (Schomburgk, 1841b y c).

FIGURA 9. Robert Schomburgk estableció su campamento-base del cual partió para la exploración de la Guayana, en la población Makushi conocida como Pirara, junto al río Takutu y el lago Amacu (Amucu, de Schomburgk, el cual identificara como el lago Parima, el mar Blanco de los primeros exploradores). Desde este sitio, Schomburgk se dirigió hacia el Alto Rupununi, cuyas cabeceras no logró alcanzar y al Alto Esequibo (Schomburgk, 1840a). Acuarela elaborada por Charles Bentley en el libro *Twelve views of the interior of Guiana*, publicado en 1841 por Robert Schomburgk (1841b).



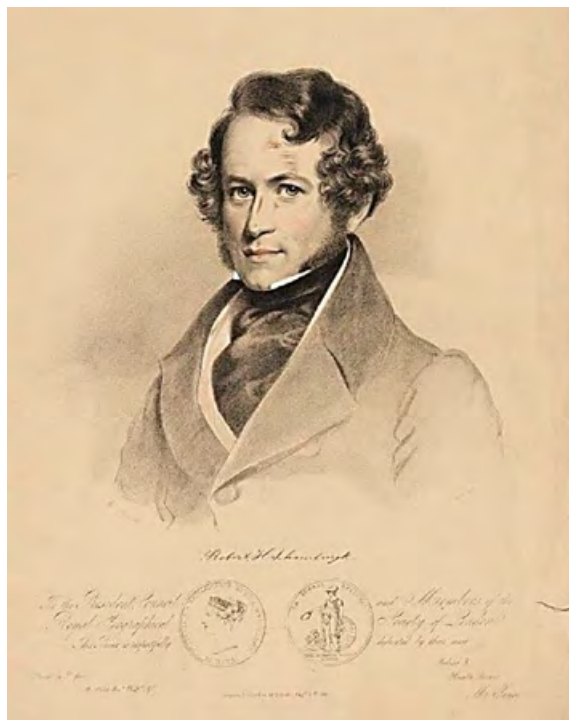


FIGURA 11. Retrato del Dr. Robert Schomburgk, quien se puede considerar el mayor explorador de la Guayana y su viaje de tres mil kilómetros entre Georgetown y el cerro Duida en el Amazonas venezolano, reconociendo a su paso el monte Roraima en 1839, constituye la gesta selvática de mayor dimensión en la historia.

La pasión, seriedad y convicción científica de la obra de Robert Schomburgk (figura 11) sobre la Guayana, se aprecia cuando afirmaba: «El resultado personal de mis reconocimientos durante el curso de mis expediciones que me llevaron a descubrimientos durante años sucesivos entre 1835 a 1839 es ofrecido bajo un espíritu de estricta imparcialidad... La búsqueda científica me condujo por sí sola a la Guayana» (Schomburgk, 1840c).

Humboldt recomendó a Robert Schomburgk explorar la región de la Guayana oriental para ver si encontraba allí el famoso lago Parima (figura 9) y la mítica ciudad de Manoa, mencionados por Sir Walter Raleigh (1596), a quien le habían dicho que en aquel lugar se encontraba el reino de los *epuremei*, refugio de los orejones (incas) que habían escapado junto a Manco Cápac y sus príncipes de los conquistadores. Por esta razón algunos viajeros de principios

del siglo xx exploraron la Gran Sabana y las cumbres de los tepuyes, con el fin de encontrar las supuestas minas de oro que habrían trabajado los incas (Anthony *et al.*, 1931).

Schomburgk creía con firmeza en la existencia del Dorado y muy probablemente su búsqueda constituyó una de las principales motivaciones de este explorador, puesto que prometía el descubrimiento de una nueva nación, con costumbres y secretos insospechados hasta entonces (Schomburgk, 1840d: 6). Al igual que Humboldt, Robert Schomburgk poseía rasgos de sensibilidad y respeto hacia las naciones indígenas de América y carecía de todo deseo de explotación y sometimiento. Por el contrario, veía potencialidades con las cuales pudieran emerger y convertirse en naciones autónomas y fuertes con identidad propia si se les dejaba libres de cualquier método o proceso de inclusión colonial o transculturización (Schomburgk, 1840d: 52-52). Afirmaba, que «al igual que los africanos, los indígenas de las Guayanas son los descendientes de nuestros ancestros comunes y tienen los mismos derechos de reclamar por nuestra piedad y protección» (Schomburgk, 1840d: 57). Por tanto, descartamos que la búsqueda de la nación de los *epuremei*, y la propia exploración de la Guayana, presentara motivaciones que no fuesen otras de solo experimentar la gloria por descubrir y conocer otras culturas con conocimientos nuevos o distintos para el hombre europeo. Al igual que desentrañar sus misterios naturales. Esta condición, sin lugar a dudas, lo califica como un naturalista estrictamente renacentista y como un científico que aplicaba métodos objetivos de no intervención durante las observaciones realizadas en sus trabajos de campo.

Robert muere el 11 de marzo de 1865 a los sesenta y un años de edad en la localidad de Schöneberg, cerca de Berlín.

3. KARL FERDINAND APPUN

Appun fue un naturalista, explorador, botánico, escritor y pintor que nació el 24 de mayo de 1820 en Bunzlau, Silesia (Polonia) (figura 12). Hijo de un bibliotecario, atendió desde muy joven la Escuela de Gramática en Glogau, Polo-



FIGURA 12. Retrato a lápiz de Karl Ferdinand Appun. La descripción artística a través de dibujos detalladísimos sobre la estructura de las formaciones vegetales y la antropología física de las etnias de la Guayana, y los registros meteorológicos constituyen uno de los más grandes aportes de Appun al conocimiento y estudio de la Guayana.

nia, y posteriormente la Academia de Artes en Berlín, donde se especializó en pintura de paisajes. Entró en los negocios de su padre y estudió botánica y zoología. Con la recomendación de Humboldt, y con el apoyo del rey de Prusia Friedrich Wilhelm IV, viajó a Venezuela como botánico donde permaneció cerca de diez años. En julio de 1857, se dirigió a Curazao para llegar a Maracaibo, estado Zulia, y seguir hasta el estado Trujillo. A finales de mayo de 1859 recorrió el río Orinoco, y llegó al salto del Caroní, estado Bolívar. Luego recibió una comisión por el Gobierno británico, para viajar dentro de Brasil, específicamente por el río Branco, río Negro y el Amazonas, y por toda la región de la Guayana Británica desde el río Mazaruni hasta el monte Roraima, continuando por Pirara y el río Takutu. Exploró entre los años 1860 y 1868 la Guayana Inglesa, hoy Guyana, auspiciado por el Gobierno británico, y viajó por el río Branco y el río Negro hasta el río Amazonas, llegando hasta Tabatinga, en la frontera con Perú. Después regresó a Ale-

mania en el año 1868, y colaboró en la revista *Ausland* con trabajos sobre los indios guaraúnos, en los números 34 y 38, de 1868; y los números 8 y 9, del año 1869. En 1871 publicó en varios tomos, *Unter den Tropen. Wanderungen durch Venezuela, am Orinoco, durch Britisch Guyana und am Amazonenstrome in den Jahren 1849-1868*, el cual constituye un relato de sus viajes y su obra más importante, donde atiende los aspectos florísticos, naturales y etnológicos de la Guayana. En el volumen sobre la Guyana, Appun (1871) incluye dibujos extraordinarios elaborados por él en madera y constituye un extraordinario aporte sobre la geografía, antropología, botánica, zoología y ecología de esta región (figura 13). En la misma obra reporta los resultados de estudios seriados y periódicos sobre el clima, atendiendo registros mensuales de la temperatura y precipitación entre Georgetown, el Esequibo, el Rupununi y en proximidad al Kukenán y Roraima, correspondiendo los territorios, según Appun, a los pueblos arekuna y makushies (Appun, 1871).

En 1864, Appun se aproximó al monte Roraima desde el este, navegando por los ríos Mazaruni y Kako, para luego continuar a pie colectando un gran número de especímenes de plantas en la misma ruta de Robert Schomburgk. Su intento de ascender el cerro Roraima y alcanzar su cima fracasó. Sin embargo, plasmó en una pintura excepcional una vista del monte Roraima (ver capítulo 3). Luego en 1871, Appun retornó a la Guayana Británica y murió en julio de 1872, cerca del río Mazaruni. De acuerdo con la Gaceta Real de Georgetown encontró la muerte de una manera muy peculiar. Appun alegaba vivir bajo un permanente miedo de persecución por parte de los indígenas y siempre portaba una botella de ácido sulfúrico para su protección. La historia cuenta que Appun salpicó la botella sobre su cara por accidente y murió días después.

4. EVERARD IM THURN

De padres suizos nacionalizados en Inglaterra, Im Thurn nació el 9 de mayo de 1852 en Londres y estudió en las Universidades de

FIGURA 13. En su obra *Unter den Tropen* (Bajo los Trópicos), Karl Appun (1871: 313) describe las observaciones de sus exploraciones y estudios en las regiones de la Guayana venezolana, Orinoco y la Guayana Británica, en la cual incluye dibujos realizados por él mismo. A la izquierda, grupo de morichales (*Mauritia flexuosa*) en el río Pirara, en la región del Esequibo; a la derecha, vegetación de bosques de galería con helechos arborescentes (*Cyathea* spp.; *Alsophila villosa* sensu Appun), y heliconias y *Drosera rotundifolia* ocupando las partes bajas del bosque, en proximidad al cerro Roraima.



FIGURA 14. Retrato de Everard Im Thurn, quien puede considerarse el descubridor de la vegetación altotepuyana, ascendió por primera vez a la cumbre de un tepui y además realizó un estudio muy amplio etnológico acerca de las culturas existentes en la región de la Guayana venezolana y esequiba, incluyendo su geografía y ecología.



Oxford y Edimburgo. Visitó por primera vez la Guayana en 1877 (figura 14), donde asume el cargo de curador del Museo de Georgetown, British Guiana (Guyana) por iniciativa y apoyo del importante explorador y botánico Sir Joseph Dalton Hooker y de la Royal Geographical Society. Im Thurn desempeñó este cargo entre 1877-1882. En 1879 regresó a Inglaterra, donde recordaba en cada instante, «el maravilloso escenario de la selva tropical». En 1881 retorna a Suramérica. Ante la inquietud despertada en Sir Joseph Hooker por la lectura de los informes exploratorios del cerro Roraima del ornitólogo Henry Whitley (1884), Hooker le solicita a Im Thurn que emprenda la exploración de dicha montaña (Dalziell, 2002). Durante los años de permanencia en la Guayana, Im Thurn estudió la geografía de la región, incluyendo la botánica y la zoología, otorgando una gran atención al modo de vida, pensamiento y modos de producción de las tribus indígenas que habitaban la región.

Im Thurn publicó magistralmente sus observaciones en la obra titulada *Among the Indians of Guiana* en 1883, la cual constituye el primer estudio acerca de las etnias que habitan la región de la Gran Sabana y la Guayana esequiba. En esta obra, Im Thurn describe los sistemas de matrimonio y de parentesco, las características antropológicas físicas, las viviendas, los modos de subsistencia de caza, pesca y agricultura, la preparación de los alimentos, la cultura espiritual y mágico-religiosa de las etnias arekuna, akawaio y makushi, y atiende también la arqueología de la región. Im Thurn también describe con mucho detalle las características de la vegetación, atendiendo al follaje, color y forma, incluyendo musgos, helechos, hierbas, arbustos y palmas. Destaca el descubrimiento de la *Brocchinia cordylinoides*, cerca del Roraima. También aborda el reconocimiento y descripción de mamíferos, reptiles, arañas, peces, serpientes, mosquitos, iguanas, escarabajos, escorpiones y aves, reportando una nueva especie de pájaro como es la *Agaloeus imthurni* (ver capítulo 4). Sus estudios, aportes y experiencias entre las etnias de la Guayana, lo llevaron a ocupar el cargo de director del Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland.

El jueves 18 de diciembre de 1884, Im Thurn se convierte en el explorador que visita por primera vez la cumbre de un tepui. En su cargo de director del Museo de Guyana en Georgetown viajó en compañía de su asistente Harry J. Perkins al monte Roraima, siguiendo las notas del ornitólogo inglés Henry Whitley (1884), quien había visitado la zona un año antes y había visualizado y trazado el posible sendero para acceder a su cumbre. También lo acompañaron en este viaje un indígena pomeroon de nombre Gabriel, y cinco indígenas makushi (figuras 15 y 16) (Im Thurn, 1885; Perkins, 1885; Dalziell, 2002). Este viaje fue reseñado en la prensa local de Venezuela por el naturalista alemán Adolf Ernst, quien comentó que los viajeros encontraron, acampados al pie del tepui, a Seidel, uno de los muchos viajeros botánicos de la conocida empresa inglesa que comerciaba con flores, Sanders & Co. Una descripción de este viaje se encuentra en su obra, *The Botany of the Roraima Expedition of 1884...*, publicada en *Transactions of the Linnean Society*, London, 1887. Algunas de las especies de helechos descubiertas por Im Thurn durante esta expedición, fueron: *Selaginella rhodostachya*, *S. roraimensis*, *Pterozonium cyclophyllum* y *P. elaphoglossoides* (Ma-



FIGURA 15. Im Thurn exploró la Guayana desde los límites del Gobierno británico hasta la región del cerro Roraima, facilitando su viaje a través de los cursos de los ríos en compañía de indios makushi de la zona del río Rupununi. Escena preparada desde fotografía tomada por Im Thurn (1883).

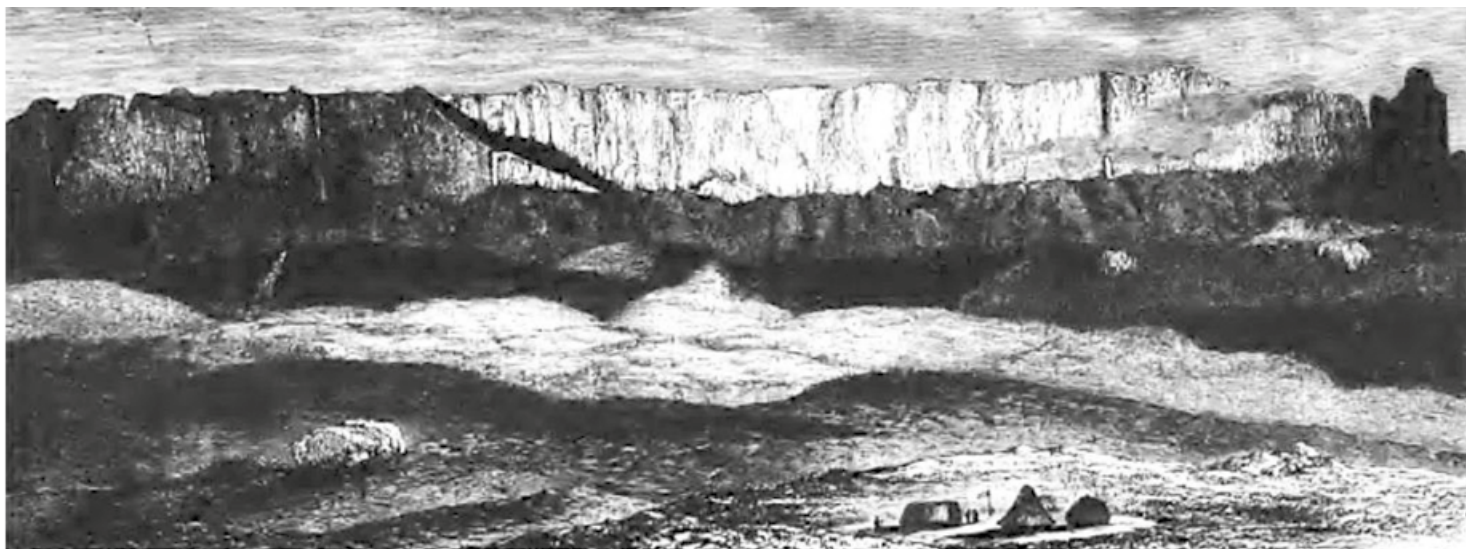


FIGURA 16.
Reproducción de
dibujo elaborado por
el ornitólogo Henry
Whitley (1884),
durante su visita al
cerro Roraima en 1883,
el cual le serviría a Im
Thurn para trazar la
ruta que le permitió
alcanzar la cumbre. Im
Thurn y Perkins
establecieron su
campamento en un
asentamiento indígena
llamado Taruta, el cual
dejó de existir ya en el
siglo xx, localizado a
mil doscientos metros
de altitud, a siete
kilómetros del
Roraima y a cinco
kilómetros del
Kukenán. Desde allí,
ellos apreciaron estas
montañas, «como
fortalezas construidas
sobre una montaña de
2000 m, con paredes
verticales de 400 a 600
m de altura» (Im
Thurn, 1885; Perkins,
1885).

guire, 1967; Vareschi, 1968; Lellinger, 1995a; ver capítulo 6). Los especímenes colectados en el área del cerro Roraima fueron identificados por los botánicos del Kew Botanical Garden, lo cual arrojó un total de cincuenta y tres especies nuevas y tres géneros nuevos (Im Thurn, 1885; Perkins, 1885).

5. THEODOR KOCH-GRÜNBERG

Nadie estudió con tanta profundidad y detalle las etnias de la Guayana como el profesor Dr. Theodor Koch-Grünberg. Su obra refleja una compenetración y entendimiento únicos que lo convirtieron en un habitante más de estas regiones. Al incluir la valoración del ambiente físico como un recurso para explicar las bases de las conductas y costumbres humanas, no se aleja de la filosofía de sus predecesores germanos que incursionaron antes la Guayana. Nacido el 9 de abril de 1872 en Grünberg/Oberhessen, Theodor Koch adoptó como apellido el nombre de su región natal. Estudió humanidades clásicas en Tubinga y Giessen y ejerció en Giessen y Offenbach. Realizó sus estudios de doctorado de filosofía en Würzburg con un trabajo lingüístico titulado: *Los Grupos Guaikuro*. Fue antropólogo, geógrafo, sociólogo y psicólogo, realizando importantísimos aportes al americanismo. Valorizó desde los inicios el cine como medio documental de las culturas por extinguirse y

fue pionero en el uso de la fotografía en la antropología física. Los resultados materiales de sus expediciones se conservan en el Museo Etnológico de Berlín, del cual fue director. Murió en Río Branco, Brasil, el 8 de octubre de 1924, como consecuencia de las fiebres por paludismo. Pidió ser enterrado en Manaus, Brasil.

Su principal obra *Vom Roraima Zum Orinoco*, publicada en cinco volúmenes, contiene los frutos de un viaje de investigación etnológica durante los años 1911 a 1913, por encargo y con la subvención que le otorgara el Instituto Baessler de Berlín. Este viaje lo condujo desde los ríos Branco y Uraricoera hacia el norte, hasta el Roraima, en frontera con Brasil, Venezuela y Guyana, y por el oeste hasta el Orinoco y el bajo Ventuari (figura 17). En esta obra describe el viaje, que en gran parte son páginas de su diario; registra una valiosísima colección de mitos y leyendas de los taurepang y arekuna de la región Roraima, y de los schriana, yekuana, ihuruhana y manjongong del Orinoco y Ventuari; la cultura espiritual y material de las distintas tribus mencionadas; melodías, canciones y piezas musicales acompañadas de fonogramas; resultados lingüísticos, con traducciones interlineales; una lista de palabras de veintitrés dialectos, e incluye un atlas de tipos y grupos antropológicos.

El profesor Koch-Grünberg (1917, I: 119-120) también realizó descripciones finísimas sobre la flora y el clima de la región, y durante

su ascenso al cerro Roraima y en su cumbre, la cual alcanzó el 6 de octubre de 1911 (figura 18).

Pasamos por un pantano cubierto de una particular vegetación en la que sobresale *Utricularia humboldtii*, una planta insectívora de un metro de altura con grandes flores azules del color de nuestros lirios. Mientras más subimos más extraña se torna la flora. Los gajos retorcidos de los árboles bajos de fronda, están cubiertos de gruesos musgos y largos líquenes (*Usnea* spp.) entre verde claro y blanquecinos, de numerosas y distintas parásitas y también de orquídeas florecientes. Entre ellos, abundan gigantescos helechos cuyas anchas hojas surgen directamente desde el suelo o se extienden como palmeras sobre un alto tallo elástico.

Nos circunda un frío desacostumbrado. El termómetro de honda marca aquí 11.3 °C poco después del mediodía... Desde el pueblo hemos subido más de 1600 metros, en menos de cuatro horas y media y nos encontramos ahora a una altura de 2600 metros sobre el nivel del mar.

6. CHARLES BREWER-CARÍAS

Charles Brewer-Carías quizás pueda definirse como la síntesis de todos los exploradores de los siglos XIX y XX al encarnar el espíritu re-



FIGURA 17. El Dr. Koch-Grünberg junto a sus ayudantes taurepang en la casa de huéspedes en la población de Kamayuayeng, cerca del cerro Roraima, 1911.

nacentista que poseían todos ellos y su gusto por el estudio de la botánica, zoología, geología, geografía, espeleología y etnología. La sagacidad y la pasión son dos atributos esenciales en su personalidad que, junto a Humboldt y Schomburgk, lo convierten en uno de los más grandes naturalistas de todos los tiempos conocedores del escudo de Guayana (*Inseln in der Zeit*, Uwe Geroge-GEO, 1988: 275).

Charles Brewer nació en la ciudad de Caracas, Venezuela, el 10 de septiembre de 1938; estudió odontología en la Universidad Central de Venezuela, lo cual le permitió realizar estudios antropológicos sobre la importancia de las características dentales de los yekuana y yanomami para conocer el origen del hombre america-



FIGURA 18. Habitantes de la etnia taurepang con atavíos festivos en la sabana cercana al cerro Roraima en 1911. Foto de Koch-Grünberg.

FIGURA 19. Charles Brewer-Carías, el último de los grandes exploradores de la Guayana. En primer plano una población de *Brocchinia hechtii*, al fondo el Chimantá tepui. La pasión y el amor por estas tierras difícilmente puede ser superada por quien ha dedicado toda su vida sin mezquindad alguna, a compartir con el mundo entero todos sus secretos y bellezas. (Foto Federico Mayoral).



no (Brewer-Carías, 1964; Brewer-Carías *et al.*, 1976). Se puede establecer el inicio de su carrera como explorador de la Guayana en 1961, cuando en compañía del misionero Daniel de Barandiarán, quien después colgara los hábitos y resultara un importante historiador y defen-

sor de los indígenas, navegara durante un mes río arriba por los ríos Caura y Erebató hasta alcanzar el poblado ye'kwána de Joowootoña. Allí se establece entre los indígenas adquiriendo sus costumbres, estudiando su cultura y aprende la lengua ye'kwána. Como resultado de



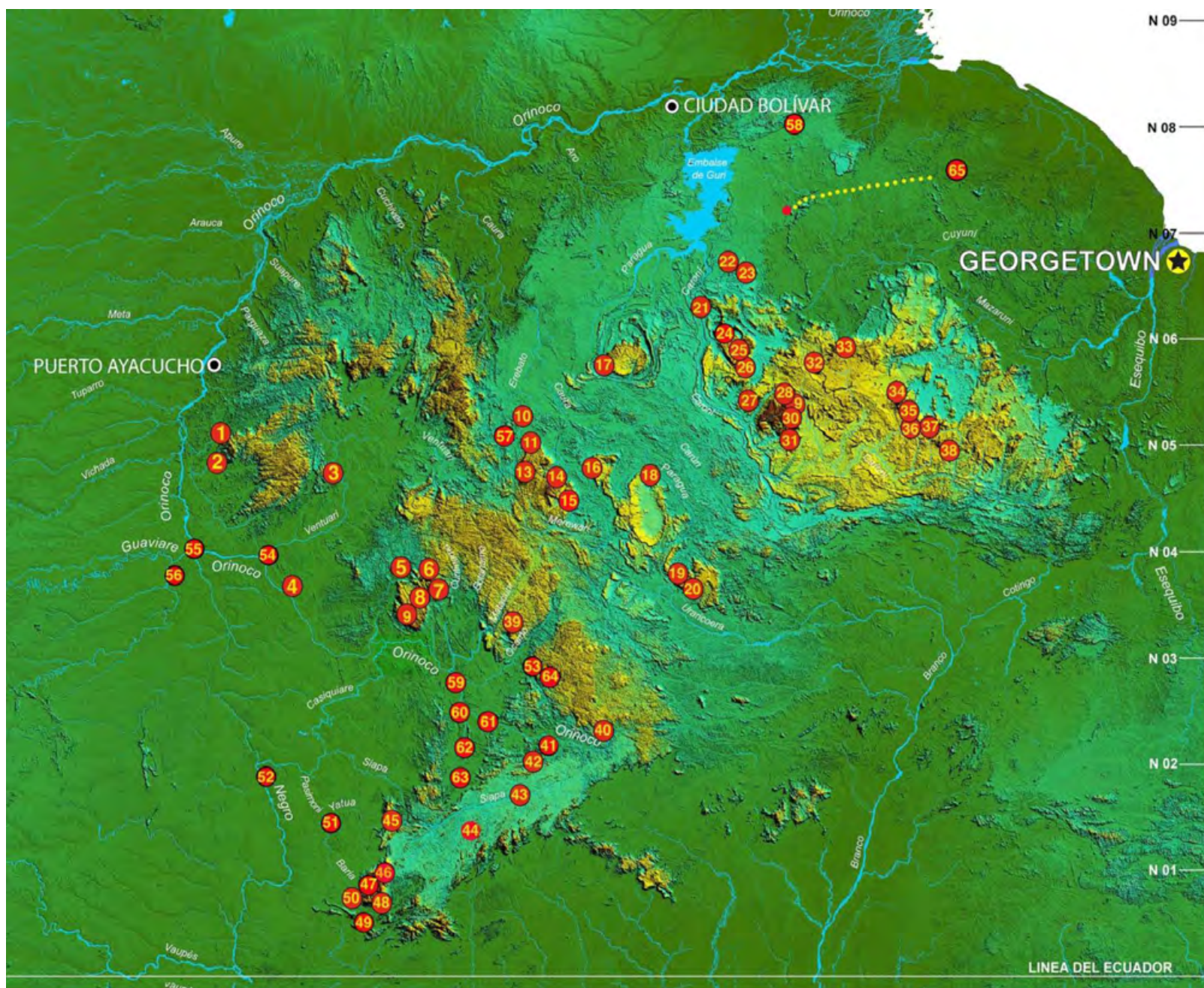
FIGURA 20. Charles Brewer-Carías ha explorado y estudiado las tierras altas de la Guayana durante más de sesenta años. A la izquierda, durante una expedición efectuada en 1968 organizada por el IVIC y la Universidad de Michigan al Alto Orinoco, Brewer pudo demostrar que, como resultado de la deriva genética, se registran microdiferencias dentales que permiten distinguir a cuál poblado y linaje procedían los individuos examinados. Ninguno de los yanomami examinados necesitaba tratarse las caries, porque ninguno presentaba tal infección. Y que, al igual que los yekuana del río Erebató, estos pobladores de la selva también tenían los incisivos con la forma de «pala de carbonero», los laterales con la forma de un barril y presentaban el tubérculo de Carabelli con gran frecuencia. Características estas también encontradas entre los esquimales y otros pueblos asiáticos (Brewer-Carías 1964, Brewer-Carías *et al.*, 1976). A la derecha, galería del sistema de cuevas Las Arañas, Churí tepui, macizo Chimantá, Venezuela descubierta y explorada por Brewer-Carías en el 2005; se puede observar cómo las corrientes de agua, que antes ocupaban todo ese espacio, fueron las responsables del tallado de esas columnas con forma de reloj de arena y de los espacios ojivales que las separan (Brewer-Carías y Audy, 2010).

su experiencia organiza sus apuntes y publica, cincuenta y ocho años después, una joya de la literatura etnológica mundial, titulada «Simbología de las cesterías ye'kwána, portal hacia un mundo paralelo» (Brewer-Carías, 2019). Entre 1979 a 1982 Brewer-Carías fue designado ministro de la Juventud y Deportes del Gobierno del presidente venezolano Luis Herrera Campins. Durante su vida ha dirigido alrededor de trescientas expediciones a los tepuyes de las tierras altas de la Guayana. La expedición al cerro de la Neblina (1983-87), auspiciada por la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI) ha sido considerada una de las mayores expediciones multidisciplinarias para el estudio de la biodiversidad realizadas en el mundo (figura 19). Durante tres años participó en ciento veintisiete investigaciones nacionales y extranjeras. A partir de quince expediciones realizadas entre 1990 y 1991, el presidente Carlos Andrés Pérez elaboró los decretos 1935 y 1936 para crear la *Reserva de Biósfera para el Alto Orinoco-Casiquiare* (5 de junio de 1991), con lo que se impediría el acceso a la zona a los misioneros y aventureros. Después, los misioneros salesianos y una antropóloga venezolana impidieron su reglamentación bajo el gobierno del dictador Hugo Chávez (Madi, 1998; Cherubini 2001).

La curiosidad e intuición que caracterizan a Charles Brewer, le han otorgado una capacidad excepcional para comunicarse e integrarse con los mundos naturales de la Guayana venezolana como pocos exploradores lo han hecho (figura 20). Esta virtud lo impulsó a descubrir, según el autor (comunicación personal, 2005), los pasajes que conducirían a la mítica *ciudad de Manoa*, en proximidad a la sierra de Unturán y la cuenca del río Siapa en el Amazonas venezolano. Sin embargo, a pesar de la trascendencia de este descubrimiento, que hizo público años después en conferencias, ruedas de prensa y en una publicación reciente (Brewer-Carías, 2022), Charles Brewer decidió no revelar las coordenadas y localización exactas de este sitio, a fin de evitar cualquier saqueo y distorsión de la valoración requerida para analizar y estudiar tan gran descubrimiento que transformaría por completo la historia de estas regiones y del mundo (Brewer-Carías, 2022).

Charles Brewer-Carías entró por primera vez en 1971 a la caverna que atraviesa al cerro Autana. El propósito de aquella expedición, aparte de estudiar las nuevas plantas y animales que encontrarían en la cumbre de este tepui para entonces inexplorado, fue indagar sobre el significado de unas supuestas pinturas rupestres que creyó haber visto desde el aire cuando volaba con Harry Gibson alrededor de aquella insólita cueva situada a más de mil metros de altura sobre la selva circundante; que resultó ser la primera caverna descrita en un tepui y, además, la más antigua del mundo. Aquel descubrimiento lo estimuló para buscar más cuevas en otros tepuyes y así organizó la exploración de las simas de Sarisariñama, las cuales se hundían en la cumbre de otra meseta remota e inexplorada (Brewer-Carías, 1994), en el Roraima y en el macizo de Chimantá, donde descubrió la red de cuevas en cuarcita más larga y grande del mundo, la cual lleva su nombre (Brewer-Carías y Audy, 2010). Nadie en toda la historia ha conocido tan bien el vasto territorio de las tierras altas de la Guayana como Brewer-Carías, quien dedicó toda su vida a la exploración, investigación y difusión de las innumerables maravillas de este maravilloso *Mundo Perdido* para la ciencia.

Luego de nuestras exitosas expediciones al Cerro Autana y a las Simas de Sarisariñama, donde habíamos encontrado plantas que nadie había visto antes, quedamos entusiasmados con la facilidad cómo se podían encontrar plantas y animales nuevos sobre las cumbres de cualquiera de estas montañas donde no hubiese estado antes algún investigador. Así es que durante los años 1977 y 1978 organizamos dos expediciones multidisciplinarias aerotransportadas en helicóptero con el propósito de alcanzar la cumbre de varios tepuyes inexplorados que había sobre el Macizo de Chimantá. Allí pudimos apreciar por primera vez cómo se distribuían sobre aquella cumbre unas 10 mesetas que sobresalían entre 300 y 600 metros por encima del nivel general de la extensa montaña (Macizo) de 2000 m de altura, y consideramos que también les habría resultado complejo a ciertas plantas y animales amazónicos para subir y adaptarse a las bajas temperaturas, a la radiación solar, a las intensas precipitaciones y a la



LAMINA 2. Sitios visitados por Charles Brewer-Carias durante sus 265 expediciones realizadas en el escudo de Guayana. 1, Lago Leopoldo. 2, Autana, Sipapo. 3, Moriche. 4, Ypacana; .5, Huachamacari. 6, Marahuaka-Huha. 7, Marahuaka-hui. 8, Duida NE. 9, Duida-Sina. 10, Río Cacaro. 11, Marahano-hidi. 12, Jaua-hidi. 13, Jaua SW. 14, Sari-sariñama-hidi. 15, Kanadakuni. 16, Guanacoco-hidi. 17, Guaiquinima. 18, Ichum-tepui. 19, Serranía Piazoí. 20, Marutani-tepui. 21, Canaima. 22, Supamo. 23, Parapapoi-Santa-Rosa. 24, Ahonda, Sima, Pez. 25, Auyantepui Planta nueva. 26, Auyantepui SE. 27, Aprada Cueva Fantasma. 28, Eruoda_Chimanta. 29, Muchimuk-Churi-Chimanta. 30, Churi-Chimanta. 31, Yunek-Chimanta. 32, Ptari-tepui. 33, Sierra de Lema. 34, Ilu-tepui. 35, Yuriani-tepui. 36, Kukenam tepui. 37, Roraima. 38, Wei-tepui-Milenium. 39, Níayoba-teri Parima B. 40, Hashimo-teri. 41, Ashídowna-teri. 42, Narimabowei-teri. 43, Dosahamosha-teri. 44, Konapuma-teri. 45, Aracamuni-tepui. 46, Neblina Norte. 47, Cerro de la Neblina. 48, Titiricó, Neblina. 49, Maturacá, Cauaburi. 50, Neblina-Base. 51, Baria-Yatua, Pacimoni. 52, San Carlos Río Negro. 53, Adulimawa-teri, Parima. 54, Delta del Ventuari. 55, Atabapo. 56, Puerto Inírida. 57, Hiuiwhitiña, Erebató. 58, Sierra de Imataca. 59, Iyewei-teri, Ocamo. 60, Patanowa-teri. 61, Washewa-teri, Bi-dón de oro. 62, Ketipabowei-teri, Mavaca. 63, Mishimishimabowei-teri. 64, Ärokofita-teri, Parima. 65, Esequibo, Guarampín.

falta de nutrientes que es algo característico de todas esas cumbres (Brewer-Carías y Audy, 2010).

7. MOTIVACIÓN, RIESGOS Y SACRIFICIOS DE LOS PRIMEROS EXPLORADORES DE LA GUAYANA

El pensamiento de Jean Jacques Rousseau tuvo una profunda influencia en los naturalistas y exploradores de la Francia de los siglos XVIII y XIX (Lévi-Strauss, 1984). Rousseau inspiró a personalidades como Joseph de Jussieu y Aimé Bonpland a vivir gran parte de su vida en las selvas de la América del Sur junto a grupos indígenas, colectando e identificando especies con valor etnobiológico que enviarían a Europa a los museos y jardines botánicos (Duviols, 1978; Pelayo y Puig-Samper, 1993; Allorge y Ikor, 2003). El mismo Humboldt encontró en París el lugar de inspiración perfecto para sus ideas de desentrañar los misterios sobre el origen de la vida, el hombre y el universo e implícitamente de las culturas de ultramar en las Indias Occidentales, las cuales constituían *terra incognita* (Minguet, 1969: 548-550; Wulf, 2015). Influenciado por Rousseau, Humboldt se une a Bonpland para emprender el viaje más importante del siglo XIX.

Me es difícil concebir cómo en un siglo en que tanto se presume de bellos conocimientos, no se encuentran dos hombres, uno de los cuales sacrificó veinte mil escudos de su fortuna, el otro diez años de su vida en un célebre viaje alrededor del mundo, a fin de estudiar no siempre piedras y plantas sino, por una vez, los hombres y las costumbres (Rousseau, *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes* —Discurso sobre el Origen de las Desigualdades entre los hombres—, dictado en la Academia de Francia el 12 de junio de 1754).

El gusto y prioridad por los «estudios sobre las costumbres de las culturas de la América indígena ante la búsqueda del enriquecimiento y el oro» (Humboldt, 1985, IV: 424), fue demostrado por Humboldt con toda claridad, quien además invirtió toda su fortuna en estos proyectos de vida, lo cual lo condujo a morir en la

miseria material (Humboldt, 1816-1831, 1824; Duviols 1993: 189-190).

La pasión e inspiración de los primeros exploradores pudieron también estar alentadas en esas emociones asociadas con el *retorno al mundo salvaje*, tal como las describiera en su tiempo Rousseau en su *Discours sur l'origine et les fondements de l'inégalité parmi les hommes*, a quien Lévi-Strauss (1984) calificara como *el padre de la etnología*. Las emociones que manifestaban los naturalistas al explorar estas tierras vírgenes y *reinsertarse al mundo natural*, se aproximaban a la *esencialidad primigenia* que caracterizaba a los indígenas de la Guayana, la cual ha sido además objeto de difícil comprensión por la mayoría de los etnólogos modernos. Al intentar racionalizar la compleja estructura del pensamiento del *alma primitiva* y los elementos subyacentes dentro de él (Levi-Bruhl, 1974), los primeros antropólogos descubrieron una *racionalidad dentro de la irracionalidad* (Lévi-Strauss, 1972; Jensen, 1975; Tylor, 1977; Malinowski, 1982). Esta fue quizás la condición experimentada por Humboldt, cuando expresó:

En las montañas está la libertad. Las fuentes de la degradación no llegan a estas regiones puras del aire. El mundo está bien en aquellos lugares donde el ser humano no alcanza a turbarlo con sus miserias (Humboldt, 1799-1804, Cartas de América).

Un sentir similar fue compartido innegablemente por Alfred Wallace (1853: 179-180) y expresado en un sensible poema a partir de su experiencia con los indígenas al norte del Amazonas, cerca de Río Negro, en la población de Yavita (ver capítulo 12):

Existe una villa indígena; alrededor,
la oscura, eterna, vasta selva despliega
su variado follaje.
Aquí moré un tiempo, el único hombre blanco
entre tal vez doscientas almas vivientes
Diariamente el trabajo les reclama. Van ahora
a talar el orgullo de la selva, o en canoa
a pescar con anzuelos, arpones y flechas;
las hojas de las palmeras proveen la techumbre
contra las impetuosas tormentas y diluvios del
invierno
Las mujeres extraen raíces de mandioca,

y con gran esfuerzo amasan su pan.
Y todas, noche y día, lavan en el río,
y cual sirenas chapotean en la límpida corriente.
Sus bien desarrolladas extremidades,
su piel marrón, brillante, tersa,
y cada movimiento lleno de gracia y salud;
y cómo corrían, saltaban, gritaban, nadaban,
o se sumergían en los rápidos del río.
Compadezco a los niños ingleses, sus extremidades
activas
sujetadas y confinadas dentro de entallados
ropajes;
pero más aún compadezco a las doncellas inglesas,
su talla, busto y caderas, todo confinado
¡por ese vil instrumento de tortura llamado corsé!
«Y de esta manera la gente pasa su vida de manera
simple.
Ellos son una raza pacífica; los crímenes
Son desconocidos entre ellos; no roban ni asesinan;
y los villanos complicados
representados por hombres civilizados son
desconocidos aquí.

Im Thurn (1883: 37) también fue impregnado por el encanto de la Guayana. A partir de una *extraña transformación de la percepción*, experimentada al arribar al lago Amoooco o Parima en las montañas de la sierra Pakaraima, dejaba conocer sus emociones de una manera prudente a través de las siguientes palabras:

En el instante que yo dirigí la mirada al Lago Parima esa mañana, la última niebla se desvaneció y la ciudad una vez más se escapó de mi visión, tal como ocurrió en la creencia del mundo. Muchos otros eventos misteriosos durante ese tiempo me ocurrieron. Especialmente la percepción de una belleza gloriosa de las montañas la cual surgió frente a mí oscuramente enfatizada y coloreada por la luz del atardecer. No existe espacio suficiente ni palabras para hablar de ello... Ello fue también durante esa oportunidad que me puse en las manos de un Peaiman, hombre-médico, y experimenté el método de curación empleado por ese pueblo, sin embargo, yo no debería hablar de esto aquí.

Esta experiencia de la *racionalidad dentro de lo irracional* ha calificado a muchos estudiosos del mundo natural para *reconocer en sí mismo*, los infinitos significados esenciales que esconde cada fenómeno natural, grupo humano o

ser viviente en lo más inescrutable de la selva. Lévi-Strauss (1984), al interpretar el discurso de Rousseau, decía: «pues para llegar a aceptarse en los otros...», es preciso primero rechazarse en sí mismo» (figura 21).

Por lo general, durante los años que tuve la oportunidad de compartir con variados grupos de personas largas estadías en ambientes remotos de la selva tropical, pude reconocer cómo la llamada «fiebre de la selva», afectaba a muchos quienes no eran capaces de tolerar la ausencia de lo cotidiano de sus vidas occidentales o «civilizadas», generando trastornos de conducta que sobrepasaban los límites del autocontrol y se expresaban bajo la forma de desesperación, pánico, depresión e histeria.

Lo anterior lo pudimos apreciar, por ejemplo, durante la segunda expedición al cerro Duida en el Alto Orinoco en 1994, en la cual uno de nuestros integrantes después de permanecer por meses en la selva y no ser rescatado en la fecha prevista (la espera se prolongó por semanas), decidió robarse una embarcación, con el fin de remontar *solo* el Orinoco desde La Esmeralda hasta el Puerto de Samariapo, ubicado a más de cien kilómetros aguas abajo y de tal manera «escapar del infierno de la selva».

Durante esos días de larga y agonizante espera del rescate, el explorador recitaba arrodillado en la pista de aviones plegarias, sumido en una profunda crisis de tristeza y dolor; a fin de mitigar y aferrarse a una esperanza. La ingesta de comida «extraña» procedente de recursos del bosque cazados o elaborados por los indígenas, al igual que la continua recepción de sonidos relativos a la fonética indígena (ajenos a los sonidos de las lenguas occidentales a los cuales estaba familiarizado), alegaba el explorador, junto a las permanentes picaduras de insectos y amenazas de serpientes y otros animales, constituían los principales elementos que colmaron su paciencia, además del miedo permanente a perder su vida y abandonar a sus seres queridos.

La plaga en los bosques de la Guayana constituye un objeto de atención constante. No hay momento en que cada quien no se encuentre sin evitar que pequeños dípteros (simúlidos) se introduzcan en los ojos, oídos y nariz. La picada de

estos insectos, no solo produce una inflamación en la piel, la cual genera un inmenso prurito, sino también, pueden ocasionar la transmisión de enfermedades tropicales como oncocercosis y leishmaniasis. El que no conserve la calma en estas regiones ante la hostilidad de estos mosquitos termina por contraer una neurosis. Es el *nunqué* de los taurepang, el *puripuri* de los *so'to*. Otro insecto que constituye un parásito externo es la *nigua* o pulga, la cual aloja sus huevos en la dermis, después de recibir la picadura. Las hembras depositan cientos de huevos que, poco a poco con el tiempo, van aumentando de tamaño, hasta causar un dolor insoportable.



FIGURA 21. Para reconocer el pensamiento del habitante de la selva, es necesario alejar en lo posible el condicionamiento cultural y lograr un acercamiento vivencial con el *ethos* de su sociedad. Esta virtud también formó parte de las fortalezas que calificó a Brewer-Carías para entender el significado oculto de cada rincón natural de la Guayana. En la imagen se puede apreciar al Dr. Brewer entre los *ye'kwana* del río Erebató adoptando sus costumbres para el estudio de su estructura dental (Brewer-Carías 1964; Brewer-Carías y Audy, 2010)

Richard Spruce (1863, I: 407) comentaba el asedio ineludible de los mosquitos en su paso por el Alto Orinoco en proximidad a la boca del río Casiquiare: «Muchas veces no hay donde sentarse para comer el almuerzo, sin embargo uno debe pasearse con el plato en la mano y contentarse de comer el alimento esparcido de mosquitos. Mi trabajo con las plantas fue muy difícil... El rostro y cuello estuvieron expuestos necesariamente y mis guantes y mangas estuvieron constantemente marcados por la sangre y roce de estos pequeños insectos. La mayoría de estos diminutos insectos

dejan un coágulo de sangre en el lugar donde ellos estuvieron chupando, y en mi caso las heridas en lo frecuente sangraron considerablemente».

En otra ocasión, en 2006, durante la segunda expedición microbiológica a la cueva Charles Brewer, en el macizo de Chimantá, pudimos presenciar un caso parecido de intolerancia a la larga permanencia en el mundo natural de la Guayana.

En esta oportunidad permanecimos durante varias semanas confinados al ambiente oscuro y húmedo de la cueva (ver capítulo 9). Al finalizar nuestras investigaciones no pudimos ser rescatados en el tiempo convenido debido a las pésimas condiciones meteorológicas y al método «muy extremo» que debía aplicarse para lograr la evacuación del sitio a través del helicóptero. De tal manera, el efecto del confinamiento y la desesperación se apoderaron de uno de nuestros integrantes, el cual inició su crisis a partir de conductas violentas, responsabilizando a terceros de la tragedia que vivía. Luego, después de transcurrido varios días y enfrentar la aceptación de su impotencia al escape de la cueva, se entregó en una depresión profunda y a la «muerte», si esta habría decidido de tal manera su destino.

Estos comportamientos en respuesta al «confinamiento prolongado», sean en espacios abiertos como la selva tropical o las cuevas, pueden ser más frecuentes entre personas con estilos de vida convencional o urbana, característicos de las grandes ciudades. En todo caso, es sorprendente el temple y la gallardía de los primeros exploradores, quienes a pesar de su origen europeo y la mayoría pertenecer a clases sociales altamente refinadas, enfrentaron las condiciones más hostiles y prolongadas en la selva tropical, realizando de este modo los mayores descubrimientos y hazañas hasta ahora sin parangón alguno. Al respecto, escribía Humboldt en una carta a su hermano Wilhelm, el 17 de octubre de 1800, en la cual narra su situación con ocasión de una tormenta vivida en el río Orinoco:

El destino quiso que dejásemos la vida en este desierto, donde a diez millas a la redonda

persona alguna se hubiese percatado de nuestro fin o hubiese descubierto el menor rastro de él. Nuestra situación era realmente desesperante: la orilla se encontraba a más de media milla de distancia y una gran cantidad de cocodrilos exhibían sus amenazadores lomos sobre el agua. Y aun si hubiésemos salvado las iracundas olas y la voracidad de los cocodrilos y alcanzado tierra firme, hubiésemos sido víctimas del hambre o presa de los tigres, pues los bosques de esta región son tan compactos, tan enmarañados de lianas, que abrirse paso a través de ellos es lisa y llanamente imposible. El hombre más fuerte, hacha en mano, apenas avanzaría en veinte días una milla francesa. El río mismo es tan escasamente navegado que pueden pasar dos meses sin que una canoa indígena surque sus aguas. En este momento tan peligroso y apremiante, una repentina y fuerte brisa hinchó las velas de nuestra pequeña embarcación, rescatándonos como por arte de magia. Solo perdimos algunos libros y víveres (Humboldt, 1799-1804, Cartas de América).

Uno de los mayores obstáculos durante las incursiones por la selva constituye no solo lo espeso e intrincado de su vegetación, sino la aparición de saltos de agua durante la navegación por los ríos. Esto obligaba al explorador a desviar su rumbo a través de caminos que eran abiertos con machetes y en los cuales debían disponerse troncos cortados y colocados a modo de correas transportadoras para facilitar el desplazamiento de los botes. Estos debían ser llevados a cuevas y en el hombro en distancias de hasta de más de una milla por el bosque, hasta alcanzar un punto adecuado para continuar con la navegación. El caso narrado se atribuye al viaje de Im Thurn (1883: 60-51) en su exploración por las selvas de la Guayana esequiba.

Koch-Grünberg (1917, I: 292-293) relató experiencias similares, las cuales describían las condiciones de inmensa hostilidad y penuria que difícilmente podrían ser toleradas por personas comunes de este siglo durante las exploraciones en las selvas (figura 22),

Al acostarme encuentro una jaraca negra debajo de mi chinchorro. De noche grandes ratas hacen ruido entre los baúles y mordi-quean los duros pedacitos de tortas de yuca que están esparcidos por el suelo. Las cazamos afanosamente, pero por lo general en

vano. Hediondas cucarachas de todos los tamaños se encuentran por doquiera; en los baúles, entre los libros, en la caja de la cámara fotográfica, en el estuche del reloj, en la funda del revólver, en los pliegues de la pijama, por todas partes. Por la noche se dejan oír en nuestra dispensa y pican nuestros mejores cambures y hasta los pedazos de carne que están sobre la parrilla, sin hablar de las hormigas, las termitas, los ciempiés, las cochinillas, las niguas y otras alimañas de esta casa oscura y húmeda. Pocos días después viene *Kaikushi* —mi ayudante— a mi chinchorro gimiendo y sacudiendo con tal fuerza la cabeza que la sangre salpica en torno a él. Un vampiro lo ha mordido en su larga oreja lastimándole una vena, que sigue chorreando hasta que yo se la aprieto fuerte. Hay jaguares suficientes en los alrededores. Las montañas cercanas les ofrecen bastantes escondrijos. Ahora están en la época del apareamiento y por lo tanto son muy audaces y peligrosos. Durante el baño matutino encontramos excremento fresco.

8. ANTROPOCENTRISMO Y PREJUICIOS EN LA VALORACIÓN DE LA OBRA DE LOS PRIMEROS EXPLORADORES DE LA GUAYANA

Entre algunos estudiosos de las ciencias sociales se pueden encontrar calificaciones sobre las metodologías e interpretaciones que han surgido de los primeros exploradores y natura-

FIGURA 22. Las exploraciones en el territorio de la Guayana realizadas por el profesor Theodor Koch-Grünberg lograron poner de manifiesto la más detallada expresión antropológica y etnológica de las naciones más diversas existentes en esta región. Los peligros y riesgos atravesados por Koch-Grünberg representan uno de los grandes sacrificios que los primeros exploradores tuvieron que afrontar, para documentar y salvaguardar el patrimonio cultural de la humanidad gestado en estas extraordinarias tierras enigmáticas. En la imagen se aprecia el paso por el raudal de Akuraima, en río Uraricoera, al sur del escudo de Guayana (Koch-Grünberg, 1917, I: 175).



listas acerca de los fenómenos naturales de la Guayana (incluyendo de sus etnias), como de «romanticismo ambiental, sentimentalismos o esnobismo ecológico» (Santana, 1991); «concepción europea del paisaje y con una carga importante de racismo» (Rodríguez, 2004); «monopolio del humanismo ilustrado» (Pratt, 1992, 2011) o de «construcciones culturales generalmente exotizantes y en ocasiones deshumanizantes» (Angosto, 2013). Según estos autores, los primeros exploradores de la Guayana, habrían sido una suerte de «exploradores y aventureros forjados entre las quimeras románticas y el positivismo decimonónico», cuyos gustos «por la aventura andaban a la par de un disciplinado positivismo científico y de una cultivada sensibilidad literaria» (Angosto, 2013).

Al parecer, estas aseveraciones podrían estar motivadas por los incuestionables abusos que los imperios coloniales de la época y la religión cristiana proyectaron sobre los habitantes originarios (Pratt, 1992; Ortiz, 2002). Tales errores ocasionaron gran parte de las rupturas sociales y carencias de los pueblos indígenas de nuestro siglo y son reforzadas por un nuevo proceso de colonización planetario (globalización) (ver capítulo 12), del cual todos formamos parte como agentes catalizadores (Taylor, 2012; Stallaert, 2017). Sin embargo, no dejan de constituir aseveraciones inexactas, que revelan un desconocimiento supino sobre la magnitud y pertinencia de las contribuciones; el altísimo perfil académico y científico, y la verdadera «motivación» de los exploradores de la Guayana de los siglos XVIII, XIX y XX (Duvols, 1978, 1985; Cristóvão, 1999; Kury, 2001; Pimentel, 2003; Ventura, 2016). Esto ha quedado bien documentado en el presente capítulo, como un acto de justicia y reconocimiento por el invalorable esfuerzo en la comprensión y divulgación del significado tan importante que representa para el mundo esta región, y de lo que ha surgido la necesidad de valorarla y protegerla a partir de acuerdos modernos y declaraciones por parte de organismos internacionales como la UNESCO, entre otros (Bevilacqua *et al.*, 2019). Su obra constituye un patrimonio cultural de la humanidad y ha buscado descifrar los innumerables misterios ocultos del pa-

sado geológico, biológico, antropológico y ecológico de la Guayana. Por tal motivo, calificarla como un simple *imaginario construido*, que mantendría «estrechos vínculos con políticas coloniales o, cuando menos, con fórmulas de dominación reveladoras de jerarquías de poder entre regiones/naciones sujeto y objeto de representación» (Angosto, 2013), representa un inadecuado y vago análisis —que conduce a una exclusión social y confusión académica—, que a su vez debilitan los esfuerzos que durante siglos han generado cientos de miles de resultados científicos por investigadores de las más variadas latitudes del planeta, inspirados por la simple apreciación de la belleza y grandiosidad de las maravillosas tierras de la Guayana.

Los criterios empleados por tales autores les impiden discernir con objetividad las diferencias entre «naturalista-explorador» y «colonizador-buscador de oro» (Humboldt, 1985, IV: 424; Perera, 2000). Además, conducen a confundir los verdaderos roles e intenciones de los primeros naturalistas y alteran las oportunidades de valorar las contribuciones por ellos realizadas durante los siglos pasados. Como acertadamente planteara el caso el profesor Antoine Ventura (2016):

Quien no supiera nada, de antemano, acerca de semejante tema, y sin embargo se propusiera averiguar a qué remite, empezaría por una reflexión muy general entre conceptual y léxica. ¿Se trataría de hablar de viajeros por un lado, y de naturalistas por el otro, o de viajeros que hubieran dejado observaciones sobre las realidades naturales? ¿O se trataría más específicamente, de evocar la subclase de viajeros que a la vez eran naturalistas o pretendían actuar y/o actuaron como tales? Entonces, una primera pregunta sencilla a la que se podría contestar en términos más o menos generales, sería la de saber a quiénes habría que designar como viajeros. Luego, entre ellos, y en particular para una época más reciente, digamos a partir del siglo XVIII, quiénes fueron los naturalistas, dónde estuvieron, en qué se interesaron y qué consecuencias pudieron tener sus actividades en el campo del conocimiento y también en el desarrollo de las sociedades americanas objetos de sus observaciones. Ese impacto puede haber con-

sistido en ayudar (de forma directa o indirecta) a tomar conciencia de la existencia de un pasado, de un patrimonio, de una cultura que merece ser integrada al acervo nacional y al conocimiento general.

Como refería el historiador Juan Pimentel en un capítulo de su estudio dedicado al siglo XVIII, la importancia de las «colecciones de viajes como género en la Ilustración» y de las obras compilatorias representativas (véanse los numerosos volúmenes y colecciones correspondientes a las obras de Humboldt, Schomburgk, Koch-Grünberg, Appun, entre otros), son casos que dejan imaginar la riqueza y amplitud (enciclopédica) del material acumulado y el interés suscitado tanto por parte de los escritores como del público lector (Pimentel, 2003: 213-249).

Ángela Pérez Mejía (2007) ha insistido en desfigurar la esencia moral de Humboldt y reconocer una «personalidad enmascarada», con rasgos claramente definidos de «racismo» los cuales buscaba confundir con su alto grado de entendimiento de las leyes naturales y sentido antiesclavista. A partir de su larga convivencia y pasión compartida por estas tierras y sus múltiples aspectos naturales, incluyendo sus etnias (a quienes reconocía con profundo respeto y admiración), es difícil concebir que Humboldt poseyera una visión estrictamente dicotómica entre civilización y barbarie y excluyente de la América, tal como lo sugiere con énfasis esta autora (Pérez Mejía, 2007). En una carta, enviada desde París el 22 de agosto de 1822 a Jean Baptiste Boussingault, químico y minerólogo francés continuador de su obra en la Nueva Granada, escribe Humboldt:

Solo la muerte podría cambiar mis proyectos. Tengo cincuenta y dos años y el espíritu muy joven todavía. Sigo empeñado en mi resolución de dejar a Europa y vivir bajo los trópicos de la América española, un sitio donde he dejado tantos recuerdos y cuyas instituciones están en armonía con mis deseos. (Humboldt, 1799-1804, Cartas de América).

Al poner de manifiesto su deseo febril de renunciar a las comodidades de Europa y proyectar vivir en dichas regiones, Humboldt trasciende su pasado, su condicionamiento histórico,

los prejuicios y ataduras sociales que para una persona de su clase y jerarquía social (Barón), representaban una atadura fuerte de romper con consecuencias sociales y familiares.



FIGURA 23. Alexander von Humboldt fue impulsado por un deseo febril de descubrir y explicar las múltiples relaciones existentes entre el mundo biológico y físico a escala planetaria. En una era como la actual, la especialización y automatización nos privan de esa visión multidisciplinaria tan necesaria para ubicarnos con mayor responsabilidad frente a las necesidades que plantean el resto de las especies del cosmos en que vivimos (Botting, 1981; Helferich, 2004).

En otra carta dirigida a su hermano Wilhelm, escrita en la localidad de Cumaná, el 17 octubre de 1800, se puede apreciar con más grande definición, su rechazo absoluto hacia cualquier forma de racismo y discriminación del hombre por el hombre:

A menudo se topa uno con hombres que teniendo siempre en los labios hermosas máximas filosóficas, desmienten con sus acciones los principios fundamentales de la moral y la

ética, maltratando los esclavos con el Raynal en la mano, y hablando con entusiasmo de la importancia de la causa de la libertad, mientras que venden los hijos de sus negros a pocos meses de su nacimiento ¡Qué desierto no sería preferible a la comunicación con tales filósofos! (Humboldt, 1985, V: 267).

El legado de Humboldt sigue siendo objeto de descubrimientos incesantes sobre la historia natural del Nuevo Mundo y en especial de la Guayana. Solo quienes poseen las mentes más ávidas y libre de prejuicios en la búsqueda de entendimientos sobre el origen y destino del hombre y de la vida en general en estas tierras equinocciales, pueden lograr apreciar la verdadera importancia de sus contribuciones para el desarrollo de la humanidad, como es el caso re-

ciente de la historiadora alemana Andrea Wulf (Wulf, 2015; Wulf y Melcher, 2019).

Las dimensiones de la envergadura humana de Humboldt (figura 23) le dotaban de una extraordinaria capacidad para ser valorado, en todos los tiempos, y en todos los campos del saber y las virtudes, como una persona que ejemplifica el pináculo de la evolución humana y que ha orientado por siempre a todos quienes buscan una conexión con el mundo más allá de las convencionalidades y recompensas de prestigio y poder. Es esta la ruta moral que siguieron los naturalistas del siglo XIX, quienes reconocieron en Humboldt sus extraordinarias cualidades y a quien eligieron como mentor de una obra científica que aún no ha culminado.



CAPÍTULO 2

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Toda la magnificencia de estas selvas solo podría apreciarse desde lo alto de un globo, desplazándose con suavidad sobre la ondulante superficie de la flora; este privilegio tal vez esté reservado para el viajero de épocas venideras

Alfred R. Wallace, 1853

Travels on the Amazon and Rio Negro

1. DIMENSIONES DE LA GUAYANA SEGÚN LOS PRIMEROS EXPLORADORES

Desde su descubrimiento hasta el siglo actual, la Guayana no ha dejado de representar una región inhóspita e impenetrable, por la impresionante densidad y la estructura de sus bosques, por las enfermedades tropicales, insectos y animales que en ella habitan y por el carácter indomable de algunos de sus grupos humanos selváticos (figura 1). Sir Walter Raleigh, luego de su épico y polémico viaje, comentaba:



FIGURA 1. Aspecto impenetrable de un bosque de la Guayana oriental del siglo XIX, según dibujo de Henri Theophile Hildebrand, en la obra del explorador francés Dr. Jules Crevaux, *Voyages L'Amerique Du Sud* (1883). Humboldt (1985, IV: 377) midió ejemplares de *Bombax ceiba* de casi cinco metros de diámetro, al suroeste de la Guayana occidental. Davis y Richards (1933, 1934) reportaron árboles de hasta cuarenta y cinco metros (*Mora gonggrijpii*, *Terminalia tanibouca*) de altura en la Guayana Británica (actual Guayana), mientras Richard Spruce (1908) reportó árboles de hasta setenta metros de altura en bosques bajos al sur de la Guayana (ver Cain y Castro, 1959).

La Guayana es un país que nunca ha sido saqueado, cambiado ni deformado, la cara de la tierra no ha sido modificada, ni la virtud y la sal de su suelo alterado por la mano del hombre, la hierba no ha sido destruida para extraer el oro, ni las minas rotas por máquinas, ni sus imágenes arrebatadas de sus templos. Nunca ha sido penetrada por alguna tropa armada y nunca conquistada ni poseída por cualquier príncipe cristiano. La Guayana posee una sola entrada por mar para los barcos de carga, excepto para aquellas embarcaciones como canoas. Por tierra es más imposible aproximarse, puesto que presenta la situación más estrecha que cualquier región del planeta, y es así repleta de montañas impasables sobre los lados de los ríos y ello es virtualmente imposible para cualquiera, lo cual ha sido del conocimiento de la nación española quien desde la Conquista del Perú nunca ha intentado entrar en este imperio (Raleigh, 1596: 115).

Por su parte, Alexander von Humboldt, quien sería uno de los primeros naturalistas en visitar y estudiar la Guayana, describía su paisaje como:

Una tierra habitada por tigres, cocodrilos y chigüires, grande especie del género *Cavia* de Linneo. Vimos allí bandadas de aves apretadas unas contra otras dibujarse en el cielo, como una nube negruzca que a cada instante cambia de forma. Poco a poco el río se ensancha. Una de sus orillas es en general árida y arenosa a causa de las inundaciones; la otra es más elevada y está cubierta de árboles de empinada selva. A veces el río está limitado en ambos lados por selvas y forma un canal recto de 150 toesas de ancho. Es muy notable la disposición de los árboles. Háyanse desde luego zarzales de Sauzo, que forman como un vallado de 4 pies de alto, y se les creyera recortados por la mano del hombre. Detrás de este seto, se eleva un matorral de cedrelas, brasiletes y guayacanes. Son raras las palmeras, no viéndose más que troncos esparcidos decorosos y de piritus espinosos. Los grandes cuadrúpedos de estas regiones, los tigres, dantas y báquiras, han practicado aberturas en el seto de sauco que acabamos de describir, y por ahí salen los animales salvajes cuando vienen a beber al río; y como temen poco la aproximación de una canoa, se tiene el gusto de verlos costear lentamente la ribera, hasta que desaparecen en la selva metiéndose por uno de los pasajes estre-

chos que las zarzas dejan de trecho en trecho. Confieso que tales escenas, que a menudo se repiten, han conservado el mayor atractivo para mí. El placer que se experimenta no se debe solo al interés que pone el naturalista en los objetos de sus estudios, sino que depende de un sentimiento común a todos los hombres educados en los hábitos de la civilización. Vese uno en contacto con un mundo nuevo, con una naturaleza salvaje e indómita: ya es el jaguar, hermosa pantera de América, que aparece en la ribera; ya el paují (*Crax alector*, *C. pauxi*), de plumas negras y cabeza empenachada que se pasea lentamente a lo largo de los sauces. Sucédense unos tras otros animales de las clases más diferentes. «Es como en el paraíso», decía nuestro patrón, viejo indio de las misiones, todo, en efecto, recuerda aquí ese estado del mundo primitivo del cual vetustas y venerables tradiciones han recontando a todos los pueblos la inocencia y la felicidad; más observando con cuidado las relaciones de los animales entre sí, vemos que se evitan y se temen mutuamente. La edad de oro ha cesado y en este paraíso de las selvas americanas, como en otra parte cualquiera, una triste y larga experiencia ha enseñado a todos los seres que raras veces se hallan unidas la dulzura con la fuerza (Humboldt, 1985, III: 293-294).

Antes de las exploraciones y estudios de Alexander von Humboldt, el conocimiento geográfico acerca de la Guayana era tan deficiente, que se prestaba para cualquier tipo de interpretación sobre la existencia de escenarios naturales fantásticos (ver capítulo 1).

Hasta mediados del siglo XVIII el enorme trecho entre las montañas de la Guayana Francesa y los bosques de Cacao silvestre y de Yuvia (*Juvia*, *Bertholetia excelsa*) del Alto Orinoco y entre las fuentes del Río Caroní y el Río de las Amazonas (de 0° a 4°30' N y de 57° a 68° O) fue tan poco conocido, que los geógrafos pudieron poner a su antojo lagos e inventar conexiones de ríos en él. Hoy día se ha limitado el campo de las hipótesis (Humboldt, 1985, V: 291).

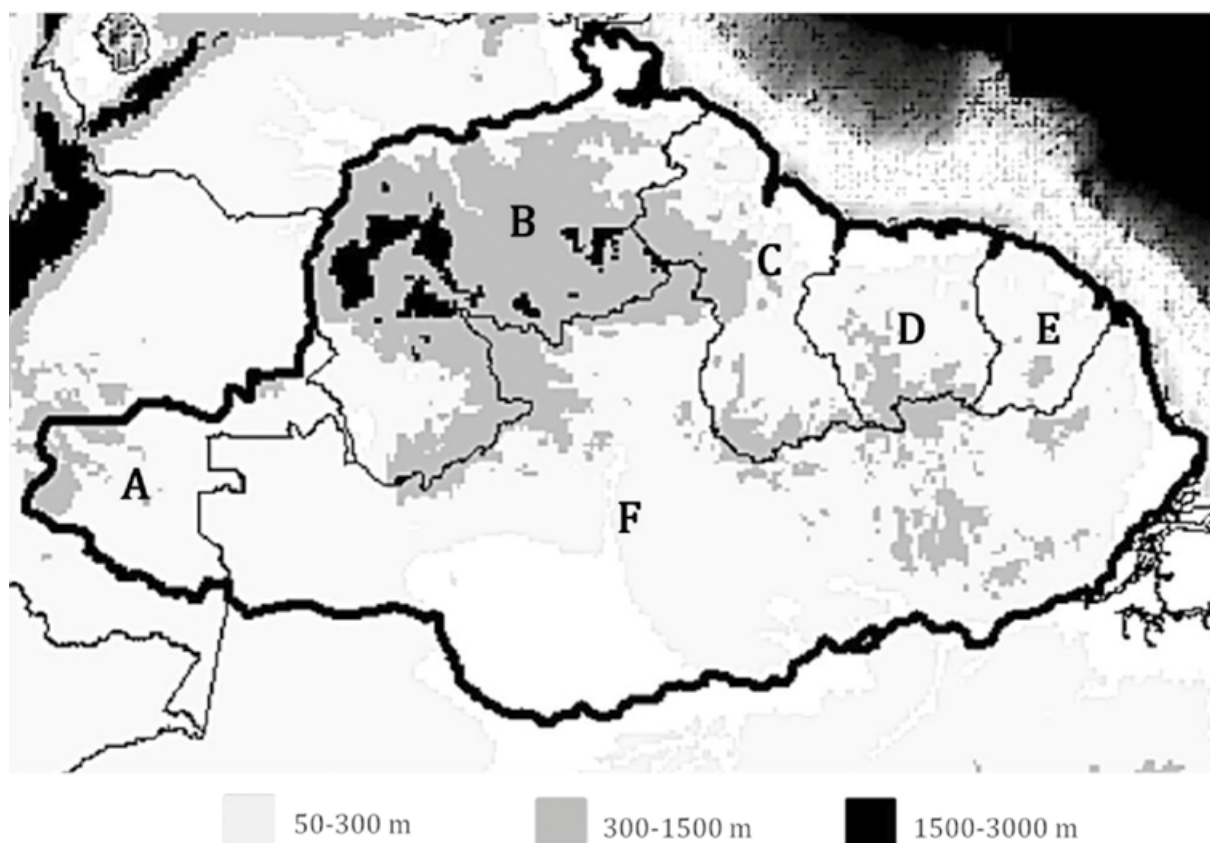
La influencia de la Royal Geographical Society y específicamente de Sir William Jackson Hooker (quien llegara a ser director del Kew Botanical Garden) y de su hijo Sir Joseph Dalton Hooker (este último como presidente de la Royal Society, jugó un rol decisivo en la aceptación de las ideas de Darwin y en la conduc-

ción y financiamiento de importantes expediciones a la Guayana incluyendo las llevadas a cabo por Robert Schomburgk, Richard Spruce e Im Thurn), fueron determinantes de la creación de una visión fabulosa «mejorada» de aquella contribuida por Raleigh y sus relatos. Comentaba Joseph Hooker (Huxley, 1918) que «una revisión cuidadosa de la cumbre de los tepuyes proveería algunos resultados interesantes y probablemente revelaría una flora que sería similar a esa la cual existió en tiempos antiguos..., quizás dinosaurios y pterodáctilos vivieron en la cumbre del Monte Roraima». Esta expectativa despertada en el público y las respectivas publicaciones de los primeros exploradores realizadas en gran parte por esta Sociedad a finales del siglo XIX (ver capítulo 1), habrían llevado sin dudas a Sir Arthur Conan Doyle (Doyle, 1912) a escribir el *Lost World* (*Mundo Perdido*). Se piensa que la influencia de esta concepción fabulada no fue positiva ante la enorme importancia de los descubrimientos logrados por los primeros exploradores (Dalziel, 2002). Sin embargo, ha sido tan poderosa a lo largo del tiempo, que aún persiste en nuestros días y continúa estimulando la imaginación, incluso de las mentes más brillantes dedicadas a los estudios de la Guayana (Brewer-Carías y Audy, 2010; Rull *et al.*, 2019).

Durante el siglo XIX, las extensiones territoriales de la Guayana continuaban siendo poco bien precisadas, en lo que respecta a sus límites político-territoriales, discusión que incluso se ha mantenido hasta la actualidad en lo que respecta a la Guayana esequiba con Venezuela (Ojer, 1969; Ríos, 1987; MPPRE, 2021). Robert Schomburgk (1840d: 1 y 2), a partir de sus viajes exploratorios efectuados entre 1835-1839, reconocía la *Guayana* como:

Esa parte de Suramérica la cual se ubica entre los 8° 40' N y 3° 30'S y los 50° y 68° de longitud Oeste de Greenwich. Ella está limitada en el Norte por el Atlántico y el curso Este del Río Orinoco, por el Este de igual manera por el Atlántico, por el Sur por los ríos Negro y Amazonas, por el Oeste por el curso Norte del Orinoco, el cuna natural del Río Casiquiare y por el Sur por el curso del Río Negro. Sus líneas de costa de mar se extienden entre el Amazonas y el Orinoco, y está dividido en la Guayana de Brasil, Francia, Holanda, Británica

FIGURA 2. Límites del escudo de Guayana donde se ubica la distribución de territorio compartido por Colombia (A), Venezuela (B), Guyana (C), Surinam (D), Guayana Francesa (E) y Brasil (F). Modificado a partir de datos de elevación dados por Hammond (2005), con un máximo de resolución de cinco arco segundos (9 km²). Como se puede apreciar, Venezuela encierra las más altas elevaciones (tepuyes, 1500-3000) del escudo, lo cual significa que tiene el privilegio de poseer uno de los centros de mayor riqueza y de diversidad biológica y especiación del planeta (Pantepui), hecho que conlleva a una gran responsabilidad de conservación (Huber, 1995e; Rull *et al.*, 2009; Nogué *et al.*, 2013; Bevilacqua *et al.*, 2019).



y Venezuela, sin embargo sus límites definitivos no han sido obtenidos. Todo lo que ha sido discutido entre España, Portugal y Francia es solo provisional, y los límites los cuales separan los asentamientos británicos de los de Venezuela y Brasil nunca han sido determinados. La porción británica es llamada Guiana en los documentos oficiales; Guayana es el nombre español, Guiana el portugués. Los primeros holandeses que se asentaron en ella la llamaron Guiana, o la costa salvaje. Se dice que el nombre proviene de un pequeño río, tributario del Orinoco.

La Guayana no ha dejado de ser un sinónimo de «El Dorado» desde la época de Raleigh hasta el presente (Perera, 2000), principalmente para el hombre «cuya sed del oro precede por todas partes al deseo de instruirse y al gusto por la búsqueda del conocimiento de otras culturas del pasado» (Humboldt, 1985, IV: 424). Pero para el naturalista, «La Guayana» ha sido y seguirá siendo más bien el sinónimo de una tierra enigmática, de conocimientos ancestrales, don-

de subyacen los secretos más importantes acerca del origen de la flora, la fauna, el hombre, la Tierra y de la vida misma. La Guayana no es un simple escenario más que alberga un sin número de especies y montañas «interesantes» o «misteriosas»; es *uno de los laboratorios naturales y biotermodinámicos más antiguos y exclusivos de nuestro planeta*, que merece todo nuestro mayor esfuerzo para su conservación.

2. UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LA GUAYANA

El escudo de Guayana constituye una vasta área que se extiende aproximadamente 1.52 millones de kilómetros cuadrados y ocupa más de dos mil kilómetros desde la costa de la Guayana Francesa hasta el suroeste de Venezuela y Colombia, y cubre gran parte de la extensión de tierras ubicadas al sur de Venezuela, Guyana, y Surinam como también de la Guayana Francesa y extremo norte de Brasil (Hammond 2005) (figura 2). La Guayana se encuentra separada de

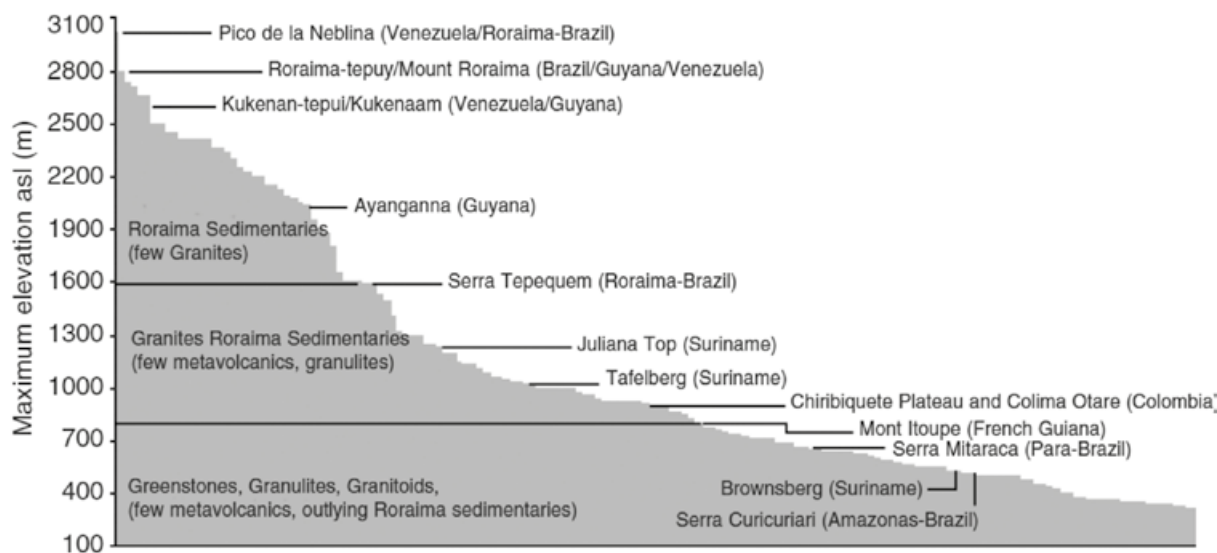


FIGURA 3. Distribución altitudinal de tepuyes, *inselbergs* (lajas), montañas, colinas y mesetas halladas entre los países que representan la región del escudo de Guayana (tomado de Hammond, 2005).

las tierras altas de los Andes y de las porciones septentrionales del escudo de Brasil por bosques bajos extensos y sabanas (de van Donseelaar, 1968; Mendoza, 1977; Gibbs y Barron, 1993; Huber 1995a) e incorpora ~ 1 342 000 km² de bosque tropical continuo intacto, (Hammond 2005), cerca del veintiséis por ciento de la Amazonia (basado sobre RAISG 2012).

Hoogmoed (1979) delimitó la región de la Guayana como un área ubicada al sur del río Orinoco, al este del río Casiquiare y río Negro, al norte del río Amazonas, y al oeste y sur del océano Atlántico. Desde una perspectiva fitogeográfica (Huber 1994a; Berry *et al.*, 1995; Huber *et al.*, 2003; Funk *et al.*, 2007), la Guayana incluye la región central de la Guayana Francesa, Surinam y Guyana, y las porciones norteñas de los estados de Brasil, de Pará, Roraima y Amazonas, el sureste y sur de Venezuela, y parte del sureste de los departamentos de Guainía, Vichada, y Vaupés en Colombia.

Topográficamente, la región de la Guayana se distingue por presentar unas extensas tierras sobresalientes o altiplanos (500-1500 m), tierras altas aisladas (> 1500 m), y tierras bajas periféricas (< 500 m) que están presentes a lo largo de ríos y sobre llanuras cercanas a las costas (figura 3) (Hammond, 2005). La región de la Guayana está caracterizada por suelos pobres en nutrientes y una flora de especies muy rica (cerca de 15 000 especies), endemismo alto, y

una diversidad de formas de crecimiento (Hammond, 2005; Huber, 2005; Funk *et al.*, 2007; Rull *et al.*, 2019a). El rasgo geográfico más distintivo es la presencia de áreas de elevación alta a media que conforman su núcleo fisiográfico. Estas tierras altas colectivamente son llamadas las *tierras altas de la Guayana* o *Pantepui*, y consisten de dispersos grupos de montañas aisladas cuya altura oscila entre mil trescientos a más de tres mil metros.

La región de la Guayana fue dividida por los biogeógrafos en subregiones, cuya concepción difería entre los distintos autores (e.g. Maguire 1979; Huber 1987, 1995a). En los trabajos fitogeográficos de finales del siglo pasado (Berry *et al.*, 1995), se reconocieron cuatro *provincias*: 1. *Pantepui*; 2. *Guayana del este*; 3. *Guayana central*, y 4. *Guayana del oeste*. La *provincia* Pantepui comprende las tierras altas centrales, mientras las demás (2, 3 y 4) incluyen tierras bajas con algunas regiones de mayor alzamiento dispersas.

3. PANTEPUI: LAS TIERRAS ALTAS DE LA GUAYANA

Los primeros en emplear el término *Pantepui* fueron Mayr y Phelps (1955), en el título de una publicación sobre distribución de aves. En un trabajo posterior, Mayr y Phelps (1967) pro-

pusieron *Pantepui* como un nombre arbitrario para referir colectivamente:

Las montañas tabulares de arenisca localizadas en el territorio del Amazonas y estado Bolívar venezolanos en las regiones adyacentes fronterizas con Brasil y Guyana.

Mayr y Phelps (1967) extendieron su tratamiento del *Pantepui* a las montañas graníticas de mil doscientos metros ubicadas al norte del Amazonas venezolano (cerro El Negro) y a esos cerros de hasta seiscientos metros de altura ubicados al sur cerca del cerro Neblina en frontera con Brasil. Maguire (1970, 1972a, 1979) empleó el término Guayana en un sentido general para referir la región sobrepuesta por los sedimentos lavados de la formación Roraima; definió la Guayana como una *provincia* florística que encierra esas localidades del escudo de Guayana que presenta tepuyes, incluyendo los *tafelberg* en Surinam y la cordillera (sierra) de Macarena en Colombia como los sitios más extremos oriental y occidental de esa *provincia* respectivamente. Además, reconoció tres *subprovincias* y once complejos tepuyanos distribuidos entre ellas: 1. *Subprovincia* Guayana colombiana-Trans Río Negro; 2. *Subprovincia* Río Caroní-Río Negro, y 3. *Subprovincia* Gran Sabana venezolana-Pakaraima de Guyana (e.g. macizo Potaro). Miller (1973) empleó Pantepui y Roraima como nombres para dos centros de dispersión de vertebrados terrestres en la región. Por su parte, Brown (1976, 1977, 1987) utilizó el término Pantepui como un nombre para un centro de endemismo de mariposas de bosques de tierras bajas en el sur del estado Bolívar.

Steyermark (1982) expandió la definición de Mayr y Phelps sobre el Pantepui para incluir:

No solamente las montañas tabulares de arenisca del Amazonas y del estado Bolívar venezolano y de las regiones cercanas a Brasil y Guyana,... sino también a la Gran Sabana en la base de los tepuyes Orientales de Venezuela, las sabanas de suelos arenosos de tierras y las formaciones de lajas ígneas de la parte oeste del Amazonas, y el sector más extremo hacia el Noreste drenado por los ríos Venamo y sus tributarios.

En este sentido, Steyermark incluyó las tierras bajas en el término Pantepui, en contraste a Mayr y Phelps (1967), quienes definieron el término para acomodar solo las montañas. Steyermark (1982) argumentó que debido a que la flora de las tierras altas de la Guayana parece estar unificada y no obstante también está diferenciada, es preferible mantenerla como una única unidad amplia, «diferenciada en dos regiones, una oriental y otra occidental». De tal manera, Steyermark siguió a Mayr y Phelps (1967), quienes subdividieron el Pantepui en dos porciones este y oeste, separadas por el río Caroní. Mayr y Phelps (1967) también notaron que la avifauna del *Pantepui* se presentaba desigualmente distribuida, y que las especies diferían entre ambas subdivisiones.

Otros autores, en cambio (Descamps *et al.*, 1978), consideraron excluir de los límites de la Guayana, los «tepui vénézuéliens qui Font partie du Bassin de l'Orinoque ou de l'Amazonie», a partir de datos de distribución de insectos, reptiles, anfibios y plantas.

Huber (1987) recomendó el uso del término *Pantepui* para referir el complejo de montañas de la Guayana localizados al sur de Venezuela, al noreste de Guyana, al sur de Surinam, y al norte de Brasil cuyos principales componentes fueron derivados de las areniscas del grupo Roraima que se encuentra por encima del escudo de Guayana. La mayoría de estas montañas se encuentran relativamente aisladas, cuyas cumbres se hallan por encima de los mil doscientos metros de altura, y comparten una historia geológica común. Según Huber (1988) la *provincia* Pantepui se dividiría en cinco *sectores* florístico-ecológicos: sector oriental, sector centro-oriental, sector noroccidental, sector centro-sur, y sector sur. El concepto del Pantepui de Huber difiere del concepto de Steyermark (1982), puesto que establece una distinción con respecto a los ecosistemas de tierras bajas que rodean a los tepuyes, basados en atributos geológicos, biológicos, químicos y geomorfológicos.

En las últimas décadas, las divisiones de territorios en la Guayana han sido establecidas principalmente por biogeógrafos y botánicos quienes emplearon criterios florístico-socioló-

gicos basados en las ideas del fitosociólogo francés Braun-Blanquet (1932). Este autor reconoció una clasificación de territorios regionales de seis rangos usando un concepto propio de asociación de plantas y de la clasificación de asociaciones dentro de grupos de más alto rango, sobre una base de parentescos revelados por especies significantes. De tal manera, reconoció las siguientes categorías: 1. *Región*, con comunidades bien definidas y familias y géneros endémicos; 2. *Provincia*, con géneros y especies endémicas; 3. *Sector*, sin comunidades definidas y solo con especies endémicas; 4. *Subsector*, con especies microendémicas o razas; 5. *Distrito*, con comunidades o especies raras, y 6. *Subdistrito*, ausencia o dominancia de comunidades o especies distintivas (Cain y Castro, 1959).

En trabajos más recientes, Rull y colaboradores (2019a) y Rull y Vegas-Villarúbia (2019, 2020) revisan los conceptos históricos de Pantepui tomando en cuenta los estudios previos sobre grupos taxonómicos, endemismo, biodiversidad y paleoecología. Su definición adoptada, basada en criterios principalmente de altitud, implica una provincia biogeográfica (*sensu* Huber), muy fragmentada, con un área superficial > 5000 m², ubicada entre el río Orinoco y la base del Amazonas, que comprende un límite inferior difuso entre los mil doscientos y mil quinientos metros y un límite superior correspondiendo a los tres mil metros.

4. LÍMITES DEFINIDOS PARA EL ESTUDIO DE LA GUAYANA EN ESTA OBRA

El área de estudio está dividida en dos regiones: 1. *Guayana occidental*, comprendida por la porción montañosa y de planicies del norte-centro del escudo de Guayana, al suroeste de Venezuela en el estado Amazonas y oeste del estado Bolívar, y 2. *Guayana oriental*, ubicada al este de Venezuela, en el estado Bolívar y Guayana esequiba. Ambas regiones reciben el drenaje de la cuenca del río Orinoco y son representativas de toda la variedad de ambientes físicos (e.g. suelos, geología, fisiografía) y biológicos (e.g. plantas, animales, etnias) que caracterizan el área del escudo de Guayana (figura 4).

De tal manera, con base en criterios geológicos (Reid, 1974; Ghosh, 1977, 1985; Huber, 1995a; ver capítulo 5) y biogeográficos (Mayr y Phelps, 1967; Maguire, 1970, 1979; Steyermark, 1979a y b, 1982; Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019d; ver capítulo 5), reconocemos una diferencia entre las áreas de la *Guayana oriental*, localizada al este del río Caroní, la cual sería más antigua que la de la *Guayana occidental*, ubicada al oeste del Caroní. En la *Guayana oriental* reconocemos una región este, centro-oeste y norte, que incluye la Guayana esequiba (macizo Potaro, e.g. Ayanganna 2042 m, Kopinang 1594 m, Wokamung 1470 m y Kowa 1300 m) (Maguire, 1970; Huber *et al.*, 1995a), la Gran Sabana y sus cadenas montañosas altas (Roraima-Illú, macizo Chimantá, Auyán tepui), representada por una biota muy bien definida y con una relativa menor diversidad de especies que la encontrada en la *Guayana occidental*, la cual incluye el estado Amazonas (desde el norte hasta el sur), representada por tierras bajas extendidas hasta la región del Río Casiquiare-Río Negro y del Río Orinoco contiguas a las cadenas montañosas de granito (lajas o *tafelberg*), y de arenisca como los cerros altos (Yavi, Yutaje, Autana, Yapacana, Duida-Marahuaka, Neblina), y la región oeste del estado Bolívar, representada por los cerros Guaiquinima, Guanacoco y el complejo Jaua-Sarisariñama (Steyermark, 1979b, 1982), y por bosques submesotérmicos y macrotérmicos.

El río Orinoco presenta una longitud aproximada de 2150 km y un área de drenaje superficial de 1 080 000 km² compartida por Colombia y Venezuela, y constituye la cuenca hidrográfica más grande ubicada al norte del escudo de Guayana (Huber, 1995a; Lasso *et al.*, 2010). Su fuente se localiza en las laderas del cerro Delgado Chalbaud en la sierra Parima, Amazonas venezolano (2°19' N, 63°21' O; 1047 m) (Anduze, 1958; Rísquez-Iribarren, 1962). El mayor tributario del Orinoco es el río Caroní, el cual posee una longitud de setecientos sesenta kilómetros y cubre un área de drenaje total de 95 000 km², representando la segunda cuenca más grande localizada al norte del escudo de Guayana. Su origen se encuentra en la cumbre del Kukenán tepui, a dos mil setecientos metros de altura, para luego extenderse hacia el noroeste de la Gran Sabana, confluyendo con el río Carrao (Caruay) (Huber,

FIGURA 4. Imagen satelital donde se aprecia el área del escudo de Guayana, y las extensiones pertenecientes a Colombia (A), Venezuela (B), Guyana (C), Surinam (D), Guayana Francesa (E) y Brasil (F). Se indican las regiones de la Guayana oriental y la Guayana occidental en Venezuela (flechas amarillas), separadas por el río Caroní (azul). Las áreas marrones corresponden a zonas desertificadas.



1995a). El río Caroní se caracteriza por su coloración oscura (marrón oscura), debido a un alto contenido de ácidos húmicos disueltos (Muntz y V. Marciano-Echenique, 1888; Foldats, 1962; Vegas-Villarúbia *et al.*, 1988; Vareschi, 1992), bajo pH (3-5), y bajas cantidades de sólidos inorgánicos suspendidos.

bientales (condicionados por la altura) que determinan una serie de respuestas adaptativas, procesos fisiológicos y de especiación únicos en el mundo biológico (Rull *et al.*, 2019d; Rull y Vegas-Villarúbia, 2019, 2020).

FIGURA 5. Confluencia del río Carrao en el río Caroní (izquierda), rodeados por una densa vegetación representada por bosques submesotérmicos (primer plano) y una extensa sabanización hacia los márgenes del Caroní; noroeste de la Gran Sabana. A la derecha, vista aérea del río Carrao, afluente del río Caroní, ubicado al noroeste del Auyán tepui y al norte de la Gran Sabana, Guayana oriental. Nótese las zonas intervenidas (flecha magenta) por la minería ilegal (fotos del autor como copiloto en sobrevuelo con Rafael Eraso en el 2008).

Adicionalmente, con propósitos biológico-evolutivos (ver capítulos 6 y 12), se reconoce el área de *Pantepui* (tierras altas de la Guayana *sensu* Mayr *et* Phelps *plus* Huber) como la porción de la Guayana contentiva de todos los cerros (tepuyes) y mesetas ubicados tanto en la *Guayana oriental* como en la *Guayana occidental*, cuya altura se encuentra por encima de los mil doscientos a mil cuatrocientos metros, la cual exhibe un conjunto de rasgos físicos y am-

5. REGIÓN DE LA GUAYANA ORIENTAL

En la clasificación de Steyermark (1979b), correspondiente a los centros de dispersión de Venezuela, la región oriental de la Guayana venezolana se designa en conjunto como «la Gran Sabana» e incluye parte del área Pantepui, con el mayor número de montañas de arenisca en forma de mesetas (tepui) de toda el área de Pantepui. En la clasificación de Maguire (1979)

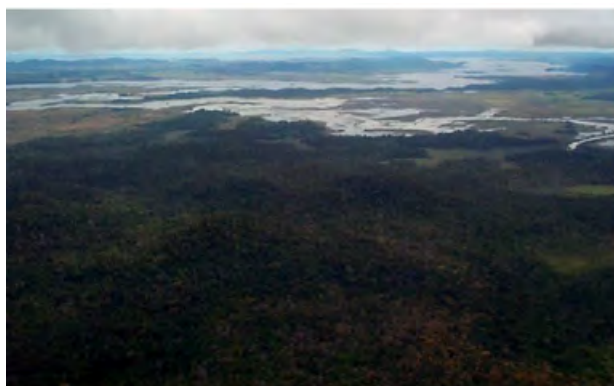




FIGURA 6. Imagen de la porción oriental y centro-occidental de las tierras de la Guayana venezolana, donde destaca la región de la Gran Sabana y parte del área occidental de la Guayana que incluye el cerro Guaiquinima y el Sarisariñama-Jidi; también destacan las montañas fronterizas con Guyana y Brasil. En ella se aprecian los relieves sombreados y las cumbres de color blanco y se indican con flechas blancas los principales tepuyes o elevaciones que se encuentran en esta región. La imagen fue capturada por la Misión Topográfica de Radar del Transbordador Espacial Endeavour en 1994, empleando como instrumento un radar interferómetro en Banda-C. La referenciación de los tepuyes y otros sitios geográficos fue elaborada por el autor.

correspondiente a las *subprovincias* florísticas de la formación Roraima, la *subprovincia* «Pakaraima-Gran Sabana» forma parte de la Guayana oriental, donde se localizan los complejos Auayán tepui, Chimantá, Roraima-Illú tepui, y el complejo Merume-Ayanganna y la meseta Potaro en el Esequibo.

La subregión Gran Sabana descrita por Huber y Alarcón (1988b), se encierra en la Guayana oriental. Según la Comisión Exploradora de la Gran Sabana (Schubert y Huber, 1989), esta región se extiende entre 4°30' y 6°45' lat. N y 60°34' y 62°50' log. O, a una altitud comprendida

entre 400-2723 m. Hernández (1992) consideró como Gran Sabana la altiplanicie ubicada en el sector oriental de la cuenca alta del río Caroní (figura 5), entre 4° 45' – 5° 30' lat. N y 60° 30' - 61° 22' log. O, a una altitud entre 800-1500 m.

La Guayana oriental de nuestra clasificación, incluye la *provincia* este de la Guayana de Berry y colaboradores (1995), representada por las tierras presentes al este del río Caroní. Desde su base, representada por la mayoría de tepuyes de esta región, fluyen hacia el norte las aguas de su río, que desembocan en el Bajo Orinoco, mientras las aguas de la cadena Roraima-Illú drenan

FIGURA 7. Imagen satelital, donde se aprecian los cerros Kukenán y Roraima, este último compartido por Guyana, Brasil y Venezuela y el monte Ayanganna el cual es la máxima elevación en la Guayana esequiba.



en la Guyana oeste a través de los ríos Mazaruni y Esequibo. Los tepuyes de Brasil drenan sus aguas al río Branco, tributario del río Amazonas. Las aguas de las cumbres del Roraima fluyen en los tres drenajes (figura 6) (Rull *et al.*, 2019d).

En esta obra se define como Gran Sabana la región constituida al este de la altiplanicie del río Caroní y sus tributarios desde una altura comprendida entre los trescientos a mil quinientos metros y que incluye sabanas, bosques de galería y mesetas de arenisca (tepuyes). Los límites naturales de la Gran Sabana se pueden establecer de la manera siguiente: al norte se ubican la sierra Lema y el río Carrao (figura 6), donde se incluye el Auyán tepui, la desembocadura del río Caroní y los tepuyes Sororopán, Carrao y Ptari; al sur se encuentra la sierra Pakaraima, que incluye los tepuyes Chirikayén, Gua y Peray; al este el sistema Roraima-tepui-Illú-tepui, que incluye el cerro Kukenán, hasta el río Venamo, y al oeste el río Caroní y el complejo del macizo del Chimantá (figura 7) (Rull *et al.*, 2019d).

5.1. SECTOR ESTE DE LA GRAN SABANA

Hacia el sureste encontramos los cerros Apauray, Wa, Peray y Chirikayén tepui (ver capítulos 6 y 10), los cuales presentan alturas meno-

res a los mil cuatrocientos metros, rodeados por mosaicos de bosques submesotérmicos y sabanas bajas gramíneas con suelos arenosos secos a húmedos. En la línea fronteriza con la Guayana esequiba y Brasil (figura 7), se encuentra la cadena montañosa Roraima-Illú, en la cual destacan el Wei, Roraima, Kukenán, Yuruani, Wadaka-piapue, Tramén e Illú (figuras 8 y 9). Las laderas de estos cerros están cubiertas por un bosque nublado de piso mesotérmico a submesotérmico, con innumerables arroyos y sabanas periféricas (Tate, 1932; Brewer-Carías, 1988a; Huber, 1995a, b; Huber y Rull, 2019).

El cerro Roraima (*Wazaka*, en taurepang *sensu* Koch-Grünberg), constituye un tepui paradigmático en la historia de las exploraciones de la Guayana, el cual fue descubierto y descrito por primera vez por Raleigh (1596: 101) con gran exactitud:

Fui informado acerca de la Montaña de Cristal... Aparece como una torre de una catedral blanca de la cual surge un gran salto de agua el cual cae al suelo sin tocar la ladera, produciendo un terrible ruido y clamor... Yo pienso que no existe en el mundo un salto de agua tan enorme ni tan maravilloso como él.

Robert Schomburgk realizó su primer «reconocimiento» del Roraima en 1839. Este cerro representa el primer tepui que fue ascen-



FIGURA 8. Vista desde su cara sureste del cerro Kukenán, perteneciente a la cadena Roraima-Ilú; también llamado *Matawi-tepui*. Foto Javier Mesa.



FIGURA 9. Vista desde la cumbre de los tepuyes Tramén e Ilú, los cuales forman parte de la cadena Roraima-Ilú, en la línea divisoria entre la Guayana esequiba (izquierda) y la Gran Sabana (derecha). Foto Javier Mesa.

dido hasta su cumbre, por Everard Im Thurn en 1884. Se ubica entre tres países, Brasil, Guayana y Venezuela, en los 5°12' N, 60°44'W. La cima del Roraima, con una máxima altitud de dos mil ochocientos diez metros y una superficie de 34 km², es pequeña comparada con la de otros tepuyes mayores y constituye un ambiente hostil para la vida por sus fuertes vientos, bajas temperaturas y suelos rocosos (ver capítulo 6). Un lago (el *lago Gladys*), se encuentra en su cumbre en el extremo norte a dos mil setecientos metros de altura en el lado de la Guayana esequiba y es el más alto de toda la región de Pantepui (Brewer-Carías, 1988a). El cerro Kukenán es el tepui que le sigue al Roraima, en tamaño y majestuosidad, con dos mil seiscientos metros de altura y 20.63 km² de superficie, y con condiciones climáticas similares en su cumbre. Este tepui ha sido también llamado Mataui o *Matawi-tepui* (Huber, 1995a). El cerro Yuruani ha sido también llamado *Iwara-Karima* (Brewer-Carías, 1988a) e *Iwalkarima* (Warren, 1973) y presenta una altura de dos mil cuatrocientos metros y 4,38 km² de superficie.

5.2. SECTOR CENTRO-OESTE DE LA GRAN SABANA

En este sector se encuentra el macizo de Chimantá (figura 10), el cual presenta la mayor extensión conocida en Pantepui con 1470 km² de superficie total y sus pendientes presentan un área total de 915 km². Aunque no puede considerarse un tepui *sensu stricto*, es la consecuencia de un largo proceso de erosión que tomó millones de años, dando lugar a doce tepuyes que esconden una red de galerías, valles, cañones y el sistema de cavidades en arenisca más complejo del mundo, incluyendo lo original de sus formaciones biominerales, e.g. bioespeleotemas (Brewer-Carías y Audy, 2010; Aubrecht *et al.*, 2012; Marciano *et al.*, 2020; ver capítulo 9), además de una biota con un alto endemismo y diversas formas de crecimiento, distribuida desde el bosque mesotérmico (≤ 1500 m) hasta la zona altotepuyana, la cual alcanza una altura cercana a los dos mil seiscientos cincuenta metros (Huber, 1992).

El Chimantá ha sido uno de los macizos tepuyanicos más explorados en todos los ámbitos de la historia natural (Huber, 1992; Aubrecht *et*

FIGURA 10. Vista del imponente macizo de Chimantá, donde se aprecian en primer plano el Upuigmá tepui y el Akopán tepui. Hacia el fondo a la derecha destaca el Churí tepui. Foto Javier Mesa.



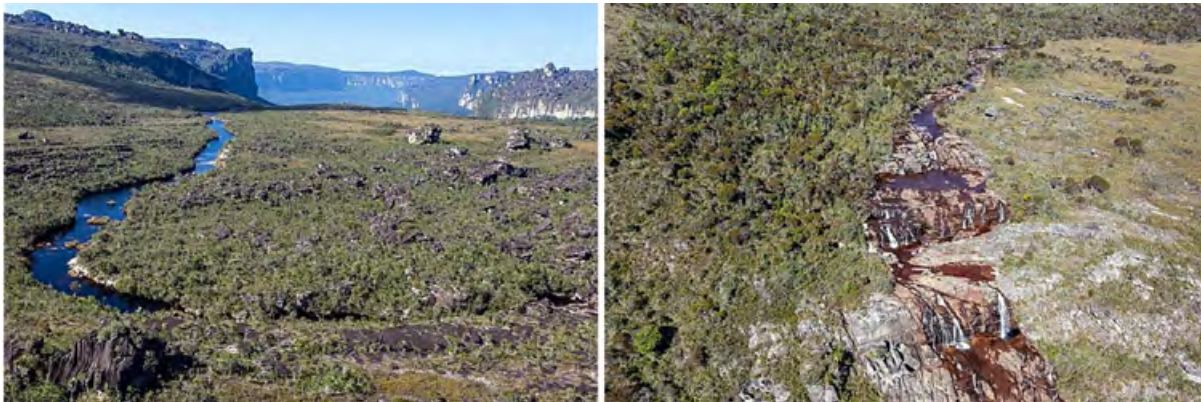
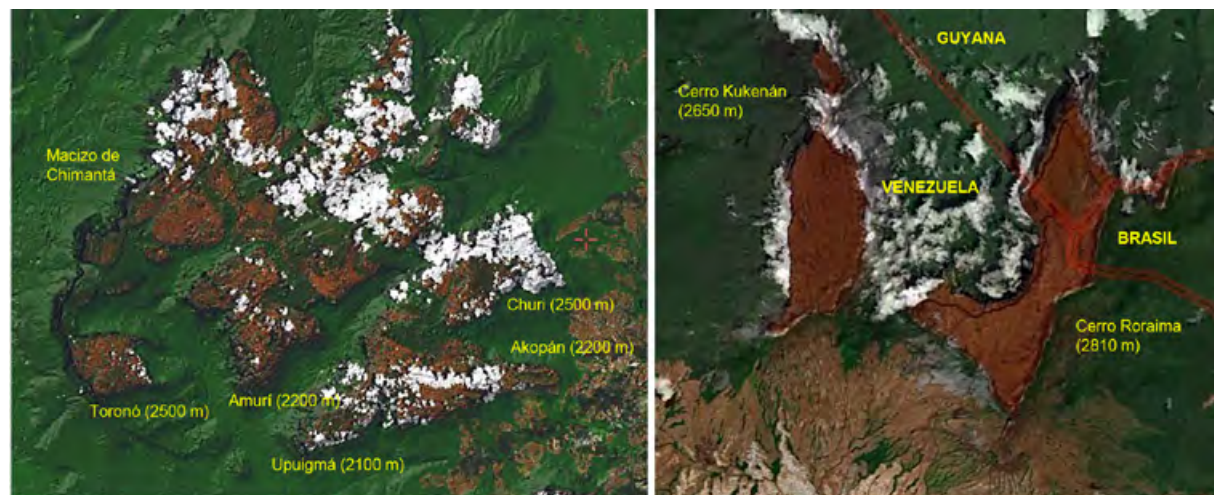


FIGURA 11. Cumbre del macizo de Chimantá. A la izquierda, cumbre del Apakará tepui; posee una altura de dos mil cuatrocientos cincuenta y el área superficial de mayor extensión (173.12 km²) entre los tepuyes del macizo. A la derecha, cumbre del Toronó tepui; este tepui presenta una de las mayores alturas (2500 m) entre los tepuyes de este macizo. Fotos Javier Mesa.

FIGURA 12. Imágenes satelitales donde se aprecian el macizo de Chimantá (izq.) y los cerros Kukenán y Roraima, en la Guayana oriental (der.).



al., 2012). Se encuentra localizado entre los 05° 05'– 05° 23' N, y 61° 54'– 62° 15' W. Entre sus principales tepuyes destacan el Abacapa tepui (05°13' N 62°15' W; elevación: 2400 m; área: 28.13 km²); el Akopán Tepui (05°12' N 62°04' W; elevación: 2200 m; área: 92.50 km²); el Amurí tepui (05°10' N 62°07' W; elevación: 2200 m; área: 36.88 km²); el Angasima (05°05' N 62°03' W; elevación: 2250 m; área: 2.00 km²); el Apakará Tepui (05°18' N 62°13' W; elevación: 2450 m; área: 173.12 km²) (figura 11); el propio Chimantá tepui (05°18' N 62°10' W; elevación: 2550 m; área: 93.75 km²); el Churí tepui (05°13' N 61°54' W; elevación: 2500 m; área: 47.50 km²); el Murey tepui (05°22' N 62°05' W; eleva-

ción: 2650 m; área: 51.25 km²); el Tirepón tepui (05°23' N 62°02' W; elevación: 2650 m; área: 8.75 km²); el Toronó tepui (05°12' N 62°10' W; elevación: 2500 m; área: 59.38 km²) (figura 11); y el Upuigmá tepui (05°07' N 61°56' W; elevación: 2100 m; área: 0.63 km²) (figura 12).

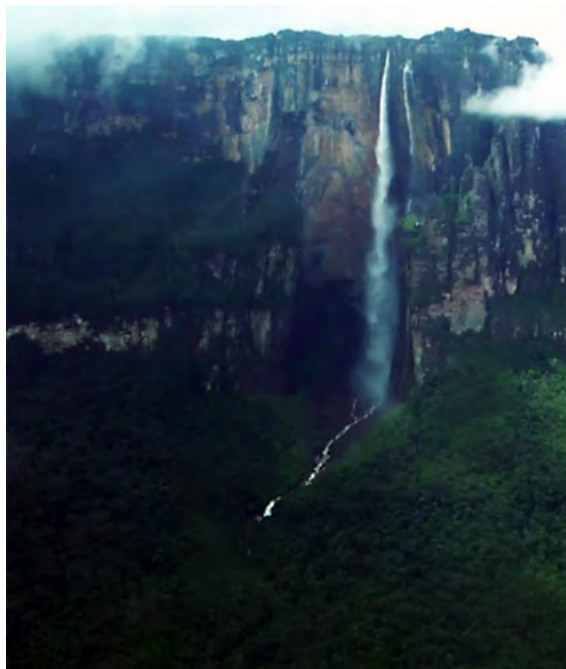
5.3. SECTOR NORTE DE LA GRAN SABANA

En este sector de la Gran Sabana y de la Guayana oriental encontramos el macizo del Auyán tepui, el cual está formado por tres cerros: el Auyán, el cerro del Sol y el cerro de la Luna. Se ubica en los 05° 55' N, 62° 32' W. Sin duda, des-

pués del cerro Roraima, es el tepui que más ha llamado la atención de los científicos, por su tamaño (715 km² de superficie total, con dos mil cuatrocientos cincuenta metros de altitud) y por la complejidad y diversidad de su flora y fauna. El capitán Félix Cardona Puig logró alcanzar la cumbre del Auyán tepui por primera vez, ascendiendo la escarpa por una grieta que separaba la pared en agosto de 1937, junto con el ingeniero y escalador venezolano Gustavo Henry —con quien estudió la topografía de sus alrededores—, recogiendo al mismo tiempo una representación de plantas de sumo interés que están depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela (Pittier 1939; Steyermark 1967, 1983).

La primera planta colectada en el Auyán tepui fue *Aldina latifolia* var. *ayantepuiensis*, una Papilionaceae, recogida por Félix Cardona el 5 de mayo de 1937 a mil metros de altitud, y fue rotulada con el número 40 (Steyermark, 1967).

FIGURA 13. Vista aérea del Auyán tepui con el Salto Ángel, Churúm Meru o Pakupay Meru (*sensu* Cardona Puig) al norte de la Gran Sabana. El descubrimiento de este salto de agua, el cual se considera el de mayor altura en el mundo, se debe atribuir al capitán Félix Cardona-Puig en mayo de 1937, en compañía de Mundó Freixas (Conde-Salazar, 2009). Foto del autor en sobrevuelo como copiloto con el capitán Rafael Erasmo en el 2008.



La historia del interés por el Auyán tepui comienza con las románticas y exageradas historias de Jimmy Ángel y sus esfuerzos por hallar una fabulosa mina de oro en su cumbre. El capitán Félix Cardona había hecho el descubrimiento del salto (figura 13), mucho antes que el avia-

dor Jimmy Ángel. En una exploración del tepui el 9 de octubre de 1937, el capitán Félix Cardona esperaba en tierra a que Ángel lograra aterrizar el avión sobre su cumbre, en compañía de su esposa Mary Ángel y de Gustavo Henry, objetivo que no pudo alcanzar por completo puesto que se estrelló la aeronave sobre su superficie (figura 14). De todos modos, el ingeniero Henry daría a conocer con el apellido de Ángel el salto como el más alto del mundo, y desconociendo si existía algún nombre previo (Grasses, 1983; Conde-Salazar, 2009).

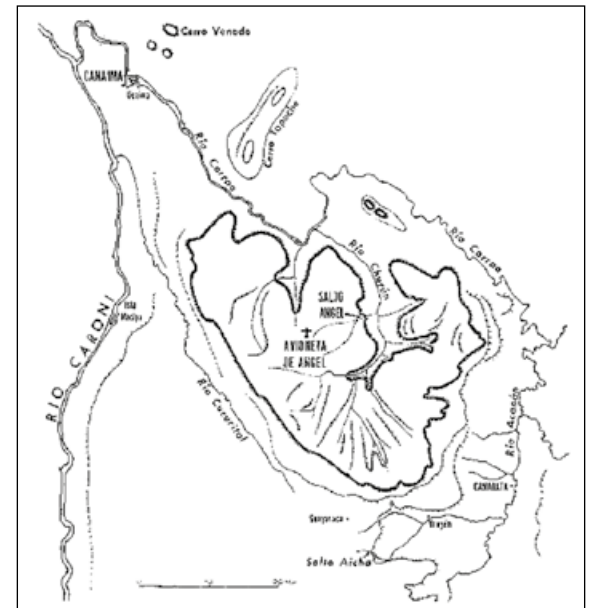


FIGURA 14. Mapa esquemático de la región del Auyán tepui, al este del río Caroní, donde se ubica el sitio de aterrizaje de la avioneta de Jimmy Ángel (modificado de Duns-terville, 1965).

La primera expedición multidisciplinaria al Auyán tepui organizada por completo en Venezuela, y pionera de las exploraciones tepuyanas llevadas a cabo por grupos universitarios venezolanos, se realizó en 1956 por profesores de la Universidad Central de Venezuela, acompañados por otros especialistas en disciplinas biológicas y de otros campos de la ciencia (Lindorf, 2006).

Algunos géneros y especies nuevos fueron nombrados en honor a la expedición y sus integrantes, pudiéndose citar entre las plantas a: *Hymenophyllopsis universitatis* y *Pterozo-*



FIGURA 15. Vista del Sororopán tepui, el cual constituye el «espólón» oriental del Ptari tepui, ubicado al sureste del Auyán tepui. Foto Javier Mesa.

nium schneei, del grupo de los helechos (Vareschi, 1958; Steyermark, 1967); *Everardia vareschii*, una Cyperaceae (Maguire, 1957); *Paepalanthus auyantepuiensis*, una Eriocaulaceae (Moldenke, 1957); *Tepuia vareschii*, una Ericaceae (Steyermark, 1967). Los resultados científicos de la expedición universitaria al Auyán tepui se publicaron en su mayoría entre 1957 y 1958, principalmente en *Acta Biológica Venezuelica*, la revista de la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela (Lindorf, 2006).

La porción superior del Auyán tepui es un bloque de paredes verticales muy altas que se eleva sobre lo que parecen dos inmensos escalones que los exploradores han llamado hombrillos o terrazas. En las bases de los taludes se desarrollan densos bosques montanos y en su cima se presenta una gran variedad de paisajes, con grandes zanjas, valles y caudalosos ríos. Estos cursos de agua se precipitan al llegar al borde, formando saltos de agua de diferentes magnitudes y uno de ellos, ubicado en la porción noroccidental, es el Salto Ángel que tiene una caída de novecientos setenta metros (Lindorf, 2006). Los cerros La Luna y El Sol representan tepuyes semejantes a dos torres al final de un risco gran-

de boscoso que se extiende hacia el extremo norte del Auyán tepui (Huber 1995a).

Por tener la superficie inclinada, el macizo del Auyán tepui presenta dos altitudes diferentes: el borde meridional supera los dos mil cuatrocientos metros de altura sobre el nivel del mar, mientras que el septentrional alcanza apenas mil seiscientos metros. Su eje más largo corre en dirección noroeste-sureste y abarca cerca de cincuenta kilómetros; el eje más ancho discurre de este a oeste en la mitad septentrional y mide cerca de treinta y cinco kilómetros, mientras que el eje más corto se dirige de este a oeste en la parte meridional alcanzando solo veinticinco kilómetros. Esta meseta tiene una forma aproximada de V irregular correspondiendo la parte abierta de la V al cañón del río Churún, llamado también cañón del Diablo (Lindorf, 2006).

En esta región de la Gran Sabana también se encuentran localizados el Sororopán tepui (figura 15); el Ptari tepui (figura 16) (ver capítulo 6), y el cerro Venamo. El Ptari tepui (05°46' N, 61°46' W; elevación máxima: 2.400 m; área de la cumbre: 1.25 km²) se ubica al norte de la población indígena de Kavanayén, y mediante el Carrao tepui, su parte noroeste se encuentra

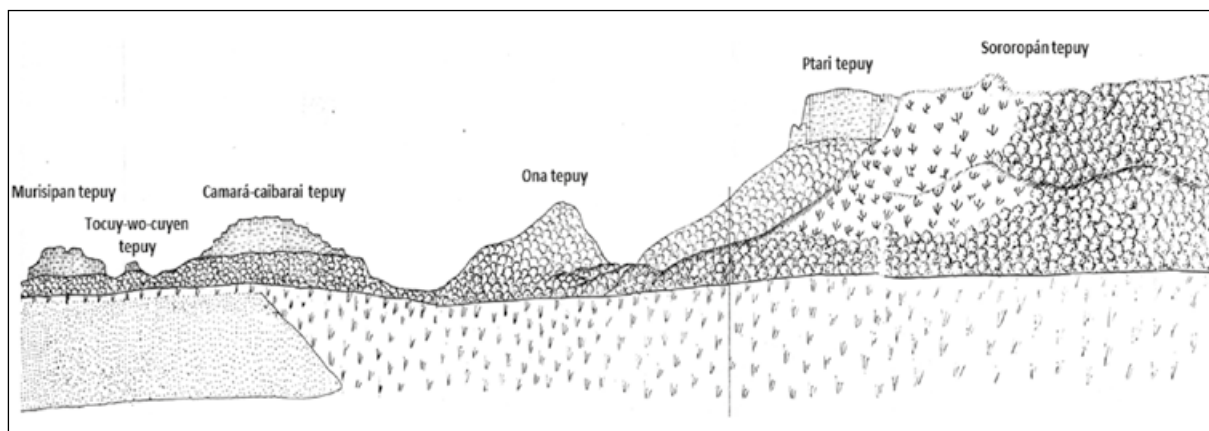
unida con la parte norte del Sororopán tepui. Un estudio detallado de su composición florística y formaciones vegetales fue llevado a cabo por Steyermark (1966). Sus laderas inferiores presentan bosques muy densos, los cuales se interrumpen con terrenos pantanosos en la medida que se incrementa la altura (Steyermark, 1966). Los primeros en visitar este tepui fueron los ornitólogos Kathleen y William Phelps Jr. en 1944. Sin embargo, el primero en explorar científicamente el tepui desde un punto de vista botánico, fue Julian Steyermark, el mismo año, colectando un total de mil quinientos noventa y cinco ejemplares (Steyermark, 1966). En 1978, Brewer-Carías alcanzó su cima por vez primera (Brewer-Carías, 1988a).

Brewer-Carías (1988a) comentó el significado del Ptari tepui de acuerdo a sus investigaciones lingüísticas en las etnias locales:

noco. Por el Sureste y Este, estos cerros desaguan por la quebrada Sororopan, el río Torón y el río Tek-yun-sen que son algunos de la cabecera el río Apongua, que a su vez termina en el río Caroní.

Hacia el oeste del Ptari tepui, se encuentra el Auyán tepui y el macizo de Los Testigos, conformado por el Kamarkawarai-tepui o Kamarcaibaraí tepui (05°53' N 61°59' W; elevación máxima: 2400 m; área de la cumbre: 5.00 km²), Tucuy-wo-cuyen tepui (como la forma de la taza de néctar libado por los colibríes), Murisipan (Murosipan)-tepui (05°53' N 62°05' W; elevación máxima: 2350 m; área de la cumbre: 5.00 km²), el Tereke-yuren-tepui (05°53' N 62°02' W; elevación máxima: 1900 m; área de la cumbre: 0.63 km²) y el Aparamán tepui; al suroeste el

FIGURA 16. Vista panorámica del Ptari tepui desde la misión de Kavanayén, donde se aprecian los tepuyes occidentales (modificado de Steyermark, 1966).



Una meseta circular nombrada de este modo por los indígenas debido a presentar la forma del horno con el cual se elabora el pan de yuca conocido como cazabe, el cual ellos llaman *Ptari*.

Según Julian Steyermark (1966),

El drenaje del Ptari tepui proviene de diversas fuentes. Por el Norte, junto con el Sororopan tepui, uno de sus espolones, desaguan por el río Carrao y sus afluentes; Por el Sur desagua por el río Pacairao y otras cabeceras del río Karuai. Estos ríos al final desaguan en el río Caroní, uno de los afluentes del río Ori-

gran macizo de Chimantá, y al norte y noroeste la sierra de Lema (Steyermark, 1966; Brewer-Carías, 1988a; Huber, 1995a; Gorzula y Señaris, 1999).

El cerro Venamo (también llamado *Waukau-yengtipu*) es una montaña que forma parte de la frontera internacional entre Guyana y Venezuela. Venezuela disputa su posesión completa considerándolo como parte de la Guayana esequiba. La montaña tiene mil ochocientos noventa metros de altura y es el punto más occidental de Guyana y el más nororiental de la Gran Sabana. La montaña toma su nombre del río Venamo.

6. REGIÓN DE LA GUAYANA OCCIDENTAL

En la Guayana occidental, se incluye el área de Pantepui ubicada al oeste del Caroní correspondiente a la clasificación de Steyermark (1979b). De igual manera, a esta región pertenece la *subprovincia* «Río Caroní-Río Negro», que incluye los complejos Neblina, Duida, Sipapo-Yutaje, Jaua y Guaiquinima de la clasificación de Maguire (1979). Del mismo modo, la Guayana occidental incluye las *provincias* central, oeste y sur de la clasificación de Berry y colaboradores (1995).

Esta región, en lo que respecta a su fisiografía, presenta tepuyes de arenisca altos y montañas de granito a lo largo de la frontera sur de Venezuela. La mayoría de estas tierras altas, cuyas cumbres se encuentra entre los 1600 y 3014 m de altura, son drenadas por tributarios del río Negro. La geología de la región es compleja y consiste de unidades cuarcíticas e ígneas (Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019d). Arbustos extensivos y praderas amplias de tepui se aprecian por ejemplo sobre el cerro Duida y el cerro Neblina, los cuales han sido bien explorados en comparación con otras regiones y montañas de este sector. De toda el área de la Guayana, esta región presenta el número más alto de taxa endémicas y la mayor biodiversidad en general.

6.1. SECTOR NOROESTE DE LA GUAYANA OCCIDENTAL

Este sector de la Guayana occidental ofrece el más amplio rango de escenarios fisiográficos y geológicos representativos de los distintos horizontes geológicos del escudo de Guayana (ver capítulo 5). Incluye montañas de arenisca y granito (lajas o *tafelberg*, ver capítulo 8), cuyas cumbres se ubican entre los 1300 y 2350 metros de altura; está limitado por los sistemas del río Caura, río Orinoco y río Ventuari. Entre las montañas de granito de mayor altura destacan la sierra Maigualida (05°30' N 65°10' W; 2400 m; área de la cumbre 440 km²) y el cerro Ualipano (llamado también cerro Calentura), las cuales presentan cumbres cubiertas de una densa formación boscosa. Otros cerros, como Guanay,

Yavi, Corocoro y Yutaje (1800-2300 m), considerados propiamente tepuyes, presentan en sus cumbres una alta diversidad de arbustos. En cambio, el cerro Yavi y el cerro Yutaje son tepuyes relativamente secos con poca o ninguna turba sobre sus cumbres (Colvee, 1973; Steyermark, 1974, 1975; Brewer-Carías, 1976; Huber, 1988a; Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019b).

Los cerros Autana, Cuao, Sipapo (Paraque) constituyen un sistema montañoso de tepuyes de arenisca y granito que alcanza elevaciones entre 1400 y 2000 m. Se localizan al sureste de Puerto Ayacucho y constituye el más sobresaliente en altura en esta región de la Guayana occidental. Estos tepuyes no han sido suficientemente explorados. Presentan herbazales húmedos, arbustos altotepuyanicos, hábitat rocosos expuestos y la mayoría de la superficie en sus cumbres es plana y ligeramente inclinada. Los estratos rocosos superiores pertenecen a la formación Roraima. El cerro Autana (figura 17) representa el tepui ubicado más hacia el extremo occidental de Venezuela y destaca por su forma de torre con una altura aproximada de mil trescientos metros y una superficie de 0.3 km². El



FIGURA 17. Vista del cerro Autana (Kuawai, lengua indígena, ver capítulo 5). Este tepui presenta una compleja red de cuevas de cuarcita (Brewer-Carías y Audy, 2010), las cuales fueron avistadas desde su base por primera vez en el siglo XVIII por el padre Giliij (Giliij, 1780; ver capítulo 9) (tomado de Aubrech *et al.*, 2012).

cerro Autana fue declarado un monumento natural en 1978 (Colvee, 1973; Steyermark, 1974, 1975; Brewer-Carías, 1976b; Huber, 1988a, 1995a; Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019d).

En el límite norte-central, entre los estados Bolívar y Amazonas, se encuentran los cerros Guanay (05°51' N 66°18' W; altura 2080 m; área de la cumbre 165 km²), Santo, Camani, Morrocoy, Coro-Coro (05°46' N 66°11' W; altura 2400 m; área de la cumbre 179.38 km²), Yutaje (05°45' N 66°03' W; 2140 m; área de la cumbre 95.63 km²), Yavi (05°32' N 65°59' W; altura 2300 m; área de la cumbre 5.62 km²), y Ualipano. La altura de estas montañas se encuentra entre ochocientos cuarenta metros (cerro Morrocoy, ubicada al oeste de San Juan de Manapiare) y aproximadamente dos mil trescientos metros (cerro Yavi en la región alta del valle de Parucito), mientras el resto se ubica entre los 1500-1800 m. Todas estas montañas excepto el cerro Ualipano (el cual es llamado también cerro Calentura y es de origen granítico) son montañas en forma de meseta (tepuyes) pertenecientes a la formación Roraima (Colvee, 1973; Steyermark, 1974, 1975; Brewer-Carías, 1976b; Huber, 1995a; Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019d).

6.2. SECTOR NORESTE DE LA GUAYANA OCCIDENTAL

Este sector incluye los estados venezolanos Bolívar y el este del Amazonas, donde se ubican

los drenajes de los ríos Paragua y Caura. En este sector se encuentran la sierra Marutani o cerro Urutani (03°46' N 63°03' W; 1500 m), el cerro Guanacoco (04°40' N 63°51' W; 1500 m; área de la cumbre: 526.25 km²) y el cerro Guaiquinima, el cual es un tepui bien definido localizado en el drenaje del río Paragua. La otra cadena de montañas es el complejo Jaua-Sarisariñama, el cual incluye la región poco explorada del macizo Paru con una altura entre 1300 y 2200 m (Rull *et al.*, 2019d).

Cerro Guaiquinima

En el centro-noroeste del Pantepui localizamos el cerro Guaiquinima (05°49' N 63°40' W; altura: 1650 m; área de la cumbre: 1096.26 km²; área de ladera: 410 km²). Este cerro está constituido por estratos rocosos de la formación Roraima y puede ser considerado uno de los tepuyes de importancia biogeográfica de relativa menor altura (figura 18).

Huber (1995a) trató el Guaiquinima como una planicie más que como un tepui de tierras altas. La definición de Huber de tierras altas (> 1500 m) es una decisión subjetiva que implica tratar al Guaiquinima como ajena al resto de los otros tepuyes (figura 19). El cerro Guaiquinima se establece alrededor del drenaje del río Paragua al oeste del macizo de Chimantá (> 100 km). De acuerdo a Maguire (1979), el primer reconocimiento fue efectuado por el capitán Félix

FIGURA 18. Imágenes satelitales donde se aprecian el cerro Guaiquinima (izq.) al oeste del río Caroní, y el Auyán tepuí, en la Guayana oriental (der.).

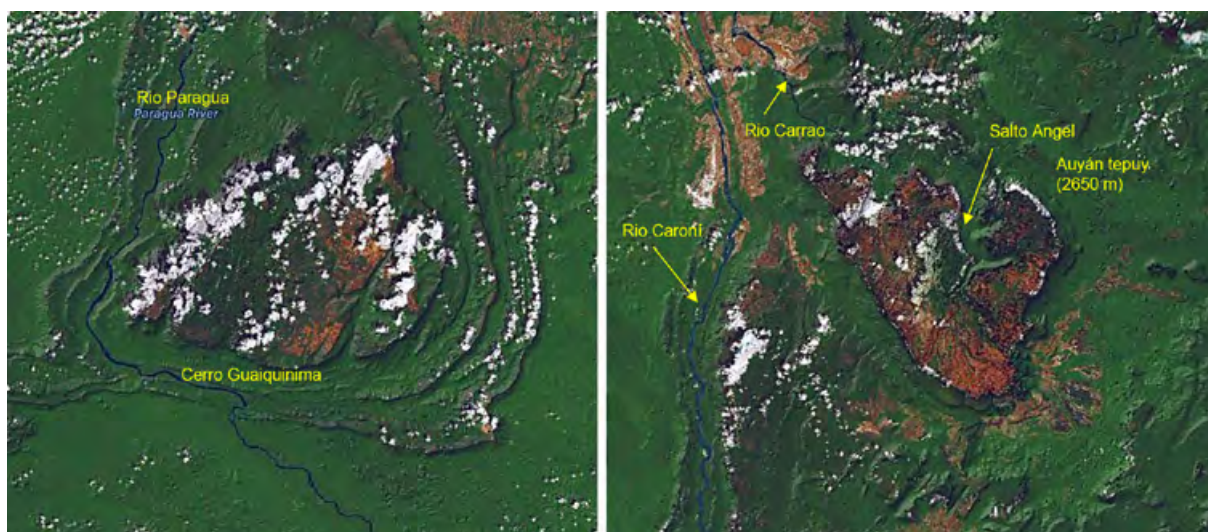


FIGURA 19. Vista de la cumbre del cerro Guaiquinima, en la cual destaca una vegetación arbustiva caracterizada por Ochnaceas, Clusiaceae, Asteraceae, Apocináceas y Sapotáceas, incluyendo especies de *Bonnetia* y *Cyrilla* y helechos arborescentes; domina en el herbazal tepuyano *Stegolepis squarrosa*. Foto Javier Mesa.



Cardona en 1945, seguido por Maguire entre 1951-1953 y por Dunsterville y Steyermark quienes visitaron su cumbre en helicóptero en 1977 y estudiaron su flora (Steyermark y Dunsterville, 1980).

Complejo Jaua-Sarisariñama

Hacia el centro-occidente del Pantepui, destaca la presencia del complejo conocido como Jaua-Sarisariñama (Brewer-Carías, 1976a, 1994), el cual constituye un inmenso tepui con una altitud máxima de entre 2100 y 2350 m, aunque gran parte de la superficie de la cumbre se sitúa a menor altitud. El cerro Jaua se

ubica en los 04°48' N 64°26' W, presenta una elevación máxima de 2250 m, área en la cumbre de 625.62 km² y una área de laderas de 482 km². Por su parte, el Sarisariñama se ubica en los 04°30' N 64°14' W, posee una altura de 2350 m, una superficie en la cumbre de 546.88 km² y un área de laderas de 286 km². El primero en visitar la zona fue Koch-Grünberg en 1913, luego el capitán Félix Cardona en 1932, seguido por Brewer-Carías en 1965 (figura 20). La parte occidental del macizo de Sarisariñama, que se consideraba erróneamente parte de un mayor complejo que incluía Jaua, fue por primera vez visitada por William Phelps y Julian Steyermark en helicóptero en 1967. En 1968 Brewer-Carías observó sobrevolando Sa-

FIGURA 20. Vista de porción oriental del cerro Jaua-Sarisariñama donde se aprecia una de las depresiones. La profundidad de la sima Mayor ha sido estimada en trescientos cincuenta metros, con quinientos metros de diámetro en su fondo y trescientos cincuenta y dos metros en su boca. A la derecha, vista de una de las paredes de la sima Mayor en el cerro Sarisariñama. El fondo de estas cavidades presenta una vegetación alta arbórea, con innumerables especies epifitas de elevado endemismo (tomado de Brewer-Carías, 1976a).

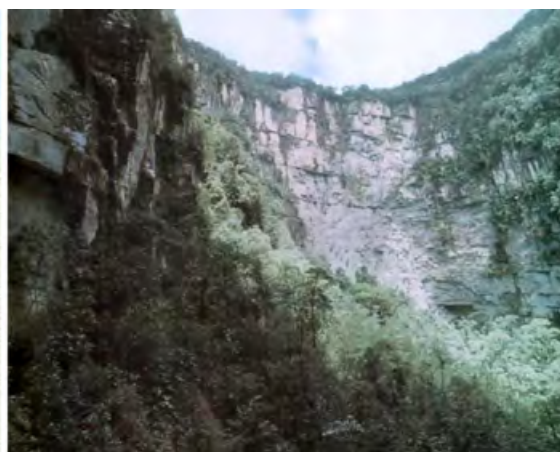
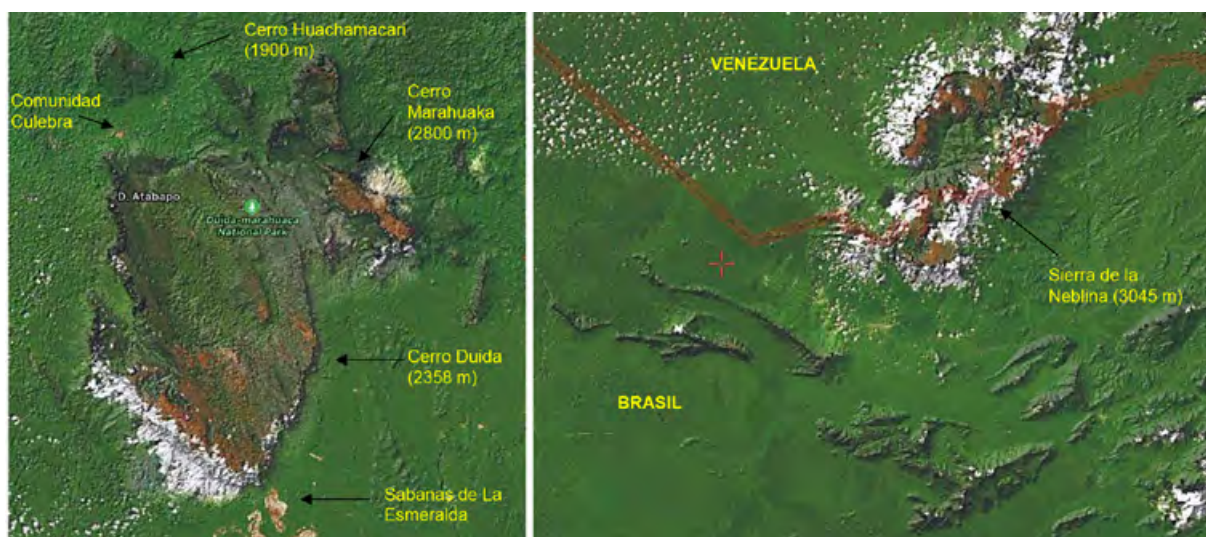


FIGURA 21. Imágenes satelitales, donde se aprecian los cerros Duida, Marahuaca y Huachamacari, (izq.) en el extremo occidental de la Guayana al sur del estado Amazonas de Venezuela. A la derecha se aprecia la serranía de la Neblina, la cual presenta la mayor elevación en todo el escudo de Guayana, y es compartida por Brasil y Venezuela.



risariñama unos inmensos huecos que fueron explorados durante una inmensa expedición que culminó en 1974.

6.3. SECTOR SUROESTE DE LA GUAYANA OCCIDENTAL

Este sector incluye el cerro Yapacana ($03^{\circ}42' N$ $66^{\circ}45' W$), con una altura de mil trescientos metros y un área en su cumbre de 50 km^2 . Esta montaña se ubica cuarenta kilómetros al sureste de la confluencia del Orinoco con el río Ventuari y se encuentra cubierto por bosques, excepto en las caras norte y sur que presenta algunas pendientes, con una importante riqueza y diversidad en su flora y fauna. En 1978, el Gobierno de Venezuela decretó esta montaña y sus áreas adyacentes Parque Nacional Yapacana. Hacia el sureste del cerro Yapacana se encuentra uno de los sistemas montañosos más grandes de la Guayana, el cual alcanza la elevación más alta en el cerro Marahuaca con dos mil ochocientos metros, seguido por el cerro Duida (2400 m) y el cerro Huachamacari (1700 m) (figura 21).

Más hacia el extremo sur se encuentran algunos tepuyes de arenisca y montañas graníticas cuyas cumbres alcanzan alturas entre los 1600 y 3014 m, las cuales son drenadas por tributarios del río Negro (Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2019d). Arbustales extensivos y sabanas amplias

altotepuyanas están presentes en la sierra de la Neblina, cerro Avispa, cerro Aracamuni y sierra Imeri. Estas son las montañas ubicadas más hacia el extremo sureste de Venezuela, las cuales forman un gigantesco complejo de mesetas, valles, pendientes y paredes declaradas Parque Nacional Neblina en diciembre de 1978 (figura 22). A pesar de que la estructura de la vegetación y ecología no son suficientemente conocidas (Riina y Huber, 2003) esta región posee el más alto número de taxa vegetales endémicas de toda la región de la Guayana (Brewer-Carías, 1988b; Steyermark y Holst, 1989).

Los cerros Aracamuni y Avispa ($01^{\circ}14' N$ $65^{\circ}26' W$; 1600 m; área de la cumbre 238 km^2 ; área de sus pendientes 658 km^2) poseen forma de tepui (mesetas aplanadas). El cerro de la Neblina ($00^{\circ}48' N$ $65^{\circ}59' W$; 3014 m; área de la cumbre 235 km^2 ; área de las pendientes 857 km^2) presenta una topografía irregular sobre su cumbre, que consiste principalmente de sedimentos cuarcíticos. Hacia la región más alta del Orinoco se encuentra la sierra Tapirapeco, la sierra Unturán y el cerro Tamacuari. Este último cerro, conocido también como pico Tamacuari ($01^{\circ}13' N$ $64^{\circ}42' W$; 2340 m; área de las cumbres $< 0.01 \text{ km}^2$), es una montaña de granito cónica, ubicada en la propia sierra Tapirapeco, la cual carece de estructuras típicas a la de los tepuyes y de estratos de la formación Roraima, con un alto contenido de granito (Maguire, 1955; Maguire y Wurdack, 1959, 1960; Ort,

1965; Mayr y Phelps, 1967; Huber 1995a; Rull *et al.*, 2019d) (figura 22).

Complejo Duida-Marahuaca-Huachamacari

Más hacia el extremo oeste de esta área, encontramos el complejo Duida-Marahuaca-Huachamacari (ver capítulo 8), representado por el majestuoso e inmenso cerro Duida (03°25' N 65°40' W, altura máxima 2358 m; área de la cumbre 1089.00 km²). Al este del cerro Duida se encuentra el cerro Marahuaca, de mayor altura (03°34' N 65°02' W; 2800 m; área de su cumbre 121 km²) y hacia el norte tenemos el cerro Huachamacari (03°48' N 65°46' W; 1900 m; área de la cumbre 8.75 km²) (figura 22). Estas montañas se ubican en el centro del estado Amazonas, hacia el noroeste de la población La Esmeralda, referida por Alexander Humboldt en sus escritos (ver capítulo 8). El Duida constituye una meseta bastante dividida en bloques y secciones probablemente como consecuencia de movimientos tectónicos y por fuerza erosivas a lo largo del tiempo.

El primer ascenso al cerro Duida fue efectuado por el mastozoólogo H. H. Tate en 1930, seguido por Steyermark en 1944 y Maguire entre 1949-1951. El cerro Marahuaca fue visitado por primera vez por el Dr. Maguire en 1949. El profesor Stephen Tillet de la Universidad Central de Venezuela, accedió a su cumbre por vez primera en helicóptero en 1975. Mientras el cerro Huachamacari fue visitado por primera vez por Maguire en 1949. Estas tres montañas se

encuentran aisladas entre sí por valles con laderas, representando tepuyes típicos de la formación de arenisca Roraima. Los cerros Duida y Marahuaca forman el Parque Nacional Duida-Marahuaca, establecido en diciembre de 1978 (Humboldt, 1816-1831; Schomburgk, 1840b, c; Tate y Hitchcock, 1930; Mayr y Phelps, 1967; Medina, 1969; Rull *et al.*, 2019d).

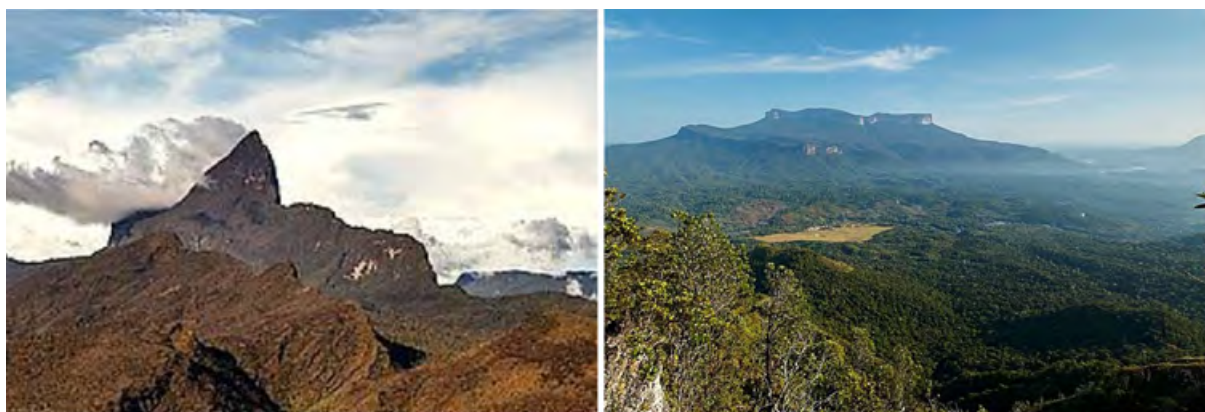
7. SISTEMAS DE TRANSPORTE EMPLEADOS EN LA EXPLORACIÓN DE LA GUAYANA

Una de las principales dificultades durante mucho tiempo en la exploración de la Guayana ha sido su accesibilidad. Desde la época de Raleigh hasta el presente siglo, la principal forma de transporte ha sido la navegación a través de sus extensas redes fluviales.

Comentaba Robert Schomburgk (1843a: 46), que en consecuencia a las dificultades conectadas con la navegación y el peligro del clima, los navegantes tenían el hábito de repetir la siguiente rima: «Quien se va al Orinoco, sino se muere, se volverá loco».

Las características de las embarcaciones no han variado, excepto la incorporación de motores fuera de borda. Por lo general, las embarcaciones son elaboradas a partir de un único tronco de árbol, el cual es vaciado y endurecido con la aplicación de fuego. Esta técnica es de larga tradición entre las etnias de la Guayana, especialmente entre los *so'to* (makiritare), los cuales son los que más han dominado la navegación en

FIGURA 22. Vista de tepuyes ubicados en el extremo sur del Amazonas venezolano, suroeste de la Guayana venezolana. A la izquierda el cerro Neblina; constituye el cerro que presenta la mayor altura en toda la región de Pantepui y en todo el escudo de Guayana (3045 m). Se ubica en la línea fronteriza con Brasil. A la derecha, vista del cerro Huachamacari al fondo, el río Kúnu (Cunucunuma) y las sabanas y bosques submesotérmicos que rodean la comunidad Kúnu-hana de Culebra, desde la cara norte del cerro Duida. Fotos Javier Mesa.



las aguas de los tributarios del Orinoco desde hace siglos (Schomburgk, 1840b, c; Koch-Grünberg, 1917; Civrieux, 1959) (figura 23).



FIGURA 23.
Embarcación (curiara)
utilizada por Koch-
Grünberg en su
navegación por los ríos
de la Guayana (Koch-
Grünberg, 1917).

Entre los taurepang de la Gran Sabana, la embarcación es de menor tamaño, la «canao» (*kanau*, en taurepang), la cual constituye un bote alargado para dos a seis personas, muy versátil, en caños poco profundos y estrechos; puede tener entre tres y cinco metros de largo y ser impulsada con el uso de remos (*kanau-paré*). En el Amazonas venezolano, se encuentra la «curiara» (*wOik'a'*, en piaroa; *kuriéra*, en *so'to*; *thômorô*, en yanomami) y el «bongo», las cuales varían de tamaño y pueden llegar a alcanzar entre doce y quince metros de largo, transportar una a dos toneladas de carga y estar provistas de un techo. Las «falcas» son botes de un tamaño aún mayor hechos de planchas de madera y provistos de un pequeño espacio o sala en la parte trasera del bote. Estos botes son los más grandes que uno pueda observar navegando, con propósitos comerciales o de negocios en el Alto Orinoco, más arriba de los raudales de Maipures en el puerto de Samariapo y Río Negro (Huber y Wurdack, 1984).

Entre los *so'to* del Alto Orinoco, la curiara (*kuriéra*) ha representado un recurso de suma importancia del cual depende el intercambio comercial y transporte de alimentos y otros insumos. Para su elaboración se emplean maderas de laurel (*kaúishu*), palo-maría o mure (*húrina*), o parature (*haráturi*), las cuales se

vacían, se queman por dentro, se cubren con resina de color negro (*máni*) y finalmente se introducen travesaños que sirven de asientos. En su concepto más simple, son impulsadas por remos o canaletes (*wahdái*) de aproximadamente un metro de largo, con forma ovalada a veces circulares, similares a los *kanau-paré* de los taurepang (Civrieux, 1959). Los medios de transporte fluvial de los yanomami han sido muy rudimentarios (balsas cuadradas de troncos de seis metros, *shitipore* o *shitibori*). El empleo de las curiaras (*thômorô*) es de origen relativamente reciente y surgió a partir del contacto con los *yekw-hana*, fabricadas con corteza de *Tabebuia capitata* (Fam. Bignoniaceae) (Lizot, 1975; Eguillor, 1984).

Uno de los mayores problemas con estas embarcaciones lo representa el paso por los *raudales* donde por las fuertes corrientes de las aguas se corre el riesgo de *trabucar* la embarcación (voltearse), por lo cual solo puede atravesarse con embarcaciones más pequeñas o transportar la embarcación por la selva aguas arriba para vencer el paso. De igual manera ocurre cuando se presentan saltos de agua (ver capítulo 1). La navegación por los ríos Casiquiare, Atabapo, Guainía y Manapiare, como también en la parte alta del río *Kúnu* (Cunucunuma), Padamo y Ventuari está determinada por las fuertes corrientes y las fluctuaciones de los niveles de sus aguas entre la época lluviosa (marzo a diciembre) y la época seca (durante el resto del año).

De gran importancia ha sido el transporte aéreo. A partir de 1927, el medio de reconocimiento aéreo fueron los sobrevuelos con aviones metálicos (e.g. Flamingo G-2, Lockheed Electra) (figura 24). Para ello, pilotos pioneros como el capitán Félix Cardona Puig, Jimmy Ángel y Harry Gibson se arriesgaron aterrizando en sabanas abiertas, para luego desde allí realizar los avances por tierra hasta los sitios previstos para llevar a cabo las exploraciones.

La primera expedición botánica en contar con aviones de corto fuselaje para la exploración de la Guayana occidental (Amazonas venezolano) fue realizada por el profesor Volkmar Vareschi en julio de 1967 (Huber y Wurdack, 1984), contando con el piloto experto Dr. E. Herbig, quienes aterrizaron en una sabana natural



FIGURA 24. Aviones empleados por los primeros pilotos en el reconocimiento de las montañas de la Guayana. A la izquierda, se aprecia el Metal Flamingo G-2 empleado por Jimmy Ángel y Félix Cardona Puig en la exploración aérea de los tepuyes (foto archivo colección etnológica Marc de Civrieux). A la derecha, transporte de equipos en un C-123 de la Fuerza Aérea Venezolana a la Sabana de Cacurí, estado Bolívar, de los miembros de la histórica expedición polaco-venezolana a la meseta del Sarisariñama, organizada por la Sociedad Venezolana de Espeleología en 1976 (tomado de Bol. Soc. Ven Espel. 7: 101-119).

en la región de Simarawochi (cabecera del río Matacuni). Desde mediados de los años setenta se comenzaron a utilizar helicópteros en las expediciones para acceder a las cumbres de las mesetas tepuyanas y uno de los que usó este medio para explorar al Auyán tepui fue el profesor Volkmar Vareschi en 1987, a los ochenta años de edad (George, 1988).



FIGURA 25. El uso de este tipo de helicóptero de gran versatilidad ha ofrecido grandes ventajas en el despliegue de acciones necesarias de reconocimiento, aterrizaje y despegue en las cumbres de los tepuyes que varían de acuerdo a la complejidad del relieve. En la foto, el Sr. Javier Mesa y el autor sobre el Churí tepui, como piloto el Sr. Ben Williams (foto Federico Mayoral).

Los modos de movilización aérea y los esfuerzos de muchos exploradores, recurriendo a distintas técnicas y medios de desplazamientos, permitieron obtener un mayor conocimiento sobre la naturaleza de los distintos escenarios de la Guayana, incluyendo sus tepuyes, los cua-

les presentaban un alto grado de dificultad para su acceso. De esta manera, se pudieron elevar los registros sobre las especies vegetales y animales. En el caso de la exploración de cumbres del cerro Autana o Neblina, las fosas del Sarisariñama o para el acceso a cuevas como las del macizo de Chimantá, sin la disposición de este recurso habría sido prácticamente imposible su exploración.

La utilización de avionetas (e.g. Cessna C-47, Piper) y helicópteros (e.g. Bell, Chopper) (figura 25) permitió el acceso a lugares, especialmente en las cumbres de los tepuyes, donde se pudieron adecuar luego las condiciones y elaborar pistas más seguras para el aterrizaje de aviones de mayor capacidad (e.g. Douglas C-3, Otter C-123, Aravac, Hércules C-130) para el transporte de expedicionarios, provisiones y equipos científicos (e.g. expedición polaco-venezolana 1976, meseta de Sarisarinama, Bol. Soc. Ven. Espel. 7, 101-119; expediciones Brewer-Carías, Chimantá 2004-2009, Brewer-Carías y Audy, 2010).

Hoy en día, con las facilidades de los drones y los sistemas robóticos, pudieran realizarse exploraciones no tripuladas a sitios inaccesibles (Riris, 2017), donde sería imposible llegar a través de senderos e incluso implementando técnicas de escalada. De igual manera, este método reduce el impacto intrusivo y el daño que genera la utilización de medios de transporte aéreo sobre la vegetación epífita e insectos y nidos de aves en los arbustos y dosel del bosque. En tal sentido, cabe recordar el grandísimo impacto sobre la vegetación del dosel y estratos inferiores que ocasionó el transporte aéreo y deposición de material cerca del río Surumoni entre

1994 y 1996, para la instalación de un sistema de grúa que permitiera paradójicamente el estudio de la ecología y biodiversidad del dosel del bosque y de sus estratos superiores (Komposch y Hafellner, 1999, 2000). Debido a que para este proyecto se utilizó un helicóptero de

carga pesado, las presiones centrífugas ocasionadas por los rotores y las aspas alteraron y dañaron físicamente las estructuras animales y vegetales del dosel, modificando por completo las condiciones originales de las asociaciones y biotas allí existentes.

CAPÍTULO 3

CLIMA Y BIODIVERSIDAD

Una diferencia pequeña existe entre las estaciones secas y húmedas... De esto resulta que los fenómenos periódicos de las plantas y animales no tienen lugar simultáneamente entre todas las especies. Las plantas no florecen o pierden sus hojas, y los pájaros no se aparean y tampoco se reproducen simultáneamente...

Henry Bates, 1879

The Naturalist on the River Amazons

1. GENERALIDADES

Los procesos de especiación y de extinción son intrínsecamente dependientes del clima, tanto a nivel local como global (Cracraft, 1982; Bush, 1994; Bush *et al.*, 1990, 2001). De acuerdo al grado de la presión selectiva que pueda imponerse en determinadas regiones —según el modelo climático y a la capacidad de los individuos o especies para controlar los cambios de entropía dS que se originen como consecuencia de dicha presión—, pueden surgir las más variadas respuestas adaptativas morfológicas y/o fisiológicas, y por tanto, una alta biodiversificación (Cracraft, 1985; Vargas-Ramírez *et al.*, 2010; Lötters *et al.*, 2010; Rull, 2008, 2011; Bonaccorso & Guayasamin, 2013; Snyder, 2018; Rull y Caranaval, 2020; ver capítulo 12).

La Guayana, por su ubicación latitudinal tropical (8°N – 4°S), difiere de los climas templados de muchas maneras, principalmente en lo que respecta a los modelos diurnos y estacionales de cambio de temperatura. Este hecho ya lo había observado Humboldt hace más de doscientos años (Humboldt, 1804; Humboldt y Bonpland, 1805). Las latitudes tropicales bajas son regiones de ganancia de calor netas y presentan niveles relativamente constantes de irradiación solar sobre los ciclos anuales. Durante un ciclo de doce meses en 0° de latitud, por ejemplo, la irradiación máxima diaria presenta una diferencia del trece por ciento con respecto al nivel mínimo. Esta diferencia se mantiene corta en magnitud hasta las latitudes de los trópicos de Cáncer y Capricornio donde alcanza cerca del sesenta por ciento, sin embargo de allí en adelante aumenta en la medida que las latitudes se incrementan (List, 1971; Rindel, 1994).

El modelo general de irradiancia en el rango latitudinal de la Guayana, por tanto, resulta en pequeños cambios estacionales o anuales de temperatura —no obstante se caracteriza por presentar amplios rangos diurnos de temperatura—, los cuales se incrementan con el aumento de la altura de las montañas hasta llegar a ser de tres a diez veces mayores con respecto a los cambios estacionales de temperatura. Este comportamiento de la temperatura, unido a las

características del relieve de la Guayana, originan modelos climáticos locales (e.g. humedad, precipitación, radiación, vientos) muy específicos, los cuales han influido en los tipos de vegetación, diversidad y endemismo (Pons *et al.*, 2005; Hammond, 2005).

La posición de la Guayana al noreste de Suramérica es muy estratégica, puesto que recibe los vientos provenientes del este —brindándole cantidades importantes de humedad procedentes del océano Atlántico ecuatorial—, que incluso favorecen al centro del continente, la base del Amazonas y áreas más hacia el sur como la base de la Plata (LPB) (figura 1) (Bovolo *et al.*, 2018). La humedad es transferida significativamente a través del continente mediante dos principales *corrientes atmosféricas*: la Caribana de nivel-bajo (CLLJ) al norte (Poveda *et al.*, 2006, 2014), y la corriente procedente del océano Atlántico ecuatorial, la cual recoge humedad del escudo de Guayana y la Amazonia y la transporta hacia el sur, a través de la corriente de nivel bajo suramericana (SALLJ) (Marengo *et al.*, 2004, 2012). Dicha humedad contribuye con la precipitación continental, la cual es sostenida por la evapotranspiración permanente de los bosques lluviosos a partir del reciclaje de la humedad (van der Ent *et al.*, 2010). Áreas de vegetación densa como los bosques lluviosos (opuestos a las sabanas) contribuyen sustancialmente a la generación de lluvia, la cual favorece a su vez a los ecosistemas y a mantener su diversidad (Spracklen *et al.*, 2012).

2. LOS PRIMEROS REGISTROS CLIMÁTICOS

Los primeros registros sobre el clima en la región de la Guayana se deben a Humboldt, en las regiones noroeste medias del Orinoco en proximidad a los raudales de *Quituna* y *Mapara* (Atures y Maipures), quien llega allí el 18 de noviembre de 1799. Humboldt no solo se limitó a conocer las variaciones de la temperatura del aire entre localidades y el régimen diario en cada una de ellas, sino también las diferencias entre el comportamiento de la temperatura del aire con respecto a la de las rocas (*lajas graníticas*) y las aguas.



FIGURA 1. El escudo de Guayana (en rojo) representa el pulmón que captura y concentra la humedad que transportan las corrientes de vientos del Atlántico y del Caribe, para luego reciclar y verter en los tributarios que sostienen la cuenca del Amazonas (Poveda et al., 2006, 2014; van der Ent et al., 2010). La deforestación causada por la minería, actividades agrícolas y madereras han resultado en alteraciones significativas de los ciclos de agua en todo el continente suramericano, visto en modificaciones de la temperatura y precipitación que impactan los ecosistemas y la economía con consecuencias irreversibles para la sociedad. Los cambios en el uso de la tierra han alterado los flujos de humedad y el sostenimiento de los ríos incluyendo el del Amazonas (Spracklen y García-Carreras, 2015; Bovolo et al., 2018).

Probablemente no es peligroso dormir sobre las lajas negras sino porque estas rocas conservan durante la noche una temperatura sumamente elevada. Hallé que esta temperatura durante el día era de 48 °C, siendo la del aire a la sombra de 29.7 °C; y durante la noche el termómetro puesto sobre la roca, marcaba 36 °C, estando el aire a 26 °C. Cuando la acumulación del calor en las masas pétreas ha llegado a un grado estacionario, vuelven esas masas más o menos a las mismas temperaturas en las mismas horas (Humboldt, 1985, IV: 27).

Examinamos en varios momentos la temperatura del agua del Orinoco en su superficie: el termómetro en el aire, se sostenía en los 30.3 °C; la temperatura no era sino de 26 °C centesimales, luego, de 3 °C más baja que en las grandes cataratas, de 2 °C más alta que las temperaturas de las aguas del río Negro. Aunque, bajo un cielo generalmente encubierto en las florestas de la Guayana, el resplandor del sol sea muy moderado, la temperatura del aire aumenta sensiblemente durante la noche. La capa superficial del agua es entonces más caliente que el sol que la envuelve, y si la mezcla de dos corrientes aéreas casi saturadas de humedad, estribando sobre la floresta y sobre el cauce del río, no produce ninguna neblina sensible, es difícil atribuir esta circunstancia a la escasa frescura de la noche. Durante mi es-

tancia sobre las orillas del Orinoco y del río Negro, el agua de estos dos ríos ha sido a menudo de 2 a 3 °C más caliente que la temperatura nocturna del aire no agitado por el viento (Humboldt, 1985: IV: 398-399).

Humboldt, al viajar más hacia el suroeste, llegando a la población de Yavita y Río Negro, también realizó registros de la temperatura, humedad del aire, como de la pluviosidad. Comentaba Humboldt al respecto:

El clima de la misión de San Antonio de Yavita, es extremadamente lluvioso. Desde que uno pasa el 3° de latitud Norte y en lo que uno se acerca al Ecuador, raramente se tiene la ocasión de observar el sol y las estrellas. Llueve todo el año y el cielo está constantemente cubierto. Como no se siente la brisa en esta inmensa selva de la Guayana y como las corrientes polares no afluyen allí, la columna de aire que reposa sobre esta zona boscosa no es renovada por capas de aire seco. Yo medí el agua que cayó el 1ro de mayo durante 5 horas: se elevó a 21° líneas de altura. El 3 de mayo recogí 14 líneas en 3 horas. Es preciso recordar que estas observaciones no fueron hechas durante un aguacero sino bajo la lluvia ordinaria. La temperatura en Yavita es más fresca que la de Maipures, pero considerablemente más cálida que la de Guainía o la de Río Negro. El termómetro centígrado se mantuvo durante el día a 26° y a 27°; y en la noche a

21°. Al Norte de las cataratas y sobre todo al Norte de la desembocadura del Meta, el calor diurno era generalmente de 28° a 30° y el calor nocturno de 25° a 26°. Esta disminución de calor sobre las márgenes del Atabapo, del Tuamini y del río Negro, se debe, sin duda, a la larga ausencia del sol, por el cielo constantemente cubierto y por la evaporación del suelo húmedo. El higrómetro de Deluc, reducido al de Saussure, fue mantenido constantemente, a la sombra, no contando sino las observaciones hechas en tiempo en que no llovía, entre 84 y 92 %.

Los registros obtenidos por Humboldt en la región del Alto Orinoco, Río Negro, río Guainía, Casiquiare y norte del Amazonas, le permitieron fundamentar la clasificación de esta región incluyendo las Guayanas y norte de Brasil, *Terra luxurians stirpibus arborescentibus*, como una zona de calor moderado, *Regio Calida (tierra caliente)*, con temperaturas diurnas de 24 °C y nocturnas de 22.5 °C, en un rango altitudinal entre cien y doscientos metros (Humboldt, 1804; Humboldt y Bonpland, 1805; Bonpland y Humboldt, 1815, I, *Nova genera et species plantarum*).

En la Guayana oriental y en el Esequibo, los primeros registros sobre el clima fueron realizados por Robert Schomburgk (1840a, b, d), en la altiplanicie próxima al Roraima y Kukenán, donde registró una oscilación térmica diaria de ~ 20 °C en la base del Roraima a novecientos quince metros de altura, mientras a dos mil ciento treinta metros encontró una diferencia de 10.55 °C:

A greater difference prevails however at the table-land, from which Roraima rises to a height of 7000 feet (2130 m); there I have known a difference of 35°F in the range of thermometer (10.55 °C), compared at the hours of five in the morning and two in the afternoon. At this table-land, which was only elevated about 3000 feet (915 m) above the sea, the thermometer half an hour before sunrise ranged between 59°F (15 °C) and 62°F (16.67 °C), rose between two and three o'clock in the afternoon to 95°F (35 °C) in the shade (Schomburgk 1840d: 21). Diferencias de oscilación térmica diaria similares de acuerdo a la altura, fueron registradas por mí en la Gran Sabana (e.g. 900-1100 m, valor

medio de 20.5 °C y un valor extremo absoluto de 26.4 °C; ver capítulo 7).

Schomburgk (1840d: 21), al igual que Humboldt, se interesó en conocer las diferencias de la temperatura del aire con respecto a las aguas (figura 2).

Cuando el calor del aire es mayor, la temperatura de las aguas en los ríos es más baja comparativamente; y durante la noche, sin embargo principalmente hacia el amanecer, el agua es 10 °C más caliente que el aire. Los indios toman un acostumbrado baño generalmente en la mañana, cuando el agua congenia más a su sentir. Un número de experimentos me corroboran esto: a las 6 am, el agua se encontró entre 8-10 °C más caliente que el aire; a las 2 pm el aire estuvo generalmente entre 1-2 °C más caliente que el agua, y a las 6 pm, el agua estuvo generalmente entre 2-3 °C más caliente que el aire.

De igual manera, Schomburgk (1840d: 17) destacó la existencia de un régimen pluvial polimodal en la Guayana oriental:

Se considera generalmente que dos épocas húmedas y dos épocas secas constituyen los cambios (de pluviosidad) durante el año.

Sin embargo, resaltó a partir de sus propias experiencias y registros en la Guayana occidental, en Río Negro, cómo el inicio de la época de lluvia registraba variaciones entre marzo o mayo, como en efecto ocurrió en el año de 1839.

Karl Appun (1871) registró entre los meses secos de enero y febrero de 1864 temperaturas mínimas de 58°F (14.44 °C) y máximas de 80°F (26.67 °C) para las mismas regiones orientales bajas del Kukenán y Roraima, lo cual arrojó una oscilación térmica diaria de ~ 12 °C. Estas observaciones fueron realizadas por Appun a tres mil pies de altura (915 m), en la sabana al Sur del cerro Roraima, en los 4°57' N y 61°1' O (Appun, 1871, apéndice, tablas I y J).

Koch-Grünberg (1924a, II: 122), por su parte, registró oscilaciones térmicas diarias similares a las obtenidas por Schomburgk y por mí (ver capítulo 7) en la misma región de las sabanas contiguas al Roraima (20.8 °C) y en la mis-



FIGURA 2. Robert Schomburgk, en su paso por el suroeste de la Guayana en el Amazonas venezolano, realizó importantes observaciones acerca de las variaciones de temperatura entre el aire y las aguas, para lo cual destacó cómo las temperaturas de los ríos son más calientes durante la mañana que en la noche respecto a la temperatura del aire. En la acuarela coloreada por Charles Bentley se puede observar la unión de los ríos Cuntinamo (Kundanama) y Padamo (Paramu) y las actividades de pesca por los indígenas durante las horas tempranas del día (Schomburgk, 1841b).

ma cota altitudinal (~ 900 m). Sin embargo, las mediciones fueron realizadas durante el mes de septiembre:

Al salir el sol tuvimos en los días 27 y 29 de septiembre solo 15 °C, el 30 del mismo mes 14.1 °C, el 1^{ro} de octubre descendió incluso hasta 13,2 °C. Las temperaturas medias fueron: a las seis de la mañana 16.1 °C, a las dos de la tarde 26.4 °C y a las nueve de la noche 19.2 °C.. Las correspondientes temperaturas medias eran en el valle del Surumú 24.6 °C, 34 °C y 28.7 °C en el mes de septiembre.

En cuanto a las corrientes de los vientos en la región cercana al cerro Roraima, el profesor Koch-Grünberg (1917, I: 122) observó lo siguiente:

Soplaban durante nuestra estada en el Roraima vientos regulares del Este y Sudeste hasta del Sur, raras veces del Norte, nunca del Oeste. Por lo general, entre las ocho y nueve de la mañana, empezó un fuerte viento del Sudeste, que sopló hasta la puesta del sol, con

breves interrupciones, a veces durante toda la noche y que llegó entre la una y dos de la mañana a su mayor fuerza y a la temperatura más baja.

3. RÉGIMEN DE TEMPERATURA

Al estudiar el efecto del clima de la Guayana sobre la ecofisiología de plantas y animales, es necesario tomar en cuenta las temperaturas máximas y mínimas y sobre todo las oscilaciones climáticas diarias (diferencias entre la temperatura mínima y la máxima registrada en un periodo de veinticuatro horas) antes que las mensuales o anuales (Altmann y Dittmer, 1966; Mount, 1979; Blaxter, 1989; Gillooly *et al.*, 2001). En las plantas, estas oscilaciones imponen adaptaciones a altas exigencias de ajustes fisiológicos en procesos tales como transpiración, respiración y fotosíntesis y por consiguiente una alta especialización morfoanatómica (Rundel, 1994; Marcano, 1998a; Marcano y Palacios-Pru, 2003) y metabólica (Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*,

2018). En los eucariotas, los extremos térmicos dentro de los rangos de las oscilaciones diarias demandan respuestas de plasticidad y tolerancia bioquímica que definen los límites de adaptación de los organismos en estos hábitats, e.g. proteínas y compuestos secundarios anticongelantes, modificaciones en el ARN y ADN y proteínas resistentes al calor; y adaptaciones especiales enzimáticas, hormonales y biotermodinámicas, incluyendo animales y seres humanos (Mount, 1979; Frisancho, 1979; Lodish, 2000; Gillooly *et al.*, 2001; Lovergrove, 2003; Marcano y Palacios-Pru, 2003; ver capítulo 12).

Las temperaturas promedios más bajas que se puedan registrar en el escudo de Guayana, tienen lugar en las cumbres de las montañas más altas, en los tepuyes durante la época de lluvias, en las cuales se produce la mayor nubosidad (Tate, 1932a; Huber, 1976; Vareschi, 1992; Galán, 1992). Por el contrario, las temperaturas más altas diarias se producen en las partes más bajas de la sabana durante la estación seca (Frost, 1968; Galán, 1984; Hammond, 2005).

En la Guayana venezolana, las características climáticas en su región oriental han sido mejor estudiadas que aquellas de la región occidental (Veillon, 1989) incluso, como hemos visto, desde la época de los primeros exploradores. En el caso de la Guayana occidental, se cuentan con registros anuales procedentes principalmente de tierras bajas (100-400 m), de los sectores de Río Negro, cerca de Yavita y Tama-Tama, en proximidad a La Esmeralda y la desembocadura del río *Kúnu* (Cunucunuma), a la orilla del Orinoco (Veillon, 1989). En el caso de Río Negro (119 m) se han registrado oscilaciones térmicas diarias medias anuales de 9 °C y máximas anuales de 25 °C. Las temperaturas extremas anuales son de 16 °C y 41 °C, mientras que la media anual es de 26.3 °C (Veillon, 1989).

En la región del Alto Caroní o altiplanicie de la Gran Sabana, la temperatura media anual es de 18-24 °C (Ewel y Madriz, 1968; Ewel *et al.*, 1976). Según Galán (1984), la oscilación promedio anual de la temperatura (diferencia entre el mes más cálido y el mes más frío), es menor a 3 °C y la amplitud térmica diaria resulta entre 8-15 °C. Veillon (1989) reportó una osci-

lación térmica diaria absoluta de ~ 23 °C y media de ~ 12 °C para la Gran Sabana, tomando como datos registros del norte (Kamarata, 500 m) y sur (Santa Elena de Uairén, 1000 m) de la Gran Sabana. Según Hernández (1994), la temperatura media anual (entre 800-1500 m) en la Gran Sabana fluctúa entre 17-24 °C.

Las condiciones climáticas sobre las mesetas de los tepuyes son muy diferentes a las que existen en sus laderas o partes bajas. Desafortunadamente, muy poco autores han realizado registros climáticos obtenidos directamente sobre las mesetas de los tepuyes (Steyermark, 1967; Huber, 1976; Colonnello, 1984; Galán, 1992). En las cumbres tepuyanas al este del Caroní el régimen térmico es el típico de montañas tropicales, caracterizado por fuertes oscilaciones diarias y poca variación anual (Rundel, 1994; Marcano, 1998a). En altitudes entre dos mil y dos mil quinientos metros, las oscilaciones térmicas diarias alcanzan frecuentemente 20-28 °C (Grupo Científico Chimantá, 1986) y la temperatura media anual se ubica alrededor de los 12-14 °C (Huber, 1976; Colonnello, 1984). En cambio en la Guayana occidental, particularmente en la cumbre del cerro Duida a los mil setecientos metros, dichas oscilaciones térmicas diarias son mucho menores que las registradas en la cumbre de los tepuyes orientales o en la propia Gran Sabana (ver capítulo 7). Hasta el momento no se han reportado temperaturas por debajo de 0 °C en ninguna cumbre del macizo Guayanés. Sin embargo, es posible que ocurran temperaturas cerca del punto de congelación, especialmente en cumbres como la del cerro Roraima (2723 m) o del cerro Neblina (3045 m).

El Dr. Koch-Grünberg (1924a) registró una temperatura de 11.3 °C a la 1 pm en el mes de octubre en la cumbre del cerro Roraima a los dos mil seiscientos metros. Maguire (1955) reportó durante la noche temperaturas mínimas cercanas a los 5°C en la cumbre del cerro Neblina a mil ochocientos metros de elevación, lo cual hace suponer que a tres mil metros la temperatura podría descender por debajo de 0 °C. Huber (1976) reportó una temperatura media anual de 13 °C en la cumbre del Auyán tepui a dos mil trescientos metros. Por su parte, el profesor Vareschi

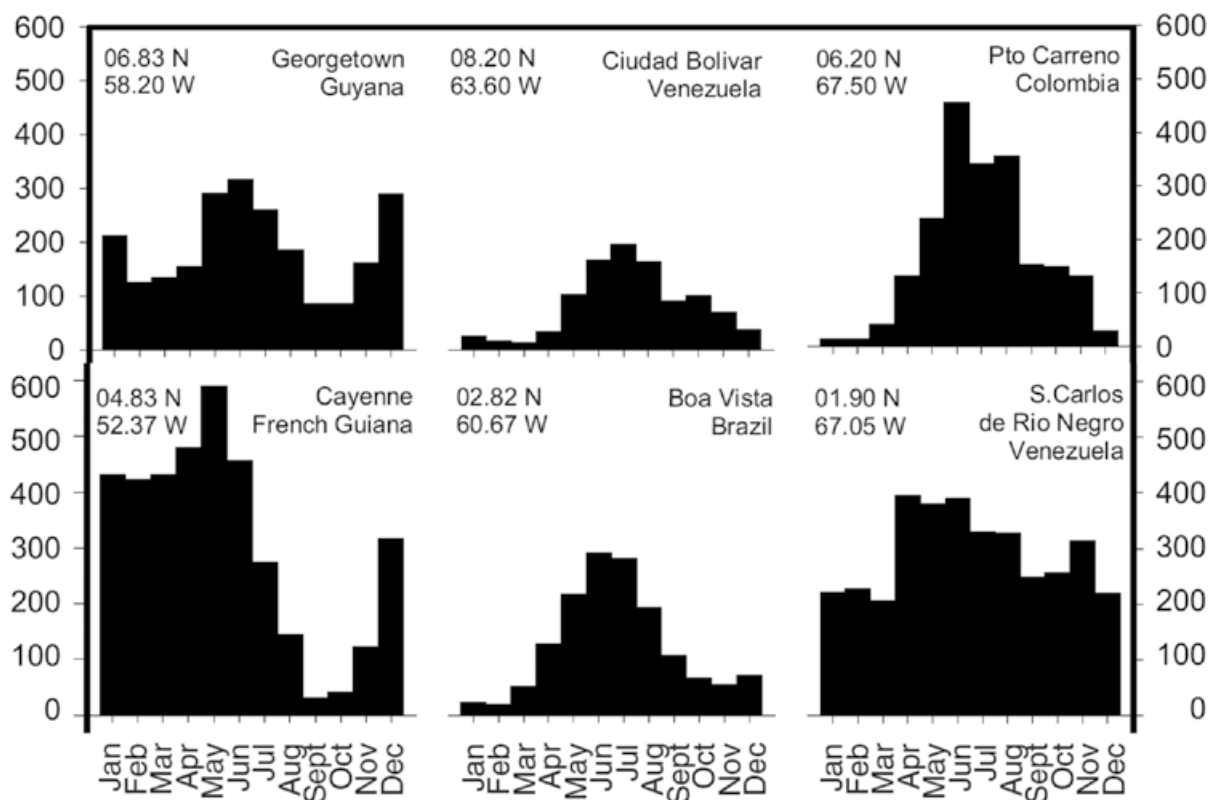


FIGURA 3. Precipitación mensual promedio para estaciones que representan las zonas climáticas este (columna de la izquierda), central (columna de la mitad) y oeste (columna de la derecha) del escudo de Guayana, a partir de datos colectados entre los años de 1950 y 2000 (según Hammond, 2005).

(1992) registró una temperatura media anual en el Auyán tepui a dos mil trescientos metros de 12.6°C y una temperatura media en el mes de enero de 6°C ; mientras en la cumbre del Kukenán tepui a dos mil setecientos metros, la temperatura media anual fue de 8.4°C y la temperatura media en el mes de enero de 3.5°C .

Según Huber (1988a), las laderas y cumbres más bajas de los tepuyes (entre 1200 y 2400 m), se ubican en la franja mesotérmica caracterizada por temperaturas medias anuales entre 12 y 24°C , mientras que las cumbres más altas se ubican en la zona submicrotérmica con temperaturas medias anuales entre 9 y 12°C . Claramente, estas franjas térmicas altitudinales están sujetas a grandes variaciones debido a múltiples factores locales.

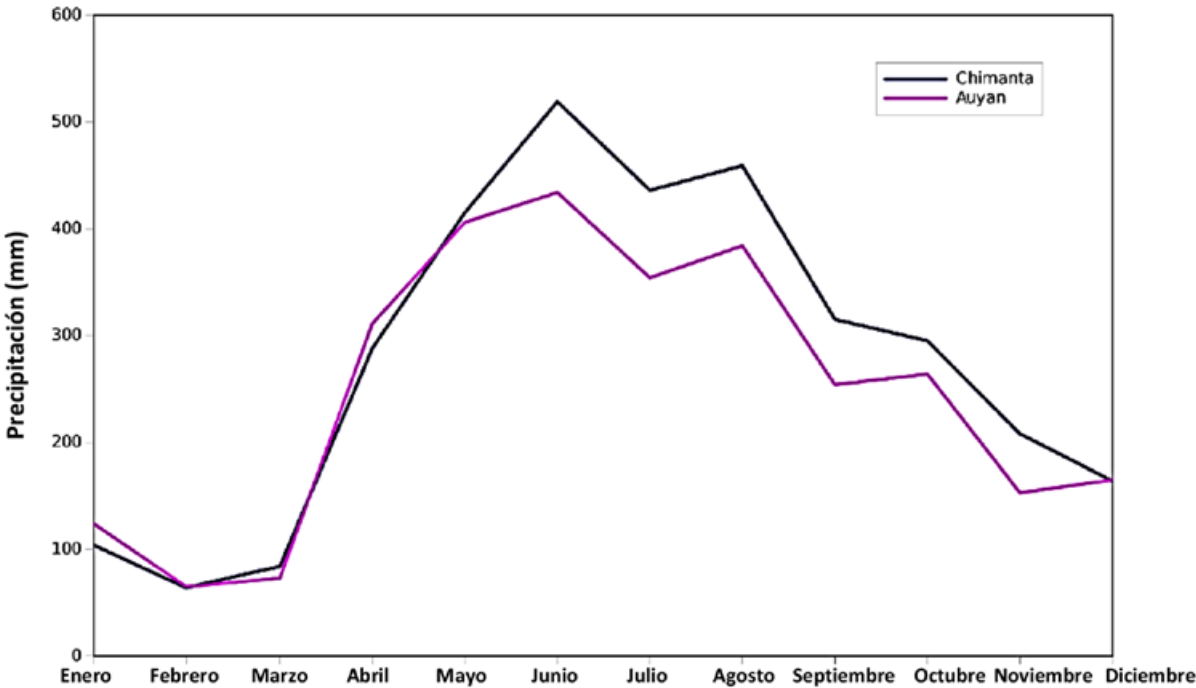
4. RÉGIMEN DE PRECIPITACIÓN

La precipitación en el escudo de Guayana presenta una variación estacional, la cual con-

forma tres modelos generales: 1, unimodal del norte; 2, unimodal del sur; y 3, bimodal del Atlántico (Hammond, 2005). El modelo unimodal del norte se aplica al setenta por ciento del área del escudo, entre los 1°S y 5°N , con picos de precipitación entre mayo y agosto en el rango de 100-600 mm por mes en este período. El modelo unimodal del sur se aprecia en el veinte por ciento del área del escudo por debajo de la línea del ecuador, entre los 1°S y 3°S y se extiende más abajo hacia el sur de la Amazonia. El pico más alto de lluvia ocurre entre los meses de noviembre y enero. El modelo bimodal del Atlántico encaja perfectamente con la estacionalidad y abarca un diez por ciento del área noreste del escudo en la línea de la costa. El pico de lluvia principal ocurre entre mayo y agosto, con un pico menor entre noviembre y enero (figura 3) (Hammond, 2005).

La región de la Guayana venezolana presenta una concentración de lluvias moderadamente estacional a definidamente estacional y una agresividad climática muy alta, con lluvias elevadas de distribución uniforme a lo largo del

FIGURA 4. Distribución de la precipitación anual sobre las mesetas del macizo de Chimantá y Auyán tepui, de acuerdo a datos publicados por Galán (1992).



año en gran parte de su territorio (Rodríguez *et al.*, 2011). En las partes bajas de la Guayana occidental, en Tama-Tama (104 m), el promedio anual de precipitación se ha registrado en 3526 mm, mientras en Río Negro en 3581 mm. En cambio, en la sierra Parima, a pesar de encontrarse mucho más elevada, el promedio anual de precipitación es menor, 1741 mm (Veillon, 1989). Según Rodríguez y colaboradores (2011), en el suroeste del estado Amazonas existen núcleos de altas precipitaciones con valores hasta de 4092 mm y 3216 mm.

En la región de la altiplanicie de la Gran Sabana la precipitación anual promedio es de 1100 a 2200 mm, la cual es más baja que la correspondiente a la zona de selva fluvial del río Caroní y sus tributarios (2000 a 4000 mm) (Ewel y Madriz, 1968; Ewel *et al.*, 1976). En la zona norte y centro de la Gran Sabana, (Kamarata, Kavanayén, Wonkén, y el valle del río Aponwao), la distribución de la lluvia es bimodal. Allí, las precipitaciones máximas ocurren en abril/julio y en octubre/noviembre. En cambio, hacia el límite sur, la precipitación es mayor y la distribución es unimodal. Los meses secos son enero, febrero y marzo) (Tate, 1932; Ewel y

Madriz, 1968; Ewel *et al.*, 1976). Según Hernández (1994), la precipitación media anual fluctúa entre 1500-4000 mm/año.

En el macizo de Chimantá, la media anual de precipitación a los dos mil doscientos metros es de aproximadamente 3351 mm (Galán, 1992). Al igual que en la cumbre del Auyán tepui, por lo general, solamente la primera parte del año desde enero a marzo es muy seca (figura 4), mientras el resto del año está caracterizado por presentar diferentes niveles de precipitación. La época de lluvia por lo general comienza a mediados de abril y termina en diciembre, con los picos de precipitación más altos registrados desde mayo a septiembre. Dependiendo de la altura y de las regiones locales, se observan diferentes promedios de precipitación anual. Por ejemplo, se han registrado promedios de 2500 mm a mil doscientos metros en tierras bajas cercanas al área de Kavanayén, y 3600 mm en las partes más altas de las mesetas del macizo de Chimantá a dos mil cuatrocientos veinte metros. Berry y colaboradores, (1995), reportaron una precipitación media anual en las cumbres de los tepuyes en un rango entre 2500-3500 mm.

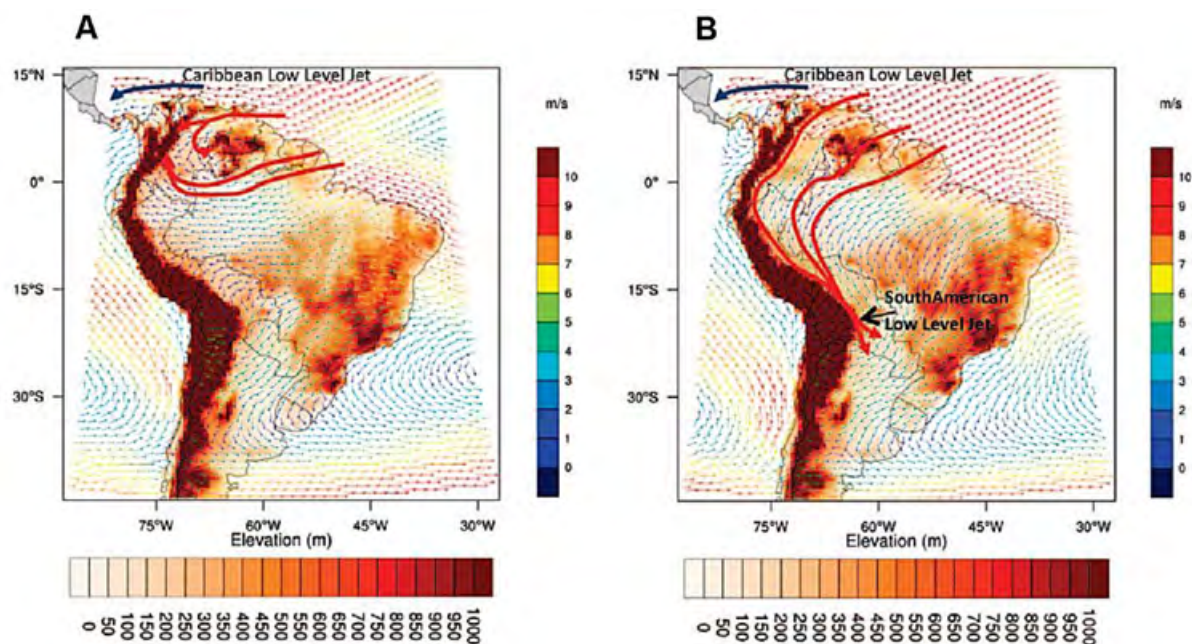


FIGURA 5. Mapa de elevación de Suramérica (m), sobrepuesto por treinta años (diciembre 1980 a noviembre 2010), mostrando el campo de dirección y recorrido de los vientos promedios (m s⁻¹) para los meses de (A) octubre-marzo y (B) abril-septiembre, destacando la corriente de nivel bajo caribana (CLLJ) y la corriente de nivel bajo suramericana (SALLJ), como también el flujo principal de los vientos y ruta sobre el escudo de Guayana. Elaborado por Bovolo y colaboradores (2018).

5. VIENTOS

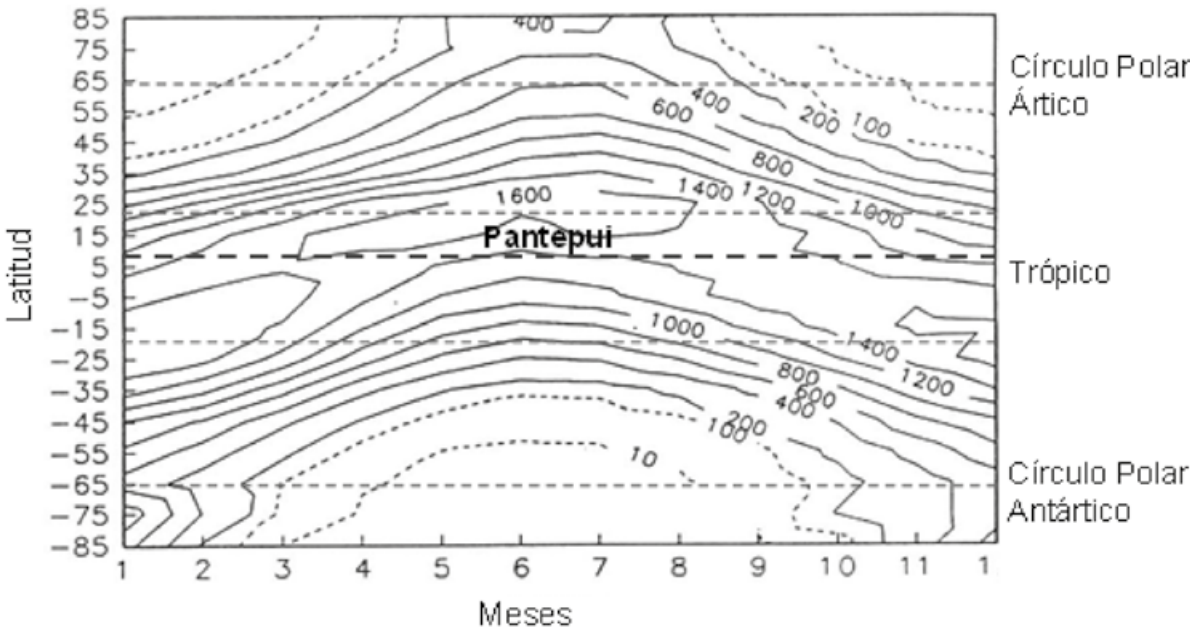
Otro parámetro climático importante es el viento, el cual influye en la dispersión de las semillas y esporas y moldea la fisionomía de la vegetación induciendo adaptaciones especiales ante el efecto desecador que produce en condiciones intensas y permanentes. Los principales patrones de vientos en Suramérica son controlados por la zona de convergencia intertropical (ITCZ, por su sigla en inglés). Durante los meses de abril a septiembre, la ITCZ se dirige hacia el norte, y los vientos presentan la tendencia de avanzar hacia el oeste sobre el extremo norte de Suramérica (Poveda *et al.*, 2006, 2014). Estos vientos suelen transportar humedad hacia el interior de Colombia y retroceden rodeando las tierras altas del escudo de Guayana, manteniendo lluvias altas en el Amazonas venezolano (figura 5). En cambio, durante los meses de octubre a marzo, la ITCZ se dirige hacia el sur y los vientos tienden a transportar humedad en el aire sobre el escudo de Guayana y el interior de la Amazonia (Bovolo *et al.*, 2018).

En la Guayana occidental, especialmente en la región del Alto Orinoco (e.g. Tama-Tama, Mavaca) incluyendo Río Negro, el viento presenta un promedio de 0.5-1.4 m/s, con ráfagas hasta de 25 m/s. La dirección de los vientos está fuer-

temente marcada por los alisios, provenientes del este y sureste (Veillon, 1989). En la altiplanicie de la Gran Sabana dominan durante todo el año vientos con componente NE y SE, los cuales presentan velocidades entre 5 y 10 m/s (Galán, 1984; ver capítulo 7). A estos vientos se suman los vientos locales entre valles y montañas, así como las grandes turbulencias en las inmediaciones de los tepuyes. En el ambiente alto-tepuyano, los vientos presentan una gran frecuencia y a veces también una gran intensidad, especialmente los provenientes del noreste (vientos alisios). Las cumbres de los tepuyes orientales (cadena Roraima-Illú) están afectadas por estos vientos que impiden cualquier crecimiento de vegetación alta (Huber, 1988a). Este fenómeno fue observado por vez primera por el profesor Volkmar Vareschi (1992), al estudiar comparativamente las características de la vegetación, el clima, número de especies y asociaciones existentes en la cumbre del Auyán tepui (ubicado en el occidente) y el Kukenán tepui (ubicado en el este) el cual está expuesto directamente a los vientos alisios. Comenta Vareschi:

Resulta que sobre los tepuyes occidentales reina un clima variable estacionalmente y existe un suelo de arena fina; sobre los orien-

FIGURA 6. Distribución zonal y estacional de la irradiancia UV global efectiva ($J m^{-2}$) PLR produciendo respuestas en plantas, destacando la zonación latitudinal de la región de Pantepui, modelado para condiciones normalizadas de ozono total y nubosidad (niveles naturales) a partir de datos de Caldwell (1971) y Feister (1994).



tales, en cambio, un clima en el cual amenazan constantemente el frío y la humedad y el suelo está formado por arena fina... El tapiz vegetal sobre el Auyán tepui muestra 24 comunidades vegetales claramente diferenciables, en las cuales aparecen determinadas agrupaciones del conjunto total de 340 especies de fanerógamas. El Kukenán tepui, en cambio, muestra una sola comunidad vegetal, parejamente divulgada sobre hábitat bastante diferentes, *Stegolepidetum guianensis*.

6. RADIACIÓN SOLAR

La radiación solar constituye un factor de gran importancia ecofisiológica, el cual se incrementa con el aumento de la altitud (Caldwell *et al.*, 1980; Marcano *et al.*, 2009a, b, 2010a y b). El efecto de la radiación sobre la vegetación en la alta montaña tropical es bien conocido para muchísimas regiones en América y África (Rundel, 1994; Cockell & Knowland 1998). Debido a la ubicación latitudinal de Pantepui, el cual se encuentra entre los 5-7° N, se espera que la irradiancia UV efectiva produciendo respuestas en plantas sea de dos a cuatro veces mayor durante todo el año que en latitudes procedentes de regiones subtropicales; a saber, los valores

en la región de Pantepui oscilan entre los 1200-1600 $J m^{-2}_{PLR}$ (Caldwell *et al.*, 1980; Feister, 1994) (figura 6).

Al analizar la variación altitudinal de la irradiancia global UVB, encontramos para las montañas de Pantepui, las cuales alcanzan elevaciones cercanas a los tres mil metros, la probabilidad de que esta radiación constituya un factor limitante y moldeador del desarrollo de la biota en las montañas de esta zona, muy contrariamente a la opinión de algunos autores (Huber, 1988). De tal manera, la distribución altitudinal de la radiación UVB efectiva ($W m^{-2}$) en Pantepui, muestra un incremento estimado en ~ 20 $mW m^{-2}$ por cada cien metros y un valor de 2,34 $J m^{-2}$ para la zona del *timberline* (ver capítulo 6) de Pantepui (figura 7). Estos valores son más altos que los correspondientes a los mismos pisos altitudinales en los Andes venezolanos, donde registramos 18 $mW m^{-2}$ por cada cien metros (Marcano *et al.*, 2010a y b).

De igual manera, la distribución de la irradiancia global efectiva UV, la cual produce respuestas en las plantas, estimada para las tierras altas de la Guayana, muestra un incremento de 165 $J m^{-2}$ por cada cien metros y un valor de 1845 $J m^{-2}$ para la zona del *timberline* de Pantepui (figura 8). Estos valores son también más

altos que los registrados para las mismos pisos altitudinales en los Andes venezolanos, donde tenemos 150 J m^{-2} por cada cien metros (Marcano *et al.*, 2009 a y b, 2010 a y b).

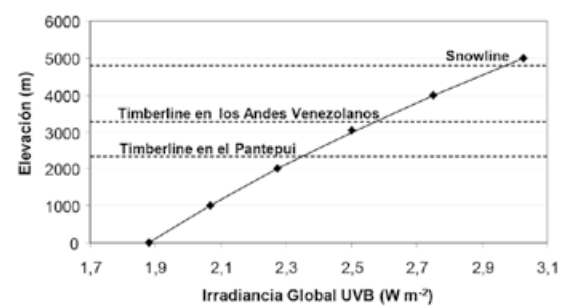


FIGURA 7. Distribución altitudinal de la radiación UVB (280-320 nm) (W m^{-2}) en Pantepui. Modelado para condiciones promedios de ozono total O_3 ($D = 260$ (5,30-6,30° N), ángulo cenit solar $\theta = 30^\circ$, y nubosidad (modificado de Marcano *et al.*, 2009 a y b, 2010a y b).

El efecto de la radiación UV_{PLR} puede ser reconocido en el desarrollo de adaptaciones biotípicas (e.g. formas caulirrósulas), formas de sus hojas, aparición de tomento y lana en sus hojas, esclerotización de su lámina foliar, las cuales son dominantes en pisos altitudinales submi-

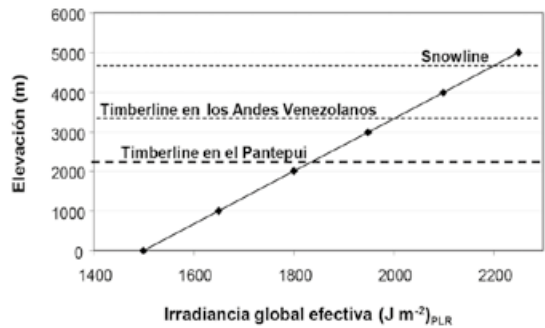


FIGURA 8. Distribución altitudinal de la irradiancia global efectiva (J m^{-2})PLR en Pantepui. Modelado para condiciones promedios de ozono total O_3 ($D = 260$ (5,30° N) y nubosidad (modificado de Marcano *et al.*, 2009 a y b, 2010 a y b).

crotérmicos a microtérmicos. Además, la UV_{PLR} puede generar daños en las lipoproteínas de las membranas celulares y organelas y mutaciones deletéreas en el ADN, e.g. dímeros de timina (Jagger, 1985; Cockell y Knowland, 1999) si los or-

ganismos carecen de estrategias eficientes para rechazar sus efectos. Aminoácidos como triptófano, tirosina y cistina presenta absorbancias importantes en la región UVB (280-315 nm). De tal manera, proteínas constituidas por residuos aromáticos o presentando enlaces disulfuro podrían ser susceptibles a cambios funcionales y estructurales cuando son expuestos a intensa radiación UV en ambientes de montañas tropicales (Caldwell *et al.*, 1980; Marcano *et al.*, 2006, 2009 a y b, 2010 a y b).

7. ZONAS BIOCLIMÁTICAS

El rango altitudinal de la Guayana, entre el este y oeste del Caroní, se ubica entre los 100 y 3045 m. Se ha contabilizado la existencia de aproximadamente sesenta tepuyes en todo el Pantepui (Huber y Rull, 2019). En la Guayana oriental (incluyendo la Guayana esequiba), se encuentran el mayor número de cerros de gran altura (Pantepui). Entre ellos figuran el macizo Potaro (2042 m), el Uei (2150 m), Yuruaní (2400 m), Karaurín (2450 m), Kukenán (2600 m), el macizo occidental de Chimantá (2700 m), Ilú (2650 m) y Roraima (2723 m). Sin embargo, en la Guayana occidental, también se encuentran cerros de gran altura (tepuyes), como el cerro Duida (2375 m), cerro Marahuaka (2800 m) y el cerro Neblina (3045 m), entre otros (Schubert y Huber, 1989; Huber *et al.*, 1995, Huber y Rull, 2019; ver capítulo 2).

Según Galán (1984), Hernández (1994a) y Huber (1988a, 1995b, d), esta variación altitudinal determina una amplia variación térmica en toda la Guayana, la cual está representada por los siguientes pisos térmicos: macrotérmico (0-500 m, > 24 °C), submesotérmico (800-1500 m, 17-24 °C); mesotérmico (1500-2000 m, 14-17 °C), y submicrotérmico (> 2000 m, 10-14 °C). Galán (1984) determinó las distintas zonas bioclimáticas de la región al este del Caroní (Gran Sabana) a partir de la relación existente entre la temperatura, evapotranspiración potencial (ETP) y precipitación (P), establecida por Holdridge (1947). Estas zonas se diferencian de acuerdo al contenido de humedad en cuatro cate-

rías: húmedo premontano, muy húmedo premontano, muy húmedo montano bajo y extremadamente húmedo montano.

1. Húmedo premontano: Se ubica por encima de los mil metros de altitud; se caracteriza por temperaturas entre 17-24 °C, precipitación entre 1500-2000 mm, algunos meses secos por debajo de 60 mm, y ETP/P entre 0.57-0.75
2. Muy húmedo premontano: Se encuentra entre los 1000 y 1700 m de altura, temperaturas entre 17-21 °C, precipitación entre 2200-4000 mm, y ETP/P alrededor de 0.5, clima típico de los tepuyes bajos (e.g. Guaiquinima).
3. Muy húmedo montano bajo: Se encuentra localizado en las laderas de los tepuyes, entre 1700 y 2000 m, temperaturas entre 14 y 17 °C, precipitación entre 2000 y 4000 mm, y ETP/P entre 0.25-0.5. Existe un aporte importante de agua por condensación de las neblinas, las cuales son frecuentes.
4. Extremadamente húmedo montano: Este clima es característico de las cumbres tepuyanas altas, entre los 2000 y 3000 m, temperaturas medias entre 10 y 14°C, precipitación total anual entre 3000 y 4000 mm, sin meses con menos de 60 mm, y ETP/P < 0.25.7.

Huber (1995d) en su *Mapa de Vegetación de la Guayana Venezolana* reconoció cuatro pisos térmicos con los cuales definió las distintas biozonas de la Guayana venezolana (incluyendo las regiones orientales y occidentales), a saber, los pisos macrotérmicos de tierras bajas (0-500 m, > 24 °C), submesotérmico de tierras intermedias (500-1500 m, 18-24 °C), mesotérmico de tierras altas (1500-3000 m, 9-14 °C) y los pisos meso y submicrotérmico de tierras altas (1500-2800 m, 9-18 °C).

8. TIPOS DE VEGETACIÓN

Por lo general, la precipitación y la temperatura (como consecuencia de la altura) y la fisiografía condicionan la fisionomía, actividad metabólica y hábitos de la vegetación. Por tal

motivo, las relaciones de las especies con los microclimas les permiten a los ecólogos clasificar los tipos de vegetación tomando en cuenta su forma, desarrollo, biomasa, requerimientos de luz, humedad y tolerancia a la temperatura. Según Huber (1986, 1995b, d) y Huber y Rull (2019), los principales tipos de vegetación existentes en la región oriental y occidental de la Guayana (incluyendo Pantepui, la cuenca del Caroní y la Gran Sabana), son los bosques, arbustales, herbazales y la vegetación litófila y pionera (tabla I). Se ha calculado que el sesenta por ciento de la superficie de la cuenca del Caroní (Huber 1986) está cubierta por bosques, al menos a finales del siglo pasado. Las sabanas se encuentran principalmente en el norte y sureste y los arbustales ocupan extensiones relativamente grandes en distintos pisos altitudinales (Rull, 1991). Huber (1986, 1995b, d) y Huber y Rull (2019) reconocieron una zonación altitudinal, la cual, sin ser muy constante y estrictamente aplicable a todas las montañas por igual, puede resumirse de la siguiente manera:

1) Franja basimontana (0-800 m). En esta franja, constituida por las laderas inferiores de las montañas, predominan bosques ombrófilos macrotérmicos siempreverdes, junto con sabanas gramíneas lisas o arbustivas y arbustales macrotérmicos; llanuras del Orinoco, Ventuari, Cuyuni.

2) Franja montana baja (800-1500 m). Sobre las laderas medias se observa la predominancia de bosques ombrófilos submesotérmicos siempreverdes, alternando localmente con sabanas gramíneas lisas o herbazales tepuyanos; sobre cumbres tepuyanas bajas predominan los arbustales tepuyanos; Bajo Caura, altiplanicie de la Gran Sabana, altiplanicie de la sierra Parima.

3) Franja montana (1500-1800 m). Sobre las laderas predominan bosques ombrófilos mesotérmicos (bosques nublados) y bosques tepuyanos (a partir de 1650 m). En las cumbres se presentan bosquesillos, arbustales y herbazales; sierra Lema, cerro Jaua, cerro Guaiquinima.

4) Franja alto-tepuyana (1800-2700/3000 m). Esta zona altitudinal comprende la gran

mayoría de las cimas de los tepuyes que conforman la provincia Pantepui. Típicamente se encuentran allí bosquecillos tepuyanos en depresiones, arbustales tepuyanos y paramoides, herbazales y praderas tepuyanas y vegetación pionera sobre rocas abiertas; cerro Neblina, cerro Duida-Marahuaka, Chimantá, Roraima-Illú.

yormente mesotérmica y submicrotérmica. Estas formaciones también tienen implicaciones en las discusiones referentes a los sistemas disipativos de la región de Pantepui en el capítulo 12 de esta obra.

En el caso de la Guayana occidental, particularmente del complejo Duida-Marahuaka-

Tabla I. Principales tipos de vegetación existentes en el área de la Guayana venezolana (Huber, 1985, 1995; Huber y Rull, 2019)

Vegetación	Descripción	Localización
Bosques		
Macrotérmicos de tierras bajas	0-500 m; > 24 °C	Norte y oeste de la cuenca del Caroní; Bajo y Medio Orinoco,
Submesotérmicos de tierras intermedias	500-1500 m; 18-24 °C	
Montano bajo	400-800 m	Sur y suroeste del Caroní; Alto Orinoco
Montano	800-1500 m	Taludes superiores de tepuyes
Meso- y submicrotérmicos de tierras altas	1500-2800 m; 9-18 °C	
Montano alto	1500-2000 m	Laderas y bases de tepuyes
Altotepuyano	2000-3000 m	Cumbres tepuyanas
Arbustales		
Macrotérmicos de tierras bajas	0-500 m; > 24 °C	Norte, centro y oeste del Caroní
Mesotérmicos	900-1400 m	Altiplanicie de la Gran Sabana
Altotepuyanos	2000-3000 m	Cimas de tepuyes
Herbazales		
Graminosos macrotérmicos de tierras bajas	0-500 m; > 24 °C	Norte del Caroní y Bajo Orinoco
Graminosos submesotérmicos de tierras intermedias	500-1500 m; 18-24 °C	Sur Gran Sabana; Alto Orinoco
No graminosos mesotérmicos de tierras altas	1500-3000 m; 9-18 °C	Cumbres y faldas altas tepuyanas
Vegetación litófila		
Tierras bajas	0-500 m; > 24 °C	Sobre lajas graníticas
Tierras altas	1500-3000 m; 9-18 °C	Sobre afloramientos de arenisca

En base a la distribución altitudinal y fisiográfica de la vegetación en la región de la Guayana resumida en la tabla I, podemos simplificar la clasificación de Huber y definir para la Guayana oriental una vegetación tepuyana (ver capítulo 6) y una vegetación de la altiplanicie de la Gran Sabana (ver capítulo 7), cada una constituidas por bosques, arbustales, herbazales o sabanas y una vegetación litófila y pionera ma-

Huachamacari y de sus áreas adyacentes, la vegetación presenta una zonación más compleja en un gradiente altitudinal desde las cumbres hasta sus bases (ver capítulo 8), representadas por bosques, arbustales y herbazales o sabanas de pisos macrotérmicos, submesotérmicos, mesotérmicos y altotepuyanos (submicrotérmicos), y una vegetación litófila de tierras bajas y altas.

9. DESCUBRIENDO LA GRAN DIVERSIDAD Y ENDEMISMO VEGETAL

Los primeros en describir la diversidad vegetal de la Guayana fueron los padres misioneros, el español Joseph Gumilla (1741) y el italiano Filippo Salvatore Gilij (1780-1784), el estadounidense Edward Bancroft (1769) y el francés Charles-Marie de La Condamine (1778). El estudiante sueco de Carlos Linneo, el botánico Peter Löfling, viajó en 1754 con la expedición de Josef Solano con el interés de coleccionar específicamente especímenes de cacao, canela, nuez de Brasil y otras plantas útiles, sin obtener resultados (Huber y Wurdack, 1984; Patiño, 1985; Pelayo y Puig-Samper, 1991; Cunill-Grau, 2007). No obstante, el primer trabajo sistemático sobre la gran diversidad y endemismo vegetal de las tierras bajas de la Guayana occidental lo realizó Alexander von Humboldt, lo cual se aprecia en sus magnánimes obras *Le voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent* (Humboldt y Bonpland, 1816-1831) y *Nova genera et species plantarum* (Bonpland et al., 1815-1825), junto a Aimé Bonpland (figura 9). Posteriormente, Alfred Wallace (1853) entre 1848-1852, y Richard Spruce (1908) entre 1853-1854, completarían con sus observaciones y colecciones la visión sobre la particular composición y estructura de las formaciones bajas guayanesas, las cuales sirvieron de punto de partida para investigaciones más extensas en la búsqueda de una caracterización florística y ecológica moderna (Huber y Wurdack, 1984; Huber, 1995c; Berry et al., 1995; Aguilera et al., 2003; Riina et al., 2019; Huber y Rull, 2019).

La expedición de límites de Solano de 1750 en la Guayana Española, constituyó «la primera empresa científica del siglo XVIII completamente española en sus orígenes y organización, que serviría de referencia para futuras expediciones» (Perera, 2015). El equipo de «investigadores» estuvo representado por «numerosos astrónomos, cosmógrafos, cirujanos, pilotos y un instrumentario: Apolinar Díez de la Fuente, Figura señora en la exploración del Alto Orinoco. Los trabajos de Historia Natural fueron encargados al sueco Pedro Löfling, botánico discípulo de Linneo e introductor de su modelo de clasificación en España.

Junto a él formaban equipo los médicos botánicos Benito Paltor y Antonio Condal y como dibujantes Bruno Salvador Carmona y Juan de Dios Castel. Este equipo de naturalistas representó el primero que un gobierno español financiaba y enviaba a sus dominios» (Perera, 2015). De cualquier forma, dicha expedición tuvo serios inconvenientes, sin lograr obtener especímenes botánicos (Huber y Wurdack, 1984), donde probablemente la distracción por el descubrimiento de El Dorado (Humboldt, 1985, IV: 386) y la falta de objetivos científicos claros originaron la mayor de las fatalidades para una expedición conocida en la Guayana en todos los tiempos, cobrando la vida de Pedro Löfling, el 22 de febrero de 1756 en la misión de San Antonio de Caroní, y de muchos otros miembros del grupo de botánicos y naturalistas (Pelayo y Puig-Samper, 1991; Perera, 2015). El instrumentista Apolinar Díez de la Fuente escribía a un amigo «solo le digo que hemos quedado de toda la expedición la mitad, unos mancos y otros tullidos y los demás muriéndose, yo escapé en una tabla en la primera turbonada con todos los sacramentos». (Carta de Apolinar Díez de la Fuente a Manuel Sánchez de Orellana. Caroní, 8 de diciembre de 1755. Archivo General de Simancas, fondo Estado, leg. 7390).

Las expediciones realizadas por los ingleses Wallace, Bates y Spruce en las regiones bajas de la Guayana occidental y el Amazonas dieron importantes resultados, a partir del invaluable apoyo de los autores intelectuales y mecenas de las exploraciones de la Guayana durante el siglo XIX, Sir William Jackson Hooker y Sir Joseph Dalton Hooker, como del aporte de Leighton (1866), William Mitten (1869) y Müller Argoviensis (1892), quienes además estudiaron las colecciones por ellos realizadas, las cuales incluyeron especímenes de musgos, hepáticas y líquenes. Sobre la magnificencia de la vegetación de la región guayanesa-amazónica escribía Wallace: «Lo que podemos aceptar con justicia de la vegetación tropical es que cuenta con un número muy superior de especies y con una mayor variedad de formas que las zonas templadas». «Quizás ninguna otra región del mundo albergue tal cantidad de especies vegetales como el valle del Amazonas. Toda su extensión, exceptuando algunas porciones muy reducidas, se encuentra cubierta de una densa y tupida vegetación primitiva, la más extensa e intrincada que existe sobre la superficie del planeta» (Wallace, 1853). Sobre las colecciones realiza-



FIGURA 9. Una de las figuras menos valoradas en la historia del descubrimiento científico de la diversidad vegetal de la Guayana es la del Dr. Aimé Bonpland (1773-1858), médico y botánico, quien fuera alumno de Joseph de Jussieu (quien acompañara a de La Condamine en su viaje por el Amazonas) y Jean Baptiste Lamarck en el Jardín Real y Museo de Historia Natural de París. Al hablar de Bonpland evocamos la trascendencia de Humboldt, pero al hablar de Humboldt ignoramos a Bonpland. El verdadero papel protagonista en las colecciones y descripciones de las cinco mil ochocientas especies de plantas colectadas por ellos en las Américas (Minguet 1969: 571) corresponde en gran parte a Bonpland, quien junto al botánico Carl Sigismund Kunth (1788-1850), asumiría el estudio sistemático y la autoría principal de las especies descritas en *Nova genera et species plantarum* (1815-1825) (Martinière y Lalande, 2010). Bonpland, luego de culminados los viajes con Humboldt por las Américas, regresó a Suramérica y continuó hasta su muerte sus estudios botánicos en las selvas, enviando muestras al Museo de Historia Natural de París (Allorge y Ikor, 2006; Deschamps y Maroussy 2008; Martinière y Lalande, 2010).

das por Wallace, lamentablemente se perdieron una gran parte de ellas, a partir de un incendio de la embarcación en el océano Atlántico, el 6 de agosto de 1852, sin embargo las

observaciones realizadas por él fueron de gran importancia para la elaboración de las ideas sobre la selección natural y la teoría de la evolución (ver capítulo 1; Wallace, 1855, 1858). Spruce, por su parte, realizó ochocientas quince colecciones de especímenes botánicos, depositadas principalmente en el herbario del Kew Botanical Garden en Inglaterra (Huber y Wurdack, 1984).

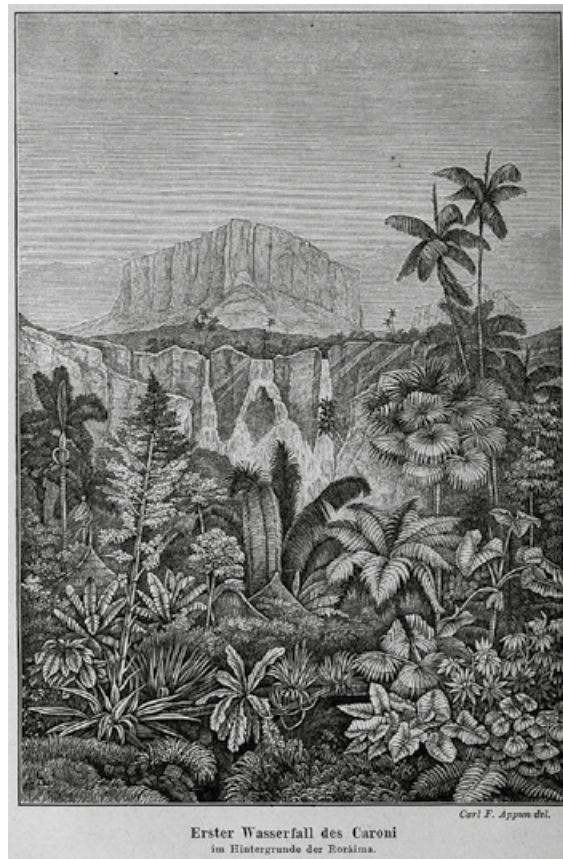


FIGURA 10. Dibujo del monte Roraima desde el costado sureste, realizado por Carl F. Appun. Destaca la vegetación del bosque montano submesotérmico en la base de un salto de agua, compuesta por palmas, helechos arborescentes y aráceas; tomado de *Unter den Tropen* (1871).

Sería Robert Schomburgk quien describiera por primera vez las características de las formas de vida vegetales de la región altotepuyana o Pantepui, a partir de las observaciones recogidas durante su *quinta expedición* realizada en 1841 al cerro Roraima (Schomburgk, Richard, 1848). Una de las sorpresas encontradas por Schomburgk, fue la imposibilidad de identificar

las especies observadas, resultando de gran asombro ante sus ojos un mundo desconocido que se develaba por primera vez y que no tenía parangón alguno,

cada arbusto, hierba, y árbol fue nuevo para mí, no a nivel de familia, pero sí de especie. Me encontré en los límites de una zona de plantas desconocidas y plena de formas maravillosas, la cual apareció, como por arte de magia, frente a mí.

Las colecciones y descripciones botánicas realizadas por los hermanos Robert y Richard Schomburgk, Appun e Im Thurn (figura 10), motivaron a un notable grupo de investigadores, a principios del siglo xx, a conocer en detalle la composición florística de las tierras altas de la Guayana y descubrir un mundo biológico con una diversidad vegetal única en el mundo. Por ejemplo, N. E. Brown (Brown *et al.*, 1901) en su primera visita al cerro Roraima, anotó doscientas treinta y nueve especies de plantas y ochenta y ocho especies de helechos. De las doscientas treinta y nueve plantas superiores, ciento veintiuna, o sea, el cincuenta por ciento resultaron endémicas. De los helechos, dieciséis, o sea el dieciocho por ciento eran endémicas. A partir de las colecciones realizadas por el zoólogo George Henry Tate entre 1927-1928, estas cifras aumentaron a doscientas ochenta y nueve plantas superiores. De las plantas coleccionadas por Tate, diecinueve especies eran endémicas, haciendo un total de ciento cuarenta especies endémicas para ese tepui (Steyermark, 1966).

Posteriormente, a partir de los estudios principalmente de Maguire (1970) y Steyermark (1979a), ya se podía vislumbrar la existencia indiscutible de una altísima endemidad de especies y géneros en las cumbres de todos los tepuyes y para las tierras altas de la Guayana. A pesar de que Maguire advertía que cerca del diez por ciento de las especies era conocido en ese entonces, calculó un número de ocho mil especies de las cuales setenta y cinco por ciento están confinadas a la región de las tierras altas de la Guayana, incluyendo aproximadamente cuatro mil especies endémicas y cerca de cien nuevos géneros descritos. Maguire estimó que «considerablemente más del 50 % de las 8000

especies», sería endémica a esa área y que la flora de las cumbres (*summit*) contenía probablemente dos mil especies de las cuales 90-95 % sería endémica.

Steyermark (1979a), al analizar los resultados obtenidos por Maguire (1970), encontró que sobre la cumbre de los tepuyes existían cuarenta y dos géneros de helechos y cuatrocientos diecisiete géneros de plantas superiores distribuidos en noventa y ocho familias. De este total de cuatrocientas cincuenta y nueve géneros presentes en las actuales cumbres de los tepuyes, solamente treinta y nueve de esos géneros, o sea, el 8.5 %, eran «endémicos estrictos» a esas cumbres: *Hymenophyllopsis*, *Salpinctes*, *Schefflera*, *Cardonaea*, *Chimantaea*, *Duidaea*, *Eurydochus*, *Glossarion*, *Tyleropappus*, *Guaicaia*, *Neblinaea*, *Quelchia*, *Mycerinus*, *Tepuia*, *Roraimanthus*, *Wurdackia*, *Celianella*, *Myriocladus*, *Pyrrothiza*, *Mallophyton*, *Neblinanthera*, *Adenanthus*, *Adenakake*, *Tyleria*, *Phelpsiella*, *Aphanocarpus*, *Cephalodendron*, *Chondrococcus*, *Coryphothamnus*, *Maguireocharis*, *Duidania*, *Pa-gameopsis*, *Achnopogon*, *Tateanthus*, *Neotatea*, *Neogleasonia*, *Neblinaria*, *Ayensua* y *Achlyphila*. Otros cuarenta géneros fueron sumados a estos treinta y nueve géneros descritos, sin embargo su distribución no estaría confinada a las cumbres tepuyanas sino que también podrían estar presentes en las pendientes inferiores de taludes o en alturas bajas rodeando a los tepuyes en la Gran Sabana y áreas contiguas. Estos géneros son: *Heliamphora*, *Pterozonium*, *Orectanthe*, *Cephalocarpus*, *Everardia*, *Didymiandrium*, *Rhynchocladium*, *Amphiphyllum*, *Kunhardtia*, *Saxofridericia*, *Stegolepis*, *Brocchinia*, *Connellia*, *Cattendorfia*, *Navia*, *Hexapterella*, *Carptotepala*, *Apocaulon*, *Raveniopsis*, *Spathelia*, *Blepharandra*, *Diascidia*, *Leitgebia*, *Philacra*, *Poecilandra*, *Bonnetia*, *Macrocentrum*, *Elaeoluma*, *Chorisepalum*, *Notopora*, *Lodothamnus*, *Velloziella*, *Tylopsacas*, *Gongylolepis*, *Stenopadus*, *Stomatochaeta*, *Maguireothamnus*, *Merumea*, *Neblinothamnus* y *Nietneria*. Contando estos treinta y nueve géneros, Steyermark (1979a y b) elevaba entonces a un total de setenta y nueve los géneros endémicos a las tierras altas de la Guayana.

Posteriormente, en un inventario más completo de la flora de la Guayana venezolana, Be-

rry y colaboradores (1995), estimaron un total de 9411 especies, correspondientes a 1786 géneros, de las cuales 2136 (22.7 %) serían endémicas y el cuarenta por ciento (3763) endémicas al área más amplia del escudo guayanés. En cambio, para las cumbres de todos los tepuyes, se estimó un número de 2322 especies, pertenecientes a seiscientos treinta géneros y ciento cincuenta y ocho familias; setecientas sesenta y seis de estas especies (33.0 %) son endémicas, muchas de ellas endémicas locales o de un solo tepui, y 1517 (65.3 %) son endémicas al escudo de Guayana. Recientemente, Riina y colaboradores (2019), elevaron esta cifra a 2579 especies conocidas desde Pantepui, de las cuales 34-40 % serían endémicas o cercanamente endémicas. El grado de endemismo a nivel genérico también es elevado, pues existen veintitrés géneros endémicos a las cumbres de los tepuyes y ochenta y cinco al escudo de Guayana, también con un alto grado de endemismo local. Una familia (Tepuianthaceae) es endémica a las cumbres altotepuyanas y otras dos lo son del

escudo de Guayana, a saber, Euphroniaceae y Saccifoliaceae (Berry *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005), como también la controversial familia monogenérica de helechos Hymenophyllopsidaceae, un clado de las Cyatheaceae (ver capítulo 6).

Sin embargo, el anterior censo no incluye los géneros (e.g. *Bulbothricella*, *Pseudohepatica*) y especies (*Cladonia*, *Siphula*) de líquenes, los cuales presentan una alta concentración y endemidad particularmente en la Guayana (Ahti, 1984, 2000; Jørgensen, 1993; Marciano *et al.*, 1995b, 1996b; Marciano *et al.*, 2000, 2003; Ahti & Sipman 2013a, b; Marciano y Sipman, 2021; Marciano, 2021a, b, c; ver capítulos 6 y 8) y en las cumbres de Pantepui. Según Marciano (2003 y datos no publicados), solo en las tierras altas de la Guayana (1500-2500 m) se conocen ochenta y tres géneros y más de quinientas especies de líquenes, sin contar los taxones presentes en las partes bajas (Ahti, 1991, 2000; Sipman 1992; Sipman y Aubel, 1992; Sipman y Aptroot, 1992; Marciano y Sipman, 2021).

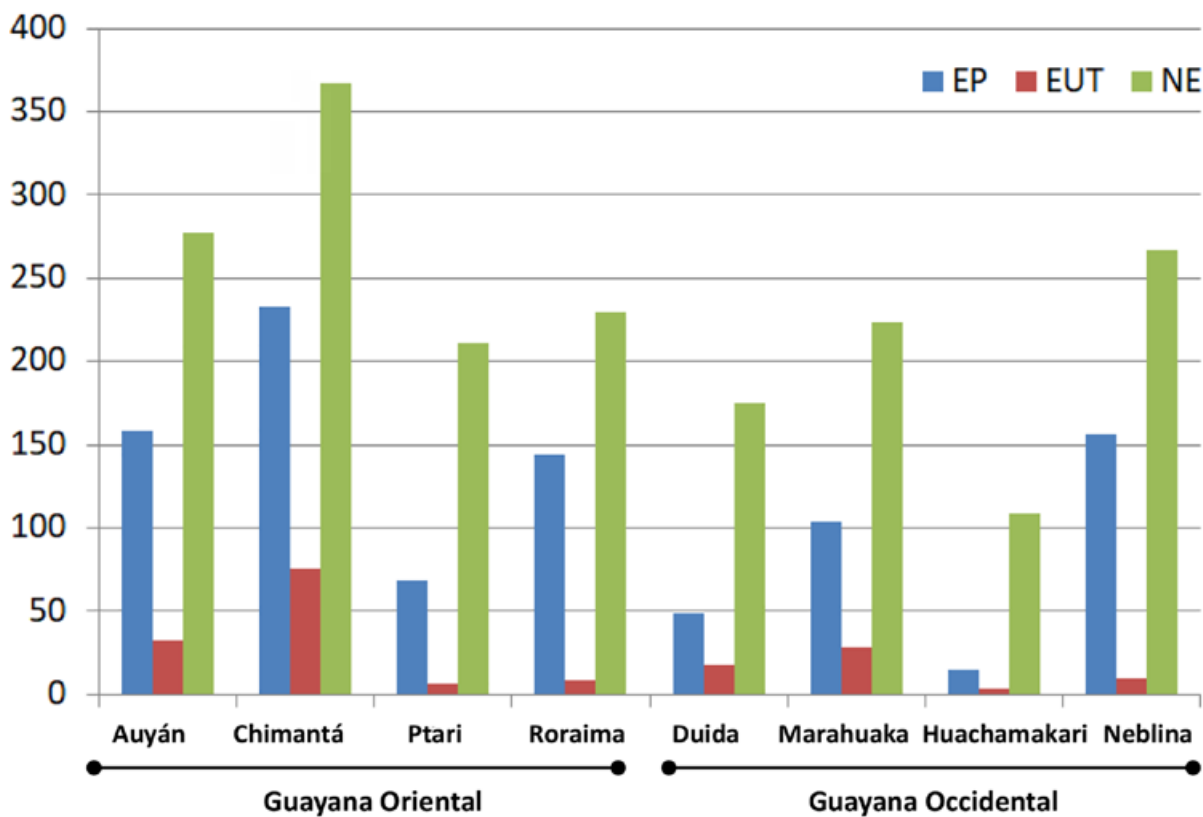


FIGURA 11. Frecuencia de especies presentes al este y oeste de la Cuenca del río Caroní, endémicas a Pantepui (EP), a un único tepui (EUT) y no endémicas (NE) (según datos de Berry y Riina, 2005; Nogué *et al.*, 2013; Riina *et al.*, 2019; Rull y Vegas-Villarúbia, 2019, 2020).

Hoy día, la flora y la vegetación de las cumbres de los tepuyes es relativamente bien conocida, aunque todavía queda mucho por explorar, principalmente en las laderas, las cuales según algunos autores, constituyen «lugares vírgenes para la ciencia» (Rull, 2004). Según datos recientes (Berry y Riina, 2005; Rull y Vegas-Villarúbia, 2019, 2020), el mayor número de taxa se encontrarían concentrados en la faja del bosque mesotérmico, entre los 1000-1500 m, el cual precisamente se ubica en las laderas inferiores que rodean a los tepuyes (ver capítulo 6).

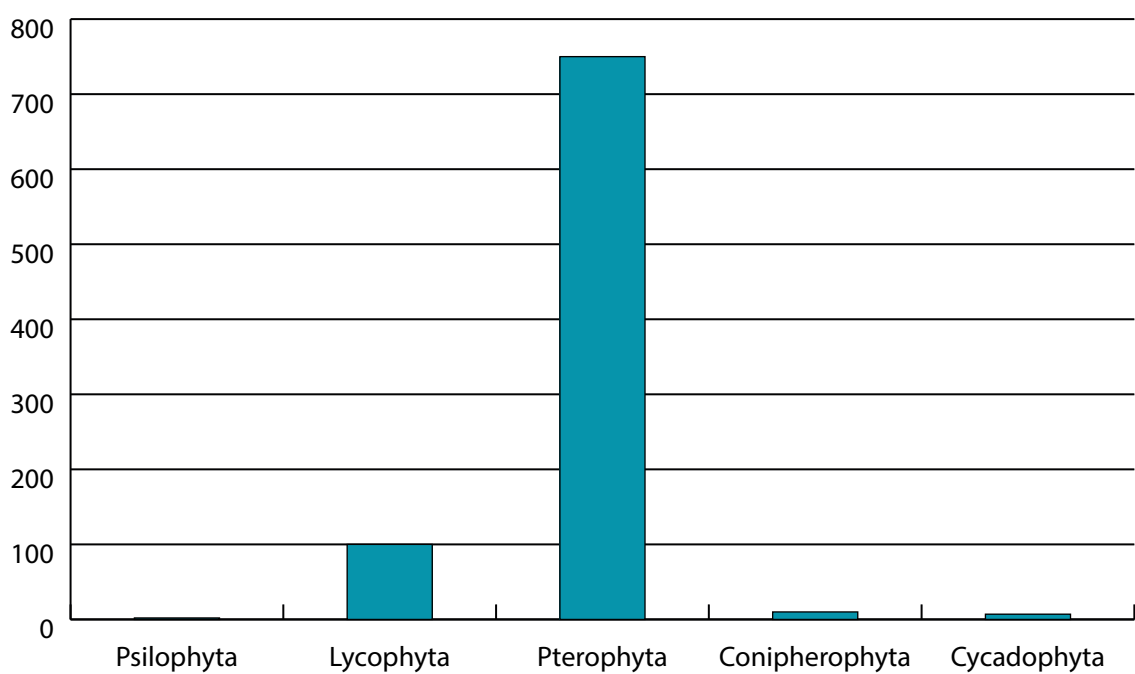
Al analizar la distribución de la diversidad de especies vegetales entre los tepuyes más estudiados desde el punto de vista florístico en los últimos setenta años en la región de Pante-pui (figura 11), encontramos que los tepuyes que concentran el mayor número de especies endémicas son el Chimantá, Auyán y Marahuaka (Berry y Riina, 2005; Nogué *et al.*, 2013; Riina *et al.*, 2019; Rull y Vegas-Villarúbia, 2019, 2020). Mientras que los tepuyes que presentan la más alta diversidad de especies (no endémicas y endémicas) son el Chimantá, seguido por el Auyán, el cerro Neblina, Roraima y Marahuaka. Las variaciones apreciadas entre los tepuyes occidentales y orientales probablemente se deban a

que los últimos han sido los mejores estudiados en las décadas recientes, mientras los cerros de la Guayana occidental, en el Amazonas venezolano, aún permanecen poco explorados (ver capítulo 2).

Un grupo de botánicos de diferentes países elaboraron un listado de las plantas vasculares presentes en todo el escudo de Guayana, incluyendo Venezuela, Guyana, Surinam y la Guayana Francesa (Funk *et al.*, 2007). Este trabajo lista un total de 257 familias, conteniendo 2072 géneros y 13367 especies. De acuerdo a este listado, 9814 especies están presentes en la Guayana venezolana, 7112 en Guyana, 4984 en Surinam, y 5406 en la Guayana Francesa. El territorio de la Guayana venezolana concentra la mayor cantidad de especies, cuando se compara con el total de las 8933 especies presentes en todo el territorio de las tres Guayanas. El cuarenta y uno por ciento de las especies de ambas áreas, es común entre ellas. En la Guayana venezolana, existen 4332 especies restringidas solo a este territorio, mientras 3451 especies están presentes solo en el territorio de las tres Guayanas.

Entre el grupo de las plantas «sin flores», apreciamos que las Pterophyta presentan el mayor número de especies (754), seguida por

FIGURA 12. Número de especies de grupos correspondientes a «plantas sin flores» presentes en el escudo de Guayana. Las Psilophyta comprenden solo una familia; las Lycophyta tres familias; las Pterophyta treinta; las Conipherophyta tres, y las Cycadophyta dos familias (según datos de Funk y colaboradores, 2007).



la Lycophyta (100) (figura 12). En las «plantas con flores» (Anthophyta), encontramos que las monocotiledóneas están representadas por 3301 especies, mientras las dicotiledóneas es el grupo con el mayor número de especies (9183) (Funk *et al.*, 2007). Entre todas las familias, las Leguminosae presentan el mayor número de especies (1032), seguidas por las Orchidaceae (1020), Rubiaceae (742), Melastomataceae (534), Poaceae (526), Cyperaceae (413) y Bromeliaceae (327). Los helechos que incluyen varias familias están representados por setecientos cincuenta y cuatro especies y noventa géneros.

10. HISTORIA NATURAL DE LA DIVERSIDAD ANIMAL

La enorme riqueza y diversidad de especies animales, particularmente de peces y aves de la Guayana, se hizo sentir desde la época de los primeros misioneros más ilustrados, como un acontecimiento extraordinario que conmocionó al mundo europeo. El interés sobre la variedad de animales y peces en el río Orinoco y en la Guayana, mostrado por los padres Gumilla (1741), Caulin (1779) y Gilij (1780-1784), se basaba en su importancia para el desarrollo y abastecimiento de las colonias y para el consumo de los pobladores indígenas evangelizados (Machado-Allison, 2003). No obstante, los primeros estudios científicos sobre las especies de animales en la Guayana occidental fueron llevados a cabo por Humboldt en 1799, en la región del Alto Orinoco desde los raudales de *Quituna* y *Mapara* (Atures y Maipures) hasta la zona del cerro Duida, incluyendo los ríos Atabapo, Casiquiare y río Negro, quien (1985, IV: 158), resaltó los aspectos relativos a la fisiología, biogeografía y anatomía de las especies por él descritas.

Al norte de la Amazonia, incluyendo el territorio de la Guayana española, entre 1817 y 1820 el naturalista alemán Johann Spix y el zoólogo austríaco Johann von Natterer, acompañados del insigne botánico alemán Karl Friedrich Phillip von Martius, colectaron ochenta y cinco especímenes de mamíferos, ciento cincuenta

anfibios, trescientas cincuenta aves y cerca de dos mil setecientos insectos. El entomólogo inglés Henry Bates (1864) realizó en esa misma región importantes observaciones sobre mimetismo y camuflaje (Bates, 1863, I: 297-299) y colecciones de insectos (14 000 ejemplares) (Bates, 1863, I; V) entre las que destacan innumerables especies de lepidópteros y coleópteros (Bates, 1862a). Una cifra de ocho mil especies fueron reconocidas nuevas para la ciencia (Bates, 1863, I: V). En base al material colectado, comentaba Bates (1863, I: 343): «La fauna parece tener mucho en común con esa de la costa de la Guayana; no obstante, ella contiene un número considerable de especies no mayor a la encontrada en la Guayana o en cualquier otra parte de América del Sur. La semejanza de la fauna entre la costa Este del Río Negro y la costa distante de la Guayana, parece ser mayor que la existente entre Río Negro y los bancos del Alto Amazonas».

En el extremo oriental del escudo de Guayana, las primeras investigaciones y colecciones de insectos y aves fueron realizadas por María Sibylla Merian (1705) entre 1699-1701, seguidas por François Levaillant (1801) entre 1763-1817, en la Guayana Holandesa (Surinam) y la Guayana Francesa. Edward Bancroft (1769) fue quizás el primer naturalista no misionero en describir con detalle a partir de sus propias observaciones de campo, la diversidad de animales presentes en la Guayana esequiba y Surinam, que incluyó mamíferos, tigres, monos, anfibios, murciélagos, reptiles, insectos, artrópodos y peces. Destaca una descripción amplia de las características y colores de distintos tipos de aves, incluyendo loros y colibríes (1769: 157-169). En el desconocimiento de la identidad taxonómica de las especies de animales de la Guayana, comparaba los tipos de monos encontrados con los orangutanes (probablemente *Simia ursina* de Humboldt, ver lámina 1) y babuinos; igual caso ocurría con otras especies animales las cuales parangonaba con hipopótamos y tigres de África (1769: 130-137). Resaltan sus descripciones originales sobre el comportamiento del *Gymnotus* y sobre la naturaleza de sus descargas eléctricas, en las cuales reconoce una distinción entre los mecanismos de emisión de

descargas de las anguilas y los gimnotos, demostrando (1796: 190-200): «más allá de las posibilidades todo error, que el choque no es el efecto inmediato del movimiento muscular, considerando las siguientes observaciones: Una persona manteniendo sus dedos en el agua a una distancia de ocho a diez pies del pez, recibe un violento choque en el instante que el pez es tocado por otra persona». «El choque es más violento cuando el pez es enfurecido. Que su emisión es voluntaria, depende de la voluntad del animal, quien emite ella para su defensa cuando es tocado o enojado».

En las tierras altas entre el Esequibo y el Caroní, Robert Schomburgk (1840a, b, c, 1841d) habría realizado las primeras colecciones y estudios de especies animales, seguidas entre 1883 y 1898 por Henry Whitley, Im Thurn y Perkins, y McConnell y Quelch, en su ascenso al cerro Roraima, donde colectaron distintos especímenes sobre sus pendientes y cumbre, los cuales serían enviados luego al British Museum of Natural History de Londres, para su estudio y descripción. De este modo, las primeras especies de animales descritas en Pantepui se originaron desde las pendientes y cumbre del cerro Roraima.

La vida animal, tal como ha evolucionado en cada tepui, es única, aunque algunos géneros y ocasionalmente algunas especies son compartidas con otros tepui. Algunos autores han insistido en destacar la existencia de una fauna de vertebrados escasa en las tierras altas de la Guayana. La fauna de la cumbre es por lo general más reducida que la fauna de las pendientes (Myers y Donnelly, 1996, 1997, 2001; Kok *et al.*, 2012). En las franjas montañas encontramos una dominancia de mamíferos y aves con una distribución amplia (Barnett *et al.*, 2002; Forget y Hammond, 2005). Mientras en las fajas altotepuyanas, aunque la diversidad y endemismo de aves, reptiles y ranas es notable (Gorzula, 1992; La Marca, 2003a y b; Lentino, 2003), se observa una disminución de la diversidad y frecuencia de mamíferos (Lew y Lim, 2019). Una prioridad en los estudios de conservación e impacto ambiental constituye la elaboración de inventarios sobre la riqueza, densidad y frecuencia de especies a lo largo del tiempo, fortaleciendo dichos

estudios en sectores donde existan registros de intervención antrópica comprobada (Huber, 1995e; Huber y Foster, 2003; Lasso *et al.*, 2010; Bevilacqua *et al.*, 2019).

Mamíferos

Según Ochoa y Aguilera (2003), en la región de la Guayana venezolana, se reconoce la máxima riqueza taxonómica de mamíferos existente en el norte de Sudamérica (240 especies) y el mayor número de taxones restringidos (59 especies y 12 géneros), seguida por la región los Andes (31 especies y 14 géneros). Las siguientes especies son citadas endémicas a la Guayana venezolana: *Marmosa tyleriana* (Didelphimorphia, Didelphidae), *Lonchorhina fernandez* (Chiroptera, Phyllostomidae), *Podoxymys roraimae* (Rodentia, Muridae), *Dasyprocta guamara* (Rodentia, Dasyproctidae) y *Sciurus flammifer* (Rodentia, Sciuridae). Adicionalmente, destaca el reporte del tapir o danta «negra» (*Tapirus kabomani*) en este trabajo (ver el capítulo 7) procedente de la Guayana Oriental, Gran Sabana. Esta especie, la cual ha sido confundida con el tapir común (*Tapirus terrestris*), es endémica al escudo de Guayana (Cozzuol *et al.*, 2013, 2014) y es conocida también en el Norte del Amazonas de Brasil y probablemente en la Guayana Francesa, y se caracteriza por su pequeño tamaño y coloración gris oscura.

Ochoa y Aguilera (2003) estimaron un total de once especies de monos, correspondiendo a la familia Cebidae. De este número, cinco especies estarían restringidas a esta región. Lasso y colaboradores (2010) estimaron un total de diecinueve especies de primates presentes en la cuenca del Alto Orinoco, correspondiendo a cinco familias y once géneros, mientras para la región de la Guayana estimaron quince especies (lámina 1). Forget y Hammond (2005) reportaron ocho especies de primates para cada una de las Guayanas (Guyana, Surinam y Guayana Francesa).

Según Lasso y colaboradores (2010), se estima la presencia de trescientas dieciocho especies de mamíferos en la cuenca del Orinoco (regiones de transición Orinoco-Amazonas y tepu-

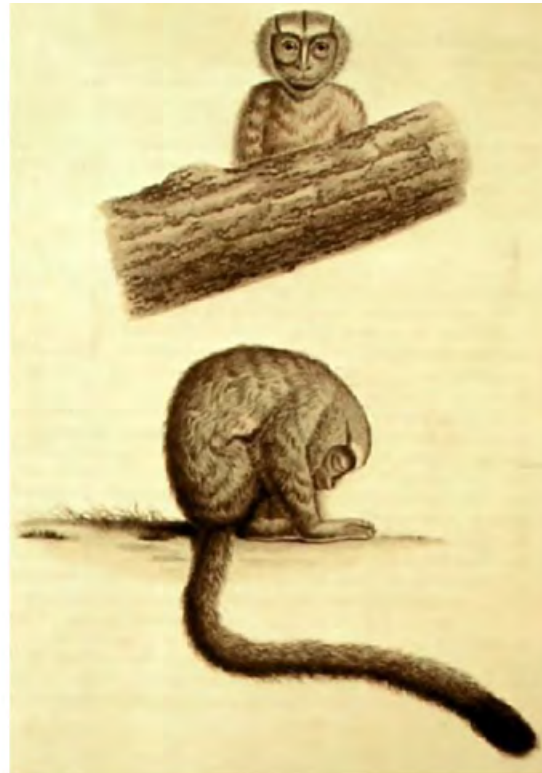


LÁMINA 1. Una de las grandes contribuciones de Humboldt a la zoología de los primates fue haber descubierto en la Guayana y Amazonas un nuevo grupo de monos que no presentaban similitud con las especies conocidas hasta entonces en el Viejo Mundo (Elliot, 1910). A. *Simia ursina* (= *Alouatta ursina*, Familia Cebidae), descrita a partir de especímenes del Bajo Orinoco y reportada en Río Negro por Elliot (1910), dibujo de Humboldt, plancha de Zoología, Biblioteca del Museo de Historia Natural de París. B, *Simia trivirgata* (= *Aotus trivirgatus*, Familia Cebidae), restringido a las selvas de la Guayana occidental y norte de Brasil, dibujo de Huet, basado en un boceto de Humboldt, plancha de Zoología, Biblioteca del Museo de Historia Natural de París. C. *Simia satanas* (= *Pithecia satanas*, Familia Pitheciidae), Guyana, Río Negro, norte de Amazonas, grabado de Weitsch, Academia de Pintura de Berlín. D, *Simia melanocephalus* del río Casiquiare y río Negro (= *Cacajao melanocephalus*, Familia Pitheciidae), acuarela de Nicolás Huet coloreada por Louis Bouquet según dibujo de Humboldt, de *Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparee*. Imágenes tomadas de Ilustraciones de Wolfgang-Hagen Hein (Ed.): Alexander von Humboldt. *Leben und Werk*, C. H. Boehringer Sohn, Ingelheim am Rhein (1985).

yes), de las cuales trescientas catorce especies se encuentran en alguna categoría de amenaza según la IUCN (2010). Se conocen seis tipos de uso que las comunidades dan a los mamíferos de la cuenca del Orinoco: caza deportiva, de subsistencia, uso cultural, mascotas, comercio (incluyendo tráfico ilegal) y zoocría, principalmente. Las cuatro especies más explotadas son *Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii*, *Panthera onca* y *Tapirus terrestris* (Lasso et al., 2010).

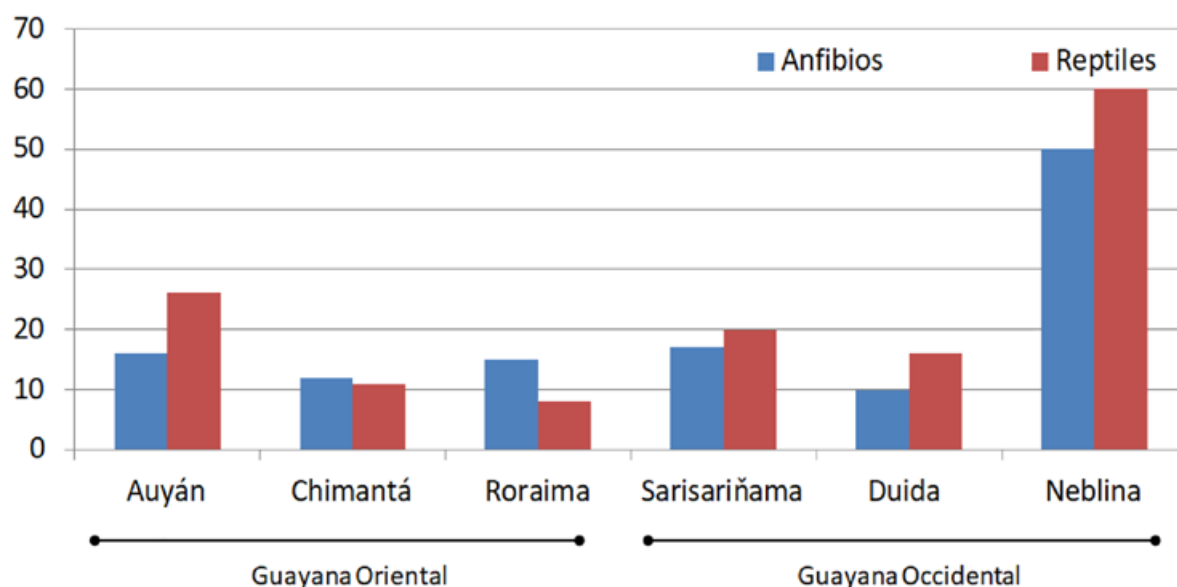
Según Forget y Hammond (2005), se conocen un total de doscientas treinta y cuatro especies de mamíferos entre los países del oriente del escudo de Guayana (Guyana, Surinam y Guayana Francesa). De las tres Guayanas, Guyana presenta el mayor número de especies (221), seguido por la Guayana Francesa (191) y luego Surinam (180) (Forget y Hammond, 2005). Más recientemente, Lew y Lim (2019), reportaron un total de doscientas noventa y cuatro especies de mamíferos para todo el escudo de Guayana, de las cuales sesenta y tres especies son conocidas solo en el Pantepui (> 1500 m). El

nientos metros: *Marmosops pakaraimae* y *Monodelphis reigi* (Didelphimorphia, Didelphidae); *Rhipidomys macconnelli*, *Rhipidomys wetzeli*, *Proechimys hoplomyoides* (Rodentia), y *Platyrrhinus aurarius* (Chiroptera).

Anfibios y reptiles

En consideración a la herpetofauna, Lasso y colaboradores (2010) estimaron para la cuenca del Orinoco un total de doscientas sesenta y seis especies de anfibios y doscientas noventa de reptiles. En términos biogeográficos, la región Guayana presenta la mayor riqueza de especies de anfibios, la cual se aprecia con mayor frecuencia en los tepuyes con ciento noventa y seis especies. En la cuenca del Orinoco venezolana son endémicas el treinta y nueve por ciento del total de las especies de anfibios y el 20.6 % de los reptiles, principalmente concentradas en las tierras de mayor elevación de la Guayana.

FIGURA 13.
Composición de la herpetofauna incluyendo anfibios y reptiles de Pantepui, incluyendo tepuyes de la Guayana oriental y de la Guayana occidental. Se puede observar una mayor concentración de anfibios y reptiles en los tepuyes de la Guayana occidental con respecto a los tepuyes de la Guayana oriental (según datos de McDiarmid y Donnelly, 2005; Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008; Barrio-Amorós, 2012; Señaris y Rojas-Runjaic, 2019). Destaca una mayor concentración de reptiles respecto a anfibios en la Guayana occidental, mientras en la Guayana oriental la concentración de anfibios tiende a ser mayor respecto a reptiles.



mayor número en esta región está representado por murciélagos (28 spp.) y roedores (19), solo una especie sería endémica a Pantepui (*Podoxymys roraimae*, ratón del Roraima). En su reporte, Lew y Lim adicionaron las siguientes especies endémicas por debajo de los mil qui-

El 80-90 % de los anfibios y el 40-50 % de los reptiles registrados son endémicos de Pantepui (figura 13). Cada género posee una o más especies endémicas en cada tepui (Barrio-Amorós, 2012; Señaris y Rojas-Runjaic, 2019). Se considera que las especies endémicas a los te-

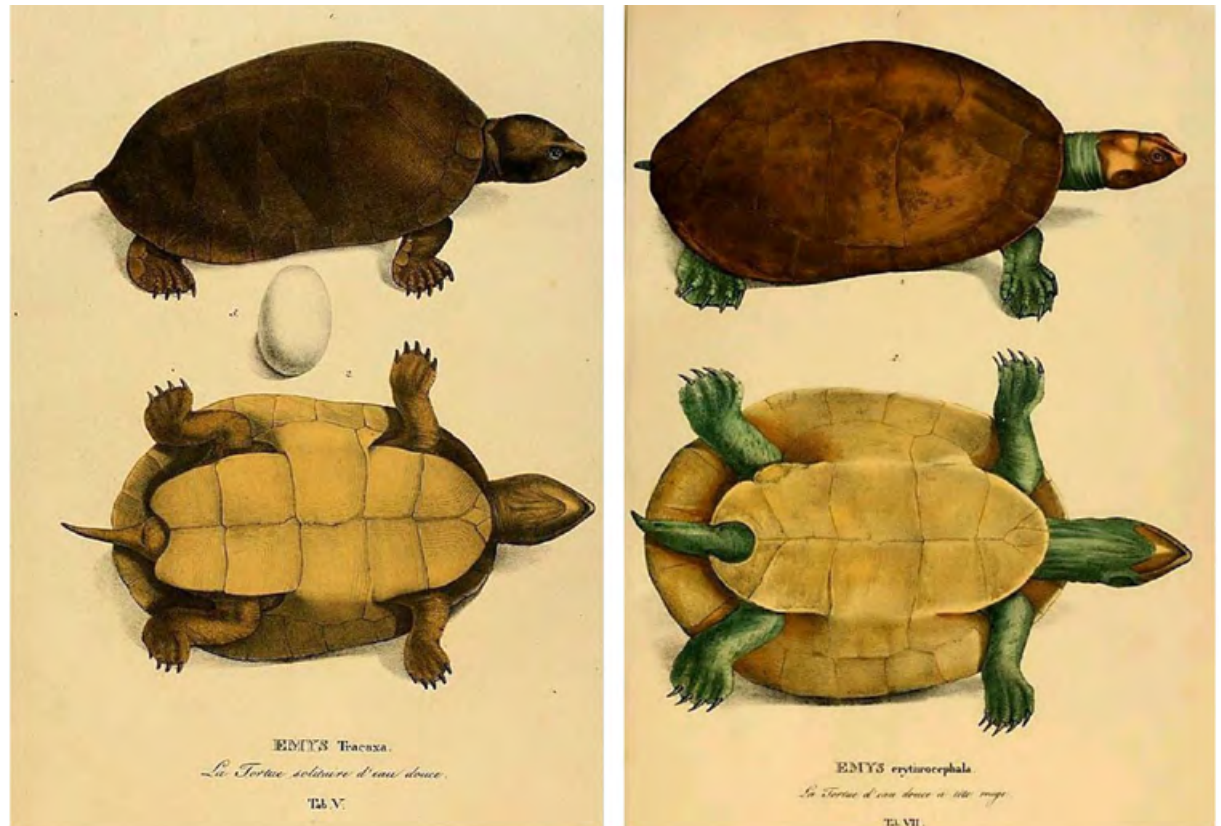
puyes se encuentran solo sobre los tepuyes de mayor altura entre los 2000-3000 m. Según Lamarca (2003), se conoce un total de ciento treinta especies para el área de la Guayana oriental de nuestra clasificación (incluyendo las tierras altas), de las cuales el 59.2 % (77) son endémicas. Lamarca reconoce un total de sesenta y cinco anfibios para el área de la Guayana occidental de nuestra clasificación (bosques bajos amazónicos), de las cuales el 26.2 % (17) son endémicas. Según Forget y Hammond (2005), se conocen un total de ciento dieciocho especies de anfibios y doscientas seis especies de reptiles entre los países del oriente del escudo de Guayana (Guyana, Surinam y Guayana Francesa). Del total de especies conocidas para las tres regiones, Surinam presenta el número más alto con noventa y cuatro especies de anfibios, seguida de Guyana con ochenta y una especies y la Guayana Francesa con setenta y dos. En el caso de los reptiles, la Guayana Francesa presenta el mayor número de especies (162), seguida de Surinam con ciento cuarenta y tres y Guyana con ciento cuarenta especies, respectivamente (Forget y Hammond, 2005).

Según distintos autores (MacCulloch *et al.*, 2007; Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008; Barrios-Amorós, 2012; Snyder, 2018), la herpetofauna de la cumbre de los tepuyes difiere frecuentemente en la composición de especies de la fauna de las pendientes de los tepuyes. Tanto la altura como las características del microhábitat pueden afectar la distribución de las especies, y muchas especies están presentes en un rango amplio de altura (McDiarmid and Donnelly 2005). Por tanto, es necesario contar con una compilación de las especies de las cumbres y pendientes a fin de realizar comparaciones con faunas de otras montañas. De acuerdo al herpetólogo César Barrio-Amorós (2012) con quien tuve la oportunidad de trabajar conjuntamente en una expedición al macizo de Chimantá durante el año 2005, existirían cuarenta y dos especies de anfibios y treinta y nueve reptiles endémicos al Pantepui, asumiendo un límite inferior para los cerros Autana y Sarisariñama de mil metros y para el Auyán, Chimantá y Roraima de mil quinientos metros. Listas de che-



FIGURA 14. La *Rana palmipes* Spix o rana de agua amazónica (= *Lithobates palmipes*, Ranidae; arriba) y la *Rana coriacea* Spix (= *Leptodactylus pentadactylus*) (abajo), constituyen dos especies de Anura que habitan los bosques submesotérmicos y macrotérmicos en pantanos y ríos presentes en la Guayana Francesa, Surinam, Guyana, Guayana de Venezuela y Amazonas de Brasil, Perú y Bolivia. Ambas especies fueron colectadas por el zoólogo y naturalista alemán Johann Spix y descritas en su obra *Animalia niva sive species nivae testudinum et ranarum*, F. S. Hbschmanni, Monachii, 1824.

queo de la herpetofauna del escudo de Guayana registran doscientas sesenta y nueve especies de anfibios y doscientas noventa y cinco especies de reptiles, mientras ciento cuarenta y cinco anfibios y ochenta y ocho reptiles serían endémicos a la región (Señaris y MacCulloch, 2005; Ávila-Pires, 2005). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (2010), las especies de anfibios amena-



FIGURAS 15 y 16. Según Lasso y colaboradores (2010), dieciséis especies de tortugas están presentes en la vasta región del Orinoco, pertenecientes al orden Testudinata, subórdenes Cryptodeira y Pleurodeira, donde dominan las familias Chelidae y Podocnemididae con seis y cinco especies respectivamente, seguidas por Testudinidae y Geomydidae con dos especies cada una, y Kinosternidae con un representante. Durante la expedición real austríaco-portuguesa al norte del Amazonas entre 1817 y 1820, Johann Spix junto al zoólogo Johann von Natterer describieron entre quinientas a seiscientas especies nuevas para la ciencia, incluyendo ranas, reptiles y tortugas, cuyas colecciones se encuentran principalmente en el Natural History Museum de Munich. Entre las especies de tortugas con distribución restringida al escudo de la Guayana (incluyendo la Guayana Francesa y Alto Orinoco) y norte del Amazonas de Brasil, se encuentran *Emys tracaxa* Spix (= *Peltecephalus dumerilianus*) (izq.) y *Emys erythrocephala* Spix (= *Podocnemis erythrocephala*) (der.). Ambas especies de la familia Podocnemididae se encuentran amenazadas según la IUCN, en estado vulnerable (Trujillo *et al.*, 2008; Lasso *et al.*, 2010). Spix describió las especies descubiertas por él durante su expedición en su obra *Animalia niva sive species nivae testudinum et ranarum*, y en la obra publicada en conjunto con Carl F. P. von Martius titulada *Species novae Testudinum quas in intinete annis 1817-1820 per Brasiliam jussu et auspiciis Maximilian Joseph I Bavariae Regis Augustissimi*, ambas editadas por F. S. Hbschmanni, Monachii, 1824.

zados ascienden a doscientos sesenta y seis (figura 14) (Lasso *et al.*, 2010).

Humboldt estimó el número de tortugas arrau (*Emys arrau* Humboldt = *Podocnemis expansa* Schweigger, Fam. Podocnemididae) que anualmente depositaban sus huevos sobre los bancos e islas arenosas del Bajo Orinoco en una cifra cercana al millón (Schomburgk, 1843a: 63). Estas tortugas fueron llamadas también con más frecuencia por los indígenas cassipan, o «tortuga del lago Cassipa», ubicado

este en la confluencia del río Paragua con el río Caroní (Raleigh, 1596: 84; Schomburgk, 1843a: 84). Durante la época de las colonias españolas, el aceite de tortuga constituía un artículo de comercio y exportación a Europa (Schomburgk, 1843a: 63 y 64). En el presente siglo, debido a la amenaza (en peligro de extinción) que sigue experimentando por su explotación comercial y la contaminación de las aguas, la cifra de las tortugas que anidan no supera las mil anuales (Trujillo *et al.*, 2008; UICN, 2003, 2010) (figuras 15 y 16).

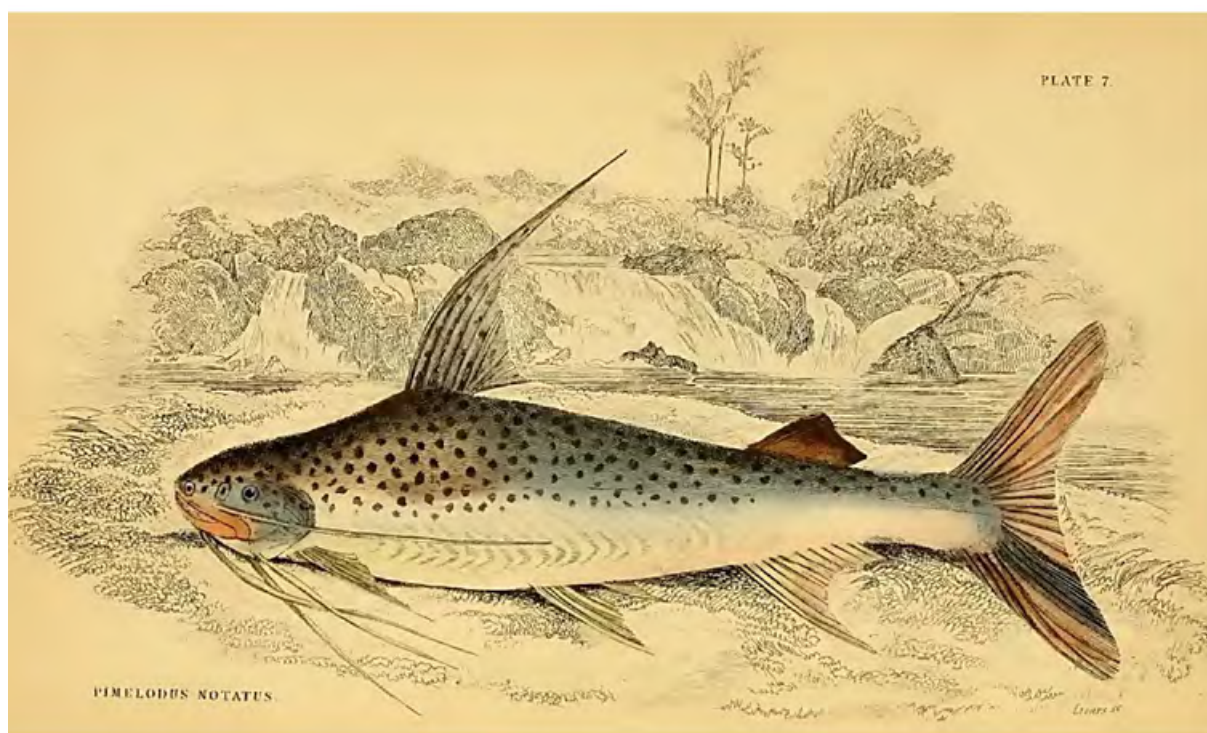


FIGURA 17. En la descripción de los peces de la Guayana esequiba por Robert Schomburgk destacan *Pimelodus notatus* (arriba) y *Acanthicus histrix* (abajo), dos raras especies de bagres que habitan en los ríos del sur del Amazonas venezolano, Guayana esequiba y Norte de Brasil (Schomburgk, 1841c). Estas especies son fuertemente afectadas por el mercurio arrojado a los ríos por los buscadores de oro debido a su hábito detritívoro.

Peces

La riqueza de especies de peces en los ríos de la Guayana es sobresaliente. En la actualidad, de acuerdo a Machado-Allison (2003), se han registrado un total de cuarenta y cuatro especies de peces en la cuenca del Orinoco; ochenta y ocho especies en la cuenca del Casiquiare-Río Negro, de las cuales 28.16 % (32) son endémicas, y ciento seis especies para la cuenca del río Cuyuni-Esequibo. Este autor destacó la importancia de incluir en la biogeografía de la región de la Guayana las discusiones acerca de la distribución de las especies de la Guayana esequibana. Según Forget y Hammond (2005), se conocen un total de cuatrocientas cuarenta especies de peces entre los países del oriente del escudo de Guayana (Guyana, Surinam y Guayana Francesa). Del total de especies de peces conocidos para las tres regiones, Guyana presenta el número más alto con cuatrocientas veinte especies, seguida de la Guayana Francesa con trescientas treinta y cuatro y Surinam con trescientas dieciocho (Forget y Hammond, 2005).

Uno de los mayores problemas que presenta la ictiofauna en esta región ha sido la sobreexplotación de peces ornamentales con intereses comerciales. De igual modo, numerosas especies de porte pequeño (Characidae, Pimelodidae, Curimatidae, Doradidae) forman parte de la alimentación diaria de las poblaciones indígenas del Orinoco y sus afluentes, entre las cuales se incluyen las etnias yanomami (Alto Orinoco y Siapa), piaroa (Orinoco Medio), curripaco (Atabapo), baniva (Atabapo), bare (Guainía, Río Negro, Casiquiare), sanema (Alto Orinoco) y yekwana (Ventuari, Kunu) (Machado-Allison, 2003).

Debido a la actividad de minería formal e informal que se realiza sin controles ambientales en gran parte de la Guayana (García-Sánchez 2006; Bello y Tillet, 2015; Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020), la población de peces se ve seriamente afectada a partir de la absorción del mercurio utilizado para la formación de la amalgama (Machado-Allison, 2005). Por tanto, las poblaciones indígenas se encuentran vulnerables a partir del consumo de los peces contaminados con mercurio, encontrándose expuestos a las consecuencias neurológicas que trae consigo el mercurio orgá-

nico en el sistema nervioso, bajo la forma metilada, fenilada y metálica, e.g. pérdida de la memoria, demencia y en algunos casos la muerte (Marcano y Troconis, 2001). Los niños y los fetos son particularmente vulnerables a este compuesto tóxico, pudiendo generar malformaciones, problemas neurológicos y deficiencias en su desarrollo (Silva *et al.*, 2004; Farina, 2009; Rojas 2010; Trujillo *et al.*, 2010).

Los niveles de contaminación por mercurio en las poblaciones *ye'kuana* y *sanema* en la cuenca del río Caura, revelan que el noventa y dos por ciento de las mujeres examinadas presentan niveles muy superiores a los dos miligramos por kilogramo establecido por la Organización Mundial de la Salud (Romero *et al.*, 1987; Álvarez y Rojas, 2006; Red ARA, 2013). En su forma más tóxica, el metilmercurio también afecta la actividad microbiológica de los suelos y destruye los ecosistemas acuáticos. En estos ecosistemas los contaminantes se acumulan en los organismos vivos, a lo largo de la cadena trófica, produciéndose efectos de concentración del tóxico en los niveles más altos de la cadena como son los depredadores. Se ha constatado la presencia de concentraciones de mercurio elevadas en el tejido de peces, principalmente los de hábitos carnívoros y detritívoros (figura 17) (Machado Allison, 2005; Farina *et al.*, 2009; Lasso *et al.*, 2009; Trujillo *et al.*, 2010).

Aves

El escudo de Guayana presenta la más alta concentración, diversidad y endemismo de especies de aves conocida para el continente suramericano (Forget y Hammond, 2005; Lentino *et al.*, 2019; Pérez-Emán *et al.*, 2019). En la región de Pantepui, se han reportado cuarenta especies endémicas, las cuales tienen una distribución específicamente en la faja altitudinal de los 1000-2500 m. Adicionalmente, se han registrado otras cuarenta y ocho especies endémicas, las cuales tienen una distribución más amplia que abarca la Guyana, Pantepui, norte de Brasil y este de Colombia (Lentino, 2003). Hasta el presente se han registrado ochocientas noventa y una especies de aves que representan el 63.4 % del total señalado para el país, el 88.3 % de todas las especies registradas para el escudo

guayanés *sensu lato*, el 90.6 % de las especies endémicas propuestas para el escudo de Guayana y el 47.5 % de las especies endémicas y casi endémicas anotadas para Venezuela. De las trece unidades fisiográficas consideradas para la Guayana venezolana, la que cuenta con la mayor diversidad es la de tierras bajas del Orinoco y Cuyuní con seiscientos veinte especies, otras áreas como las tierras medias son muy mal conocidas debido a lo inaccesible de la región (figura 18). Las comunidades de aves asociadas a las unidades de vegetación de la Guayana venezolana muestran un alto grado de diversificación en los hábitats boscosos (78 %), albergando a la mayoría de las especies endémicas. En contraste, la avifauna de los hábitats abiertos (88 %) y/o asociadas a ambientes acuáticos (13.2 %) muestran una marcada disminución en su diversidad, debido a lo limitado de los re-

Una de las figuras quizás menos conocidas entre los estudiosos de la historia natural de estas regiones es François Levillant (1753-1824), quien puede considerarse el primer naturalista en estudiar sistemáticamente las aves del norte de Sudamérica, especialmente del escudo de Guayana, lo cual fue destacado antes en el presente capítulo. Nacido en Paramaribo, actual Surinam, se dedicó desde niño a observar y clasificar las aves, lo cual lo llevó más lejos, incluso al continente africano. Este naturalista contó con la condición excepcional de haber nacido en la Guayana, lo que le permitió lograr una compenetración con el medio y conocimientos acerca de los ciclos de vida de las aves. Este hecho se refleja en la distinción que hace sobre los cambios de coloración del plumaje durante su crecimiento que logra documentar en detalle en su obra. Sin embargo, prescindiendo del Sistema Natural de Linneo, clasificó las especies en base a

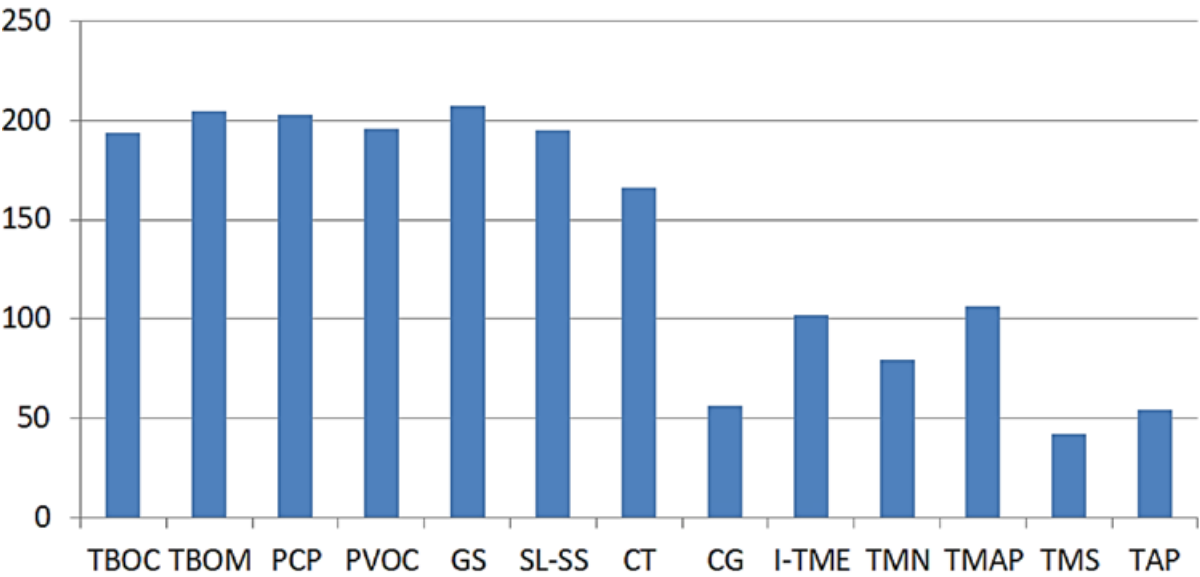


FIGURA 18. Número de especies de aves restringidas a bosques en la Guayana venezolana (según Lentino *et al.*, 2019). TBOC = Tierras bajas Orinoco-Cuyuní; TBOM = Tierras bajas Orinoco medio; PCP= Planicies Caura-Paragua; PVOC = Planicies Ventuari-Orinoco-Casiquiare; GS = Gran Sabana; SL-SS = Sierra Lema y sierra Senkopirén; CT = Chaco-tepuí; CG = Cerro Guaiquinima; I-TME = Ichún y tierras media del Erebató; TMN = Tierras medias del noroeste; TMAP = Tierras medias del Asita-Parima; TMS = Tierras medias del sur; TAP = Tierras altas de Pantepui.

curso disponibles (Lentino *et al.*, 2019). Según Forget y Hammond (2005), se conocen un total de ochocientos doce especies de aves entre los países del oriente del escudo de Guayana (Guyana, Surinam y Guayana Francesa). Del total de especies de aves conocidas para las tres regiones, Guyana presenta el número más alto con setecientos cincuenta y dos especies, seguida de la Guayana Francesa con seiscientos noventa y nueve y Surinam con seiscientos setenta y dos especies.

nombres en francés designados por él mismo, los cuales continúan empleando muchos ornitólogos en la actualidad. Su obra publicada en 1801, *Histoire Naturelle de'une partie d'oiseaux nouveaux et rares d l'Amerique et des indes*, reúne una descripción escrita e ilustrada de trece especies de cotinga, tanto de los machos como de las hembras y de las fases de crecimiento juveniles de cada una de ellas (lámina 2). Esta obra representa un documento muy valioso para el conocimiento de las aves de esta región.

LÁMINA 2. Especies de cotinga endémicas al escudo de Guayana (Guayana venezolana, Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Brasil) y norte de Amazonas (izq. macho, der. hembra). Arriba: *Cotinga pacapaca* sensu Levaillant (= *Xipholaena punicea*); abajo: *Catinga ouette* o roja sensu Levaillant (= *Phoenicircus carnifex* (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett et al., 2002) (acuarelas de la obra de Levaillant, 1801).



Otro hecho importante en el contexto del protagonismo de los primeros exploradores, y del estudio de la ornitología de la Guayana, fue la visita del naturalista austríaco Johann Natterer en 1831 a Río Negro y a la boca del Casiquiare, después de Humboldt. Natterer participó en la expedición real austríaco-portuguesa a Brasil (1817-1820), financiada por el emperador Francisco de Austria, acompañado de los naturalistas alemanes el zoólogo Johann Baptist von Spix y el botánico Carl Friedrich Phillip von Martius, siendo Natterer el único de los tres miembros quien se separa y logra explorar la región del norte del Amazonas en territorio de la Guayana española de ese entonces. Natterer continuó sus investigaciones en el Amazonas hasta 1835. Sin embargo, lamentablemente, una buena parte de sus muestras y notas se perdieron en un incendio. Los resultados de sus viajes y de sus investigaciones ornitológicas fueron publicados muy posteriormente por el ornitólogo austríaco August von Pelzeln (1871).

Invertebrados

En cuanto a los invertebrados, Aubrecht y colaboradores (2012) reportaron veintiuna especies de caracoles terrestres en el Pantepui, mientras Breure (2019) reconoce veinticinco especies pertenecientes a seis familias. Dos especies son conocidas endémicas al Churí tepui: *Plekocheilus vlceki* y *Plekocheilus breweri* (Breure y Schlögl, 2010). Todas las especies de caracoles terrestres de Pantepui pertenecen a las Stylommatophora, la mayoría clasificada en la superfamilia Orthalicoidea (Thompson 2008, Breure 2009, Simone 2010, Breure y Schlögl, 2010).

Coleópteros pertenecientes a la familia Elmidae son comúnmente muestreados en las corrientes de agua de Pantepui. El género *Jolyelmis* Spangler y Faitoute (1991) fue establecido inicialmente a partir de la especie *Jolyelmis auyana* Spangler y Faitoute (1991), la cual fue colectada desde una cascada cercana al Auyán te-

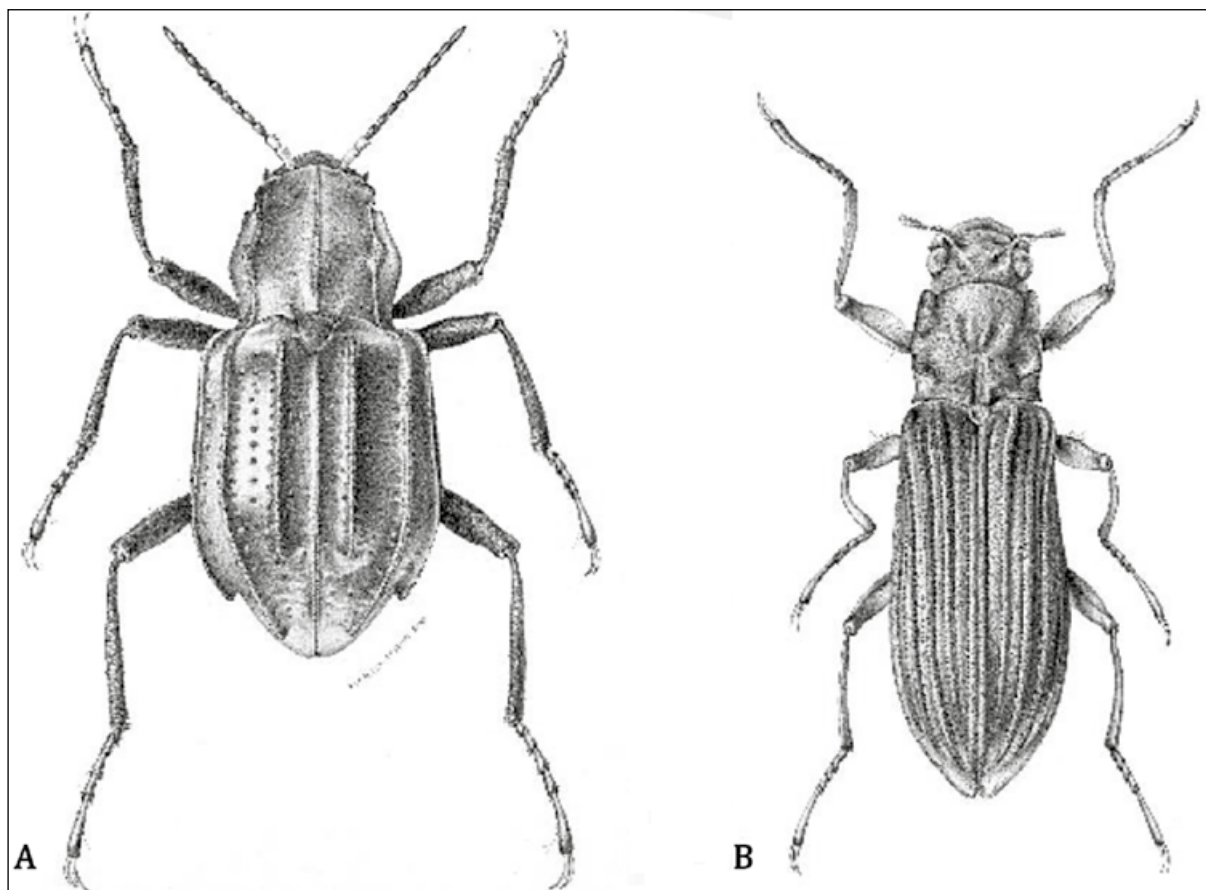


FIGURA 19. En las cumbres tepuyanas se conocen dos géneros endémicos de coleópteros de la familia Elmidae: *Jolyelmis* y *Roraima*. A, *Jolyelmis auyana*, procedente del Auyán Tepui. B, *Roraima carinata*, procedente del cerro Roraima (tomado de Aubrecht et al., 2012).

pui. Adicionalmente, dos especies fueron descritas procedentes de las faldas del cerro Roraima, *J. derkai* Čiampor y Kodada (1999), *J. reitmaieri* Čiampor & Kodada (1999), y *J. spangleri* procedente de la cueva Charles Brewer, Churí tepui (Kodada *et al.*, 2012). El género *Roraima* (Elmidae) está representado por la especie *Roraima carinata* descrita por Kodada y Jäch (1999) desde el riachuelo Tuna en una pendiente del cerro Roraima (figura 19).

Se conocen alrededor de cuarenta y cinco géneros y setenta y una especies de lepidópteros endémicos a la Guayana oriental y occidental, incluyendo la Guayana esequiba, por encima de los ochocientos metros de altitud, de los cuales cincuenta y cuatro especies están restringidas a la Guayana oriental (e.g. Auyán tepui, Gran Sabana, cerro Roraima, monte Ayanganna) y diecisiete especies a la Guayana occidental (e.g. cerro Duida-Marahuaka, cerro Neblina, cerro Yutaje) (Costa *et al.*, 2003; Vilorio y Costa, 2019). Entre los principales taxa presentes en los tepuyes de la Guayana oriental por encima de los mil quinientos metros destacan: *Catasticta sisamnus ayanganna*, *Dismorphia crisia roraimae*, *Perisama tepuiensis*, *Pedaliodes roraimae*, *Protopedaliodes kukenani*. Mientras en la Guayana occidental, por encima de los mil quinientos metros, figuran: *Catasticta duida*, *Memphis viloriae*, *Mesotaenia vaninka delafuentei*, *Pedaliodes chaconi*, *Pedaliodes demarmelsi*, *Pedaliodes yutajeana*, *Greta clavijoi*, *Pteronymia alissa marjorieae*, *Thespiesus duidensis*, *Pyrrhopyge ta-tei* (Costa *et al.*, 2003).

Una observación interesante en cuanto al reconocimiento de zonas de endemismo en la Guayana (ver capítulo 5), es la existencia de seis especies de lepidópteros endémicas a la región sur de la Gran Sabana, específicamente en la zona del río Surukún, como localidad típica: *Jemadia demarmelsi* Orellana, *Actinote romeroi*, *Parides phosphorus laurae*, *Dircenna dero christopherei*, *Mechanitis lysimnia bipuncta*, *Episcada doto paquito* (Forbes, 1948; Bollino y Costa, 2004; Neild, 2008; Orellana, 2010). Este hecho llama la atención, en vista al hallazgo logrado a partir de la expedición de 1987 a esta localidad (ver prefacio), donde pude descubrir y describir varias especies de helechos nuevas para la ciencia (ver capítulo

7) (Marcano, 1989a y b). Este trabajo me llevó a reconocer la zona del río Surukún como un centro de endemismo local de helechos.



FIGURA 20. La naturalista y científica alemana María Sibylla Merian tiene el mérito de haber viajado prácticamente sola en 1699 desde Holanda a Paramaribo, Surinam, a fin de estudiar y coleccionar especímenes de insectos y animales en su propio hábitat y realizar una clasificación sistemática de estos grupos. Su obra publicada en 1705 constituye el primer estudio de los insectos de la Guayana, basado en una clasificación, ilustración y caracterización propias de la autora, con especial referencia a los lepidópteros.

En el propósito de resaltar la contribución de los primeros exploradores al conocimiento de la historia natural del escudo de Guayana hago mención de nuevo, como justo reconocimiento, a la obra de la científica, exploradora y precursora de la entomología, la alemana María Sibylla Merian (1647-1717) (Kaiser, 2001), la cual representa la primera naturalista en reali-

zar un estudio sistemático sobre los insectos de la Guayana (*Metamorphosis Insectorum Surinamensium*, 1705) (figura 20). Sus estudios fueron realizados especialmente en la Guayana Holandesa, hoy Surinam, y en sus áreas adyacentes, a partir de su visita en 1699 y previamente a partir de ejemplares enviados a Holanda. María Sibylla Merian llevó a cabo un valioso aporte a la biología e ilustración de los lepidópteros de esta región. La autora elaboró una clasificación de «todos los insectos con crisálidas, mariposas capillas y mariposas-lechuzas (diurnas y nocturnas). La segunda clasificación es para los gusanos, orugas, moscas y abejas» (Merian, 1705; Nebel, 1964). Su clasificación, que precedió al *Sistema Naturae* de Linneo (1735), sigue siendo válida hoy día, específicamente en lo que respecta al grupo de las mariposas. Para la clasificación de las plantas empleó los nombres indígenas. El conocimiento e interés acerca de las relaciones tróficas, interacción entre especies y la presión selectiva se dejan ver en sus dibujos y análisis (figura 21), lo cual la convierte en precursora de la ecología moderna.

Sobre los insectos acuáticos, la lista incluye para Pantepui seis géneros de mayflies (*Baetodes*, *Callibaetis*, *Camelobaetidius*, *Cloeodes*, *Spiritiops* y *Parakari*) de la familias Baetidae y *Massartella* desde las Leptophlebiidae (Derka, 2002; Derka *et al.*, 2009, 2012). Uno de ellos, *Parakari*, es un género endémico (Nieto y Derka, 2011). El orden completo Plecóptera, representado por tres géneros *Macrogynoplax*, *Anacro-neuria* y *Kempnyia*, ha sido reportado desde Pantepui. El orden Trichoptera, incluye cuatro familias reportadas para el Pantepui Calamoceratidae, Hydropsychidae, Odontoceridae y



FIGURA 21. Representación de mariposas y otros insectos, incluyendo su ciclo de vida y su interacción con plantas (arriba *Ananas*; abajo *Manihot*) de la Guayana por la naturalista alemana María Sibylla Merian, a partir de su expedición en 1699 a Surinam. Fotografías de la obra *Metamorphosis Insectorum Surinamensium*, 1705.

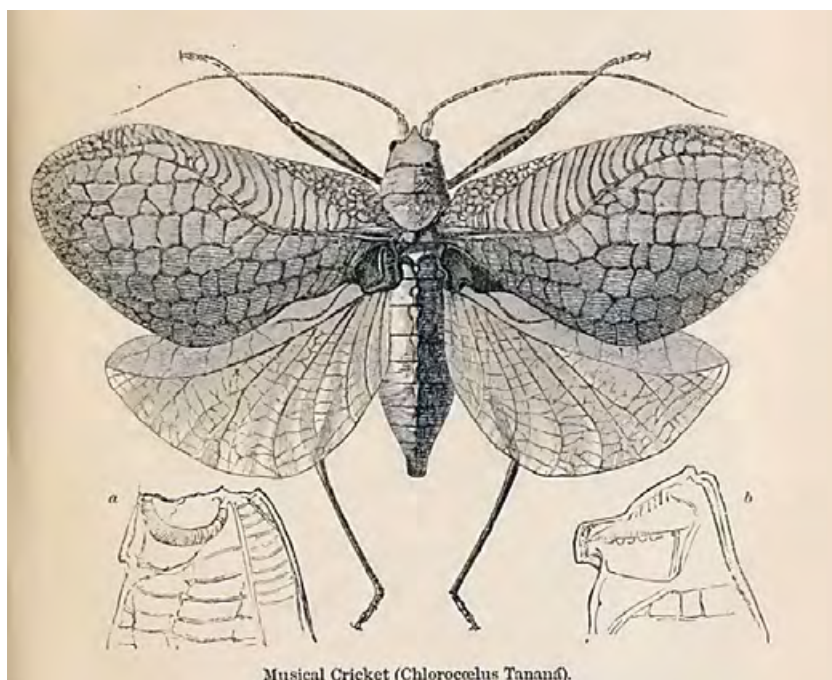


FIGURA 22. Vista dorsal del tananá (*Thiboscelus hypericifolius*), un raro ortóptero muy poco reseñado en la literatura, con una distribución centrada al escudo de Guayana (el espécimen tipo proviene de Surinam) y norte del Amazonas (Bidau, 2014) reconocido por Henry Bates con la capacidad de emitir sonidos musicales a partir de la transformación de los lobos de su cobertura alada.

Sericostomatidae, y los siguientes géneros: *Phylloicus* (Calamoceratidae), *Blepharopus*, *Macrostemum* (Hydropsychidae), *Orthotrichia*, *Oxyethira*, *Zumatrichia* (Hydroptilidae), *Oecetis*, *Nectopsyche* (Leptoceridae) (Derka y Zamora-Muñoz, 2012). Un resumen sobre la taxonomía y ecología de los insectos acuáticos de Pantepui es ofrecido por Derka y colaboradores (2019).

Se han registrado siete especies de ortópteros semiacuáticos y troglófilos del género endémico al Pantepui *Hydrolutos* (Anostostomidae): *H. auyan* (Issa y Jaffe, 1999), *H. chimantea* (Issa y Jaffe, 1999), *H. roraimae* (Issa y Jaffe 1999), *H. gransabanensis* (Derka et al., 2014), *H. aracamuni* (Issa y Jaffe, 1999), *H. piaroa* (Derka et al., 2016) y *H. breweri* (Derka y Fedor 2010). Particularmente esta última especie habita la cueva Charles Brewer en el Chimantá. Una especie aun no descrita de *Hydrolutos* gigante, es conocida de la cueva Charles Brewer, en el Churí tepui (ver capítulo 4).

Un hecho que llama la atención es la existencia en el norte del Amazonas y en el escudo de Guayana de un ortóptero (Tettigonidae: Pseudophyllinae) con la capacidad de emitir sonidos estridentes de carácter musical, así reconocido por Henry Bates (1863, I: 250-

252) durante su estadía en esa región y por los propios indígenas, quienes los encerraban en pequeñas cajitas para recrearse con su melodía (figura 22). «Una extraña especie de grillo se encuentra en esta vecindad. Los machos producen un ruido de carácter musical muy fuerte a partir de frotar juntos los bordes sobrepuestos de sus coberturas aladas. Las notas son ciertamente las más fuertes y las más extraordinarias que yo jamás haya escuchado producidas por un ortóptero. Los nativos lo llaman el Tananá, en alusión a su música, la cual es una estridulación resonante, aguda, que recuerda las sílabas ta-na-na, ta-na-na, sucediéndose una a otra con poca intermitencia». Este insecto bautizado por Bates (1862b) como *Chlorocoelus tanana* (= *Thiboscelus hypericifolius* Stoll), fue tomado en cuenta por Darwin (1871: 355) en la formulación de su teoría de la selección sexual a partir de las numerosas comunicaciones que sostuvo con Bates en relación a su capacidad de estridulación (Bidau, 2014).

11. CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

La alteración que ha experimentado en los últimos siglos la Guayana predice consecuencias fatales tanto para la biodiversidad como para los propios habitantes de las distintas naciones que la componen (ver capítulos 10 y 11) (figura 23). En la última mitad del siglo pasado, Venezuela decretó la creación de siete parques nacionales y veintinueve monumentos naturales, y dos reservas biosféricas cubriendo una extensión cerca de 201 000 km², más del cuarenta y cuatro por ciento del territorio que representa la Guayana venezolana (453 950 km²) y el veintidós por ciento del área total superficial de Venezuela (912 050 km²) (Huber, 1995a; Funk y Berry, 2005; Bevilacqua et al., 2019). Los parques que presentan la mayor extensión de territorio son: Parima-Tapirapeco, al sureste del estado Amazonas (38 290 km²), Canaima, que incluye la Gran Sabana (30 000 km²), y serranía La Neblina, al sur del Amazonas venezolano (13 600 km²). La Reserva Biosfera Alto Orinoco-Casiquiare fue establecida en 1991 y constituyó la segunda Reserva Biosfera más grande del mundo (después de la Reserva del Noreste de Groenlandia) y la más grande del continente

Americano y de toda la región tropical, al poseer 83 830 km². Sin embargo, en la actualidad el Gobierno de Venezuela no reconoce el estatus legal de la reserva, vulnerando la conservación y protección de las etnias indígenas (e.g. makiritare, yanomami, hoti) y la biodiversidad que ocupan dicho territorio. Además, no cumple con los acuerdos internacionales para la protección de la reserva.



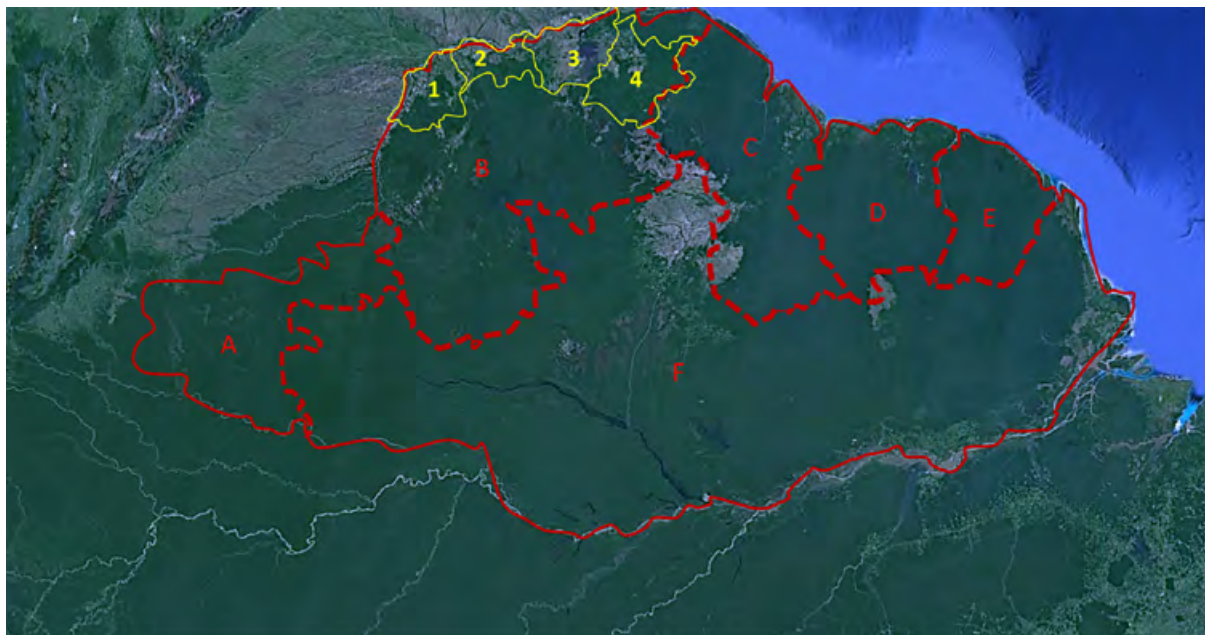
FIGURA 23. La destrucción acelerada de los bosques a partir de un industrialismo extraccionista y la contaminación de las aguas por mercurio constituyen las principales amenazas para la supervivencia de la biodiversidad y de las etnias que habitan en la Guayana venezolana. En la actualidad no existe ningún control de parte del Gobierno de Venezuela, el cual favorece la participación de militares con complicidad de grupos paramilitares y guerrillas en la explotación de los indígenas para la realización de las tareas de extracción de oro, diamantes y coltán («oro azul») (foto Red ARA, 2013).

Los decretos que protegen de la explotación minera y forestal los parques nacionales no han contenido la destrucción de este territorio. Mu-

chas de estas áreas protegidas, en la práctica constituyen solo «parques de papel, debido a la ausencia de infraestructura y fondos para protegerlos» (Funk *et al.*, 2007). Las amenazas actuales al ambiente incluyen grandes intervenciones extraccionistas por grupos y empresas rusas, chinas, canadienses, africanas, turcas y grupos locales (e.g. paramilitares, guerrillas), empresas nacionales civiles y militares de minería a pequeña y gran escala (e.g. Programa Arco Minero) (figura 24) para la extracción de oro y diamante, coltán, petróleo, bauxita, hierro, granito, empresas hidroeléctricas, de explotación maderera, comercio de animales y plantas y presiones por incendios y agricultura con la expansión de grupos indígenas y criollos (Huber, 1995; Huber y Foster, 2003; Bevilacqua *et al.*, 2019; Marcano, 2019). Debido a las sanciones y bloqueos impuestos principalmente por el gobierno de los Estados Unidos a Venezuela, aproximadamente el cincuenta por ciento de los ingresos estatales provienen de la industria minera, desplazando en porcentaje a los ingresos procedentes de la industria petrolera, y a los recursos obtenidos por la explotación de las reservas forestales ubicadas en la Guayana (e.g. Imataca, Sipapo, El Caura y La Paragua). Estas reservas forestales en conjunto, poseen un área de superficie de más de 100 000 km² y representan un veintidós por ciento de todo el territorio de la Guayana venezolana. De tal manera, adicionando al área destinada por el gobierno para la explotación del Arco Minero (sin incluir las concesiones locales y zonas de explotación informales), el área «aprobada» para el desarrollo industrialista extractivista (minero y forestal) ocupa más del cincuenta por ciento de todo el territorio de la Guayana venezolana.

En Guyana, la única área protegida bajo el concepto de parque nacional es el Kaieteur National Park, con solo 627 km² comprendiendo cerca del 0.3 % del área del país (Kelloff, 2003; UNEP-WCMC & IUCN, 2018); reservas adicionales como el Iwokrama Forest con una extensión de 3710 km² son dedicadas a la explotación maderera (Clarke *et al.*, 2001). Los anuncios recientes acerca de la inminente explotación de las riquezas petroleras en la zona de la Guayana esequiba ponen en peligro aún más su biodiver-

FIGURA 24. Zonas de extracción de recursos mineros correspondientes al Programa Arco Minero (en línea amarilla) en la Guayana venezolana: 1, diamantes, coltán, granito; 2, oro, diamantes; 3, oro, diamante, coltán, granito, Fe, cuarzo, y 4, oro, cuarzo, coltán, diamantes (<https://www.minerven.gob.ve>). El Arco Minero posee una extensión de 111 843,70 km², lo cual representa un veinticinco por ciento de la Guayana venezolana, doce por ciento del territorio de Venezuela, ochenta por ciento de Guyana y más del cien por ciento de Surinam y de la Guayana Francesa. Áreas del escudo de Guayana compartidas por: A, Colombia; B, Venezuela; C, Guyana; D, Surinam; E, Guayana Francesa, y F, Brasil.



sidad (Bevilacqua *et al.*, 2019). Surinam posee un único parque nacional y once reservas, totalizando más de 20 000 km² de área protegida, cerca del doce por ciento de su área total. Esto incluye la Central Surinam Nature Reserve con 16 000 km², creada por la UNESCO como un *World Heritage Site* (ver <http://www.stinasu.com>). Aproximadamente el cincuenta y tres por ciento de la Guayana Francesa presenta estatus de protección, con un cuarenta por ciento del país cubierto por el Parque Amazónico, uno de los parques nacionales más grandes del mundo. Además, posee dieciocho sitios propuestos correspondientes a un total de 6710 km² (Lindeman y Mori, 1989; UNEP-WCMC & IUCN, 2018).

La preservación de los ecosistemas de la Guayana es un desafío, no solo para sus habi-

tantes sino sobre todo para la especie humana. Como vimos al inicio de este capítulo, el escudo de Guayana garantiza la humedad de todo el sistema hidrológico del norte de Suramérica, incluyendo la cuenca del Amazonas (Bovolo *et al.*, 2018). Por tanto, ante la amenaza del cambio climático, es nuestro deber y responsabilidad reducir las políticas extraccionistas debido a lo frágil que representan sus ecosistemas. De igual modo, constituye un reto ver a los bosques como aliados en la lucha contra los efectos del cambio climático: 1, al secuestrar el CO₂ excesivo que hay en la atmósfera; 2, producir el oxígeno que respiramos; 3, capturar la humedad del aire que alimenta nuestros ríos; y 4, contribuir con la absorción total de la radiación solar minimizando la reflectancia de la superficie y generando un efecto positivo en el clima (Marcano, 2019).

CAPÍTULO 4

BIOENERGÉTICA Y ADAPTACIÓN

Trataré de averiguar cómo las fuerzas de la naturaleza actúan unas sobre otras y de qué manera el entorno geográfico ejerce su influencia sobre los animales y las plantas. En resumen, debo aprender acerca de la armonía en la naturaleza

Alexander von Humboldt, 1799-1804

Cartas de América

1. GENERALIDADES

Alexander von Humboldt mostró un interés muy especial por el efecto que los factores físicos del ambiente ejercen sobre el desarrollo de los seres vivos. Desentrañar su significado constituyó para él un reto permanente, con consecuencias epistemológicas trascendentes para las ciencias (ver capítulo 12). Considerando la influencia que ejerció Humboldt sobre las ideas de Darwin (Botting, 1981: 193; Darwin, 1986), no cabe la menor duda referente a su aporte con estas reflexiones para el desarrollo de la teoría de la evolución. Su motivación por conocer las características específicas del clima de cada lugar por él visitado —incluyendo la temperatura, humedad y vientos, y los especiales detalles de la fisiografía—, evidencian su convicción acerca del papel que ejerce el ambiente en la determinación de los rasgos y adaptaciones de las especies (Humboldt, 1804; Humboldt y Bonpland, 1805).

Para los propósitos de este libro, la temperatura es vista como responsable del éxito evolutivo (diversidad y endemismo) o del fracaso evolutivo (extinción), a partir del control que ejerce sobre el metabolismo mediante su efecto sobre las tasas de las reacciones bioquímicas. La cinética de las reacciones varía con la temperatura de acuerdo al factor de Boltzmann $e^{-E_i/kT}$, donde T es la temperatura absoluta (en grados K), E_i es la energía de activación, y k es la constante de Boltzmann. Esto es válido dentro del rango limitado de «temperaturas relevantes biológicamente» entre los 0° y 40 °C. Este es el rango en el que los organismos por lo general operan bajo condiciones naturales. Gillooly y colaboradores (2001) introdujeron el término $e^{E_i T_c / k T T_0} = e^{E_i T_c / (k T_0 (1 + T_c / T_0))}$, el cual describe la «dependencia universal de la temperatura» (DUT; UTD en inglés) de los procesos biológicos en términos de la energía de activación y la constante de Boltzmann, por tanto vinculando directamente el metabolismo de todos los organismos a la cinética de las reacciones bioquímicas implícitas.

La tasa metabólica —la tasa en la cual los organismos transforman energía y materia— aría dependiendo de la temperatura y esta a su

vez disminuye en la medida que se incrementa la altura, lo cual condiciona la masa del organismo (Gillooly *et al.*, 2001; Marcano *et al.*, 2009a y b). De este modo, la tasa metabólica es gobernada a partir de la interacción de dos procesos: el factor Boltzmann, que describe la dependencia de la temperatura de los procesos bioquímicos y la relación alométrica de los $3/4$ de potencia basada en la ley de Kleiber (Kleiber, 1932, 1961; White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018), la cual describe cómo los procesos de las tasas biológicas escalan con las medidas o masa del cuerpo (Gillooly *et al.*, 2001).

El entendimiento acerca de los factores que afectan la tasa metabólica respiratoria ($1 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 2.02 \times 10^{-2} \text{ kJ h}^{-1}$) es de importancia fundamental porque están vinculados con las tasas de otras actividades en varios niveles de la organización biológica. Uno de los más importantes de estos factores es la medida corporal. En los grupos taxonómicos específicos (White *et al.*, 2006; Fielding y DeFoliart, 2008; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018), la tasa metabólica respiratoria (R) varía por lo general con la masa del cuerpo (M) de una forma muy regular que puede ser descrita a través de una función de potencia.

$$R = aM^b$$

Donde a es el coeficiente de escalamiento (o constante de proporcionalidad) y b es el exponente de escalamiento (o la pendiente log-log). Las tasas metabólicas (R) en temperaturas normalizadas no difieren entre las bacterias, invertebrados y plantas. Sin embargo, dichas tasas para los vertebrados ectotermos (peces, anfibios, y reptiles) son un poco más altas, y para los endotermos (aves y mamíferos) son aún algo mayores (Gillooly *et al.*, 2001). De cualquier forma, el conocimiento sobre la dependencia entre las tasas metabólicas, las medidas corporales y la temperatura puede contribuir al entendimiento termodinámico de cómo las bacterias, plantas, y animales controlan los flujos y almacenan la energía y materia en las microcomunidades y en todo el ecosistema de la Guayana y de tal manera logran alcanzar su éxito evolutivo.

2. ASPECTOS RELATIVOS AL CONTROL DE LA ENTROPÍA EN ECTOTERMOS DE LA GUAYANA

2.1. INSECTOS: HYDROLUTOS (ANOSTOSTOMATIDAE: LUTOSINI)

Un caso poco documentado en la literatura sobre bioenergética concierne a los mecanismos y estrategias que emplean las especies de *Hydrolutos*, Anostomatidae (Ortóptera: Lutosini) para adecuar las cantidades de energía según sus requerimientos específicos. Los Anostomatidae presentan una distribución discontinua a través de África, Australasia, sur y Centroamérica y Asia, regiones las cuales fueron separadas hace más de doscientos millones de años cuando conformaban el supercontinente de la Gondwana (Fleming, 1979; Gibbs, 2006; Brettschneider, 2006). La tribu lutosini Gorochov, en Suramérica está restringida al escudo de Guayana en Brasil y Venezuela, y a Tanzania, Suráfrica y el sureste de Asia (Otte *et al.*, 2005).

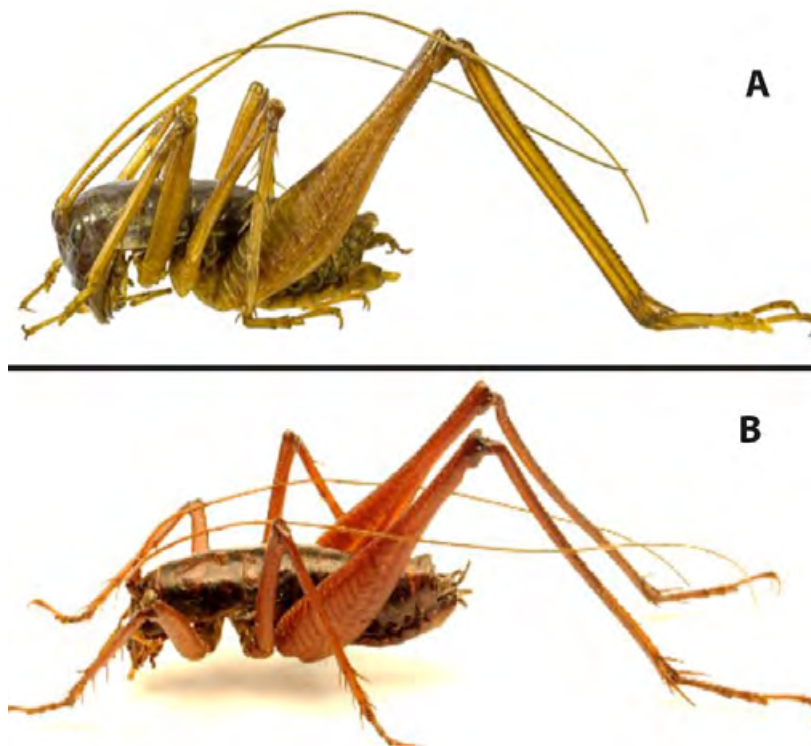
Los Anostomatidae se caracterizan por presentar con frecuencia adaptaciones semiacuáticas bajo condiciones de ausencia de luz, en cuevas, o en horas nocturnas, sin embargo, existen excepciones. Disponen de una compleja estrategia de comunicación a partir de la generación de señales de baja y alta frecuencia (Johns, 1997; Field, 2003), las cuales demandan un alto costo metabólico y, por consiguiente, una conducta alimentaria o alternativas metabólicas específicas para poder compensar la demanda energética (Hoback y Wagner 1997; Reinhold *et al.*, 1998; Reinhold, 1999).

La comunicación mediante sonidos aéreos es prevaeciente, sin embargo se realiza también mediante ondas que se esparcen a través del suelo y la arena. Al menos ocho métodos de producción de sonido son conocidos o sospechados en adultos de ambos sexos y jóvenes (Johns, 1997; Diwakar y Balakrishnan, 2006). La recepción es por tímpanos tibiales u otros (traqueales), modificaciones a la tibia y tarsos y quizás protórax (Johns, 1997). Esta estrategia parte de mecanismos que involucran partes del cuerpo como el abdomen, fémur y, de manera más frecuente, el choque o fricción de espinas corporales con estructuras más finas

(cabellos sensilla), contracción abdominal telescópica acompañada por estridulación pateando las piernas (Johns, 1997; Diwakar y Balakrishnan, 2006). Los sonidos producidos comprenden clics de sonidos rápidos en intervalos de 2-12 ms de banda ancha por debajo de los 10 kHz hasta el rango ultrasónico (no audible por el hombre) por encima de los 20 kHz. La duración total se encuentra entre los 230-240 ms (Field, 1993, 2003; Guignon, 2005). Atendiendo al consumo de energía por la frecuencia del sonido (Hz), tenemos que un click de sonido, que consta de una frecuencia entre 10 y 20 kHz, resulta en un consumo de energía = $10 \text{ kHz} \times \text{constante de Planck}$ (6.626×10^{-34}) = $6.6 \times 10^{-30} \text{ J}$ por click, y $20 \text{ kHz} \times \text{constante de Planck}$ (6.626×10^{-34}) = $1.3 \times 10^{-29} \text{ J}$ por clic, lo cual requeriría una molécula de ATP para la producción de dos clics de sonido. De igual manera, el consumo de energía para la duración total del sonido, el cual incluye de 20-120 clics, resulta entre $1.32\text{-}7.92 \times 10^{-28} \text{ J}$ para sonidos de 10 kHz y $1.56 \times 10^{-27} \text{ - } 2.6\text{-}N \times 10^{-28} \text{ J}$ para sonidos de 20 kHz.

Las especies de *Hydrolutos* son generalmente semiacuáticas, de hábitos nocturnos o habitan en cuevas (figura 1). Se caracterizan por presentar un área esternal y pleural cubierta por microtriquios finos formando un plastrón

FIGURA 1. *Hydrolutos* constituye un género raro de ortópteros (semi) acuático, nocturno y troglófilo (Orthoptera: Anostomatidae). Las especies de *Hydrolutos* están restringidas por lo general a los tepuyes, incluyendo las cuevas tepuyanas (Derka y Fedor 2010, 2012; Aubrecht *et al.*, 2012). A, *Hydrolutos gransabanensis* procedente de la cueva El Tigre (Santa Elena de Uairén, SE Venezuela) (desde Derka *et al.* 2014), la cual junto a *H. piaroa* (Derka *et al.*, 2016) son las únicas dos especies reportadas fuera del Pantepui. B, *Hydrolutos breweri* desde la cueva Charles Brewer (desde Derka y Fedor, 2010), macizo de Chimantá, el cual constituye el troglófilo dominante en las partes más profundas de la cueva, tal como lo hemos podido constatar *in situ* (ver capítulo 9).



(Issa y Jaffe, 1999; Derka y Fedor, 2010). Esta bolsa se ha pensado que representa un sistema de respiración acuática que le permite al insecto sostener dicha *burbuja* y emplearla como una *agalla física*.

De esta manera, la burbuja funciona como un pulmón externo. Así, cada vez que el grillo altera el equilibrio de la burbuja retirando oxígeno del agua y liberando CO₂, ésta libera nitrógeno hacia el agua circundante para entonces poder extraer de nuevo el oxígeno (Brewer-Carías y Audy, 2010). Todos estos rasgos son extraordinarios en la ecología acuática de estos insectos.

En cuanto a las dimensiones de los *Hydrolutos* presentan con mayor frecuencia una longitud entre los 30-50 mm; ejemplares cercanos a los diez centímetros de largo, fueron identificados por Brewer-Carías (Smida *et al.*, 2005) y confirmados por el autor en las incursiones a la cueva que lleva su nombre, los cuales no presentan las características descritas para las especies conocidas, incluyendo *H. breweri* (figura 2). Las características de tamaño y conducta de



FIGURA 2. *Hydrolutos breweri* constituye una especie troglófila de Anostostomatidae endémica a la cueva Charles Brewer del macizo de Chimantá (Derka y Fedor, 2010). Presenta una coloración marrón oscura y una longitud que no supera los cinco centímetros como la mayoría de las especies del género, lo cual hace suponer pertenezca a un grupo de especies recientes más evolucionadas que el resto de los Anostostomatidae, incluso que el *Hydrolutos* gigante reportado para esta cueva, designado aquí como *Hydrolutos* sp. 1 (foto del autor).

esta especie, aún no descrita (figuras 3-5), recuerdan los Anostostomatidae gigantes de Nueva Zelanda conocidos como *weta* (Field, 1993; Johns, 1997; Guignon, 2005) y refuerza

Tabla I. Propiedades biotermodinámicas en *Hydrolutos* (Anostostomidae) de la Guayana

Especie	Talla ¹ (cm ⁻¹)	Peso ¹ (g ⁻¹)	Area ² (cm ⁻²)	Peso/área (g ¹ / cm ⁻²)	Índices metabólicos ³ (kJ/h ⁻¹)			
					B ₁	B ₂	B ₃	B ₄
<i>H. breweri</i>	4,3-4,7	6,5-7	81-87	8,02-8,04 x 10 ⁻²	2,83 x 10 ⁻²	3,42 x 10 ⁻²	3,80 x 10 ⁻²	3,54 x 10 ⁻² (1,82 x 10 ⁻²)
<i>H. roraimae</i>	3,87	5,8	72,5	8,00 x 10 ⁻²	2,56 x 10 ⁻²	3,02 x 10 ⁻²	3,33 x 10 ⁻²	3,09 x 10 ⁻² (1,76 x 10 ⁻²)
<i>H. chimantea</i>	5,4-6,2	8,1-9,3	101-116	8,01 x 10 ⁻²	3,35 x 10 ⁻²	4,23 x 10 ⁻²	4,87 x 10 ⁻²	4,47 x 10 ⁻² (2,29 x 10 ⁻²)
<i>H. sp. 1</i>	10-12	15-18	187-225	8,00-8,02 x 10 ⁻²	5,11 x 10 ⁻²	7,21 x 10 ⁻²	8,92 x 10 ⁻²	8 x 10 ⁻² (4,1 x 10 ⁻²)

¹ Datos de talla fueron obtenidos a partir de datos de Issa y Jaffe (1999) y Derka y Fedor (2010); pesos fueron estimados mayormente a partir de ejemplares secos, convirtiendo la masa del cuerpo seco a masa de cuerpo húmedo por un factor de 4, un valor promedio reportado por Fielding y DeFoliart (2008) en Ortópteros.
² El área superficial fue calculada a partir de datos de Kühnel y colaboradores (2016), asumiendo un peso húmedo específico de 0.800 ± 0.240 mg/mm³ (n = 67 spp).
³ El índice metabólico basal (kJ h⁻¹) se calculó para condiciones normalizadas de temperatura, en base a la Ley de Kleiber (1947, 1975), y la constante de proporcionalidad a, corregidas para ectotermos (insectos alados) de acuerdo a los criterios de Glazier (2010) para 22 °C (asumiendo que 49,44 ml O₂ h⁻¹ = 1 kJ h⁻¹): B₁ = aM^b = 0.008M^{0.662}; a los criterios de Ballesteros y colaboradores (2018) para 20 y 30 °C: B₂ = cM^a = 0.007M^{0.832}; B₃ = aM + bM^{2/3} = 0.0046M + 0.0021M^{2/3}, y a partir de datos más específicos del exponente de escalamiento y de la constante de proporcionalidad a, utilizados por Fielding y DeFoliart (2008) para Ortópteros, B₄ = aM^{0.911} donde a = 0,00623 kJ h⁻¹ por gramo de peso vivo, y para la determinación de la constante de proporcionalidad a, se normalizó la temperatura en 25 °C a partir de Q¹⁰.
- Valores en paréntesis son dados para la temperatura de la cueva 13.7 °C (286,7 °K), a partir del principio de van't Hoff (Q¹⁰), para una constante de proporcionalidad a = 0,0032.
- M en g

la hipótesis acerca del origen del género *Hydrolutos* a partir de un ancestro remontado al continente de la Gondwana (Fleming, 1979; Gibbs, 2006).



FIGURA 3. Detalle del cuerpo de un ejemplar masculino gigante de *Hydrolutos* sp. (~10 cm de largo) procedente de la cueva Charles Brewer, Churí tepuí, macizo de Chimantá; imagen tomada durante la expedición del 2006 por el Sr. Federico Mayoral y el autor sosteniendo el insecto. Ejemplares de *Hydrolutos* entre diez y doce centímetros de largo, fueron reportados anteriormente por Brewer-Carías de la cueva la cual lleva su nombre (Smida *et al.*, 2005), sumergiéndose debajo del agua bajo situación de peligro. Las características de tamaño y conducta de esta especie aún no descrita, recuerdan los Anostostomatidae gigantes de Nueva Zelanda conocidos como weta (Field, 1993; Johns, 1997; Guignon, 2005). Esta especie es la más grande hasta ahora conocida entre todas las especies descritas de este género (Issa y Jaffe, 1999; Derka y Fedor 2010; Derka y Fedor 2013; Derka *et al.*, 2016) y refuerza el origen de los Anostostomatidae a partir de acontecimientos evolutivos que tuvieron su origen en la Gondwana antes de su separación.

Se ha observado que los *Hydrolutos* que habitan en las cuevas, parecen ser activos las veinticuatro horas del día (Issa y Jaffe, 1999; Aubrecht *et al.*, 2012), probablemente debido a la oscuridad permanente. Esto se pudo corroborar a dos mil metros de distancia con respecto a la entrada de la cueva Charles Brewer. En otros miembros de este género (*H. piaroa*), la actividad es solo durante la noche (Derka *et al.*, 2016). De cualquier forma, las especies de *Hydrolutos* que habitan estas cuevas no deberían ser consideradas troglobios en el sentido estricto de la palabra, debido a la ausencia de adaptaciones típicas de reducción de los ojos y coloración. Sin embargo, en el caso de los *Hydrolutos*

procedentes de la cueva Charles Brewer (*H. breweri*, *H. sp.* 1), podría considerarse un caso de troglafilía bastante avanzado (figura 3).

La ausencia de ciclos de luz/oscuridad (lo cual podría explicar su constante actividad) y el registro permanente de una temperatura del aire y suelo en 13.7 °C durante las veinticuatro horas en el interior de la cueva Charles Brewer (ver capítulo 9), podría sugerir un consumo de calor o metabolismo basal altos, el cual podría incrementarse en la medida que se intensifiquen las actividades de comunicación entre ellos, sin embargo no es así, como veremos más adelante. Debido a la presencia de *Hydrolutos* registrada en el interior de la cueva a distancias > 1000 m de desarrollo, es difícil pensar que los *Hydrolutos* pudieran frecuentar el exterior de la cueva durante ciclos día/noche, en búsqueda de alimento y luego regresar. Por tanto, su adaptación debe contemplar respuestas y mecanismos muy específicos permanentes para las condiciones de la cueva en ausencia de luz durante las veinticuatro horas, además considerando su metabolismo ectotérmico. Se ha reportado a partir del análisis del tracto digestivo de cuatro especímenes de *H. breweri*, la presencia de detritus de plantas y animales, hifas de hongos acuáticos y otros restos de animales identificados como originándose desde larvas de Chironomidae, *mayflies* y *stoneflies* (Aubrecht *et al.* 2012). Este material habría de ser transportado al interior de la cueva por las aguas desde la superficie y capturados por los *Hydrolutos*. El hecho supone unas ventajas para la especie en cuanto a disponer de fuentes de alimento dentro de la cueva.

La energía consumida en reposo por las especies de *Hydrolutos* la he estimado, en ejemplares cuyas longitudes máximas se encuentran entre los 30-50 mm (5-8 g), en: $B_1 = 2,76 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$, mientras para los ejemplares ~ 10 cm de largo (15-18 g), en: $B_1 = 5.11 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$, a partir de la ecuación (para insectos voladores) dadas por Glazier (2010) para 22 °C (asumiendo que $49,44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$) (tabla I):

$$B_1 = aM^b = 0.008M^{0.662}$$

Aplicando las ecuaciones de Ballesteros y colaboradores (2018) para insectos (20-30 °C):

$$B_2 = cM^\alpha = 0.007M^{0.832}$$

$$B_3 = aM + bM^{2/3} = 0.0046M + 0.0021M^{2/3}$$

El resultado para ejemplares cuyas longitudes máximas se encuentran entre los 30-50 mm (5-8 g), es: $B_2 = 3.32 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$ y $B_3 = 4 \text{ kJ/h}^{-1}$; mientras para ejemplares $\sim 10 \text{ cm}$ de largo (15-18 g), $B_2 = 7.21 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$ y $B_3 = 8.92 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$. Los insectos son ectotermos y por tanto el término alométrico se espera presente un prefactor más pequeño que en endotermos dado que la termorregulación no está presente (Ballesteros *et al.*, 2018).

Adicionalmente, se emplearon datos más específicos, utilizados por Fielding y DeFoliart (2008) a partir de la estimación en treinta y dos especies de ortópteros, del exponente de escalamiento y de la constante de proporcionalidad a :

$$B_4 = aM^{0.911}$$

donde $a = 0.00623 \text{ kJ h}^{-1}$ por gramo de peso vivo, calculado a partir de la pendiente en base a los datos suministrados por Fielding y DeFoliart (2008). El exponente de escalamiento interespecífico para ortópteros adultos sin corrección filogenética fue de 0.911 (Fielding y DeFoliart, 2008). Para la determinación de la constante de proporcionalidad a , se normalizó la temperatura en 25°C a partir del valor Q_{10} . Para ejemplares cuyas longitudes máximas se encuentran entre los 30-50 mm (5-8 g), $B_4 = 3.42 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$, mientras para los ejemplares $\sim 10 \text{ cm}$ de largo (15-18 g), $B_4 = 8 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$ (tabla I). En un contexto biológico, 3.42×10^{-2} a $8 \times 10^{-2} \text{ kJ}$ es el equivalente a la energía liberada por $4.1\text{-}9.6 \times 10^{20}$ moléculas de ATP (6×10^{23} moléculas de ATP proveen cerca de 50 kJ ; Horton, 2006).

La temperatura y la disponibilidad de agua tienen un impacto fuerte sobre la distribución geográfica, abundancia y conducta de los insectos (Addo-Bediako *et al.*, 2000). Las características climáticas de su ambiente, como la temperatura, pueden determinar los alcances de la actividad del insecto y el rendimiento energético de las reacciones químicas. Por tanto, si estimamos los cambios de energía libre Gibbs de la reacción de hidrólisis de la molécula de ATP:



Para las condiciones de temperatura de la cueva ($T = 286.7 \text{ K}$), a partir de:

$$\Delta G^{\circ'} = -RT \ln K'_{\text{eq}}$$

Donde R es la constante de gases ($8.314472 \text{ J mol}^{-1}$), T es la temperatura de la cueva ($= 286.7 \text{ K}$) y K'_{eq} la constante de equilibrio (2×10^5), tenemos entonces:

$$\begin{aligned} \Delta G^{\circ'} &= -RT \ln 2 \times 10^5 \\ \Delta G^{\circ'} &= -29 \text{ kJ mol}^{-1} \end{aligned}$$



FIGURAS 4 y 5. Detalles de *Hydrolutos* sp. 1 gigante ($\sim 10 \text{ cm}$ de largo) procedente de la cueva Charles Brewer, Churí tepui, macizo de Chimantá. 4, Extremidades mostrando tímpanos en la tibia inferior, series de 4-5 espinas en la tibia medial y ausencia de espinas en la tibia superior y en el fémur; 5, órgano genital de ejemplar masculino. Imágenes tomadas durante la expedición del 2006 por el Sr. Federico Mayoral y el autor sosteniendo el insecto en ejemplares vivos.

Al comparar los cambios de energía libre G° obtenidos a la temperatura de la cueva que es de 13.7°C (286.7°K) (-29 kJ mol^{-1}) con los cambios de energía estándar G° (298°K) ($-30.24 \text{ kJ mol}^{-1}$), encontramos una diferencia de 1.24 kJ mol^{-1} . Sin embargo, a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}), estimamos para la temperatura de la cueva de 13.7°C (286.7°K), la constante de proporcionalidad $a = 0.0032$, lo cual advierte un menor consumo de calor por hora y por peso al compararse a temperaturas estándar (298°K). De tal manera, aplicando $B_4 = 0.0032M^{0.911}$, tenemos para ejemplares cuyas longitudes máximas se encuentran entre los 30-50 mm (5-8 g), $B_4 = 1.76 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$, mientras para los ejemplares $\sim 10 \text{ cm}$ de largo (15-18 g), $B_4 = 4.1 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1}$ (tabla I) (la reducción de consumo de calor se encuentra alrededor de $\sim 50 \%$). Ambos hechos sugieren la necesidad de un metabolismo donde las actividades de locomoción, canto y búsqueda de alimento deben ser ralentizadas, además por la limitada disponibilidad de alimentos en el medio donde habitan. La baja actividad metabólica (menor consumo de calor) y el menor rendimiento energético (ΔG) pueden compensar la ausencia de ritmos circadianos, a fin de mantenerse acti-

vos pero con largos intervalos de reposo durante las veinticuatro horas, tal como ha sido observado por otros autores (Issa y Jaffe, 1999). En el caso de *H. piaroa*, la cual exhibe ritmos circadianos y habita ambientes con temperaturas ≥ 298 °K (e.g.), la mayor disponibilidad energética (≥ 30.24 kJ mol⁻¹) le puede otorgar más amplias facultades y una actividad conductual más intensa. En la figura 6 se puede apreciar la variación del consumo de calor entre distintas especies de *Hydrolutos*, cuyas longitudes máximas se encuentran entre los 30-50 mm (5-8 g), sobre la base del escalamiento de la constante de equilibrio (kJ h⁻¹ por gramo de peso vivo) en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}).

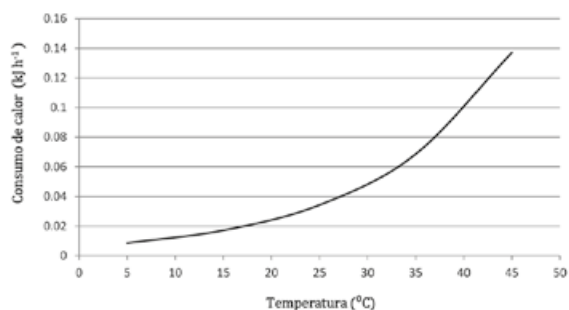


FIGURA 6. Variación del consumo de calor entre especies de *Hydrolutos* (5-8 g), sobre la base del escalamiento de la constante de equilibrio a , en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}) ($b = 3.08 \times 10^{-3}$, $r^2 = 0.87$, $r = 0.93$).

Una observación que llama bastante la atención, es que la relación peso/área superficial presenta la misma proporción entre las distintas especies (e.g. ~ 8 g⁻¹ cm⁻²) (tabla I). Este hecho hace suponer cambios isométricos involucrados (e.g. un modelo esperado asumiendo una constancia en la forma) (LaBarbera, 1989; Kühnel *et al.*, 2016). De tal manera, el área superficial constituye un parámetro fundamental que muestra el cambio isométrico con el tamaño del cuerpo en estos insectos. En vista a que la superficie representa la interface entre el animal y su ambiente, por ejemplo, para el intercambio de agua, temperatura (e.g. Porter y Gates, 1969), la proporcionalidad o isometría del área superficial en relación al peso parece constituir un controlador muy importante y efi-

ciente de la variación de las respuestas ecofisiológicas de estos insectos en el rango de variación de los nichos ecológicos que ocupan, el cual, al parecer, debería ser muy reducido.

2.2. ANFIBIOS: DENDROBATIDAE (ANURA)

Otro ejemplo interesante de eficiencia en el control de la entropía, es visto en las especies de anfibios de la familia Dendrobatidae (Anura) (Saporito *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2016). El análisis del consumo de energía por reacciones biológicas y desarrollo de tejidos concerniente a la acumulación y tolerancia de sustancias químicas defensivas, gobernado por la temperatura y relacionado con el incremento de la talla corporal, evidencia la antigüedad del proceso evolutivo que condujo a esta estrategia. La selección natural vía predación puede haber conducido la evolución de las defensas químicas en las ranas venenosas. Existen pocos reportes de predación acerca de dendrobátidos aposemáticos, sugiriendo que su defensa química es bastante efectiva (Poulin *et al.*, 2001; Santos y Canatella, 2011; Santos *et al.*, 2016).

Los Dendrobatidae constituyen un clado monofilético que contiene más de trescientas especies, las cuales son endémicas a los bosques tropicales y montañosos de América Central y del sur (Santos *et al.*, 2009; Santos *et al.*, 2016). Cerca de dos tercios de Dendrobatidae son considerados no-tóxicos y con coloraciones crípticas. El resto ~ 100 especies, son consideradas aposemáticas debido a que presentan tanto señales visuales de advertencia y compuestos defensivos venenosos: *Ameerega* (31 spp.), *Colostethus* (1 sp.), *Epipedobates* (6 spp.), *Dendrobates* (50 spp.), *Hyloxalus* (2 spp.), *Minyobates* (8 spp.) y *Phyllobates* (5 spp.) (Summers y Clough 2001; Santos *et al.*, 2003; Vences *et al.*, 2003; Saporito *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2016). Entre los Dendrobatidae, solo las ranas del género *Dendrobates* y *Minyobates* son capaces de metabolizar pumiliotoxina en alopumiliotoxina (Saporito *et al.*, 2004; ver capítulo 8). Esta modificación química no se ha observado en especies del género *Phyllobates* o en el más distante, *Epipedobates*. Los dendrobatides pertenecientes a los géneros *Allobates*, *Anomaloglossus*, *Hyloxalus*,

Mannophryne, *Rheobates* y *Silverstoneia* se consideran que carecen, por lo general, de defensas químicas (Grant *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2016).

Debido a que las ranas venenosas adquieren las defensas químicas a través de su dieta (Saporito *et al.*, 2012), el intestino representa el primer candidato para capturar moléculas de alcaloides lipofílicos. Compuestos lipofílicos, como toxinas de alcaloides se encuentran en muchos anfibios venenosos, sometidos a absorción pasiva en el estómago, lo que no implica que los compuestos lipofílicos pasen a través del estómago a los vasos sanguíneos. De cualquier forma, los mecanismos fisiológicos de secuestro de alcaloides son tópicos que se encuentran bajo investigación (Saporito *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2016).

En los Dendrobatidae, el número y tamaño de las glándulas granulares de la piel donde se depositan los alcaloides presentan un incremento alométrico con el tamaño del cuerpo, dando lugar a que las ranas más grandes y más viejas acumulen más alcaloides que las ranas juveniles (Myers *et al.*, 1978; Daly *et al.*, 2002; Saporito *et al.*, 2010). La presencia de alcaloides en las glándulas venenosas en estas ranas es el resultado de una acumulación durante toda su vida a partir del consumo de artrópodos (Saporito *et al.*, 2009). Los alcaloides en ciertas especies de dendrobátidos atrapados en vida silvestre y mantenidos en cautividad, se han mantenido sin presentar variaciones durante años (Myers *et al.*, 1978; Daly *et al.*, 1992, 1994). Cantidades > 50 g por 100 mg de piel de pumiliotoxinas se han reportado en varias especies, incluyendo a *D. leucomelas* (Saporito *et al.*, 2004). De tal manera, la relación de escalamiento entre la tasa metabólica

estándar y la masa corporal (Davison 1955), puede reflejar el costo de energía que representa para la especie la producción alométrica de las glándulas con veneno, cuando se conoce el volumen^{3/4} (~ masa) que ocupa en proporción el sistema glandular en el individuo.

La estimación del metabolismo basal (MB kJ h⁻¹) se realizó a partir de una aproximación en base a la ley de Kleiber (White *et al.*, 2006) de acuerdo a los principios de Boltzmann–Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) y de van’t Hoff (Q₁₀) (asumiendo que 49.44 ml O₂ h⁻¹= 1 kJ h⁻¹) (tabla II), utilizando las siguientes ecuaciones para anfibios, normalizadas para 20 °C y 38 °C:

$$B_1 (20\text{ }^{\circ}\text{C}) = aM^b = 0.001638M^{0.884}$$
$$B_{1'} (38\text{ }^{\circ}\text{C}) = aM^b = 0.006108M^{0.884}$$

En la tabla II se puede apreciar la variación del consumo de calor en distintas especies de Dendrobatidae. Por ejemplo, en *Dendrobates leucomelas*, $B_1 = 2.55 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹, $B_{1'} = 9.75 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹; en *Ameerega trivittata*, $B_1 = 12.2 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹, $B_{1'} = 46.7 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹; mientras en *Allobates femoralis*, $B_1 = 5 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹, $B_{1'} = 19 \times 10^{-3}$ kJ/h⁻¹ (tabla II). En un contexto biológico, 2-47 x 10⁻³ kJ es el equivalente a la energía liberada por 2-56 x 10¹⁹ moléculas de ATP.

Por otra parte, se ha reportado en los Dendrobatidae (Saporito *et al.*, 2010), una variación del área de las glándulas de veneno con un incremento desde un promedio de 1 055.9 μm² en ranas de 10.7 mm de largo a 11 184.4 μm² en ranas de 22.3 mm de longitud (r² = 0.90). La pendiente de la línea de regresión en este caso es de 3.34 (95 % CI=2.88–3.80), indicando una relación positiva alométrica entre el área de las glándulas y la longitud del animal (Saporito *et al.*, 2010). Este hecho permi-

Tabla II. Propiedades biotermodinámicas de dendrobátidos de la Guayana

Especie	Talla ¹ (cm ⁻¹)	Peso ¹ (g ⁻¹)	Area ² (cm ⁻²)	Peso/área (g ⁻¹ /cm ⁻²)	Índice metabólico ³ (kJ/h ⁻¹)	
					B1 (20°C)	B1' (38°C)
<i>Allobates femoralis</i>	2,5-3,0	1,7	33,22	0,05	2,55 x 10 ⁻³	9,75 x 10 ⁻³
<i>Dendrobates leucomelas</i>	2,9-3,8	3-4,5	41,4	0,09	4,22-6,04 x 10 ⁻³	1,61-2,3 x 10 ⁻²
<i>Ameerega trivittata</i>	4.0-5.5	10	57	0,17	12,24 x 10 ⁻³	46,70 x 10 ⁻³

¹ Datos de talla y peso fueron obtenidos a partir de datos de Silverstone (1975), Amézquita y colaboradores (2009), Saporito y colaboradores (2010), Fouquet y colaboradores (2012), Ringle (2017).

² El área superficial corporal fue estimada asumiendo una forma de cuboide (siguiendo a Saporito *et al.*, 2010), a partir de la ecuación TSA=2(lw + wh + hl).
³ El índice metabólico basal (kJ h⁻¹) se calculó para condiciones normalizadas de temperatura en 20°C y 38°C, en base a la Ley de Kleiber (1947, 1975), y la constante de proporcionalidad a, corregidas para ectotermos (anfibios) de acuerdo a los criterios de White y colaboradores (2006) (asumiendo que 49,44 ml O₂ h⁻¹= 1 kJ h⁻¹): B₁ (20°C) = aM^b= 0.0016M^{0.884}, B_{1'} (38°C) = aM^b= 0.0061M^{0.884}

te, por tanto, relacionar la variación del índice metabólico basal con la variación del volumen y área de las glándulas de veneno a partir de la relación peso/longitud. En vista de que las glándulas no cumplen una función secretoria verdadera (por lo cual el término «glándula» debería considerarse inapropiado), su costo metabólico podría compararse al del resto de los tejidos y su proporción debería ser asumida equivalente al volumen porcentual que ocupa con respecto al volumen general del animal. Por consiguiente, asumiendo una morfología esférica para las glándulas tenemos que el volumen ($Vt = 4\pi r^2$) es igual $3.8 \times 10^{-2} \text{ mm}^3$, lo cual representa un 0.009 % del volumen total del animal (408 mm^3 en el caso de *D. leucomelas*) asumiendo una forma de cuboide (siguiendo a Saporito *et al.*, 2010) y $8.77 \times 10^{-6} \text{ kJ h}^{-1}$ del costo metabólico total en reposo ($9.75 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$; en 38°C). Finalmente, asumiendo una producción total mínima de 4700 glándulas (Saporito *et al.*, 2010) en dendrobatidos de 34 mm de largo y 3.8 g (equivalente a un volumen de 408 mm^3), tendríamos un volumen total glandular de 174.8 mm^3 , lo cual representa un 42.84 % del volumen total corporal y casi el veintidós por ciento de la energía requerida para mantener vivo al animal (asumiendo $V^{3/4} \sim M$)!! (ver tabla II).

Santos y colaboradores (2016) propusieron que en vista a que los dendrobatides consumen presas ricas en alcaloides (hormigas), debe existir algún tipo de resistencia común a los alcaloides que habría evolucionado antes y facilitado el origen de la defensa química en el grupo. La correlación significativa entre la especialización de la dieta de artrópodos disponiendo alcaloides y la evolución de defensas químicas en dendrobatides arroja información y entendimiento acerca de las conexiones evolutivas entre la exposición al alcaloide, secuestración, y resistencia presumida (Darst *et al.*, 2005; Santos *et al.*, 2016). El incremento a la exposición a alcaloides a partir de la especialización de la dieta es probable resultara en una selección de una resistencia incrementada, paralela en el tiempo a la evolución de la secuestración química y defensa (Saporito *et al.*, 2012; Savitzky *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2016).

Al igual que en las aves e insectos, la producción de sonidos en los anfibios constituye una de las actividades de mayor costo energético (Steven y Josephson 1977), lo cual en apa-

riencia es un indicador de la calidad genética y puede tener fuertes efectos en la selección sexual (Welch *et al.*, 1998; Forsman y Hagman, 2006). Por ejemplo, las vocalizaciones presentan considerable costos metabólicos que dependen de la tasa de los llamados, duración y de la presión del nivel de los sonidos (Prestwich, 1994; Grafe, 1996; Grafe y Thein, 2001; Forsman y Hagman, 2006). Los Dendrobatidae exhiben cantos que se caracterizan por presiones de sonido altas (hasta 120 db), las cuales para un ectotermo podrían plantear un altísimo consumo de energía. Los llamados en estas ranas se han demostrado afectan la conducta y la actividad metabólica del cerebro (Zimmermann y Rahmann, 1987), lo cual plantean altos costos energéticos potenciales (Roithmair, 1992, 1994; Graves *et al.*, 2005). A diferencia de las aves, las cuales suelen cantar en el amanecer y lo evitan durante los momentos de lluvias, los anfibios prefieren cantar durante la lluvia y al final del atardecer al descender la temperatura ambiental, salvo contadas excepciones.

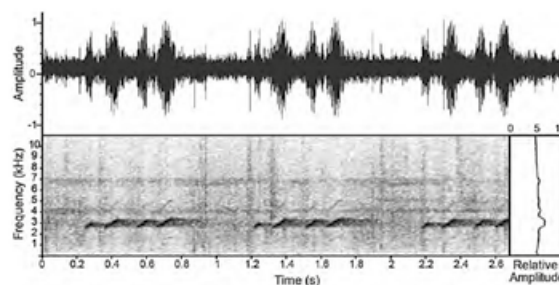


FIGURA 7. Descripción de la señal acústica masculina de *Allobates femoralis*, incluyendo oscilograma y espectrograma. Sierra de Imataca (Reserva Forestal Río Grande), desde 1.0-2.0 m de distancia del macho. SVL (mm): $n = 27$. $\bar{X} = 25.50 \pm 0.76$ (Santos, *Atlas of the Calls of Poison Frogs*).

Allobates femoralis es una rana venenosa neotropical correspondiente a un complejo de especies con una distribución panamazónica (Amézquita *et al.*, 2009; Fouquet *et al.*, 2012), presente en la Guayana venezolana (Barrio-Amorós, 2019, comunicación personal). Los machos son muy territoriales durante todo el período de apareamiento (Roithmair, 1992; Ringler *et al.*, 2009). Anuncian su territorio y atraen la hembras mediante cantos ex-

tensivos desde sitios altos en el piso del bosque (Narins *et al.*, 2005; Ringler *et al.*, 2017). El llamado con carácter de advertencia (figura 7), es emitido en 92 dB SPL (0.9 Pa), medido a una distancia de 50 cm (Hödl 1987); consiste de cuatro notas, cada una ascendiendo rápido en una frecuencia en el rango de 2900–3900 Hz (Narins *et al.*, 2003; Gasser *et al.*, 2009); número de notas por llamado, 4; duración de la nota y rango de frecuencia: nota, 1: 32.4 ms, 3011–3450 Hz; nota 2: 66.1 ms, 2985–3846 Hz; nota 3: 50.8 ms, 3004–3767 Hz; nota 4: 64.0 ms, 3026–3932 Hz; intervalos inter-nota: notas 1 y 2: 50.2 ms; notas 2 y 3: 96.2 ms; notas 3 y 4: 43.9 ms; número de llamados por sesión: 10; intervalo entre llamado (ICI): 458 ms; e intervalo entre sesión: 8.2 s (Ringler *et al.*, 2017).

Si atendemos la presión del sonido emitido por *Allobates femoralis* de 92 dB SPL (=0.9 Pa), con una duración del canto de 2.13 s⁻¹ y una frecuencia de 5 por minuto⁻¹, tenemos entonces un consumo de energía de 1.72 kJ/h⁻¹ (tabla III). Al estimar el metabolismo basal (MB kJ h⁻¹; 38 °C) a partir de una aproximación en base a la ley de Kleiber (White *et al.*, 2006) de acuerdo a los principios de Boltzmann–Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (asumiendo que 49.44 ml O₂ h⁻¹= 1 kJ h⁻¹) (tabla III):

$$B = aM^b = 0.006108M^{0.884}$$

Tenemos entonces ~ 2 x 10⁻² kJ/h⁻¹, por lo cual la actividad sonora representa una proporción del 8600 % del consumo de dicha

energía en reposo (tabla III). Esta diferencia refleja su bajo metabolismo basal. Por otra parte, atendiendo al consumo de energía por llamado, tenemos que un llamado que consta de un número máximo de cuatro notas con una duración total de 230 ms y un total de intervalos entre notas de 213 ms, resulta en un consumo de energía por llamado de 0.56 J y por sesión de 5.67 J.

Por otra parte, atendiendo al consumo de energía en *Allobates femoralis* por la frecuencia del sonido (Hz), tenemos que una sesión que consta de un número máximo de diez llamados cada uno con una duración de 0.21 s⁻¹ y una frecuencia de ~ 3000 Hz (Ringler *et al.*, 2017), resulta en un consumo de energía por llamado = 3000 Hz x constante de Planck (6.626 x 10⁻³⁴) = 1.98 x 10⁻³⁰ J x 10 = 1.98 x 10⁻²⁹ J por llamado. Entonces, si un llamado tiene una duración de 0.21 s⁻¹, y estimamos un número de 3000 llamados por hora (cinco sesiones por minuto, cada sesión con diez llamados), el consumo por hora sería de 5.94 x 10⁻²⁶ J/h⁻¹. Evidentemente el mayor consumo de energía está determinado por la presión del sonido, más que por la frecuencia del mismo.

Dendrobates leucomelas, conocida también como «sapito minero», es una especie endémica al escudo guayanés de tierras bajas (Barrio-Amorós y Fuentes, 1998, 1999) y está ampliamente distribuida en las zonas de los ríos tributarios al Orinoco en el sur de la Guayana venezolana (Silverstone, 1975; Barrio-Amorós y Fuentes, 1999). Se encuentra desde hace algún tiempo incluida en el *Libro rojo de la fauna venezolana* (Rodríguez y Ro-

Tabla III. Rangos de presiones de sonido del canto y entropía de algunos dendrobatidos de la Guayana

Especie	Duración del canto ¹ (s ⁻¹)	Frecuencia del Canto ¹ (min ⁻¹)	Promedio de la presión del canto ¹		Producción de calor ² total por canto (J ⁻¹)	Producción de calor ³ por tiempo (kJ/h ⁻¹)
			(db)	(Pa)		
<i>Dendrobates leucomelas</i>	13	4	50-120	0.0063-20	0.245-780	0.058-187
<i>Allobates femoralis</i>	2,13	5	92	0.9	5,75	1,72
<i>Ameerega trivittata</i>	9-12	5-6	67-79	0.060-0.2	1.62-7.2	0.49-2.6

¹ Los valores promedios de duración del canto, frecuencia y de presión del canto, se obtuvieron a partir de Silverstone (1975), Hödl (1987), Roithmair (1994), Forsman y Hagman (2006), Twomey *et al.* (2008) y Ringler *et al.* (2017).

² La producción de calor total por canto se calculó a partir de: $B_c = 3(t_c p_c)$, donde t_c = tiempo de duración del canto en segundos; p_c = presión promedio en Pa por segundo del canto, y 3 es la conversión a joule.

³ La producción de calor por la actividad de canto por hora, se calculó a partir de: $B_{\alpha} = B_c F$, donde F = frecuencia del canto por hora (p 0,001).

jas-Suárez 1995, 1999). *Dendrobates leucomelas* emite sonidos cortos que pueden alcanzar hasta 120 db SBL (20 Pa) con un promedio de 50 db SBL (0.0063 Pa) que depende de la edad y desarrollo del macho, una frecuencia entre 2900-3100 kHz, a una tasa de veinte llamados por segundo y una duración del canto de aproximadamente trece segundos, con intervalos entre 1-1.5 segundos (figura 8). Atendiendo a la presión del sonido emitido en los 50 dB SPL, la energía corresponde a 5.8×10^{-2} kJ/h⁻¹, mientras los sonidos con presiones de 120 dB SPL, demandan una energía de 187 kJ/h⁻¹ (tabla III). Esto significa que la actividad sonora representa una proporción que puede oscilar entre $360-8.13 \times 10^5$ % del consumo de la energía en reposo (B_1' (38 °C) = $1.61-2.3 \times 10^{-2}$ kJ/h⁻¹) (tabla III).

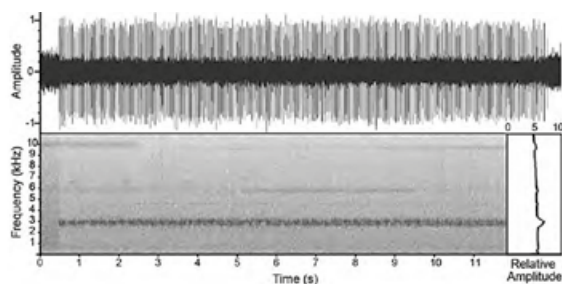


FIGURA 8. Descripción de la señal acústica masculina de *Dendrobates leucomelas*, incluyendo oscilograma y espectrograma. Venezuela: Amazonas: Cerca del río que conduce al Tobogán de la Selva desde 1.0-2.0 m de distancia del macho. SVL (mm): $n = 2$, $X = 30.99 \pm 0.31$ (Santos, *Atlas of the Calls of Poison Frogs*).

Ameerega trivittata, es con toda probabilidad la especie de dendrobátido de mayor tamaño conocida, la cual presenta una talla entre cuatro a seis centímetros y un peso promedio de diez gramos. Su distribución se encuentra restringida al escudo de Guayana, incluyendo Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Surinam y Venezuela, también está presente en la base del Amazonas en Perú y Bolivia (La Marca *et al.*, 2004). Los machos inician su canto durante la mañana, una excepción en la mayoría de los dendrobátidos, y presentan dos tipos de llamados: uno de advertencia larga y uno corto, con una presión del sonido de 79 db SBL (0.2 Pa) (figura 9); los llamados de cortejo presentan una más baja presión del sonido (67-70 db SBL, 0.060-0.063 Pa) que los de advertencia (Roithmair, 1994; Twomey *et al.*, 2008). La

frecuencia del sonido se encuentra entre los 2600-2700 kHz y la tasa de duración de cada llamado se sitúa entre 0.16-0.2 segundo con una tasa de duración de cada canto entre nueve y doce segundos, equivalente a un total de 50-66 llamados, con intervalos entre 0.5-1 segundo. El significado en términos de consumo energético de estas tasas revela una producción de calor total por canto de 1.62 J^{-1} para los llamados de cortejo y de 7.2 J^{-1} para los llamados de advertencia. En el caso del consumo de energía atendiendo a la presión del sonido (67-79 db SPL), tenemos valores entre 0.49-2.6 kJ/h⁻¹, lo cual representa una proporción que puede oscilar entre 1050-5500 % del consumo de la energía total en reposo (46.70×10^{-3} kJ/h⁻¹; 38 °C) (tabla III).

Una de las observaciones más intrigantes es la capacidad de los dendrobátidos para reducir su metabolismo a niveles donde prácticamente paralizan sus funciones vitales y reacciones biológicas (criptobiosis). Como lo comentamos más adelante (capítulos 6 y 8), este fenómeno observado por nosotros en las tierras bajas de la Guayana, corresponde a temperaturas del suelo ≥ 38 °C durante la época de sequía. En este rango de temperatura, los requerimientos de energía (kJ h⁻¹) son mucho más altos que en otras épocas del año donde las temperaturas del suelo suelen ser más bajas. En la figura 10, se puede apreciar la variación de la tasa metabólica (kJ h⁻¹) en *D. leucomelas*, *A. femoralis* y *A. trivittata* (figuras 11 y 12) sobre la base del escalamiento de la constante de proporcionalidad (a) en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}).

A pesar que el consumo de energía en teoría es mayor en las altas temperaturas durante la época de sequía, el rendimiento energético a partir de la hidrólisis de ATP también es alto, lo cual puede compensar la demanda de energía y la actividad metabólica estándar y acumular glucosa y ATP a fin de sobrevivir bajo un estado de anhidrocriptobiosis en condiciones ectotérmicas. Esto puede significar que el consumo de energía, basado en la constante de proporcionalidad a y en el índice metabólico estándar, no refleja el consumo o demanda real de energía de parte de estos anfibios por su capacidad para ralentizar el

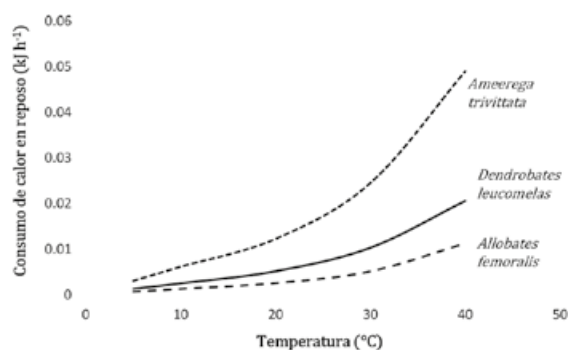


FIGURA 10. Variación de la tasa metabólica (kJ h^{-1}) en Dendrobatidos de la Guayana sobre la base del escalamiento de la constante de proporcionalidad (a) en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}).

metabolismo. Su bajo consumo basal se encuentra también reflejado por las altas proporciones que representa el consumo de energía por la actividad sonora.

2.3. PECES

2.3.1. *Serrasalmus* (caribes)

En su expedición a la Guayana occidental Alexander von Humboldt colectó varios peces nuevos para la ciencia, los cuales describió en conjunto con el zoólogo francés Achille Valenciennes (Humboldt y Valenciennes, 1821, 1833). Estas colecciones incluyeron especies de pavones (*Cichla atabapensis*, *C. orinocensis*, *C. temensis*), el barbancho (*Pimelodus barbancho*), el caribe del Orinoco (*Serrasalmo albus*= *Pygocentrus*

cariba) y palometas del Orinoco (*Myletes* spp. = *Mylossoma*, *Myleus* y *Meteynnis*) (figura 13).

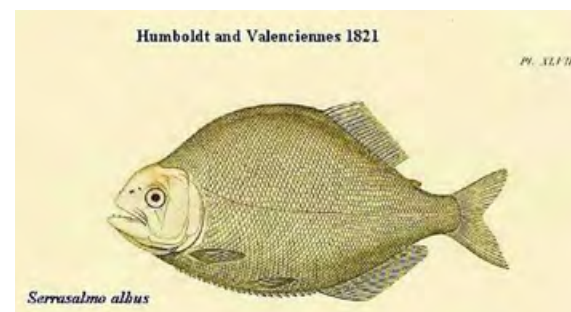


FIGURA 13. *Serrasalmus albus* (= *Serrasalmus cariba*) descrito por Alexander von Humboldt, en Humboldt y Valenciennes (1821: 173, Pl. 47), a partir de colecciones realizadas en el río Orinoco.

Robert Schomburgk (1841c) publicó un estudio interesantísimo profusamente ilustrado sobre la variedad de peces de la Guayana, con especial referencia a la Guayana esequiba el cual incluyó seis especies del género *Serrasalmus* (Arawak, *Hutna*; Caribe, *Pirai*; Makushi, *Aral*), además una especie de *Myletes*, observando lo difícil que fue establecer una distinción entre ambos géneros. Entre las especies de *Serrasalmus* descritas por Schomburgk, se encuentran: *S. piranha*, *S. stagnatilis*, *S. punctatus*, *S. scotopterus*, *S. undulatus* y *S. niger* (figura 14). En los años sucesivos, destacan las expediciones ictiológicas de Eigenmann (1909, 1912) a la Guayana esequiba y su revisión de la familia Serrasalminae (Eigenmann, 1915). Más reciente,

FIGURAS 11 y 12. En los Dendrobatidae, los alcaloides presentan una acumulación alométrica con la edad en las glándulas dorsales, producto de la ingesta de artrópodos quienes los producen. Solo las ranas del género *Dendrobates* son capaces de metabolizar pumiliotoxina a partir de hidroxilación en alopumiliotoxina (ver Capítulo 8; Saporito et al., 2004, 2010). 11, *Dendrobates leucomelas*, sierra de Lema, norte Gran Sabana, Guayana oriental; 12, *Ameerega trivittata*, sierra de Imataca, noreste de la Gran Sabana, Guayana oriental (fotos cortesía César Barrio-Amorós).



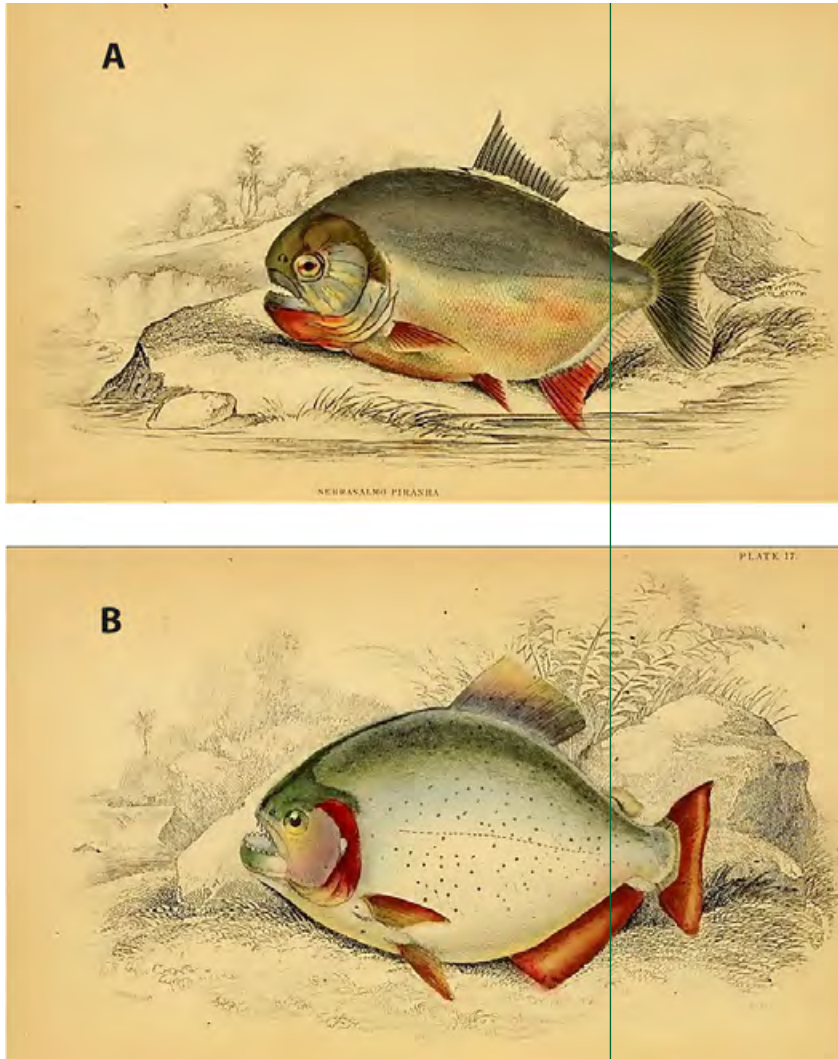


FIGURA 14. Robert Schomburgk (1841c) describió y dibujó varios peces de *Serrasalmus* colectados por él, entre ellos el *Serrasalmus piranha* (= *Pygocentrus cariba*) (A) y el *Serrasalmus punctatus* (B) o caribes de la Guayana. Según Fink (1993), la coloración oscura es un rasgo fenotípico el cual varía entre individuos de la misma especie dependiendo del pH de las aguas y de la temperatura. En las aguas blancas, la coloración es plateada, mientras en las aguas negras la coloración es más oscura. Esta variación ha sido observada incluso entre individuos sometidos a cautiverio.

the fish being thus left without the principal organ of motion, is devoured with ease, several going to participate of the meal. Indeed, there is scarcely any animal which they will not attack, man not excepted. Large alligators, which have been wounded on the tail, afford them a fine chance of satisfying their hunger, and even the toes of this formidable animal are not free from their attacks».

Machado-Allison (2003) reconoció dos especies de *Myleus* (*M. paca*, *M. schomburgki*), dos especies de *Mylossoma* (*M. aureum*, *M. duriventre*) y cuatro especies de *Serrasalmus* (*S. maculipinnis*, *S. gouldingi*, *S. eigenmanni*, *S. rhombeus*) para la Guayana y el Alto Orinoco.

Acerca de la conducta de los caribes (*Serrasalmus*), Robert Schomburgk ofrece una detallada descripción en su obra *The Natural History of the Fishes of Guiana* (1841c: 225): «This most voracious fish is found plentifully in all the rivers in Guiana, and is dreaded by every other inhabitant or visitant of the river. Their jaws are so strong that they are able to bite off a man's finger or toe. They attack fish of ten times their own weight, and devour all but the head. They begin at the caudal fin; and

Entre los peces de agua dulce, los *Serrasalmus* (= *Pygocentrus*) presentan un metabolismo excepcional desde un punto de vista termodinámico, dado que requieren grandes cantidades de energía, muy probable debido a la intensa actividad reportada en la producción de sonidos asociados a conductas específicas (Meschkat, 1957; Markl, 1971; Kastberger, 1981a; Kastberger, 1981b; Millot *et al.*, 2011), lo cual podría explicar en parte su hábito alimentario tan característico (carnívoro).

Según distintos autores (Markl, 1971; Kastberger, 1981a, b; Stabentheiner, 1988; Millot *et al.*, 2001), los sonidos emitidos por los caribes o pirañas (llamados de percusión), se caracterizan por ser de baja frecuencia y armó-

nicos, de una duración entre 100–150 ms, con una presión entre 0.1–0.17 Pa, una frecuencia que varía entre 100 Hz and 150 Hz, de distintos pulsos y con un periodo de 7–10 ms. Estos sonidos son generados a partir de contracciones rápidas de músculos sónicos, los cuales se originan sobre expansiones transversas en la base de la segunda costilla y se insertan sobre un tendón amplio que rodea ventralmente el saco craneano de las vejigas natatorias (Ladich y Bass, 2005). Tres tipos de sonidos han sido registrados en varias especies de pirañas (figura 15) (Markl, 1971; Kastberger, 1981a; Kastberger, 1981b; Millot *et al.*, 2011): Sonidos tipo 1, son emitidos a partir de movimientos de la vejiga natatoria, el cual dura cerca de 140 ms, y la energía principal se encuentra en

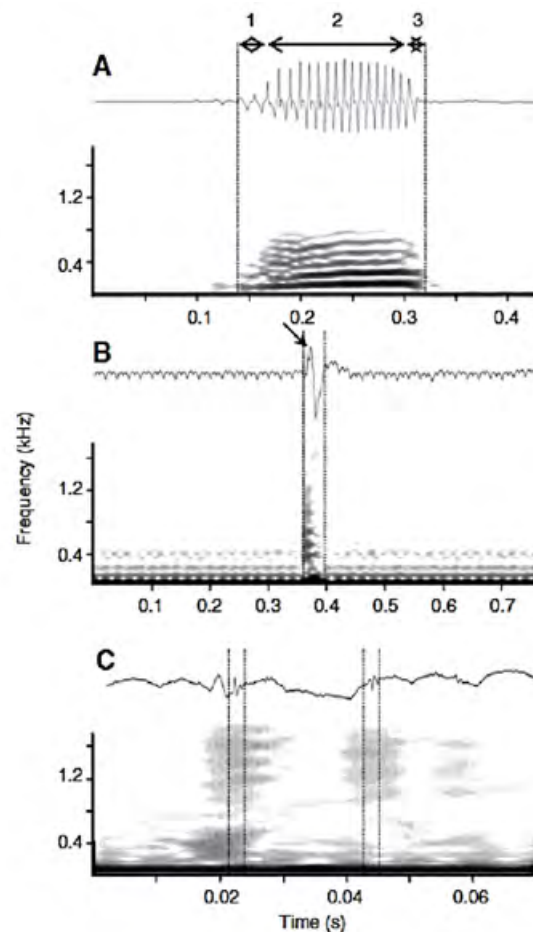


FIGURA 15. Oscilogramas y sonogramas de sonidos registrados en *Pygocentrus nattereri*. (A) Sonido tipo 1 (1, inicial; 2, medio; 3, secuencia final del sonido); (B) Sonido tipo 2 (flecha negra indica la primera parte del sonido); (C) Sonido tipo 3. Las líneas punteadas verticales indican el comienzo y el fin de cada sonido (Millot *et al.*, 2011).

la frecuencia de los 120 Hz. Este sonido comprende 12 a 21 pulsos, cada uno con una duración de 4 ± 1 ms y con un período de pulso de 8 ± 1 ms. Durante la primera parte del llamado, la presión del sonido se incrementa poco a poco de pulso a pulso, para luego disminuir desde 12 a 7 ms. El segundo tipo de sonido, dura 36 ± 8 ms, presenta una frecuencia fundamental de aproximadamente 40 Hz y es caracterizado por un único pulso que comprende dos partes. En la primera parte del ciclo, el pico positivo posee picos más pequeños que duran 11 ± 2 ms. Por último, el sonido tipo 3 presenta una frecuencia alta (1700 Hz) y consiste de pulsos cortos (3 ms). Estos sonidos por lo general comprenden tres a cuatro pulsos (Millot *et al.*, 2011).

Si atendemos la presión del sonido emitido por las pirañas en los tres tipos de sonidos, tenemos un consumo de energía que varía entre 0.54 – 1.83 kJ/h⁻¹. Al estimar el metabolismo basal (MB kJ h⁻¹; 20 °C) a partir de una aproximación en base a la ley de Kleiber (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010) de acuerdo a los principios de Boltzmann–Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (asumiendo que 49.44 ml O₂ h⁻¹ = 1 kJ h⁻¹) (tabla IV):

$$\text{IMB} = aM^b = 0.0018M^{0.879}$$

Tenemos entonces que la actividad sonora representa una proporción con un rango del 79–270 % del consumo de la energía en reposo. Por otra parte, atendiendo al consumo de energía por la frecuencia del sonido (Hz) para los sonidos tipo 1, tenemos que un llamado que consta de un número máximo de veintiún pulsos cada uno con una duración de $4 \text{ ms} \pm 1$ y una frecuencia de 120 ± 4 Hz, resulta en un consumo de energía por llamado = $120 \text{ Hz} \times \text{constante de Planck} (6.626 \times 10^{-34}) = 7.95 \times 10^{-32} \text{ J} \times 21 = 1.66 \times 10^{-30} \text{ J}$ por llamado. Entonces, si un llamado tiene una duración de 140 ms, el consumo por hora sería de $4.26 \times 10^{-26} \text{ J/h}^{-1}$. Es evidente que el mayor consumo de energía está determinado por la presión del sonido, más que por la frecuencia del mismo.

2.3.2. Gymnotiformes (peces eléctricos)

Uno de los estudios más fascinantes realizados por Humboldt en el área del Orinoco, fue la caracterización fisiológica y biotermodinámica

Tabla IV. Propiedades biotermodinámicas en *pygocentrus* de la Guayana

Especie	Talla ¹ (m ⁻¹)	Peso ¹ (kg ⁻¹)	Area ² (0.1W ^{0.67} m ⁻²)	Peso/área (kg ⁻¹ /m ⁻²)	Cuerpo metabólico ² (W ^{0.88})	Índice metabólico ³ (kJ/h ⁻¹)
<i>Pygocentrus cariba</i>	0,30-0,38	0,8-1,0	9,3 x 10 ⁻²	9,67	0,91	7,11 x 10 ⁻¹
<i>Pygocentrus nattereri</i>	0,14 ± 1	0,7-1,0	8,9 x 10 ⁻²	9,55	0,86	6,76 x 10 ⁻¹

¹ Datos de talla y peso fueron obtenidos de promedios dados por Fink (1993), Machado-Allison y Fink (1991, 1996), Millot y colaboradores (2011).
² El área superficial y medida del cuerpo metabólico fueron calculados a partir de datos dados por Hephher (1980), White y colaboradores (2006) y Hultbert (2014).
³ El índice metabólico basal (kJ h⁻¹) se calculó para condiciones normalizadas de temperatura (20°C), en base a la Ley de Kleiber (1947, 1975), y las constantes proporcionalidad *a*, corregidas para ectotermos (peces) de acuerdo a los criterios de White y colaboradores (2006) y Glazier (2010) en base a los principios de Boltzmann-Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (asumiendo que 49,44 ml O₂ h⁻¹= 1 kJ h⁻¹): $IMB = aM^{0.879}$

de los gymnotiformes (figura 16), los cuales incluyeron dos especies, el *Gymnotus electricus* (= *Electrophorus electricus*), y el *G. aequilabiatus* («sin escamas ni órgano eléctrico»), este último descrito por el propio Humboldt (Humboldt y Bonpland 1805, *Observations de Zoologie*, T I, Lam. X) (figura 17). El *Gymnotus electricus* conocido como *temblador* —según Humboldt—, después de haber producido las descargas eléctricas:

Necesita de un largo reposo y una alimentación abundante para reparar la fuerza galvánica perdida. La temperatura del agua en que habitualmente viven los Gimnotos es de 26 a 27 °C. Asegurase que su fuerza disminuye en aguas más frías... El gimnoto es el mayor de

los peces eléctricos; unos he medido que tenían de 5 pies (152 cm) a 5 pies y 3 pulgadas (159.6 cm) de largo; y los indios aseguraban haber visto unos más largos todavía. La piel del animal está siempre cubierta de una mucosa que, como lo ha demostrado Volta, conduce la electricidad 20 a 30 veces mejor que el agua pura. En términos generales, es bastante notable que ninguno de los peces eléctricos hasta ahora descubiertos en las diferentes áreas del mundo esté cubierto de escamas (Humboldt, 1985, III: 245-246).

Los peces de la familia Gymnotidae presentan una distribución restringida al escudo de Guayana, que incluye el río Orinoco, río Negro, Cuyuni, Surinam, Guayana esequiba y la Guaya-

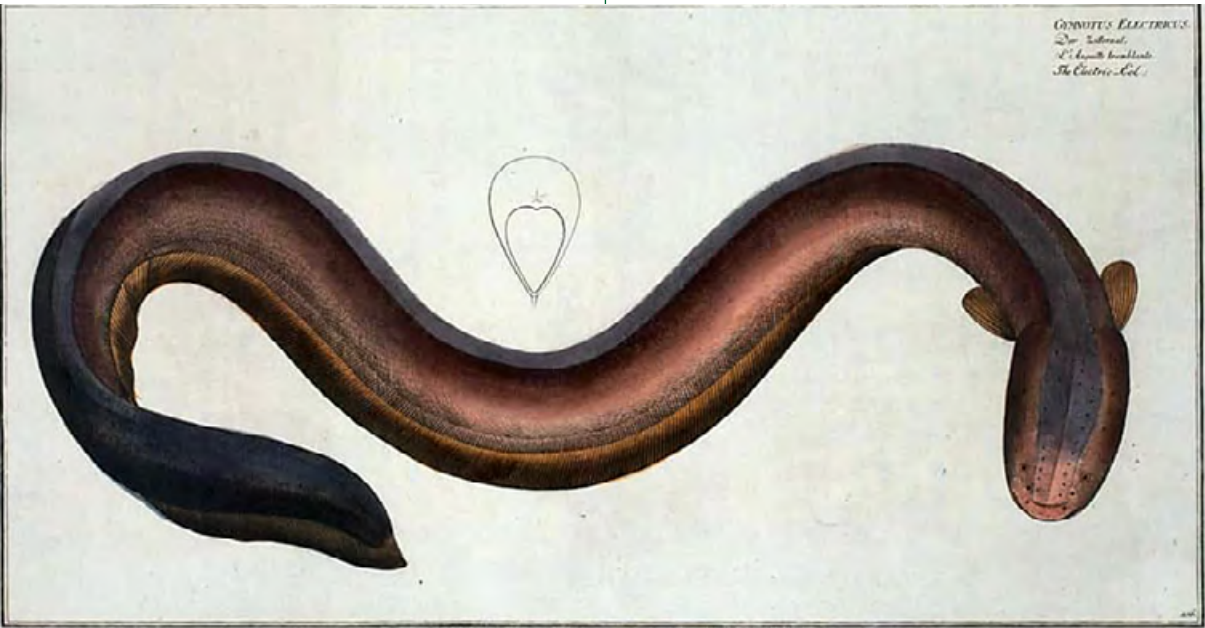


FIGURA 16. Los gymnotiformes son peces que están presentes en los ríos de la Guayana, y algunos de ellos tienen la capacidad de acumular en estructuras especiales conocidas como electroplacas, grandes cargas de electricidad (hasta 650 V), por lo cual se conocen como peces eléctricos. Dibujo de la obra del naturalista alemán Marcus Eliecer Bloch, *Allgemeine Naturgeschichte der Fische*, Berlín, 1782, considerado uno de los más importantes ictiólogos del siglo XVIII. Se pueden observar las dimensiones y volumen que ocupa el cuerpo del órgano eléctrico del pez, el cual parte de la cabeza y se extiende a lo largo del cuerpo hasta la cola donde adquiere mayores dimensiones (gris oscuro).

na venezolana (Berra, 2001). El profesor Machado-Allison (2003) al revisar los peces eléctricos (gymnotiformes) de las aguas de la Guayana, reconoció ocho géneros y nueve especies: *Apteronotus albifrons*, *Gymnorhamphichthys hypostomus*, *Pototergus gymnotus*, *Eigenmannia macrops*, *E. virescens*, *Sternopygus macrurus*, *Brachyhypopomus brevirostris*, *Parupygus litaensis* y *Electrophorus electricus*.

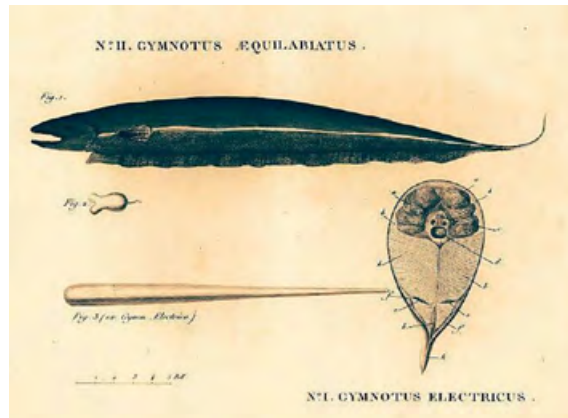


FIGURA 17. Humboldt estudió con especial atención los aspectos fisiológicos y anatómicos involucrados en el fenómeno eléctrico de los «tembladores» (Humboldt y Bonpland, 1805, *Observations de Zoologie*, I: 59-92) y encontró diferencias en un mismo género (*Gymnotus*) acerca de las características de dichas estructuras eléctricas.

Desde un punto de vista evolutivo, estas especies presentan un nivel de complejidad anatómico y fisiológico bastante alto, el cual se aprecia en la conformación especializada de órganos eléctricos ubicados en la zona craneal que se diferencian dependiendo del número de electroplacas que los constituyen, de las tensiones que liberan y los fines que persiguen con las descargas producidas (Keynes, 1957; Moller, 1995; Berra, 2001). De este modo, en *Electrophorus electricus*, el órgano de baja tensión denominado *Sachs* (en honor al Dr. Carl Sachs; Sachs, 1879; Sachs y Bois-Raymond, 1881), libera descargas de bajo voltaje de hasta 10 V y se emplea para la comunicación y reconocimiento de presas y objetos (electrolocación), las cuales son detectadas mediante electroreceptores ubicados sobre la piel y que son necesarios debido a su escasa visión en los fondos pantanosos donde habita. Los otros órganos de alta tensión

(*Hut*) producen descargas muchos mayores, las cuales pueden alcanzar entre 400-650 V. Cada placa aislada se arregla en columnas paralelas variando su número en cada una de ellas dependiendo del tipo de órgano (*Sachs* o *Hut*) y producen descargas de 50 a 150 mV en una tasa inicial de 100-300 por segundos y final de 0.2-0.5 por segundo (Keynes, 1957; Moller, 1995; Riis-Johannessen, 2001; Val y Almeida-Val, 2001).

El Dr. Carl Sachs fue un médico, fisiólogo y naturalista alemán quien viajó a Venezuela entre 1876 y 1877 con la finalidad de estudiar *in situ* el fenómeno eléctrico de los gymnotiformes, motivado por las investigaciones de Humboldt sobre la fisiología de estos peces y a solicitud de su maestro, el eminente neurofisiólogo Dr. Emil du Bois-Raymond. En 1877, emprende un estudio de estos peces en el río Orinoco y en los llanos y Guayana venezolana, donde realiza numerosos e importantes experimentos de electrofisiología a partir de la aplicación de instrumentos especializados de la época. Además, realizó diversas observaciones multidisciplinarias en los campos de la antropología, botánica, zoología y fisiología durante su expedición, a pesar de su vida tan fugaz la cual acabó a los veintiséis años de edad (Sachs, 1879; Sachs y Bois-Raymond, 1881). Los estudios en el campo de la electrofisiología realizados en la Guayana venezolana por el Dr. Sachs, a partir de experimentos con peces gymnotiformes utilizando para ello galvanómetros, electroscopios y electrómetros de cuadrantes de Thompson y Mascart (Thompson, 1898; Langlebert, 1905), sirvieron para el entendimiento moderno de la fisiología y conducción eléctrica de las redes nerviosas por parte del Dr. Emil du Bois-Raymond.

Desde un punto de vista termodinámico, los peces eléctricos muestran uno de los mejores ejemplos en la naturaleza de eficiencia en el control disipativo del calor o entropía. Las reacciones químicas (endotérmicas) asociadas con la generación de las descargas eléctricas son idénticas a esas que ocurren en los músculos. Se produce una ruptura de fosfato de creatina en fosfato inorgánico y creatina, con producción de iones de lactato. La resíntesis se produce a partir de la reducción del oxígeno. Las cantidades de energía liberadas a partir de las descargas eléctricas en *Electrophorus elec-*

tricus, han sido estimadas en $2 \times 10^{-5} \text{ J/g}^{-1}$ de tejido eléctrico (Bayliss, 1960, II: 355-359). Esto constituye la misma cantidad de calor producido cuando un gramo de nervio no-medulado transporta un único impulso nervioso (Keynes, 1957; Val y Almeida-Val, 2001; Harris y Attwell, 2012). La excitación del órgano eléctrico al realizar la descarga, conlleva un descenso de la temperatura en este órgano. La cantidad de calor absorbido posteriormente, es igual a la energía disipada en la resistencia de los circuitos dentro del órgano y en la solución externa en la cual fluye la corriente. La producción de calor observada representa la diferencia entre la absorción de calor, debido al incremento en la entropía asociada con la reducción en los gradientes de concentración de iones de sodio y potasio a través de la membrana, y una producción de calor debido al flujo consecuente de iones en la solución externa (Laughlin *et al.*, 1998; Attwell y Laughlin, 2001; Lennie, 2003). El calor producido por el movimiento de iones en el fluido externo es separado espacialmente del calor absorbido por el movimiento de iones a través de la superficie de la membrana (Bayliss, 1960; Alle *et al.* 2009; Sengupta *et al.*, 2010). De este modo, la especie logra un estado constante $dS = 0$ o $d_e S = d_i S \leq 0$, y un importante triunfo selectivo basado en eficientes controles en los cambios de entropía (ver capítulo 12).

Los peces gymnotiformes son conocidos como de baja tensión o *weakly electric* cuando la magnitud de las descargas de los órganos eléctricos no excede los cientos de milivoltios (Babineau *et al.*, 2006). La única excepción es *Electrophorus electricus*, conocido comúnmente y por error como *anguila eléctrica*, el cual puede generar campos eléctricos mil veces más fuertes (Julian *et al.*, 2003). Los peces eléctricos de baja tensión, generan una señal eléctrica con la finalidad de sentir su ambiente (electrolocación) y comunicarse entre ellos durante toda su vida (figura 18).

La actividad cerebral representa una fracción significativa de la tasa metabólica en reposo, estimada en peces de un 5-7 % (Mink *et al.*, 1981; Harris y Attwell, 2012). Estudios previos sugieren que las señales eléctricas entre las especies de peces eléctricos es responsable del sesenta por ciento del consumo de la energía en reposo (Nilsson, 1996). La energía consumida

en reposo en especies de alta tensión (*Electrophorus electricus*), ha sido estimada por nosotros en 10.86 kJ/h^{-1} ; en un contexto biológico, 10.86 kJ es el equivalente a la energía liberada por 1.3×10^{23} moléculas de ATP (6×10^{23} moléculas de ATP proveen cerca de 50 kJ ; Horton, 2006) (tabla V). En especies de baja tensión, la energía consumida en reposo oscila entre $1.25 \times 10^{-1} \text{ (Brachyhypopomus brevirostris)}$ y $2.72 \times 10^{-2} \text{ kJ/h}^{-1} \text{ (Orthosternarchus tamandua)}$ (tabla V), lo cual es equivalente a la energía liberada por $1.5 \times 10^{21} - 3.26 \times 10^{20}$ moléculas de ATP.

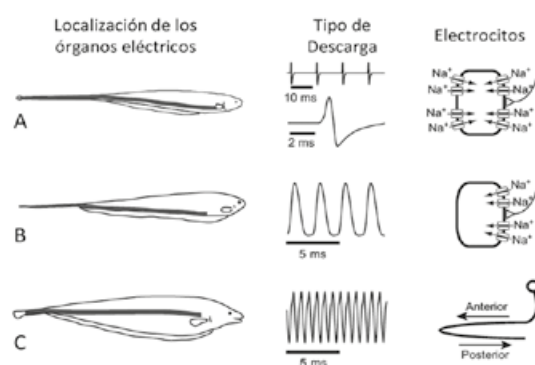


FIGURA 18. Tipos de descargas de los órganos eléctricos y electrocitos en tres géneros de peces eléctricos. A. *Brachyhypopomus gauderio* (tipo pulso). B. *Eigenmannia* sp. (tipo onda). C. *Aptereronotus albifrons* (tipo onda). En la columna derecha, se resume la localización de los canales Na^+ en los electrocitos de *B. gauderio* y *Eigenmannia* sp.; para *A. albifrons*, se muestra en un esquema la forma de cabello del axón de la neurona motora espinal dentro de los electrocitos, indicando con la flecha la dirección del flujo de corriente. Modificado de Salazar y colaboradores (2013).

En los peces de baja tensión, el campo eléctrico autogenerado y sus perturbaciones son registradas por $\sim 15\,000$ órganos electroreceptores tuberosos distribuidos sobre la superficie del pez (Carr *et al.*, 1982). Estas señales (tipo onda o pulso eléctrico) presentan un potencial de acción mayor que una neurona típica, por lo cual es razonable pensar que habrían de presentar un alto costo metabólico. El potencial de acción de un electrocito se espera consuma cerca de 2×10^{10} moléculas de ATP (Markham *et al.*, 2013). Existen más de mil electrocitos en los órganos eléctricos de *Eigenmannia* (Schwartz *et*

Tabla V. Propiedades biotermodinámicas en peces eléctricos de la Guayana

Especie	Talla ¹ (m ⁻¹)	Peso ¹ (kg ⁻¹)	Area ² (0.1W ^{0.67} m ⁻²)	Peso/área (kg ⁻¹ /m ⁻²)	Cuerpo metabólico ² (W ^{0.88})	Índice metabólico ³ (kJ/h ⁻¹)
<i>Electrophorus electricus</i>	2.5	20	7,4 x 10 ⁻¹	27,02	13,96	10,86
<i>Brachyhypopomus brevirostris</i>	0,35	0,125	2,4 x 10 ⁻²	5,20	0,16	1,25x10 ⁻¹
<i>Orthosternarchus tamandua</i>	0,44	0,022	7,8 x 10 ⁻³	2,82	0,034	2,72 x 10 ⁻²

¹ Datos de talla y peso fueron obtenidos de promedios dados por Riis-Johannessen (2001), Berra (2001), Val y Almeida-Val (2001).
² El área superficial y medida del cuerpo metabólico fueron calculados a partir de datos dados por Hephher (1980), White y colaboradores (2006) y Hulbert (2014).
³ El índice metabólico basal (kJ h⁻¹) se calculó para condiciones normalizadas de temperatura (20°C), en base a la Ley de Kleiber (1947, 1975), y las constantes proporcionalidad *a*, corregidas para ectotermos (peces) de acuerdo a los criterios de White y colaboradores (2006) y Glazier (2010) en base a los principios de Boltzmann-Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (asumiendo que 49,44 ml O₂ h⁻¹= 1 kJ h⁻¹): $IMB = aM^b = 0.0018M^{0.879}$.
Wen kg; M en g

al., 1975), esto se traduce a cerca de 2×10^{13} moléculas de ATP por ciclo de descarga eléctrica de cada órgano u 8×10^{15} ATP s⁻¹ (1.7×10^{-6} J s⁻¹) para una frecuencia de descarga eléctrica de 400 Hz (Salazar *et al.*, 2013).

3. ASPECTOS RELATIVOS AL CONTROL DE LA ENTROPÍA EN ENDOTERMOS DE LA GUAYANA

3.1. AVES

Refería Im Thurn (1883), «probablemente ningún país de iguales extensiones es más rico en aves que la Guayana. Es una idea común que la grandiosa brillantez y colorido es la característica más universal de estas». Comentaba Im Thurn cómo en la selva de Guayana, los sonidos más llamativos son producidos por el pájaro minero (*Lipaugus vociferans*; *Paipaisho* en taurepang; *Shesheu*, en makushí) y el pájaro campanero (*Procnias alba*; *Parántaray* en taurepang; ver capítulo 10). El naturalista francés, François Levaillant (1801), quien fuera el primero en reconocer la existencia del *Lipaugus vociferans* (*Cotinga cendré*, *sensu* Levaillant), describía sus impresiones sobre esta ave de la siguiente manera:

La nature, qui se montra si magnifique envers les Cotingas en général, semble avoir ou-

blié que celui-ci appartenait à la même famille; carrien de plus modeste et de plus uniforme que son vêtement; mais, si par là le Cotinga cendré contraste d’une manière frappante avec la plupart de ses congénères, il a sur eux l’avantage précieux de n’exciter que peu l’envie des curieux, d’errer tranquillement au milieu des forêts qui l’ont vu naître, et de s’y dérober, par sa simplicité, à l’oeil vigilant du chasseur, qui même méprise sa dépouille; car elle est de si peu de valeur que la plus grande partie des amateurs d’histoire naturelle dédaignent d’en orner leurs cabinets. Tel est parmi les faibles humains l’honnête et paisible citoyen, qui, vivant ignoré loin du faste et des grandeurs, échappe à l’envie à la méchanceté des autres hommes, et ne doit souvent le bonheur et la tranquillité dont il jouit qu’à la médiocrité qui l’entourne, quoiqu’il soit parfois assez aveugle pour ea accuser la fortune (Levaillant, 1801: 88).

El *L. vociferans* constituye un pájaro de escasos veinte a veintiséis metros de alto (figura 19), el cual requiere grandes cantidades de energía para producir los sonidos de su canto que se caracterizan por una alta acústica y altos decibelios y que pueden ser escuchados a través de una distancia en el bosque de hasta cuatrocientos metros (Snow, 1961; Nemeth, 2004). He podido apreciar una mayor frecuencia de su canto durante la época de sequía que en la época de lluvias, en bosques con una altura < 1000 m, tanto al este de la cuenca del Caroní como en



FIGURA 19. *Lipaugus vociferans*, pájaro minero; fue identificada por primera vez por François Levaillant (1801) como *Catinga cendré*, sin embargo fue descrita posteriormente por el naturalista alemán Maximilian zu Wied-Neuwied en 1820. Perteneció a la familia de las Cotingidae y está distribuida en el escudo guayanés y norte del Amazonas, incluyendo el este y oeste del Caroní, Guayana Esequiba, Surinam, la Guayana Francesa, y extremo norte de Brasil (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett et al., 2002; Snow, 2019). Su canto es considerado uno de los más fuertes del mundo (Nemeth, 2004). Dibujo elaborado por Levaillant (1801, *Histoire Naturelle de'une partie d'oiseaux nouveaux et rares d l'Amerique et des indes*: 98, lámina 44).

la Guayana occidental. El nivel de presión del sonido del canto de *L. vociferans*, a una distancia de un metro, tiene un promedio de $115 \text{ db} \pm 1,3$, con una frecuencia entre 300-6900 kHz (figura 20). Según Nemeth (2004), esta intensidad puede generar molestia y dolor a la audición humana, lo cual equivaldría a ciento veinte a ciento veinticuatro fones. Cuando el pájaro está excitado los cantos se pueden escuchar a una tasa de doce por minuto, sin embargo, es mucho más común de dos a tres veces por minuto. Según Snow (1982), el fuerte canto de *L. vociferans* también tiene la función de delimitar el territorio.

En el caso del pájaro campanero (*Procnias alba*) (figura 21), el nivel de presión del sonido del canto puede alcanzar los 110 db, con una frecuencia entre 700-5200 kHz, con un promedio de doce cantos por minuto (figura 22). Sobre el canto de esta ave comentaba Im Thurn (1883: 119):

Nunca podría detectar mucha semejanza entre la nota de este pájaro con el sonido de una campana. El llamado es más semejante al sonido o «ring» producido al estrujar dos piezas de hierro una junto a la otra; sin embargo, las notas del macho y de la hembra difieren considerablemente.

Es posible que una de las funciones adicionales del canto a parte de la selección sexual (Catchpole, 1982; Catchpole y Slater, 1995), en algunas aves de la Guayana a bajas alturas donde la

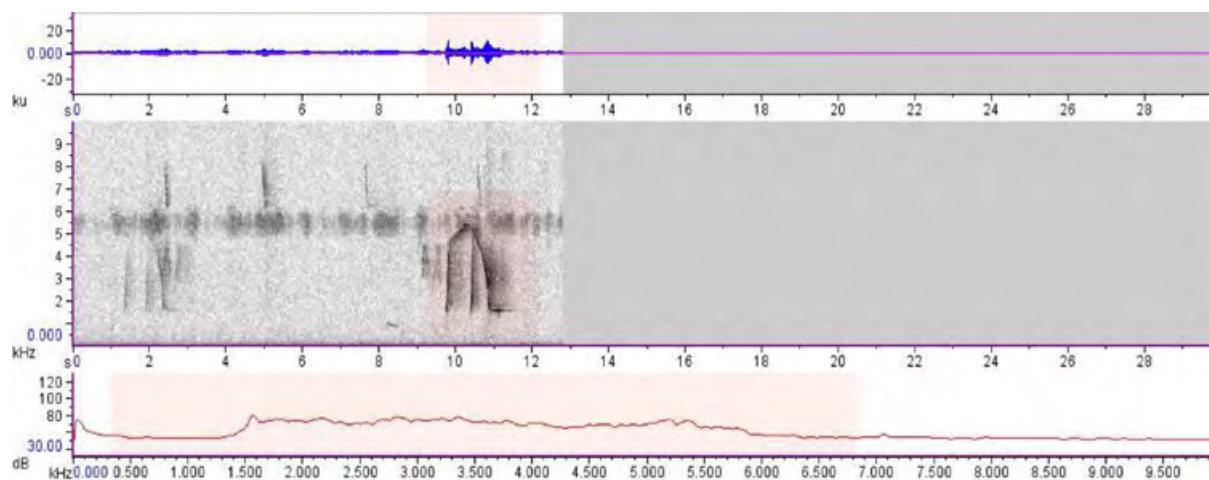


FIGURA 20. Sonograma del canto de *Lipaugus vociferans* (registro AV16516, Guyana, Alto Demerara-Berbice, Brian K. Schmidt, 2000), con una duración del canto de ~ 0.9 segundos, y una presión máxima < 90 db.



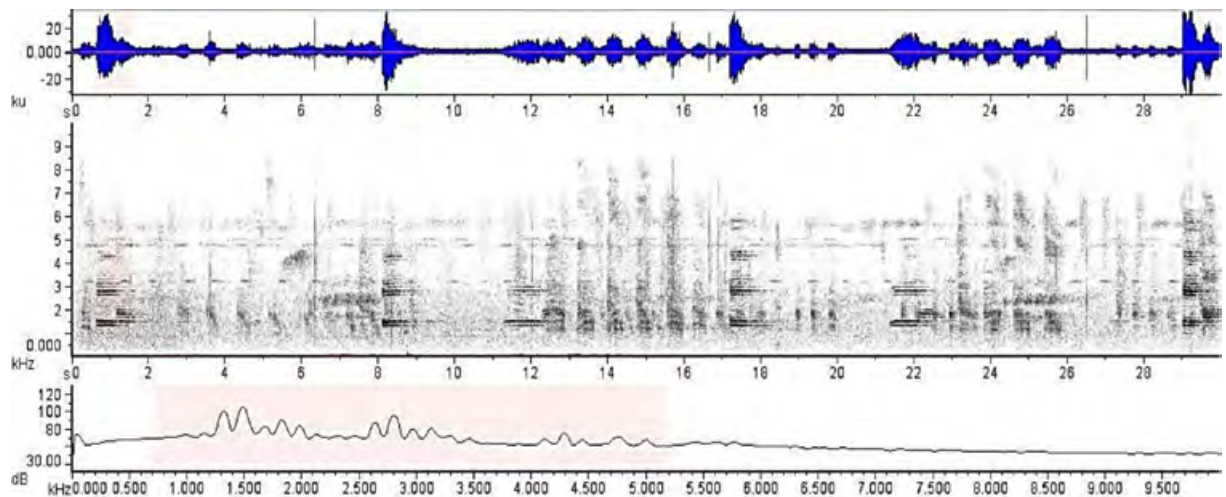
FIGURA 21. El *Casmarhynchus niveus* (=Procnias alba albus Hermann, 1783), pájaro campanero o Cotinga de Caronculé de Levaillant (1801) (macho), es una subespecie perteneciente a la familia de las Cotingidae, y está restringida al escudo guayanés, incluyendo el este del Caroní, Guayana esequiba, Surinam, la Guayana Francesa, y extremo norte de Brasil (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett et al., 2002). Dibujo elaborado por Levaillant (1801, *Histoire Naturelle de'une partie d'oiseaux nouveaux et rares d l'Amerique et des indes*: 86, lámina 39).

diversidad y la competencia es mayor [e.g. *Cacicus haemorrhous* (figuras 23 y 24) y *Macroagelaius inthurni*] (figuras 25 y 26), sea la de alejar a los depredadores (incluyendo a machos por po-



FIGURA 23. *Cacicus haemorrhous haemorrhous*, arrendajo rabadilla encarnada. Esta subespecie pertenece a la familia de las Icteridae y está confinada a la Guayana venezolana, incluyendo la Gran Sabana, y las selvas del norte del Amazonas (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978); la especie está extendida desde las Guayanas (Barnett et al., 2002) hasta la Argentina (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978) (tomado de la obra de William Swainson 1841, *selection of the Birds of Brazil and Mexico*).

FIGURA 22. Sonograma del canto de *Procnias alba* (registro AV16703, Guyana, Potaro-Siparuni, por Brian K. Schmidt, 2004). Se aprecia una duración del canto de casi un segundo, en intervalos de cinco a doce segundos y una presión máxima del canto de más de 100 db.



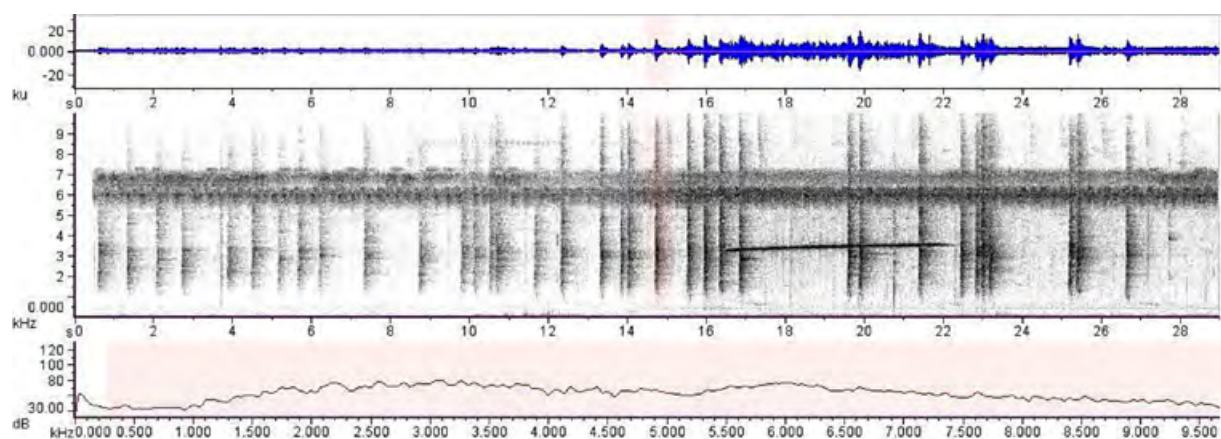


FIGURA 24. Sonograma del canto de *Cacicus haemorrhous* (registro AV16643, Guyana, río Bajo Esequibo, por Brian Schmidt, 2000). Destaca una duración de cada sonido de casi 0.5 segundos, en intervalos de menos de un segundo y una presión máxima de casi 80 db.

sesión del territorio), cuya audición se encuentre en un rango donde la frecuencia y niveles de presión del sonido del canto puedan ocasionar molestias o daños a su sistema auditivo.

El canto constituye una de las actividades de mayor consumo de energía. La frecuencia, duración y el nivel de presión del sonido del canto están relacionados con el incremento en la entropía y el presupuesto energético del ave (Steven y Josephson, 1977; Thomas, 2002). Se ha demostrado que el hecho de que eviten cantar durante la noche, significa un ahorro de energía, la cual puede ser utilizada para mantenerse caliente hasta el amanecer. Si las aves cantan menos al amanecer es porque la noche anterior llovió e hizo frío y, por tanto, $dS \geq 0$. Estos costos podrían contrarrestarse hasta cierto punto si el ave puede comer con abundancia durante el día, de manera que contaría con suficiente energía para pasar la noche y todavía le queda energía adicional para cantar al amanecer, de tal forma, $dS \leq 0$ (Catchpole, 1982; Catchpole y Slater, 1995). Por tanto, los requerimientos energéticos mínimos de las aves con alta presión del sonido del canto (100-120 db; e.g. *L. vociferans*, *Procnias alba*) y alta frecuencia en el canto (hasta 9500 kHz) son significativos, más cuando se los compara con aquellos individuos de la misma especie o con otras especies vicarias que presenten la misma relación peso/área pero que exhiban presiones del sonido y frecuencia del canto más bajas (tablas VI y VII).

Parece existir una relación entre la altura y el nivel de presión del sonido del canto (db), la cual podría esperarse debido al aumento en la

entropía $dS \geq 0$ como consecuencia de la disminución de la temperatura y de pO_2 , lo cual arrojaría tasas de metabolismo basal más bajas (Steven y Josephson, 1977; Monge y León-Velarde, 1981; Thomas, 2002). Un ejemplo de lo anterior, es *Lipaugus streptophorus* (figura 27) (Snow, 2019), la cual constituye con toda probabilidad una especie vicaria evolucionada a partir de *L. vociferans* característica de tierras bajas (100-900 m). *Lipaugus streptophorus* se encuentra confinada a las laderas altas de los tepuyes de la Guayana oriental (1500-1800 m; Chimantá, Roraima-Illú, Ptari), la cual pudo haberse aislado allí durante las fases secas pleistocénicas. Esta especie presenta un hábito silencioso, poco bullicioso a diferencia de *L. vociferans*; con un canto suave de muy baja presión del sonido (< 80 db), una frecuencia entre los 1000-8000 kHz, con una duración promedio de cada canto muy corta de 0.2-0.5 segundos, con intervalos variables entre cinco a diez segundos y una frecuencia de seis a doce cantos por minuto (figura 28), conservando los tonos de *L. vociferans* (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett *et al.*, 2002). También parece existir una relación inversa entre el incremento de la altura y la duración del canto, lo cual puede ser observado en *L. vociferans* desde distintas locaciones de la Guayana (figura 29).

El rango de temperatura en las aves se encuentra entre 39-44 °C, el cual es más alto que el rango observado entre mamíferos (36-40 °C). Las aves de ambientes calientes presentan las mismas temperaturas que las aves procedentes de zonas templadas. Se ha determinado que la

Tabla VI. Rangos biotermodinamicos de algunas aves de la Guayana

Especie	Talla ¹ (m ¹)	Peso ¹ (kg ¹)	Area ² (0.1W ^{0.67} m ⁻²)	Peso/área (kg ⁻¹ /m ⁻²)	Cuerpo metabólico ² (W ^{0.80} kg ⁻¹)	Consumo de calor ² pasivo (kJ/h ⁻¹)	Índice metabólico ² (kJ/h ⁻¹)	
							B ₁	B ₂
<i>Procnias albas albus</i>	0,27-0,29	0,210-0,215	3,57 x 10 ⁻²	5,95	28,96 x 10 ⁻²	3,33	3,34	3,63
<i>Lipaugus streptophorus</i>	0,22-0,24	0,065-0,080	1,72 x 10 ⁻²	4,21	12,25 x 10 ⁻²	1,62	1,50	1,72
<i>Lipaugus vociferans</i>	0,24-0,28	0,067-0,082	1,75 x 10 ⁻²	4,25	12,52 x 10 ⁻²	1,65	1,53	1,75
<i>Cacicus haemorrhous haemorrhous</i>	0,27-0,30	0,075-0,090	1,88 x 10 ⁻²	4,38	13,58 x 10 ⁻²	1,77	1,65	1,89
<i>Macroagelaius imthurni</i>	0,25-0,28	0,071-0,087	1,82 x 10 ⁻²	4,34	13,12 x 10 ⁻²	1,72	1,60	1,83

¹ Datos de talla y peso fueron obtenidos de promedios dados por Nemeth (2004), Snow (2019), Fraga (2019) y de las bases de datos de AVoCet, Xeno-Canto Foundation e IBC (N = 156; *p* < 0,001).
² El área superficial, medida de la talla metabólica, consumo de calor pasivo (*B*) y los índices metabólicos (*B*¹ y *B*²) fueron calculados de acuerdo a la Ley de Kleiber (1947, 1975) generalizada por Ballesteros y colaboradores (2018) y definida para aves voladoras y a la revisión del exponente de la talla metabólica (0,80) para dichas aves de McKechnie y Swanson (2010): $B = bM^{2/3} = 0.092M^{0.67}$; $B^1 = cM^a = 0.062M^{0.744}$; $B^2 = aM + bM^{2/3} = 0.0014M + 0.092M^{0.67}$ Wen kg; *M* en g

Tabla VII. Rangos de presiones de sonido del canto y entropia de algunas aves de la Guayana

Especie	Duración del canto ¹ (s ⁻¹)	Frecuencia del canto ¹ (min ⁻¹)	Promedio de la presión del canto ¹		Producción de calor ² total por canto (J ⁻¹)	Producción de calor ³ por tiempo (kJ/h ⁻¹)
			(db)	(Pa)		
<i>Procnias albas albus</i>	0,8-1,5	7-12	95 ± 5	1,12	2,68-5,04	1,52-2,87
<i>Lipaugus streptophorus</i>	0,2-0,5	12-13	75 ± 5	0,12	0,07-0,18	0,84-2,34
<i>Lipaugus vociferans</i>	0,8-1,0	2-3 (12)	115 ± 1.3	11,24	26,98-33,72	4,04-5,05 (19,42-24,27)
<i>Cacicus haemorrhous haemorrhous</i>	0,3-0,5	60-120	85 ± 5	0,35	0,31-0,52	1,11-3,74
<i>Macroagelaius imthurni</i>	1,8-2,0	15-30	80 ± 5	0,20	1,08-1,20	1,45-1,62

¹ Los valores promedios de duración del canto, frecuencia y de presión del canto, se obtuvieron a partir de Nemeth (2004), Snow (2019), Fraga (2019) y de las bases de datos de AVoCet, Xeno-Canto Foundation e IBC.
² La producción de calor total por canto se calculó a partir de: $B_c = 3(t_c p_c)$, donde t_c = tiempo de duración del canto en segundos; p_c = presión promedio en Pa por segundo del canto, y 3 es la conversión a joule.
³ La producción de calor por la actividad de canto por hora, se calculó a partir de: $B_a = B_c F$, donde F = frecuencia del canto por hora (*p* 0,001).

temperatura profunda del cuerpo en las aves se incrementa en la medida que el peso corporal es más bajo; esta variación no ocurre entre los mamíferos (Mount, 1979; McKechnie y Swanson, 2010). De allí que los pájaros pequeños invier-

tan mucho más tiempo en obtener alimento requerido para mantenimiento y termorregulación. Por otra parte, la producción de calor en las aves está relacionada inversamente con el incremento de la temperatura ambiental entre



FIGURA 25. *Ageloeus inthurni* P. L. Sclater, 1881 (= *Macroagelaius inthurni*), moriche de Pantepui. Esta especie pertenece a la familia de las Icteridae y es endémica al Pantepui. Descubierta por Im Thurn (1883) en la Guayana esequiba, se encuentra tanto en el Pantepui como en la Guayana occidental, en la oriental, en el cerro Duida y tepuyes de la Gran Sabana, 500-2000 m (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett et al., 2002; Fraga, 2019). Dibujo de J. Smith en Im Thurn (1883).

los 5-40 °C, de tal manera que a los 0 °C la producción de calor se sitúa entre 80-150 W m⁻¹, para luego descender y estabilizarse en los 35 °C a 50 W m⁻¹, lo cual puede considerarse el punto óptimo, a partir de esta temperatura la tasa de producción de calor vuelve a incrementarse gradualmente con el aumento de la temperatura (Mount, 1979; McKechnie y Swanson, 2010).

De acuerdo a la ley de Kleiber, generalizada por Ballesteros y colaboradores (2018) y definida para aves voladoras, las diferencias del término alométrico:

$$B = bM^{2/3}$$

con respecto a la expresión completa (tabla VI),

$$B_2 = \alpha M + bM^{2/3}$$

o sea, $B_2 - B$ revela el alto consumo de calor pasivo proporcional que presentan estas especies (~ 91-94 %). De igual manera, la proporción respecto a B_2 de la cantidad de energía consumida por el canto por hora se encuentra entre 230-288 % en el caso de *L. vociferans*; mientras en el caso de *P. albus* es del 41-79 % y en *L. streptophorus* del 41-102 % (tabla VII). Esto muestra las cantidades de energía que son consumidas para liberar las presiones de sonido del canto y además significa que dichas especies deben compensar con una ingesta adicional de energía (Snow B., 1972; Snow W., 1981; Forget y Hammond, 2005) dicho consumo por la actividad del canto, a fin de mantener los niveles de B_2 y un adecuado balance energético (McKech-

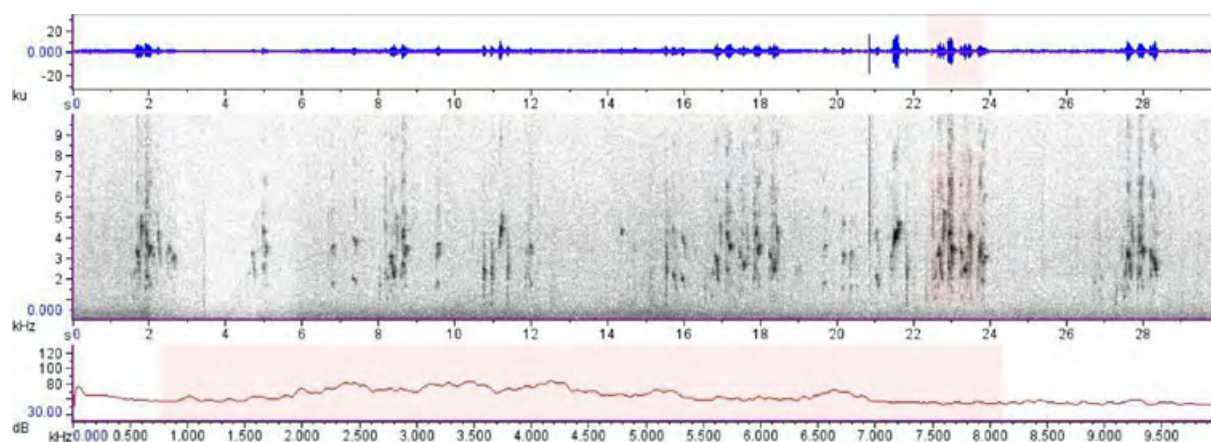


FIGURA 26. Sonograma del canto de *Ageloeus inthurni* (= *Macroagelaius inthurni*) (registro AV16672, Guayana esequiba, Cuyuni-Mazaruni, Mt. Holotipu por Brian Schmidt). Destaca una duración del canto de casi dos segundos, en intervalos de dos a cuatro segundos y una presión máxima de casi 90 db.

FIGURA 27. *Lathria streptophora* Salvin et Godman, 1884 (= *Lipaugus streptophorus*), pájaro minero tepuyano de collar rojo, es una especie de la familia Cotingidae, la cual es endémica a la cordillera Roraima-Illú, al este del Caroní, y oeste de la Guayana esequiba (Phelps y Meyer de Schauensee, 1978; Barnett et al., 2002), caracterizada por niveles de presión del sonido del canto más bajos y habitar mayores alturas (1000-1800 m en las laderas tepuyanas) que *L. vociferans* (Snow, 2019). Dibujo elaborado por J. G. Keulemans, *The Ibis*.



nie y Swanson, 2010). En el caso de las Icteridae, las proporciones respecto a B_2 de la cantidad de energía consumida por el canto son: *C. haemorrhous* 58-197 % y *M. imthurni* 79-88 %.

Entre las especies estudiadas se observa un incremento de la producción del calor con el in-

cremento de la producción del canto (figura 30). *Lipaugus vociferans* presenta la mayor producción de calor por hora por la actividad del canto y la más alta presión del sonido (Pa). Las aves con mayor presión del canto presentan la menor frecuencia del canto por minuto (tabla VII), lo cual es de esperarse por el alto consumo energético. De tal manera, a pesar que *L. vociferans* (Cotingidae) presenta la más alta presión del sonido, la frecuencia del canto por hora es mucho menor que en *C. haemorrhous haemorrhous* (Icteridae), quien presenta una frecuencia mayor de sonidos por hora; esto constituye probablemente una estrategia para minimizar el consumo de energía de acuerdo a la característica de los hábitos alimentarios (McKechnie y Swanson, 2010).

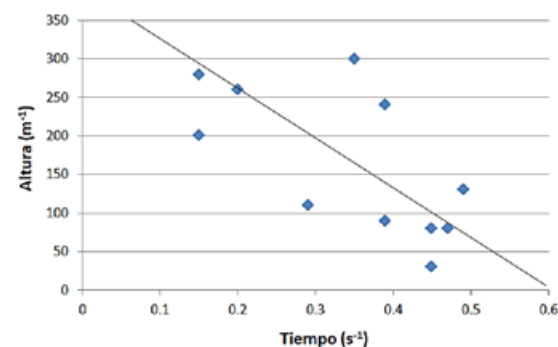
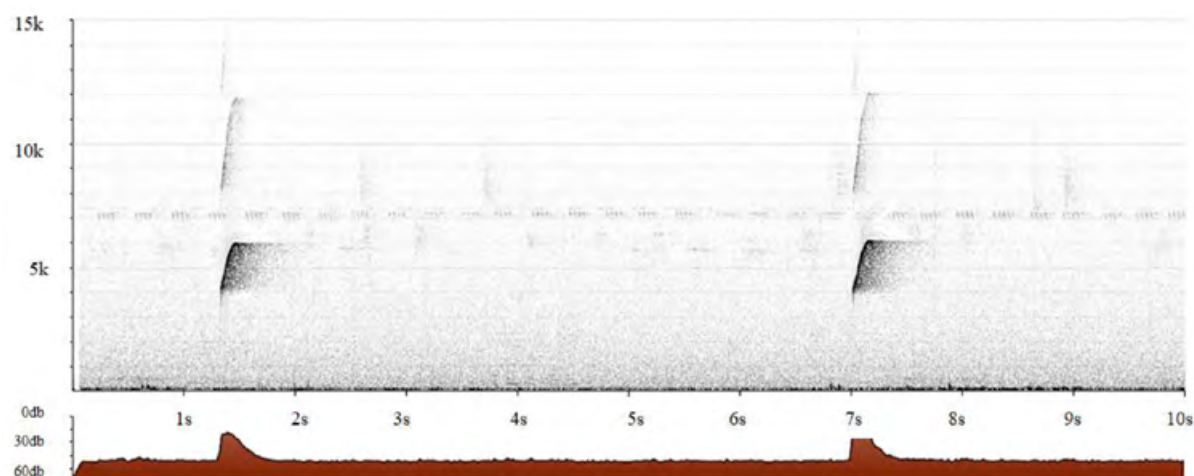


FIGURA 29. Relación inversa de incremento de la duración del canto de *L. vociferans* con la disminución de la altura en la Guayana ($r = 0.646$. $r^2 = 0.41$; $b = 8.69 \times 10^{-4}$, $p < 0.005$) (datos desde AVoCet, Xeno-Canto Foundation e IBC).

FIGURA 28. Sonograma del canto de *Lipaugus streptophorus* (registro XC354944, Venezuela, La Escalera, Parque Nacional Canaima, por Gabriel Leite). Destaca una duración del canto de menos de un segundo, en un intervalo de cinco segundos y una presión máxima del canto de casi 100 db.



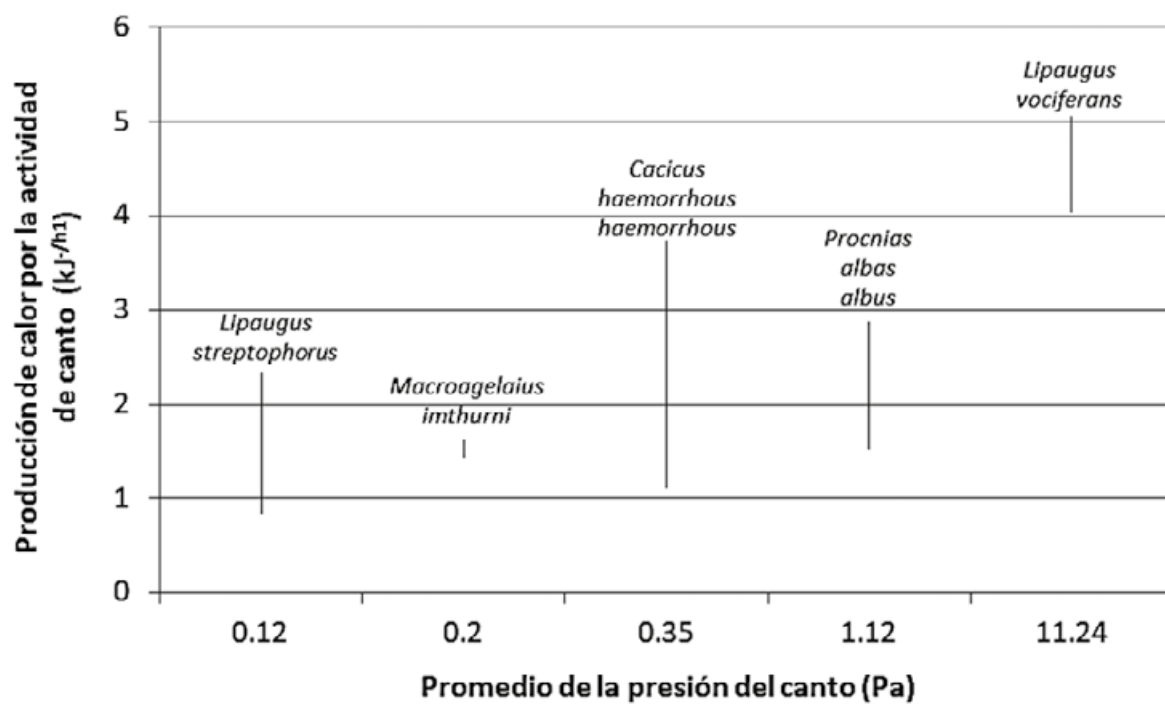
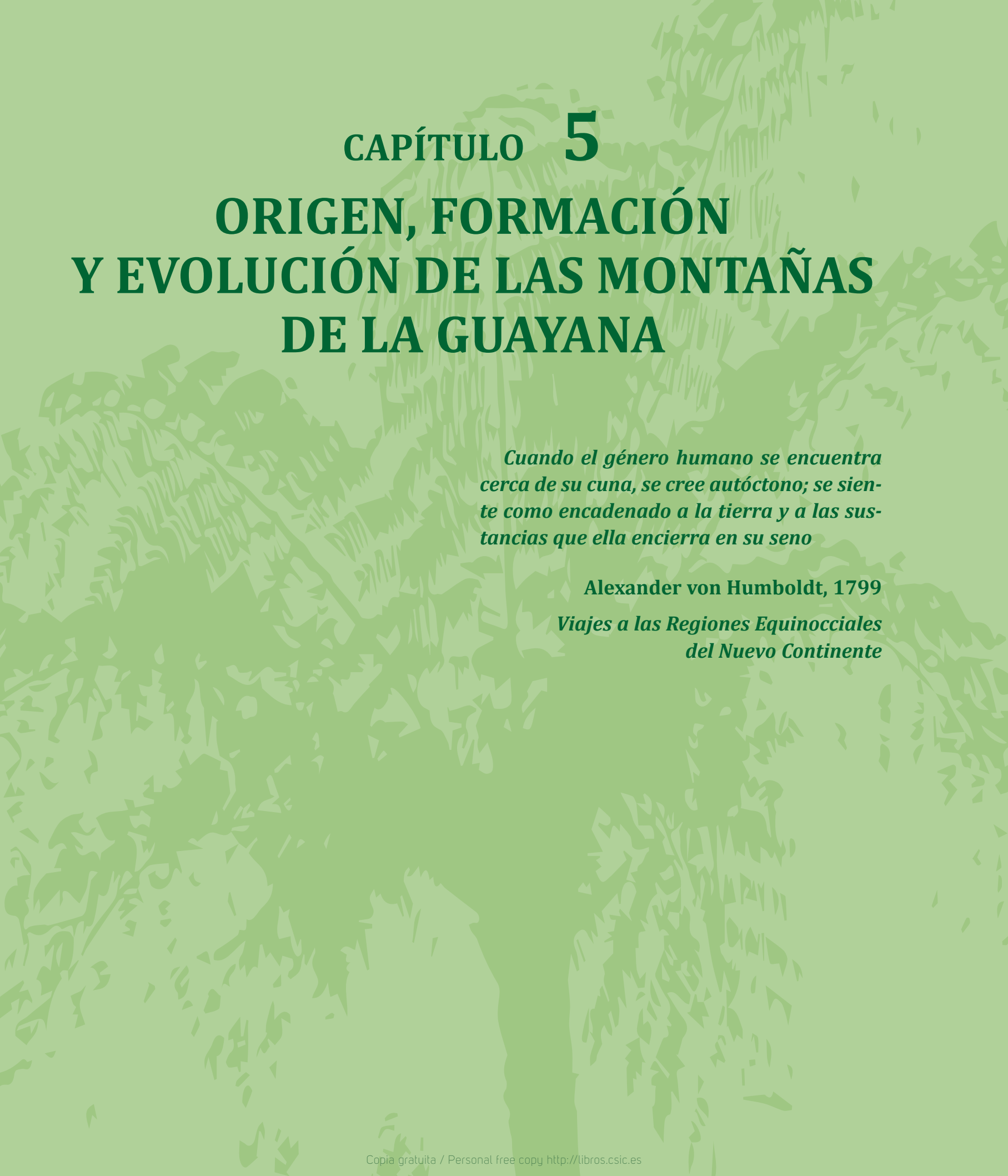


FIGURA 30. Rangos de producción de calor calculados para la actividad de canto en cinco aves con alta presión del sonido de las familias Cotingidae e Icteridae de la Guayana, a partir de: $B_{ct} = B_c F$, donde $B_c = 3(t_c p_c)$, y F = frecuencia del canto por hora ($p < 0.001$).



CAPÍTULO 5

ORIGEN, FORMACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LAS MONTAÑAS DE LA GUAYANA

*Cuando el género humano se encuentra
cerca de su cuna, se cree autóctono; se sien-
te como encadenado a la tierra y a las sus-
tancias que ella encierra en su seno*

Alexander von Humboldt, 1799

*Viajes a las Regiones Equinocciales
del Nuevo Continente*

1. CONCEPCIÓN INDÍGENA ACERCA DEL ORIGEN Y FORMACIÓN DE LOS TEPUYES

Si nos preguntamos quiénes fueron los primeros seres humanos en conocer las montañas de la Guayana y del Amazonas (Pantepui), lo cual implica su fisiografía, flora, fauna, ríos y demás componentes físicos y biológicos, debemos responder que desde luego habrían sido las etnias que en ellas habitan desde hace siglos, cuyo pasado se remonta mucho antes de la llegada de los europeos (Roth, 1930; Dupuy, 1956-1957; Evans y Meggers, 1960; Cruxent, 1950, 1971; Meggers y Evans, 1973; Sanoja y Vargas, 1978; Barse, 1989; Rull, 1991; Gassón, 2002; Lozada-Mendieta *et al.*, 2016; Riris, 2017; Faus-tó y Neves, 2018; Riris y Oliver, 2019).

Las historias referentes a los orígenes (mitos etiológicos) están cargadas de una inmensa vivencia mítica, donde se explica de manera muy particular la esencia del mundo. A pesar de su carácter aparentemente «fabulado», los mitos constituyen relatos que nos aproximan al descubrimiento de dicha esencia. Son historias reales, para el que las relata y el que las vive desde una particular internalización de los hechos y fenómenos; de explicaciones y acontecimientos que representan la «única razón» del devenir cósmico para el habitante indígena.

Esta afirmación podría motivar la discusión de si las diferencias conceptuales y metodológicas existentes respecto a la cultura moderna podrían ser explicadas en base a un relativismo cultural o en base a una condición «prelógica» del pensamiento en culturas indígenas no intervenidas. Sin embargo, no es aquí el espacio ni nos interesa realizar un análisis de tal diatriba. Lo más importante y necesario de atender es el hecho de que el pensamiento, al recurrir al mito, presupone que todo lo existente es algo devenido, obra de fuerzas creadoras que a partir del *desorden*, se creó el *orden* existente. Comprensivamente, el etnólogo y físico alemán Adolf Ellegard Jensen (1975) expresó su sorpresa ante tal descubrimiento, destacando la semejanza tan grande que existe con respecto al pensamiento de las ciencias modernas (y que nosotros hemos encontrado, especialmente

existe con la termodinámica aplicada a la biología). Además, Jensen destacó su asombro ante el hecho que este pensamiento «prevaleciera en la conciencia humana, en una época en que ninguna investigación geográfica, paleontológica o prehistórica podía apoyarla por medio de hallazgos concretos algunos».

De cualquier forma, la concepción mítica acerca de los orígenes podría parecernos, a la luz de nuestra cultura, de naturaleza bastante distinta, dado que no se buscan grados de desarrollo o una transformación constante desde los elementos originarios hasta la forma definitiva, lo cual es propio de la ciencia moderna al recurrir a criterios «evolutivos». Sin embargo, sí se describen *etapas y procesos*, y *ciclos* de vida que reflejan la vaga y rudimentaria noción del *cambio* que caracteriza y rige el devenir del universo (para ambas culturas —moderna e indígena— por igual), lo cual es explícito en la mentalidad caribana (Koch-Grünberg, 1924a; Lévi-Strauss, 1972, 1991; Girard, 1976; Cuvrieux, 1974, 1992, 1998, 2015; ver capítulos 10 y 11).

De todos los complejos tepuyanos, el Duida-Marahuaka-Huachamacari localizado en la Guayana occidental y el Roraima-Kukenán-Ilú, en la Guayana oriental, son los que presentan los mayores vínculos históricos con las etnias locales, que se han extendido a nuestra sociedad por los intereses científicos de los estudiosos y exploradores modernos. Esto ha ocurrido con toda probabilidad debido a la complejidad de sus estructuras y elementos físicos y biológicos que los constituyen, lo cual le ha dado un significado invariablemente «especial» para ambas culturas.

En el caso de nuestra cultura, el pensamiento «mítico» ha solapado el pensamiento científico en determinadas circunstancias, lo cual es visto a partir de las historias, en ocasiones algo extravagantes (e.g. El Dorado, Manoa y el lago Parima), que relataran Sir Walter Raleigh e incluso Robert Schomburgk. Décadas después, este pensamiento se apreciaba en la concepción fantástica implícita en la novela *El mundo perdido* de Sir Arthur Conan Doyle (1912), la cual fue saboreada con bastante atractivo por muchos científicos del siglo pasado (Tate, 1932; Magui-

re, 1970) y lo sigue siendo, inevitablemente, hasta en la actualidad (McDiarmid y Donnelly, 2005; Rödder *et al.*, 2009; Brewer-Carías y Audy, 2010; Désamóré *et al.*, 2010; Kok *et al.*, 2016; Rull *et al.*, 2019). Por tanto, el mito sigue prevaleciendo como una herencia arcaica que varía en mayor o menor grado de acuerdo a la mentalidad y cultura que caracteriza al grupo humano que lo sustenta.

En el Amazonas venezolano, al norte del cerro Duida, en proximidad al río *Kúnu* (Cunucunuma), se ubica el cerro *Kushamakari* (Huchamacari). Para los grupos que habitan las cercanías del *Kúnu* (*Kúnu-hana*), existe el mito que *Wanadi* (equivalente al desequilibrio termodinámico, el orden, la complejidad y la vida, ver capítulos 11 y 12) descendió a la tierra para sembrar en ella la vida, escogió como hogar la meseta imponente del *Kushamakari*, la cual se constituyó en la mansión terrestre del hijo del sol y en la primera casa que se construyó en la tierra. Dentro de esta casa estaba todo el universo y su techo tenía contacto con todos los mundos y sus seres eternos (Civrieux, 2015: 22):

Cansado de caminar sin rumbo y sin razón, *Wanadi* decidió construir una casa que le sirviera de refugio en medio de aquella inmensa tierra, huérfana de vida, y de sombra. Suscitó por obra de magia, un inmenso madero y lo afincó derecho clavándolo en medio de la tierra en el *Kushamakari*. Ese madero será el puntal de mi casa, pensó. Era tan inmenso que su base se hundía bajo tierra dentro del inframundo, llamado *Koiohi 'ña*, mientras su cumbre se perdía dentro del cielo de los cielos, la patria de *Wanadi*, llamada *Motadewa*. Ese puntal milagroso se llamaba *Añadudu* y unía entre sí los tres mundos. *Wanadi* afincó sobre él otros maderos, otros puntales. Así construyó el esqueleto gigantesco de una casa que todo lo abarcaba, cielo, tierra e infierno. Entonces *Wanadi* subió a los cielos, trepando el puntal y fue a buscar palmos para techar la casa. Así hizo su techo, según dicen, dentro de los cielos. Entonces bajó del puntal, volvió a este mundo y buscó tierra para revestir las paredes de la casa. Las bases de la casa alcanzaban *Koiohi 'ña* (los infiernos), pero *Wanadi* no conocía todavía la existencia de aquel mundo. *Añadudu* es la representación micro-

cósmica del eje del mundo y la viga maestra vertical de la casa a lo largo de la cual los shamanes vuelan a los cielos y bajan al inframundo, my es identificada con la casa o *Atta*. Cuando la casa en el *Kushamakari* fue concluida, *Wanadi*, el hijo del sol, tuvo alegría en su corazón. Ya no se sentía abandonado en la tierra porque podía subir a los cielos a su antojo, atravesarlos y volver al cielo de los cielos o *Matadewa* para visitar a su padre. Aquí me quedaré, dijo *Wanadi*, pues necesito descanso. Esta es mi casa, y se durmió. Sin embargo, desde hace muchísimas estrellas, ha abandonado nuestra tierra, ya no pude ver aquella inmensa casa que se petrificó y se cambió en montaña....

Los *kúnu-hana* conciben el origen y formación del cerro Marahuaka (el cual se encuentra entre los ríos Padamo y Cunucunuma, al noreste del cerro Duida), a partir de la fragmentación de un solo cerro, en la actualidad representado por tres altas cumbres: *Marahuaka-huha*, *Marahuaka-huit o fuih* (la más alta, con 2840 m) y *Attahuashiho*. El mito establece que las tres montañas constituyen los restos petrificados de un gigantesco árbol, el primer árbol de la tierra, el cual representa el origen de todas las frutas y plantas, el cual al caerse se fracturó en tres montañas. Dicho árbol mítico de inmensa altura cubría toda la tierra (Civrieux, 1959, 1998, 2015):

En el tiempo en que los animales hablaban, el *Marahuaka* era una mata pequeña de yuca, la cual en poco tiempo se convirtió en una inmensa planta cuyas innumerables ramas crecían con una rapidez increíble y alcanzaron el cielo. En sus alrededores vivía gran cantidad de animales, pero tal vecindad resultó ser un peligro ya que la abundancia de frutas de todas clases que crecían en la copa de la mata caía desde el cielo sobre los habitantes de la región, ocasionando enorme mortandad. Con las frutas del *Marahuaka* se alimentaban los animales sobre todo los más inteligentes, como por ejemplo la Danta que comía bien y dejaba poco para los demás. Semenía un pajarito, actuaba como capitán de los animales. Para librarse de la Danta, a quien su egoísmo había creado muchos enemigos y del Tigre, cuyos hábitos carnívoros eran detectados y temidos por todos, Semenía los mandaba

como esclavos para que buscaran el agua. En aquella época ni el Cunucunuma ni el Orinoco tenían agua y para conseguirla era preciso ir tan lejos como al Casiquiare. Estos largos viajes eran a cargo de aquellos indeseables de la comunidad animal y mientras ejecutaban la dura faena, Semenía y sus amigos aprovechaban las frutas milagrosas. Pero llegó un día en que los animales decidieron, para mayor facilidad y también para evitar peligro de la caída de las frutas, tumbar el gran árbol del Marahuaka y así lo hicieron, dejando solamente en pie la parte más inferior, la cual todavía constituye el ero más alto en todo el Amazonas. Después de este magno acontecimiento, lo que quedaba de este antiguo gigante se convirtió en piedra dura. Cuando cayó el árbol *Marahuaka*, el tigre y la Danta estaban precisamente en pos de agua en la región del Casiquiare. Al oír tan tremendo ruido se devolvieron corriendo para ver lo que había ocurrido, pero para obstaculizar su retorno e impedir que presenciaran la repartición de las frutas, Semenía puso en su camino un sin número de canos y de ríos y así fue creado el Orinoco, el Cunucunuma y todos los caños afluentes de estos. Al llegar por fin al *Marahuaka*, la Danta y el Tigre se dieron cuenta de que el reparto estaba terminado. El Tigre dijo entonces: «*soto kananiede, huasha*», «ahora comeremos gentes». Pero la Danta oyó: «*shuwa dumima konoko aiede, huasha*», «ahora comeremos hojas». Así fue en lo sucesivo, el Tigre se hizo carnívoro y la Danta herbívora.

Para los *guarequena*, *curripaco* y *piapoco* de filiación lingüística arawak (Anduze, 1974; González, 1980) y los *dearuwa* (Piaroa) de filiación lingüística caribe (Anduze, 1974), quienes ocupan la región norte del Amazonas venezolano, se encuentra el mismo mito que explica el origen de cerro *Kuawai* (Autana):

Waikuni, hijo de Puruna, ayudó a su tío *Wajari* a tumbar la gran Ceiba que se convirtió en el Cerro *Kuawai* (Autana). En la copa de dicha Ceiba estaban todos los frutos de que hoy disponen los *Dearuwa* para su alimentación. Otra versión del mito es dada por el gran explorador de la Guayana Brewer-Carías (Brewer-Carías y Marek-Audy, 2010): El Cerro Autana es considerado en la mitología Piaroa, como el «tocón» (*Kuaymayojo*) que quedaba de un gigantesco árbol que había generado todos los

frutos del mundo (*Wajari-kuawai*), pero como la avaricia del Tucán y de la Ardilla indujo a estos personajes míticos a cortar el árbol para saciarse; a partir de entonces todos los pueblos de la tierra comenzaron a sentir hambre y quedó como testimonio ese «tocón».

Hacia el extremo oriental de la Guayana, entre las etnias de la Gran Sabana y el Esequibo, podemos encontrar referencias en la literatura acerca de la existencia de una concepción similar sobre el origen de los tepuyes, donde su formación se atribuía a la primigenia existencia de *grandes árboles de vida* que habrían sido talados por los seres míticos de aquella época (Gilij, 1780; Koch-Grünberg, 1917). Koch-Grünberg (1924a, II: 39-43) registró varias versiones acerca del origen del cerro Roraima y otras montañas tepuyanas entre los arekuna y taurepang, las cuales relatan que la forma de esos cerros se debe a que en el pasado fueron árboles cortados uno a uno por los héroes de la tribu en la búsqueda insaciable de frutas para comer. Luego, al caer el *Gran Árbol del Mundo*, del cual el cerro Roraima constituye los restos de él, todas sus frutas y riquezas naturales cayeron al norte de la Gran Sabana, lo cual explicaría la fertilidad y mayor cantidad de agua y peces que se encuentran hacia este sector en comparación al sur que es más seco.

Makunaima y sus hermanos padecían de un hambre atroz. *Akuli*, un roedor, regresaba siempre con la barriga llena. Él comía siempre las frutas del árbol *Pupú*, que había encontrado en la selva y no les dijo nada a los demás. Los otros comieron solo las frutas malas del árbol «*kaui-yeg*». Entonces *Makunaima* mandó a *Kali*, la ardilla, detrás de *Akuli* para espiarlo. *Akuli* volvió a comer frutas de *Pupú*. *Kali* subió cerca de él a un árbol para espiar a *Akuli*, regresó y dijo a *Makunaima*: «No hay nada por allá», pero *Kali* trajo una fruta en la mano y dijo a *Makunaima*: «Esta es una fruta que *Akuli* come siempre». *Makunaima* probó la fruta y dijo a *Akuli*: «Ya está descubierto lo que tú has comido». Entonces *Makunaima* y sus hermanos fueron con *Kali* y *Akuli* donde el árbol. *Makunaima* quiso tumbar el árbol, pero *Akuli* no lo quiso permitir. Entonces los hermanos tumbaron el árbol. Cuando hubieron

talado el árbol, encontraron otro árbol, *Na-yeg*, cerca del primero. Comieron todas las frutas y al seguir adelante hallaron un lugar en donde se quedaron muchos días. Otra vez tenían mucha hambre y comieron frutas malas. *Akuli* se separó de ellos en busca de otras frutas. Encontró el árbol *Wazaka*, que cargó todas las frutas buenas que hay. Ellos no tenían el fuego y, por lo tanto, comían todo crudo, pescado, caza todo.

Zige, el hermano mayor de *Makunaima*, les dio a sus hermanos el consejo de no tumbar el árbol, como habían hecho con el *Pupú*, sino de comer únicamente las frutas que cayesen. Pero *Makunaima* quiso tumbar el árbol. El hermano mayor dijo: «¡No! No vamos a tumbar el árbol porque entonces otra vez no tendremos que comer», pues ellos no habían comido nada desde que habían talado el árbol *Pupú*. Pero *Makunaima* no le quiso hacer caso sino que quiso derribar el árbol a viva fuerza. Entonces *Zige* se cansó de la pelea y dijo: «Que lo tumbes!» El árbol *Wazaka* estaba enredado con Sipos. Entonces *Makunaima* mandó subir a *Kali* a cortar los Sipos, pero allí había muchas avispas que picaron a *Kali* en los párpados. Por eso están hinchados aún hoy en día. *Akuli* recogió cada vez más frutas y leña, lo metió todo en el hueco del tronco y tapó el agujero con cera de abejas. *Makunaima* golpeó por un lado del tronco, *Zige* por el otro. *Zige* dijo siempre al golpear: «*Waina-yeg!*», Entonces ese lado del tronco se puso cada vez más duro, pero *Makunaima* golpeaba más rápidamente que *Zige* y decía al golpear: «*¡Elu-pa-yeg, Makupa-yeg, Palulu-yeg!*». Entonces ese lado se volvió cada vez más blando. El árbol se rompió y cayó sobre el árbol *Elu-yeg* y sobre el árbol *Yuluwazaluima-yeg*. *Makunaima* tumbó también estos árboles (los tocones forman hoy las sierras *Elu-tepe* y *Yuluwazaluima-tepe*. El tronco del árbol *Wazaka* forma hoy el Roraima. Todas estas sierras tienen la misma forma y son muy altas). Los árboles cayeron todos al otro lado. Por eso aún hoy en día hay por allá matas de cambur, maíz, algodón y muchas frutas que no han sido plantadas sino que crecen por sí mismas en la selva. El árbol *Wazaka* cayó en el Caroní y allí está todavía. (Hoy en día es una roca que atraviesa el Caroní formando la alta cascada *Wazaka-melu*, a cuyo pie los botes tienen que ser descargados y arrastrados por tierras). Tam-

bién los otros dos árboles *Elu-yeg* y *Yuluwazaluima-yeg* cayeron en el Caroní (forman hoy las altas cascadas *Eutoalime-melu* y *Pelei-ma-elu*).

Es muy probable que el origen del nombre *Roraima* no provenga de los grupos arekuna y taurepang. Los primeros viajeros que exploraron este cerro (Schomburgk, Im Thurn, Appun), ya habían escuchado de parte de los indígenas del Esequibo (akawaio, makushi), la existencia hacia el oeste de una montaña conocida como Roraima (Brett, 1880; Roth, 1915). Koch-Grünberg (1924a), no registra un mito o historia acerca del significado del término Roraima. Por el contrario, según la versión del mito etiológico de ese cerro, los nombres más antiguos serían *Wazaká* (arekuna) y *Yei-Piape* (taurepang) (tabla I). Por tanto, el nombre Roraima, es probable sea de origen caribe o guayano y muy antiguo y no tenga un significado mítico-nominal registrado en la etnohistoria que pueda ser atribuido a un grupo tribal o étnico específico.

Tabla I. Nombres más antiguos de algunos tepuyes de acuerdo al mito etiológico del Gran Árbol de Vida*

Nombre geográfico	Nombre mítico-tribal	Etnia
Autana	<i>Kuawai</i>	<i>Guarequena, Dearuwa, Piapoco, Curripaco</i>
Huachamacari	<i>Kúshamakari</i>	<i>Kúnu-hana</i>
Marahuaca	<i>Marahuaka-huha</i>	<i>Kúnu-hana</i>
Roraima	<i>Wazaká</i>	<i>Arekuná</i>
Roraima	<i>Yei-Piapé</i>	<i>Taurepang</i>
Kukenán	<i>Matawi</i>	<i>Taurepang</i>

* Brett (1880), (Roth, 1915), Koch-Grünberg (1924a), Anduze (1974), Gonzales (1980), Brewer-Carías y Marek-Audy (2010).

Lo curioso de la ideas de los *kúnu-hana* es la concepción del origen del tepui Marahuaka, por ejemplo, a partir de la fragmentación de un solo cerro en tres montañas, lo cual coincide con la comprensión moderna que se tiene acerca de la formación de los tepuyes a partir de un proceso erosivo que ha dado lugar a la formación de múltiples tepuyes desde un complejo común, e.g. Chimantá, Roraima. De igual manera, las

concepciones míticas indígenas, definen a los tepuyes como centros de vida y se relaciona con la concepción moderna de considerarse centros de especiación y endemismo o refugios, como veremos en las secciones siguientes de este capítulo.

2. CONCEPCIÓN MODERNA ACERCA DEL ORIGEN Y FORMACIÓN DE LOS TEPUYES

En el continente suramericano, se encuentran dos escudos con rocas pertenecientes al sistema Precámbrico, el brasileiro y el de Guayana. Estos escudos se hallan separados entre sí por la cuenca del Amazonas, la cual en términos geológicos constituye el resultado de una inmensa geofractura que alcanza una profundidad de hasta setecientos kilómetros en la corteza, con el resultado de dos principales fallas geológicas como son la falla de Huancabamba y la falla de Pisco (figura 1). La ruptura de ambos escudos se habría originado durante la separación de la Gondwana (Gonzales de Juana, 1980; Gibbs y Barron, 1993). De cualquier forma, ambas áreas derivaron de la sección occidental de dicho continente, y contienen algunos de los más antiguos hábitat terrestres que existen en Suramérica (Martin, 1968; Schopp, 1970; Burnham y Johnson, 2004). Los escudos de Guayana y de Brasil (incluyendo los Andes) contribuyen de manera significativa con la definición geográfica de este continente y han afectado la composición y distribución de su biota durante su historia como también su ecología (Hammond, 2005; Burnham y Johnson, 2004). La ausencia de material fósil soporta el origen Precámbrico de estas formaciones.

2.1. EL ESCUDO DE GUAYANA

El escudo de Guayana presenta una forma más o menos oval. Su porción norte se ubica hacia el sur del río Orinoco en Venezuela (estados Bolívar y Amazonas), mientras que su porción sur se encuentra repartida entre Colombia, Brasil, Guyana, Surinam y la Guayana Francesa

(Hammond, 2005). Se piensa que la fuente de los sedimentos de arenisca y cuarcíticos que cubren el escudo guayanés proviene de los ríos progenitores de los presentes ríos Congo, Níger, Orinoco y Amazonas antes de la elevación de los Andes, cuando Suramérica y África formaban parte de un mismo continente (Maguire, 1979; Gibbs y Barron, 1993). A pesar de que la placa precambriana que sostiene el escudo de Guayana ocupa la mitad del área de la placa precambriana africana (Gibbs y Barron, 1993), la primera concentra muchísimos más bosques tropicales y presenta una más alta diversidad vegetal que la segunda (Goldblatt, 1993; Burnham y Johnson, 2004), lo cual representa un contraste y una manera de reconocer el carácter tan especial del escudo de Guayana para el crecimiento y evolución de las distintas formas de vida que en ella habitan.

El escudo de Guayana se caracteriza por presentar rocas arqueozoicas y proterozoicas de diversa litología (figura 2). Las rocas más antiguas del escudo, están representadas por rocas metavolcánicas y rocas cristalinas metamorfoseadas, las cuales a su vez están representadas por granitos, granulitas y esquistos verdes (Gibbs y Barron, 1993; Voicu *et al.*, 2001). El escudo de Guayana se ha dividido en provincias geológicas, en base a características de la edad radiométrica, estructura, litología, geotectónica, grado de metamorfismo y tipo de asociaciones de las rocas presentes en cada sector de la región (Mendoza, 1977, 1980; Gibbs y Barron, 1993). Estas provincias representan alteraciones de las capas superficiales del basamento cristalino del escudo.

Es probable que el primero en reconocer la composición y antigüedad geológica de la Guayana haya sido el mismo Humboldt, quien observó, «Lo que yo he visto de este país (Guayana) entre los 2° y 8° de latitud y los 66° y 71° de longitud está compuesto enteramente de granito y de un gneis que pasa al micaesquisto y al esquisto talcoso. Estas rocas se encuentran hoy en las altas montañas de Parima como en las llanuras del Atabapo y del Casiquiare. En ellas domina el granito sobre las otras rocas...». «El granito de estas regiones por su estructura, su mezcla de anfíbolo y otros caracteres geológicos igualmente im-

portantes me parece pertenecer a una formación más reciente...» (Humboldt, 1985, IV: 588-89).

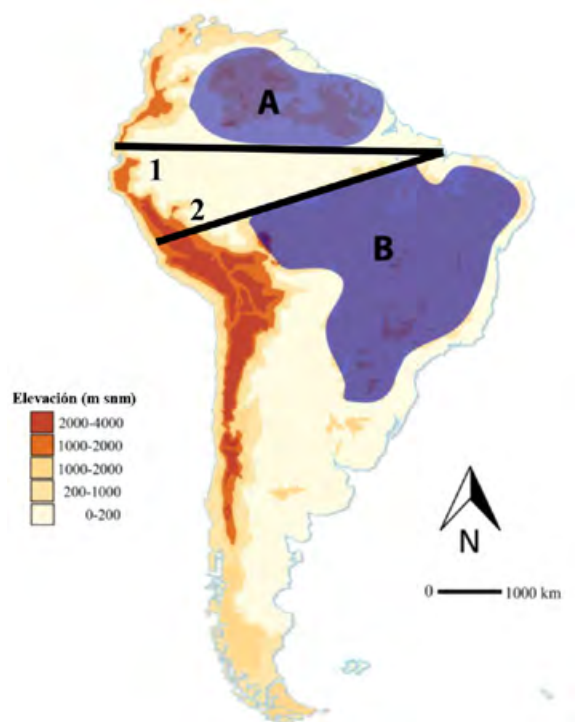


FIGURA 1. Distribución y ubicación en Suramérica de los escudos Precámbricos de Guayana y Brasil. A. Escudo de Guayana. B. Escudo de Brasil. 1. Falla de Huancabamba. 2. Falla de Pisco (según Loczy, 1970; Gibbs y Barron, 1993; Hammond, 2005).

Según Mendoza (1977, 1980), el escudo de Guayana se divide en cuatro provincias (figura 3): Imataca o Bolívar, Pastora o Esequibo, Cuchivero o Amazonas y Roraima o Canaima. En términos petrológicos, la provincia de Imataca pertenece al cinturón granulítico; mientras la provincia La Pastora a los cinturones verdes, y la provincia Cuchivero presenta extensiones de granitos de 1800 ± 200 millones de años y granitos postectónicos de 1500 millones de años. La provincia Roraima ofrece una discordancia estructural y litológica, la cual se extiende sobre rocas pertenecientes a las provincias Pastora y Cuchivero.

En cambio, según Gibbs y Barron (1993), se pueden reconocer seis asociaciones principa-

les de rocas en todo el escudo, las cuales definirían las siguientes provincias:

1. *Provincia Imataca*: Constituye la formación más antigua y está compuesta de granulitas y gneis remontados al período Arqueano (> 2500 millones de años), localizados en las planicies al sur del Bajo Orinoco. Este complejo representa solo el dos por ciento de todo el escudo de Guayana.
2. *Provincia Pastora-Amapá*: Se encuentra delimitada por la falla de Guri al sur y consiste de formaciones de granitos, gneis y piedras verdes del Proterozoico temprano que se distribuyen en una dirección desde el noroeste al sureste a través del estado Bolívar en Venezuela y las regiones Cuyuni-Mazaruni del noroeste de Guyana.
3. *Provincia Pastora-Vila Nova*: Esta área está separada de las dos descritas, a través del complejo de granulitas Central/Graven Base/Tukutu Berbice. Esta provincia ocupa el sureste de Surinam, la mayor parte de la Guayana Francesa y la parte norte de los estados de Amapá y Pará en Brasil. El complejo está constituido por granitos plutónicos diseccionados por piedras verdes metamorfoseadas.
4. *Provincia Roraima-Uatuma, sección oeste*: Esta área está localizada al este del Roraima y al noroeste del estado de Pará y consiste de granulitas y granitos del Proterozoico temprano y gneis mezclados con rocas volcánicas proterozoicas, granitos y sedimentos, granitos y metasedimentos de las montañas de Wassari, Aca-rai y Kamoá de Guyana y tierras más altas en los bordes de los estados de Roraima y Amazonas con el estado de Para en Brasil.
5. *Provincia Roraima-Uatuma, sección este*: Se localiza en los estados de Roraima y Amazonas de Brasil y cubre gran parte del oeste de la Gran Sabana, Alto Orinoco y Río Negro. Esta área está dominada por granitoides expuestos asociados con el episodio tecnotérmico transamazónico,

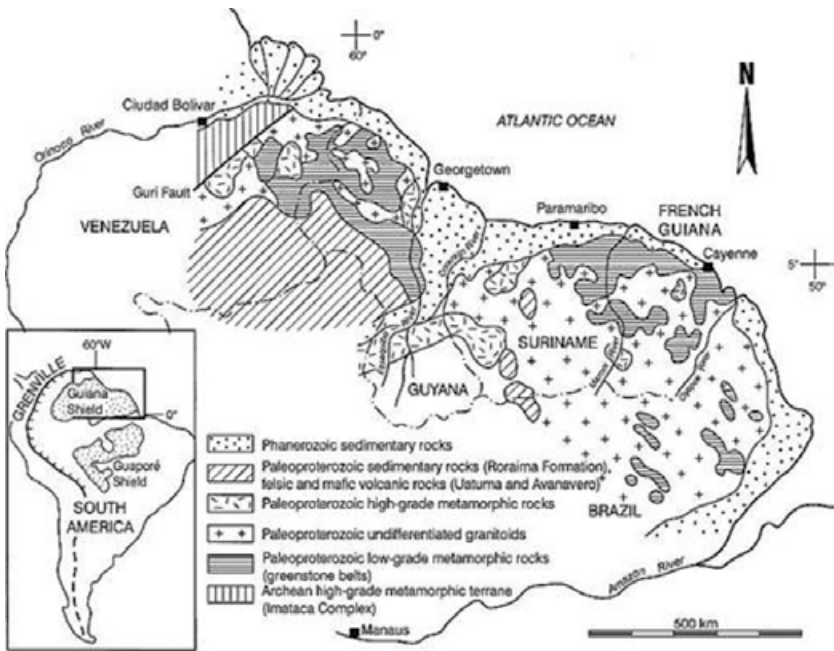
los granitos masivos de la formación Parguaza que rodean Puerto Ayacucho aguas arribas desde la confluencia del Meta con el Orinoco.

6. *Provincia Vaupés-Parguaza del norte:* Esta provincia comparte la misma formación geológica que la anterior y se extiende hacia el este de Colombia, entre el río Vaupés y Caquetá hasta el Guainía en Río Negro en vecindad con el Casiquiare.

2.2. PROVINCIA O FORMACIÓN RORAIMA

El nombre «capas de Roraima», fue utilizado por primera vez por Dalton (1912), para designar una secuencia de sedimentos que afloran en el cerro Roraima en la región limítrofe entre Venezuela, Guyana y Brasil. Aguerrevere y colaboradores (1939) le asignaron el nombre de «formación» y luego Reid (1974) elevó su rango a «grupo Roraima» El concepto de la formación Roraima es revisado en detalle y ampliado por Mendoza y colaboradores (1974), Gansser (1974), Ghosh (1977, 1985), Schubert y Briceño (1987), Gibbs y Barron (1993), Santos y colaboradores (2003) y Hammond (2005). Desde una perspectiva biogeográfica, Maguire (1970), Steyermark (1986), y Huber (1995a) resumie-

FIGURA 2. Antigüedad y clasificación de las formaciones rocosas del escudo de Guayana (tomado de Voicu et al., 2001).



ron la historia geológica de la formación Roraima y los trabajos previos.

Según Gonzales de Juana (1980), el grupo Roraima cubre un área de afloramientos de 450 000 km², desde *tafelberg*, en Surinam, hasta la sierra de la Macarena, en Colombia. De igual modo, se extiende hacia el sureste del escudo de Guayana hasta el área de Río Branco, en Brasil. Aunque Ghosh (1985) destacó que los sedimentos originales de la formación Roraima podrían tener un área superficial mínima de aproximadamente 250 000 km².

Tabla II. Divisiones del grupo Roraima basada en la definición de columnas estratigráficas reconocidas en la región de Santa Elena de Uairén (Según Reid, 1974)

Formación	Antigüedad (Años, millones)	Tipo de Roca
Matauí	< 1600	Areniscas insilificadas de grano medio Areniscas cuarzosas de grano fino
Uaimapué	1800-1830	Jaspes y cherts verde rojo Arenisca grano medio Arenisca de estratificación cruzada Arcosa roja, conglomerados
Kukenan	~ 1850	Lutitas lumolíticas fósiles (violeta, amarillo, rojo)
Uairén	> 1900	Arenisca de estratificación cruzada con guijarros Lutitas azul, verde, crema Conglomerados intraformacionales Arenisca de estratificación cruzada, grano medio, grueso, arenisca y lentes de brecha

Reid (1974) delineó cuatro estratos de la formación Roraima, en la región de Santa Elena de Uairén, cuya composición y espesor son fáciles de apreciar sobre el monte Roraima. (tabla II). Estas formaciones alcanzan un espesor de más de dos mil novecientos metros de sección en esa región. Las rocas en cada estrato difieren en color y dureza, reflejando diferencias en cuanto a su composición. Los estratos sobre

los tepuyes del este son por lo general bien definidos en distintos niveles (e.g., Roraima) o con pendientes delicadas (e.g., Auyán), mientras los tepuyes del oeste (e.g., Duida), son bastante deformados. Los cuatro modelos estratigráficos descritos para los tepuyes del este no son evidentes en muchos de los tepuyes del oeste, centro y sur de la Guayana. Estas diferencias pueden reflejar variaciones en los modelos de deposición en los tepuyes del este *versus* los del oeste (Ghosh, 1977), lo cual podría sugerir que los estratos del este son con toda probabilidad más antiguos que los del oeste y los del sur (Huber, 1995a).

Por su parte, Gibbs y Barron (1993) reconocieron la formación del supergrupo Roraima y la formación Quasi-Roraima. La primera, está representada por picos aplanados en sus cumbreros y áreas de tierras altas compactas (macizos), ubicados en el área norte del escudo, entre los cuales figuran el cerro Roraima, compartido por Venezuela, Guyana, y Brasil, el Kukenán, el macizo Los Testigos, macizo Jaua, macizo Chimantá, en Venezuela; por el Merumé, Ayangan-na, Kurungiku, Wokomung y Ayanguik en Guayana, y por la serra Telequén en Brasil en frontera con Venezuela. La segunda formación está representada por un archipiélago de picos aislados, los cuales estuvieron conectados con el supergrupo Roraima en una única cobertura sedimentaria. La degradación selectiva durante los últimos 1600 millones de años habría dado lugar a montañas elevadas entre las cuales se pueden reconocer la montaña Makari en Guyana, los *tafelberg* en Surinam, el macizo Urupi en

el estado Amazonas de Brasil, el pico Neblina compartido entre Venezuela y Brasil, y los macizos Yutaje, Parú, Duida-Marahuaka y Neblina-Aracamuni (Hammond, 2005).

Reis y Yáñez (2001) y Santos y colaboradores (2003), definieron el supergrupo Roraima formado por mesetas tabulares (tepuyes), cuestras y hogbacks, los cuales se alzan abruptamente por encima del basamento Paleoproterozoico. El espesor del grupo oscila entre doscientos a tres mil metros, y consiste de las siguientes unidades litoestratigráficas: la formación Arai, grupo Suapi, formación Uaimapué y la formación Matauí (tabla III).

2.3. GÉNESIS TEPUYANA

El alzamiento de la base granítica con la formación del techo de arenisca de las tierras altas de la Guayana, se inició hace dos mil millones de años AP (Schubert y Briceño, 1987). Subsecuentemente, otros tres períodos de alzamiento se han reportado, uno en el Mesozoico, otro en el Paleoceno, y el último en el Terciario tardío. La historia reciente ha sido marcada por una intensa erosión (Simpson 1979; Briceño *et al.*, 1991). Las cumbres aplanadas que caracterizan a muchos tepuyes parecen ser el resultado de estratos de ortocuarcita y arenisca sobrepuestos horizontalmente. La mayoría de las cumbres ocurren a alturas entre 2000 y 2600 m, presentando su mayor altura en la cadena este (figura 3). En ocasiones, las cumbres planas son solapadas por picos cónicos más altos que

Tabla III. Esquema litoestratigráfico del supergrupo Roraima y de sus sistemas de deposición (Según Santos y colaboradores, 2003)

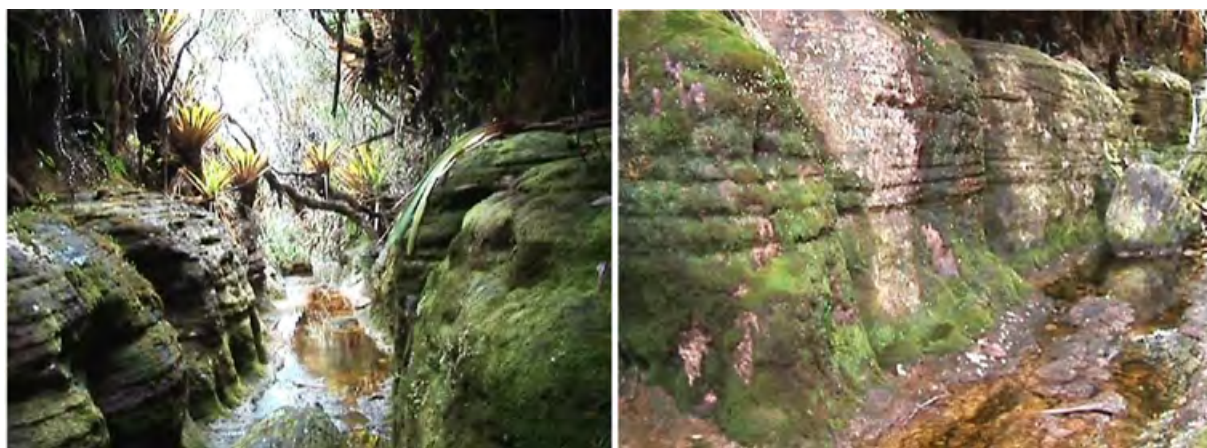
Formación	Profundidad	Antigüedad (años)	Sistema de deposición
Matauí	850 m	Mesoproterozoico ≤1600 millones	Fluvial entrelazado, estuario influenciado por olas y mareas
Uaimapue	600 m	Paleoproterozoico 1800 millones	Fluvial, fluvial-deltaico, eólico y volcánico distal
Grupo Suapi	800 m	Paleoproterozoico 1800 millones	Fluvial, fluvial-estuarino, fluvial entrelazado, prodelta
Arai	900 m	Paleoproterozoico 1800-1900 millones	Fluvial entrelazado, abanico aluviales, dunas eólicas.



FIGURA 3. Cadena de tepuyes de la región oriental de la Guayana, los tocones de los antiguos «árboles de vida» que habrían sido talados según los mitos etiológicos de las etnias de la Guayana. En la foto se aprecian los tepuyes Kukenán, Wadaka, Karaurín e Ilú en primer plano. Foto Javier Mesa.

se elevan por encima de los tres mil metros, como se aprecia en la sierra de la Neblina. La mayoría de los tepuyes presentan paredes escarpadas, verticales, o escarpadas, que descienden 300-700 m, y algunas veces más de mil metros, hasta las tierras bajas que las rodean; algunas presentan una serie de pendientes verticales que forman laderas escalonadas (e.g., Auyán tepui; ver capítulo 6). Algunos macizos grandes (e.g., Auyán, Jaua, Duida) poseen ríos amplios sobre sus cumbres que pueden fluir de manera continua.

De acuerdo a las teorías más recientes (Aubrecht *et al.*, 2012), los tepuyes se desarrollaron en la formación Matui superior, formada por ortocuarcitas y areniscas. Su edad ha sido determinada en 1873 ± 3 Ma (Paleoproterozoico tardío), basado sobre el análisis U-Pb de zirconios de la formación Uaimapué (Santos *et al.*, 2003). De tal manera, su origen pudo haber tenido lugar en sitios donde hubo un flujo descendente intenso, emanado de reservas de agua superficiales, tales como ríos o lagos. Este flujo continuo habría transportado SiO_2 desde lechos superficiales laterizados (Aubrecht *et al.*, 2012). De este modo, la parte subyacente del supergrupo Roraima fue impregnada con SiO_2 y litificada fuertemente. Esta litificación requirió una fuente voluminosa de SiO_2 soluble y fluidos suficientes. La mejor fuente de fluidos habrían sido sin duda los reservorios de agua de la superficie. De este modo, la distribución reciente de los tepuyes pudo haber copiado la distribución de los lagos antiguos y ríos (figuras 4 y 5). Tal como se esperaría hoy día, el SiO_2 habría sido desprendido de la arcilla y de las rocas con micas y feldespatos localizados por encima de la formación Matauí. Las partes endurecidas de la formación habrían permanecido constituyendo los tepuyes, mientras el resto de la formación fue removida por erosión (figura 6). Las



FIGURAS 4 y 5. Los cursos de agua o zanjas de las cumbres de los tepuyes constituyen microambientes característicos de las definiciones míticas, bien sean indígenas (e.g. «árbol de vida») o modernas (e.g. «Mundo Perdido»), y se han formado a partir de la disolución de la ortocuarcita durante millones de años. Además evidencian, a partir de los estratos de ortocuarcita-arenisca, una historia de cambios climáticos donde la flora ha evolucionado adaptándose a las condiciones ecológicas imperantes. En estos nichos, coinciden diversas especies que han desarrollado complejas adaptaciones para enfrentar las extremas condiciones del clima y del suelo. Churí tepui, macizo de Chimantá, fotos tomadas por el autor durante expedición de 2006.



FIGURA 6. Cumbre del monte Roraima donde se observa la pronunciada erosión y fracturas de las rocas ocasionadas por factores físicos y biogénicos. Foto cortesía Javier Mesa.

primeras fueron con facilidad afectadas por laterización, lo cual habría ocurrido durante el Carbonífero tardío, cuando las zonas ubicadas más hacia el norte de Suramérica alcanzaron los límites tropicales (Scotese, 2001). El carácter blando de los sedimentos no litificados subyacentes a los tepuyes causó el debilitamiento de sus márgenes, de este modo manteniendo las paredes verticales (Aubrecht *et al.*, 2012) (figura 9).

La meteorización y degradación de la cuarcita, que domina en la cumbre de los tepuyes, ha sido un proceso lento donde han intervenido factores físicos (e.g. radiación UV, vientos, cambios de temperatura) y biomorfogenéticos (Lenton *et al.*, 2012). Los distintos hábitats rocosos característicos de las cumbres de los tepuyes del este serían una consecuencia de modelos diferenciales de deposición y erosión subsecuente de la arenisca, y de allí que la historia evolutiva de su biota se manifieste en la ocupación de esos hábitats. La microbiota que ha evolucionado en sus cumbres, adaptándose a las condiciones adversas y de escasos nutrientes, ha constituido uno de los principales factores biogénicos responsables de los cambios morfológicos que han experimentado las rocas para la disposición y liberación de SiO_2 . Según la profesora Anna Gorbushina y sus colaboradores (1997, 2001), las colonias poikilotróficas de cianobacterias, hongos y algunos líquenes pueden perforar los granos de cuarzo y cristales de cuarzo idiomórficos, como también los cementos subcristalinos. El modelo típico de alteración se considera un proceso de destrucción

profunda del cuarzo biogénico. En el caso de los líquenes serían responsables de la biomineralización de la cuarcita, dando lugar a forsterita (SiO_4Mg_2) y ópalo amorfo criptocristalino ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$). La biomineralización ocurre con exclusividad en el talo del liquen y no en las colonias asociadas de cianobacterias de vida libre u hongos (ver capítulo 9; Gorbushina *et al.*, 2001).

Las columnas en forma de «flujo de dedos» de las arenitas apreciadas en las cumbres de los tepuyes indican que los flujos descendentes diagenéticos que disponen sílice, ocasionaron un endurecimiento de las arenitas transformándolas luego en ortocuarzitas muy duras (Aubrecht *et al.*, 2012). Este flujo habría penetrado profundamente lo suficiente para litificar cien-

FIGURA 7. Paredes verticales muy erosionadas evidenciando un debilitamiento de la roca debido a presentar un grado pobre de litificación; en la cara noreste del Churí tepui, macizo de Chimantá (foto del autor).



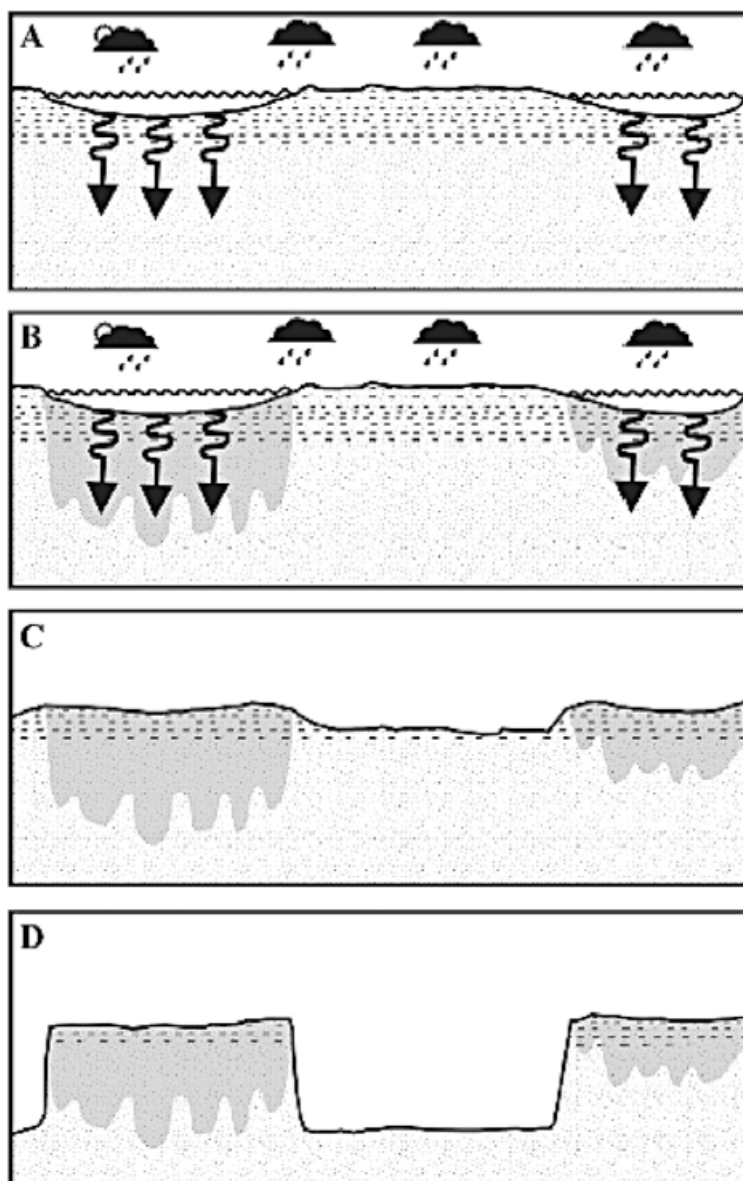


FIGURA 8. Modelo propuesto por el profesor Roman Aubrecht y colaboradores (2012) para explicar el origen y evolución de los tepuyes. A. El grupo Roraima se formaría a partir de la acumulación de sedimentos ricos en micas, feldespatos o arcillas, los cuales habrían sido susceptibles de laterización. Esta laterización pudo haber comenzado durante el Carbonífero tardío cuando la parte norte de la actual Suramérica alcanzó áreas tropicales (Scotese, 2001). B. La laterización habría ocurrido en áreas con exceso de fluidos, tales como ríos y lagos. Los fluidos descendentes habrían transportado el silicio desde zonas laterizadas hacia abajo, causando cementación adicional de la formación Matauí. Esta cementación fue irregular, y concentrada solo en las zonas con suficiente agua. C-D. En los estadios de evolución geomorfológica posteriores, las porciones no cementadas del supergrupo Roraima habrían sido sujetas a erosión y las partes cuarcíticas cementadas serían preservadas, junto con las más débiles partes no cementadas protegidas debajo de ellas. Las pendientes inclinadas de los tepuyes son mantenidas por erosión de las arenitas no cementadas más débiles, con el subsecuente debilitamiento de las capas de cuarcita.

tos de metros de arenitas en un perfil vertical, y las rocas endurecidas entonces protegerían las porciones menos litificadas correspondientes a las formaciones inferiores. La mayoría de los tepuyes están limitados por precipicios verticales (figura 7), y el debilitamiento de estas paredes ocurre con frecuencia debido a que las partes inferiores de las rocas se encuentran menos litificadas (Young *et al.*, 2009). El debilitamiento y subsecuente desmoronamiento de la roca son responsables de la creación de los taludes de rocas alrededor de los tepuyes (Briceño y Schubert, 1992b), los cuales se desintegran en las planicies que rodean a los tepuyes sin retener cualquier resto de la cuarcita que constituía las rocas originales (figura 8) (Aubrecht *et al.*, 2012).

3. EVOLUCIÓN DE LOS TEPUYES COMO CENTROS DE ESPECIACIÓN Y DIVERSIFICACIÓN BIOLÓGICA

Como vimos en el capítulo 3, la región montañosa del escudo de Guayana (Pantepui) se distingue por un alto endemismo y diversidad, principalmente en sus cumbres. La hipótesis bautizada por los biogeógrafos, bajo el nombre de «Mundo Perdido» (*Lost World*), ha tratado de explicar esta característica existente en los tepuyes a partir de una evolución en aislamiento durante decenas de millones de años desde el Mesozoico, en un escenario que tendría su origen en el continente de la Gondwana y que habría experimentado un conjunto de transformaciones hasta llegar a adquirir las características geomorfológicas apreciadas hoy día (Maguire, 1970, 1979). Este teoría para algunos fue controversial, y condujo a plantear otras hipótesis basadas en el desplazamiento vertical o centrípeto de la biota —que proponían la ocurrencia de una interconexión biogeográfica entre las cumbres tepuyananas—, debido a la migración radial-altitudinal de la biota por descenso de la temperatura durante las glaciaciones del Pleistoceno (Steyermark, 1979b, 1982, 1986; Steyermark y Dunsterville, 1980). De cualquier forma, todas estas hipótesis se han basado en la utilización de criterios florísticos y biogeográficos.

cos de las especies actuales, por no disponer de un registro fósil. Las evidencias paleoecológicas que surgieron posteriormente, procedentes de estudios palinológicos en las cumbres tepuyanas, han proporcionado una visión y datos alternativos diferentes, aunque no absolutos (Schubert y Fritz, 1985; Connor, 1986; Rull, 1991; Montoya *et al.*, 2009; Rull *et al.*, 2011; Rull y Montoya, 2012; Rull, 2019). Estos estudios tienden a demostrar la inexistencia de un largo período de estabilidad ecológica durante los cambios climáticos pleistocénicos en las cumbres tepuyanas. De cualquier forma, tanto la evolución aislada como los desplazamientos centrípeto y vertical y un historial de cambios climáticos en la región, son argumentos muy valiosos que permiten explicar el endemismo y diversificación biológica en el Pantepui cuando son considerados en conjunto (Marcano, 1998a; Rull, 2004a, b).

3.1. TEORÍA BIOGEOGRÁFICA

Según la teoría clásica de los biogeógrafos, durante las glaciaciones e interglaciaciones del Pleistoceno, el cambio climático cíclico produjo sucesiones alternas de fases húmedas y fases secas en el trópico. Las primeras correspondieron a las interglaciaciones, mientras las segundas a las glaciaciones. Esto dio lugar, por consiguiente, a modificaciones fluctuantes de la vegetación en distintas partes del trópico sudamericano como Perú, Brasil, Colombia, Venezuela y las Guayanas, donde los bosques lluviosos de las fases húmedas, a alturas por debajo de los dos mil metros, se alternaban, prácticamente desapareciendo, con sabanas estacionales abiertas de conspicuo *herbetum* y desiertos en las fases secas glaciales (Garner, 1959, 1966; Ab'Saber 1957, 1967, 1982; Haffer, 1969, 1974; Bakker, 1970; van der Hammen, 1972, 1974, 1982; Absy, 1979; Granville, 1982; Prance, 1973, 1982a, b; Whitmore y Prance, 1987; van der Hammen y Absy, 1994; Nores, 2000; Amorin, 2001).

Se ha sugerido que los cambios en los ciclos de Milankovitch habrían afectado significativamente el clima regional en el escudo de Guayana en distintas épocas durante su pasado, sien-

do responsable de manera directa de la ocurrencia de las glaciaciones (Vanzolini 2001; Haffer 2001; Bush *et al.*, 2002; Hammond, 2005). Mayle y colaboradores (2000) suponen una expansión del bosque húmedo amazónico, hacia el sur, en los últimos 50 000 años por una supuesta migración latitudinal de la zona de convergencia intertropical causada por las fuerzas astronómicas de Milankovitch. Martin y colaboradores (1997) estimaron esta variación para finales del Pleistoceno, en un desplazamiento hacia el sur de +10° latitud.

Existen diferencias en cuanto a la interpretación de los registros paleoecológicos del último máximo glacial, el cual habría ocurrido hace unos veinte mil años AP. Algunos autores muestran cómo estos registros en determinadas localidades son consistentes con la expansión de las sabanas (van der Hammen, 1974; Absy y van der Hammen 1976; Absy *et al.*, 1991). Mientras otros registros paleoecológicos en otras localidades prueban la existencia ininterrumpida de selvas (Liu y Colinvaux, 1985; Bush *et al.*, 1990). Estas diferencias regionales en los ciclos de humedad y sequía, frío y calor del pasado climático del escudo de Guayana son razonables y se han explicado a partir de la forma cómo los balances de humedad y energía fluctúan en respuesta a factores específicos de las localidades particulares dentro de un cierto rango, tal como se puede apreciar ocurre en el presente (Hooghiemstra y van der Hammen, 1998; Hammond, 2005). A esto se referían Brown y Ab'Saber (1979) cuando afirmaban que «los efectos ecológicos del clima —pasado— fueron mediados mediante la compleja compartimentalización del terreno en la América Tropical». De cualquier modo, para los biogeógrafos defensores de esta teoría, las evidencias acerca de la presencia permanente de bosques en determinadas localidades probaría la existencia de refugios en esas regiones durante el último glacial (Brown y Ab'Saber, 1979; Haffer, 1997; Hooghiemstra y van der Hammen, 1998; Nores, 1999; Burnham y Graham, 1999; van der Hammen y Hooghiemstra, 2000).

Existe evidencia procedente de la arqueología en la Guayana basada en pruebas de radiocarbono a partir de estudios de cementerios y

depósitos de carbón, acerca de la existencia de dichos cambios climáticos en el pasado. Esta evidencia se basa en los ajustes que las sociedades habrían manejado en los estilos, cantidad y composición de sus utensilios y en la dieta respectiva en respuesta a los cambios en el clima (Meggers y Evans, 1973; Saldarriaga y West, 1986; Piperno *et al.*, 1990; Meggers, 1994; Piperno y Jones, 2003).

La extensión cronológica de los períodos glaciales habría impuesto la necesidad a las especies vegetales y animales de alcanzar su supervivencia, de migrar a áreas estables que representaran una continuidad ecológica de sus hábitat originales, las cuales pudieron representar «islas» ecológicas o ambientes favorables (refugios) que se habrían mantenido en condiciones más estables de humedad (Haffer, 1969; Ab'Saber, 1982). Estos sucesivos cambios de hábitat y migraciones habrían influido con carácter selectivo en muchas especies, estableciendo modificaciones morfológicas determinantes de nuevos taxones a partir de procesos de especiación alopátrica, aumentando así la biodiversidad. Según los autores defensores de esta teoría, los hipotéticos refugios serían reconocibles hoy día, por ser centros de diversidad y endemismo (Sastre, 1977, 1987; Brown y Ab'Saber, 1979; Steyermark, 1982; Prance, 1982a y b; Cracraft, 1985a y b; Connor, 1986; Hooghiemstra y van der Hammen, 1998; van der Hammen y Hooghiemstra, 2000; Naka, 2011).

Alfred Wallace (1852: 471) fue el primero en reconocer la existencia de «centros» de endemismo en los bosques de la Amazonia, a partir de su recorrido por diferentes localidades. Basado en observaciones sobre la distribución de primates, Wallace propuso cuatro distritos biogeográficos separados, delimitados cada uno entre sí por grandes ríos. Además descubrió que el río Negro sirvió de barrera para la distribución de muchas especies de mamíferos y aves, unas confinadas al este y otras a los bancos del oeste. Henry Bates (1863, I: 256-265) comentó haber observado en la Amazonia y la Guayana una variación en los patrones de colores miméticos en las mariposas (*e.g. Heliconius melpomene* y *H. theliopse*) de los bosques correspondientes a áreas bastante distanciadas entre sí. «Los si-

guientes hechos me conducen a concluir que una es una simple modificación de la otra. Como se puede suponer, hay distritos de bosques intermedios en carácter entre las áreas más secas de Obydos —localidad del bajo Amazonas— y los territorios más húmedos, los cuales componen el resto de los inmensos valles de los ríos» (Bates, 1863, I: 258).

El profesor Tünger Haffer (1969, 1974) fue el primero en atender este problema en relación con los tepuyes al vincularlo con la avifauna amazónico-guayanesa, señalando que la mayoría, o todas las especies de este contexto, se pudieron haber originado a partir de poblaciones pequeñas, las cuales temporalmente estuvieron aisladas de su población original durante los períodos adversos climáticos y desviadas luego por selección y cambio. Con el objeto de hallar los principales centros de especiación geográfica de estas especies, el profesor Haffer planteó el problema de reconstruir la probable localización geográfica de estos refugios. Para ello consideró: 1, los modelos de distribución actuales de los pájaros amazónicos; 2, la localización de las zonas de contacto secundario de los pájaros amazónicos, y 3, las desigualdades actuales de la precipitación anual en el trópico americano. De este modo, propuso para el sur de Venezuela, centros de estabilidad ambiental calificados por él como «refugios», ubicados por encima de los dos mil metros de altura, *e.g.* en el cerro Roraima, macizo de Chimantá, Auyán tepui, cerro Yaví y cerro Duida.

Estudios similares a los de Haffer fueron llevados a cabo por otros zoobiogeógrafos, con lagartos (Vanzolini y Williams, 1970), moscas (Spassky *et al.*, 1971), vertebrados (Muller, 1973), lepidópteros (Brown, 1976) y anfibios (Simpson, 1978) con la finalidad de determinar los principales centros de dispersión y evolución de esas biotas (figura 9). De igual manera, botánicos, palinólogos y fitogeógrafos como Maguire (1970), Tryon (1972), Steyermark (1979a y b, 1982), van der Hammen (1982), Prance (1973, 1982a y b), Whitmore y Prance (1987) reconocieron en la mayoría de los tepuyes, por encima de los mil quinientos metros de altura, refugios como centros de protección y preservación de sistemas de vida

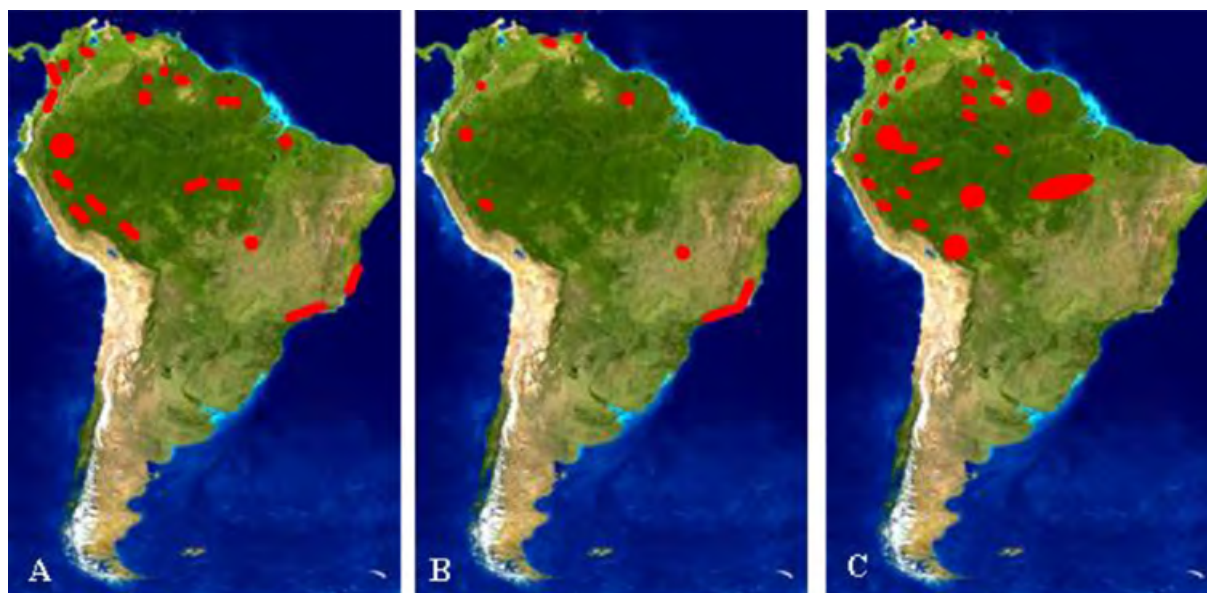


FIGURA 9. Distribución de bosques refugios presumidos en las fases climáticas secas del Pleistoceno. A, reconstrucción basada sobre modelos de distribución de pájaros neotropicales, según Haffer (1969, 1974). B, basada sobre modelos de poblaciones de reptiles amazónicos (Vanzolini, 1970). C, basada sobre modelos y análisis de la distribución de mariposas (Brown, 1976).

vegetal, no solo durante los períodos desfavorables del Pleistoceno, sino también en épocas anteriores a las del Cuaternario, donde las inundaciones modificaban la vegetación de las sabanas.

Hoy en día, después de revisar los modelos de distribución de especies y escenarios sobre los que se sustenta la hipótesis de la existencia de los refugios cuaternarios y centros de endemismo, se han encontrado argumentos válidos (Myers y de Graves, 2000; Vanzolini 2001; Haffer 2001), que pueden explicar muchos modelos de diversificación en determinadas regiones o áreas del neotrópico. Sin embargo, existen algunas incongruencias, probablemente por las características tan heterogéneas de la región, lo cual plantea la necesidad de más de un modelo de diversificación (Rull, 2004a y b; Willis y Whittaker, 2000; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2019, 2020). Los centros de endemismo propuestos pueden ser explicados a partir de las ideas de los paleoecólogos (como veremos enseguida) como el resultado de la inestabilidad producida por la acción repetida de cambios climáticos, que habrían favorecido la diversificación a partir de un aumento de la presión selectiva (Bush, 1994; Colinvaux, 1998; Rull *et al.*, 2019b; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2020). En todo caso, la importancia crucial de estas ideas es haber demostrado la existencia y consecuencias de cambios climáticos naturales recientes y advertido, desde

mediados del siglo pasado, la posibilidad de la reducción de la cobertura de los bosques, los cuales juegan un papel primordial en la secuestación del CO₂ y por ende, en el balance o compensación de los cambios climáticos actuales inducidos por la era industrial (Bush, 1996; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Bovolo *et al.*, 2018).

3.2. TEORÍA PALEOECOLÓGICA

Según la teoría paleoecológica, las cumbres de los tepuyes no habrían sido refugios. Los primeros estudios paleoambientales cuestionaron la existencia de los refugios pleistocénicos altotepuyanos (figura 10), debido a la aparente ausencia de turba anterior al Holoceno (= Antropoceno), que se interpretó como evidencia de climas muy áridos (Schubert y Fritz, 1985; Schubert *et al.*, 1986). Los datos indicaron para los tepuyes (e.g. Guaiquinima, Churí, Toronó) la existencia de fases de clima árido o semiárido antes del Holoceno (5000-6000 años AP), gran heterogeneidad ambiental hasta unos tres mil años AP y un aumento posterior de la humedad, más o menos general, hasta unos 1000-1500 años AP, cuando el clima se hizo similar al actual (Rull, 1991). De esta manera, los datos sugerían que la flora de las cumbres tepuyananas no presentó una larga historia de aislamiento. Bajo estas condiciones, pudo

haber existido más bien una vegetación por lo general litófila, herbácea, acompañada de líquenes y cianobacterias en ambientes rocosos, sin embargo, sin evidencia alguna de su existencia. Se apreciarían diferentes grados de mezcla biológica desde los trescientos metros hasta los dos mil metros por desplazamiento vertical entre los ciclos de fases secas y húmedas. Las diferencias de humedad constituirían el factor determinante de los cambios de la vegetación. En las zonas bajas que rodeaban a los tepuyes, los efectos de la variabilidad ambiental habrían producido sustituciones. Los bosques no se habrían regenerado después de las fases secas, convirtiéndose en sabanas abiertas o, con el aumento de la humedad, en sabanas con morichales (Rull, 1991).

En el cerro Guaiquinima (1400 m) y en el macizo de Chimantá (1950-2250 m), el Dr. Rull del Castillo pudo determinar la presencia de esporas fósiles de géneros de helechos en los estratos más antiguos, contiguos al horizonte rocoso de arenisca, tales como *Pterozonium*, *Lycopodium* y *Pityrogramma*, los cuales suelen crecer bajo condiciones de intensa radiación y relativo estrés hídrico y carecen —según observaciones personales— de esporas clorofilosas (Lloyd y Klekowski, 1970). Sin embargo, también identificó esporas de *Lindsaea*, *Grammitis*, *Cyathea* y *Polypodium*, que poseen especies que pueden establecerse tanto en hábitats moderadamente húmedos y algo expuestos a la radiación, como en el sotobosque de bosques lluviosos, las cuales carecen de clorofila excepto las especies del género *Grammitis* (Lloyd y Klekowski, 1970). Según pruebas de radiocarbono C_{14} , la antigüedad correspondiente a estas esporas fue de 7500 años (Holoceno) (comunicación personal, 1988; Rull, 1991). En la actualidad, estos géneros poseen especies bien adaptadas a las condiciones climáticas o ambientales hostiles de las cumbres tepuyanas, pero requieren niveles adecuados de humedad (ver capítulo 6). De cualquier forma, la ausencia de registros palinológicos o turba antes de esta época, sugería que no existían condiciones ambientales que permitiesen el crecimiento y supervivencia de especies oligotróficas u otras plantas con adaptaciones similares.

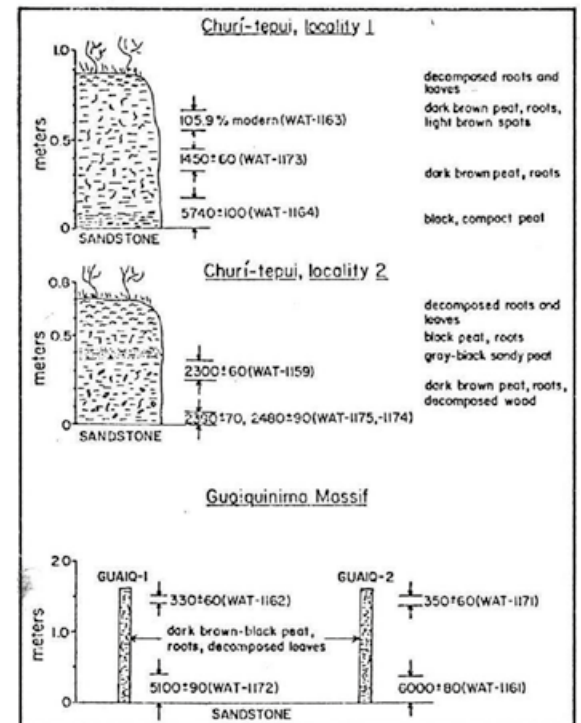


FIGURA 10. El geólogo venezolano profesor Carlos Schubert condujo una investigación que alteró por completo la interpretación clásica acerca de considerar a las cumbres tepuyanas centros de supervivencia con condiciones climáticas estables durante el Pleistoceno (= refugios). Al realizar un barreno en las cumbres de los tepuyes Churí y Guaiquinima de la Guayana oriental a una profundidad entre uno y dos metros y fechar por radiocarbono las muestras, descubrió que las fechas no excedían de los 6000 años AP en el sustrato contiguo a la roca de arenisca (tomado de Schubert y Fritz, 1985).

Como es sabido, la formación de turba está controlada en gran medida por el clima (Clymo, 1978; Barber, 1981; Meadows, 1988). En el trópico suramericano, estas formaciones, que son raras, son conocidas también como histosoles o gleysoles y representan menos del uno por ciento del total de los suelos (Richter y Babbar, 1991; Hammond, 2005). Las condiciones adecuadas para el desarrollo de turba suelen ser de humedad elevada, suelos muy ácidos y altas tasas de producción/descomposición, que se ven favorecidas tanto en climas fríos como de selva tropical (e.g. base de Río Negro, regiones alrededor de Demerara, cumbres del Pantepui).

(Hammond, 2005). Bajo estas premisas (y en base a un muestreo limitado; Rull, 2004), la ausencia de turbas correspondientes a la última glaciación hizo suponer que anterior a esta época (10 000 años), la mayoría de la superficie de Pantepui consistía en roca desnuda, bajo condiciones climáticas áridas (Schubert y Fritz, 1985; Schubert *et al.*, 1986; Rull, 1991; Rull *et al.*, 2011). En consecuencia, la persistencia de la biota de Pantepui a través de las fases glaciales se explicó por la existencia de hipotéticos microrrefugios, localizados en hábitats favorables entre sus cumbres y laderas (Rull *et al.*, 1988; Marcano, 1998a; Rull, 2004a, 2009, 2010a). Bajo este escenario se esperaría durante las fases secas un incremento de la diversificación taxonómica en las tierras altas por vicariancia (especiación alopátrica), mientras en las pendientes y tierras bajas por hibridación y poliploidía (Rull, 2004a).

Un error en la interpretación de la presencia de *Hymenophyllum* y *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) en los estratos más profundos de la turbera en el Apakará tepui (e.g. APK-I, 199-129 cm, 8010 y 5310 años AP) (Rull *et al.*, 2011), es considerar estas especies representativas de climas secos, a pesar de que podamos encontrarlas, algunas de ellas, habitando sustratos rocosos pero en microambientes de poca luz en las laderas superiores o en zanjas y paredes en las cumbres tepuyanas (Marcano, 1994b). A parte de las características de sus frondas de presentar una sola capa celular y, en la ausencia de estomas, utilizar la turgencia y su hábito poikilohídrico para compensar el estrés hídrico, estas especies presentan «esporas con clorofila», lo cual limita bastante la duración de su viabilidad (10-60 días) y su capacidad para reproducirse en la ausencia de niveles de humedad altos (Lloyd y Klekowski, 1970). Esta condición es compartida por el género endémico a Pantepui *Hymenophyllopsis* (ver capítulo 6). No es así en el caso de otros géneros como *Pterozonium*, *Lindsaea*, *Adiantum* y *Cyathea*, los cuales presentan «esporas sin clorofilas», lo cual les otorga una significativa tolerancia a condiciones de falta de humedad y una mayor viabilidad para su reproducción (1-45 años) (Lloyd y Klekowski, 1970; Marcano, 1989b; Tryon y Lugardon, 1990; Tryon y Tryon, 2012; observaciones personales).

La condición diploide de *Pterozonium*, *Adiantum* y *Cyathea* plantea desventajas para generar nuevas respuestas adaptativas y generar cambios evolutivos. Por el contrario, constituye un fuerte indicador de su carácter «conservador» (Klekowski y Baker, 1966; Smith, 1972; Tryon y Tryon, 2012). En cambio, las *Hymenophyllaceae* al ser poliploides, al igual que *Hymenophyllopsis* (Tryon y Lugardon, 1990; Tryon y Tryon, 2012), disponen de una mayor plasticidad genética que compensa sus frágiles condiciones morfológicas y fisiológicas para enfrentar los cambios ambientales y presiones selectivas. En el caso de *Lindsaea*, su frecuencia alta poliploide y la ausencia de clorofila en sus esporas pueden permitir explicar su expansión geográfica y alta concentración y diversificación en la Guayana (Kramer, 1957, 1978; Marcano, 1989b; Funk *et al.*, 2007).

4. REFLEXIONES EN LA BÚSQUEDA DE UNA TEORÍA UNIFICADA

La ausencia de un registro fósil palinológico y de turberas en las cumbres de los tepuyes (de la Guayana oriental) anterior a los 8000-10 000 años AP, sugerido por las dataciones de radio-carbono C_{14} , no es evidencia de la no existencia de una biota ancestral anterior a esa fecha. Como refería el profesor Carl Sagan, «la ausencia de evidencias no es evidencia de la ausencia de ellas». El muestreo y análisis del registro palinológico y turberas en las cumbres tepuyanas podría ser insuficiente para conducir a una generalización sobre las ideas del paleoclima en el Pantepui, cuando aún no se conoce la historia paleoecología de muchos tepuyes en la Guayana occidental (e.g. Duida-Marahuaka, Neblina).

Existen datos los cuales sugieren que en el Mesozoico medio, propiamente en el Jurásico-Cretácico (> 150 millones de años AP) (Martin, 1968; Prance, 1978; Maguire, 1970, 1979; Goldblatt, 1993; Cooper *et al.*, 2001; Burnham y Johnson, 2004; Gibbs, 2006), pudo haber existido una biota muy primitiva de la que descendían muchas de las especies actuales de insectos, líquenes, helechos y angiospermas, la cual hubo de instalarse, adaptarse y evolucionar en extensiones continuas de planicies sedimenta-

rias de gran altura (mucho antes de la formación de los tepuyes), en una región de la Gondwana occidental donde el macroclima habría de ser más caliente y seco que el actual (Barron y Washington, 1982; Frakes *et al.*, 1992).

La presencia de depósitos de hierro, carbonato, arenisca, caolinita, carbón, bauxita, laterita y evaporitas ha sido tomada como un fuerte indicador de cambios pasados climáticos (Damuth y Kumar, 1975; Tardy, 1992; Gibbs y Barron, 1993; Ramón *et al.*, 2001). De tal manera, durante todo el Cretácico, la presencia de depósitos de hierro, carbón y bauxita en el escudo de Guyana, son un fuerte indicador de las altas temperaturas y bajas precipitaciones en comparación con la era actual (Barron y Washington, 1982). Es probable que muchos rasgos adaptativos xeroheliomorfos interpretados como respuestas ante condiciones de estrés hídrico y alta radiación (e.g. esclerotización de las hojas; ver capítulo 6) apreciados en algunos taxones de Pantepui (e.g. *Pterozonium*, *Chimantaea*, *Stomatochaeta*, *Quelchia*, *Gongygolepis*, *Neblinaea*), se hayan producido durante esta era en hábitats de gran altura ocupados por migraciones selectivas.

En el límite KT (Cretácico-Terciario, setenta millones AP), al separarse esta región de su contraparte las placas de Man y Benín del oeste de África y luego dividirse en el escudo de Guayana y el escudo de Brasil (Barron y Washington, 1982), la evidencia palinológica y paleobotánica, acompañada de evidencia isotópica y geológica, indican que esta región vendría a presentar un clima con una humedad y temperatura muy cercanas a la actual (Tardy *et al.*, 1990). Las condiciones de optinidad ecológica pudieron haber fomentado una verdadera expansión de nuevas especies, la cual fue advertida por Maguire (1970, 1979) muy acertadamente. Las condiciones de humedad y temperatura durante este período (características de las selvas tropicales actuales), habrían permitido que grupos xeroheliomorfos colonizaran estos ambientes.

Muy probablemente, el evento climático ocasionado por el impacto del asteroide de Chicxulub, en Yucatán, México (Keller, 2001; Tarbuck y Lutgens, 2003), pudo haber desencade-

nado una intensa y masiva especiación tanto de carácter alopátrica (en aislamiento) como por hibridación y poliploidia, favorecida por la migración selectiva de muchas especies a innumerables microrrefugios que ejercieron el rol de centros de especiación y endemismo. La fragmentación y desgaste del escudo, en lo que hoy conocemos propiamente como tepuyes, lo cual como vimos antes, se habrían intensificado a finales del Mesozoico e inicios del Terciario (Schubert y Briceño, 1987; Briceño *et al.*, 1991; Gibbs y Barron, 1993), pudieron haber facilitado la disponibilidad de muy variados microrrefugios en sus cumbres. Estas condiciones ambientales, sometidas a altos niveles de presión selectiva, habrían condicionado los procesos de especiación que condujeron a la flora existente hoy día (Maguire, 1970; Steyermark, 1979; Hammond, 2005; Rull, 2019).

El impacto de un asteroide en Chicxulub, hace 65 millones de años AP, se piensa que elevó de manera significativa la temperatura global, causando la remoción de un número importante de hábitats en el planeta. Los climas regionales y microclimas *óptimos* durante este período, habrían determinado la definición de *microrrefugios* que sirvieron para la supervivencia de muchas especies (e.g. cuevas para especies de Anostostomatidae, Lutosini). Las condiciones macroclimáticas existentes en esta época fueron con toda probabilidad de las más adversas que jamás haya experimentado recientemente el planeta y además, determinaron una etapa importante en la historia evolutiva de la vida en la Tierra (Keller, 2001).

La extensiva bauxitización asociada con la formación de depósitos de hierro y caolinita durante el Eoceno (56-37 millones de años AP) (Prasad, 1983; Girard *et al.*, 2002), sugieren que durante este período las temperaturas habrían sido las más altas durante todo el Terciario. Se piensa que el clima habría empezado a estabilizarse hasta el Oligoceno, por lo que es posible que este evento de cambio climático prolongara la contracción de la distribución de las especies y estimulara la aparición de nuevos taxones por el fuerte aislamiento en restringidos centros geográficos o microrrefugios. Se espera en esta

era que los tepuyes hayan definido sus barreras físicas a partir del pronunciamiento de sus pendientes verticales (Simpson 1979; Briceño y Schubert, 1992b; Scotese, 2001), por lo cual dicha biota pudo estar aislada en sus cumbres, todo ello muy a pesar que no se conservaran aparentemente en la actualidad registros fósiles que avalaran su existencia. Según la evidencia geológica (ver más atrás), se esperaría encontrar una biota más primitiva en los tepuyes del este, que en el oeste o sur del escudo de Guayana, los cuales serían de un origen más reciente (Ghosh, 1977, 1985; Huber, 1995a).

Durante el Cuaternario, los tepuyes ya contaban con una esculturización bien definida (Ghosh, 1977; Gibbs y Barron, 1993; Huber, 1995a; Scotese, 2001), y existe evidencia biogeográfica y molecular de haber existido una biota que se pudo desplazar verticalmente y/o radialmente bajo las condiciones de los cambios climáticos cíclicos que produjeron las glaciaciones e interglaciaciones (Rull, 2004a,b, 2019; Givnish *et al.*, 2004, 2011; Fouquet *et al.*, 2012, 2016; Kok *et al.*, 2016; Snyder, 2018; Liu y Smith, 2021). Este acontecimiento habría generado una segunda fuerte oleada de nuevas especies.

Un intrigante problema geológico fue planteado a mediados del siglo pasado por el geólogo y orquideólogo G. C. K. Dunsterville al realizar un hallazgo concerniente a la presencia de esporas y polen en la formación Roraima de Venezuela y de Guyana que fuera analizado y discutido por Stainforth (1966) en la revista *Nature* (210: 292-294) y que ha sido poco apreciado en la literatura sobre el tema. La presencia de microfósiles en bandas precámbricas de la formación Roraima desde el cerro Venamo, entre los límites entre Venezuela y Guyana, reveló la intrusión de un material metamórfico representado por horblenda, moscovita y algo de cuarzo, estando ausente cualquier componente arcilloso. La conclusión de parte de los palinólogos y paleobotánicos, entre ellos el eminente Dr. T. van der Hammen, fue que estos fósiles representaban una mezcla de elementos Mesozoicos y Cenozoicos. Por tanto, según Stainforth (1966), este material pudiera representar la evidencia acerca de la presencia de una flora que habría ocupado las regiones más altas de

la Guayana mucho después de la deposición de cientos de metros de arenisca de la formación Roraima y mucho antes de las glaciaciones pleistocénicas.

Otro hallazgo, el cual lamento, no fue apropiadamente apreciado y documentado en la literatura, tiene que ver con el descubrimiento que hice hacia el sur de la Gran Sabana, cerca del Roraima en el sector de Yuruaní, durante mi expedición de 1987, concerniente a la presencia de ramas y troncos fósiles en arenisca roja de 15 a 25 cm de largo, correspondientes sin discusión a plantas vasculares. Este material que le fuera entregado al Dr. Rull del Castillo, cuando trabajaba en el Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), no recibió el tratamiento requerido y sin duda alguna su estudio detallado habría revelado la existencia de una flora primitiva remontada con toda probabilidad al Mesozoico.

Maguire (1970) argumentó el origen Mesozoico de la flora de las tierras altas de la Guayana en base a su afinidad con la flora de otras áreas geográficas. Por ejemplo, «siguiendo un orden, 1, el Escudo de Brasil; 2, el trópico y sur de África; 3, los Andes; 4, las indias occidentales, y 5, Malasia». Incluso correlacionó las diferencias geológicas de las provincias del escudo de Guayana, situadas al este y oeste del Caroní (reconocidas por Ghosh, 1977 y Huber, 1995), con la presencia de un número determinado de géneros endémicos a las cumbres de los tepuyes del este (e.g. *Chimantaea*, *Connellia*, *Ayensua*, *Quelchia*, *Tryssophyton*, *Boyania*, *Mallophyton*, *Phainanthea*, *Tepuia*, *Notopora* y otras) y del oeste (e.g. *Kunhardtia*, *Achlyphila*, *Pyrrothiza*, *Sipapoa*, *Tyleria*, *Philacra*, *Adenarake*, *Tateanthus*, *Neblinanthera*, *Acanthella*, *Duidania*, *Neblinathamnus*, *Eurodochus*, *Duida*, *Neblenaea*, *Glossariom* y otros). Otros géneros serían comunes a ambas regiones de Pantepui (e.g. *Navia*, *Everardia*, *Pterozonium*, *Myriocladus*, *Stegolepis*, *Bonnetia*, *Cottendorfia*, *Macrocentrum*, *Stenopadus* y *Gongygolepis*). *Navia*, *Gongygolepis*, *Ayensua*, *Stenopadus* y *Tateanthus*, principalmente, fueron considerados los *residentes originales de la flora* remontados al Mesozoico, específicamente al Jurásico-Cretácico (100-150 millones de años AP), «la cual habría de persistir hasta los tiempos presentes» (Maguire, 1970). En todo caso, análisis de fechamiento molecular sugieren que el origen de géneros endémicos de *Rapataceae* y *Sarraceniaceae* tales como *Stegolepis* y *Heliopho-*

ra, se remontarían a una edad ubicada entre el Mioceno superior y el Plioceno (Givnish *et al.*, 2004; Liu y Smith, 2021), mientras taxones de subfamilias Bromelioides (*Aechmea*, *Brewcaria*, *Brocchinia*, *Bromelia*, *Catopsis*, *Connellia*, *Hechtia*, *Guzmania*, *Lindmania*, *Lymania*, *Tillandsia*, *Navia*, *Pitcairnia*, *Puya*, *Rapatea*, *Vriesea*) habrían tenido su origen en el escudo de Guayana hace cien millones de años (Givnish *et al.*, 2011).

Es muy importante comprender en este análisis que la ausencia de evidencias de una biota preholocénica en las cumbres tepuyanas resultaría un hecho plausible y verosímil, dada la explicación de la influencia erosiva de las aguas sobre la superficie de las cumbres de las mesetas a lo largo de su historia geológica. Como vimos antes en la discusión sobre la génesis tepuyana, los continuos procesos de lixiviación y transporte de sedimentos y material orgánico por las aguas en las cumbres a través de fisuras, grietas o espacios entre las rocas, pudieron haber borrado definitivamente cualquier testimonio del pasado biológico anterior al Holoceno (Garner, 1966; Schubert y Fritz, 1985; Schubert *et al.*, 1986); sobre todo, ante el efecto catastrófico que pudieron ejercer las inundaciones generadas por las intensas lluvias al finalizar el último glacial (Salgado-Laboriau, 1980; Rull, 1991; Marroig y Cerqueira, 1997; Nores, 2000) o durante cualquier otro escenario posglacial y en otras épocas remotas de su pasado geológico (Santos *et al.*, 2003; Higgins, 2007). Comunidades de líquenes, cianolíquenes y cianobacterias pudieron haber persistido ante condiciones de alta precipitación en las cumbres tepuyanas, tal como se observa en la actualidad (Marcano, 2021a).

Esta hipótesis fue considerada por Rull (1991): «Se ha sugerido que podría haber existido turba más antigua que haya sido paulatinamente retirada por el agua de escorrentía subsuperficial, que corre entre la base de las turberas y las cuarcitas del Grupo Roraima, constituyendo el origen de prácticamente todos los ríos de la Guayana Venezolana». Salgado-Laboriau (1980) resaltó el incremento en la precipitación en el límite Pleistoceno-Holoceno, el cual habría tenido lugar en el trópico. La autora se basa en sus propias in-

vestigaciones realizadas en el lago de Valencia y en los datos encontrados empleando los mismos métodos por otros autores en los lagos tropicales de África (Livingstone, 1975), en los Andes de Colombia (Van Geel y Van der Hammen, 1973) y en las islas Galápagos (Colinvaux y Schofield, 1976), donde se observó un incremento en los niveles del agua de dichos lagos para esa época. Esta opinión es compartida por Klammer (1971), Haffer (1974), Marroig y Cerqueira (1997) y Nores (2000) para la cuenca de la Amazonia y Higgins (2007) para el escudo de Guayana.

Otro escenario probable que podría explicar la ausencia de turba más allá del límite Holoceno-Pleistoceno, es el de la existencia de manchas de vegetación litófila pionera o *microrrefugios crípticos* durante las fases de aridez en las cumbres (Rull, 1991; Rull, 2009, 2010a), donde poblaciones extensas bien adaptadas de microorganismos heterótrofos, hongos, líquenes y cianolíquenes (Jackson y Keller, 1970; Berthelin, 1988; Chen *et al.*, 2000; Gorbushina *et al.*, 1997, 2001; Büdel *et al.*, 2004; Weber *et al.*, 2011; Lenton *et al.*, 2012; Porada *et al.*, 2013; Marcano, 2021a) pudieron haber ejercido un rol de descomposición y aprovechamiento de la materia orgánica en suelos empobrecidos y oligotróficos, contribuyendo negativamente con la acumulación de materia orgánica y evitando que permaneciera cualquier registro de turba anterior al Holoceno.

La ausencia de turba correspondiente al Pleistoceno, en los estratos más profundos de las cumbres tepuyanas analizadas (Schubert y Fritz, 1985; Schubert *et al.*, 1986; Rull, 1991; Rull *et al.*, 2011), es científicamente comprensible y aceptable por el método aplicado y además, considerando que en el trópico suramericano y en el escudo de Guayana, estas formaciones son excepcionales (Richter y Babbar, 1991; Hammond, 2005). En el caso de otras latitudes, su frecuencia es alta (e.g. Reino Unido, Suráfrica) (Barber, 1981; Clymo, 1978; Meadows, 1988). Por tanto, las interpretaciones sobre su ausencia en las cumbres deben encarar estos hechos y sugieren la necesidad de extender los estudios a otros tepuyes y montañas del escudo con la finalidad de llegar a conclusiones más sólidas.

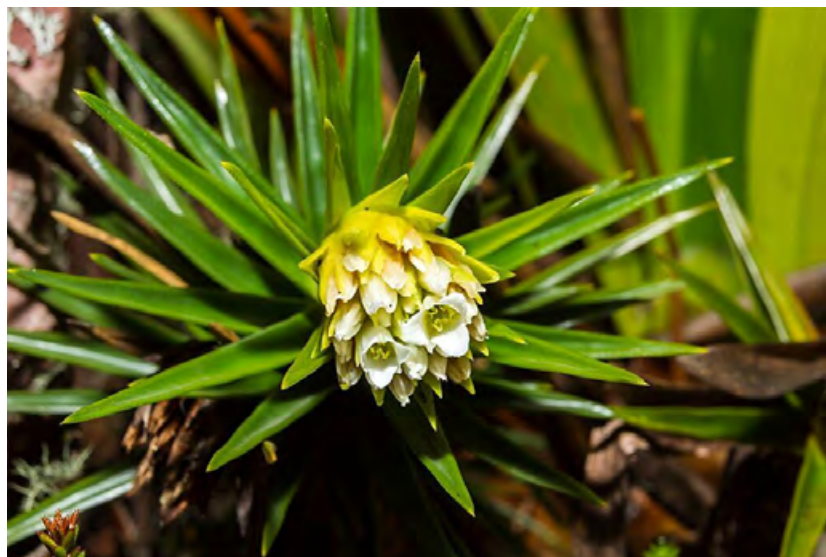
Por todo lo visto, una de las grandes limitaciones en estos estudios ha sido la dificultad de encontrar una teoría de la generalización (Rull, 2004b, c, 2019), que unifique con coherencia todas las observaciones y datos al respecto, la cual, debido a la heterogeneidad fisiográfica, biogeográfica y ecológica existente aún en un área común (Pantepui o escudo de Guayana), sea muy difícil de lograr (Hammond, 2005; Snyder, 2018).

Por consiguiente, de las distintas hipótesis correspondientes a las dos teorías aquí discutidas, se pueden establecer las siguientes premisas fundamentales.

1. La enorme antigüedad de muchos taxones del escudo de Guayana, en especial, de Pantepui (e.g. helechos, angiospermas, líquenes, orquídeas) es irrefutable, debido al testimonio fósil existente en sus líneas evolutivas, datos moleculares y a la distribución restringida a las regiones separadas del continente de Gondwana (ver capítulos 4 y 6; Goldblatt, 1993; Cooper *et al.*, 2001; Gibbs, 2006; Givnish *et al.*, 2011). Este hecho es un fuerte indicador de la persistencia y evolución de esas especies a lo largo de millones de años en las tierras de la Guayana (Rull, 2004c, 2019).

2. Las evidencias paleocológicas no son absolutas para determinar que los tepuyes en sus cumbres no constituyeron refugios o albergaron algún tipo de vida, asociación o formación durante el Pleistoceno y durante otros momentos de adversidad climática en el pasado remoto. En efecto, la existencia actual de poblaciones y asociaciones de cianobacterias y líquenes (*Siphula*) con gran antigüedad (Marcano, 2021a) creciendo sobre *sustratos rocosos desnudos*, bien adaptados a un clima hostil, es un caso real bien conocido en las cumbres de los tepuyes como los de la cadena Roraima-Illú, que dan testimonio sobre la posibilidad de la ocurrencia de este hecho en su pasado preholocénico (ver capítulo 6).

3. Si se considera el efecto devastador de las inundaciones causadas por las precipitaciones elevadas que habrían ocurrido durante cada fase húmeda o interglacial, y eventualmente durante la historia geológica del escudo de Guayana (Higgins, 2007), se esperaría un *rese-*



teo eventual de los depósitos de turba en las cumbres tepuyananas, borrando todo registro fósil y evidencias acerca de las especies y condiciones ambientales de su historia ecológica. Por ello, la teoría biogeográfica y muchos de sus métodos siguen siendo de gran ayuda para reconstruir el pasado ambiental.

4. Las alteraciones ambientales o desequilibrios provocados por los ciclos glaciares e interglaciares, y por otros eventos catastróficos en el pasado geológico, habrían determinado condiciones de adversidad en los tepuyes por debajo de los mil cien metros (Farrera *et al.*, 1999; Snyder, 2018) que pudieron prolongarse entre miles a millones de años. Estas condiciones habrían presionado selectivamente y promovido la evolución de una biota *aislada* en nichos por encima a esta cota altitudinal por especiación alopátrica, desarrollando formas de vida bien adaptadas en un cierto rango de tolerancia ambiental, y que encontrarían refugios en microhábitats con condiciones climáticas especiales. Muchos grupos actuales de angiospermas evidencian estas respuestas adaptativas especiales en sus características morfológicas y fisiológicas, las cuales de acuerdo a datos moleculares, muchas de ellas constituyen taxones de gran antigüedad, e.g. *Neblinaria*, *Chimantaea*, *Vellozia*, *Ayensua*, *Navia*, *Gongygolepis*, entre otras (figuras 11 y 12) (Givnish *et al.*, 1997, 2000, 2007, 2011; ver capítulo 6).

FIGURA 11. *Ayensua uaipanensis* es uno de los taxones más controversiales y más representativos de la flora más antigua de las tierras altas de la Guayana, considerado un residente original de la flora remontado al Jurásico-Cretácico (Maguire, 1970; Givnish *et al.*, 2004, 2011) (foto cortesía Javier Mesa).



FIGURA 12. *Chimantaea* constituye otro raro y relictó género de angiospermas, el cual refleja una serie de rasgos que serían el resultado de enormes presiones ambientales en el pasado geológico de Pantepui. En la imagen, *Chimantaea mirabilis* en la cumbre del Churí tepui, macizo de Chimantá (foto cortesía Javier Mesa).

5. La supervivencia y evolución por hibridación y poliploidía de algunas especies tepuyanas durante períodos adversos climáticos, también pudo lograrse a partir de estrategias de migración selectiva vertical como horizontal dentro del escudo de Guayana; muy lentas, desde zonas expuestas a la adversidad hacia zonas favorables que reprodujeran en lo posible, la mayor parte de las condiciones ecoclimáticas de sus biotopos. En efecto, una parte de la flora tepuyana con mayor plasticidad adaptativa y potencial genético (e.g. poliploidía), pudo haber descendido y ascendido sucesivamente, siguiendo la alternancia glacial-interglacial, respectivamente, e.g. *Bonnetia*, *Brocchinia*, *Stegolepis*, *Heliamphora* (Givnish *et al.*, 2011; Liu y Smith, 2021) (ver capítulos 3 y 12). Los factores eólico y fluvial jugarían un papel importante para la dispersión de las esporas y semillas (hipótesis *Island-Hopping*: Chapman, 1931; ver capítulo 3). Las adaptaciones especiales morfológicas y la alta viabilidad pudieron facilitar su dispersión. En el caso de lepidópteros (Brown, 1976; Brown y Ab'Saber, 1979), aves (Simpson

y Haffer, 1978; Lentino *et al.*, 2018) y murciélagos (e.g. Phyllostomidae) (Koopman, 1981; Forget y Hammond, 2005; Lim, 2008) sus mecanismos de transporte facilitarían su migración, cubriendo áreas más amplias y en tiempos más cortos. Una parte de las plantas superiores escogidas en las dietas alimentarias también habrían encontrado condiciones favorables para su migración, al disponer de vectores animales que seleccionarían corredores ambientales adecuados para su supervivencia (e.g. aves, monos, peces, mamíferos, insectos) (Mayr y Phelps, 1967; Brown y Ab'Saber, 1979; Snow, 1981; Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986; Jaffé, 1993; Givnish *et al.*, 1997; Forget y Hammond, 2005; Rull y Nogué, 2007).

El término *migración* se emplea de manera común con diferentes significados en botánica, zoología y ecología. Sin embargo, en este trabajo se emplea la palabra migración para indicar el proceso que permite establecer nuevas colonias de una especie en nuevas áreas. Un término equivalente en zoogeografía habría de ser el de *aumento del rango de expansión*.

Se ha estimado un desplazamiento vertical de mil cien metros para el treeline en el neotrópico durante los ciclos climáticos del Pleistoceno (Farrera *et al.*, 1999). Si las tierras altas experimentaron un desplazamiento de igual intensidad, entonces se pudo haber producido una conexión biogeográfica de aproximadamente la mitad de la altura de los tepuyes, dejando la mitad restante en aislamiento. Para los tepuyes que se ubican a una altura cercana a los mil cien metros o por debajo de ella, movimientos verticales de su vegetación y fauna asociada, durante los ciclos climáticos del Pleistoceno habría resultado en un intercambio genético de la biota de la cumbre mediante una mezcla florística con las tierras bajas (Snyder, 2018).

6. La afinidad de la flora altotepuyana con la flora andina y de otras áreas biogeográficas (Steyermark, 1966; Maguire, 1970; Huber, 1988; Sipman y Aptroot, 1992; Berry *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005), incluyendo líquenes (e.g. *Coccocarpia*, *Dictyonema*, *Lepraria*, *Siphula*, *Stereocaulon*) (Ahti, 1987, 1990; Sipman, 1992; Sipman y Aptroot, 1992; Marcano *et al.*, 1995a,b,

1997; Marcano, 2003; Marcano, 2021a,b,c; Marcano y Sipman, 2021; ver capítulo 8), evidencia que un componente de dicha flora emigró a esas áreas o viceversa; persistió y/o evolucionó por adaptación a las condiciones ambientales allí existentes, mientras otra parte de la flora permaneció en la cumbre de los tepuyes continuando los procesos evolutivos que condujeron al endemismo de las cumbres. Estos sucesos tuvieron lugar a partir de condiciones de inestabilidad ambiental que han imperado durante toda su historia geológica.

Reconstrucciones basadas en la distribución de zonas de vegetación en Pantepui bajo las condiciones del Último Máximo Glacial (LGM, por su sigla en inglés) indican que ecológicamente, la región de los tepuyes fue mucho más grande en el pasado, con hábitats apropiados que conectaban por completo las tierras altas con los macizos ubicados hacia el este del escudo (Rödder *et al.*, 2009; Snyder, 2018). Evidencias obtenidas de análisis recientes filogeográficos y biogeográficos indican que el flujo genético entre los taxones de las cumbres tepuyanas se mantuvo hasta época reciente (Kok *et al.*, 2012). A parte de esos taxones que pudieron tener su origen sobre las cumbres de los tepuyes, muchos otros se dispersaron en la región procedentes de tierras bajas cercanas (Givnish *et al.* 2000; Salerno *et al.*, 2012, 2015), o de los Andes (Désamoré *et al.*, 2010; Bonaccorso y Guayasamin, 2013), y se diversificaron durante el Pleistoceno (Kok *et al.*, 2012).

Otro ejemplo es apreciado en relación al grupo del helecho *Lindsaea hemiglossa* Kramer para el cual la base superior de la cuenca del Amazonas constituye una barrera geográfica que establece una disyunción en su distribución en Suramérica (Marcano, 1989b). La población de *L. hemiglossa* del río Mawarimuma, cerca del cerro Neblina en el Amazonas venezolano, presenta una distancia aproximada con respecto a la de Ecuador de 1600 km; 960-1520 km con respecto a la de Perú y 1280 km con respecto a la de Acre, Brasil. *Lindsaea bolivarensis* V. Marcano y *L. semilunata* C. Chr. combinan caracteres que establecen un fuerte grado de afinidad filética con respecto a *L. hemiglossa*. Ambas especies están restringidas a la Guayana central (Marcano, 1989b; Funk *et al.*, 2007). Su especial distribución podría sugerir la localización de un



FIGURA 13. Distribución de *Lindsaea hemiglossa* Kramer (▲) y sus aliadas en el norte de Suramérica. Esta especie se encuentra en Ecuador, centro y norte de Perú, Acre, Brasil y centro y sur de la Guayana. Presenta una distribución disyunta separada sus dos poblaciones principales mediante el paso de la cuenca superior del Amazonas. *Lindsaea bolivarensis* V. Marcano (■) y *L. semilunata* C. Chr. (●) están siempre confinadas al área de la Guayana (según Marcano, 1989b).

primitivo centro de especiación de *L. hemiglossa* en las tierras altas de la Guayana, respaldada la hipótesis por la alta concentración y endemismo de *Lindsaea* vista para este macizo (Kramer, 1957; Smith, 1985; Marcano, 1989b; Funk *et al.*, 2007) y una extensión de individuos por migración en dirección noreste-suroeste pleistocénica (figura 13). El avance hipotético de *L. hemiglossa* desde la región central de Pantepui hacia el suroeste es sustentado considerando el papel tan importante que jugaron y que siguen jugando los vientos alisios del noreste en estas latitudes para el transporte de semillas y esporas (Damuth y Fairnbridge, 1970; Gates, 1976; proyecto CLIMAP, 1976; Brown y Ab'Saber, 1979; Marengo *et al.* 2004, 2012; Poveda *et al.*, 2006, 2014; Bovolo *et al.*, 2018; ver capítulo 3). Los vientos húmedos calientes del noreste prevalecieron en el norte de Suramérica hasta el Ecuador durante el Pleistoceno, marcando así una ruta de transporte de células reproductivas de óptima ligereza y duración. Las esporas de *Lindsaea* al ser de tipo no-clorofilosas poseen una gran viabilidad, de más de tres años (Llo-

yd y Klekowski, 1970; Tryon y Tryon, 1992). Ello pudo aumentar su resistencia al transporte y favorecer la expansión geográfica de la especie.

Modelos de distribución similares en otros grupos de helechos, con poblaciones limitadas al escudo de Guayana, Ecuador y Perú, son apreciados en *Polypodium bombycinum* Maxon, presente solo en Surinam, Guayana y Amazonas venezolano, extremo occidental de Colombia, Ecuador, noroeste de Brasil y sur de Perú y diferenciada en la isla de Galápagos por aislamiento bajo la forma *P. insularum* (Sota, 1966; Tryon, 1986; Tryon y Tryon, 2012); *Pterozonium brevifrons* (A.C. Smith) Lellinger y *P. reniforme* (Martius) Fee, únicas especies del género presentes fuera de la Guayana, distribuidas entre esta región (incluyendo Vaupés y Sierra Macarena, Colombia y Amazonas y Bolívar en Venezuela) y San Martín, Loreto y Amazonia en Perú (Lellinger, 1967; 1995a; Funk *et al.*, 2007; ver capítulo 6).

Morley (1975) y Prance (1982) ofrecen ejemplos similares de discontinuidades entre poblaciones de plantas superiores limitadas al escudo de Guayana y el este de Perú. Morley, con el objeto de explicar dichas disyunciones, propuso que las dos poblaciones geográficas de *Mouriri oligantha* Pilg. (Melastomataceae) en un pasado fueron continuas, cuando la humedad era mucha mayor y distribuidas alrededor de la ensenada de la Amazonia, para luego ser franqueada en dos poblaciones por un ciclo de climas secos durante el Pleistoceno. Prance cita en refuerzo a esta teoría del efecto de las fases secas glaciales en la Amazonia central, otras evidencias de especies con distribución similar, tales como *Couepia parilio* DC (Chrysobalanaceae) y *Tassadia guianensis* (Asclepiadaceae) (Pereira, 1977). Las disyunciones de *L. hemiglossa* entre la región guayaneso-amazónica y el oeste de Suramérica pueden ser de igual modo explicadas por ruptura de distribuciones continuas pasadas ocasionadas por ciclos cuaternarios de climas secos. Aunque bien puede considerarse la influencia de otros factores. Klammer (1971) y Haffer (1974) señalaron la existencia de un mar interno en el valle de Amazonas durante las interglaciaciones, el cual se extendió desde el oeste de Perú hasta el valle inferior del Amazonas. Este fenómeno pudo reducir y extinguir las poblaciones de esa área y servir además como medio de transporte de esporas a otras regiones.

7. Debido a la heterogeneidad topográfica de las cumbres tepuyananas, es posible que muchas especies de plantas inferiores con poca tolerancia a la falta de humedad (e.g. poikilohídricos, con esporas clorofilosas) hayan encontrado sitios de supervivencia con optimidad ecológica (microrrefugios) durante las fases secas de las glaciaciones o en otros períodos adversos de su pasado ambiental, promoviendo las altas presiones ambientales (adversidad) procesos de especiación por adaptación evolutiva originando endemismos (e.g. favorecidos por altos niveles ploidales) en algunos casos, y en otros la extinción cuando la presión selectiva fuese más alta de lo requerido para lograr las respuestas y transformaciones adaptativas. Un ejemplo de especiación por adaptación evolutiva en helechos puede reconocerse en *Lindsaea*, *Grammitis*, *Hymenophyllopsis* y *Pterozonium*, géneros con un alto endemismo en las tierras altas de la Guayana (Kramer, 1957; Kramer y Lellinger, 1990; Marciano, 1989b; Lellinger, 1967, 1984, 1995a y b; Berry y Riina, 2005; ver capítulo 6), y con muchísimas especies de *Hymenophyllum* (Vareschi, 1969; Smith, 1985). De igual modo habrían ocurrido procesos de especiación por adaptación evolutiva en taxones liquénicos de los géneros *Cladonia* (Ahti, 1987; Ahti y Sipman, 2013a y b), *Siphula* (Marciano, 2021a) y en los géneros endémicos *Bulbothricella* (Marciano *et al.*, 1996) y *Pseudohepatica* (Jørgensen, 1993; Marciano *et al.*, 2000).

Siphula es una género fruticoso de hongos liquenizados con aproximadamente treinta especies perteneciente a la familia *Icmadophylaceae* Triebel (Lecanorales) (Grube y Kantvilas, 2006, Lücking *et al.*, 2016a). El género presenta una amplia distribución mundial, con su principal centro en el hemisferio sur (Kantvilas, 2002). Las especies carecen de órganos sexuales reproductivos y propágulos vegetativos lo cual afecta su dispersión. Kantvilas (1987, 1994, 1996, 1998, 2002) demostró la presencia de una alta frecuencia de taxones de *Siphula* Australoasiáticos en cada uno de los continentes y extensiones de tierra que una vez formaron parte de Gondwana, e.g. norte y sur de América del Sur y sur de África. La amplia distribución de especies tales como *S. decumbens* y *S. fastigiata* constituyen ejem-

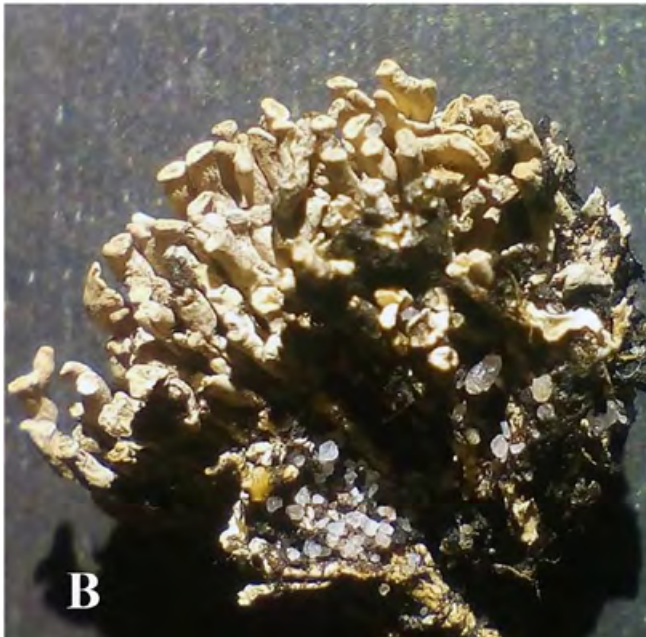


FIGURA 14. Especies de líquenes del género *Siphula* (Icmadophilaceae) endémicas a las tierras altas de la Guayana. Estas especies se conocen solo desde la cumbre del Churí tepui (2350-2400 m), Macizo de Chimantá, localizado al noreste de la Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela. A. *S. chimantensis* V. Marcano. B., *S. subpteruloides* V. Marcano. C. *S. subsimplex* V. Marcano (Marcano, 2021a).

plos de vicariancia revelando las antiguas conexiones de las masas de tierra en la Gondwana. Evidencia biogeográfica parece apoyar la hipótesis que las especies de *Siphula* presentando una distribución restringida a Pantepui pudieron haber evolucionado posteriormente al alzamiento tepuyano, el cual habría tenido lugar setenta millones de años al final del período Cretácico (Briceño *et al.*, 1991, Gibbs &

Barron 1993; Marcano, 2021a). Los datos indican que de las siete especies reportadas desde Venezuela, cuatro están restringidas a Pantepui (*S. carassana*, *S. chimantensis*, *S. subsimplex*, *S. subpteruloides*) y tres especies a un solo tepui (figura 14). La alta concentración de especies de *Siphula* vista en las tierras altas de la Guayana sugiere que esta región puede constituir un centro importante de espe-

ciación y endemismo de *Siphula* en los trópicos (Marcano, 2021a).

8. El origen de la flora de las tierras bajas de la Guayana debe ser visto en la flora relictas que existía antes del *uplift* tepuyano y que pudo sobrevivir a lo largo del tiempo geológico; también en la flora proveniente de las cumbres, y de otras áreas (e.g. Andes) que habría migrado, persistido y/o evolucionado adaptándose a las nuevas condiciones en los microrefugios o bosques de galería (Marcano, 1998a; ver capítulo 7). Sin embargo, esta flora por lo general ha estado bastante afectada por los efectos de las altas precipitaciones que generaron las inundaciones y depósitos de sedimentos durante las interglaciaciones (Salgado-Laboriau, 1980; Marroig y Cerqueira, 1997; Nore, 2000) y por el efecto de la sabanización a partir del fuego y otros factores antrópicos (Folster, 1986; Rull, 1991; Rull y Montoya, 2012).

9. El incremento en el uso de datos moleculares en los análisis filogenéticos ha empezado a revelar que muchas especies pueden presentar niveles altos de diversidad críptica (e.g. la clasificación errónea de dos o más especies como una sola especie nominal) debido a que los caracteres morfológicos son por lo general no distinguibles superficialmente (Bickford *et al.*, 2007). Una limitada diversidad de taxones de plantas pertenecientes a grupos que alcanzan su mayor distribución o son endémicas a los tepuyes (e.g. *Bromeliaceae*, *Rapataceae*, *Sarraceniaceae*), se han estudiado a partir de técnicas filogenéticas moleculares (Givnish *et al.*,

1997, 2000, 2007, 2011; Liu y Smith, 2021). Numerosos ejemplos en anfibios de una única especie con amplia distribución, estudiados a partir de técnicas moleculares, corresponden a complejos de especies crípticas (Funk *et al.*, 2012; Elmer *et al.*, 2013; Gehara *et al.*, 2014; Fouquet *et al.*, 2007a, 2007b, 2014, 2016).

Los datos moleculares y el uso de relojes moleculares, cuando son garantizables, ha conducido a los biogeógrafos a reexaminar los roles de la ruptura de la Gondwana (Givnish y Renner, 2004). Quizás uno de los problemas en estos estudios lo constituye calibrar satisfactoriamente la longitud de las ramas en los árboles moleculares (medidos como los números de sustituciones de nucleótidos inferidos) con la aparente edad de uno o más taxones ancestrales (inferidos a partir de la edad geológica de los más antiguos fósiles conocidos atribuidos a esos taxones). En ausencia de un registro fósil, la aplicación de esta técnica puede ser limitada en la búsqueda del significado o comprobación de eventos de dispersión o vicariancia (Givnish y Renner, 2004).

En todo caso, ciertamente estos estudios pueden ayudar al entendimiento sobre la antigüedad, dispersión y origen de los taxones de las cumbres, no obstante, constituye un reto en el porvenir antes de que desaparezcan como consecuencia del efecto devastador de los factores de reducción y extinción del Antropoceno (Trischler, 2007; Ellis *et al.*, 2010; Cearreta, 2017) y de desplazamiento genético de los que algunos han empezado a llamar el Homogoceno (Larson, 2018).

CAPÍTULO 6

ECOLOGÍA Y FISIOLOGÍA DE LA VEGETACIÓN TEPUYANA

Cualquiera que sea la posición metafísica adoptada y el lugar atribuido a la especie humana en el mundo, el hombre no tiene derecho de destruir ni una sola especie vegetal o animal bajo el pretexto de que no sirve para nada. No tenemos el derecho de exterminar lo que no creamos. El más humilde vegetal o el más minúsculo insecto encierran más misterios o bellezas que la más maravillosa de nuestras construcciones

Jean Dorst, 1972

Antes que la naturaleza muera

1. GENERALIDADES

Una de las estrategias empleadas por Humboldt en el estudio del origen y distribución geográfica de las especies neotropicales fue la de buscar una comprensión de esos fenómenos desde una orientación *ecológica y fisiológica*. El botánico, ecólogo, biogeógrafo y fisiólogo francés-alemán Andreas Franz Schimper (1935) continuó la obra multidisciplinaria de Humboldt —al desarrollar de manera excepcional esta visión tan especial de las ciencias—, sistematizando el estudio de la fitogeografía y ecología sobre una base fisiológica. Schimper acuñó los términos *bosque lluvioso tropical* (tropical rainforest, en inglés) y *esclerofilia* (los cuales se emplean muy a menudo en el presente capítulo), a partir de sus observaciones durante una expedición a Venezuela entre 1882-1883. Schimper supo combinar el trabajo de campo con el trabajo de laboratorio, y buscó correlacionar las estructuras celulares y su fisiología (postulando el origen endosimbiótico de los cloroplastos) con las características ecológicas y climáticas (e.g. temperatura, presión atmosférica, calor, radiación, humedad, viento, composición de los suelos) del hábitat desde donde proceden, considerando su dependencia con la latitud y la altura (e.g. zona de vida, bioma) (Schimper, 1935). Esta orientación de la investigación ecológica, basada en una visión completa e integradora de los hechos biológicos de una macrocomunidad o ecosistema, fue continuada durante el siglo pasado en la región tropical (con especial atención en Venezuela) por Volkmar Vareschi (1992), quien destacaba:

La comprensión ecológica total de tan gigantescas comunidades vegetales —de la Hylaea, de las selvas vírgenes del Orinoco y del Amazonas—, debe resultar del trabajo individual de cada científico, si se espera algo más que una simple suma de datos aislados (Vareschi, 1992: 20).

La vegetación tepuyana, tanto en la Guayana oriental como en la occidental, se encuentra distribuida en las laderas inferiores (cinturón de bosques) y superiores (paredes verticales de piedra) y en las cumbres de los tepuyes, que

ocupan una diversidad de microambientes con microclimas distintos (figura 1). Como vimos en el capítulo anterior, los tipos de vegetación están constituidos por bosquecillos y arbustales, ambos con un sustrato herbáceo terrestre y/o epífito, y una vegetación de herbazales expuesta en espacios abiertos. La vegetación tepuyana adicionalmente presenta una formación que crece sobre rocas (litófila), en lajas, surcos, zanjas o grietas (Riina y Huber, 2003; Huber y Rull, 2019). Esta vegetación colonizadora se compone de un amplio espectro de biotipos que abarca desde cianobacterias, algas costrosas y líquenes, hasta arbolitos enanos —pasando por todas las formas intermedias posibles—, que presentan estructuras y funciones muy específicas como respuestas adaptativas a las características físicas (e.g. altura, suelo, clima) del ambiente.

Un error que han cometido los ecólogos modernos es excluir a la región de Pantepui del contexto general de la alta montaña tropical al abordar el estudio de los fenómenos de adaptación de la vegetación presente en los distintos gradientes altitudinales.

Esta afirmación se basa en el aparente desconocimiento (Rundel, 1994) de un conjunto de respuestas tanto morfológicas como fisiológicas presentes en Pantepui —relacionadas con la temperatura y la radiación—, las cuales son convergentes con las respuestas que exhiben plantas provenientes de los Andes tropicales, Nueva Guinea, Hawái y montañas del este de África (Smith, 1994). Muchas de estas plantas pertenecen a familias comunes, como son principalmente las Cyatheaceae, Blechnaceae, Asteraceae y Bromeliaceae. Si bien es cierto que dichas familias incluyen especies y/o géneros que son diferentes entre la región del Pantepui y las montañas tropicales mencionadas, también es cierto que dichos taxones presentan similitudes en cuanto a los biotipos adquiridos: Pantepui, *Chimantea mirabilis* (Asteraceae), *Ayensua uai-panensis*, *Brocchinia acuminata* (Bromeliaceae), *Orectanthe ptaritepuyana* (Xyridaceae), *Cyathea* spp. (Cyatheaceae), *Blechnum schomburgkii* (Blechnaceae); Andes, *Puya trianae* (Bromeliaceae), *Coespeletia timotensis*, *Senecio* (Asteraceae), *Blechnum arborescens* (Blechnaceae),

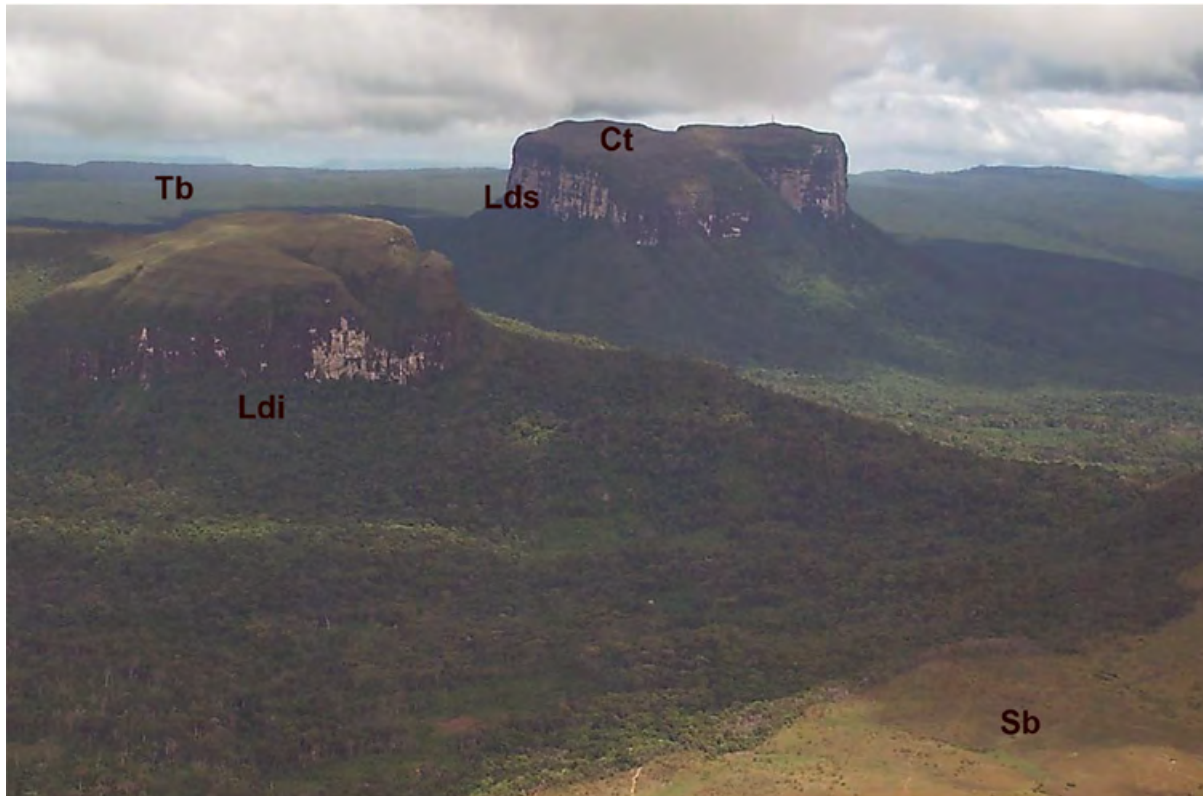


FIGURA 1. Vista aérea de los tepuyes Venado y Tapoche en proximidad al Auyán tepuí, donde se aprecia la distribución del bosque mesotérmico en las laderas bajas y con menor densidad en las laderas medias del tepuí. Ct = Cumbre tepuyana; Ldi= ladera inferior; Lds = Ladera superior; Tb= tierras bajas, Sb = sabanas. Foto aérea del autor en sobrevuelo en el 2008.

Cyathea (Cyatheaceae); África, *Senecio keniodendron*, *S. brassica*, *Carduus keniophyllum* (Asteraceae), *Lobelia telekii*, *L. keniensis* (Campanulaceae); Nueva Guinea, *Cyathea atros*, *C. gleichenoides* (Cyatheaceae); Hawái, *Argyroxiphium sandwicense* (Asteraceae) (Smith, 1994).

La característica de la vegetación de la alta montaña tropical o mal llamada *vegetación alpina tropical*, es la de presentar, en la medida que la altura se incrementa, arbustos y hierbas de tamaño reducido y una vegetación dominada por plantas en forma de roseta: perennes, soportadas por tallos leñosos no ramificados o poco ramificados, con hojas muertas retenidas sobre el tallo por muchos años (Beck, 1994; Smith, 1994). Por tal razón, el enfoque y tratamiento del estudio de las adaptaciones que exhibe la vegetación de las cumbres tepuyanas, deben comportar los mismos criterios que se emplean al abordar el estudio de la vegetación de la alta montaña tropical: el efecto de la altura sobre la vegetación (Rundel, 1994; Marcano *et al.*, 2009a y b).

Un hallazgo que hiciera Humboldt, que se considera sumamente importante en el contexto de esta discusión, es el descubrimiento de la línea de transición del bosque en la alta montaña tropical. A mediados del siglo pasado, encontramos en la literatura europea, representada principalmente por los trabajos de Hedberg (1951, 1964) y Troll (1968, 1973), referencias acerca de la existencia de una línea de transición en la alta montaña cercana a los tres mil metros (Rundel, 1994; Richardson y Friedland, 2007). En esta línea el bosque se reduce abruptamente e inicia una vegetación caracterizada por un aspecto pobre y de alta resistencia a las bajas temperaturas. No obstante, ya en 1800 Humboldt había precisado en su *Geographie der Pflanzen den Tropen-Landern* (1807) esta línea de transición (*timberline*), la cual ubicaba en un rango de 1500-2000 toesas, equivalente a los tres mil a cuatro mil metros de altura. Esta observación la logró a partir de sus estudios sobre la distribución de la vegetación en los Andes de Ecuador y Perú, en las montañas de México y en los Himalayas. La «ley de Humboldt», la cual estableció en 1817, propone que, en términos de la temperatura, la latitud

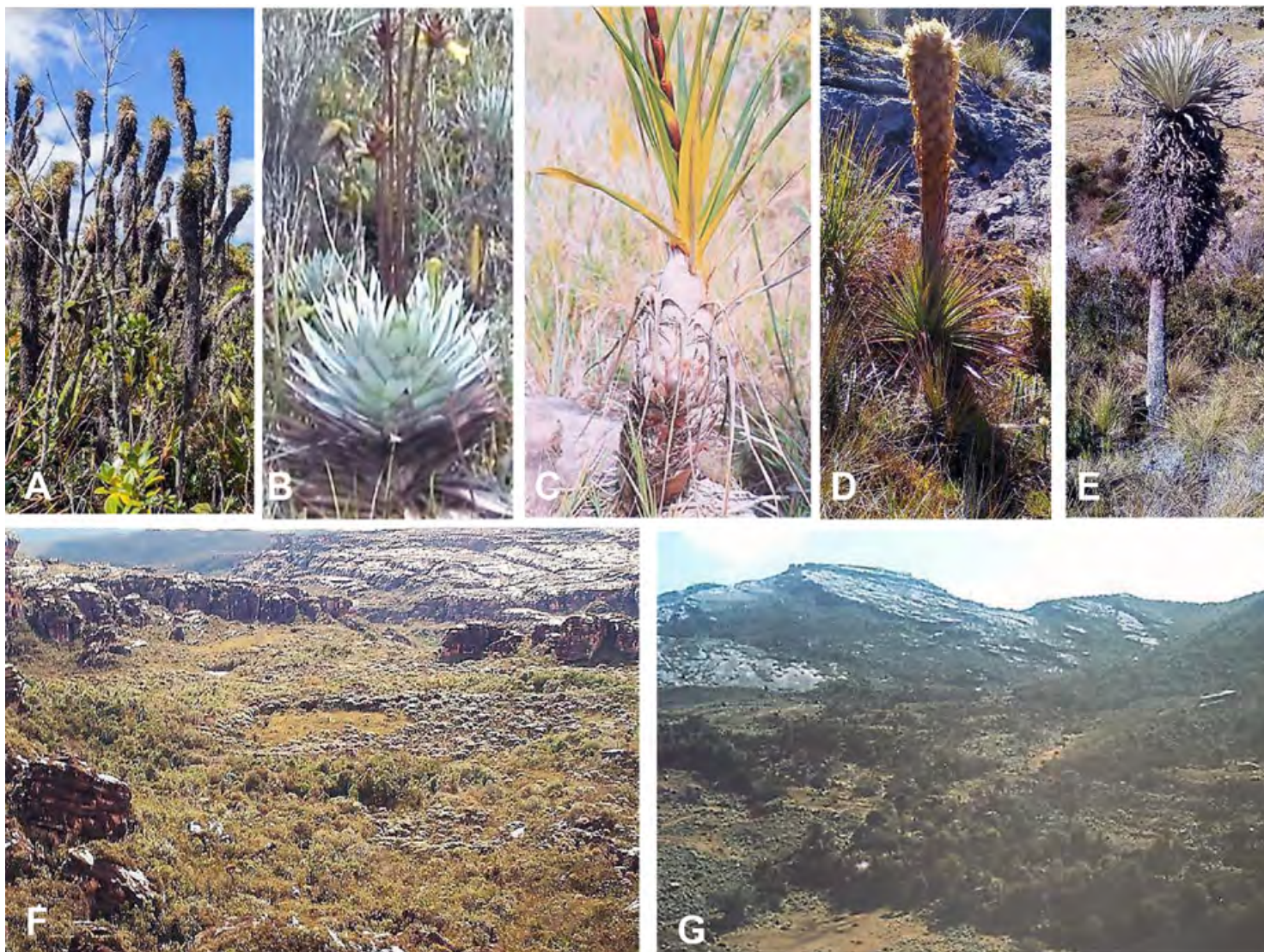


Lámina 1. La fisionomía de la alta montaña tropical está determinada en primer lugar por la altura y en segundo lugar por la temperatura, radiación y el viento, los cuales moldean las formas de vida independiente a la latitud. Este hecho lo reconocemos tanto en los páramos andinos como en las cumbres altotepuyanas, entre los más variados taxones de plantas en forma de rosetas como asteráceas, bromeliáceas y xyridáceas, donde las hojas y otras estructuras desarrollan una densa pubescencia en grado variable y/o las hojas viejas se acumulan alrededor de los tallos a fin de servir de cobijo protector contra el viento y el frío. A. *Chimantaea mirabilis*, presentando un tronco de hasta cuatro metros de altura, Churí tepuí, Chimantá. B. *Orectanthe ptaritepuyana*. Churí tepuí, Chimantá. C. *Brocchinia acuminata*, la cual presenta una roseta con hojas secas que recubren la parte superior de un tronco que alcanza hasta tres metros de altura, Auyán tepuí. D. *Puya trianae*, páramos Los Puentes, serranía La Culata, Andes venezolanos. E. *Coespeletia* aff. *timotensis*, páramos Los Puentes, serranía La Culata, Andes venezolanos, con un tronco superior a cinco metros de altura. F. Vista de la cumbre del Churí tepuí (2100-2200 m), donde se aprecian bosquecillos achaparrados de *Bonnetia* y otras especies leñosas enanas como consecuencia del efecto de la altura y la alta radiación. G. Páramo de los Conejos (3200-3300 m), serranía La Culata, Andes venezolanos, bosques de *Polylepis sericea* (chirrivitales), de aspecto también achaparrados por efecto de la radiación, bajas temperaturas y la acción del viento. Ambas regiones, a pesar de las diferencias altitudinales, se ubican en el *timberline*, definido por un piso térmico entre los 10.5-11.5°C (ver sección 5.9) (fotos del autor).

se compensa por la altitud, y la línea de transición ocurre en altitudes más bajas en la medida que uno se desplaza desde el Ecuador al Ártico (Salisbury y Ross, 1992). Si Humboldt hubiese tenido la oportunidad de ascender y explorar las cumbres tepuyanas, desde su curiosidad y talento únicos, habría notado la existencia de esta línea de transición, que resulta evidente para cualquier observador que divisa desde lejos los tepuyes (Farrera *et al.*, 1999). Estos destacan por su característico cinturón de vegetación, que se va haciendo cada vez más reducido en densidad y tamaño, en la medida que se asciende hasta alcanzarse la cima (figura 1).

La biogeografía ha demostrado las conexiones entre la flora de Pantepui con respecto a la flora de los Andes (Maguire, 1970; Steyermark, 1966, 1979a y b; Huber, 1988; Berry y Riina, 2005; Marciano, 2021a,b,c). Desde un punto de vista geológico, los sucesos de especiación y evolución fueron simultáneamente condicionados por cambios climáticos y de la litosfera a partir de la división del continente de la Gondwana. En las asteráceas, *Chimantaea* y *Coespeletia* presentan afinidades taxonómicas y biotípicas determinadas por potenciales genéticos de respuestas adaptativas comunes. Estos potenciales genéticos de adaptación son también compartidos por familias diferentes como las bromeliáceas. En ella apreciamos cómo *Puya trianae* en los Andes (Morillo *et al.*, 2017), recurre a las mismas estrategias que *Chimantaea* y *Coespeletia* para asegurar una compensación del balance de calor del tallo, hojas y otras estructuras a partir de un incremento de la pubescencia ante el descenso de la temperatura del aire (Miller, 1994). Adicionalmente, acumulan las hojas viejas alrededor de los tallos a fin de servir de cobijo para protegerse del efecto desecador y enfriador del viento (Smith, 1994), lo cual también ocurre en *Orectanthe ptaritepuyana* (Xyridaceae) y en *Brocchinia acuminata* (Bromeliaceae) (lámina 1).

2. ASPECTOS FUNCIONALES DE LA FORMA Y DIMENSIÓN DE LA HOJA

La fisionomía de las formaciones vegetales se puede concebir como una expresión de las funciones de las hojas que conforman las distin-

tas especies que las componen (Parkhurst y Loucks, 1972; Taylor, 1975; Knoll, 1984). Al presentar diversas formas y medidas, las hojas representan el resultado de las adaptaciones definidas por cada especie a las condiciones de requerimientos energéticos, temperatura del aire, vientos e intercambio de agua en su ambiente (Smith y Geller, 1980; Geller y Smith, 1982; Edwards, 1998; Beerling *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2015). Acordando a Taylor (1975), la forma óptima de la hoja sería una consecuencia de la interacción de la energía absorbida del medio que la rodea, la temperatura del aire, el viento, la medida de la hoja y la resistencia de la hoja a la difusión del vapor de agua. Esta relación se encuentra expresada en la ecuación clásica de presupuesto energético de Gates y colaboradores (1968):

$$Q_{\text{abs}} = \sigma \epsilon T_L^4 + K_1 (V/D)^{1/2} (T_L - T_a) + L \frac{(sP_L(T_L) - (rh)sP_a(T_a))}{r_i + K_2 (W^{0.2} D^{0.55} / V^{0.55})}$$

donde Q_{abs} = total de la radiación absorbida ($\text{ergs cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)

T_L = temperatura de la hoja ($^{\circ}\text{K}$)

T_a = temperatura del aire ($^{\circ}\text{K}$)

V = velocidad del aire (cm s^{-1})

σ = constante de Stefan-Boltzmann ($5,67 \times 10^{-5} \text{ ergs cm}^{-2} \text{s}^{-1} \text{K}^{-4}$)

ϵ = emisividad de la hoja (0.94-1.0; tal como determinada por Idso *et al.*, 1969)

rh = humedad relativa (0-1)

L = calor latente de evaporación del agua (ergs g^{-1})

r_i = resistencia de la hoja a la difusión de vapor de agua (S cm^{-1})

D = características de la dimensión de la hoja (largo en cm)

W = ancho de la hoja, perpendicular a D (cm)

$sP_L(T_L)$ = densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura de la hoja (g cm^{-3})

$sP_a(T_a)$ = densidad de saturación del vapor de agua a la temperatura del aire (g cm^{-3})

$K_1 = 1.13 \times 10^4$ cuando W es < 5 cm y 6.98×10^3 cuando W es > 5 cm

$K_2 = 1.56$ cuando $W < 5$ cm y 2.10 cuando $W > 5$ cm

De tal manera, la hoja puede absorber mayores cantidades de energía (Q_{abs}) en la medida que aumente su dimensión (D) y disminuya su resistencia difusiva (r_i). Así, hojas de pequeña superficie son dadas a tolerar mayores cantidades de energía (temperatura) transferidas en sus ambientes —aumentando su resistencia difusiva—,

FIGURA 2. Formas de
hojas de especies de
pisos
submesotérmicos-
mesotérmicos
rodeando los tepuyes.

1. *Achnopogon*.
2. *Calea*. 3. *Clibadium*.
4. *Conyza*.
5. *Eupatorium*,
6. *Mikania*. 7. *Miconia*.
8. *Oyedaea*.
9. *Piptocarpha*. 10. *Psila*.
11. *Vernonia*.
12. *Vernonia*.
13. *Byrsonima*.
14. *Croton*.

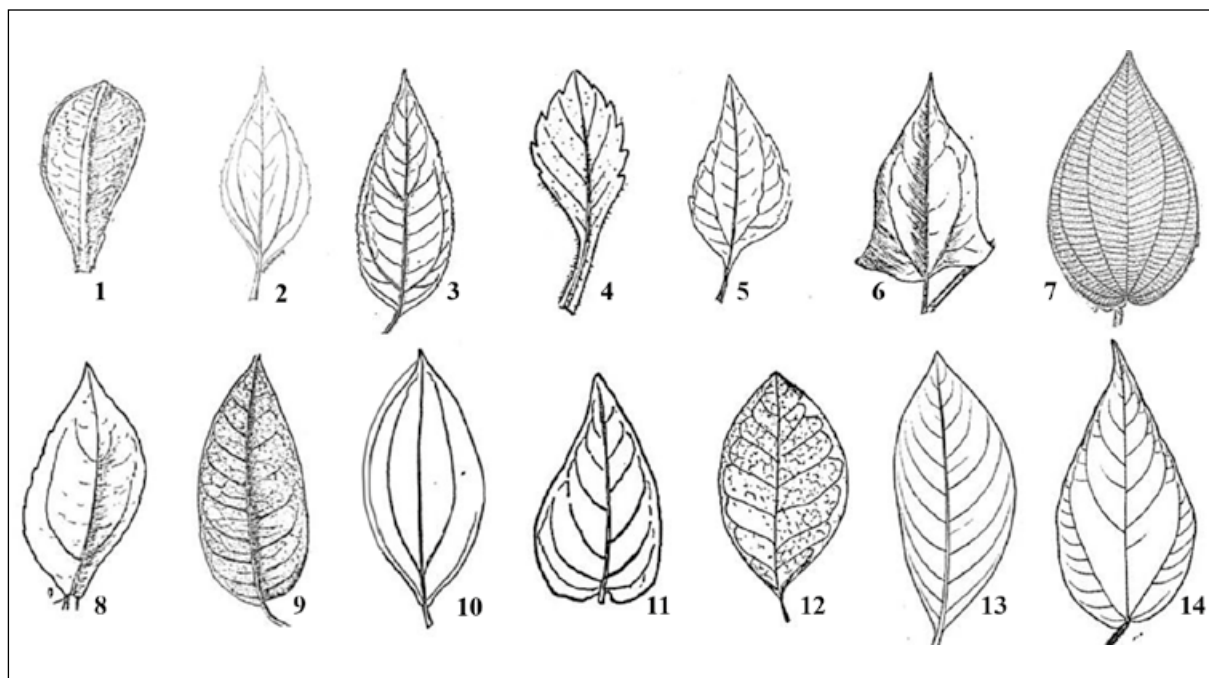
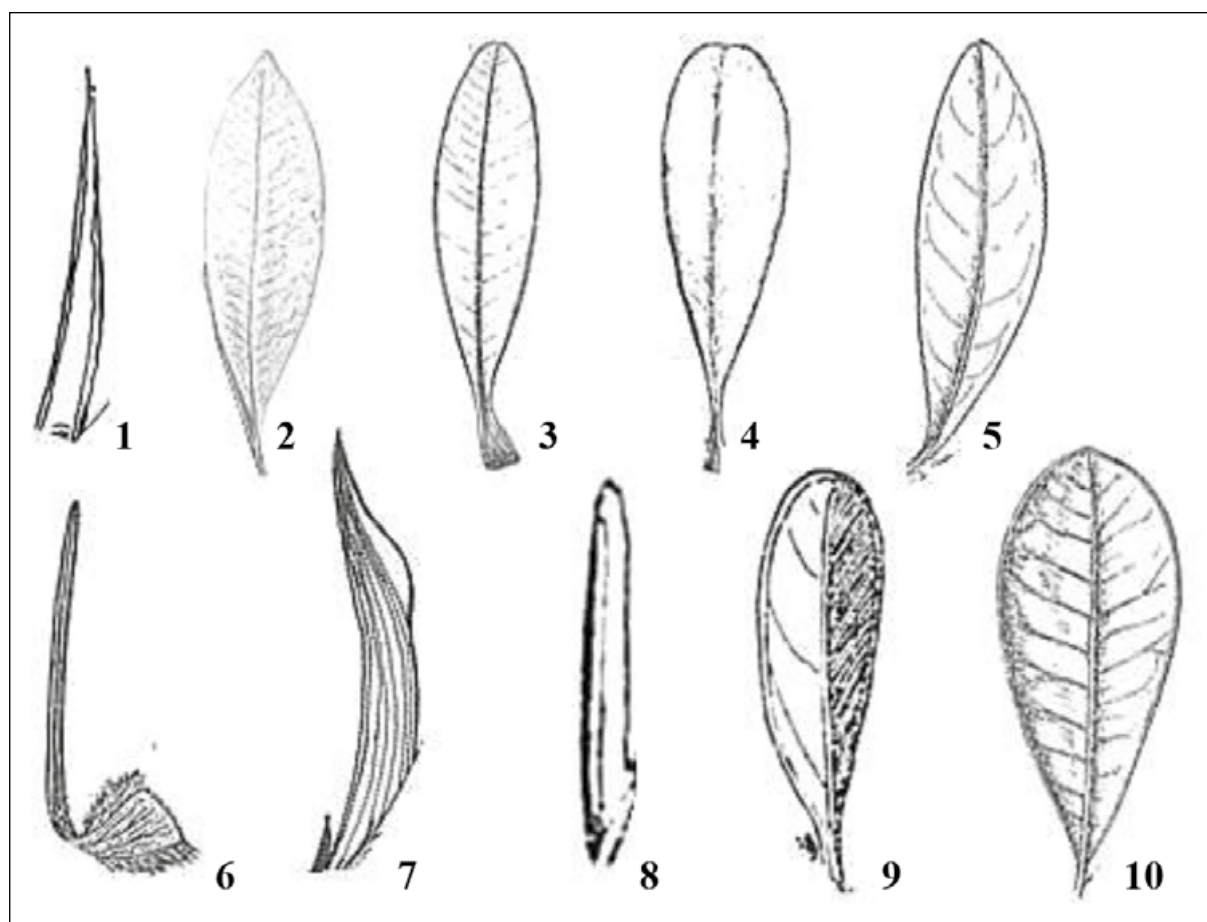


FIGURA 3. Formas de
hojas de taxones de
pisos submicrotérminos
altotepuyanos con alta
endemidad. 1. *Ayensua*,
2. *Eurydochus*.
3. *Glossarium*.
4. *Neblinaea*. 5. *Quelchia*.
6. *Chimantaea*.
7. *Brocchinia*. 8. *Duida*.
9. *Stenopadus*.
10. *Stomatochaeta*.



que hojas de mayor superficie, las cuales están mejor adaptadas a demandas energéticas o temperaturas menores, exhibiendo una menor resistencia difusiva (Taylor, 1975). Esta regla es considerada potencialmente útil para definir condiciones climáticas del pasado, a partir del estudio de fósiles que conserven sus dimensiones y rasgos foliares (Taylor, 1975; Marcano, 1994a; Edwards, 1998; Beerling *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2015; ver sección 6.10 de este capítulo).

Las hojas del bosque montano correspondientes a especies presentes en el dosel o partes altas de la estructura (figura 2), muestran tipos foliares dominantes con formas cortamente elípticas, delgadas, serruladas o crenadas, ápices alargados o *punta de gotero* y de amplia superficie (> 20 , $< 180 \text{ cm}^2$) calificados por Vareschi (1992) como mesófilos. En el sotobosque o partes medias del bosque, se aprecian hojas de superficie extremadamente amplia ($> 180 \text{ cm}^2$), de tipo macrófilas *sensu* Vareschi (e.g. melastomataceas, clusiáceas).

En cambio, las hojas características de las especies altotepuyanas (figura 3), exhiben una tendencia hacia formas largamente elípticas, engrosadas, con márgenes enteros, ápices redondeados o muy cortamente acuminados y menor superficie foliar ($< 180 \text{ cm}^2$) (e.g. *Chimantaea*, *Stomatochaeta*, *Brocchinia*, *Ayensua*). Estas formas adaptativas de la hoja pueden compensar los excesos de energía transferida a la hoja por el medio. En los ambientes altotepuyanos donde se imponen niveles altos de radiación absorbida (Q_{abs}), las hojas se simplifican y reducen sus dimensiones, mientras los niveles de menor radiación absorbida (Q_{abs}) en las laderas inferiores tepuyanas y en el sotobosque, contribuyen con el desarrollo y expansión de la lámina foliar.

Las clases de medidas de hojas adoptadas por Vareschi (1992) corresponden a la clasificación de Raunkiaer (1934), quien notó que las hojas en la vegetación de clima tropical son grandes (figura 4), de medida mediana en bosques de clima templado y pequeñas en condiciones secas (tundra, herbazales o desiertos). Después de estudiar innumerables especies en distintas regiones del mundo, Raunkiaer limitó a seis clases las medidas de hojas, y definió un límite superior para las ho-



FIGURA 4. Hoja macrófila *sensu* Raunkiaer et Vareschi (*Clusiáceae*) (40 cm de largo x 19 cm de ancho), adaptada a incrementar la captación de radiación en el sotobosque correspondiente a un bosque montano mesotérmico de Guayana. Estas hojas superan un área de $\sim 500 \text{ cm}^2$, lo cual constituye una característica de algunas especies umbrófilas. Las clusiáceas, al igual que las plantas insectívoras, pueden considerarse un grupo de gran éxito evolutivo, por disponer de distintas alternativas metabólicas, en este caso de un sistema fotosintético intercambiable de rutas $\text{C}_3 \leftrightarrow \text{CAM}$, no solo en el mismo individuo sino en distintas partes orgánicas o espaciales, incluso de la misma hoja (Lüttge, 2007: 203-209; ver sección 5.3) (foto del autor).

jas de medida más pequeñas (*leptófilas*) en 25 mm^2 que multiplicado por nueve, determinarían los límites de las otras clases: *nanófilas*,



FIGURA 5. *Neblinaria celiae* (Theaceae), una roseta arbustiva endémica a la cumbre bastante lluviosa del cerro Neblina en el extremo sur de Venezuela. Su forma de crecimiento se destaca por ramificaciones esparcidas a modo de candelabros, rosetas con hojas terminales masivas y una gruesa corteza en los troncos.

225 mm²; *micrófilas*, 2025 mm²; *mesófilas*, 18.225 mm²; *macrófilas*, 164.025 mm², y *megáfilas*, > a la clase 5. Según Cain y Castro (1959), «aunque las hojas compuestas pueden ser abundantes en los estratos superiores de los bosques lluviosos de la Guayana, las hojas de medida mesófilas son usualmente dominantes en todos los estratos».

Por tanto, la resistencia a la transferencia de calor radiativo a la hoja (r_c) debería disminuir con el incremento de la altura, lo cual queda expresado por la ecuación de balance energético dada por Meinzer y colaboradores (1994):

$$r_c = \frac{\rho C_p}{4 \varepsilon \sigma T_a^3}$$

donde ε = emisividad de la hoja (0.94-1.0)

donde σ = constante de Stefan-Boltzmann (5.67 x 10⁻⁵ ergs cm⁻² s⁻¹ °K⁻⁴)

donde T_a = temperatura del aire (°K)

donde ρC_p = capacidad de calor volumétrico del aire

Estos factores afectan la temperatura de la hoja mediante su influencia sobre la radiación, convección y evaporación. Sin embargo, existen un conjunto de adaptaciones morfológicas que determinan modelos de regulación térmica de la hoja, los cuales están presentes con frecuencia en la vegetación de las cumbres tepuyanas. La pubescencia juega un rol muy importante (e.g. *Chimantaea*), a partir del incremento de su espesor o densidad, a fin de eludir el efecto de la temperatura del aire (Meinzer *et al.*, 1994). La pubescencia produce un incremento de la temperatura de la hoja (y de toda la planta), el cual se ha demostrado (en otras asteráceas) que es mayor en la medida que la altura se incrementa para la especie en las altas montañas tropicales. En cambio, en la vegetación de las selvas, la característica dominante es la ausencia de pubescencia en las hojas (glabrescencia), que va en concordancia con los modelos de balance energético determinados según la altura y la temperatura del aire.

La geometría de roseta influye en el balance térmico de la hoja a partir de crear un efecto de calentamiento parabólico en los ápices (Meinzer *et al.*, 1994). Este efecto es apreciado no solo entre las asteráceas, xyridáceas o bromeliáceas cuando crecen en alturas > 2000 m, sino también entre las theáceas, como por ejemplo en *Neblinaria celiae* Maguire (= *Bonnetia maguireorum* Steyermark) conocida solo entre los 1700-2200 m de altura en el cerro Neblina (figura 5), en el extremo sur de Venezuela (Maguire, 1955; Maguire, 1972b; Steyermark 1984; Givnish *et al.*, 1986; Brewer-Carías, 1988). Maguire (1955) reportó durante la noche temperaturas mínimas cercanas a los 5°C en la cumbre cerca de poblaciones de *Neblinaria* a mil ochocientos metros de elevación. Sin embargo, es posible que ocurran temperaturas alrededor del punto de congelación (Huber, 1988), las cuales han influido en condicionar y determinar la forma de crecimiento en forma de roseta y arbustiva durante la historia evolutiva de muchísimas otras especies en la región de la alta montaña tropical (Rundel, 1994).

3. IMPLICACIONES ECOFISIOLÓGICAS DE LA DIFERENCIACIÓN DEL METABOLISMO FOTOSINTÉTICO

En el sustrato herbáceo del bosque o sotobosque, destaca la presencia de especies con diversos metabolismos fotosintéticos. Dichas especies se caracterizan por presentar adaptaciones consistentes a condiciones de alta humedad (hidrofilia) y poca luz (esciofilia). Las relativas altas cantidades de CO_2 en el sotobosque contribuyen con el desarrollo de la vegetación, lo cual compensa la insuficiencia de luz (Vareschi, 1992). Los gradientes microclimáticos existentes en el dosel de árboles hospederos individuales ofrecen una variedad de nichos que pueden ser explotados por especies con diferentes metabolismos (Hietz y Briones 1998; Silvera y Lasso, 2016). De esta manera, encontramos un metabolismo dominante donde el CO_2 lo fija la enzima ribulosa-difosfato-carboxilasa por medio de una reacción en la que resulta la síntesis de ácido fosfoglicérico, constituido por tres átomos de carbono (C_3). En estas plantas, alrededor de 1/3 del CO_2 consumido por fotosíntesis se libera de nuevo por fotorrespiración (Medina, 1977). Las algas, briófitos y helechos exhiben un metabolismo C_3 , el cual es dominante también entre las especies de angiospermas del bosque mesotérmico guayanés (Ramírez y Briceño, 2015).

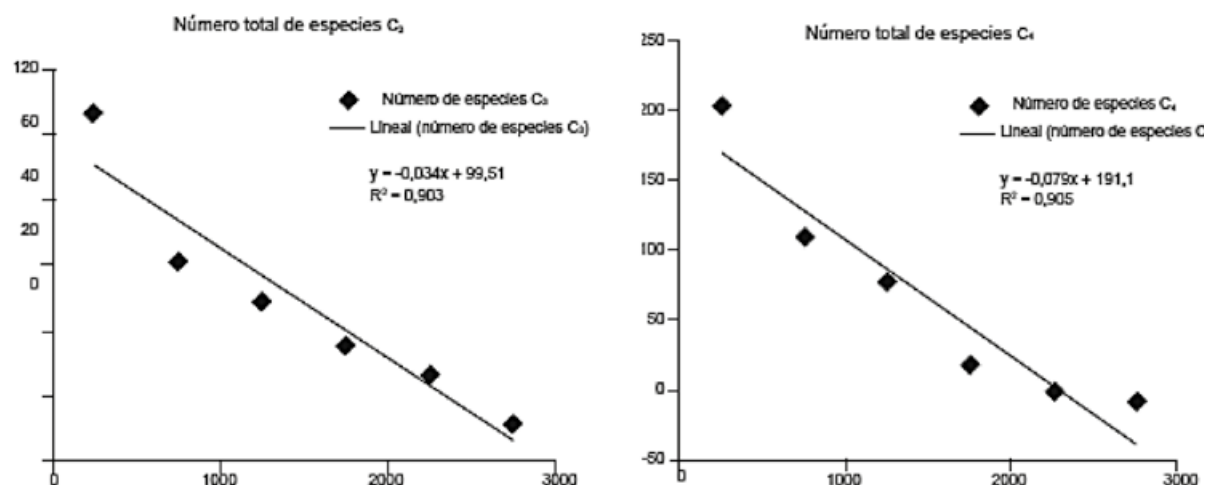
También encontramos en el sotobosque plantas con un metabolismo donde la fijación de CO_2 se realiza en la noche; entre los representantes de un metabolismo ácido crassulaceano (CAM) figuran bromeliáceas (*Aechmea*, *Ananas*, *Tillandsia*), clusiáceas (*Clusia*), aráceas (*Philodendron*, *Anthurium*), piperáceas (*Peperomia*) y orquídeas (*Epidendrum*, *Cyrtopodium*) (Gibson, 1982; Lüttge, 2007; Ramírez y Briceño, 2015; Silvera y Lasso, 2016). Se estima que hasta el cincuenta por ciento de las especies de orquídeas epifíticas tropicales exhiben grados diferentes de CAM (Silvera *et al.*, 2005) con un gradiente de especies C_3 a CAM débil hasta modos fuertes CAM, y un 25–38 % de las especies epifíticas de bromeliáceas utilizan CAM (Zotz, 2004; Crayn *et al.*, 2004). Por tal razón, se esperarían encontrar valores semejantes entre las especies de los bosques mesotérmicos tepuya-

nos. Las plantas con metabolismo CAM encuentran ventajas al fijar CO_2 de noche (o sea, que abren sus estomas cuando el gradiente hídrico planta-atmósfera es menor y en ausencia de radiación solar) y lo acumulan en forma de ácidos orgánicos para ser incorporados en carbohidratos al día siguiente (Medina, 1977); los requerimientos de humedad son mínimos, colocándolas en ventaja por encima de las C_3 y C_4 en hábitats con limitaciones hídricas o con alta intensidad lumínica.

El metabolismo C_3 es considerado muy antiguo y característico de especies de ambientes umbrófilos y húmedos propios de bosques que tienen su origen a finales del Devónico cuando las presiones parciales de CO_2 eran altas (ver sección 6.10). El metabolismo CAM parece derivar de una evolución paralela entre el C_3 y C_4 . La antigüedad del CAM y C_4 es considerada reciente, más antiguo el primero que el segundo si se atiende a su distribución taxonómica (Gibson, 1982; Gil-Martínez, 1995). Sin embargo, el metabolismo CAM está adaptado a ambientes muy secos, con alta luminosidad y temperaturas nocturnas no excediendo los 25°C , lo cual podría sugerir el origen de muchas especies de bromeliáceas, piperáceas y orquídeas desde ambientes desérticos antes del Mioceno, para luego colonizar ambientes umbrófilos y húmedos después del Pleistoceno (Givnish *et al.*, 2004, 2011). La presencia de theáceas (*Bonnetia*) y bromeliáceas (*Brocchinia*, *Lindmania*, *Pitcairnia*) en las cumbres tepuyanas donde las temperaturas son bajas ($9\text{--}12^\circ\text{C}$), exhibiendo un metabolismo C_3 y adaptadas eficientemente a hábitats que presentan intensidades altas de radiación (UV y PAR, ver Capítulo 3), podría sugerir la existencia de un metabolismo relictivo (Givnish *et al.*, 2011).

Las tierras bajas y medias (0-1500 m) están caracterizadas por gramíneas C_4 , mientras que las tierras altas (1500-3000 m) están dominadas por gramíneas C_3 (figura 6) (Giraldo-Cañas, 2014). Según Percy y Ehleringer (1984), la ausencia de gramíneas C_4 en hábitats de sombra puede ser debido a que no ha habido un tiempo suficiente para una adaptación evolutiva de esta vía fotosintética a este tipo de ambientes, dado que solo se ha desarrollado recientemente en

FIGURA 6. Número de especies de gramíneas C_3 y C_4 para el gradiente altitudinal de la Guayana venezolana (según Giraldo-Cañas, 2014).



ambientes cálidos y áridos. Al respecto, Chazdon (1978) comentó que la vía C_4 se desarrolló en gramíneas de origen tropical, durante el Mioceno, época en la cual las gramíneas C_4 también se expandieron a partir de un origen múltiple (Vicentini *et al.*, 2008). Por otra parte, Vicentini y colaboradores (2008), mostraron que los orígenes de las C_4 podrían remontarse al Oligoceno (hace treinta y dos millones de años).

Adicionalmente, hay especies que pueden presentar un metabolismo intermedio CAM \leftrightarrow C_3 . Ellas pueden cambiar desde CAM a C_3 en la medida que se incrementa el estrés por sequía y pueden retornar otra vez cuando cesa el estrés. Los cambios rápidos de un metabolismo C_3 a CAM están determinados a partir de parámetros externos tales como las relaciones de agua, régimen de temperatura día/noche y la luz (Lüttge, 2007). Entre las especies tepuyanas, las cuales presentan este metabolismo, se hallan las del género *Clusia* y *Peperomia* (figura 4), que además pueden presentar un metabolismo exclusivo C_3 o CAM sin condiciones intermedias (Ting, 1985; Lüttge, 2007). Esta variabilidad de respuestas ecofisiológicas es observada:

1. Entre especies diferentes bajo las mismas condiciones ambientales.
2. En una misma especie bajo condiciones ambientales diferentes.
3. También entre dos hojas diferentes de un nodo en la misma planta, cuando ellas están bajo condiciones microambientales diferentes.

Esta plasticidad metabólica capacita a estas especies a colonizar con facilidad distintos pisos térmicos o altitudinales, por lo cual podemos hallarlas tanto en los bosques mesotérmicos de las laderas inferiores como en las zonas de transición, laderas superiores e incluso en las propias cumbres altotepuyanas (e.g. *Clusia*).

El mayor costo energético del metabolismo C_4 , en comparación con el C_3 , lo excluye de hábitats sombreados. La mayor capacidad fotosintética de las plantas C_4 , y la dependencia térmica de la fotorrespiración de las C_3 (Chollet y Ogren, 1975), trae como consecuencia que la capacidad competitiva de las C_4 en hábitats cálidos y áridos sea considerablemente mayor que en las C_3 (Medina, 1977). Esto explica su ausencia en el bosque mesotérmico y su dominancia en las sabanas o sitios abiertos secos en bajas o muy grandes alturas (Marcano *et al.*, 2009a y b).

En la alta montaña tropical andina se observa una disminución progresiva conforme aumenta la altura, de plantas C_3 desde la zona del bosque mesotérmico ($C_4/C_3 = 0.02$) hasta el *timberline* ($C_4/C_3 = 0.21$), probablemente como consecuencia de la reducción de las presiones parciales de O_2 y el incremento de los niveles de luminosidad (Marcano *et al.*, 2009a y b). Ello podría afectar positivamente la asimilación de CO_2 y la tasa fotosintética (Björkman, 1966). Tal estrategia adaptativa, relacionada con la fotorrespiración y altos puntos de compensación de CO_2 en estas plantas (Chollet y Ogren, 1975), pudiera compensar la baja disponibilidad de

CO₂ en las regiones de mayor altitud en la alta montaña tropical. Sin embargo, por encima de los cuatro mil metros dominan las especies con metabolismo C₄ (C₄/C₃ = > 1), con la ausencia de fotorrespiración y bajos puntos de compensación de CO₂ (Pearcy and Ehleringer, 1984; Cowling and Sykes, 1999), evitando pérdida de CO₂ desde el mesófilo y una más eficiente asimilación en comparación con plantas C₃. Esto compensa las bajas presiones parciales de O₂, N₂ y CO₂ existentes en esas alturas (Street-Perrott *et al.*, 1997; Marcano *et al.*, 2009a y b). De cualquier forma, los modelos de biomas sugieren que el balance competitivo se proyecte hacia un incremento de plantas C₄ en todas las elevaciones de los trópicos (Jolly y Haxeltime, 1997), incluso durante los últimos veintidós mil años cuando los niveles de pCO₂ fueron muy bajos (Street-Perrott *et al.*, 1997).

Lo anterior demuestra que la evolución de las plantas C₄ no pudo haber sido conducida por una presión selectiva en la que interviniera como factor decisivo las altas temperaturas, sino más bien altas intensidades lumínicas y el estrés hídrico. De tal manera, la humedad alta y los bajos niveles de luminosidad del bosque mesotérmico, excluyen tipos de adaptaciones metabólicas representativas de especies C₄, las cuales son más características de los ecotonos y sabanas de las tierras altas de la Guayana (Giraldo-Cañas, 2014). Sin embargo, la adaptación de ciperáceas con una ruta fotosintética C₄ (e.g. *Cephalocarpum*, *Bulbostylis*, *Didymian-drum*, *Rhynchospora*, *Everardia*, *Cladium*) en las laderas superiores y cumbres tepuyanas (> 1500 m), las cuales presentan una alta abundancia y endemismo (Maguire, 1970; Huber, 1988; Berry y Riina, 2005; Ramírez y Briceño, 2015; Riina *et al.*, 2019), pudiera obedecer a las mismas ventajas metabólicas que en la alta montaña tropical andina (> 4000 m) poseen las plantas C₄ donde son dominantes (Jolly y Haxeltime, 1997; Street-Perrott *et al.*, 1997; Marcano *et al.*, 2009a y b): mecanismos para concentrar CO₂ que las hacen más eficientes que las plantas C₃ en bajas pCO₂ con respecto al uso de carbón, nitrógeno y agua (Street-Perrott *et al.*, 1997).

4. SIGNIFICADO ECOFISIOLÓGICO Y GENÉTICO DE LA FRECUENCIA ESTOMÁTICA

La densidad (*eh*) y la frecuencia estomática (ϕ) suelen constituir una expresión de los límites de la respuesta genética de la planta ante las necesidades de establecer un balance ecofisiológico de intercambio de CO₂ y pérdida de agua (Cowan, 1977; Cowan y Farquhar, 1977; Matthews, 2019). Aunque la densidad y la frecuencia estomática dependen para tales fines del diámetro del poro y del movimiento de cierre de las células oclusivas, no hay duda que reflejan un largo y complejo proceso evolutivo en su adaptación a condiciones microambientales específicas (Woodward, 1987; McElwain y Chaloner, 1995; Wagner *et al.* 1996; Beerling *et al.*, 2001). Ello ha conducido a una aceleración del ciclo hidrológico y una expansión de zonas de clima favorables para las plantas a partir de intercambios de energía y vapor de agua con la atmósfera (Berry *et al.*, 2010).

La densidad estomática (*eh*) de la vegetación terrestre arbórea C₃, parece estar relacionada con los niveles de la pCO₂, lo cual se ha podido constatar en la dinámica de la pCO₂ glacial-interglacial e incluso desde el Mioceno hasta el Pleistoceno. La evidencia sugiere que la disminución de *eh*, se correlaciona con el incremento paleohistórico de los niveles atmosféricos de la pCO₂ en especies arbóreas del Cenozoico, principalmente para los últimos doscientos años de la *era industrial*, lo cual se ha reconocido a partir de hojas fósiles de árboles y datos experimentales (Wagner *et al.*, 1996). Sin embargo, el registro fósil de plantas semejantes a helechos del Paleozoico y Mesozoico, indican que el aumento de la frecuencia estomática fue necesario para aliviar las presiones de las altas temperaturas sobre la hoja en ambientes con altos niveles de CO₂ al favorecer la transpiración (Beerling *et al.*, 2001).

La frecuencia o densidad de estomas, también está relacionada con los niveles de humedad y luminosidad en los hábitats donde crecen las especies (Givnish, 1988; Woodward y Kelly 1995). La densidad (*eh*) puede variar entre 1–30 estomas/mm² en algunas bromeliáceas

(Martin, 1994) y de 30–62 estomas/mm² en aráceas (Lorenzo *et al.*, 2010). En cambio en *Clusia*, los valores pueden ser > 180 estomas/mm² (Holbrook y Putz 1996), y en otras plantas terrestres expuestas a recibir radiación alta, las densidades pueden alcanzar hasta seiscientos estomas/mm² (Larcher, 2003). Se ha demostrado que esta relación ocurre en plantas vasculares, incluyendo helechos, procedentes de bosques tropicales sudamericanos (Ludlow y Wolf, 1975; Roth y Mérida, 1979; Rozendaal *et al.*, 2006; Camargo y Marengo, 2011). Esta expresión ecofisiológica fue bien documentada por Marcano (1994a) a partir de un estudio de las correlaciones entre la densidad estomática y las condiciones microambientales en mil cuatrocientos cinco ejemplares pertenecientes a ciento veintiséis especies, cuarenta géneros y veintidós familias de helechos neotropicales, con especial referencia a especies procedentes de las tierras de la Guayana, incluyendo la región de Pantepui (tablas I y II).

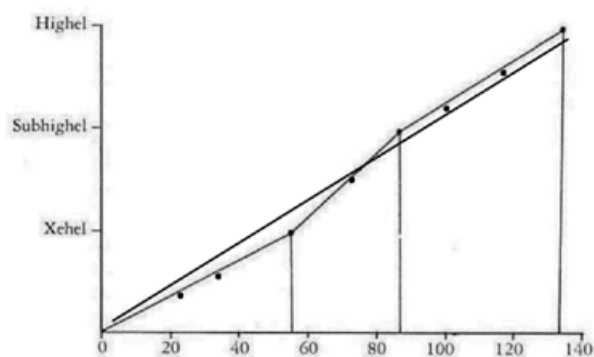
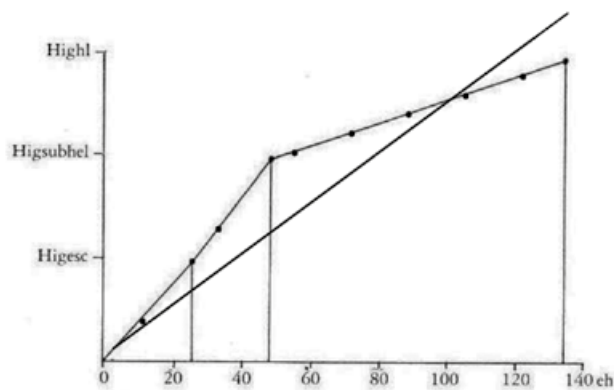
Los helechos constituyen un grupo de plantas cuyo origen puede remontarse a los bosques del Paleozoico en el continente de la Gondwana (Mäegdefrau, 1959; Zimmermann, 1979; Edwards, 1998; Tryon y Tryon, 2012; Smith *et al.*, 2006; Tylor *et al.*, 2009). De allí, que el significado de sus respuestas adaptativas morfológicas y fisiológicas pueden contribuir a un mejor entendimiento de las condiciones ambientales que prevalecieron durante el pasado de las tierras de la Guayana. Una afinidad entre la densidad y frecuencia estomática y las condiciones de humedad y luminosidad fue reconocida por Marcano (1994a) y explicada basándose en que la disminución de la medida numérico-estomática de las especies actuales en los helechos podría constituir el resultado conjunto de la acción ambiental a través de las épocas y de la historia genética, vista esta última en un incremento de los niveles ploidales (figura 7). Ello ha podido haber dado lugar a una expansión dimensional de las células epidérmicas por aloploidía y autopoloidía desde el Paleozoico hasta la época actual (Chiarugi, 1960; Tryon, 1970; Walker, 1979).

Varios autores han sugerido, basándose en la evidencia fósil y estudios por simulación computacional, que las variaciones en

la densidad y frecuencia de estomas en este grupo están relacionadas con los cambios de las condiciones ambientales a lo largo de las eras geológicas (Woodward, 1987; Edwards, 1998; Beerling *et al.*, 1998, 2001). Las plantas terrestres en el Devónico temprano poseían un bajo índice de estomas sobre sus ramas, lo cual indica que pudieron haber sufrido de un sobrecalentamiento letal a causa de una mayor intercepción de energía solar y baja transpiración motivadas por los altos niveles de CO₂. En el Devónico tardío, el número de estomas en la hojas y ramas habría aumentado (McElwain y Chaloner, 1995; Beerling *et al.*, 1998, 2001). De tal manera, el aumento de la densidad y frecuencia estomática serviría para aliviar el efecto de las altas temperaturas al aumentar la tasa de transpiración, descendiendo así la temperatura de la hoja (Beerling *et al.*, 2001). Luego, con el descenso del CO₂ al finalizar el Paleozoico de diez a doce veces el valor actual, los índices de estomas habrían disminuidos significativamente por igual (McElwain y Chaloner, 1995).

Durante el Paleozoico, la diploidía fue dominante entre la mayor parte de los grupos de helechos. Se esperaría en esta época la aparición de condiciones tetraploides en géneros como *Selaginellites* y *Sphenophyllum* en el sotobosque. Familias actuales heliófilas conservadoras cuyo origen se remonta a esta época como Cyatheaceae, Osmundaceae y Acrostichaceae, son con alta frecuencia diploides. La antigüedad de esta condición para las Cyatheaceae, se deduce a partir del hecho de que en cien especies el número de cromosomas es $n = 69$ (Tryon, 1986). Sobre las especies de *Osmunda*, se estima que el número cromosómico de $n = 22$ y su diploidía ha sido uniforme durante doscientos millones de años (Klekowski, 1970) o quizás trescientos millones de años (Duncan y Smith, 1978). En las Gleicheniaceae y Dicksoniaceae la poliploidía es excepcional (Walter, 1979; Tryon y Tryon, 2012). Estos grupos de helechos exhiben, en la actualidad, los más altos índices estomáticos.

Durante la era secundaria (ver capítulo 4), las condiciones ambientales pudieron favorecer una especialización cromosómica determinante del aumento de los niveles ploidales, mediante autoduplicación o hibridación fértil. Esta característica se observa principalmente entre los nuevos grupos de



helechos evolucionados (e.g. *Aspleniaceae*, *Adiantaceae*, *Dennstaedtiaceae*, *Polypodiaceae*, *Grammitidaceae*) (Hirmer, 1932; Andrews *et al.*, 1967; Smith *et al.*, 2006). El proceso de duplicación cromosómica más frecuente en los helechos modernos es el de alopoliploidia (Tryon y Tryon, 2012). En géneros umbrófilos de origen Mesozoico como *Asplenium*, *Cheilanthes*, *Dryopteris*, *Pellaea*, *Polypodium* y *Polystichum*, la alopoliploidia y fértil es muy frecuente (Knobloch, 1976). El género *Asplenium* el cual se haya bien representado desde los períodos Triásico-Jurásico, presenta una de las más altas incidencias de hibridación y potenciales para la alopoliploidia (Reischstenin, 1981; Tryon y Tryon, 2012). *Asplenium* exhibe una de las más altas frecuencias de altos niveles ploidales; el setenta y siete por ciento de sus especies son poliploides, desde niveles pentaploides a dieciséis ploides (Walter, 1979).

El primer ciclo grande poliploide que se postula ocurrió en el Triásico-Jurásico, período donde aparecen el mayor número de

géneros que han presidido, hasta la época actual, umbrófilos y de menor frecuencia estomática y dimensiones foliares. A partir de un número básico de cromosomas $b = 11$, habría surgido un número secundario $b = 22$. Este número ha sido bastante aceptado por los citogenetistas desde el pasado (Walker, 1979). El profesor Chiarugi (1960) había propuesto tiempo atrás la hipótesis de que el alto número básico de cromosomas, tan característico a la mayor parte de los helechos, fue derivado a partir de números inferiores en el pasado, por un proceso que denominó *paleopoliploidia*, esto es, la antigua multiplicación de un número básico ancestral. Ciclos menores pudieron tener lugar para determinados géneros en áreas relativamente pequeñas favorecidas por condiciones de optimidad ecológica (microrrefugios) durante el Terciario (posterior al impacto de un asteroide en Chicxulub, Yucatán, México) que se extendió en el Pleistoceno durante las fases húmedas interglaciales. En la actualidad, la considerable dependen-

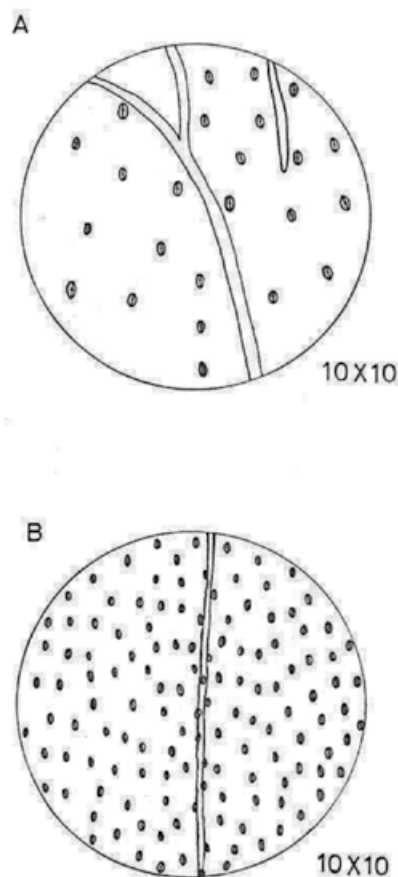


FIGURA 7. Relación de la frecuencia estomática con condiciones de humedad y luminosidad en helechos neotropicales (según Marciano, 1994a). En el gráfico superior se puede apreciar en el sotobosque un incremento de la densidad estomática (eh) en la medida que aumentan las condiciones de luminosidad en microambientes de alta humedad ($r = 0.96$). En el gráfico inferior, correspondiente al ecotono del bosque, donde las condiciones de luminosidad son altas, se aprecia un incremento de la densidad estomática (eh) relacionado con el aumento de la humedad ($r = 0.99$). A la derecha se observa la densidad estomática de helechos higroesciófitos (A, *Elaphoglossum plumosum*) y de helechos higroheliófilos (B, *Lycopodium complanatum*).

cia de los helechos de habitar bosques tropicales húmedos con un *optimum* ecológico, es una condición que está asociada a la alta poliploidia que suele caracterizarlos.

El 60-70 % de las especies actuales son poliploides. Este rasgo suele constituir un factor importante que mantiene el alto potencial evolutivo de la división, no solo en toda la Guayana y en Pantepui sino en el resto de la región tropical (Klekowski y Baker, 1966; Smith, 1972; Tryon y Tryon, 2012) y va en correspondencia con los bajos índices estomáticos registrados en ella (Marcano, 1994a).

Un fenómeno interesantísimo que llama mucho la atención es la ausencia de estomas entre grupos que aparentemente no tienen parentesco genético, según datos de biología molecular que utilizan análisis cladístico de secuencias *rbcL* (Wolf *et al.*, 1999). Me refiero al género endémico a las tierras altas de la Guayana *Hymenophyllopsis* y a las Hymenophyllaceae (e.g. *Hymenophyllum*, *Trichomanes*), ambos esciófilos. Este hecho llama la atención como el otro hallazgo que revela este tipo de estudios, donde son los géneros *Cyathea* y *Lophosoria* (arborescentes) los más cercanos filogenéticamente a *Hymenophyllopsis*, los cuales se caracterizan por presentar los valores más altos de densidad y frecuencia estomática (*Lophosoria*, $eh \approx 60-90$; *Cyathea*, $eh \approx 60-170$) en helechos (Marcano, 1994a). Estos taxones son propios de ambientes de alta luminosidad.

Géneros de helechos característicos del bosque nublado en la Guayana, como *Selaginella*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, han mantenido durante toda su historia evolutiva un hábito de tipo umbrófilo (Mägdefrau, 1959; Taylor *et al.*, 2009; Tryon y Tryon, 2012). Sin embargo, el incremento de los niveles ploidales y la reducción estomática sería una condición adquirida en tiempos recientes que habría promovido la evolución del género.

Los bajos números o la ausencia de estomas en las schizáceas, los cuales exhiben un incremento hacia la poliploidización, se debe con toda probabilidad a la adaptación reciente de este grupo a hábitat de baja exposición y mayor humedad (Mägdefrau, 1959; Vareschi, 1969; Skog *et al.*, 2002; Wikström *et al.*, 2002). En el caso de géneros primitivos diploides con altos

valores de estomas como *Cyathea* ($eh \approx 60-170$), *Cnemidaria* ($eh \approx 150-164$), *Sticherus* ($eh \approx 170-320$), *Pteridium* ($eh \approx 110-190$) y *Nephrolepis* ($eh \approx 90-100$), se encuentran en hábitats húmedos con valores relativamente altos de luminosidad en microambientes abiertos dentro del bosque, en ecotonos o a orillas de cursos de agua (Smith, 1985; Marcano, 1994a y b).

El helecho arborescente *Cyathea surukunensis*, el cual es endémico a los bosques submesotérmicos del sur de la Gran Sabana (Marcano, 1989a; ver capítulo 7), presenta una adaptación (umbrófila) y densidad estomática ($eh = 69-79$) diferentes a las del resto de las especies del género (tabla I). Aunque la densidad estomática es ligeramente más alta que la observada en otros grupos de especies procedentes de selvas nubladas en sotobosques recibiendo poca luz. Este rasgo pudiera constituir un caso relativamente reciente de convergencia adaptativa probablemente remontado al Oligoceno y Mioceno (Marcano, 1989a). Sin embargo, *C. surukunensis* al igual que *C. divergens*, las cuales no exhiben valores tan altos de densidad estomática en el grupo ($eh = 54-70$), presentan una frecuencia estomática que está dentro del rango del resto de las especies de *Cyathea* estudiadas ($\varphi = 5-8 \times 10^7$) (tabla I).

Volviendo al caso de *Hymenophyllopsis*, el cual ha sido considerado un clado de las *Cyathea*, observamos hojas con capas de una a tres células, en comparación con las hojas de las *Cyathea* las cuales pueden presentar capas de diez a veinte células. Esta reducción celular es proporcional a un aumento de sus dimensiones, lo cual es una condición característica de especies con valores bajos o negativos de estomas y adaptadas a ambientes de baja luminosidad y alta humedad como las himenofiláceas, las cuales presentan una sola capa celular. Según Rolla Tryon y Alice Tryon (2012), las características de las esporas de *Hymenophyllopsis* sugieren un alto nivel ploidal, lo cual estaría en concordancia con la ausencia de estomas en sus células y la reducción de células epidérmicas de sus hojas.

Los géneros *Elaphoglossum* y *Anemia*, los cuales son tetraploides, presentan números bajos de estomas ($\varphi = 1 \times 10^4 - 1 \times 10^5$) y están

Tabla I. Frecuencia estomática* de pteridófitas con lámina entera presentes en las tierras de la Guayana

Familia	Género y especie	eh	φ	Hábito de vida	Altura
Dennstaedtiaceae	<i>Lindsaea</i> <i>L. cyclophylla</i>	1-3	2 x 10 ³	Higroesciófila	1000-1300 m
Polypodiaceae	<i>Microgramma</i> <i>M. persicariaefolia</i>	10-12	2 x 10 ⁴	Higroesciófila	1100-1200 m
	<i>M. fuscopunctata</i>	21-23	5 x 10 ⁴	Higroesciófila	900-1300 m
	<i>M. lycopodioides</i>	36-39	1 x 10 ⁴	Higroesciófila	1000-1500 m
	<i>Campyloneurum</i> <i>C. phylliditis</i>	17-50	1 x 10 ⁶	Higroesciófila	1000-2000 m
Grammitidaceae					
	<i>Cochlidium</i> <i>C. serrulata</i>	15-17	2 x 10 ²	Higroesciófila	1000-2000 m
	<i>C. furcatum</i>	39-47	1 x 10 ³	Higroesciófila	1000-2000 m
	<i>Grammitis</i> <i>G. limbata</i>	28-39	3 x 10 ³	Higroesciófila	1500-2800 m
Pteridaceae	<i>Pterozonium</i> <i>P. scopolinum</i>	13-15	2 x 10 ⁴	Higroesciófila	750-1800 m
	<i>P. cyclophyllum</i>	16-19	4 x 10 ³	Higroesciófila	1900-2800 m
	<i>P. brevifrons</i>	43-47	3 x 10 ⁵	Higrosubheliófila	1400-2100 m
	<i>P. terrestre</i>	48-52	2 x 10 ⁵	Higrosubheliófila	1000-2300 m
Oleandraceae	<i>Oleandra</i> <i>O. pilosa</i>	84-90	4 x 10 ⁵	Subhigroheliófila	1200-1800 m
Elaphoglossaceae	<i>Elaphoglossum</i> <i>E. nigrescens</i>	20-23	8 x 10 ⁴	Higrosubheliófila	900-1300 m
	<i>E. glabellum</i>	48-52	7 x 10 ³	Higrosubheliófila	1000-2100 m
	<i>E. pusillum</i>	58-65	3 x 10 ⁴	Higrosubheliófila	1100-1500 m
	<i>E. plumosum</i>	61-65	8 x 10 ⁴	Higrosubheliófila	700-1400 m
Anemiaceae					
	<i>Anemia</i> <i>A. villosa</i>	28-50	1 x 10 ⁵	Higrosubheliófila	500-2000 m

* eh = densidad estomática (mm²), φ = frecuencia total de la planta (Marcano, 1994a, 1994b).

Tabla II. Frecuencia estomática* de pteridófitas con lámina dividida presentes en las tierras de la Guayana

Familia	Género y especie	eh	φ	Hábito de vida	Altura
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i> <i>S. revoluta</i>	0-39	4 x 10 ⁴	Higrosubheliófila	200-500 m
	<i>S. asperula</i>	0-40	1 x 10 ⁵	Higrosubheliófila	900-1300 m
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium</i> <i>L. carolinianum</i>	49-81	2 x 10 ⁵	Higroheliófila	1000-2740 m
	<i>L. vestitum</i>	52-75	4 x 10 ⁴	Higroheliófila	1500-2000 m
	<i>L. alopecuroides</i>	60-62	3 x 10 ⁵	Higroheliófila	500-2500 m
	<i>L. complanatum</i>	135-154	2 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	1400-1800 m
Schizaeaceae	<i>Actinostachys</i>				
	<i>A. pennula</i>	0	0	Higrosubheliófila	900-1500 m
	<i>Schizaea</i> <i>S. elegans</i>	6-7	2 x 10 ⁴	Higroesciófila	800-2000 m
Gleicheniaceae	<i>Sticherus</i> <i>S. bifidus</i>	169-179	2 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	800-1500 m
	<i>S. pubescens</i>	199-257	5 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	800-1400 m
	<i>S. revolutus</i>	230-250	1 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	1800-2200 m
	<i>Dicranopteris</i> <i>D. schomburgkiana</i>	154-160	4 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	1700-2400 m
	<i>D. flexuosa</i>	290-315	3 x 10 ⁷	Subhigroheliófila	500-2500 m
Cyatheaceae	<i>Metaxya</i> <i>M. rostrata</i>	67-101	1 x 10 ⁷	Higroheliófila	500-800 m
	<i>Cyathea</i> <i>C. cyatheoides</i>	64-105	6 x 10 ⁷	Higroheliófila	100-500 m
	<i>C. delgadii</i>	132-160	6 x 10 ⁷	Higroheliófila	900-1700 m
	<i>C. divergens</i>	54-70	8 x 10 ⁷	Higroheliófila	1300-2300 m
	<i>C. macrosora</i>	75-87	1 x 10 ⁷	Higroheliófila	1100-2100 m
	<i>C. surukunensis</i>	69-79	5 x 10 ⁷	Higroesciofila	850-985 m
	<i>C. villosa</i>	103-170	3 x 10 ⁷	Higroheliófila	800-1600 m
	<i>Cnemidaria</i> <i>C. horrida</i>	150-164	8 x 10 ⁷	Higroheliófila	100-1500 m

Familia	Género y especie	eh	φ	Hábito de vida	Altura
Dennstaedtiaceae	<i>Lindsaea</i>				
	<i>L. lancea</i> var. <i>elator</i>	5-8	8 x 10 ³	Higroesciófila	1000-1700 m
	<i>L. lancea</i> var. <i>lancea</i>	5-10	6 x 10 ⁴	Higroesciófila	900-1200 m
	<i>L. stricta</i>	18-25	1 x 10 ⁵	Higrosubheliofila	100-1800 m
	<i>L. taeniata</i>	14-17	4 x 10 ⁴	Higroesciófila	2000 m
	<i>L. tenuis</i>	2-15	2 x 10 ⁴	Higroesciófila	1000-2000 m
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris</i>				
	<i>T. hispidula</i>	25-39	7 x 10 ⁵	Higroheliófila	500-900 m
	<i>T. opposita</i>	69-116	7 x 10 ⁵	Higroheliófila	800-1500 m
Blechnaceae	<i>Salpichlaena</i>				
	<i>S. volubilis</i>	17-20	1 x 10 ⁶	Higroesciófila	100-1600 m
	<i>Blechnum</i> <i>B. cordatum</i>	39-48	3 x 10 ⁶	Higroheliófila	1100-2900 m
	<i>B. polypodioides</i>	38-43	1 x 10 ⁶	Higroheliófila	200-1600 m
	<i>B. serrulata</i>	85-99	2 x 10 ⁶	Higroheliófila	100-900 m
Grammitidaceae	<i>Grammitis</i> <i>G. chimantensis</i>	28-40	3 x 10 ⁴	Higrosubheliófila	1700-1900 m
	<i>G. subsessilis</i>	16-23	4 x 10 ³	Higroesciófila	1000-2000 m

* *eh* = densidad estomática (mm²), φ = frecuencia total de la planta (Marcano, 1994a, 1994b).

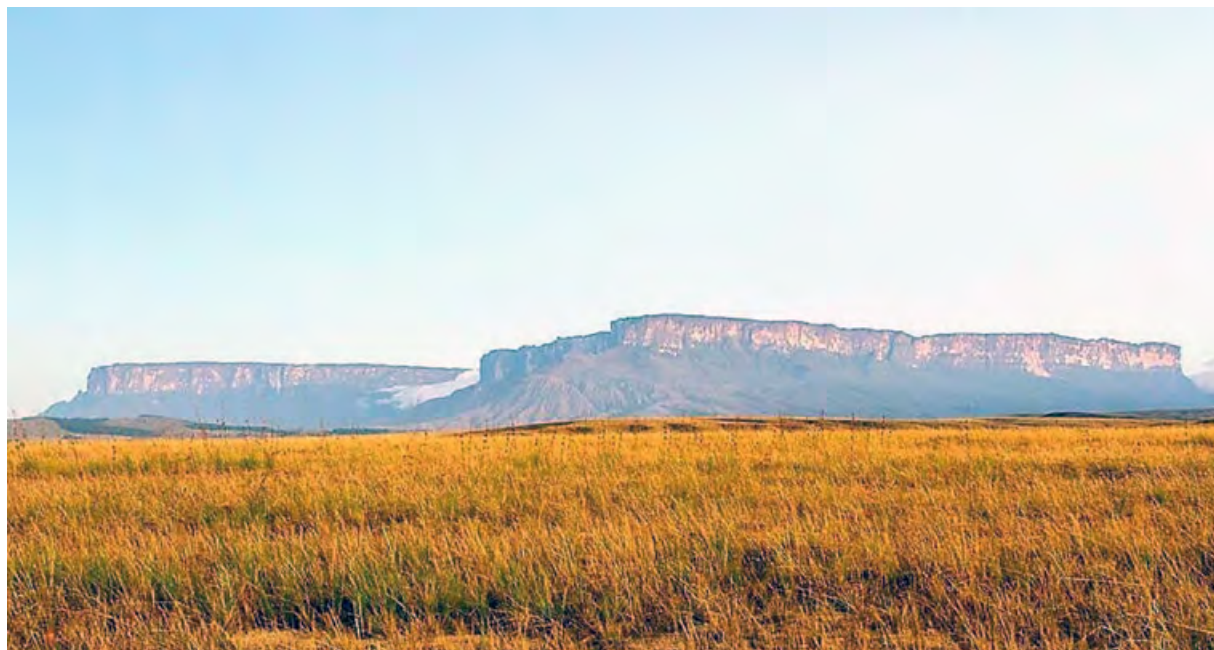
representados por especies que ocupan microhábitats muy húmedos y variablemente sombreados, a orillas de arroyos y charcos, en ecotonos o sabanas por encima de los mil metros de altura.

En el caso del género *Lindsaea*, el cual presenta una condición poliploide y un alto endemismo y especies restringidas a la Guayana (Kramer, 1957, 1978; Marcano, 1989b), observamos una más baja frecuencia estomática en-

tre especies que alcanzan mayores rangos de altura (*L. taeniata*, *L. tenuis*), y una mayor frecuencia (φ = 2-4 x 10⁴) que incluso alcanza valores φ = 1 x 10⁵, entre especies que están presentes en rangos de alturas más bajos (*L. stricta*, *L. lancea*) (Marcano, 1994a).

El género *Adiantum* presenta especies diploides y valores de frecuencia φ que oscilan entre 1 x 10⁵ a 1 x 10⁶ estomas, con rangos de densidad (*eh*) variables entre diez a setenta es-

FIGURA 8. Bosques montanos mesotérmicos que rodean en sus bases a los cerros Kukenán (izq.) y Roraima (der.); vista desde su cara suroriental. Resalta las grandes superficies de las laderas rocosas superiores verticales y una vegetación herbácea en primer plano que se extiende desde el ecotono del bosque, la cual constituye una extensa superficie de calentamiento de origen antrópico. Foto cortesía Javier Mesa.



tomas. *Adiantum discreto-denticulatum* ($eh = 28-50$) y *A. tomentosum* ($eh = 49-70$), que son estrictamente umbrófilas en bosques bajos (Smith, 1985; Marcano, 1989b), presentan los valores más altos de densidad eh en el grupo (Marcano, 1994a).

Las bajas frecuencias ($\varphi = 2 \times 10^2 - 4 \times 10^3$) y bajas densidades ($eh = 15-40$) estomáticas vistas en las especies de Grammitidaceae están acordes con su condición poliploide. Los valores más bajos de densidad son apreciados en *Cochlidium serrulata* ($eh = 15-17$) y en *Grammitis subsessilis* ($eh = 16-23$). Esta última especie solo es conocida desde el Amazonas venezolano y los tepuyes de la Guayana oriental, incluyendo el cerro Roraima, Guaiquinima, Auyán tepui, Sororopán tepui, y la Guayana esequiba (Smith, 1985; Funk *et al.*, 2007; Riina *et al.*, 2019).

Las observaciones aquí presentadas podrían sugerir una disminución de la densidad y la frecuencia estomática (eh , φ) y un incremento de la humedad del sotobosque en las últimas eras geológicas, lo cual va en concordancia con las observaciones encontradas por varios autores desde la evidencia fósil y palinológica (Woodward, 1987; McElwain y Chaloner, 1995; Edwards, 1998; Beerling *et al.*, 2001). La discusión sobre el origen de la biodiversidad y sobre

las condiciones paleoecológicas de estos ambientes fue tratada con más amplitud en el capítulo 5 de este libro.

5. ESTRUCTURA DE LOS BOSQUES DE LAS LADERAS INFERIORES

Las laderas inferiores de los tepuyes orientales están representadas por bosques de piso mesotérmico de alta nubosidad, en alturas entre 1400-1900 m, con dos tipos estructurales, que presentan árboles de mediana (promedio 15 m) y baja (promedio 12 m) altura. La abundancia de árboles por hectárea en el caso de los bosques de mediana altura es > 800 y en el caso de los bosques de baja altura > 1250 (figura 8) (Hernández, 1994b). Cuando las laderas se ubican entre los 900-1500 m de altitud, los bosques son de piso submesotérmico y se dividen en bien estructurados (con árboles de 14-18 m de promedio en altura) y poco estructurados (árboles de altura promedio de 14 m) (Hernández, 1994b). En todo caso, se ha podido determinar un incremento de la densidad desde seiscientos cincuenta a más de mil árboles por hectárea en un gradiente altitudinal entre 220 a 2400 m y alturas máximas entre treinta metros (*Clathro-*

tropis macrocarpa) y cuarenta y cinco metros (*Mora gonggrijpii*) al este y noreste de la Gran Sabana (Hernández *et al.*, 2012). Estos bosques están representados por familias muy diversas que varían su composición, frecuencia o concentración dependiendo de las características topográficas, climáticas y altitudinales de las laderas.

Cuando se compara el número de árboles por hectáreas de los bosques de las laderas inferiores tepuyanas con aquellos correspondientes a bosques lluviosos húmedos de otras regiones tropicales (e.g. Guayana esequiba, 600; Guayana Francesa, 850; Andes, 300-500; este de África, 750) (Cain y Castro, 1959; Vareschi, 1992; Richards, 1996; Steege *et al.*, 1999; Hammond, 2005), se descubre que los valores de los bosques submesotérmicos y mesotérmicos de las laderas inferiores tepuyanas son cercanos o mucho mayores (≥ 1200), lo cual revela la alta complejidad y densidad de estas estructuras.

6. COMPOSICIÓN Y ECOLOGÍA DE LAS FORMACIONES VEGETALES DE LAS LADERAS INFERIORES

Al examinar la composición general de los bosques mesotérmicos hacia el este de la Gran Sabana, en las laderas inferiores boscosas que rodean los tepuyes que integran el complejo Roraima-Illú (figuras 8-10), situados a alturas ≤ 1550 metros, se descubre que la vegetación arbórea no presenta esa alta densidad y diversidad que se aprecia en el norte (e.g. Ptari tepui, Auyán tepui), centro (e.g. Chimantá) y oeste (e.g. cerro Jaua). Es probable que ello sea una consecuencia de la incidencia de los vientos

(alisios) del noreste (Poveda *et al.*, 2006, 2014) y de un clima hostil permanente de carácter no estacional (ver capítulo 3; Huber, 1988; Vareschi, 1992), influido por las corrientes convectivas de aire generadas a partir del calentamiento de las grandes superficies (sabanas) ubicadas al este en la región del Esequibo.

Se encuentran evidencias etnohistóricas (Schomburgk, 1848, ver figura 1 del prefacio; Koch-Grünberg, 1917) y evidencias paleobotánicas que se remontan al Holoceno (= Antropoceno) (Rull, 1991) que soportan tanto la utilización del fuego en las sabanas periféricas a los bosques submesotérmicos y mesotérmicos que rodean al complejo Roraima-Illú (figura 8), como también una fuerte ocupación humana, los cuales debieron influir significativamente en la reducción de la composición florística de los bosques al aumentar la superficie de calentamiento de dichas zonas periféricas y por consiguiente las temperaturas locales (Bovolo *et al.*, 2018).

La estructura del bosque que constituye las laderas inferiores de la región del Alto Kukenán y Roraima (figura 9), varía según el rango altitudinal. De tal manera, en el rango de los pisos mesotérmicos encontramos una definición de bosques medios y bajos estructurados. En cambio, en los rangos submesotérmicos, los bosques son muy heterogéneos, presentándose una variedad y complejidad de mosaicos representados por bosques altos y bosques medios (Hernández, 1994b).

En esta estructura heterogénea y relativamente compleja encontramos especies de árboles de diferentes alturas (10-25 m) correspon-

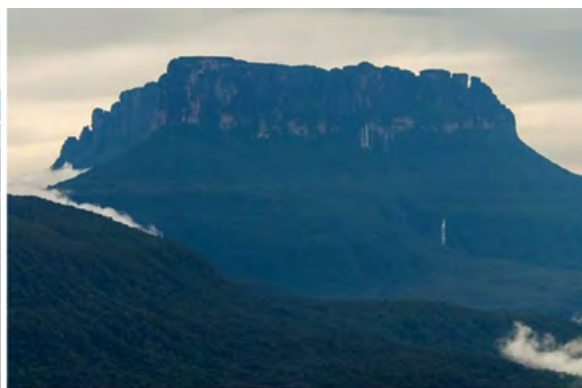


FIGURA 9. Vista de las laderas inferiores boscosas que rodean los tepuyes de la cadena Roraima-Illú. En la foto se puede apreciar los tepuyes Wadaka, Yuruaní, Kukenán y Roraima. Foto Javier Mesa.

FIGURA 10. Vista del Yuruaní tepui el cual forma parte de la cadena Roraima-Illú, donde destaca la extensión de los bosques mesotérmicos que representan la ladera inferior del tepui. Foto cortesía Javier Mesa.



FIGURA 11. El Ptari tepui (izquierda) se ubica al norte de la Gran Sabana en proximidad al Sororopán tepui (derecha) y representa un tepui excepcional por la diversidad de microambientes producto de su heterogénea fisiografía. Foto Javier Mesa.

dientes a géneros tales como *Byrsonima*, *Croton*, *Cupania*, *Elvasia*, *Poecilandra*, *Eurya*, *Clusia*, *Miconia*, *Leandra*, *Eugesia*, *Pouteria*, *Schultesia*, *Cordia*, y *Cilhadium*. Otros géneros de plantas trepadoras y de menor porte están representados por especies de los géneros *Gurania*, *Cephalocarpus*, *Didymiandrium*, *Stenospermation*, *Sauvagesia*, *Leiothrix*, *Syngonanthus*, *Sarcoglottis*, *Gomphychis*, *Bachionidium*, *Microstylis*, *Hexisea*, *Elleanthus*, *Cyrtopodium*, *Myrmodes*, *Dendrophthora*, *Duguetia*, *Xylopia*, *Endlicheria*, (Steyermark, 1966). En el sotobosque se puede apreciar la presencia de orquídeas como *Pleurothallis*, *Maxillaria*, *Vanilla*, *Philodendron* (Araceae), *Spatiphyllum* (Araceae), helechos como *Elaphoglossum*, *Pteridium*, *Asplenium*, *Grammitis*, *Dicranopteris*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, y *Cyathea*. En el ecotono del bosque, en los límites con las laderas verticales superiores, está presente el helecho *Hymenophyllopsis* en zanjas rocosas recibiendo un tercio de la luz total, y un herbazal representado por *Bulbostylis*, *Eleocharis*, *Rhynchospora*, *Xyris*, *Hypolytrum*, *Scleria*, y orquídeas como *Habenaria*.

Asociaciones de plantas acidófilas exclusivas constituidas por plantas insectívoras como *Utricularia calycifolia* y *Drosera roraimae* acompañadas de poblaciones de *Sphagnum erythrocalyx*, *S. palustre* y helechos como *Lindsaea lancea* var. *elatior*, *Trichomanes crispum*, *Cyathea* spp. y *Selaginella* spp. son frecuentes de encontrar (1000-1700 m) en sitios sombreados (valores fotolépticos $L = 0.3-0.5$ % de la luz total), a la orilla de cursos de agua y charcas en pisos altitudinales similares en los tepuyes que integran esta cade-

na, en suelos arenosos con pH 3.2 (Marcano, 1990, 1994b). Las condiciones microambientales máximas específicas registradas a mediodía son: 26 °C en el aire, 34 °C en el suelo, 20 °C en el agua, 78 % humedad relativa, y una velocidad del viento de 7.7 m s⁻¹, con una dirección E → O bien acentuada propia de los vientos alisios.

Según Sipman y Aptroot (1992), en el bosque mesotérmico del Roraima entre los 1200-1600 m los briófitos son dominantes y están presentes con más frecuencia en los troncos de los árboles mientras los líquenes son hallados en el dosel del bosque. Entre las especies de líquenes halladas en el dosel del bosque se encuentran *Hypotrachyna imbricatula*, *Polychidium dendriscum*, *Dictyonema irpicinum*, *Phaeographis exaltata*, *Myriotrema hartii*, *Siphula decumbens*, *Dictyonema glabratum* y *Erioderma verruculosa*, y varias especies de los géneros foliáceos *Lobaria* y *Sticta*. Sin embargo, la mayoría de estas especies tiene una amplia distribución hallada en la montaña alta tropical. Sipman (1992), al comparar el número de especies de las laderas inferiores y superiores de otros tepuyes con el Roraima, encontró una mayor diversidad en este último (e.g. Guaiquinima 216 especies; Roraima, 276 especies).

La vegetación de las laderas del Ptari tepui y del Sororopán tepui (figura 11), hacia el norte de la Gran Sabana, presenta una gran complejidad debido a la heterogeneidad de la fisiografía y del relieve y al efecto del clima local. Esta vegetación puede dividirse en bosques de laderas inferiores de piso submesotérmico (1200-1500 m), con árboles que presentan una altura entre diez a veinticinco metros, y en bosques de laderas de piso mesotérmico (1500-1600 m), con árboles de una altura entre diez a veinte metros (Steyermark, 1966; Hernández, 1994b; Hernández et al., 2012).

En las laderas de piso submesotérmico, podemos encontrar especies dominantes de palmas tales como *Euterpe* y *Oenocarpus*. De igual modo, especies leñosas de porte alto como *Cordia nodosa*, *Coussapoa*, *Virola*, *Prunus*, *Ormosia*, *Inga*, *Ilex*, *Erythroxylon*, *Cedrela*, *Micrandra*, *Caraipa*, *Miconia*, *Henrieta*, *Pouteria*, *Chrysophyllum*, *Jacaranda*. Entre los arbustos que integran el bosque figuran *Clidemia*, *Tococa*, *Psychotria*, *Cephaelis*,

Maieta. En el sustrato bajo encontramos la trepadora *Adelobotrys guianensis*, helechos como *Lindsaea falcata*, *L. stricta*, *Trichomanes trolli*, *Elaphoglossum*, *Cyathea villosa*, *C. macrosora*, y otras herbáceas como *Axonopus*, *Vriesia*, *Gymnosiphon*, *Besleria*, *Peperomia* y *Psychotria*.

En los bosques de laderas de piso mesotérmico encontramos entre los árboles altos dominantes: *Dimosphandra pennigera*, *Sloanea pitteria*, *Caryocar glabrum* y *Chrysophyllum balata*. En el estrato inferior figuran las palmas endémicas *Eutere ptariana*, *Bactris ptariana* y *Dahlgrenia pteriana*. Otras plantas leñosas de menor altura son *Guatteria*, *Protium*, *Moronobea*, *Clusia*, *Miconia* y *Digomphia*. Entre las trepadoras encontramos las especies endémicas *Hiraea tepuiensis* y *Doliocarpus ptariensis*. Entre los helechos destacan *Cyathea pungens*, *Lindsaea schomburgkii*, *L. hemiptera*, *Cochlidium serrulata*, *Trichomanes crispum*, *Hymenophyllum fendlerianum*. A la orilla de cursos de agua, en zonas abiertas, observamos con frecuencia asociaciones dominadas por *Heliamphora heterodoxa* acompañada de *Sauvagesia erecta*, *Eriopsis biloba*, *Maxillaria* sp., *Anemia villosa*, *Lycopodium reflexum* y *Schizaea pennula*. De igual manera, se observan otras asociaciones de especies esciófilas ($L = 0.3\%$ de la luz total), a orillas de charcos y pequeños cursos de agua, constituidas por *Utricularia calicifolia* y *Trichomanes crispum*, *Lindsaea tenuis*, *L. tetraptera* y helechos epífitos como *Cochlidium tepuiense*, *Hymenophyllum roaimense* y *Elaphoglossum nigrescens*, y poblaciones densas del musgo *Sphagnum* spp.

Hacia el sur de la Gran Sabana (figura 12), el límite de los bosques montanos que correspon-



den a las laderas bajas de los tepuyes no superan los mil cien metros; allí encontramos una composición característica de los bosques submesotérmicos y una estructura compleja donde destacan árboles muy altos de hasta más de veinticinco metros de altura (Hernández, 1994b; Hernández *et al.*, 2012). En estos cerros las laderas verticales superiores presentan una menor área superficial en comparación a las mismas laderas de los tepuyes ubicados al norte, en el centro y este de la Gran Sabana (figura 13). Las características florísticas de estos bosques corresponden a las descritas para la región de la altiplanicie de la Gran Sabana en el capítulo 7 de esta obra.

FIGURA 12. Tepui de poca elevación al sur de la Gran Sabana (Peraí tepui), donde el bosque de piso submesotérmico se extiende ascendentemente ocupando más de la mitad de su elevación. Foto del autor.

7. ZONAS DE TRANSICIÓN EN LAS LADERAS

Existen modelos de distribución del bosque mesotérmico en los tepuyes que representan sucesiones alternas verticales desde las laderas

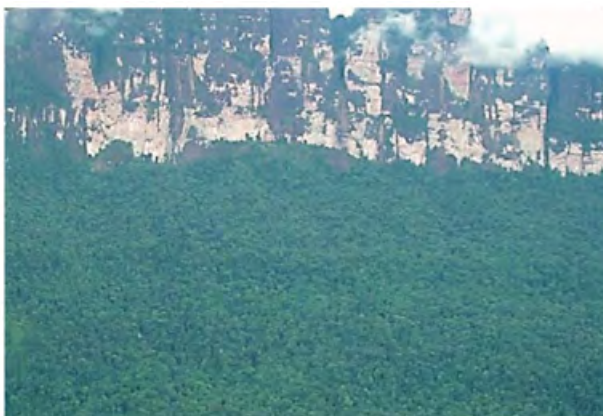
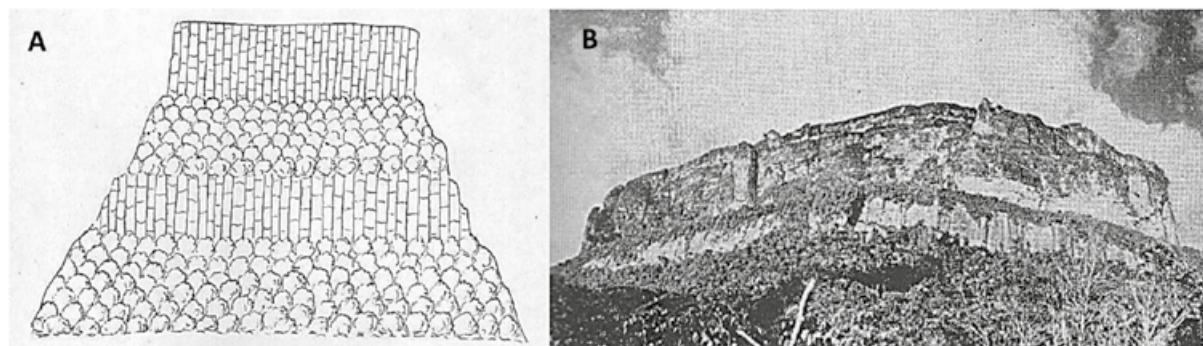


FIGURA 13. Bosques mesotérmicos que ocupan las laderas inferiores y medias del Akopán tepui (izq.) y Auyán tepui (der.). Fotos del autor.

FIGURA 14. Vista esquemática de un tepui (similar al Ptari tepui, A), con dos niveles característicos de peñascos o pisos ecológicos; foto del Ptari tepui (B) (según Steyermark, 1966).



bajas hasta la cumbre, lo cual depende de los modelos de erosión de las laderas verticales. Al respecto, Steyermark (1966) señalaba para el caso del Ptari tepui y el Sororopán tepui al norte de la Gran Sabana, que aunque las laderas están cubiertas de bosques, dicha masa vegetal se interrumpe en muchos lugares por terrenos pantanosos de distintas tonalidades y por superficies secas y rocosas de arenisca de variable extensión que genera una alternabilidad e irregularidad en la distribución espacial de dichos bosques (figura 14). Esto lo pude observar también durante los viajes en otros tepuyes tanto

racterísticas morfológicas y metabolismos adecuados a las condiciones climáticas de mayor radiación, los cambios en las presiones parciales de CO_2 , O_2 , menor temperatura y mayores vientos imperantes.

8. COMPOSICIÓN Y SUCESIONES BIOLÓGICAS EN LAS LADERAS SUPERIORES

En las laderas superiores aparentemente desnudas de los tepuyes, representadas por paredes periféricas y externas de arenisca y cuar-



FIGURA 15. Zonas de transición entre el bosque montano de las laderas inferiores, laderas verticales y superficies planas boscosas superiores con elementos de bosques montanos, en el Churí tepui, macizo de Chimantá. Foto del autor 2005.

del norte, como del centro y sur de la Gran Sabana, como en el Chimantá (figura 15), el Auyán tepui y en los tepuyes bajos al sur de la Gran Sabana.

El efecto de la altura se hace sentir en la selección de las especies que van ocupando ascendentemente los pisos altitudinales y, sobre todo, en la definición de nuevos biotipos con ca-

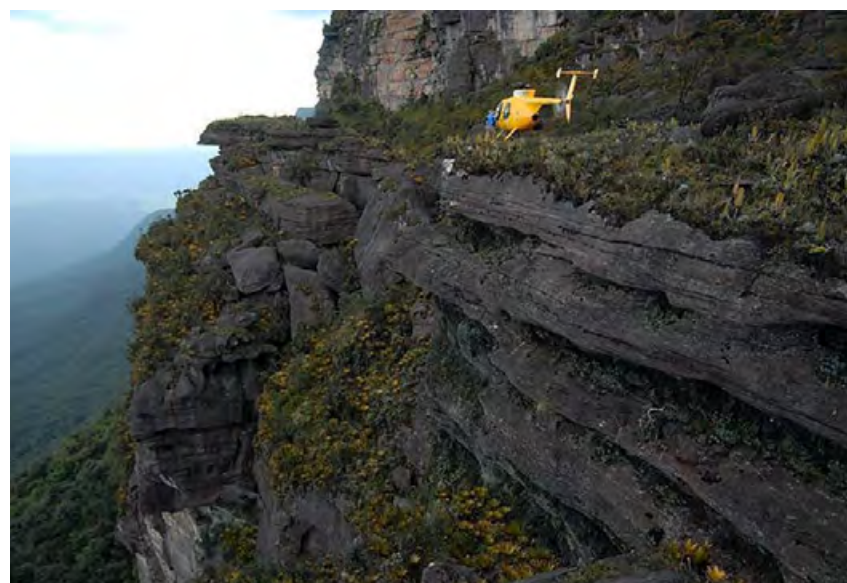
cita, se puede apreciar una sucesión de especies litófilas desde el límite inferior hacia el límite superior. El contenido mineral de las rocas es bajo y pobre en nutrientes (P, Ca, N), no obstante rico en compuestos de aluminio que representan otro factor de estrés para los organismos (Fölster y Huber 1984; Fölster 1986). Las especies que crecen en estos microambientes de



FIGURA 16. Sucesiones de plantas inferiores en las laderas verticales del Churí tepui en el macizo de Chimantá. Colonias de cianobacterias (*Stigonema* y *Gloeocapsa*) creciendo sobre rocas cuarcíticas (izq.). Sucesión de helechos (*Trichomanes crispum*), musgos, líquenes (parmeliáceas) y cianobacterias (*Stigonema* (der.)). Fotos del autor.

Pantepui están metabólicamente adaptadas a tolerar tales extremos. Por ejemplo, en muchas de las paredes verticales que conforman el macizo de Chimantá, observamos especies de helechos tales como *Lindsaea schomburgkii*, *Pterozonium cyclophyllum*, *P. steyermarkii*, *Lycopodium* e *Hymenophyllum*. En las laderas verticales del Churí tepui son frecuentes las asociaciones de *Trichomanes crispum*, seguida por musgos de los géneros *Campylopus* y *Leucobryum*; líquenes como *Hypotrachyna*, *Pseudoparmelia*, *Buellia*, *Xanthoparmelia*, *Cladonia* y cianobacterias como *Stigonema*, *Gloeocapsa*, *Merismopedia*, *Schizothrix*, *Albrightia* y *Nostoc* (Büdel *et al.*, 1994; Kaštovský *et al.*, 2011) (figura 16).

En las laderas de los tepuyes que constituyen el macizo de Chimantá, la vegetación cambia abruptamente en tan solo cincuenta metros de altura a partir de la transición del bosque mesotérmico. Las condiciones de los sustratos en dichas laderas presentan una marcada insuficiencia de nutrientes y una alta exposición a las radiaciones. Otras especies de plantas vasculares más complejas, que presentan metabolismos más resistentes y mejor adaptados, se aprecian colonizando exitosamente las paredes y las superficies planas. Tal es el caso de *Brocchinia hechtiioides* y *B. reducta*, las cuales presentan un metabolismo fotosintético CAM (Ramírez y Briceño, 2015), y adicionalmente son heterótrofas o insectívoras (Givnish *et al.*, 1984). La presencia de esta vegetación en las laderas verticales depende de procesos erosivos que han moldeado la topografía de tal manera de conformar microhábitats con condiciones adecuadas para la acumulación de NH_4^+ a partir de la materia orgánica procedente de musgos, cianobacterias e insectos y del aporte de diazotrofos cianobacteriales (figura 17). Estos microambientes se caracterizan por presentar niveles de humedad, temperatura y luminosidad acordes a dichas especies, muchas de ellas de distribución restringida.



nolíquenes e insectos y del aporte de diazotrofos cianobacteriales (figura 17). Estos microambientes se caracterizan por presentar niveles de humedad, temperatura y luminosidad acordes a dichas especies, muchas de ellas de distribución restringida.

Hacia el sur de la Gran Sabana, en las laderas verticales cuarcíticas de los tepuyes como el Gua, Perai y el Chirikayén (figura 18), podemos encontrar especies litófilas de líquenes de los géneros *Usnea*, *Parmotrema*, *Cladonia*, *Ramalina*, *Heterodermia* y *Rimelia*. Entre las especies de helechos epipétricos expuestos en ambientes de alta luminosidad encontramos a *Oleandra pilosa*, *Actinostachys pennula*, *Schizaea elegans*, *Lindsaea pallida*, *Cochlidium serpulatum*, *Elaphoglossum plumosum*, *Eschato-*

FIGURA 17. Talud norte del Churí tepui, Macizo de Chimantá. Se aprecia como la erosión de las paredes verticales pobremente laterizadas, ha facilitado la profundización de espacios horizontales que adecuan condiciones de luz y humedad para el desarrollo de especies oligotróficas tales como *Brocchinia* spp., líquenes, helechos, cianobacterias y musgos. Foto Javier Mesa.



FIGURA 18. Especies litófilas sobre rocas cuarcíticas de tepuyes (e.g. Gua, Perai) ubicados al sur de la Gran Sabana, correspondientes a laderas verticales, donde se aprecian líquenes (Parmeliáceas, *Usnea*), orquídeas, piperáceas y *Clusia*. Fotos del autor.

gramme desvauxii y *Saccoloma inaequale*, acompañadas de orquídeas, *Peperomia alta* y arbustos del género *Clusia*. El helecho *Oleandra* constituye un género con especies características de las zonas de transición y laderas rocosas expuestas tepuyanas, como *O. pilosa* (Ptari tepui, Duida) y *O. hirta* (cerro Venamo, Duida) (Vareschi, 1969; Smith, 1985), las cuales presentan, como hemos podido constatar *in situ*, una capacidad significativa para enfrentar estados de estrés hídricos a partir de respuestas de movimientos de turgencia o poikilohídricas. La plasticidad metabólica de *Clusia* ($CAM \leftrightarrow C_3$) la convierte en un fuerte colonizador de estos espacios ecológicos (Lüttge, 2007), ocupando distintos pisos altitudinales en las laderas superiores de Pantepui.

9. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LA VEGETACIÓN DE LAS CUMBRES Y EFECTO DE LA ALTURA

La vegetación altotepuyana está representada por diversos mosaicos y estructuras que pueden variar dependiendo de la fisiografía y ubicación de los tepuyes y sus cumbres. Típicamente se encuentran allí bosquecillos tepuyanos en depresiones, arbustales tepuyanos y paramoides, herbazales y praderas tepuyanas y una vegetación pionera sobre rocas abiertas (Huber, 1988; Riina y Huber, 2003; Huber y

Rull, 2019). Las características del relieve y la diversidad de los suelos definen los sustratos, que crean una amplia diversidad de condiciones físico-químicas para el crecimiento de especies con adaptaciones esencialmente oligotróficas. En las cumbres tepuyanas la disponibilidad de nitrógeno no es abundante. Las fuentes principales son: 1, atmosférico; 2, cianobacterial; 3, descomposición de materia orgánica, y 3, en el caso de las plantas insectívoras, el nitrógeno procedente de los insectos y larvas.

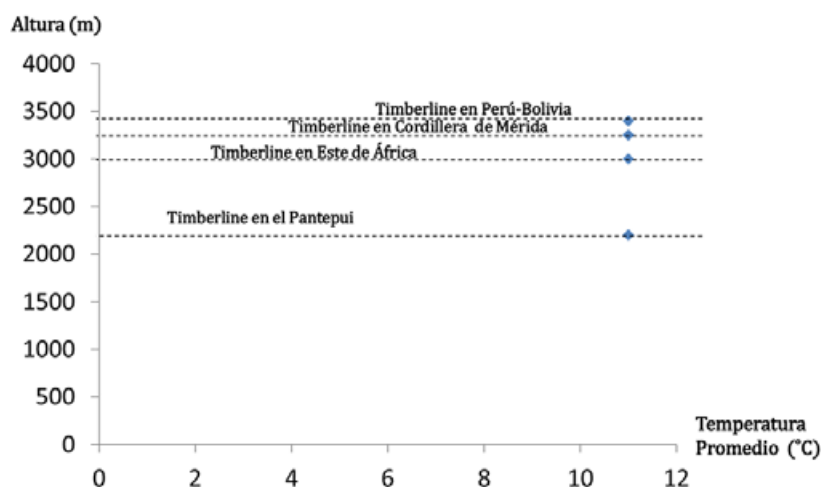
La altura constituye uno de los principales factores que moldea las formas de la vegetación y determina tasas asimilatorias y de transpiración muy específicas. Los cambios de las condiciones de humedad, radiación, vientos y temperatura son mayormente consecuencia de la altura. De tal manera, la altura promedio que alcanzan las cumbres tepuyanas en la región de Pantepui, oscila entre los dos mil y tres mil metros y define, no solo regímenes de temperatura muy especiales, sino también condiciona la disponibilidad de los gases para la actividad fotosintética por la reducción que experimentan las presiones parciales atmosféricas de O_2 y CO_2 . La variación en un gradiente altitudinal de la temperatura, pO_2 , pN_2 , pCO_2 y la radiación (incluyendo PAR y UV), ocasiona una serie de modificaciones en la vegetación, vistas en la reducción de su tamaño, y cambios en la densidad y forma, que definen un límite para el crecimiento y desarrollo de las especies conocido en otras regiones de la alta montaña tropical como *timberline* (figura 19) (ver capítulo 3). Este fenómeno fue estudiado durante seis años consecutivos por el autor en la cordillera andina de Mérida (Marcano *et al.*, 2009a y b, 2010a y b), como miembro de un equipo internacional (e.g. Universidad de Los Andes, Instituto Ciencias Nucleares UNAM, México, Centro de Investigaciones Ames, NASA), interesado en conocer el efecto de la altura en el desarrollo de la vida fotoautotrófica y quimiolitotrófica. Los resultados mostraron la existencia de valores límites para la tasa de fijación de nitrógeno NO_3 como resultado de la temperatura y de la baja disponibilidad de CO_2 y O_2 en alturas ≥ 3000 m. Dicho efecto se demostró que es responsable de la interrupción del bosque y la aparición de for-

mas de vida de baja estatura arbustivas, en forma de roseta, herbazales con alto grado de esclerofilia y pubescencia adaptados a las condiciones de alta radiación, bajas temperatura y menor disponibilidad de nitrato en los suelos. Este fenómeno, desde un punto de vista bioquímico, parece ser una consecuencia de un aporte bajo de ATP por parte de las mitocondrias, y de las limitaciones de los procesos enzimáticos involucrados en la formación de tejidos (e.g. síntesis de proteínas y carbohidratos) (Hincha *et al.*, 1984; Dahl, 1986; Beck, 1994; Körner, 1998). En las cumbres tepuyanas se puede reconocer el mismo efecto de la altura sobre la vegetación.

El carácter oligotrófico de los suelos en los ambientes altotepuyanos contribuye significativamente en la definición de una línea de transición o *timberline* a alturas menores que en la cordillera andina de Mérida (Marcano *et al.*, 2009a y b), donde los suelos son más ricos en nutrientes. Sin embargo, a mi juicio, el factor más importante que determina altitudinalmente la aparición de una vegetación enana, achaparrada y en ocasiones *paramoide*, constituye la definición de un piso térmico entre los 10.5-11.5°C, el cual es un criterio de temperatura promedio bastante aceptado para la región tropical (Takahashi, 1944; Aulitsky, 1961; Wardle, 1971; Grace, 1977; Ohsawa, 1990; Arno y Hammerly, 1993; Malyshev, 1993; Marcano *et al.*, 2009a y b, 2022).

La definición de *línea* es algo muy sutil, porque como lo aclarara con elegancia Armand (1992), «cualquier franja natural es en realidad una zona de transición, la cual presenta dos límites. Ellas son en ocasiones, también zonas de transición con sus propias franjas. La localización de una franja natural es en principio inexacta y de ahí en adelante determinada por convenciones. La mayoría de la gente habría de estar de acuerdo intuitivamente acerca de la posición de los límites del bosque cuando son vistos desde un avión a gran distancia. Sin embargo, habrían de estar fuertemente en desacuerdo cuando observan la situación de los límites del bosque desde el terreno».

La altura en la cual se ubica el rango de temperatura de los 10.5-11.5°C, puede variar de acuerdo a las características latitudinales,



mesoclimáticas, orográficas y fisiográficas de la montaña tropical. De tal manera, encontramos que el rango térmico para el *timberline* en Pantepui, se halla a alturas ~ 2200 m (Galán, 1984; Hernández, 1987; Huber, 1988), mientras en la Sierra Nevada de Mérida, este rango de temperatura se ubica en ~ 3250 m (Marcano *et al.*, 2009a y b), y en otras regiones tropicales (e.g. este de África, Nueva Guinea, Andes de Colombia, Hawái y México), surge a partir de los tres mil metros (Smith, 1994).

9.1. BOSQUES TEPUYANOS

Los bosquecillos tepuyanos son de baja altura, de cuatro a ocho metros (12) de alto, normalmente dominados por una especie de *Bonnetia* (Theaceae). En los tepuyes orientales de la cuenca del río Caroní, la especie dominante es *B. roraimae*; en el oeste hallamos *B. jauana*, y más allá, en los tepuyes de Amazonas, *B. crassa* y *B. neblinae*; estas especies presentan troncos torcidos y copas semiesféricas muy densas, cuyo follaje muestra una característica coloración variablemente rojiza. Estos bosquecillos se presentan en depresiones o a lo largo de caños (bosques ribereños), sin que se puedan observar grandes diferencias fisionómicas o florísticas entre las diferentes comunidades. Generalmente son bosques húmedos, con abundantes epífitas (especialmente musgos y líquenes) sobre los troncos y ramas, un estrato herbáceo no

FIGURA 19. Diagrama que resume la distribución altitudinal de la línea de transición (*timberline*) en diferentes regiones de la alta montaña tropical, incluyendo la región de Pantepui, a partir de su aparición en un piso térmico entre los 10.5-11.5°C, el cual es un criterio de temperatura promedio generalmente aceptado para la región tropical (Takahashi, 1944; Aulitsky, 1961; Wardle, 1971; Grace, 1977; Ohsawa, 1990; Arno y Hammerly, 1993; Malyshev, 1993; Marcano *et al.*, 2009a y b, 2022).

FIGURA 20. Aspecto de la cumbre del Auyán tepui. Izquierda, extremo oriental, donde se puede apreciar la densidad de los bosques altotepuyanos y la compleja estructura de la vegetación. Derecha, vegetación arbórea donde destaca la gran altura de los árboles allí presentes y la coloración oscura de las aguas. Fotos del autor



muy denso debido a lo cerrado de las copas, y muy pocas lianas (Huber, 1988).

Un ejemplo del efecto de la altura y de la línea de transición (*timberline*) sobre la reducción de las poblaciones de especies endémicas leñosas y de herbazales tepuyanas, lo apreciamos al analizar la distribución altitudinal de *Bonnetia* y *Stegolepis*. Ambos organismos representan la vegetación vascular endémica que alcanza los mayores límites altitudinales en las cumbres tepuyanas. En ambos géneros, el mayor número de especies se ubican en alturas cercanas a los dos mil doscientos metros (línea de transición o *timberline*), mientras en alturas > 2200 m, estos géneros reducen sus especies significativamente.

Auyán tepui

Hacia el norte de la Gran Sabana, en el Auyán tepui, los bosques altotepuyanos se destacan por su alta densidad en comparación con otros tepuyes y presentan una composición muy diversa en sus cumbres (figura 20). Según su fisionomía y altura se pueden clasificar en:

- A) Bosques siempreverdes de gran altura: crecen sobre arenisca, con árboles (e.g. *Schefflera*, *Sloanea*, *Amanoa*, *Clusia*, *Aspidosperma*, *Pagamea*, *Protium*, *Oxythece* y *Graffenrieda*) entre quince y veinte metros de altura en sus cumbres, las cuales no sobrepasan los 1980 m de altura.
- B) Bosques siempreverdes de mediana altura: Están dominados por *Euterpe*

(Palmae), *Podocarpus*, *Hieronyma* (Euphorbiaceae), *Ocotea* (Lauraceae) y *Byrsonima* (Malphigiaceae), con elementos asociados dominantes de *Aegiphilia* (Verbenaceae) y *Rapanea* (Myrsinaceae). La altura de los árboles se sitúa entre los ocho y doce metros y se ubican a alturas cercanas a los dos mil metros.

- C) Bosques típicamente tepuyanos: Se encuentran en depresiones planas y cerca de los cursos de agua, así como en zanjones de arenisca, donde domina *Bonnetia roraimae* y *B. steyermarkii* en densas poblaciones de mosaicos de hasta diez metros de altura. Otras asociaciones están representadas por *Schefflera*, *Miconia*, *Tococa*, *Phyllanthus*, *Weinmannia*, *Clethra* y *Clusia*. Se ubican a alturas > 2000 m.

En el sustrato de estos bosques se encuentra una alta diversidad de elementos epífitos y terrestres de orquídeas, piperáceas, helechos, musgos y líquenes. En cuanto a los líquenes que se desarrollan en el bosque, llama la atención la existencia del género endémico al Pantepui *Pseudohepatica*, el cual posee dos especies, una de ellas endémica al Auyán tepui (Guayana oriental), *Pseudohepatica pachyderma* P. M. Jørgensen, la otra especie es endémica al cerro Duida (Guayana occidental), *P. duidensis* V. Marciano (Marciano *et al.*, 2000). *Pseudohepatica pachyderma* crece sobre la corteza de arbustos y raíces en hábitat de muy poca luz, en alturas entre los 1200-1600 m, a orilla del río Churún (Jørgensen, 1993).

La dificultad para ubicar este género en alguna familia conocida de líquenes fue reconocida por Jørgensen (1993). Marcano y colaboradores (2000) demostraron a partir de la presencia del compuesto químico liquenina, su afinidad con las parmeliáceas, en vista a que este compuesto no ha sido hallado en ninguna otra familia de líquenes. Sin embargo, es posible que este taxón pueda ser clasificado como perteneciente a una familia distinta a las Parmeliaceae.

Cordillera Roraima-Ilú

Cuando nos trasladamos hacia el este de la Gran Sabana, encontramos la cadena Roraima-Ilú, donde se observa en cada uno de los principales tepuyes que la componen (e.g. Roraima, Kukenán, Tramén, Yuruaní, Ilú) una vegetación boscosa representada de manera dominante por *Bonnetia roraimae*, asociada con *Brocchinia hachtioides*, que crece sobre rocas en suelos deficientes de nutrientes y expuestos a vientos intensos (figura 21).

También encontramos bosquecillos de *Schefflera rugosum*, asociados a *Stegolepis guianensis* y *Brocchinia* y distintas especies de helechos, musgos y líquenes (*Hypotrachyna*, *Parmotrema*, *Usnea*, *Oropogon*) (Sipman y Aptroot, 1992), característicos de ambientes sometidos a condiciones climáticas rigurosas.

Como se ha señalado antes (ver capítulo 3), la reducida diversidad y frecuencia de especies en la cumbre de estos tepuyes (e.g. Roraima, Kukenán), en comparación con la cumbre de otros tepuyes ubicados al oeste del Caroní o hacia el norte y centro de la Gran Sabana, se debe a varios factores, entre los que las bajas temperaturas (hasta un mínimo de 3°C) y los vientos del noreste, controlados por la zona de convergencia intertropical, juegan un papel muy importante. Adicionalmente, la intensidad de los procesos erosivos ha dado lugar a superficies rocosas muy irregulares, las cuales son colonizadas selectivamente por algunas especies vegetales, que reciben en microambientes específicos una protección contra la acción del viento.



Estos microambientes favorecen la acumulación de materia orgánica y nitrógeno NH_4^+ a partir de la deposición de hojas y otros restos orgánicos, lo que es una de las pocas fuentes de nitrógeno, a parte de la contribución de nitrógeno NO_3 atmosférico y la fijación por cianobacterias y cianolíquenes.

Sobre la cumbre del Roraima se aprecia una microbiología rica en cianobacterias, que crece sobre rocas verticales, suelos rocosos horizontales, charcos de agua (carentes de materia orgánica en el fondo), corrientes de agua y saltos de agua (Kaštovský *et al.*, 2011). Los géneros más comunes en estas cumbres son *Stigonema* y *Gleocapsa*. En la cumbre del Kukenán tepui, los pisos rocosos se encuentran dominados por *Gloeocapsopsis*, *Chondrocystis*, *Stigonema* y *Scytonema* (figura 22) (Pokorný, 1996). Estos organismos, que por lo general suelen habitar ambientes muy hostiles, tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (N_2) en amonio (NH_4^+), lo cual puede convertirse en un valioso aporte para la flora leñosa altotepuyana, plantas vasculares, hongos y bacterias. Se estima un aporte que varía considerablemente, entre 7-100 kg N ha^{-1} por año. Por tanto, podemos calificar de *muy extremas* las condiciones ambientales que definen los hábitats de las especies que crecen en la cumbre de los tepuyes de la cadena Roraima-Ilú y, por tanto, muchos de estos organismos podrían ser catalogados como auténticos extremófilos.

FIGURA 21. Cumbre del cerro Roraima donde se aprecian mosaicos arbóreos constituidos por *Bonnetia roraimae* como especie dominante en ambientes húmedos. Hacia el fondo se observan poblaciones de *Brocchinia hachtioides* colonizando las partes altas de las rocas. Foto cortesía Javier Mesa.

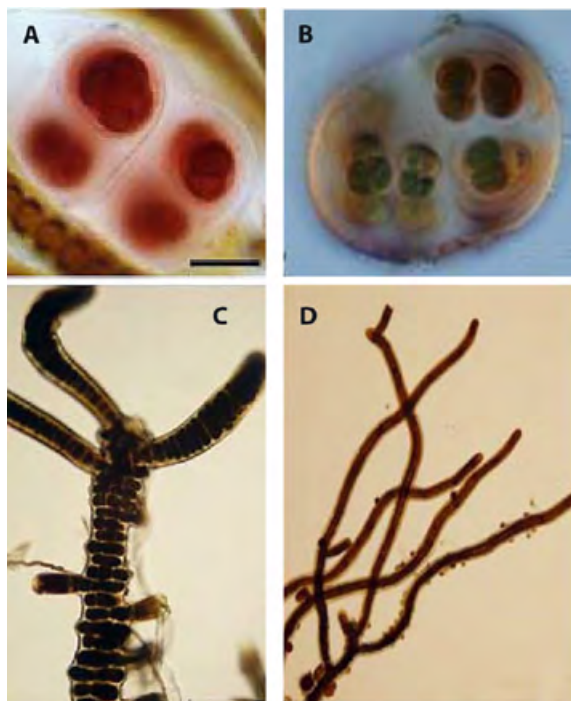


FIGURA 22. Las cianobacterias juegan un rol importante de aportar nitrógeno fijado en las hostiles cumbres tepuyanas de la cadena Roraima-Ilú, compensando la pobreza de nutrientes de los suelos. A y B, *Gloeocapsa sanguinea* (escala 20 µm). C, *Stigonema informe*. D, *Stigonema ocellatum* (C y D escala 100 µm) (tomado de Kaštovský et al., 2011).

Macizo Chimantá

La vegetación boscosa en los tepuyes del macizo Chimantá (e.g. Toronó, Akopán, Churí) presenta un número importante de elementos endémicos que responden a las especiales características mesoclimáticas de estos ambientes (figura 23). Se observan bosques complejos representados por una asociación constituida por *Bonnetia roraimae* acompañada de *Schefflera chimantensis*, *S. umbellata* (Araliaceae) y *Spathelia chimantensis* (Rutaceae) en los límites del bosque altotepuyano entre los 1700-1900 m, la cual puede ser exclusiva en los cursos de agua (ribereños). Otras asociaciones con elementos endémicos leñosos dominantes están integradas por *Stenopadus chimantensis*, *Podocarpus buchbolzii*, y *Spathelia chimantensis*, en las que *Bonnetia roraimae* puede estar presente cuando crece sobre intrusiones de diabasa que liberan más nutrientes (figura 24A), incluyendo el tóxico aluminio (Steyermark, 1967; Rull, 1991). En el sustrato herbáceo de estos bosques predomina *Brocchinia tatei* (figura 24B), acompañada de *Stegolepis guianensis* y otras especies de helechos, musgos y líquenes (figura 25).

La orografía de la cara nororiental del macizo presenta unas condiciones adecuadas para recibir una alta contribución de nitrógeno at-

FIGURA 23. Fisionomía de la vegetación correspondiente a la cumbre del Churí tepui en el noreste del Chimantá. Foto del autor.



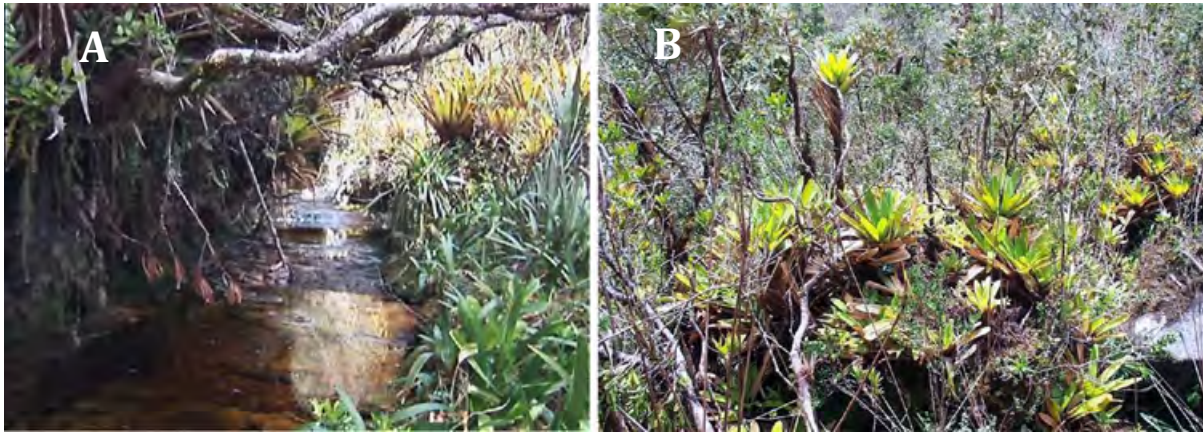


FIGURA 24. Poblaciones de *Brocchinia tatei* y *Stegolepis roraimae* creciendo en depresiones a lo largo de un curso de agua. Se puede observar la presencia de troncos retorcidos pertenecientes a *Bonnetia*. (A). Población de *Brocchinia tatei* asociada a *Stenopadus chimantensis* (B). Cumbre del Churí tepui, al noreste del Chimantá (fotos del autor).

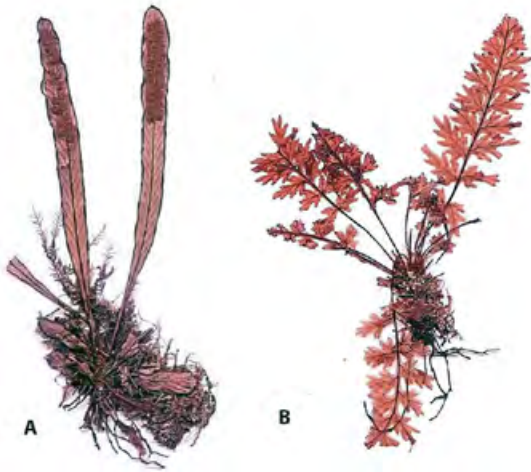


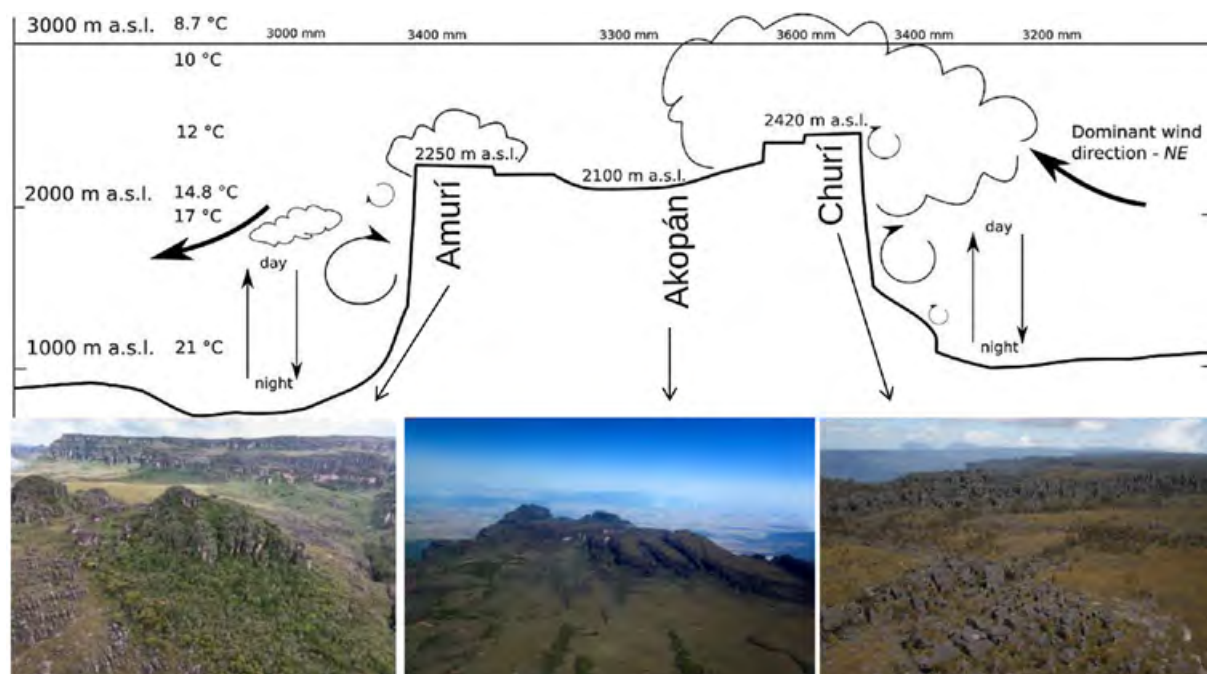
FIGURA 25. En microambientes muy húmedos y umbrófilos en las cumbres de los tepuyes del macizo de Chimantá se pueden encontrar raras especies epífitas de helechos, endémicas o de distribución restringida a la Guayana. Estas especies que son muy sensibles a los cambios de temperatura y humedad pueden crecer sobre forófitos leñosos, tales como *Bonnetia roraimae*, *Schefflera chimantensis* y *Stenopadus chimantensis*, entre otros, y sobre turberas en el sotobosque dominado por los anteriores forófitos. A. *Grammitis limbata* (Grammitidaceae) presenta frondes coriáceas, de hasta cuatro centímetros de largo, índices de estomas muy bajos, y esporas clorofilosas (Steyermark y Wurdack 748, VEN); de hábito exclusivo epífita, está presente en las cumbres de otros tepuyes de la Guayana oriental y occidental; B. *Trichomanes crinitum* (Hymenophyllaceae), presenta frondes membranáceas (1-capa celular), entre cinco y veinte centímetros de largo, carentes de estomas, esporas clorofilosas (Steyermark 74874, VEN); su hábito es terrestre o epífita; está presente en las cumbres de Pantepui. Fotos del autor.

mosférico, debido a la ocurrencia de una actividad atmosférica más intensa que en el resto de los tepuyes del macizo (Galán, 1992). Esto se debe al choque de masas de aire caliente sobre las laderas noreste y a la existencia de una celda de convección (figura 26), lo cual genera intensas actividades eléctricas sobre sus cumbres. Estimaciones sobre una producción de 1×10^{10} – 1×10^{26} moléculas de NO_2 por descarga eléctrica (Noxon, 1976), y de $\sim 3 \times 10^{12}$ de nitrógeno fijado por año para la región tropical (Noxon, 1976; Dawson, 1979), advierten sobre el aporte abiogénico de nitrógeno en estas cumbres.

Complejo Jaua-Sarisariñama

Hacia el oeste de la Gran Sabana, se encuentra el complejo Jaua-Sarisariñama. Se caracteriza por presentar una vegetación boscosa con rasgos algo diferentes a los observados en los bosques altotepuyanos de la zona este del río Caroní. Contrariamente a la opinión de Steyermark y Brewer-Carías (1976) de considerar estas formaciones boscosas como enanas y achaparradas, la altura de ellas oscila entre dos y ocho metros y usualmente crecen sobre suelos rocosos entre los 1300-1400 m de altura (Riina y Huber, 2003). Sin embargo, entre los 1800 y 2400 m de altura, las especies leñosas efectivamente reducen su tamaño, promediando tres metros de altura. En estos cerros, los bosques se encuentran representados por elementos leñosos de la especie endémica *Bonnetia jauana*, la cual posee una gran

FIGURA 26. El efecto de la altura y de los vientos alisios crea diferencias importantes en la fisionomía y en la forma de la vegetación que se desarrolla en las cumbres de los tepuyes del macizo Chimantá. Los vientos del noreste transportan masas de vapor de agua que, a partir de los cambios de temperatura experimentados a lo largo del día, logran ascender a través de un gradiente térmico en la cara oriental del Chimantá (Churí) y, a partir de un proceso de convección, logran condensarse y precipitarse. Dicha precipitación es mayor en el costado este que en el costado oeste y mucho menor en el centro del macizo. La distribución desigual de la precipitación sobre las mesetas crea una diversidad de microclimas húmedos sobre las cumbres del macizo, la cual es más marcada durante la época de lluvias (modificado de Galán, 1992). Fotos Javier Mesa.



altura y ramas asimétricas dispuestas radialmente (figura 27). De igual manera, encontramos a *Gongygolepis pedunculata* y *G. benthamiana* (Asteraceae) con hojas esclerotizadas alcanzando hasta cinco metros de altura. Otras especies esclerófilas leñosas son *Terminalia quintalata* (Combretaceae), *Celianella montana* y *Phyllanthus vacciniifolium* (Euphorbiaceae), *Clusia pusilla* y *Oedematopus duidae* (Clusiaceae), *Bonnetia trystyla*, *Ilex retusa* (Aquifoliaceae) y *Tepuianthus sarisarinamensis* (Tepuianthaceae) (Riina y Huber, 2003).

La vegetación de este complejo tepuyano es muy variada y obedece a la diversidad de ambientes determinados por las diferencias altitu-

dinales y a la heterogeneidad de la fisiografía. Esta complejidad es mayor cuando consideramos las características microambientales (e.g. luz, humedad, temperatura) del interior de las fosas del Sarisariñama (Brewer-Carías, 1976). Elementos leñosos endémicos característicos son *Maguireothamnus jauensis*, (Asteraceae), *Stenopadus jauensis* (Asteraceae) y *Ledothamnus jauensis* (Ericaceae) (Riina y Huber, 2003).

El aporte realizado por el gran explorador y naturalista Charles Brewer-Carías al conocimiento de la botánica de Pantepui y especial-

FIGURA 27. Fisionomía característica de los bosques altotepuyanos del complejo Jaua-Sarisariñama. Se aprecia la presencia de la especie endémica *Bonnetia jauana*, asociada en el sotobosque con Clusiaceae y bromelias (A). Los troncos de *Bonnetia jauana*, muestran una asimetría radial, y están cubiertos por una densa población de musgos y líquenes (B). Fotos de Javier Mesa.



mente del Sarisariñama fue inigualable (Brewer-Carías, 1973, 1976a, 1994; Steyermark y Brewer-Carías, 1976). Durante su expedición épica a las entrañas de las fosas, describía las características del microambiente de la siguiente manera: «Las condiciones de humedad y régimen lumínico del fondo de la sima condicionan el tipo de vegetación que allí crece». «Los árboles que nos rodeaban eran mucho más altos de lo que una justa proporción a su circunferencia haría suponer; eran de un tipo diferente, grotescamente altos». «En las rocas de las paredes encontramos y recogimos muestras de unas plantas parecidas a pequeñas piñas, estas plantas de la familia Bromeliaceae fueron clasificadas, resultando una de ellas nueva para la ciencia que fue bautizada con mi nombre (*Navia breweri*) y la otra (*Navia cardonae*), era la misma especie que 32 años antes había colectado Félix Cardona en ese mismo lugar» (Brewer-Carías, 1994).

Arbustales muy peculiares en el sustrato bajo del bosque, representados por elementos encontrados exclusivamente en Pantepui, son *Cardonaea jauaensis* (Asteraceae), plantas con capítulos semejantes a girasoles, que dominan la cumbre de la meseta de Jaua y *Phainantha steyermarkii* (Melastomataceae). En el sustrato bajo abierto o expuesto se pueden encontrar asociadas *Everardia montana* subsp. *glaucofolia* (Cyperaceae), *Orecthanthe sceptrum*, *Abolboda* spp. y *Xyris* spp. (Xyridaceae), *Nietneria corimbosa* (Liliaceae), *Stegolepis breweri*, *S. chloripetala*, *S. grandis*, *Brocchinia hechtoides* y en el sustrato herbáceo umbrófilo *Navia jauana* (Bromeliaceae), *Psammisia breweri*, *Peperomia duidana*, *Chiodecton sanguineum* (liquen), *Lindsaea krameriana*, *Hymenophyllum* spp. (helechos), *Scaphocephallum verrucosum* (orquídea), y *Pitcairnia maidifolia* (Bromeliaceae en laderas).

Complejo Duida-Marahuaka-Huachamacari

En el extremo oeste del Pantepui, los bosques que crecen en la cumbre del cerro Duida presentan una fisionomía característica de los tepuyes del Amazonas venezolano, donde la composición florística y diversidad suele ser más alta y variada que la que se observa en las

cumbres tepuyanas de la Guayana oriental (Steyermark, 1984; Steyermark *et al.*, 1984; Huber, 1988; Berry y Riina, 2005; Huber y Rull, 2019).

Las primeras explicaciones acerca de las causas de la lujuriosa vegetación de la Guayana occidental o Amazonas venezolano fueron dadas por el Dr. V. Marcano-Echenique, a partir de estudios geoquímicos realizados con muestras seriadas de agua colectadas durante la expedición de 1887 al Alto Orinoco. En estos estudios encontró que «una contribución de nitrógeno-NO³ atmosférico de 50 kg N ha⁻¹ por año», era suficiente para explicar el desarrollo de la vegetación tropical (*Sur la Proportion de nitrates contenus dans les pluies des régions tropicales*, B.A.S., T.I, 1889, A. Muntz et V. Marcano).

Estos bosquesillos que oscilan entre tres y seis metros de alto (Riina y Huber, 2003) se presentan en depresiones o a lo largo de caños (bosques ribereños), sin que se puedan observar grandes diferencias fisionómicas o florísticas entre las diferentes comunidades. Generalmente son bosques húmedos, con abundantes epífitas (especialmente musgos y líquenes) sobre los troncos y ramas, un estrato herbáceo no muy denso debido a lo cerrado de las copas, y muy pocas lianas (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019). Destacan en la vegetación leñosa *Tyleria longifolia* (Ochnaceae), *Bonnetia crassa*, *B. crassifolia* (Theaceae) (figura 28), *Clusia*, *Neotatea duidae*, *N. longifolia* (Clusiaceae), *Podocarpus*, *Schefflera*, *Byrsonima*, *Duidania montana* (Rubiaceae), *Gongyolepis parwana*, y especialmen-

FIGURA 28. Cumbre del cerro Duida por su cara norte, en vista a la comunidad so'to (makiritare) de Mawádi-anehídi (Culebra). Destaca en sus laderas de mayor altura (1800 m) la presencia en primer plano de comunidades de *Stegolepis linearis*. En el fondo se aprecian bosquecillos tepuyanos representados por especies de *Bonnetia crassifolia*, *Stenopadus* y *Stomatochaeta*. Foto Javier Mesa.



te *Stomatochaeta crassifolia* y *Stenopadus eurylepis* y *S. talaumifolius*, los cuales presentan un alto endemismo tanto en el cerro Duida como en los cerros vecinos (e.g. Huachamacari, Marahuaka) y en otros tepuyes de la porción oriental del Pantepui (figura 29). Son conspicuas en esta vegetación arbórea especies de helechos del género *Cyathea*. (Steyermark, 1984; Steyermark *et al.*, 1984).



FIGURA 29. Vista de un bosque tepuyano de la Guayana occidental, representado por especies de *Stenopadus* (Asteraceae), *Brocchinia hechtiioides* con su respectiva inflorescencia y *Stegolepis* en el sustrato bajo, donde se aprecia además una alta densidad y diversidad de la vegetación herbácea. Cumbre del cerro Duida en el Amazonas venezolano. Foto cortesía Javier Mesa.

De igual manera presentan un alto endemismo al cerro Duida, las especies de *Duidaea* (Asteraceae) (Berry y Riina, 2005; Riina *et al.*, 2019), las cuales poseen hojas esclerotizadas y un biotipo fruticoso característico de las plan-

tas de alta montaña tropical. En el sustrato herbáceo abierto de estos bosques, predomina *Brocchinia hechtiioides*, acompañada de *Stegolepis linearis* y *Amphiphyllum rigidum* (Rapataceae), y especies de helechos (e.g. *Selaginella*, *Blechnum*, *Hymenophyllum*, *Lindsaea*, *Hymenophyllum*, *Trichomanes*, *Cochlidium*, *Grammitis*), orquídeas, musgos y líquenes. También observamos la presencia de piperáceas endémicas como *Peperomia duidana* y plantas insectívoras de los géneros *Heliamphora*, *Drosera* y *Utricularia*. Llama la atención la presencia de *Heliamphora tatei* var. *tatei* que llega a alcanzar hasta 1.5 m de altura y exhibe ejes pseudoramificados (Steyermark, 1984).

La diversidad de líquenes en la cumbre del cerro Duida es alta, representada principalmente por especies fruticosas de Parmeliaceae, Usnea y Cladonia (ver capítulo 8). La endemidad de líquenes en la cumbre del cerro Duida también es significativa, donde destaca la presencia de *Lepraria arbuscula* var. *duidensis*, *Coccocarpia duidensis*, *Stereocaulon follmannii*, *Pseudohepatica duidensis* y *Dictyonema duidense* (Marcano *et al.*, 1995a y b, 1997, 2000, Marcano y Sipman, 2021, Marcano, 2021b). Especies de cianolíquenes, como *Dictyonema sericeum* (ver capítulo 8), contribuyen significativamente a fijar cantidades importantes de nitrógeno atmosférico (N_2) convirtiéndolo en nitrógeno amonio (NH_4^+) en estas cumbres, que luego liberan a los suelos en porcentajes variables donde existen deficiencias de nitrógeno NO_3 . El género *Pseudohepatica*, está representado solo por dos especies en el área de Pantepui, de la cual *P. pachyderma* crece restringida a la cumbre del Auyán tepui (como vimos antes), mientras *P. duidensis* (Marcano *et al.*, 2000) crece en el Duida entre los 1200-1500 m, confinada a hábitats húmedos y sombreados en la entrada de pequeñas cuevas, sobre materia orgánica y raíces del suelo (figura 30). El género *Pseudohepatica* difiere de cualquier otro líquen debido a la especial forma que recuerda la forma de una hepática. Jørgensen (1993) sugirió que la morfología de este líquen y la presencia de sustancias UV+ (derivados de liquexantona) pudieran estar relacionadas a la visión UV de los insectos y presentar un caso de mimetismo o una interacción líquen-insecto.

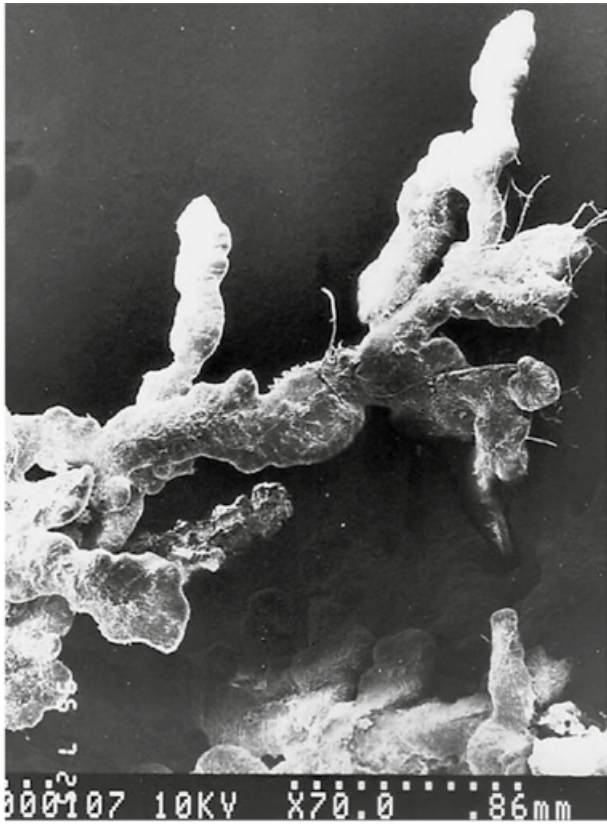


FIGURA 30.
Pseudohepatica duidensis (SEM). *Pseudohepatica* es un raro género de líquen que recuerda la hoja de una hepática. El género es conocido solo de Pantepui, representado por dos especies, *P. pachyderma* desde el Auyán tepui (Jørgensen, 1993) y *P. duidensis* conocida solo desde la cumbre norte del cerro Duida (Marcano *et al.*, 2000). A. Vista de la cara superior. B. Vista de la superficie inferior.

De cualquier forma, también se pueden interpretar estos caracteres como un caso de convergencia morfológica (Marcano *et al.*, 2000), donde las hifas habrían de determinar la forma especial a partir de una adaptación ecofisiológica al microambiente como ocurre con otros líquenes (Rogers, 1990). No hay duda de que este organismo constituye una de las innumerables rarezas y maravillas del mundo ancestral de la Guayana.

9.2. ARBUSTALES ALTOTEPUYANOS

De todas las formas de vida de la vegetación altotepuyana, la arbustiva constituye la más desarrollada y diversa (Huber, 1989; Huber y Rull, 2019). El arbustal altotepuyano clásico está formado por arbustos de 0.5-3 m de altura, de ramificación basítona, copas muy variables entre muy densas hasta ralas (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019). Los arbustales pueden clasificarse en *tepuyanos* y *paramoides*, siendo los arbustales *tepuyanos* los más frecuentes mientras los arbus-

tales *paramoides* aparecen en cumbres con alturas > 2000 m. Estas formaciones no solo pueden encontrarse en las cumbres planas, sino también en vertientes rocosas, depresiones y grietas protegidas de los fuertes vientos, pero en menor extensión que en las cumbres. Por lo general, estas formaciones presentan alturas entre veinte y doscientos metros y crecen directamente sobre las rocas sin sustrato de suelo mineral (Huber, 1994). De cualquier manera, la composición de arbustos varía dependiendo de las condiciones de los suelos en cada tepui. Los niveles altos de humedad en estas cumbres facilita el crecimiento de densas poblaciones de líquenes y musgos sobre las ramas de dichos arbustos. Especies de Parmeliaceae y *Usnea* son frecuentes como corticícolas en estos sustratos.

En las cumbres de los tepuyes que conforman el macizo de Chimantá, los arbustales de tipo *tepuyanos* son frecuentes. Sin embargo, los *paramoides* se presentan con un alto grado de desarrollo y complejidad. Los biotipos son característicos de las condiciones físicas de los tepuyes que conforman este macizo.

FIGURA 31. *Bonnetia multinervia*. Destacan sus hojas bastante engrosadas de aspecto suculento y esclerosado, dispuestas en los ápices de los ejes, con forma de rosetas. Cumbre del Apakará tepui, macizo de Chimantá (foto de Javier Mesa).



FIGURA 32. Comparación del hábito en forma de roseta (caulirrósula) de varias especies de la alta montaña tropical. 1. *Espeletia moritziana*, Andes venezolanos, 3800 m; 2. *Espeletia*, corte longitudinal; 3. *Espeletia semiglobulata*, Andes venezolanos, 4350 m; 4. *Senecio keniodendron*, África, Kenia, 4300 m; 5. *Lomaria arborescens*, Venezuela, Auyán tepui, 2400 m; 6. *Senecio gardneri*, África, monte Elgon, 3900 m; 7. *Puya raimondi*, Andes Bolivia, 4200 m; 8. *Lobelia rhynchopetalum*, África, montes de Semien, 3600 m; 9. *Chimantaea mirabilis*, macizo de Chimantá, Churí tepui, Guayana venezolana, 2500 m; 10. *Ayensua uaipanensis*, Venezuela, Auyán tepui, 2300 m (modificado de Vareschi, 1992).

Los arbustales *tepuyanos* presentan una marcada esclerofilia debido a las condiciones de los fuertes vientos, alta radiación y exposición solar y bajo contenido de nutrientes, lo cual contribuye a evitar la pérdida de agua y otras alteraciones bioquímicas en el mesófilo de la hoja (figura 31). En las partes centrales

domina casi exclusivamente en los arbustales *Bonnetia multinervia*. En grietas y vertientes pueden encontrarse géneros dominantes de arbustos tales como *Clusia*, *Phyllanthus*, *Bonnetia*, *Schefflera* y *Stenopadus*. Las familias más importantes de estos arbustales son las Theaceae (*Bonnetia*, *Terstroemia*), Melastomataceae (*Ma-*

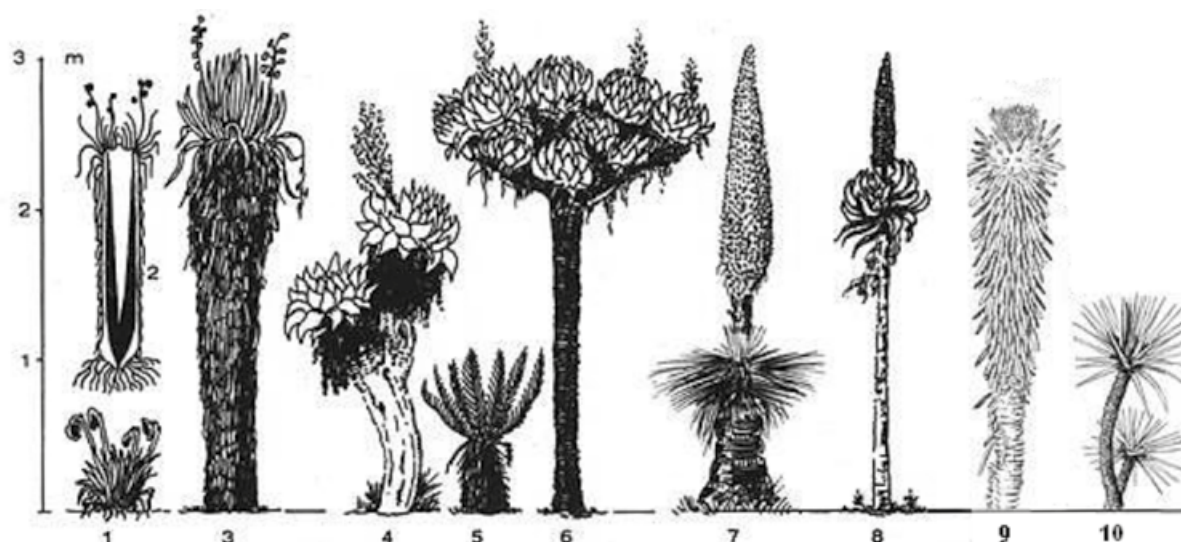




FIGURA 33. *Chimantaea mirabilis* es una especie representativa del arbustal paramoide y pertenece a la familia Asteraceae. Crece con una distribución centrada a algunos de los tepuyes del macizo del Chimantá. Su biotipo y otras características (1-3 m de alto), son similares a las de otros géneros de la alta montaña tropical (Vareschi, 1992). La pubescencia de sus hojas y esclerofilia, así como también el hábito en forma de roseta, facilita a estas especies un balance térmico de las hojas adecuado (Meinzer et al., 1994). Su presencia en la cumbre del Chimantá podría considerarse un relictos de una flora de alta montaña muy antigua, que se desarrolló en una era geológica cuando el Chimantá presentaba alturas mayores (> 2700 m), mucho antes de afectarse por los procesos de erosión y desgaste que fragmentaron y disolvieron la estructura rocosa de sus partes más altas. Cumbre del Apakará tepuí, macizo de Chimantá (foto cortesía Javier Mesa).

cairea, Comolia, Graffenrieda, Marcetia, Microlicia, Mallophyton), Ericaceae (*Ledothamnus*, *Mycerinus*, *Notopora*, *Thibaudia*, *Befaria*), Asteraceae (*Stenopadus*, *Quelchia*, *Gongylolepis*), Rubiaceae (*Pagameopsis*, *Pagamea*, *Maquireothamnus*, *Aphanocarpus*), Euphorbiaceae (*Phyllanthus*), Cunoniaceae (*Weinmannia*) y la familia endémica Tepuianthaceae (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019).

En cambio, los arbustales paramoides, están representados por comunidades integradas por especies del género *Chimantaea* (Asteraceae), las cuales exhiben un hábito característico caulirrósula, con hojas tomentosas, descrito por Cuatrecasas (1968) como característico de la alta montaña tropical (figura 32). Esta forma de vida es similar a la del género *Espeletia* en los páramos de los Andes tropicales y a las de otros géneros de otras montañas tropicales (Hedberg y Hedberg, 1979; Vareschi, 1992; Rundel, 1994).

Los arbustales paramoides se presentan en diferentes formas, según la especie de *Chimantaea* predominante. Por ejemplo, las comunidades de *Ch. mirabilis* (figura 33) forman colonias

de cientos de miles de individuos de uno a tres metros de altura, nada o muy poco ramificados, con hojas aciculadas dispuestas a lo largo de todo el tronco con inflorescencias amarillas implantadas en el ápice y envueltas por una densa lana o tomento (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019). Algunos arbustos asociados están representados por especies de melastomataceas, cunoniáceas, aquifoliáceas, cyrilláceas y ericáceas. En el estrato herbáceo destaca el bambucillo *Myriocladus steyermarkii*, las pteridófitas *Pterozonium*, *Elaphoglossum* e *Hymenophyllopsis*; algunas de ellas (*Pterozonium*) presentan hojas con una textura fuertemente coriácea; también observamos algunas plantas insectívoras como *Drosera roraimae* y *Heliamphora minor*, el musgo *Sphagnum* y las especies dominantes *Brocchinia hechtoides* y *Stegolepis ligulata* creciendo en asociaciones en vertientes húmedas atravesadas por pequeños riachuelos.

Las especies de *Chimantaea* presentan unos detalles típicos de las especies de la alta montaña tropical, como es el denso tomento en sus hojas, el cual varía en densidad depen-

FIGURA 34. Especies de *Chimantaea* del macizo Chimantá. A.

Chimantaea eriocephala es una especie descrita por Bassett Maguire, Julian Alfred Steyermark y John Julius Wurdack en 1957, basado en la colección de Wurdack. La foto fue tomada en la cima del tepui. Es un pequeño arbusto de hasta un metro de alto endémico de la cima de los tepuyes de dicho macizo. Se desarrolla solo entre 1900 y 2600 m, cumbre del Churí tepui (51) (foto del autor). B.

Chimantaea acopanensis creciendo en un microambiente expuesto (heliófilo) sobre un sustrato vegetal representado por hojarascas, líquenes, musgos y algunas herbáceas como *Stegolepis*. Esta especie es endémica a la cumbre del Akopán tepui (52). Destaca la condición reducida de su lámina foliar y el denso tomento en la sección ventral (foto cortesía Javier Mesa).



diendo del estado ontogenético, del rango altitudinal que ocupan los individuos de una misma especie y de los cambios morfogenéticos desarrollados por la especie como respuesta ante las presiones selectivas (e.g. microclima) encontradas en sus determinados ambientes (figura 34). La pubescencia (tomento) de la hoja es uno de los factores claves involucrados en la regulación del balance térmico de la hoja. De tal manera, el espesor de la pubescencia es determinante de la temperatura de la hoja y de la resistencia difusiva (Meinzer *et al.*, 1994). En el caso de *Chimantaea*, debe apreciarse como el resultado de un largo proceso de adaptación y evolución en ambientes con pisos microtérminos, lo cual advierte de la existencia de temperaturas más bajas que las actuales durante el pasado de las cumbres tepuyananas. La forma en roseta (caulirrósula), con espinas de *Oreocanthus pitaritepuyana* (Xyridaceae), constituye una adaptación similar a ambientes con alta radiación solar y baja temperatura (paramoides) característicos de la alta montaña tropical (figura 35).

En el Auyán tepui, los arbustales presentan una altura entre uno y tres metros y crecen con gran frecuencia sobre turbas (histosoles). Aunque los arbustales paramoides no son tan dominantes como en el macizo de Chimantá, no están ausentes, contrario a la opinión de algunos autores, siendo más frecuentes los arbustales tepuyananos.



FIGURA 35 La forma en roseta (caulirrósula) con espinas de *Oreocanthus pitaritepuyana* (Xyridaceae) constituye una adaptación específica a ambientes con alta radiación solar y condiciones de estrés hídrico características de la alta montaña tropical. cumbre del Churí tepui en el Chimantá (foto del autor).

Según Huber (1989) dominan las formas enanas y redondeadas, mientras las plantas caulirrósulas son poco frecuentes. La vegetación leñosa (incluyendo arbustales como *Bonetia roraimae* y *B. steyermarkii*) es más carac-



FIGURA 36. *Ayensua uaipanensis* (Bromeliaceae) creciendo asociada a una población de *Sphagnum* (musgo) contigua a un arroyo sobre laja de arenisca en el Auyán tepui. Esta especie es endémica al norte de la Gran Sabana y constituye un género monoespecífico, el cual ha representado un dolor de cabeza para los botánicos al presentar afinidad con las Velloziaceae y el género *Brocchinia* dentro de las bromeliáceas (Givnish et al., 2004; Funk et al., 2007). Junto a *Chimantaea* constituye un género representativo de las especies caulirrésulas con un biotipo adaptado precisamente a ambientes de alta montaña tropical y pisos submicrotérminos a microtérminos y es considerado uno de los «residentes originales de la flora del Pantepui» (Maguire, 1970; Givnish et al., 2011; ver capítulo 5) (foto Javier Mesa).

terística en este tepui que la no leñosa y herbácea, a diferencia de lo que ocurre en los tepuyes de Chimantá. Esta vegetación leñosa puede encontrarse incluso en vertientes rocosas tanto húmedas como expuestas al sol. Los arbustos más dominantes son *Cyathea* (helechos arborescentes), *Vellozia*, *Tepuia* (Tepuianthaceae), *Ledothamnus*, (Ericaceae), *Poecilandra*, *Psychotria* (Rubiaceae), *Mikania* (Melastomataceae) y *Senecio* (Compositae). Elementos del arbustal



FIGURA 37. Especies de *Chimantaea* desde la cumbre del Auyán tepui. A *Chimantaea cinerea*. Se puede apreciar la presencia bastante acentuada de un fino tomento en la parte ventral de las hojas, las cuales son de textura coriácea y glabrescente en la sección dorsal de la hoja. B *Chimantaea similis* creciendo en el sustrato de un arbustal paramoide. A diferencia de las otras especies del género, *C. similis* presenta en la sección dorsal de la hoja una fina capa tomentosa, pero en las fases ontogenéticas iniciales de la hoja (fotos cortesía Javier Mesa).

paramoide están representados por *Ayensua uaipanensis* (Bromeliaceae) (figura 36) y *Chimantaea similis* y *Ch. cinerea* (figura 37). En el sustrato herbáceo se encuentran ciperáceas, xyridáceas, rapatáceas (*Stegolepis*), bromeliáceas (*Navia*, *Brocchinia tatei*), helechos (*Lindsaea*, *Pterozonium*, *Hymenophyllopsis*, *Adiantum*), orquídeas y poblaciones abundantes de *Sphagnum* al margen de los riachuelos y pequeños cursos de agua.

En el caso de los tepuyes de la cadena Roraima-Illú, distintas sucesiones ecológicas con elementos arbustivos pueden reconocerse sobre estas cumbres, dependiendo de las condiciones microclimáticas muy específicas de los microhábitat donde se hallen presentes. En microambientes muy húmedos caracterizados por charcos con una vegetación herbácea y cojines de *Sphagnum*, encontramos a *Orectanthe sceptrum* asociada a *Stegolepis guianensis*. En espacios protegidos por circos o laderas de rocas están presentes poblaciones densas de helechos arborescentes (*Cyathea spp.*). De igual modo, *Stomatochaeta condensata* forma bosquecillos asociados a los helechos *Blechnum* (*Lomaria*) *schomburgkii* y *Schizaea poeppigiana* (figura 38); estas especies presentan un alto grado de esclerotización de sus hojas. Otra asociación de importancia está representada por *Befaria imthurnii* (endémica al Roraima), que se encuentra junto a *Brocchinia* en surcos o grietas protegidas del viento.

Una descripción de esta sucesión la ofrece Brewer-Carías (1988a) para la cumbre del cerro Roraima en el valle norte:

FIGURA 38. Uno de los grupos de helechos más conservadores con representantes en el Paleozoico, lo constituyen las Schizaeaceae (Mägdefrau, 1959; Smith et al., 2006; Taylor et al., 2009). El género *Schizaeopsis* puede considerarse el ancestro de las especies actuales del género *Schizaea* y es conocido desde el Cretácico. Una de las especies más raras de este taxón, es *S. poeppigiana*, la cual presenta frondes vegetativas de hasta treinta centímetros de largo y reproductivas de hasta cincuenta centímetros llevando las mismas características generales. Sus esporas carecen de cloroplastos, con una viabilidad que supera en el grupo los diez años. En la cumbre del Roraima es hallada creciendo sobre rocas, en microambientes expuestos, como una especie muy resistente a las condiciones adversas que imperan allí (col. V, Marciano P, TCD, VEN, herbario privado) (foto del autor).



Sorprendentemente en proximidad a las paredes más altas, en un espacio de pocos metros con plantas florecientes encontramos un bosque donde hay una abundancia de helechos de 5 metros de altura semejantes a árboles, y otros más pequeños similares a las cicadófitas, y una variedad de Licopodios y Selaginelas. La sensación es esa de entrar en un valle donde el tiempo evolutivo se detuvo, indicando unos 325 millones de años durante el Carbonífero, cuando los reptiles no habían hecho aún su aparición y solo gobernaban anfibios y algunos insectos sobre la faz de la Tierra (Brewer-Carías, 1988a: 59-60).

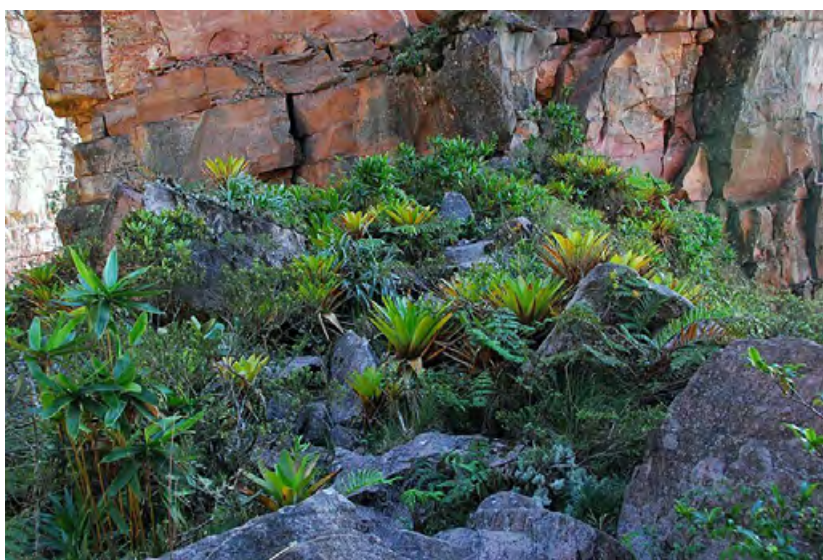


FIGURA 39. Poblaciones de *Brocchinia tatei* en la cumbre del Auyán tepui asociadas a rapatáceas y especies de helechos y líquenes, creciendo en zanjas rocosas de arenisca ricas en detritus orgánicos (foto cortesía Javier Mesa).

9.3. VEGETACIÓN DE HERBAZALES

Esta formación cubre grandes áreas en los sistemas montañosos de mayor extensión de las tierras altas de la Guayana. Se distinguen por formar comunidades dominadas por gramíneas o plantas graminiformes (e.g. Cyperaceae), conocidas también como *praderas*, o comunidades dominadas por otras familias herbáceas, esencialmente Rapateaceae (figura 39), que son llamadas propiamente *herbazales tepuyanos* (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019). Las primeras son relativamente limitadas, ya que las gramíneas no tienen, en Pantepui, la misma importancia que en otros ecosistemas herbáceos tropicales, básicamente como en los campos y sabanas. Un buen ejemplo de *praderas* extensas se encuentra en los fondos de los valles inundables del macizo del Chimantá, donde se presentan comunidades densas de *Cortaderia roraimensis*, mezcladas con *Everardia* spp. (Cyperaceae), Xyridaceae e *Hypericum* sp. (Clusiaceae). En cambio, en la cumbre de los cerros Duida y Marahuaka existen sabanas fangosas donde crecen las especies endémicas de bromeliáceas en espacios abiertos, que están representadas por *Steyerbromelia deflexa*, *Navia albiflora*, *Brewcaria marahuacae* y *B. duidensis* asociada a *Heliophora tatei* (Steyermark, 1984).

Los *herbazales tepuyanos* se caracterizan por estar dominados casi siempre por alguna espe-



FIGURA 40. *Stegolepis guianensis* (Rapataceae). A. Estructura vegetativa creciendo en sustrato rocoso de la cumbre del Auyán tepui; B. Planta con inflorescencias en la cumbre del Roraima, y C. Detalle de fase incipiente en el desarrollo de la inflorescencia, visto en planta del cerro Roraima (fotos cortesía Javier Mesa).

cie de *Stegolepis* (Rapataceae). Estas curiosas plantas, con sus grandes láminas foliares, casi siempre están dispuestas en forma de abanico y muestran vistosas inflorescencias amarillas ubicadas sobre largos escapos. Se han diferenciado más de treinta especies en la región de la Guayana, de las que no menos de veinte están limitadas a la provincia de Pantepui (Huber, 1988; Berry y Riina, 2005). El hábito puede variar entre hierbas con hojas casi lineares, y apenas unos 20-30 cm de alto, hasta hierbas gigantes con inflorescencias de más de cuatro metros.

Normalmente los herbazales están dominados por una sola especie de *Stegolepis* (figura 40), pero entre esta se encuentran mezcladas un número variable de otras hierbas y sufrutices pertenecientes a las Xyridaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Ericaceae, Rubiaceae y Asteraceae (figura 41).

El aspecto fisionómico de los herbazales tepuyanos es muy variable, dependiendo esencialmente de factores de sustrato (e.g. profundidad de la capa de arena, condiciones hidrológicas locales). Así, sobre sustratos turbosos se

pueden encontrar herbazales muy bien desarrollados, densos, entre 0.5-1 m de alto y con un gran número de especies; mientras que sobre capas de arena delgada, el herbazal se presenta en una forma muy particular, de aspecto casi raquíptico, donde muchas de las plantas muestran un hábito enano. Es interesante notar, sin embargo, que la altitud no influye significativamente sobre el aspecto de los herbazales tepuyanos. Se observa que estos exhiben, sobre sustratos comunes, una gran uniformidad fisionómica y estructural a partir de los mil cuatrocientos metros hasta las cumbres más altas (Huber, 1988; Huber y Rull, 2019). Sin embargo, la composición florística, sí varía notablemente con la altitud y la ubicación geográfica en los distintos sectores de Pantepui.

9.4. VEGETACIÓN PIONERA Y LITÓFILA

Gran parte de las laderas superiores y cumbres de los tepuyes presenta amplias superficies rocosas expuestas, sobre las que se pueden

FIGURA 41. Herbazal sobre la cumbre del Toronó tepui, macizo de Chimantá; en el fondo se aprecia el Amurí tepui, donde destacan especies de Cyperaceae, Xyridaceae y Brocchinia (foto Javier Mesa).



FIGURA 42. En los primeros estadios de colonización del sustrato rocoso en la cumbre tepuyana son las cianobacterias asociadas a musgos, y microlíquenes fruticosos (*Siphula carassana*) con estrategias de reproducción asexual, los primeros en ocupar dicho sustrato (A). Las cianobacterias tienen la capacidad de fijar nitrógeno, lo que constituye un aporte nutricional para las plantas cuando es disuelto y acumulado en fisuras y zanjas. Los líquenes ejercen una gran acción erosiva debido a la síntesis de sustancias (e.g. ácidos carboxílicos fenólicos como dépsidos y depsidonas) que disuelven la roca. Un estadio aún más avanzado (B) se encuentra representado por la presencia de poblaciones de líquenes foliáceos de mayor complejidad anatómica, como son las especies de Parmeliaceae (e.g. *Hypotrachyna*) asociadas a *Bonnetia multinervia*. Cumbre del Churí tepui, al noreste del Chimantá (65). Fotos del autor en el Chimantá.

observar distintos estadios de colonización biológica. En una primera fase (figura 42A), aparecen colonias de organismos procariotas fotoautotróficos (e.g. cianobacterias del género *Stigonema*) (Budel *et al.*, 1994; Kaštovský *et al.*, 2011), luego hongos liquenizados costrosos (*Peltula*, *Buellia*, *Xanthoria* y *Candelariella*), los que se implantan sobre las rocas, dando inicio a un lento, pero muy eficaz, proceso de erosión mediante la liberación de ácidos orgánicos, agentes formadores de complejos químicos, iones hidróxido o CO₂ respiratorio (Jackson y Keller, 1970; Berthelin, 1988; Chen *et al.*, 2000; Gorbushina *et al.*, 1997, 2001; Büdel *et al.*, 2004; Weber *et al.*, 2011; Lenton *et al.*, 2012), que paulatinamente conduce a la formación de pequeñas depresiones y cavidades. En estas se acumulan seguidamente detritos orgánicos y minerales disueltos por los líquenes (opal-A, SiO₂.nH₂O y forsterita, SiO₄Mg₂) y las cianobacterias, las cuales pueden además liberar de un 5-70 % del total de nitrógeno fijado, dependiendo de la humedad del suelo, temperatura, intensidad de la luz y época de lluvia. Otros estadios más avanzados (figura 42A) están representados por superficies colonizadas por especies fruticasas de *Siphula* (Icmadophilaceae)

(Marcano, 2021a); en otra sucesión por especies foliáceas de parmeliáceas (e.g. *Hypotrachyna*, *Xanthoparmelia*) (figura 42B), y finalmente en una sucesión más compleja por especies de *Cladonia* (Cladoniaceae; Ascomycetes liquenizados). Sobre tales substratos primitivos se observa también el crecimiento de una flora de plantas superiores pioneras, tales como ciertas orquídeas (e.g. *Octomeria monticola*), Ericaceae (*Tepuia*, *Gaultheria*), *Cyrilla racemiflora*, *Stegolepis guianensis*, las bromeliáceas *Brocchinia hechtioides*, *Navia* y *Lindmania*, y los helechos *Pterozonium* e *Hymenophyllopsis* (figura 43).

La radiación UVB (280-315 nm) y UVA (315-400 nm) constituyen factores limitantes y moldeadores del desarrollo de la biota en las montañas de esta zona. La producción de sustancias secundarias complejas (e.g. dépsidos, depsidonas, antraquinonas, parietina) por los líquenes ofrece la capacidad de evitar daños celulares y bioquímicos (Marcano *et al.*, 2010a y b). Un fenómeno muy importante en la fase de colonización sobre la roca abierta es que la mayoría de las especies ecológicamente vicariantes asumen un hábito típicamente reducido en tamaño (e.g. enanismo ecológico, peinomorfismo), comparado con su forma habitual de crecimiento en

FIGURA 43. Plantas pioneras en la cumbre de algunos tepuyes. A. Vista de la cumbre del cerro Kukenán, donde se aprecia su superficie muy meteorizada y erosionada, donde *Stegolepis guianensis* y *Brocchinia hechtioides* colonizan la roca como elementos pioneros. B. *Navia splendens* es una especie endémica al Pantepui; crece en bordes y paredes verticales de arenisca, sombreadas y húmedas en la cumbre del Auyán tepui. C. Poblaciones pioneras de *Brocchinia hechtioides* creciendo sobre rocas cuarcíticas y de arenisca en la cumbre del Roraima, acompañada de orquídeas y de una densa población del líquen en forma de cojín *Cladonia densissima*. D. Densa población de *Brocchinia hechtioides* creciendo en la cumbre del cerro Jaua (fotos cortesía Javier Mesa).



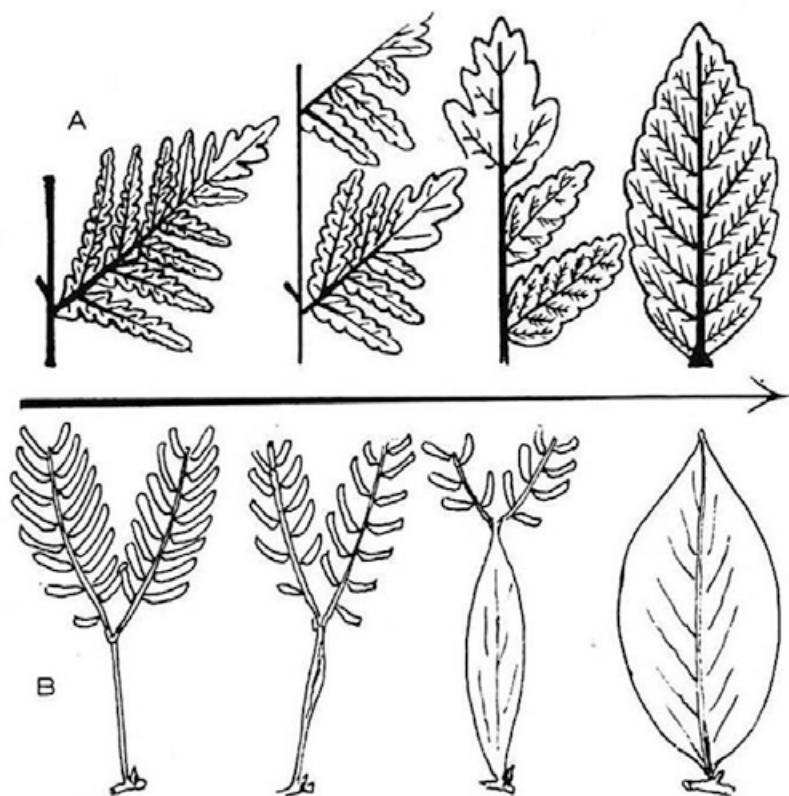


FIGURA 44. Variaciones morfológicas de carácter filogenético (arriba) y ontogenético (abajo) que han dado lugar a la lámina foliar entera a partir de formas divididas. A, Secuencias de la fronde de *Emplectopteris* del Pérmico (según Asama, 1960, 1962); B, secuencia de los filocladios de acacia de Australia en diferentes fases de crecimiento (según Vareschi, 1992).

los otros tipos de vegetación (Huber, 1988; Berry *et al.*, 1995; Huber y Rull, 2019). Este hecho demuestra una vez más que las condiciones extremas del ambiente altotepuyano limitan el crecimiento. Las especies bajo estas condiciones han tenido que recurrir a estrategias adaptativas muy especiales durante millones de años de evolución selectiva.

10. CONTROL DE LA ENTROPÍA Y CAMBIOS MORFOLÓGICOS EN LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LAS ESPECIES TEPUYANAS

Como se ha señalado antes, el estudio de las respuestas adaptativas de los helechos, dada su antigüedad filogenética, puede contribuir al conocimiento de la historia ecológica y evolutiva de las especies más antiguas de las tierras altas de la Guayana. Muchas de estas especies se habrían originado a partir de cambios morfológicos desde ancestros con formas de vida adaptadas a las condiciones ambientales remonta-

das al continente de Gondwana (Maguire, 1970, 1979; Smith *et al.*, 2006; ver capítulo 4). Excepcionalmente, algunos taxones de helechos muy primitivos como *Lygodium*, *Schizaea* (aff. *Schizaeopsis*) (Schizaeaceae), *Ophioglossum* (Ophioglossaceae) y *Gleichenia* 'sensu lato' (Gleicheniaceae) (Maegdefrau, 1956; Vareschi, 1969; Smith, 1985; Smith *et al.*, 2006; Tylor *et al.*, 2009; Tryon y Tryon, 2012) se habrían conservado desde finales del Mesozoico y principios del Terciario hasta el presente sin haber experimentado cambios significativos a nivel genérico, probablemente, por sus limitadas capacidades de poliploidización (Walter, 1979; Wikström *et al.*, 2002; Tylor *et al.*, 2009; Tryon y Tryon, 2012).

Sin representar elementos endémicos en la Guayana, estos helechos habrían tolerado el efecto de los cambios climáticos durante el Cuaternario debido a su alta plasticidad genética.

Según la hipótesis del origen de la hoja o lámina entera (Asama, 1960, 1962; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Beerling *et al.*, 2001; *hoja simple sensu* Vareschi), esta habría evolucionado a partir de hojas divididas o consistiendo de múltiples lacinias (figura 44). Esta selección ya habría comenzado en los precursores de las angiospermas durante el Pérmico, especialmente en plantas distribuidas en regiones calientes tropicales (Beerling *et al.*, 2001). El profesor Walter Zimmermann (1976, 1979) logró clasificar los tipos de secuencias morfológicas de las hojas primitivas, comenzando por órganos asimilatorios fuertemente divididos y luego conduciendo a la hoja o lámina entera. Esta clasificación se basa en procesos filogenéticos (donde las variaciones decisivas se encuentran en el material hereditario), tales como culminación, planación, conrescencia, reducción y torsión de la hoja (figura 45). Muchas de estas fases se pueden reconocer durante la ontogenia de una especie y fueron determinantes de la evolución de los helechos y de las plantas posteriores.

Edmund Sinnott e Irving Bailey (1915) documentaron por primera vez el origen de las hojas enteras actuales de las angiospermas (dicotiledóneas), a partir de hojas divididas, en un estudio clásico donde los autores dispu-

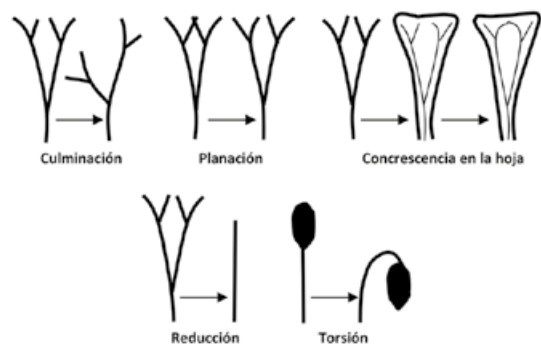


FIGURA 45. Tipos de secuencias morfogénicas que condujeron a las formas de transición, a las formas típicas de los helechos y a la constitución de la hoja entera, a partir principalmente de una reducción y concrecencia de las hojas (modificado de Zimmermann 1976, 1979).

sieron de un abundantísimo material fósil del Cretácico y Terciario (> 1700 especies) y de la era actual (> 7000 especies). Los autores determinaron que de la hoja *palmada simple* en especies leñosas, habría evolucionado la hoja entera o pinnada simple, a partir de un proceso de *reducción* de la lámina y venación, asumiendo que la forma de la hoja está de hecho correlacionada con la venación. «La hoja pinnada simple habría tenido su origen a partir de un tipo lobado a través de la desaparición de los lobos (palmada simple) y una fuerte reducción o desaparición de las venas laterales». «Estos hechos indican, junto con otros, que las Angiospermas habrían aparecido primero en un clima templado más que tropical (caliente), un clima en el Mesozoico probablemente encontrado solamente en las Tierras Altas».

En efecto, las causas determinantes de la transformación de las hojas deben hallarse en los cambios de energía dS (temperatura) registrados a lo largo de las eras geológicas (Frakes *et al.*, 1992; Beerling *et al.*, 1998; 2001; Hao, 2003; Osborne, 2004). A partir del análisis de sedimentos (Frakes *et al.*, 1992; Mora *et al.*, 1996) y medición de isótopos de oxígeno en conchas de calcita y aragonito (Veizer *et al.*, 2000) se ha concluido que el clima de la Tierra osciló en ciclos de temperatura fríos y calientes en los últimos seiscientos millones de años AP. Las alteraciones de los niveles de CO₂ están entre los mecanismos dominantes que controla-

ron los cambios climáticos durante largos períodos (Mora *et al.*, 1996; Edwards, 1998; Kump, 2000).

En el Paleozoico, las especies de helechos (e.g. *Lepidodendron*) y pteridospermas (e.g. *Sphenopteris*, *Neuropteris*) (figura 46) presentaron hojas (pinas) de superficie reducida, pequeñas, finamente divididas y numerosas (Mägdefrau, 1956; Asama, 1960; Boureau, 1967; Andrews *et al.*, 1967; Zimmerman, 1976; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Beerling *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2009), lo que constituyó una adaptación a los ambientes calientes. Debido a los altos niveles de pCO₂ previstos desde el Devónico hasta principios del Carbonífero (≤ 0.4 %) y en el Pérmico (figura 56), la energía transferida a la hoja (Q_{abs}) se estima que debió ser alta (Mora *et al.*, 1996; Kump, 2000; Beerling *et al.*, 1998, 2001). Estas condiciones, incluyendo una pO₂ elevada (hasta un 35 %), habrían reducido las divisiones foliares e incrementado el número de estomas, estimulando la actividad fotosintética. Con el aumento del número de estomas y del área foliar se esperaba un incremento del transporte de nutrientes y de agua al elevarse las tasas de transpiración (Beerling *et al.*, 1998, 2001). El aumento de la biomasa vegetal (Hew y Wong, 1974; Beerling *et al.* 1998, 2001; Dusenège *et al.*, 2018) habría producido un enriquecimiento de materia orgánica (carbón) en los suelos anóxicos (libres de bacterias y hongos) pantanosos de esa era (Frakes *et al.*, 1992; Marciano, 1994a; Mora *et al.*, 1996; Edwards, 1998; Burnham y Johnson, 2004; Taylor *et al.*, 2009).

Las condiciones anóxicas de los pantanos de las selvas macrotérmicas de la Guayana occidental recuerdan aquellas que habrían existido en los bosques del Devónico-Carbonífero. Por ejemplo, en las selvas ribereñas del río Atabapo en el Amazonas venezolano, «debido a la inundación durante meses, el contenido de oxígeno en el estrato radical disminuye tanto que se produce un cambio de color del follaje de las copas, en casos extremos se caen las hojas de los árboles siempre verdes. Este llamado «otoño de oxígeno» se efectúa en Venezuela durante noviembre y diciembre, es decir, durante el fin de la época de lluvias» (Vareschi, 1992: 112). De igual manera, en los bosques ribereños a las *aguas ne-*

FIGURA 46. Reconstrucción de la flora de la Gondwana durante el Paleozoico creciendo en suelos pantanosos anóxicos ricos en materia orgánica (carbón) (izq.), muestra en primer plano un *Lepidodendron* (nótense sus raíces aracnoideas, con funciones similares a las raíces fúlcreas, ver capítulo 7), seguido a su derecha por *Dactylothea pinnosa* y *Neuropteris*; más en el fondo se aprecia *Lyginodendron* seguido por *Sphenophyllum*. A la derecha, *Etapteris lacettei*, el cual presenta una fronda con pinas muy finamente divididas, un rasgo característico de la flora durante este período (según Mägdefrau, 1959; Taylor *et al.*, 2009).

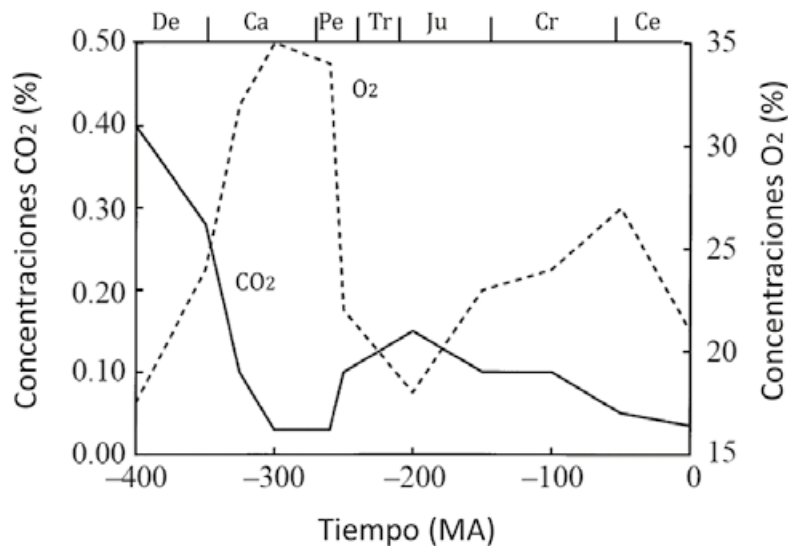
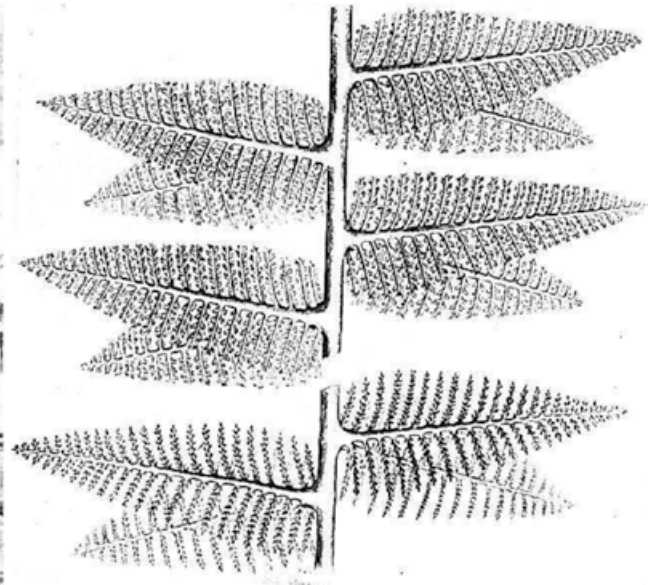


FIGURA 47. Variaciones en las concentraciones de CO₂ y O₂ atmosféricos en los últimos cuatrocientos millones de años en base a modelos geoquímicos de Berner (1994) y Berner y Cançeld (1989), modificado de Beerling y colaboradores (1998).

gras, las especies de árboles consumen el oxígeno de tal manera que deprivan los suelos de él. Estas condiciones son las causas de la acumulación de materia orgánica en sus pantanos y del crecimiento de un bajo número de especies de plantas, peces, reptiles, mosquitos y microorganismos en las aguas y en el sotobosque (Foldats, 1962; Vareschi, 1992; ver capítulo 8).

Desde finales del Paleozoico y principios del Mesozoico hasta la era actual (figura 47), los niveles de $p\text{CO}_2$ habrían descendido ($< 0.15\%$) junto a la temperatura, con concentraciones variables de $p\text{O}_2$ entre 17-27 % (Beerling *et al.*, 1997; Beerling *et al.*, 1998, 2001). Se produjo una *reducción* de las funciones asimilatorias y de la biomasa vegetal (Street-Perrott *et al.*, 1997), con cantidades menores de energía transferida a la hoja (Q_{abs}). A partir de estas condiciones, las hojas de muchos helechos, pteridospermas y angiospermas habrían evolucionado incrementando significativamente su área superficial, desarrollando hojas menos dividi-

das hasta alcanzar la forma entera o *simple* (Sinnott y Bailey, 1915; Maegdefrau, 1956; Asama, 1960, 1962; Andrews *et al.*, 1967; Zimmerman, 1976, 1979; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Marcano, 1994a; Beerling *et al.*, 2001).

En los helechos se ha comprobado experimentalmente que la tasa fotosintética se incrementa al aumentar la concentración de CO₂, desde 40 ppm hasta 200 ppm (Hew y Wong, 1974). Inversamente, se ha demostrado que las limitaciones de carbón debido a ambientes con bajas presiones parciales de CO₂ en las eras geológicas más recientes, presentaron impactos significativos sobre la distribución de los bosques y crecimiento de la vegetación en las montañas tropicales, y en el clima (Street-Perrott *et al.*, 1997; Jolly y Haxeltime, 1997; Cowling y Sykes, 1999; Burnham y Johnson, 2004).

Desde la aparición de la Revolución Industrial, las concentraciones atmosféricas de CO₂ han aumentado un cuarenta y cinco por ciento, desde 280 ppm hasta 410 ppm (Ciais *et al.*, 2013). Estas concentraciones más altas de CO₂, junto al incremento de otros gases invernaderos, han ocasionado un aumento de 0.8°C en la temperatura anual global para el 2017 (Hansen *et al.*, 2010). Dependiendo de cómo asumamos

la reducción de las emisiones de gases invernaderos, se esperan concentraciones atmosféricas de CO₂ entre 550 y 1000 ppm al finalizar el siglo, que conducen a un incremento promedio de la temperatura global de 1– 3.7°C adicionales (Ciais *et al.*, 2013). Estas condiciones «neoatmosféricas» representan el preludio de procesos evolutivos relacionados con el desarrollo de la vegetación y respuestas morfológicas (cambios en la reducción y concrescencia de las hojas) y fisiológicas (frecuencia y funcionalidad estomática) que, sin bien pueden ser advertidos por los datos experimentales y acontecimientos del pasado, suponen todo un descubrimiento en el porvenir y una nueva historia biológica.

10.1. EL ENIGMÁTICO CLADO HYMENOPHYLLOPSIS

Hymenophyllopsis representa un raro y cuestionado taxón de helechos endémico a las tierras altas de la Guayana venezolana con ocho especies (figura 48) (Smith *et al.*, 2006; Funk *et al.*, 2007. Constituye un típico ejemplo de reducción y concrescencia. La primera especie fue

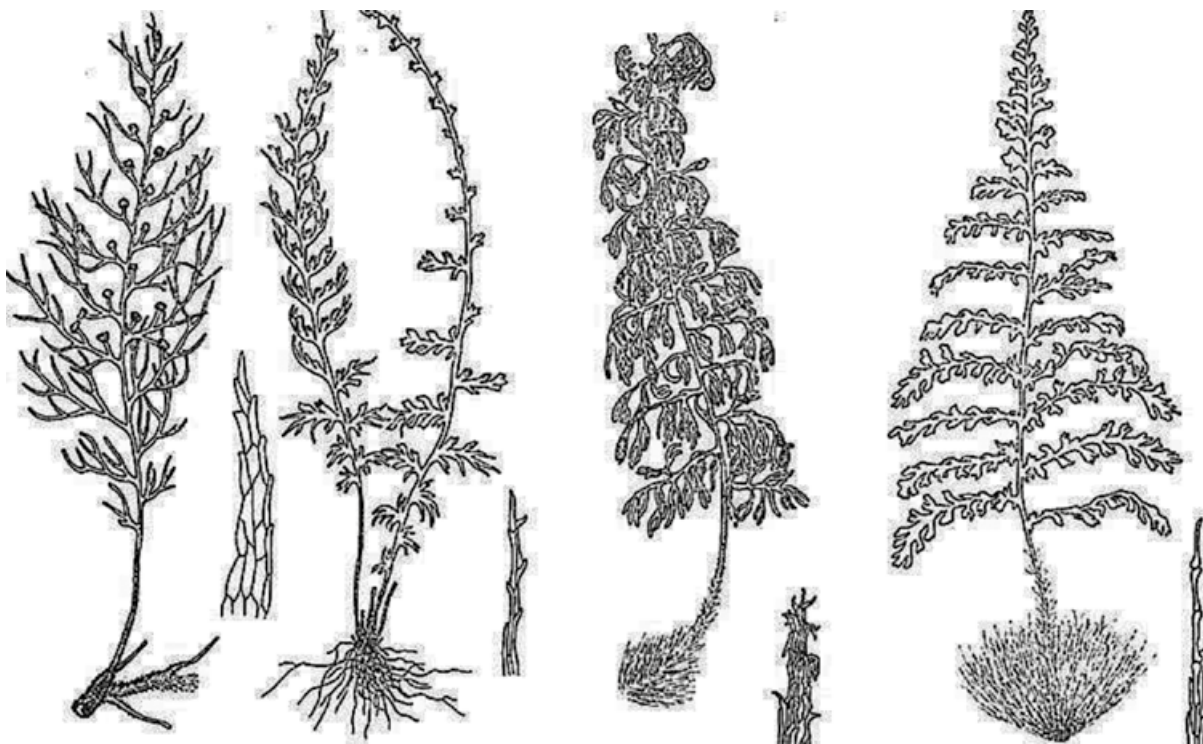


FIGURA 48. Género de helechos endémicos a las tierras altas de la Guayana, *Hymenophyllopsis* (Lellinger, 1984, 1991, 1995b; Smith, 1985; Funk *et al.*, 2007; White y Turner, 2017). Dibujos según Vareschi (1969).

descubierta por Im Thurn, a partir de una colección realizada en la cumbre del cerro Roraima en 1884 (e.g. *H. dejecta* Goebel; ver capítulo 12). Este taxón presenta la distribución más restringida conocida en el mundo (Vareschi, 1968; Kramer y Lellinger, 1990; Lellinger, 1984, 1991, 1995b). Estudios por biología molecular, que utilizan genes de ARN ribosomal 18S nuclear y de cloroplasto *atpB*, como también análisis cladístico de secuencias de nucleótidos *rbcL* (Wolf *et al.*, 1999), han mostrado que este taxón sería más cercano a la familia de los helechos arborescentes que a cualquier otro grupo de helechos, incluyendo las Hymenophyllaceae, como se pensaba antes.

Sin embargo, los adultos de *Hymenophyllopsis* presentan diferencias significativas con los adultos del género *Cyathea*: ausencia de estomas, células epidérmicas con cloroplastos, y solo una o dos capas en el mesófilo, anatomía simple del tallo, indusio bivalvado y poliploidía (Vareschi, 1968; Lellinger, 1984, 1995b; Smith *et al.*, 2006; Tryon y Tryon, 2012; White y Turner, 2017). El género *Cyathea*, en cambio, presenta una anatomía compleja estelar, con haces vasculares empaquetados medulares e incluso corticales, una compleja histología de la hoja, la cual presenta células epidérmicas sin cloroplastos, mesófilo pluriestratificado, indusio simple, una densidad alta de estomas (eh = 60-170 mm²) y condición diploide (Vareschi, 1968; Marcano, 1994a; Smith *et al.*, 2006; Tryon y Tryon, 2012; White y Turner, 2017). Las hojas muy disectadas o divididas en *Hymenophyllopsis* —como vimos antes—, es un rasgo conservador desde el Carbonífero de formas primitivas de pteridófilos.

Desde principios del siglo pasado, las esporas de *Hymenophyllopsis* han sido reportadas como carentes de clorofila (Morton, 1932), lo que sugiere una alta viabilidad y un potencial de dispersión y expansión geográfica elevados. Esta interpretación contradice el carácter restringido de su distribución. Sin embargo, en muchas esporas es muy difícil determinar la presencia de clorofila —más aún cuando presentan un exosporio con un ornamento complejo—, como en el caso de las esporas de *Hymenophyllopsis*, el cual es profusamente verrugado

(Tryon y Lugardon, 1990; Tryon y Tryon, 2012). Esta situación se complica aún más cuando las esporas contienen cantidades pequeñas de clorofila. De tal manera, estas esporas, conocidas como criptoclorofilosas (Sundue *et al.*, 2011), son características de *Hymenophyllopsis*, lo que podría explicar en parte su distribución restringida en el escudo de Guayana. Las esporas de *Cyathea* son diferentes a las de *Hymenophyllopsis*, puesto que carecen de clorofila y presentan una superficie generalmente lisa (Tschudy y Tschudy, 1965; Tryon y Lugardon, 1990; Tryon y Tryon, 2012).

Según los datos expuestos, existe la posibilidad de que *Hymenophyllopsis* haya tenido lugar a partir de una *reducción drástica del tamaño y de la complejidad anatómica* en ancestros muy lejanos de *Cyathea* (White y Turner, 2017) que habrían desaparecido durante o posteriormente al proceso evolutivo, lo que lo evidencia su condición poliploide (Tryon y Lugardon, 1990; Tryon y Tryon, 2012). El origen de esta reducción y cambios morfogenéticos como el incremento de las guarniciones cromosómicas que condujo a la aparición de *Hymenophyllopsis* debería buscarse después de la separación de la Gondwana y muy probablemente después de la separación de los escudos de Guayana y Brasil, entre el Triásico y Jurásico (Smith *et al.*, 2006) (ver capítulo 4). Pienso que estos argumentos podrían ser suficientes para considerar a las Hymenophyllopsidaceae como una familia distinta a las Cyatheaceae.

10.2. ENDEMICIDAD DE *PTEROZONIUM*

El género *Pterozonium* pertenece a la familia Pteridaceae. Probablemente representa el taxón de helechos con mayor concentración y endemicidad de especies (14 de ellas) en la región de Pantepui (Lellinger, 1967, 1995a; Smith, 1985; Smith *et al.*, 2006; Funk *et al.*, 2007). Se caracteriza por presentar un hábito terrestre litófilo, con láminas por lo general enteras, con frecuencia esclerotizadas. *Pterozonium cyclophyllum* exhibe transiciones a partir de un mismo rizoma, con láminas enteras y otras ligeramente divididas. *Pterozonium spectabile* pre-

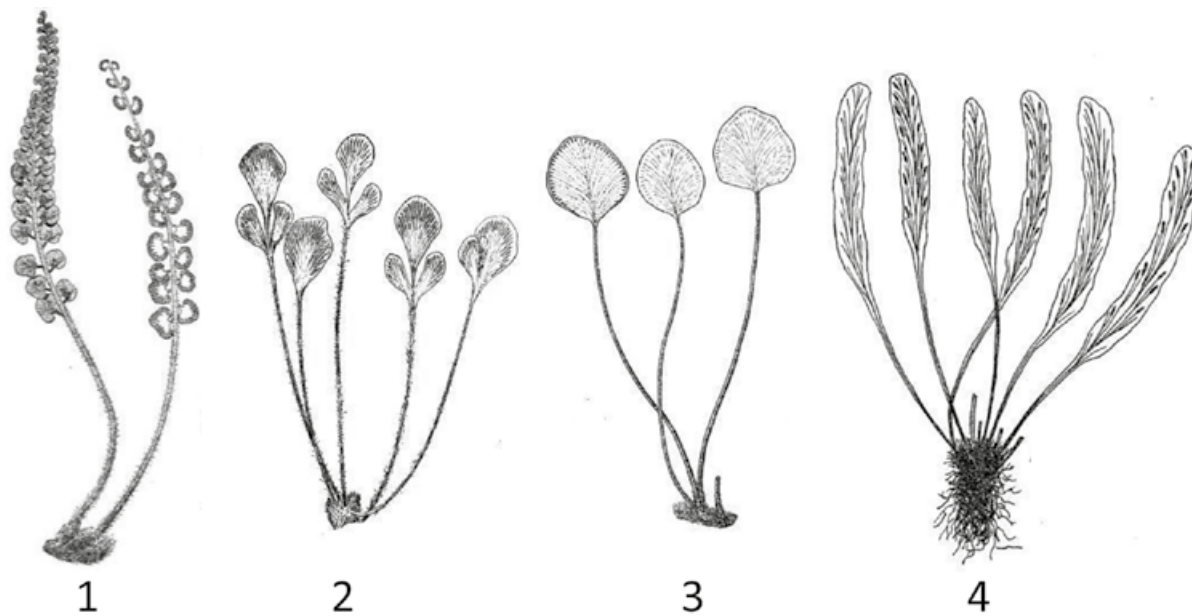


FIGURA 49. Fases de transformación morfogénica (por reducción y conrescencia) de la lámina foliar a partir de formas divididas laciniadas hasta la lámina entera en *Pterozonium* en base a criterios de la termodinámica aplicada a la evolución, donde los cambios climáticos habrían jugado un rol determinante de la reducción y simplificación de la fronde, 1. *P. spectabile*. 2. *P. cyclophyllum*. 3. *P. cyclosorum*. 4. *P. steyermarkii* (dibujos desde Vareschi, 1968).

senta de manera invariable, láminas divididas en pares de pinas variando entre siete y treinta, mientras *P. terrestre* presenta láminas invariablemente enteras y lanceoladas (figura 49).

Según los criterios sobre la evolución de la hoja expuestos con anterioridad, *P. spectabile* (incluyendo *P. maguirei*, conocida solo para la Guayana occidental, caracterizada por frondes pinnadas muy similares a *P. spectabile*) debería considerarse una especie muy antigua en este grupo (figura 50A), seguida por *P. cyclophyllum*

(la cual muestra durante su ontogenia y en su fase adulta formas transitorias con lámina dividida) y luego evolucionando (por reducción y conrescencia) hacia formas recientes representadas en sus fases finales por *P. elaphoglossoides* (figura 50B) y *P. terrestre*. Es probable que el origen de la mayoría de las especies del género *Pterozonium* de lámina entera deba encontrarse a partir de formas ancestrales evolucionadas después del Jurásico (< 140 millones de años AP), luego del último gran pico histórico de in-



FIGURA 50. *Pterozonium spectabile* desde la cumbre del Auyán tepui (59). Esta especie es una de las más conservadoras del género, la cual exhibe el mayor grado de división en su fronde y una venación reticulado-flabelada dicotómica que constituye un rasgo primitivo en el género (foto Javier Mesa). Población de *Pterozonium elaphoglossoides* creciendo entre especies de musgos y líquenes (60.), en la cumbre del Churí tepui, al noreste del Chimantá (foto del autor). Esta especie, junto a *P. terrestre*, deben considerarse las más evolucionadas en el género atendiendo a la hipótesis de reducción y conrescencia de la hoja y del eje.

cremento de temperatura, al disminuir progresivamente los niveles de pCO_2 (Barron y Washington, 1982; Tardy *et al.*, 1990; Berner, 1994; Beerling *et al.*, 1998).

Maguire (1970) señalaba que la especiación que condujo a esta morfogénesis en *Pterozonium* debe ser vista mucho antes del Mioceno (> 20 millones de años AP) y con dificultad podría relacionarse con otros géneros cercanos de distribución andina como *Jamesonia*, *Eriosorus* y *Nephopteris*, con los que se ha buscado emparentar (Lellinger, 1967).

Lellinger (1967, 1995a), en su revisión del género, difiere en la definición de los criterios establecidos aquí para establecer la antigüedad de una forma específica. Dicho autor asume, en base a un modelo parsimonioso (e.g. navaja de Occam), la condición de la fronde o lámina entera como un rasgo evolutivo primitivo, mientras las formas laciniadas o divididas y la venación flabelada representarían condiciones modernas en el género. De cualquier forma, es difícil determinar en base a caracteres correlacionados como la venación y los detalles de las escamas, cómo afectaría la alopoliploidia o autopoliploidia a los procesos evolutivos y, por consiguiente, los cambios morfológicos de la lámina foliar que, bajo cualquier circunstancia, están fuertemente influenciados por los cambios climáticos (Beerling *et al.*, 1998; 2001; Hao, 2003; Osborne, 2004). Sin embargo, la presencia de una venación flabelado-reticulada dicotómica en *P. spectabile* y *P. maguirei* podría ser considerada también un rasgo de su condición primitiva y un rasgo relicto en *P. tatei* y *P. reniforme*, como veremos más adelante.

Pterozonium reniformis es la única especie de este género que está presente fuera del escudo de Guayana, en la región del Amazonas de Perú (Lellinger, 1967, 1995). Esta especie presenta su mayor afinidad con *P. cyclosorum* (presente en ambas Guayanas, occidental y oriental) y *P. tatei* (conocida solo en la Guayana occidental y Amazonas venezolano), lo cual sugiere un caso de vicariancia a partir de una forma ancestral cercana a *P. spectabile*, que habría dado lugar a una simplificación de su fronde representada por láminas cada vez menos divididas, teniendo como centro de especiación muy probablemente la Guayana occidental (figura 51).



FIGURA 51. *Gymnogramme reniformis* Martius (= *Pterozonium reniforme* Fee), fue descrita inicialmente de una colección realizada por el insigne naturalista y botánico alemán Karl Friedrich Phillip von Martius desde el monte Cupatí, cerca al río Caquetá en el Amazonas de Colombia (no de Brasil), durante su famosa expedición al norte del Amazonas entre 1817 y 1820. Posteriormente, Richard Spruce realizó varias colecciones en Perú en 1886. En Venezuela es la única especie del género que presenta la más amplia distribución y se encuentra en la Guayana oriental y occidental en la región del Pantepui y fuera de él, en el Amazonas de Perú (Lellinger, 1967, 1995) (imagen tomada de la obra *Icones plantarum cryptogamicarum Brasiliam*, Martius, Tab. XXVI, 1828-1834).

De cualquier forma, el endurecimiento (esclerotización) de la epidermis en *Pterozonium* es un indicador del efecto de la intensa radiación solar y/o estrés hídrico a la que han estado sometidos los individuos de esta especie durante su historia evolutiva (figura 52). De tal manera, este cambio morfogenético debió haber ocurrido antes del inicio de las transformaciones morfológicas que condujeron a la simplificación de la lámina dividida y podría sugerir la ocupación selectiva de ambientes microtérminos justo después o durante la ruptura de África y Suramérica (Cretácico-Jurásico), cuando las cadenas montañosas sedimentarias de la formación Roraima se levantaron, y aislaron geográficamente a las especies precursoras del actual ele-



FIGURA 52. *Pterozonium terrestre* creciendo a la orilla de una depresión en un curso de agua en la cumbre del Churí tepui en el macizo Chimantá. Se puede observar su lámina entera alargada, la textura bastante coriácea de la hoja y la disposición paralela y dicotómica de los nervios y soros. La esclerofilia en este género es sin duda una respuesta adaptativa característica de las especies vegetales de la alta montaña tropical que contribuye con un más eficiente control del agua y temperatura de la hoja. Fotos del autor.

mento endémico de las cumbres tepuyanas (Maguire, 1979; Barron y Washington, 1982). Además, es posible que esta respuesta morfológica también haya estado influida por las altas temperaturas entre el Cretácico-Terciario, como consecuencia de los altos niveles de pCO_2 , cercanos a los registrados durante el Pérmico ($\sim 0.1\%$) y del impacto del asteroide de Chicxulub (Barron y Washington, 1982; Frakes *et al.*, 1992; Beerling *et al.*, 1998; Kump, 2000).

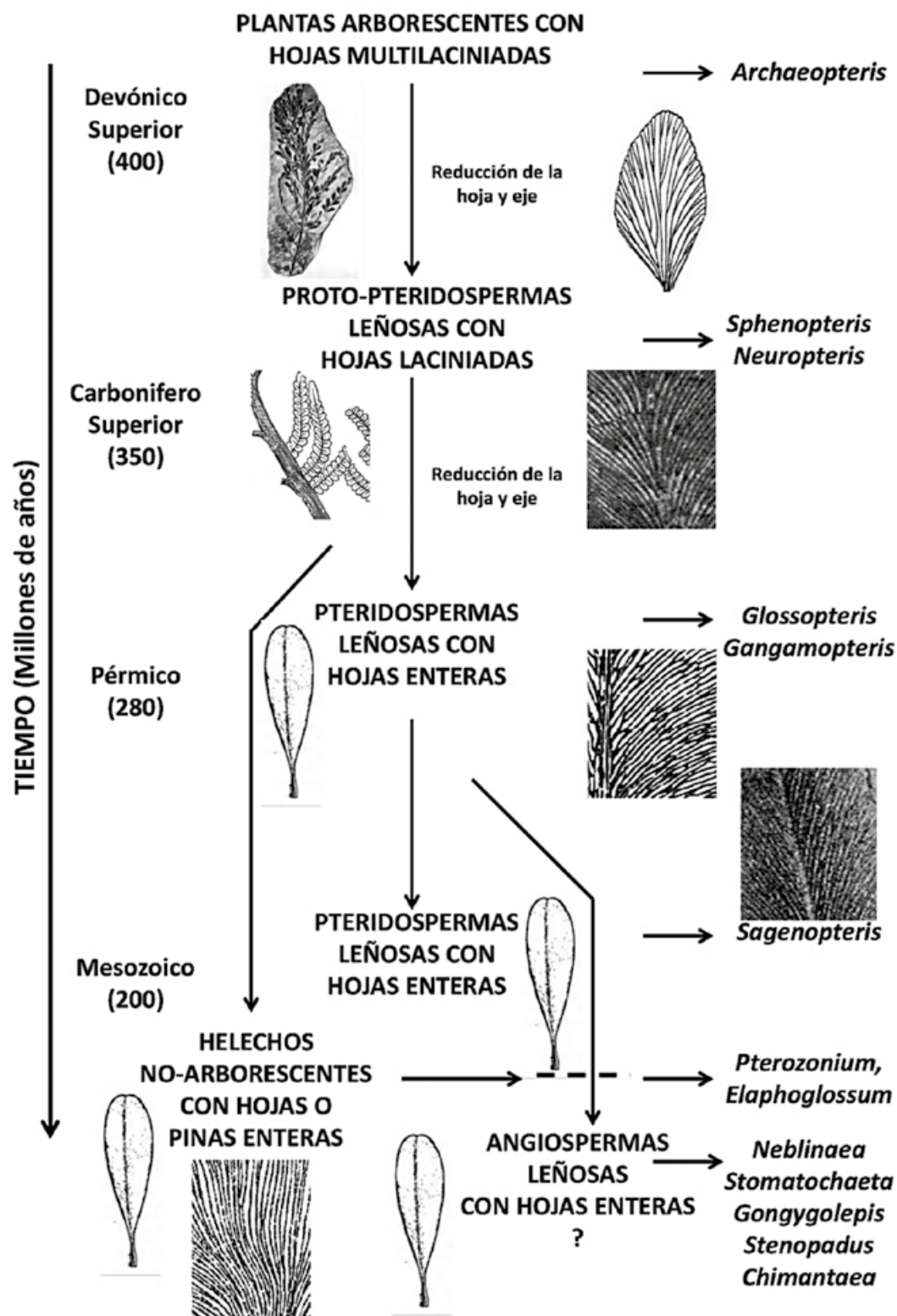
10.3. ANCESTROS DE LA GONDWANA

Uno de los elementos dominantes y representativos de la flora de la Gondwana lo constituyen los géneros extintos de grandes árboles (30 m) parecidos a helechos (Progymnospermopsida) como *Archaeopteris* y los árboles ti-

po-*Glossopteris* (Pteridospermopsida), cuya distribución se extiende a los estratos de África, Suramérica, Australia, India y Antártida (Mägdrau, 1959; Martin, 1968; Schopp, 1970; Anderson *et al.*, 1995; Burnham y Johnson, 2004; Taylor *et al.*, 2009). Estos taxones podrían asumirse como ancestros fundamentales de muchos grupos que evolucionaron después de la ruptura de Gondwana. Existe evidencia fósil sobre la existencia de *Archaeopteris* en el Devónico superior del norte de Suramérica, especialmente en Venezuela y Colombia, en formaciones de arenisca que bordean el escudo de Guayana (Mojica y Villarroel, 1984, 1990; Morel *et al.*, 1993; Berry *et al.*, 2000).

Se piensa que a finales del Paleozoico, estas plantas sufrieron una *concrecencia* muy intensa, en la hoja y en el eje, la cual fue incrementándose del Mesozoico en adelante (e.g. *Sagenopte-*

LÁMINA 2. Esquema
propuesto de
conservación desde la
Gondwana de la
venación dicotómica
reticulado- flabelada
durante la evolución de
los ancestros de la
flora de helechos y
angiosperma presentes
en las tierras altas de la
Guayana a partir de un
proceso inicial
morfogenético de
reducción de la hoja
(según el autor).



ris), muy probablemente por los cambios negativos de entropía (dS) y en Q_{abs} influidos por la disminución gradual de pCO_2 , y de las temperaturas en los ambientes boscosos (Tardy *et al.*, 1990; Kump, 2000; Burnham y Johnson, 2004). Esto habría dado lugar a láminas simplificadas y menos divididas (Beerling *et al.*, 2001). Tal proceso se acentuó posteriormente más en las angiospermas que en los helechos modernos (Zimmerman, 1976, 1979; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Beerling *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2009).

Una de las características resaltantes de las Progymnospermopsida de la Gondwana, es la forma, textura y disposición de sus hojas, las cuales presentan rasgos semejantes a las hojas de las especies altotepuyanas: formas largamente elípticas, con márgenes enteros, ápices redondeados o discretamente acuminados, engrosadas, dispuestas en cabezuelas en los extremos de las ramas (e.g. *Chimantaea*, *Stomatochaeta*, *Quelchia*, *Gongygolepis*, *Neblinaea*). En cambio, la forma de las hojas de las especies de angiospermas de los bosques del Terciario medio (Oligoceno-Mioceno), recuerdan las características de las hojas de los bosques submesotérmicos-mesotérmicos tepuyanos: formas elípticas, de amplia superficie (> 20 , < 180 cm²), márgenes serrulados o crenados, ápices alargados y de «punta de gotero» (Mägdefrau, 1959; Vareschi, 1992; Taylor *et al.*, 2009; ver Figura 2).

Otra de las características distintiva de las Progymnospermopsida, como también de las Pteridospermopsida, es la nerviación reticulado-flabelada dicotómica de sus hojas (Mägdefrau, 1959; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Anderson *et al.*, 1995; Beerling *et al.*, 2001). Según la lámina 2, podríamos reconocer la persistencia de este rasgo desde el Devónico superior en plantas con láminas y pinas muy divididas (*Archaeopteris*) (Anderson *et al.*, 1995; Berry *et al.*, 2000); en los primeros Glossopteridos del Carbonífero superior con pinas menos divididas (*Sphenopteris*, *Neuropteris*) (Zimmerman, 1976, 1979; Ricardi-Branco, 2008; Taylor *et al.*, 2009), y en *Glossopteris*, *Gigantopteris* y *Gangamopteris* del Pérmico mostrado una conrescencia y reducción más intensa. También en *Sagenopteris* del Jurásico; manteniéndose en algunos helechos de amplia distribución presentes en la Guayana

como *Lygodium* remontado al Terciario (Mägdefrau, 1959; Skog *et al.*, 2002; Wikström *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2006). Finalmente, podemos observar este rasgo en otros géneros de helechos también primitivos con una distribución centrada o endémica a Pantepui.

La organización de la nerviación suele reflejar la complejidad de la división de la hoja en su pasado, cuando se conserva sin haber experimentado una *conrescencia* o *reducción* de sus venas. De este modo, esta nerviación puede constituir un *finger print* del pasado filogenético de una especie, que permite reconocer los cambios morfogenéticos que ha experimentado la hoja y los parentescos en su ascendencia evolutiva (Schopp, 1970; Zimmermann, 1976, 1979; Wagner, 1979; Hensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Beerling *et al.*, 2001; Taylor *et al.*, 2009). En este sentido, una nerviación flabelado-reticulada dicotómica se asocia, en el pasado filogenético, a una fronde o lámina muy dividida, la cual fue experimentando una *reducción* de la hoja, pero conservando los ejes o nervios pertenecientes a las divisiones desaparecidas como consecuencia de dicha *reducción* (Asama, 1960, 1962; Wagner, 1979; Gensel, 1984; Hao y Beck, 1993; Beerling *et al.*, 2001).

Cuando hacemos el ejercicio de comparar las características de la nerviación (flabelado-reticulada dicotómica) de la hoja de plantas muy primitivas (*Archaeopteris*), y de pteridospermas con frondes en forma de helechos (tipo *Glossopteris*), con las hojas de algunos helechos presentando un gran número de especies endémicas o centradas en la región de Pantepui (figura 53) (e.g. *Pterozonium*, *Elaphoglossum*, *Lindsaea*; Kramer, 1957; Lellinger, 1967, 1995; Smith, 1985; Mickel, 1985a, b, 1987), apreciamos una indiscutible similitud, la cual ha sido reconocida con anterioridad por otros autores (Martin, 1968; Schopp, 1970; Zimmermann, 1976, 1979) y que puede sugerir la persistencia del rasgo relicto.

Otro ejemplo de *reducción*, pero en este caso de biomasa y particularmente de las dimensiones del tronco y de la lámina foliar, lo vemos en géneros primitivos (diploides) actuales conservadores como las Cyatheaceae (Smith *et al.*, 2006). Existe evidencia fósil que el género *Pecopteris*, representativo de la flora boscosa del Carbonífero inferior, estuvo presente en la por-

FIGURA 53.
Comparación de la
nerviación dicotómica
reticulado-flabelada de
la hoja entre taxones
de diferentes épocas
geológicas.

Archaeopteris,
progymnosperma del
Devónico (A);
Neuropteris (B),
Glossopteris (C) y
Gangamopteris (D),
pteridospermas con
aspecto de helechos
del Carbonífero-
Pérmico; *Sagenopteris*,
pteridosperma del
Mesozoico (E);
Lygodium, helecho del
Terciario (F); helechos
actuales con taxones
presentando una
distribución centrada
en la Guayana:
Pterozonium (G y H),
Elaphoglossum (I) y
Lindsaea (J) (según
Kramer, 1957;
Mägdefrau, 1959;
Boureau, 1967;
Andrews et al., 1967;
Vareschi, 1969;
Zimmermann, 1976;
Anderson et al., 1995;
Ricardi-Branco, 2008;
Taylor et al., 2009).

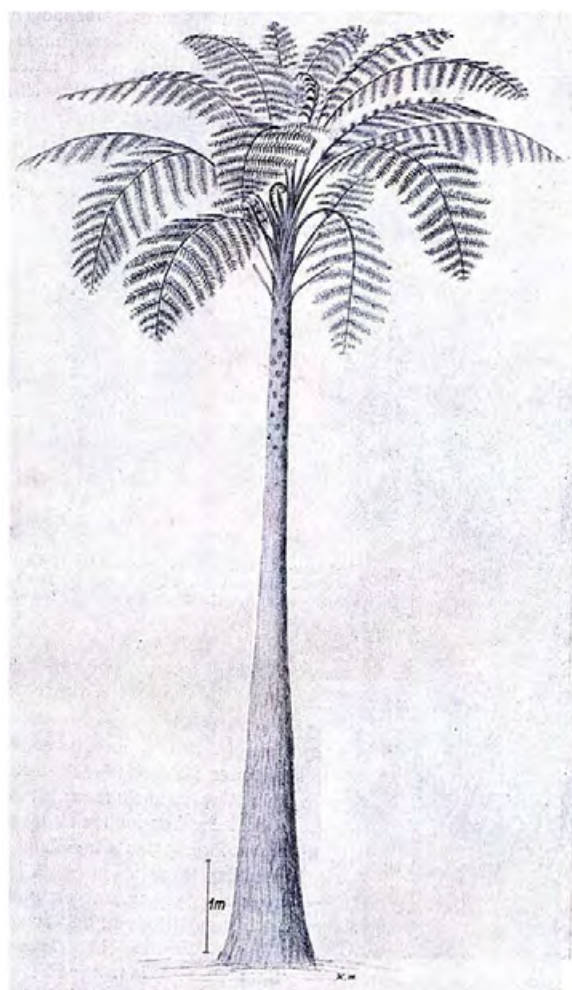
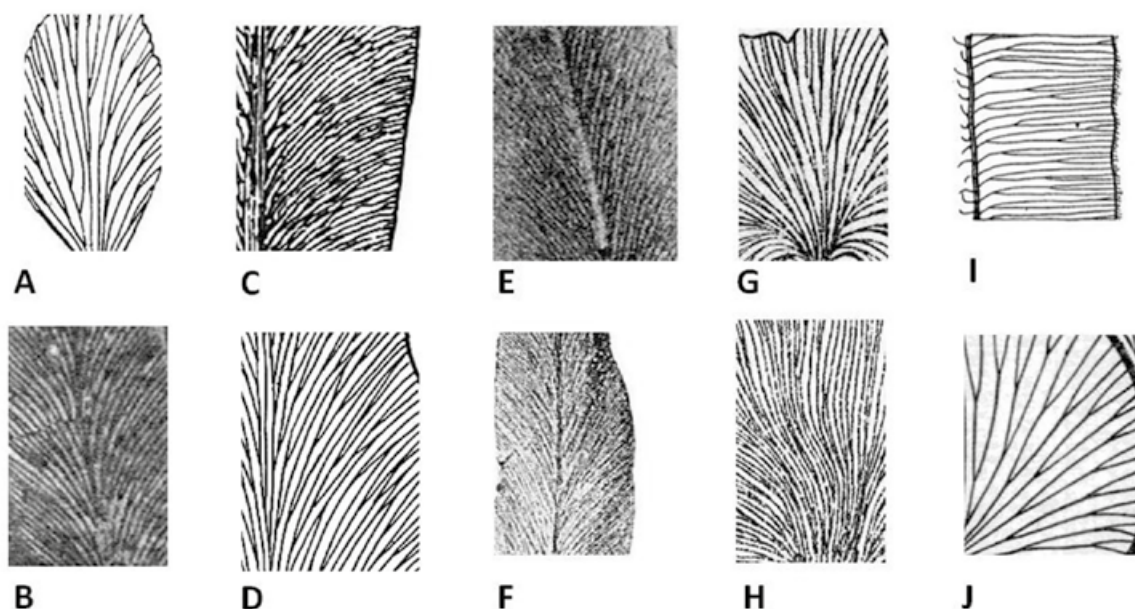


FIGURA 54.
Comparación de
helechos arborescentes
de la Gondwana y de
las tierras altas de la
Guayana. A la
izquierda, se aprecia
Pectopteris (\equiv
Asterotheca)
arborescens
(Carbonífero, según
Mägdefrau, 1956). A
la derecha, *Cyathea*
cyatheoides (bosques
submesotérmicos
tepuyanos, sur de la
Gran Sabana, foto del
autor).

ción occidental de Gondwana en el noroeste de Venezuela y Colombia (Ricardi-Branco, 2008). Al comparar las características de las especies de helechos arborescentes (e.g. *Cyathea*) de las tierras altas de la Guayana (figura 54) con las especies de *Pecopteris*, podemos reconocer una gran semejanza. Estas especies (e.g. *P. melen-dezi*, *P. densifolia*, *P. americana*) se estima alcanzaron hasta veinte metros de altura (Mägdefrau, 1956; Ricardi-Branco, 2008; Taylor *et al.*, 2009), mientras los helechos arborescentes tepuyanos alcanzan entre tres a diez metros de altura. Esta reducción una vez más tuvo lugar debido a los descensos graduales de los niveles de pCO_2 en la atmósfera durante la historia geológica de la Tierra, desde el Paleozoico hasta la era actual (Barron y Washington, 1982; Tardy *et al.*, 1990; Mora *et al.*, 1996; Beerling *et al.*, 1997; Kump, 2000; Beerling *et al.*, 2001).

Casos similares de *reducción* de la estructura y área foliar pueden reconocerse en otros grupos taxonómicos (angiospermas) que han evolucionado en las tierras altas de la Guayana, lo cual puede contribuir con el entendimiento de los ciclos y cambios ambientales que han atravesado los grupos a lo largo de su historia evolutiva en esta región. Por ejemplo, cuando revisamos la distribución de las especies caulirrósculas del género *Chimantaea* en la región de Pantepui, descubrimos que las especies con mayor área foliar o expansión laminar y menor pubescencia, precisamente prefieren microambientes en las cumbres tepuyanas de altísima humedad y menor altura (con niveles de radiación inferiores), mientras aquellas especies con hojas reducidas o mayor pubescencia son más frecuentes en microambientes altotepuyanos menos húmedos y de mayor altura (con exposición a niveles de radiación más altos). Como vimos con anterioridad, en ambientes donde se imponen estrés hídricos, las hojas se simplifican y reducen sus dimensiones, mientras los niveles altos de humedad contribuyen con el desarrollo y expansión de la lámina foliar.

11. COEVOLUCIÓN PLANTA-ANIMAL

Las propiedades no palatables de la vegetación «criptogámica» en la cumbre tepuyana (in-

cluyendo líquenes, musgos, hepáticas y helechos) influyen negativamente en la frecuencia y diversidad de insectos y herbívoros. Dichas propiedades se deben, probablemente, a la presencia de metabolitos secundarios de carácter deterrente, como dépsidos, depsidonas, triterpenos, flavonoides, lignina, taninos, ecdisonas y otros compuestos de origen fenólico (Culber-son, 1969; Swain, 1978; Marcano, 1994c). Estas estrategias de defensa bioquímicas ante predadores, en los helechos y gimnospermas, parecen tener su origen a partir del Devónico, donde lycopodiales, selaginelales e isoetales y helechos arborescentes, produjeron flavonoides y derivados 3-hidroxi-los, los cuales evitarían que muchas de estas plantas sirvieran de alimento principalmente para los insectos alados. Durante el Mesozoico, las angiospermas habrían adoptado estrategias similares basadas en la síntesis de compuestos de origen fenólico para la defensa de herbívoros predadores, incluyendo la síntesis de flavonoides, terpenoides, alcaloides y glicósidos cianogénicos.

Sin estas estrategias químicas defensivas, difícilmente la evolución de la flora del Carbonífero y del Mesozoico pudo haber tenido lugar (Swain, 1978). Esto fue expresado por Tyllard (1928; *Trans. Ent. Soc. London* 76: 65) hace casi un siglo atrás:

La evolución de los insectos verdaderos tuvo lugar a través de una asociación ecológica con grupos especiales de plantas, las cuales sirvieron de alimento al aparecer la superficie seca de la Tierra.

Cuando la evolución de ciertas especies animales depende de hábitos alimentarios basados en el consumo de plantas específicas y viceversa (en el caso de plantas insectívoras), o cuando la evolución de las plantas con flores depende de polinizadores específicos para garantizar su reproducción, es necesario tomar en cuenta la asociación entre ambos grupos biológicos en la elaboración de los modelos de especiación y distribución. Sin embargo, los conocimientos referentes a la biogeografía, ecología y endemismo de los insectos tepuyanos no son del todo suficientes para lograr modelos interpretativos de un proceso coevolutivo.

Los Culicidae (Díptera, Anophelinae) tienen una distribución altitudinal comprendida entre los 600 a 1000 m en la Gran Sabana (Berti *et al.*, 2016) y en los 2252 m en el cerro Roraima (*Wyeomyia (Zinzala) zinzala*) (Barrera *et al.*, 1989; Navarro *et al.*, 2010). El sesenta por ciento de las especies registradas están asociadas con Phytothelmata (del griego *Phyto* = plantas y *Thelmos* = recipiente, en español fitotelmata) (Maguire, 1971; Frank, 1983; Navarro *et al.*, 2010). El desarrollo de la fase larval de los Culicidae depende de la selectividad de los hábitats que ofrecen las bromeliáceas (Deane *et al.*, 1970; Wilkerson y Peyton 1991; Navarro *et al.*, 1995), y las *Heliamphora* (e.g. *H. nutans*) (Barrera *et al.*, 1989). En estas plantas en forma de jarra, algunas de ellas epífitas, se acumulan cantidades de materia orgánica disuelta en el agua que complementan sus requerimientos nutricionales. Particularmente las bromeliáceas constituyen el hábitat y el lugar desde donde extraen su alimento muchas especies de ranas de las cumbres tepuyanas (Gorzula y Señaris, 1998). Muy probablemente a partir de esta interacción, estas plantas desarrollaron habilidades más complejas referentes a la captura y procesamiento metabólico de insectos.

Probablemente en la coevolución de plantas y animales, el desarrollo de las estrategias de depredación de insectos adquirido por las plantas (e.g. *Heliamphora*, *Utricularia*, *Drosera*, *Brocchinia*) constituye la forma más avanzada conocida de expresión selectiva en el reino vegetal, donde el elevado incremento de sus niveles de supervivencia garantiza la colonización efectiva de los ecosistemas más allá de satisfacer sus necesidades fundamentales de absorción de nutrientes y asimilación fotosintética.

11.1. PLANTAS INSECTÍVORAS

En las cumbres tepuyanas, así como en todo el escudo de Guayana (Funk *et al.*, 2007), se encuentran cuatro familias de plantas insectívoras, e.g. Lentibulariaceae (*Utricularia*, *Genlisea*), Droseraceae (*Drosera*), Bromeliaceae (*Brocchinia*, *Catopsis*) y Sarraceniaceae (*Heliamphora*) (tabla III). Calificar estas plantas como carnívoras es una exageración conceptual, frecuentemente observada en la literatura. Según el diccionario de la Academia Española, se define

carne, como «la parte muscular del cuerpo de los animales». Estas plantas, a pesar de ser autótrofas con un metabolismo fotosintético invariablemente de tipo C₃ (Ramírez y Briceño, 2015), mantienen parte de sus requerimientos nutricionales a partir de la absorción de moléculas nitrogenadas y otros compuestos provenientes estrictamente de insectos y larvas. Algunos autores justifican el uso del término porque hay géneros de plantas que aparentemente tienen la capacidad de capturar o metabolizar pequeños invertebrados, lagartijas, murciélagos y ratones que caen en el fondo de las jarras. De cualquier manera, en los géneros de plantas presentes en las cumbres tepuyanas, este rasgo podría ser la excepción más bien que la regla.

Humboldt y Bonpland (1816-1831; Bonpland *et al.*, 1815-1825) y Robert Schomburgk (1840), probablemente fueron los primeros en reconocer la existencia de estas plantas en la Guayana calificándolas como *insectívoras*. Charles Darwin (1875) también había reconocido estas plantas como *insectívoras*.

La combinación de los metabolismos fotoautótrofo y heterótrofo es un fenómeno único que convierte a las plantas insectívoras en los organismos más evolucionados dentro del reino vegetal. Existe evidencia de que las familias de plantas insectívoras habrían evolucionado en la Gondwana oeste hace setenta y dos millones de años (Givnish, 2015). Algunos autores han demostrado que aproximadamente el setenta por ciento del nitrógeno contenido en los insectos atrapados puede ser asimilado por estas plantas (Dixon *et al.*, 1980). Son tres los requerimientos básicos que las plantas deben cumplir para ser consideradas insectívoras: 1, deben ser capaces de atraer, capturar y metabolizar la presa. Para lograr la atención del insecto adoptan una coloración rojiza y un néctar atractivo para ellos; 2, deben emplear adaptaciones morfológicas y anatómicas para retener y matar la presa tales como trampas, y 3, la digestión y absorción de los nutrientes liberados conllevan a un significativo beneficio, que aumenta las ganancias energéticas de las especies que necesariamente deben incrementar sus ventajas selectivas y evolutivas.

Tabla III. Distribución taxonómica de las especies de plantas insectívoras presentes en el escudo de Guayana y caracterización de sus metabolismos fotosintéticos y de sus sistemas de captura. Sistemas activos: trampas con cierre (C) y captura por succión (S); sistemas pasivos: trampas adhesivas (A) y jarrones (J)

Orden	Familia y género	No. especies ¹	Sistema de captura ¹	Metabolismo ²
Sarraceniales	Sarraceniaceae			
	<i>Heliamphora</i>	23	J	C ₃
Scrophulariales	Lentibulariaceae			
	<i>Utricularia</i>	48	S	C ₃
	Genlisea	8	A	C ₃
Bromeliales	Bromeliaceae			
	<i>Brocchinia</i>	8	J	C ₃
	<i>Catopsis</i>	2	J	C ₃
Nepenthales	Droseraceae			
	<i>Drosera</i>	14	A	C ₃

1 Heslop-Harrison (1978), Givnish y colaboradores (1984), Juniper y colaboradores (1989), Funk y colaboradores (2007)
2 Ramírez y Briceño (2015)

Por lo general, las plantas insectívoras presentan un sistema de raíces muy corto o modificado y dependen de un metabolismo heterótrofo para crecer con mayor rapidez. Esto significa que están adaptadas a ambientes muy específicos, con niveles de competitividad muy restringidos. Por lo general, son halladas en suelos con bajo grado de mineralización y nutrientes, con alto grado de materia orgánica, áreas expuestas (heliófilas) y muy húmedas. De igual manera, no toleran suelos alcalinos, por lo que las convierte en acidófilas exclusivas, constituyendo la presa su fuente de calcio. Los suelos donde habitan son deficientes en oxígeno y saturados en agua. Algunas son acuáticas y viven flotando o sumergidas, sin embargo siempre cerca de la superficie.

El sistema que emplean estas plantas para capturar los insectos es muy diverso y puede ser clasificado de acuerdo a si exhiben movimiento o no. Presentan estrategias activas cuando despliegan movimientos de succión o mecánicos; semiactivas, cuando recurren a glándulas mucilaginosas y exhiben movimiento, y finalmente, son pasivas cuando carecen de movimiento para capturar los insectos. Desde el punto de vista de la fisiología (Bayliss, 1961; Bentrup, 1979), el movimiento en las plantas toma lugar como consecuencia de los cambios de volumen de ciertas células. En este sentido,

los procesos que dan lugar al movimiento no son esencialmente diferentes de esos, los cuales dan lugar al crecimiento. Los movimientos por lo general que ocurren en las plantas, en respuesta a cambios ambientales, no son reversibles (Bayliss, 1961; Bentrup, 1979). Sin embargo, los movimientos que se presentan en las células de las plantas insectívoras son reversibles y se fundamentan en cambios de presión osmótica (*Po*) y en la permeabilidad de la membrana (*Pm*), donde la relación *Po/Pm* varía positiva o negativamente dependiendo del tipo de células involucradas en los tejidos de captura.

En el caso de las estrategias de captura activas, la estimulación mecánica de los pelos conduce a un rápido cierre de los lóbulos atrapando al insecto. Esta es seguida por el despliegue de un potencial receptor que se propaga luego por un potencial de acción que se extiende por la superficie de la trampa a una velocidad entre 60-170 mm s⁻¹ y conduce al movimiento de cierre. La consecución de los dos potenciales de acción puede durar entre dos y cuatro segundos, mientras que el cierre de la trampa se realiza en tiempos iguales o algo superior a 80 ms, aunque a pesar de la rapidez del movimiento, el insecto podría escapar. Si este es el caso y si los lóbulos no sufren estimulación química posterior a la mecánica, la trampa tarda en abrirse de nuevo de doce a catorce horas, mientras que si el insecto

to es capturado y los lóbulos son químicamente estimulados, la trampa reabre al cabo de una a dos semanas (Bayliss, 1961; Bentrup, 1979).

Plantas como *Drosera*, *Heliamphora* y *Brocchinia* presentan zonas de reflexión y de absorción de luz ultravioleta que utilizan para atraer a sus presas hacia las respectivas trampas (Glossner, 1992). Esta atracción puede ser con fines de polinizar a la planta de la cual depende del insecto para su reproducción o con fines de ser capturado como fuente de energía. Para asegurar la reproducción, las estructuras reproductivas (las flores) están separadas de las estructuras de captura y presentan características de atracción química y visual diferentes. De igual manera, existen datos que demuestran que la época reproductiva está desfasada de la temporada de captura (Shetler, 1974).

La digestión se pensaba era mediada únicamente por bacterias y hongos descomponedores. Hoy día se sabe perfectamente que se realiza a partir de la producción de auténticas enzimas (Heslop-Harrison, 1978). Las enzimas digestivas encontradas en secreciones glandulares de plantas insectívoras son proteasas, fosfatasas, lipasas, amilasa, DNasas, transaminasas, esterasas y peroxidasas. El desarrollo de tejidos especializados para la producción de estas enzimas y su misma presencia, se pueden considerar criterios para definir a una planta con un hábito de alimentación basado en la dependencia de insectos u otros organismos de origen animal.

Calificar a los géneros *Brocchinia* y *Catopsis* como plantas insectívoras no solo obedece a su biotipo de copa o jarra, el cual acumula agua y disuelve sustancias orgánicas procedentes de insectos, bacterias y hongos, sino a la capacidad de digerir y asimilar esas sustancias en beneficio de su propio metabolismo a partir de la producción de enzimas. Es muy probable que existan muchísimas especies de bromeliáceas que presenten esta capacidad metabólica, por lo cual son necesarios más estudios de campo y laboratorio sobre la morfoanatomía, fisiología y bioquímica que permitan identificar la presencia de un sistema verdadero de captura pasivo y de digestión enzimática. Por ejemplo, algunas bromelias en forma de tanques de la subfamilia

Tillandsioideae presentan tricomas capaces de absorber grandes moléculas orgánicas tales como aminoácidos (Endres y Mercier 2003), y extraen nutrientes desde heces de predadores y carcasas de artrópodos viviendo en sus tanques (Romero, 2010). Especies de las subfamilias Pitcairnioideae y Bromelioideae tienen tricomas que absorben moléculas más pequeñas (Silvera y Lasso, 2016).

Heliamphora

Las especies de este género se encuentran en espacios abiertos, muy húmedos o en el ecotono de pequeños bosquecillos dominados por *Bonnetia* y algunas bromeliáceas. Su carácter endémico a las tierras altas de la Guayana, incluyendo el norte de Brasil, Guyana y Venezuela (Maguire, 1978; Steyermark, 1979; Funk *et al.*, 2007; Riina *et al.*, 2019; Liu y Smith, 2021), revela una adaptación altamente especializada al ecosistema tepuyano, participando de un proceso coevolutivo planta-insecto muy antiguo que le otorgó las estrategias y complejidad morfo-anatómica que presenta en la actualidad la planta (lámina 3). Los altos niveles ploidales del género son una consecuencia de su capacidad de hibridación fértil (autoploidia), lo que determina una alta variabilidad morfológica y pleomorfismo (Nerz *et al.*, 2004; Wistuba *et al.*, 2002, 2005; Carow *et al.*, 2005; Nerz y Wistuba 2006; Fleischmann *et al.*, 2009).

El reconocimiento de la existencia de estas plantas en las tierras de la Guayana fue hecho por primera vez por Robert Schomburgk (1840) en 1839 por su paso en el cerro Roraima: «Another plant of great interest, the *Heliamphora nutans*, resembles the pitcher plant, which are similar to those of *Sarracenia variolaris*; but there was a great deviation in the flower; as in the present genus there are several flowers, and the seed are winged. Schomburgk no colectó ejemplares de esta planta, no obstante realizó un excelente dibujo de la especie, el cual envió a George Bentham (1840) en Kew, quien describió en 1840 como perteneciente a un nuevo género: *Heliamphora*, nombrado del griego *helos* (marsh), y *amphoreo* (jarra) (figura 55).



LÁMINA 3. Las especies de *Heliamphora* presentan una gran plasticidad morfológica y genética, lo cual le otorga una amplia capacidad de adaptación dentro de los rangos reducidos del medio donde han evolucionado: un déficit marcado de nutrientes y de nitrógeno NO_3 y Ca_2^+ en sus suelos. Incluso en sus estructuras reproductivas (flores) producen sustancias que atraen polinizadores específicos. Por esta razón, dependen significativamente para su reproducción de un metabolismo heterótrofo. En el fenotipo de sus especies destaca la coloración rojiza, la cual es considerada un señuelo óptico para la atracción de insectos. A. *H. pulchella* var. *negra*, cumbre Chimantá. B. *H. chimantensis*, cumbre Apakará tepui. C. *H. purpurascens*, Ptari tepui. D. *H. pulchella*, Churí tepui. E. *H. exapendiculata*, cumbre del Amurí tepui. F. *H. saracenioides*, cumbre del Ptari tepui. Fotos cortesía Javier Mesa.



FIGURA 55. *Heliamphora nutans* fue la primera especie del género descrita a partir de un dibujo elaborado por Robert Schomburk desde el cerro Roraima. Dibujo de George Bentham (1840).

Según un estudio de la filogenia de las Sarraceniaceae basado sobre siete loci mitocondrial y nuclear (Ellison *et al.* 2012), los tiempos de divergencia estimados revelan que la rama principal del grupo de las Sarraceniaceae se originó en Suramérica hace 44–53 millones de años. Según estos autores las Sarraceniaceae se habrían originado en el Eoceno medio, en Suramérica, y logró su amplia distribución en el norte y sur del continente en el Eoceno tardío. Esta disyunción y rango aparente de contracción es consistente con el clima frío y aridez del Eoceno tardío. *Sarracenia* y *Heliamphora* subsecuentemente divergieron hacia finales el Oligoceno, 14–32 (HPD = 23) MA. La diversificación inicial del género *Heliamphora* en Suramérica comenzó hace ocho millones de años (Ellison *et al.*, 2012). Datos más recientes proponen que los principales clados de *He-*

liamphora pudieron haber emergido a partir de vicariancia y dispersión durante el Mioceno (Liu y Smith, 2021).

Las especies de *Heliamphora* carecen de movimiento. Se caracterizan por su forma tubular (de jarra), presentando en su margen superior un señuelo químico y óptico de color rojizo a modo de apéndice en forma de cuchara (Jaffé *et al.*, 1995). Algunas trampas presentan hasta veinte centímetros de profundidad. Muestran en su sección superior e interior de las jarras, cabellos hialinos epidérmicos no secretores (Płachno *et al.*, 2007). La presa es atraída entonces para luego quedar atrapada en el fondo en un caldo ácido, con altos niveles de CO_2 disueltos, y ser digerida a partir de la alta concentración de protones del medio como consecuencia de la concentración de sustancias orgánicas, la participación de bacterias descomponedoras y la secreción de enzimas. En este pozo digestivo, se pueden apreciar depósitos de exoesqueletos no descompuestos de insectos que han sido metabolizados por dichos ácidos digestivos.

En los fluidos internos de las jarras de *Heliamphora*, el CO_2 disuelto forma un equilibrio con su forma hidratada H_2CO_3 , la cual se disocia en H^+ y HCO_3^- (Tresguerres *et al.*, 2010). Los cambios relativos a cualquiera de estas moléculas y/u iones controlan el pH y la actividad óptima de las enzimas digestivas secretadas en los fluidos a través de glándulas especializadas (Tresguerres *et al.*, 2010).

El incremento de CO_2 incluso en el rango de 100 ppm presenta un efecto significativo sobre los estomas, puesto que es capaz de modificar su morfología (Sage, 2002; Baby *et al.*, 2017). Dos tipos de poros o estomas son hallados en las especies de *Heliamphora*:

1. *Estomas 'normales'*, los cuales se encuentran sobre la superficie externa o en el tope superior, y cumplen una función principal de regular el intercambio de CO_2 y controlar los procesos respiratorios de la planta. Su distribución es irregular, y se hallan agrupados en series de cinco a siete estomas alrededor de poros no funcionales o pseudoestomas. Se ha estimado una densidad estomática de $eh = 140\text{--}170 \text{ mm}^2$ en la superficie interior de las jarras (figura 56). Los

valores de estomas se encuentran acordes con los valores promedios hallados entre plantas vasculares que crecen en ambientes expuestos a altos valores de luminosidad (Ludlow y Wolf, 1975; Roth y Mérida, 1979; Marcano, 1994a; Rozendaal *et al.*, 2006; ver sección 6.4).

2. *Estructuras o poros 'semejantes a estomas'*, los cuales están presentes dentro de sus tubos o jarras de captura y no son funcionales, encontrándose *permanentemente abiertos* (Adams y Smith, 1977). Se ha estimado una densidad de 20-30 mm², un diámetro del poro ~ 10 µm, rodeados por siete u ocho células epidérmicas. Estos poros o pseudoestomas no funcionales corresponden a los *nectarios pequeños* identificados de tal modo por algunos autores (Płachno *et al.*, 2007), los cuales pueden liberar sustancias atractivas para los insectos que suelen alimentarse de néctar. Jaffe y colaboradores (1995), hallaron enol diacetal monoterpene (sarracenina), erucamida, fenol, cinerona, fenilacetaldehído y metil ésteres en los extractos del néctar producidos en los apéndices superiores o cucharas de *Heliamphora*.

Utricularia

Las *Utricularia* crecen en microhábitats muy húmedos o cercanos a pozos de agua, sumergidas cerca de la superficie en las cumbres de los tepuyes y en ambientes abiertos de menor altura (Taylor, 1967, 1989, 1999; Smith, 2002; Funk *et al.*, 2007). De su sistema radicular se desprenden sacos (en forma de granos de lentejas, de allí el nombre de la familia), que sirven de trampas (figura 57). Los sacos o bolsas (utrículos) están caracterizados por presentar pelos sensitivos que activan el mecanismo de succión a partir del incremento de la permeabilidad al interior del saco (figura 57). Este mecanismo consiste en la generación de una muy fuerte presión interna que arrastra el agua, dragando así el insecto o larva hacia el fondo de la trampa donde es digerido y los nutrientes y sustancias son absorbidas por la planta a través del sistema radicular. La fuerte presión interna del saco es consecuencia de los cambios positivos de P_o de las células internas

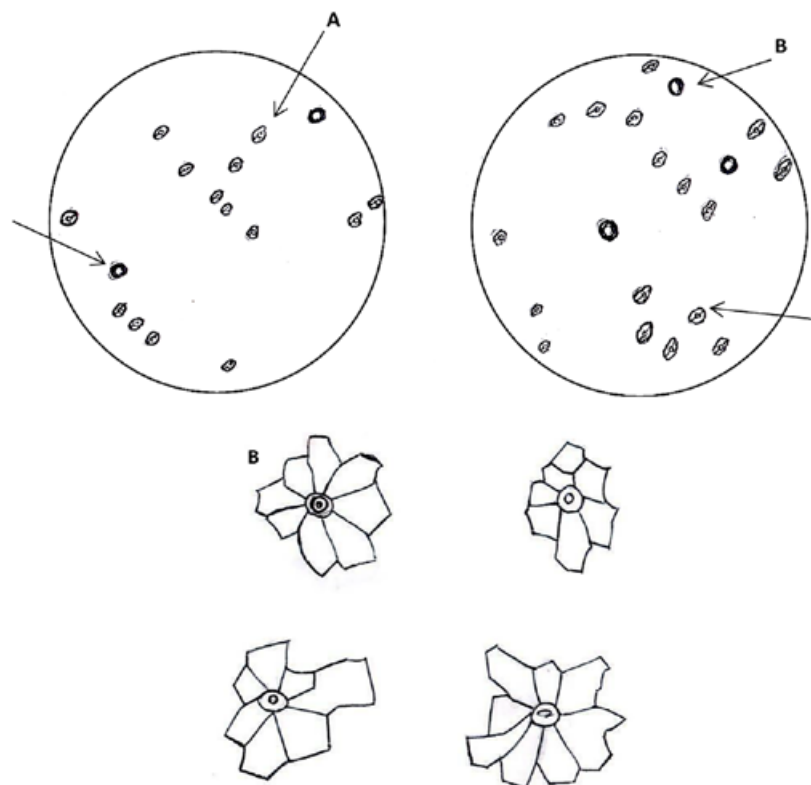


FIGURA 56. La secuestación de CO₂ y su liberación en los fluidos digestivos de *Heliamphora* juegan un rol importante en su capacidad digestiva y es mediada por las características y funcionalidad de los estomas (Adams y Smith, 1977; Baby *et al.*, 2017). A, Característica y distribución de los estomas normales en la sección superior de las jarras de *H. pulchella* con células oclusivas funcionales, de tipo anomocítico (= las células de guarda están rodeadas por células epidérmicas no especializadas). El índice de estomas está relacionado con su alta autoploidía y las condiciones de humedad y luminosidad del hábitat. B, Estructuras semejantes a estomas en la sección superior de las jarras de *H. pulchella* con la capacidad de ejercer un libre intercambio de gas o la liberación de sustancias atrayentes de insectos, néctares (Płachno *et al.*, 2007), sin movimientos de cierre celular. Las muestras (n = 12) fueron observadas por microscopía de luz polarizada, a 400X, y preparadas utilizando técnicas convencionales de decoloración y tinción (dibujos del autor).

del saco ante el paso de solutos determinados presentes en el agua donde el ion calcio está ausente (Bentrup, 1979). En este caso la relación P_o/P_m sería = 1.

Cuando las trampas de *Utricularia* se encuentran cerca de capturar la presa, las paredes de las vesículas están bajo tensión debida a una fuerte presión hidrostática negativa (-17 kPa) en el lumen de la vesícula. Durante el movimiento, la presión hidrostática aumenta a -5 kPa y el volumen de las trampas puede incrementarse hasta el cuarenta por ciento cuando entra el agua (Sydenham y Findlay, 1973; Ben-

FIGURA 57. Sistema de trampas en forma de sacos que remplaza el sistema radicular convencional, empleado por *Utricularia* para capturar, en ambientes acuáticos, insectos o larvas a partir de un cambio de presión interno y mecanismo de succión. Por las características del diámetro del opérculo de los utrículos, la dimensión de las presas está bastante limitada (tomado de Brewer-Carías, 1976a).



trup, 1979). Para asegurar la reproducción, las estructuras reproductivas (las flores) están separadas de las estructuras de captura, con señuelos de atracción diferentes entre sí (figura 58).

Drosera

Las *Drosera* en la Guayana crecen en microhábitats expuestos, pantanosos, cerca de cursos

de agua tanto en las cumbres de los tepuyes como en ambientes de menor altura, donde forman densas colonias monoespecíficas asociadas a pequeñas bromelias y musgos. El mayor número de especies se concentran en la Guayana occidental en el Amazonas y en el estado Bolívar venezolanos, seguida por la Guayana esequiba (Brummer-Dinger, 1955; Maguire y Wurdack, 1957; Duno de Stefano y Culham, 1998; Funk *et al.*, 2007).

En su paso por el Orinoco y por el río Atabapo, Humboldt y Bonpland encontraron formas de distintos tamaños de *Drosera*, las cuales «tienen todo el aire de las *Drosera* de Europa» (Humboldt, 1985, IV: 415).

La presencia de glándulas mucilaginosas (pelos glandulares) en muchas plantas puede ser utilizada como un mecanismo de defensa (e.g. Urticariaceae) o para prevenir pérdida de agua. En el caso de las especies del género *Drosera*, dichas glándulas son usadas para capturar insectos (figura 59). Las glándulas están presentes sobre las hojas y están formadas por un tallo corto y una célula apical que libera mucílago. Esta sustancia atrae la presa por su olor y sabor. Cuando la víctima es situada sobre las hojas, algunas gotas de mucílago se unen entre sí para formar una masa viscosa que cubre por completo la presa, evitando su liberación (figura 60). Por acción mecánica se estimula la expulsión de sodio y potasio y agua desde las células, aumentando así la permeabilidad de las membranas y la contracción de las células de la hoja (Alcalá y Domínguez, 1997). En este caso, la relación P_o/P_m es < 1 . El potencial de acción, que se inicia en el ápice del tentáculo, se propaga hasta su base a través de las células epidérmicas del pedúnculo. Para la transducción de la señal, juegan un papel muy importante los canales de Ca^{2+} dependientes de voltaje en la membrana plasmática. Luego, las glándulas presionan simultáneamente la presa para asegurar su captura, facilitando finalmente su digestión, la cual no procesa la quitina del insecto. La máxima respuesta enzimática para la digestión de la presa se alcanza en este género entre los tres o cuatro días después de su captura (Heslop-Harrison, 1978).



FIGURA 58. Para asegurar la reproducción, las estructuras reproductivas (las flores) están separadas de las estructuras de captura. Las características de las estrategias de atracción de los polinizadores (e.g. olor, colores), son diferentes a las empleadas para la captura de insectos como fuente de alimento. A. *Utricularia* sp., cerro Duida. B. *U. humboldtii*, cerro Duida. Fotos Javier Mesa.

11.2. IMPLICACIONES ECOFISIOLÓGICAS DE LA HERPETOFAUNA TEPUYANA

Las habilidades en el aprovechamiento y balance del calor, por parte de los anfibios y reptiles, son decisivas en determinar su supervivencia en ambientes tan hostiles como los existentes en las cumbres tepuyanas. Su capacidad para mantenerse en estados de animación suspendida (criptobiosis), bajo condiciones prolongadas de estrés hídrico (anhidrobiosis) o de muy bajas temperaturas, les permiten establecer presupuestos energéticos (por peso) más bajos en comparación a una fauna más compleja u homeotérmica (Mount, 1979). Esta conducta la hemos podido observar en *Dendrobates leucomelas* en el cerro Duida y en el cerro La Tortuga, donde permanecen bajo tierra y adoptan la forma de pequeñas pelotas en estados de bajo consumo energético, durante tiempos prolongados en las épocas de sequía, sin embargo, al comenzar las lluvias, surgen desde ese estado y retoman sus funciones metabólicas y de movimiento para incorporarse nuevamente a sus actividades de supervivencia. Un aspecto desfavorable de la criptobiosis es las limitaciones que experimentan las especies para reparar los errores en el ADN y los daños celulares infringidos por oxidación. Sin embargo, los anfibios han sabido sacarle provecho a los errores genéticos acumulados, debido a las *mutaciones selectivas* que acarrearán, las cuales podrían aumentar su diversidad genotípica y, por consiguiente, una plasticidad necesaria para tolerar más amplios rangos de adversidad ambiental y compensar las desventajas de su condición poikilotérmica.

Otro factor limitante para la supervivencia de los anfibios en estos ambientes lo constituyen las grandes oscilaciones de temperatura diaria que se registran en las cumbres, en las que, como vimos con anterioridad, hay períodos durante el día donde las temperaturas pueden llegar a alcanzar valores muy por debajo de los 10°C, lo cual es observado en las cumbres de los cerros Roraima y Kukenán. La producción de sustancias anticongelantes y la reducción de consumo de calor compensan las limitaciones de su metabolismo poikilotérmico. En cambio, en los picos más altos de temperatura durante

Las habilidades en el aprovechamiento y balance del calor, por parte de los anfibios y reptiles, son decisivas en determinar su supervivencia en ambientes tan hostiles como los existentes en las cumbres tepuyanas. Su capacidad para mantenerse en estados de animación suspendida (criptobiosis), bajo condiciones prolongadas de estrés hídrico (anhidrobiosis) o de muy bajas temperaturas, les permiten establecer presupuestos energéticos (por peso) más bajos en comparación a una fauna más compleja u homeotérmica (Mount, 1979). Esta conducta la hemos podido observar en *Dendrobates leucomelas* en el cerro Duida y en el cerro La Tortuga, donde permanecen bajo tierra y adoptan la forma de pequeñas pelotas en estados de bajo consumo energético, durante tiempos prolongados en las épocas de sequía, sin embargo, al comenzar las lluvias, surgen desde ese estado y retoman sus funciones metabólicas y de movimiento para incorporarse nuevamente a sus actividades de supervivencia. Un aspecto desfavorable de la criptobiosis es las limitaciones que experimentan las especies para reparar los errores en el ADN y los daños celulares infringidos por oxidación. Sin embargo, los anfibios han sabido sacarle provecho a los errores genéticos acumulados, debido a las *mutaciones selectivas* que acarrearán, las cuales podrían aumentar su diversidad genotípica y, por consiguiente, una plasticidad necesaria para tolerar más amplios rangos de adversidad ambiental y compensar las desventajas de su condición poikilotérmica.

FIGURA 59. Las *Drosera* se caracterizan por poseer trampas adhesivas en las que las presas son inmovilizadas por las gotas de mucílago presentes en las hojas. Los cambios de turgencia, debido a modificaciones por estímulos mecánicos de la permeabilidad de la membrana y de la presión osmótica de las células, controlan los movimientos de los pedúnculos para así definir la contracción de la hoja (modificado de Heslop-Harrison, 1978).

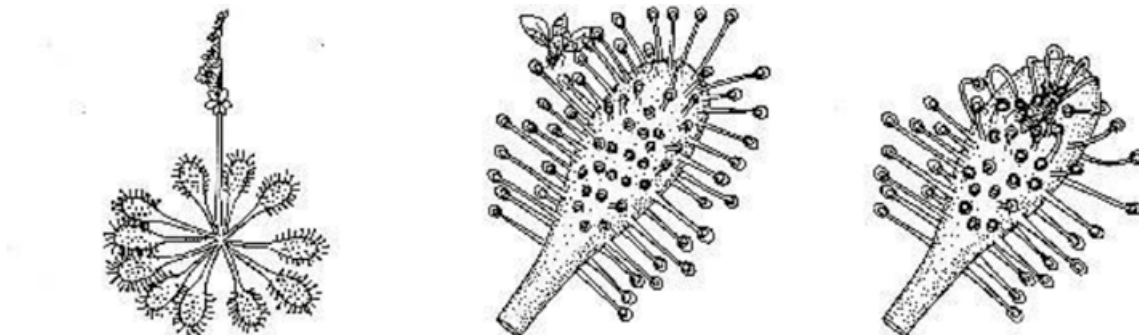


FIGURA 60. Sobre las partes superiores de las hojas de las *Drosera* se pueden apreciar pequeños pelos glandulares de color rojizo que se elevan a partir de tallos largos (pedúnculos) dispuestos radialmente desde la base de la planta. Estas estructuras tienen la función tanto de atraer como de atrapar a la presa. A. *Drosera roraimae* creciendo a orilla de curso de agua en ambiente subesciófilo en la cumbre del Churí tepui, macizo de Chimantá (foto del autor). B. *Drosera* sp. creciendo en microambiente húmedo en la cumbre del cerro Duida, Guayana occidental (foto de Javier Mesa).

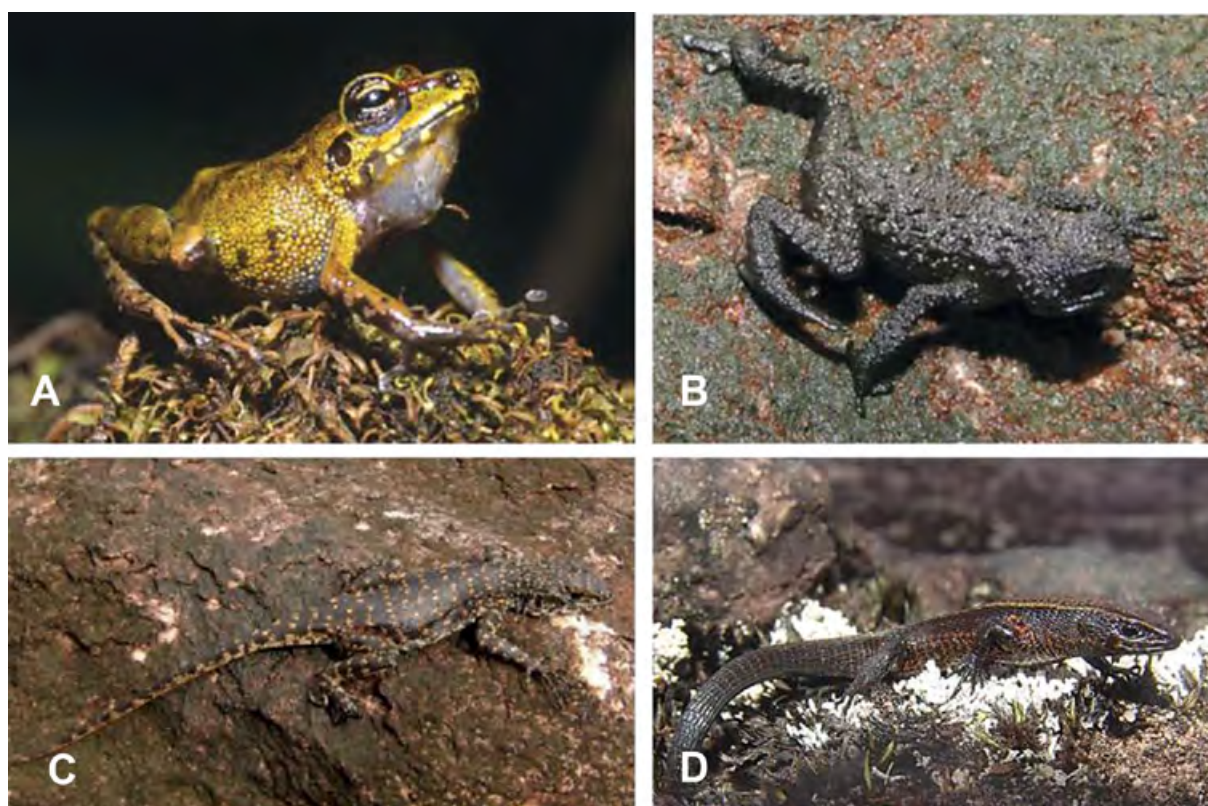


FIGURA 61. Hábitat de anfibios y reptiles que presentan su principal distribución en Pantepui. A. *Oreophrynella nigra* o ranita del cerro Roraima, asumiendo una coloración semejante a las colonias de cianobacterias (*Scytonema*) costrosas que crecen sobre las piedras. B. La presencia de anfibios entre musgos no debe interpretarse como la escogencia de un lugar idóneo para la selección y captura de insectos, debido a la producción de sustancias fenólicas que son tóxicas y letales para los insectos. Su presencia en estos ambientes se debe más a la necesidad de disponer de condiciones de temperatura y humedad favorables según los hábitos ectotérmicos de estos animales. *Ceuthomantis duellmani* en el Sarisariñama. C. *Tropidurus bogerti* en el Auyán tepui. La condición ectotérmica se extiende también a los lagartos quienes deben definir igualmente corredores térmicos a lo largo del día-noche, que compensen las diferencias intolerables de la temperatura ambiental. Su apariencia similar a las superficies rocosas, constituidas por algas y microlíquenes, le permite lograr un camuflaje durante el día. D. *Arthrosaura* sp. (Churí tepui), selecciona microambientes con condiciones higrótérmicas compensatorias donde crecen especies de musgos y el líquen *Siphula carassana* (Marcano, 2021a). Fotos cortesía César Barrio-Amorós.

el día ($\sim 35^{\circ}\text{C}$), las especies deben desplazarse a microambientes confortables. Esta condición ectotérmica establece que las especies deben definir corredores térmicos a lo largo del día-noche entre los arbustales, rocas y herbazales (figura 61), que compensen las diferencias intolerables de la temperatura ambiental (Mount, 1979). Temperaturas cercanas a los 35°C han sido señaladas como límites térmicos de muy corta tolerancia (~ 15 minutos) para la mayoría de los anfibios, mientras los reptiles presentan límites térmicos de ligera mayor tolerancia ($\sim 1-4$ horas) que oscilan entre $40-44^{\circ}\text{C}$ (Altmann y Dittmer, 1966).

De tal manera, es difícil poder concebir el desarrollo de las estrategias de supervivencia de los anfibios (figura 61A, B) y reptiles (figura 61C, D) sin considerar el papel que ha ejercido la vegetación a lo largo de miles de años en los ecosistemas tepuyanos. Desplazándose dentro y fuera de espacios sombreados, entre colonias

de musgos (e.g. Sphagnales) y tubos o vórtices de bromeliáceas, los anfibios altotepuyanos han descubierto cómo mantener una significativa temperatura estable, seleccionando microambientes con condiciones higrotérmicas y de absorción radiativa muy específicas compensatorias de las condiciones externas de mayor temperatura y radiación solar. Por ejemplo, en la cima del Aprada tepui en el Chimantá, *Stefania satelles* y *Stefania ginesi* se pueden hallar fácilmente bajo rocas o losas durante el día, mientras *Tepuihyla edelcae* canta de noche agrupada alrededor de charcos efímeros, y se ocultan de día bajo losas y en el interior de los tubos de *Brocchinia hechtoides*. De igual manera, vemos a *Anomaloglossus rufulus* que se desplazan durante el día con gran agilidad, entre zonas sombreadas de profundos cañones y bosques de *Bonnetia* (Gorzula y Señaris, 1998; Barrio-Amorós, 1998, 2004).

CAPÍTULO 7

LA GUAYANA ORIENTAL: LA ALTIPLANICIE DE LA GRAN SABANA O ALTO CARONÍ

Hay quienes dicen que sobre las cumbres del Roraima y del Kukenán se encuentran extendidos mares repletos con todas las especies de peces, especialmente delfines, permanentemente observados por águilas gigantescas quienes vuelan en círculos, las cuales fungen como auténticos guardianes

Richard Schomburgk, 1847-1848

Reisen in British Guiana

1. GENERALIDADES

Una de las regiones más estudiadas de las tierras altas de la Guayana es la Gran Sabana (*Wektá*, en lengua taurepang). Esto se debe no solo a lo espectacular y a lo imponente de su fisiografía, especialmente de los cerros Roraima y Kukenán, sino a la importancia geológica que han tenido estas montañas para reconocer la historia geológica de todo el escudo guayanés (Reid, 1974; Ghosh, 1977, 1985; Reis y Yáñez, 2001; Santos *et al.*, 2003). La Gran Sabana se ubica en la Guayana oriental y junto con las sabanas de Roraima, en Brasil y las de Rupununi, en Guyana, constituye una enorme extensión de ~ 30 000 km². Hacia el norte limita con las poblaciones de Luepa, Kavanayén, Kamarata y Canaima; hacia el sur con Santa Elena de Uairén e Icabaru mientras al sureste con Río Branco del norte de Brasil; hacia el oeste con Urimán y con los límites de la ribera del río Caroní, y hacia el este se extiende dentro de las adyacencias de Guyana (ver capítulo 2).

En su discusión sobre la geografía de la Guayana, Alexander von Humboldt (1841) ya había notado la existencia de estas vastas extensiones de sabanas interrumpidas por bosques ubicadas entre los ríos Esequibo, Branco, Paragua, Caroní y Uraricoera y flanqueadas por una vasta cordillera, la cual reconoció como sierra Pakaraima: «La había ya conocido Raleigh, en 1596, bajo el nombre de *Wakarima*, lo cual demuestra cuánta veracidad geográfica se oculta bajo las confusas narrativas de El Dorado. La cordillera divide la región fluvial Norte del Caroní y su afluente el Paragua, de la región fluvial Sur del río Branco. Según muchas combinaciones hechas por mí, parece extenderse entre los paralelos de 4° 4' y 4° 12' de Este a Oeste, y enlaza los grupos montañosos de la Guayana Holandesa y la inglesa con la Sierra Parima, exclusivamente compuesta de granito y sienita. Es una elevación que se prolonga por ambos extremos y divide las sabanas y llanuras inferiores del Caroní y el Cuyuni de las del río Branco. Constituye uno de los rasgos característicos de la topografía de estos agrestes parajes».

Su vegetación actual se caracteriza por vastas extensiones de mosaicos bosque-sabana,

atravesados por quebradas boscosas, donde se desarrollan terrazas altas con ríos y saltos de agua (*merú*, en lengua taurepang), en alturas que se encuentran generalmente entre los 400-1300 m (Steyermark, 1979b, 1982). Los mosaicos bosque-sabana (figura 1) rodean los cinturones vegetales que conforman las laderas inferiores de los tepuyes (Steyermark, 1979b; Baruch, 2005; Huber y Rull, 2019). La presencia y extensión de estos mosaicos bosque-sabana han generado distintas hipótesis, las cuales incluyen factores tanto antrópicos como naturales (Rull y Montoya, 2012). En todo caso, su flora tiene un origen muy diverso, con un componente muy antiguo (Berry y Riina, 2005; Givnish *et al.*, 2004, 2011), otro procedente de la migración vertical de la flora altotepuyana y otro evolucionado a partir de estos dos componentes (Rull, 2019), lo que convierte a la Gran Sabana en un centro de especiación y evolución exclusivo (Steyermark, 1979a y b, 1982; ver capítulo 5).

Desde la época de los primeros exploradores como Robert Schomburgk, Im Thurn y Koch-Grünberg hasta el presente, la Gran Sabana no ha dejado de representar un escenario muy especial para descifrar todo lo referente a los orígenes del poblamiento étnico de la Guayana. Las evidencias acerca de la existencia de asentamientos al norte de la Gran Sabana, que se remontan ~ 7000 años AP (Cruxent, 1971; Sanoja y Vargas, 1978; ver capítulo 10), sugiere la importancia etnohistórica de sus poblaciones indígenas para reconstruir las características antropológicas físicas y culturales de los primeros grupos humanos que migraron a la Guayana y para interpretar el efecto de su intervención en el desarrollo de la estructura y composición actual de su vegetación. De igual manera, la dinámica de alteración de los bosques, y el avance de la sabanización desde tiempos históricos, convierte a la Gran Sabana en un escenario apropiado para estudiar y conocer las consecuencias del impacto de los cambios climáticos actuales y tomar medidas que busquen detener o compensar la desaparición silenciosa y lenta de los bosques (Bevilacqua *et al.*, 2019).



FIGURA 1. La Gran Sabana (Wektá) representa uno de los escenarios de mayor belleza existente en nuestro planeta. Su conservación constituye un reto y una responsabilidad de toda la humanidad. Las montañas en forma de mesetas, conocidas como tepuyes, irrumpen la monotonía de su relieve, en el cual surgen también estructuras boscosas a modo de islas vegetales que se alternan con grandes extensiones de sabanas representando auténticos microrrefugios y centros de especiación (Marcano, 1998a). La Gran Sabana forma parte del territorio protegido por el Parque Nacional Canaima, creado en 1962 por el Gobierno de Venezuela y, con sus tres millones de hectáreas, se encuentra entre los más extensos del mundo. En 1994 fue declarado Patrimonio Natural de la Humanidad por la Unesco (Bevilacqua et al., 2019). Muy a pesar de ello, el turismo salvaje, la quema, la deforestación y la actividad minera formal e informal vulneran permanentemente la supervivencia de las especies que allí habitan y sus respectivos hábitats (foto cortesía Javier Mesa).

2. DEFINICIÓN Y CARACTERÍSTICAS

Una de las características sobresalientes de las tierras altas orientales de la Guayana venezolana, a parte de las complejas mesetas tubulares de arenisca (tepuyes), es la de presentar en sus penillanuras curiosas zonas de vida vegetal que se alternan entre sí (bosque lluvioso húmedo-savana higrófila, ambas de piso submesotérmico a mesotérmico) de gran interés biológico por la singularidad de su estructura, composición y fisionomía. Estas formaciones ofrecen la apariencia de islas vegetales, que se encuentran en un rango máximo altitudinal entre los 300-1500 m (Hernández, 1992, 1999; Huber y Fölster, 1994; Dezzio, 1994; Huber, 2005) y constituyen *refugios actuales* de innumerables especies de helechos, briófitas, angiospermas y especies de aves, mamíferos e insectos. Dichas islas se han designado en la literatura como *bosques de galería o quebradas boscosas* y están rodeadas por sabanas extensas, las cuales presentan superficies más o menos onduladas de uniformidad orográfica. Tres

son las características principales de los *bosques de galería o quebradas boscosas* de la Gran Sabana: 1, la conspicua estrechez de sus dimensiones; 2, la reducida continencia biótica y biodiversidad, y 3, la baja estabilidad en el tiempo de la formación, si se considera su origen inmediato a partir de la influencia del fuego, las crisis hidrológica y ambiental cuaternarias y más recientemente, la intervención del indígena, criollo y minero (Marcano, 1998a; Rull y Montoya, 2012).

Según la toponimia establecida por los grupos indígenas de la región, arekuna y taurepang, el nombre Gran Sabana (*Remonotá*), se refiere a los campos brasileiros de Río Branco, en el territorio federal Roraima de Brasil. No se conoce de parte de los pobladores nativos de la altiplanicie del Caroní un equivalente en lengua indígena a la expresión toponímica "Gran Sabana" para designar esa región. El topónimo reconocido que cita el propio Armellada (1988) para esa zona, utilizado tanto por las comunidades arekuna como taurepang, es el de *Wektá* que significa *lugar de cerros*, y aquellos más sobresalientes *tepui*. De

FIGURA 2. El tapir o danta negra (*Tapirus kabomani*; Wairá, en taurepang; Washadhi, en so'to) es un raro animal que habita los cursos de los ríos y quebradas boscosas de la Guayana oriental y de la Gran Sabana, al igual que el norte del Amazonas de Brasil, donde es endémico (Cozzuol et al., 2013, 2014). Se ha considerado no solo una especie vulnerable, sino bajo amenaza. La danta figura en muchos mitos indígenas y presenta una sorprendente docilidad que compromete su supervivencia. El tapir negro constituye una especie muy primitiva en su grupo, de menor tamaño y peso con respecto al tapir común (*Tapirus terrestris*), el cual, al igual que las otras especies del género, tienen su origen a partir de un ancestro común del que descienden los rinocerontes antes de la separación de la Gondwana hace más de doscientos cincuenta millones de años. Foto del autor, durante la expedición de 1987, bosque de galería al norte de la sierra Pakaraima en la frontera entre Venezuela y Brasil, extremo sur de la Gran Sabana venezolana. Este constituye uno de los pocos reportes en la literatura.



igual manera, existen los topónimos de parte de los arekuna y taurepang para referirse a la región situada al norte *Chipanioró* (región de españoles); al sur *Karaivá* (región de los brasileños) y al este *Paranakirí* (región de costños de *Inkaketé*, ingleses). Según Huber (1987) en la lengua indígena más extendida de Guayana, representada por los taurepang y arekuna, la palabra *tepui* significa «brotes de piedra».

3. LOS BOSQUES DE GALERÍA COMO CENTROS DE SUPERVIVENCIA O MICRORREFUGIOS

La palabra refugio, empleada con frecuencia en cuestiones biogeográficas, proviene del latín *refugium* que significa «lugar», un lugar generalmente de reducida extensión y de condiciones favorables excepcionales para el nacimiento, crecimiento y reproducción de determinadas especies en un medio general que le es hostil. En la literatura (Muller, 1972; Steyermark, 1979a; Prance, 1992b; Hooghiemstra y van der Hammen, 1998; Nores, 1999; Burnham y Graham, 1999; van der Hammen y Hooghiemstra, 2000; Naka, 2011; Snyder, 2018) *refugio* es un término que se ha aplicado a áreas boscosas limitadas, de baja y mediana altura, las cuales ejercerían el rol temporal de refugio para el aislamiento de especies tropicales durante los períodos adversos del Pleistoceno donde la mayoría de las áreas que los rodeaban se hallaban convertidas en sabanas (ver capítulo 5).

Los términos *microrrefugio* y *macrorrefugio* fueron propuestos por mí, para «diferenciar la antigüedad y el tipo de espacio que necesita una formación para cumplir la función de protección biológica o refugio» (Marcano, 1998a). De esta manera, la utilización de ambos términos estaba basada en el reconocimiento de los límites y la antigüedad que cada uno posee para ejercer un rol de refugio, como también en la



FIGURA 3. Nidos de *Cacicus haemorrhous haemorrhous* (Icteridae; arrendajo rabadilla encarnada, *yapiri* en taurepang), subespecie amenazada endémica a los bosques de galería y selvas de la Guayana, la cual se caracteriza por su hábito ruidoso, color azul verdoso con cola rojo escarlata, ocupando nidos de hasta cuarenta centímetros de largo, tejidos a modo de sacos colgantes en las copas de los árboles. Foto autor expedición al sur Gran Sabana.

medida de su capacidad y área protectora (Marcano, 1998a).

En un contexto ecológico un *microrrefugio* representa un espacio limitado, con un desempeño en una escala de tiempo corta, en el que vive una comunidad biótica cuyos miembros, pertenecientes a distintos *phyllum*, se condicio-

nan mutuamente y se mantienen durante ese tiempo en posesión de dicho espacio y en un estado de constancia dinámico gracias a la reproducción de los propios organismos que lo integran, dependiendo solo del microambiente inanimado. Tales formaciones constituyen siempre pequeños centros de resguardo ecológico de muchas especies, principalmente epífitas, plantas, helechos, hongos, insectos y animales, puesto que reúnen las condiciones microambientales esenciales para su supervivencia (Marcano, 1998a) (figuras 2 y 3).

El término *microrrefugio* lo aplicamos a los bosques segregados (Marcano, 1998a) de las extensas formaciones continuas que habrían existido en el pasado en la Gran Sabana (*Wektá*) (Folster, 1986; Rull, 1991; Rull y Montoya, 2012), los cuales albergan especies relictas, endémicas o que allí alcanzan su principal distribución y que subsistieron y/o evolucionaron en la Guayana (Maguire, 1970; Steyermark 1979a y b; Steyermark *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005). Al hallarse en su interior, podrían estar mejor protegidas de las influencias externas de la alta temperatura y radiación solar (Marcano, 1998a). De esta manera, los microrrefugios pueden ser considerados modelos representativos, a pequeña escala, de los hipotéticos refugios (= macrorrefugios) del Pleistoceno (Haffer, 1974; Brown y Ab'Saber, 1979; Steyermark, 1979b, 1982; Prance, 1982b; Hooghiemstra y van der Hammen, 1998; Marcano, 1998a; Burnham y Graham, 1999; van der Hammen y Hooghiemstra, 2000; Snyder, 2018), aunque no podemos descartar su rol protector durante las fases secas del pasado.

El rol de microrrefugios de los bosques de galería de la Gran Sabana fue reconocido a partir de estudios experimentales de campo realizados durante los años de 1987-1989 en la Gran Sabana (figura 4), en los cuales se evaluó *in situ* el efecto del microclima durante la época seca donde el estrés hídrico y las altas temperaturas ejercen una fuerte presión selectiva sobre las poblaciones de plantas, especialmente las más sensibles representadas por helechos, musgos y hongos (Marcano, 1998a). De esta manera, se evaluó el ritmo de las oscilaciones microclimáticas diarias y los límites ecofisiológicos que estos organismos

podrían soportar. Dada la capacidad de termotolerancia y de resistencia al estrés hídrico de los líquenes, también se utilizaron como bioindicadores de los efectos del microclima en estas formaciones vegetales (Marcano, 1998a).



FIGURA 4. Aspecto del interior de un bosque de galería en la Gran Sabana al sur del río Caroní durante la época seca de febrero-marzo. Foto del autor.

Los *macrorrefugios*, en cambio, constituyen auténticas fortificaciones boscosas de mayor capacidad y antigüedad que los microrrefugios, los cuales habrían mantenido estables la vegetación y fauna local —durante períodos climáticos adversos en su historia pasada—, independientemente a si experimentara su entorno vegetal algún grado de contracción como consecuencia de los efectos del clima seco. Los macrorrefugios, en la actualidad, continuarían ejerciendo un papel muy importante e incuestionable de mantener la dinámica evolutiva de las especies. Ellos también ofrecen una estabilidad ecológica para la supervivencia de la flora y fauna, principalmente donde las presiones antrópicas son altas (Marcano, 1998a; van der



FIGURA 5. En el ecotono y vertientes axiales de los bosques de galería de la Gran Sabana se encuentran taxones (e.g. *Brocchinia micranta*) que son característicos de la vegetación altotepuyana (Givnish *et al.*, 2004, 2007, 2011), lo que evidencia su desplazamiento vertical durante el pasado, bajo condiciones de estrés hídrico o sequía generalizada. Foto cortesía Javier Mesa.

Hammen y Hooghiemstra, 2000; Naka, 2011; Vegas-Villarrúbia *et al.*, 2012).

Según el lepidopterólogo Keith Brown (1976, 1977, 1987), las formaciones boscosas de pequeña magnitud facilitan el estudio de los procesos de adaptación evolutiva *rápida* y la protección ecológica de especies que requieren condiciones de humedad y luz específicas para mantener sus poblaciones. Estas formaciones fueron llamadas por Brown *minirrefugios*. Algunos mecanismos y aspectos ecológicos ligados a las especies animales, y a su capacidad de ofrecer protección durante momentos críticos, los convierten en modelos representativos a escala menor de esas grandes áreas ocupadas por las especies silvestres durante los grandes ciclos climáticos del Cuaternario. El término *minirrefugio* designa florestas semicaducifolias que en épocas frías o secas, principalmente en regiones subtropicales, permanecen apenas verdes protegidas por nacientes o riachuelos permanentes. El carácter no siempreverde de estas formaciones establece una diferencia importante entre el *microrrefugio* y el *minirrefugio*.

El Dr. Valentí Rull (2009), quien ha sido uno de los mayores estudiosos de la biogeografía de la Guayana en el presente siglo, aplicó una definición para el término microrrefugio como sigue:

Un área pequeña con caracteres ambientales locales favorables, en los cuales pequeñas

poblaciones pueden sobrevivir fuera de su principal área de distribución (el macrorrefugio), protegidos de condiciones ambientales regionales no- favorables.

Lo anterior es válido en el caso de esos taxones, que se han reconocido como representativos de la vegetación altotepuyana y, no obstante, están presentes también en las laderas inferiores y bosques de galería de la Gran Sabana (e.g. *Heliophora*, *Hymenophyllopsis*, *Pterozonium*, *Stegolepis*, *Bonnetia*, *Brocchinia* (figura 5), *Lodothamnus*, *Velloziella*, *Tylopsacas*, *Gongylolepis*, *Stenopadus*, *Stomatochaeta*, *Maguireothamnus*, *Merumea*, *Neblinothamnus*) (Steyermark 1979a y b; Berry *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005; Givnish *et al.*, 2004, 2007, 2011; ver capítulo 3). Esta definición, la cual en parte fue incluida por Marcano (1998a) al caracterizar los microrrefugios, excluye la biota original representativa del *locus* donde se ubica el microrrefugio, la cual es un componente que se puede sumar a aquel que habría emigrado allí para verse favorecido por las condiciones de estabilidad microclimática en los momentos de adversidad generalizada (e.g. fases secas pleistocénicas u otras); también puede excluir la biota evolucionada a partir de ambas, e.g. *Cyathea surukunensis*, *Adiantum discreto-denticulatum*, *Lindsaea bolivarensis*, *L. krameriana* (Marcano, 1989a y b).

De todos modos, la definición que hace Rull (2009, 2010a) del término microrrefugio es amplia e interesante, puesto que busca reconocer en el mismo concepto otros microrrefugios correspondientes a varias latitudes:

El concepto de microrrefugio incluye —sea como sinónimo o casos particulares— otros términos extendidos en la literatura, tales como refugios crípticos, refugios norteños, microhábitats aislados, relictos, parajes con vegetación escasa, micrositios húmedos, refugios intraglaciales, etc.

El término *refugio críptico* fue usado por Cruzan y Templeton (2000) para referir específicamente refugios hipotéticos deducidos a partir del análisis fitogeográfico de poblaciones actuales, las cuales no pueden ser tratadas em-



FIGURA 6. Mosaicos de bosque-sabana en el extremo sur de la Gran Sabana, con alto impacto ambiental por actividades humanas, presentando bosques de galería de gran extensión; al fondo cadena de cerros pertenecientes a la sierra Pakaraima de Brasil. Se observan focos de incendios del bosque con consecuencias en el aumento de la sabana. Foto del autor.

pleando métodos paleoecológicos tradicionales. Los *refugios crípticos* se consideran refugios situados en diferentes latitudes o longitudes y serían semejantes a islas climáticas en las que las condiciones difieren favorablemente de aquellas presentes en las áreas que la rodean (Cruzan y Templeton, 2000; Stewart *et al.*, 2010). Según Stewart *et al.*, (2010), la idea de los refugios crípticos difiere de la definición de microrefugio. Según estos autores, los microrefugios cubrirían un rango mayor de fenómenos que incluyen poblaciones pequeñas aisladas de amplia extensión pero de baja densidad.

Según Rull (2010a), el concepto de *refugio críptico* sería subjetivo (antropomórfico), perecedero y podría ser engañoso y «es preferible para reconocer esos refugios crípticos restringidos a microhábitats particulares (o grupos de ellos), los cuales son la mayoría» (Rull, 2009). Además, dicho concepto permite explicar la colonización biótica de continentes templados después del Último Máximo Glacial.

4. DIMENSIÓN Y ESTRUCTURA

Los bosques de galería poseen una estructura externa oblonga, en dirección y asociación al curso de una vertiente, río o pozo que constitu-

ye su columna-eje y su principal fuente eco-sustentativa. De esta manera, presentan una conformación bien definida, representada por: 1, la zona periférica o sabana; 2, la zona marginal o ecotono; 3, la zona boscosa interna, y 4, la zona central abierta (= vertiente axial) (lámina 1). Los bosques de galería pueden variar de 100 m de longitud x 45 m de diámetro (4500 m²) a 1500 m de longitud x 550 m de diámetro (825 000 m²). También encontramos bosques de galería de mucho mayor extensión, de 1800-3500 m de largo x 35-1350 m de ancho (63 000-4 725 000 m²) (Marcano, 1998a).

Las sabanas que rodean estos bosques de galería son de extensión variable (Huber, 1994b) y poseen pisos mesotérmicos a submesotérmicos (figura 6) (Galán, 1984; Hernández, 1987). Hernández (1994b) diferencia los bosques de galería del resto de los bosques de *pan-tano o de cañada* debido a que los primeros se ubican en el relieve de valles de los grandes ríos, y se encuentran por lo tanto bajo la influencia del nivel freático alto que caracteriza a esos lugares. Además, están sometidos a inundaciones temporales o presentan una frecuente saturación de aguas en los suelos. En cambio, los bosques de cañada se desarrollan en pequeños valles coluvionales y es difícil diferenciar su estructura y composición florística de la de otros tipos de bosques submesotérmicos me-

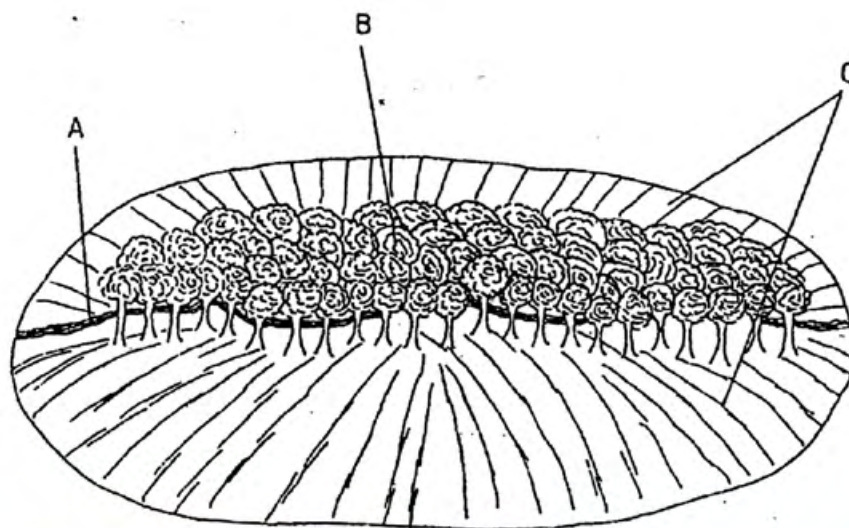


Lámina 1. Esquema gráfico tipificador de un bosque de galería (microrrefugio) en la Gran Sabana venezolana (Wektá), concebido como un sistema termodinámico abierto no-equilibrado. A. *Zona central abierta o vertiente axial*. Esta zona está caracterizada por el paso de una corriente de agua con un diámetro variable, entre ocho y veinte metros. Dicha zona constituye la principal fuente ecosustentativa de las especies vegetales y animales. El flujo de agua permanente, y que es representativo del desequilibrio termodinámico del sistema (ver capítulo 12), integra constantemente energía y materia orgánica e inorgánica procedente del lado externo. B. *Zona boscosa interna*. Esta zona se halla representada por las poblaciones de especies vegetales que constituyen la estructura del bosque y forman una densa cobertura. Dicha zona ejerce el papel más importante de protección de las especies higrófilas terrestres y epífitas, de igual manera que con muchas especies de insectos, artrópodos, aves y mamíferos. Esta zona constituye el núcleo de las actividades vitales metabólicas del bosque concebido como un todo (ecosistema). C. *Zona periférica abierta*. Esta zona está representada por las sabanas que rodean al bosque. Durante la época de lluvias facilita el transporte al interior del bosque de materia orgánica y minerales disueltos en el agua. La sabana puede considerarse un elemento externo del sistema, por aportar al bosque energía térmica mediante el calentamiento del aire (Marcano, 1998a). Fotos del autor.

dio-altos. Los bosques de pantano (morichales) se caracterizan por presentar suelos con una permanente saturación de aguas y su drenaje muy lento (gley), así como la predominancia de la especie *Mauritia flexuosa* (Palmae). En todo caso, los *bosques de pantano* como los de cañada, son «formaciones presentes en las sabanas», y se han originado a partir de una serie de sucesiones una vez que los bosques de galería han experimentado las correspondientes modificaciones por causas naturales o antrópicas.

Según Hernández (1994b) en un área levantada de 2900 m² correspondiente a un bosque de galería, la abundancia de árboles por hectárea fue de ochocientos dieciocho, con un coeficiente de variación (CV) del 25.5 %, el diámetro promedio a 1.3 m de altura de la totalidad de árboles medios (DAP) fue de 21.6 cm, con un CV de 55.6 %, y la altura promedio de la totalidad de árboles medidos fue de 17.3 m, con un CV de 32.3 %.

5. PALEOECOLOGÍA DE LA GRAN SABANA

La Gran Sabana se ha interpretado como un hipotético relicto de una supuesta vegetación seca extendida en casi todo el neotrópico durante la última glaciación (Eden, 1970, 1974). Sin embargo, el clima de la Gran Sabana no es muy diferente al existente en las selvas húmedas de las regiones vecinas. Por lo cual, para explicar la discontinuidad de su vegetación boscosa, deben tomarse en cuenta otros argumentos a parte del efecto de las fases secas de las glaciaciones pleistocénicas (Rull y Montoya, 2012; ver capítulo 5).

Los argumentos o hipótesis para explicar la configuración vegetal discontinua de la Gran Sabana podrían ser los siguientes: 1, los *naturales* (cambios climáticos, pobreza de suelos) y 2, los *antrópicos* (tala, incendios provocados, agricultura, minería). De tal manera, si asumimos la hipótesis de la existencia de un bosque continuo, ¿en qué época deberíamos ubicar su existencia? Como señalamos antes, el origen de la flora de la Gran Sabana debe ser visto en la flora relictas que existía antes del *uplift* tepuyano y que pudo sobrevivir a lo largo del tiempo geológico;

también en la flora proveniente de las cumbres que habría migrado, persistido y/o evolucionado adaptándose a las nuevas condiciones en los microrrefugios o bosques de galería (Marcano, 1998a; ver capítulo 5). Sin embargo, esta flora generalmente ha estado bastante afectada por los efectos de las altas precipitaciones que generaron inundaciones y depósitos de sedimentos durante las interglaciaciones (Salgado-Laboriau, 1980; Rull, 1991; Marroig y Cerqueira, 1997; Nores, 2000), los cuales habrían incrementado el carácter oligotrófico de sus suelos; como también por el efecto de la disminución de la humedad durante las glaciaciones del Pleistoceno (Rull, 1991, 2004a, b, 2019).

Los datos palinológicos de los últimos 10 000 años AP indican que la tasa de reducción de los bosques de galería por impacto de la adversidad ambiental ha sido mayor a la tasa de desarrollo de los bosques por ventajas ambientales a lo largo del tiempo, debido al carácter constante de intervención de múltiples factores reductores del bosque (e.g. crisis hidrológica, ambiental, incendios) (Wynstra y van der Hammen, 1966; Saldarriaga y West, 1986; Rull, 1991; van der Hammen y Absy, 1994; van der Hammen y Hooghiemstra, 2000). Así que, si en un momento de la historia de estas regiones los bosques alcanzaron su clímax expansivo, esto fue hace muchos cientos de miles o millones de años AP, donde las condiciones ambientales fueron realmente de optimidad ecológica. Al respecto señalaron Folster y Dezzeeo (1994):

Las pequeñas islas de bosques distribuidas dentro de esas sabanas podrían considerarse como relictos de una cobertura boscosa originalmente más cerrada. Eso es particularmente válido si se considera la amplia distribución de los coluviones humosos en las laderas bajas, los cuales obviamente fueron depositados durante una etapa siguiente a la degradación del bosque y al escurrimiento superficial. Las dataciones por radiocarbono C₁₄ de carbón vegetal encontrado en la base de los coluviones (2750-3470 años AP), indican que el proceso de degradación de los bosques no es muy joven pero si aparentemente continuo.

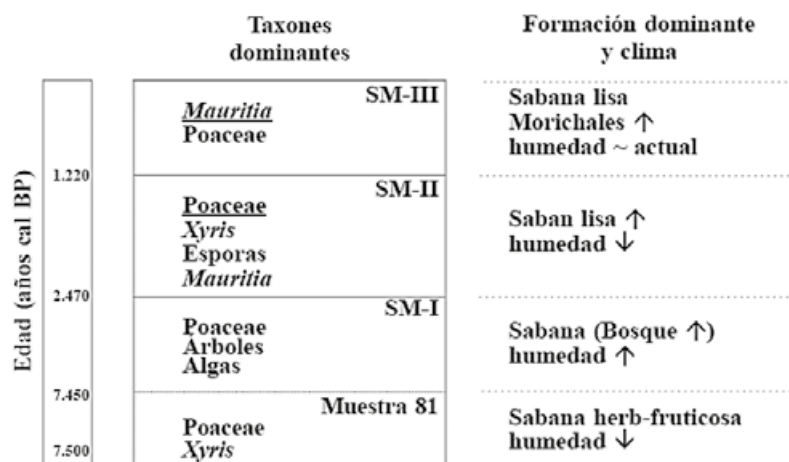


FIGURA 7. Esquema resumen de la historia climática al sur de la Gran Sabana durante el Holoceno (= Antropoceno) con la zonación e interpretación del diagrama polínico (tomado de Montoya et al., 2009).

Montoya y colaboradores (2009) indicaron que hacia los cuatro mil años antes del presente tuvo lugar una expansión de los bosques de galería, debido al incremento de la humedad en la región causado por cambios climáticos generalizados en el trópico para esa época (Marchant y Hooghiemstra, 2004). Sin embargo, entre 2470–1220 AP, se incrementó la sequía en la región al reducirse nuevamente los niveles de humedad (figura 7):

La disminución de los elementos arbóreos y las algas, junto con la gran dominancia de los taxones herbáceos se interpreta como una expansión de las sabanas y una retracción de los bosques (Montoya et al., 2009).

La mayoría de los autores han demostrado ampliamente que no se puede seguir pensando que los bosques durante las fases secas pleistocénicas se contrajeron y luego se expandieron durante las interglaciaciones, como sostenían algunos defensores de las teorías biogeográficas, debido a la imposibilidad de regeneración de la estructura y componentes primarios de los bosques (Folster, 1986; Folster y Dezzio, 1994; Higgins, 2007; ver capítulo 5). Al respecto comenta Rull (1991):

A largo plazo, nuestros resultados indican que el bosque de galería no se recupera, aunque el clima regrese a condiciones más húmedas, que propician el establecimiento de morichales en los fondos de valles y sabanas enarboladas en el resto (Rull, 1991: 122).

La evidencia palinológica soporta la existencia de un fuerte proceso de sabanización por intervención del fuego y otros factores antrópicos (figuras 8 y 9) desde inicios del Holoceno (= Antropoceno) hasta el presente (Folster, 1986, 1992; Rull, 1991; Higgins, 2007; Montoya et al., 2009; Rull y Montoya, 2012). Según Montoya y colaboradores (2009), durante los últimos mil doscientos años tuvo lugar una evidente deforestación debido al fuego, al sureste de la Gran Sabana.

El panorama general es de deforestación, disminución de la riqueza y la diversidad vegetal (sobre todo de taxones arbóreos), expansión de la sabana, establecimiento de morichales y aumento significativo del fuego, a escala regional. Se podría afirmar que es el principio del establecimiento de la Gran Sabana, tal como la conocemos hoy en día.

Relataba el Dr. Horst Folster (1986) durante su visita a la Gran Sabana —con el fin de estudiar la degradación de la vegetación—, cómo aún persistía en el recuerdo de los pobladores indígenas el gran incendio de 1926, que destruyó extensiones inmensas de bosques cercanos al cerro Kukenán, de lo cual permanecían como testimonio numerosos *tocones* carbonizados en medio de la sabana graminosa abierta. A finales del siglo pasado, se registraron más de diez mil incendios de origen antrópico cada año en la Gran Sabana (Huber, 1995b), causados por agricultores, indígenas y mineros. Rull y Montoya (2012) hicieron un estimado de cinco mil incendios anuales para este siglo.

Resulta difícil poder determinar la existencia de lo que fue una formación boscosa húmeda en lo que hoy constituye una sabana o herbazal. A veinticinco kilómetros de Kavanayén, al norte de la Gran Sabana, el autor pudo observar durante la época seca de 1988 la existencia de sabanas graminosas de gran extensión, con grandes troncos secos carbonizados de ocho a diez metros de altura, separados entre sí a una distancia de dos a ocho metros, predominando un herbazal conspicuo.



FIGURA 8. La sabanización es un proceso de desplazamiento del bosque a partir de la inducción de la sabana, la cual representa el resultado de la afectación o sustitución del bosque a causa de factores naturales como un incremento de crisis hídrica como consecuencia de cambios climáticos o a partir de factores antrópicos, como en el caso de la acción de la tala y quema por las etnias, mineros y criollos. En la imagen se puede apreciar un sector de la zona baja próxima al Auyán tepui, donde se compara (arriba) una zona de sabana inducida, que antes estaba ocupada por el bosque contiguo a las laderas inferiores de los cerros, y abajo a la derecha, una zona recientemente talada y quemada. Foto del autor.

6. ASPECTOS EDAFOLÓGICOS Y SUS IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

Un bosque de galería ecogeomorfológicamente está constituido por una vertiente axial rocosa de arenisca rojiza, ácida, asociada a variedades rojizas de cuarzo criptocristalino granudo de la formación Uaimapué 1800-1830 MA (Reid, 1972, 1974). A veces pueden encontrarse rocas intrusivas plutónicas como granito oscuro del Paleoproterozoico, provincia Roraima-Uatuma (Gibbs y Barron, 1993; Voicu *et al.*, 2001). Ambos tipos de rocas pueden hallarse sean afloradas o cubiertas por una capa turbosa y arenosa ácida de espesor variable. En ambos casos puede reconocerse la presencia de espe-



FIGURA 9. Práctica de deforestación introducida por una concesión minera al sur de la Gran Sabana, en proximidad al río Surukún. La madera se va extrayendo sistemáticamente, primero cortando la copa y parte media y superior de los árboles y luego quemando los rastrojos en el ecotono del bosque; se introduce el pastoreo de ganado caprino, el cual es resistente a las condiciones oligotróficas de los suelos, lo que acelera la desertificación de los suelos y conduce a la destrucción total del ecosistema. Al fondo el Gua tepui. Foto del autor.

cies litófilas de helechos, tales como *Cochlidium serrulata*, *C. furcatum*, *Xiphoteris myosuroides*, el musgo *Sphagnum subsecundum* y líquenes como *Cladonia* spp., *Usnea laevis*, *Rimelia reticulata* y *Parmotrema* spp.

Las sabanas que rodean al bosque pueden poseer una inclinación de 15-45°, con rocas de arenisca aislada de contornos ovalados, grandes y un suelo arenoso ácido, cuarzoso, de grano fino. Según el profesor Vareschi (1992) estos suelos son latosoles sin carbonato de calcio, de pH variable, con un contenido de arcilla inferior al veinte por ciento, frotis de color ocre claro (Munsell 7,5 YR 7/6). Según Dezzeo y Folster (1994), en la Gran Sabana existen dos tipos de suelos: 1, oxisoles, en el cual dominan cristales de cuarzo, caolinita, óxidos de hierro y aluminio, y 2, entisoles, los cuales constituyen suelos arenosos, fangosos, con moderado o bajo contenido de arcilla. Los suelos del interior de los bosques, según estos autores, presentarían en los primeros veinte centímetros una alta porosidad, debido al alto contenido de materia orgánica, una compleja actividad biológica y concentración de raíces. Estos suelos estarían cubiertos con una capa gruesa y bien enraizada de humus, presentando un pH bajo (3.25-4.75), una deficiencia de cationes básicos, especialmente Ca, una acumulación de cationes ácidos, particularmente Al, y una alta concentración de $\text{NH}_4\text{-N}$ intercambiable (Dezzeo y Folster, 1994). Los suelos de las sabanas presentarían un contenido de humedad en el subsuelo alto, debido a una mayor retención de humedad e infiltración de materia orgánica. Estos suelos serían ligeramente menos ácidos,

FIGURA 10. Según las características de inclinación y drenaje de los bosques de galería, durante la época de lluvias las especies del sotobosque se ven inmersas bajo las aguas parcial o plenamente. Especies arbóreas con raíces fúlcreas como *Irearte* sp. (foto izquierda, sureste de la Gran Sabana), las cuales alcanzan alturas superiores a los quince metros, exhiben la mejor adaptación a fin de lograr un mecanismo de sujeción y estabilidad eficientes. Estrategias similares de desarrollo de raíces fúlcreas para compensar los sustratos inundados son apreciados en otros géneros de palmas neotropicales (e.g. *Catoblastus*, *Socratea*) y entre especies de *Pandanus* (Pandanaceae) de los bosques del sureste asiático, y en *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) (foto derecha, costas del noroeste de Venezuela, estado Falcón), los cuales constituyen casos de convergencia morfológica en respuesta adaptativa ante condiciones ambientales similares entre familias diferentes. Fotos del autor.



con montos de cationes básicos más altos, especialmente K (Dezzeo y Folster, 1994). Una descripción detallada de los distintos tipos de suelos en todo el escudo de Guayana, puede encontrarse en Hammond (2005) y en Pantepui en Rull y colaboradores (2019).

El Dr. Claude Sastre, con quien tuve la oportunidad de explorar y estudiar los ecosistemas de sabana y su dinámica de deforestación en la Guayana, reconocía tres horizontes en sus suelos (Sastre, 1980): el primero (A), de carácter superficial, permeable, compuesto de arena y limo, poco espeso (0-60 cm); el segundo (B), impermeable, arcilloso, y el tercero (C), a veces reemplazado por la roca madre, principalmente granito en el caso de la Guayana Francesa o arenisca y cuarcita en las áreas del grupo Roraima. En las sabanas de gran extensión, la falta de inclinación no permite un drenaje adecuado y la formación de alguna reserva hídrica dado el carácter superficial del primer horizonte (Sastre, 1980).

De acuerdo a mis observaciones, en las sabanas periféricas a los bosques de galería la inclinación del suelo permite muchas veces un drenaje transversal orientado a confluir hacia la vertiente axial mediante surcos y canales provisorios abiertos (hábiles solo durante la temporada de lluvias) que penetran las formación boscosa (figura 10). El espesor de la capa del primer horizonte de la sabana tiende a disminuir progresivamente a medida que más se aproxima hacia la vertiente rocosa (horizonte C) que se introduce en el interior del bosque. La arena cuarzosa, transportada por el agua desde la sabana, inunda una parte del horizonte A de estas formaciones, alcanzando un ligero nivel superficial de dos a ocho centímetros en la época de lluvias. También es depositada muy lentamente debido a la barrera de penetración vertical que le ofrece la capa impermeable, en el lecho del río o en los márgenes edáficos perpendiculares a las paredes de la vertiente. Estos márgenes

poseen un manto de espesor variable de humus ácido y turboso.

El espesor de la capa húmica puede cambiar según la distancia que exista desde el límite de transición (ecotonía) del bosque de galería hasta la vertiente axial. De este modo, si la longitud de la formación boscosa llega a ser de setenta y cinco metros, a los veinticinco metros puede encontrarse una capa vegetal de hasta treinta y cinco centímetros; a los cincuenta y cinco metros una capa de quince centímetros, y a los setenta y cinco metros una capa de uno a cinco centímetros. La mayor densidad y población de helechos higrofilos terrestres puede hallarse en este nivel. En este caso, el carácter hiperpermeable de la capa vegetal favorece la infiltración de la arena transportada, también por su mayor densidad. Dicha lixiviación es muy lenta y no entorpece la recolección del componente oxihúmico en el horizonte A.

En cambio, si la longitud de la formación boscosa no excede los tres a nueve metros y además posee una baja densidad en sus estratos superiores, entonces la capa vegetal difícilmente se preserva y tiende a ser reemplazable anualmente durante la época de lluvias, manteniéndose un continuo dinamismo regenerativo de su pedogénesis. Aquí puede verse la inmersión parcial o total bajo las aguas de algunas poblaciones de helechos (e.g. *Selaginella* spp.), principalmente aquellas que ocupan los márgenes edáficos perpendiculares a las paredes de la vertiente axial, y se convierten así, temporalmente, en una vegetación halófitas. Especies arbóreas con raíces fúlcreas como por ejemplo *Irearte* sp. (Palmae), exhiben una eficiente adaptación. Estos bosques por lo general no presentan un sotobosque definido, dado que se inundan con extrema frecuencia. La falta de oxígeno de los suelos impone una baja diversidad de especies y un deficiente desarrollo de la vegetación en general en comparación a otras formaciones boscosas, e.g. mesotérmicas (Vareschi, 1992).

Por lo general, la alta acumulación de humus, la ausencia de exposición directa de los suelos a la radiación, la densidad de los estratos superiores y las condiciones de la topogra-

fía contribuyen en conjunto con la relativa conservación de la optimidad de la formación y del complejo ecosistema integrado por especies frágiles ante los cambios de humedad como helechos, musgos, epifitas y hongos. Especies *Schizaea elegans* var. *flabellum*, *Lindsaea arcuata*, *L. bolivarensis*, *L. lancea*, *Adiantum glaucescens*, *A. discreto-denticulatum*, *Cyclopeltis semicordata*, *Cyathea cyatheoides* y *Cyathea surukunensis* son características del interior de estas formaciones y crecen ante valores de luminosidad de 4000-6000 lux (Marcano, 1998a).

La elevada acidez de los suelos (pH 1.8-4.0) alto, turboso y arenoso facilita el crecimiento de plantas con adaptaciones especiales de carácter oligotróficas (acidófilas exclusivas). En los márgenes edáficos próximos a la vertiente axial del bosque pueden hallarse con frecuencia, bajo condiciones expuestas, especies insectívoras como *Drosera montana*, *D. roraimae*, *Utricularia calycifolia*, *Heliamphora heterodoxa*, y helechos como *Anemia villosa*, *Lindsaea cyclophylla*, *L. lancea* var. *elatior*, y var. *lancea*, *Trichomanes crispum*, *Selaginella potaroensis*, *Lycopodium* spp. y el musgo *Sphagnum*. Por lo general, la tolerancia de estas especies a este tipo de suelo, donde la relación Ca/Al es < 1 (Folster, 1986; Folster y Dezzio, 1994), se debe al hecho de que los coloides vienen a encontrarse saturados de iones no básicos (Al), lo que permite a la planta mantener en gran modo la reacción ácida del medio. Al respecto, Folster y Dezzio (1994) indicaron:

Las condiciones químicas del suelo no solo limitan la actividad de los microorganismos y de la fauna del suelo, sino también la probabilidad de supervivencia de las raíces. Entonces, en nuestro caso la traslación del sistema radical a la superficie del suelo es consecuencia tanto del impulso negativo para eludir los impactos en el suelo mineral como la tendencia positiva para alcanzar los nutrientes esenciales y deficientes. Probablemente ambos impulsos forman un sistema inseparable, sobre todo si se toma en cuenta la importante función que cumple el Ca al neutralizar o eliminar la influencia negativa de Al en los tejidos de la planta, especialmente en la membrana celular.

Sobre el efecto de la degradación del suelo en la existencia del mosaico bosque-sabana, Folster y Dezzeo (1994) señalaron:

De los planteamientos alternativos los que mejor se ajustan están relacionados con las condiciones marginales del suelo que conducen a una baja vitalidad general de la vegetación, y con el retroceso del bosque a expensas de la sabana, condicionado por el fuego.

De tal manera, la fragilidad del ecosistema del bosque de galería apreciada por la inestabilidad y toxicidad de sus suelos, y por otra parte por la intervención antrópica —la cual contribuye con la aceleración de su degradación (Dezzeo *et al.*, 2004; Kingsbury, 2001; Higgins, 2007)—, exige que se apliquen medidas de protección urgentes de estas formaciones de vida por parte de las organizaciones ambientales pertinentes, las cuales han sido declaradas como Patrimonio Natural de la Humanidad por la Unesco (Bevilacqua *et al.*, 2019) y, por tanto, constituyen el legado de las generaciones futuras. Solo con advertir el impacto del calentamiento global sobre la desaparición de los hábitats e identificar refugios aparentes para su supervivencia no basta. Son necesarias campañas que eleven el conocimiento, y la consciencia sobre estos hechos, y que influyan tanto en la ciudadanía como en las propias autoridades gubernamentales (las cuales han sido negligentes en el control de su intervención) de quienes depende la toma de decisiones. Esta recomendación se sustenta en nuestra premisa, mencionada al inicio de esta obra, la cual refiere que «solo cuando conocemos valoramos y cuando valoramos podemos conservar».

De acuerdo a datos oficiales de EDELCA hubo a finales del siglo pasado un total de dos mil cuatrocientos kilómetros de bordes de bosques en la Gran Sabana expuestos a la quema todos los años (Galán, 1984). Esto resultó en 7.4 a 9.6 km² destruidos cada año producto de los fuegos de sabana, adentrándose de tres a cuatro metros de los bordes del bosque.

No es exagerado aventurar que, de no mediar una labor efectiva de protección y una toma de conciencia adecuada, al ritmo actual

la aridización completa de la Gran Sabana puede producirse en tan solo un período de 100-200 años, o tal vez mucho menos si se tiene en cuenta el crecimiento de la población. El Gran Desierto no es una probabilidad tan remota como muchos suponen (Galán, 1984; ver Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000; Kleidon, 2004). Bovolo y colaboradores (2018) estimaron que un reemplazo del veintiocho por ciento de los bosques actuales del escudo de Guayana por sabanas traería consigo un aumento de 2.2 °C en esta región, con consecuencias ambientales catastróficas que se extenderían por todo el norte de Suramérica y del Amazonas.

A pesar de lo anterior, es sorprendente encontrar en la literatura antropológica, discursos apologeticos referentes al *buen sentido del uso del fuego* por los habitantes indígenas de la Gran Sabana (Rodríguez, 2004). Tal es el caso de la Dra. Iokiñe Rodríguez (la cual orgullosamente y paradójicamente menciona en el artículo sus títulos adquiridos en universidades inglesas), quien señaló cómo los primeros exploradores, específicamente, Robert (1841a y d) y Richard Schomburgk (1848), Boddam-Wheatham (1879), Everard Im Thurn (1885), Karl Appun (1893), Theodore Koch-Grünberg (1917), C. Clementi (1920), H. Tate (1930) y Ernst Mayr y Williams Phelps (1967), además de ofrecer en sus documentos información específica sobre la geografía, riqueza natural o características socioculturales del área, manifestaban una percepción negativa del uso extensivo del fuego en la Gran Sabana basada en una «concepción europea del paisaje y con una carga importante de racismo».

Al igual que en otras partes del mundo donde se han documentado situaciones similares (Fairhead y Leach, 1996), elementos de la historia colonial e incluso racismo han determinado la forma como ha sido visto durante este último siglo el fuego en la Gran Sabana (Rodríguez, 2004).

De tal manera, podríamos hacernos las preguntas, ¿acaso la valoración del ambiente y de la importancia que tiene para la continuidad de la vida en el planeta es la consecuencia de un condicionamiento europeo? ¿Es una expresión

de racismo ejercer y aplicar responsablemente los conocimientos adquiridos, como consecuencia de la evolución del pensamiento universal y científico, en procura de garantizar el bienestar colectivo y no parcial de la vida en la Tierra? ¿Si el pensamiento indígena y su concepción sobre los distintos fenómenos existentes en la naturaleza constituyen garantías válidas para la supervivencia de ese grupo en su contexto geográfico, por qué no evitar o denunciar los procesos de aculturación —que incluyen elementos de nuestra nación—, basados desde formas de modos de producción (minería) hasta formas de organización *políticas* ajenas a su costumbrismo etnohistórico? A mi parecer, es bastante irresponsable homologar las concepciones y cosmovisiones de los pueblos indígenas con aquellas ideas y logros que representan la cúspide de la evolución y pensamiento universal para justificar la validez de las primeras, puesto que implica no tomar partido responsable por el futuro del propio pueblo indígena y de la región, ambos muy vulnerables y frágiles para la continuidad de sus existencias en el tiempo. Es tan irresponsable como no aplicar vacunas o tratar la leishmaniasis, oncocercosis o tripanosomiasis de los indígenas afectados simplemente porque son enfermedades tropicales y ellos cuentan con sus recursos *mágicos y curativos* para tratar dichas enfermedades.

En definitiva constituye una visión antropocéntrica obviar el impacto aniquilador de la tala y el fuego sobre la *biota de la Gran Sabana*, cuyos orígenes se pierden en el pasado de los tiempos y justificar su uso desmedido y cultural, a partir de declaraciones e informaciones rebuscadas entre informantes que probablemente han perdido la *consciencia histórica* de su pasado:

Según explican los abuelos, además del papel del fuego en la prevención de incendios de gran escala, éste es central en la identidad cultural Pemón. Por ello, cualquier intento por modificar su uso no sólo es visto por los Pemón como un riesgo ambiental sino que además es proclive a ser interpretado como una amenaza para su sobrevivencia cultural y por ende enfrentará una fuerte resistencia local (Rodríguez, 2004). Esta alteración de la cultura «Pemón», ya ha sido advertida por otros

antropólogos (Angosto, 2013): Entre los propios habitantes ancestrales de la región se genera otro tipo de narrativas de identidad y alteridad, narrativas que sustituyen (y no solo se solapan con) antiguas formas de demarcación simbólica de subgrupos locales y regionales, y que ahora son generadas a partir de la diferenciación facilitada por los modos de producción en los que se insertan los distintos grupos.

La biota de *Wektá*, además de incluir un alto endemismo y presentar un enorme número de especies y géneros de la mayor rareza en el mundo biológico, ocupa mucho antes que las propias etnias locales esas vastas extensiones de tierra. El derecho a ser preservada debe ser exigido por quienes la valoran y la han legitimado y esos son los biólogos, ecólogos, naturalistas y ambientalistas en general, quienes se han pronunciado en rechazo a las críticas de descalificación en su contra (Dezzeo *et al.*, 2004). Como bien refería el eminente ambientalista profesor Jean Dorst (1972: 520):

La naturaleza salvaje no debe preservarse únicamente porque representa la mejor salvaguarda de la Humanidad, sino también porque es bella. Durante millones de años el hombre no existía aún y ya un mundo similar o distinto al nuestro ostentaba su esplendor. Las mismas leyes naturales regían su equilibrio y distribuían montañas y glaciares, estepas y bosques por todos los continentes. El hombre apareció como un gusano en un fruto, como una polilla en un fardo de lana y, secretando teoría para justificar su acción, empezó a carcomer su hábitat.

La autora lamentablemente no parece haber estudiado a fondo los propios documentos etnohistóricos y el pensamiento mítico de los tau-repang y arekuna, los cuales contradicen sus afirmaciones y las propias concepciones de «los actuales —mal llamados— Pemones» (ver capítulo 10 sobre el origen del gentilicio) acerca del significado del fuego en la Gran Sabana, lo cual podría sugerir el origen reciente de lo que podríamos calificar un *culto al fuego* o pirofilia. Como he comentado en el capítulo 5, las historias referentes a los mitos etiológicos constituyen relatos que nos aproximan al descubri-

miento de un acontecimiento y sobre todo a la concepción determinada por la particular cosmovisión del indígena, la cual está condicionada por el grado de evolución de su pensamiento y cultura (Lévi-Strauss, 1972). Sin lugar a dudas el mito constituye una historia real, para el que las relata, para la comunidad y especialmente nos orientan en el conocimiento de su pasado que se fundamenta en la lógica de su pensamiento (Malinowski, 1982). La concepción que tenían los taurepang de las sabanas del Roraima en los tiempos de Koch-Grünberg (1917) acerca del fuego no es precisamente como comenta la autora (Rodríguez, 2004), la de otorgar alegría y tranquilidad,

En contraste con la visión dominante del fuego, en el mundo tradicional Pemón el fuego es comúnmente definido como «un símbolo de vida y de alegría» —dice Rodríguez—. Según los abuelos, el fuego no sólo trae alegría al Pemón, sino que también a *Pata*, su lugar, su tierra. Es común oír a los abuelos decir «si no hay fuegos, *Pata* está triste». El fuego está presente en numerosos aspectos de la vida del Pemón y es además parte de la autodefinición de los Pemón como «gente de sabana»... Ver el horizonte, la sabana y el humo le da al Pemón un fuerte sentido de tranquilidad. Esto tiene que ver con el uso del fuego en la transmisión de mensajes sobre el bienestar de la familia y amigos durante rutinas diarias (Rodríguez, 2004).

Los relatos míticos taurepang caracterizaban el *fuego*, en los tiempos de Koch-Grünberg, como un agente de destrucción, tristeza, muerte y miseria; el taurepang conocía su poder de acabar con la vida, con los animales, lo cual afectaba su supervivencia al no disponer de alimentos procedentes de la cacería:

Después del gran diluvio, cuando todo estaba seco, llegó un gran fuego. Toda la caza entró en la tierra por un hueco. No se sabe dónde quedó este hueco. Todo se quemó, los hombres, las sierras, las piedras. Los ríos se secaron. Por eso de vez en cuando se encuentran grandes pedazos de carbón en la tierra. *Makunaima* hizo hombres nuevos de cera. Pero estos se derritieron por completo al sol. Entonces procedió a hacer hombres de barro. Estos se volvieron cada vez más duros al sol.

Luego los convirtió en hombres (Koch-Grünberg, 1924a, pág. 43).

En el relato anterior, el mito revela que el fuego tiene el poder de secar los ríos, lo cual contradice la percepción actual de los indígenas, según los relatos recogidos por la autora:

Los ríos nunca se van a secar por el uso del fuego, hemos dicho eso antes. Eso es lo que mis abuelos me han dicho. Ellos dicen que han estado viviendo de esta manera por años y nunca han visto que un río se seque por el uso del fuego, nunca (joven *pemón*, *Kumarakapay*, 05/08/99) (Rodríguez, 2004).

Debemos concluir que este tipo de análisis y comentarios realizados por la socióloga Dra. Iokiñe Rodríguez, no contribuyen en lo más mínimo con el esfuerzo colectivo y multidisciplinario en la búsqueda y aplicación de estrategias que sirvan para resguardar la Gran Sabana en beneficio de preservar su riqueza biológica y garantizar la supervivencia racional de las propias etnias indígenas que allí habitan (Kingsbury, 2001; Dezzio *et al.*, 2004). En un momento histórico donde el planeta entero corre el peligro de experimentar una sexta extinción (Leakey y Lewin, 1995; Thomas, 2007; Ceballos *et al.*, 2010; Kolbert, 2014) —como consecuencia del cambio climático con efectos severos para la especie humana—, no parece pertinente la búsqueda de explicaciones acerca de las razones ecológico-culturales o antropológicas del uso del fuego. Los métodos de la antropología compartida (Cayón, 2017), simétrica (Latour, 1994), reversa o reversible (Kirsch, 2006) y la autoetnografía (Pratt, 1992) podrían ser no convenientes en estos casos, cuando los sujetos colonizados podrían buscar representarse a ellos mismos de manera de usar los mismos términos y conceptos que el colonizador o cultura moderna (e.g. supuesta conveniencia del uso del fuego en la regeneración de la sabana *antrópica*; Sarmiento, 1990). Las consecuencias transculturizantes y globalizantes de estos métodos son notables (Kingsbury, 2001; ver capítulo 12).

En los términos de la termodinámica del no-equilibrio, las relaciones de intercambio en-

tre los actores que representan ambas culturas (indígena-hombre moderno) podrían catalizar los procesos de transformación que han conducido históricamente a un aumento de la entropía en toda la región y aproximar a la Gran Sabana hacia el equilibrio, esto es, hacia su destrucción y muerte (ver capítulo 12).

7. MICROCLIMA DE LOS BOSQUES DE GALERÍA

Las condiciones climáticas *específicas* que prevalecen en la misma residencia ecológica o comunidades del bosque, permiten valorar más adecuadamente el poder selectivo del clima. Estos pequeños complejos climáticos son los determinantes del desarrollo final de las comunidades vegetales hacia un óptimo o de la disminución de ellas hacia un pésimo y ofrecen —con mayor precisión— un significado de las condiciones adaptativas imperantes (Marcano, 1998a). Generalmente, el macroclima (clima local) refiere el aspecto ambiental *general* de todas las comunidades de una región y no refleja las condiciones de temperatura, humedad y radiación *reales* existentes en los respectivos microambientes o nichos ecológicos.

El estudio del microclima de los bosques de galería que se describe a continuación se realizó entre los años 1987-1989, al sureste de la Gran Sabana (900-1100 m), en una región localizada entre los 61°36' y 61°16' de longitud oeste y 4°45' y 4°35' latitud norte. Dicha región queda comprendida al norte por los ríos Surukún (vertiente oriental del Caroní) y Uadachi, y los tepuyes Pentamaparú, Aparure o Aparigué, Puorowaima, Orochico, Oyen, Apau, Kiararaima y Chirikayén, que en conjunto conforman el gran cerro de Chirikayén; al este por la comunidad indígena Uara Parú; al sur por el Parai tepui y la comunidad El Pilón y al oeste por el río El Pilón, el Gua tepui y el Perai tepui.

Los datos microclimáticos se obtuvieron mediante registros continuos diarios, con intervalos horarios, por un período de treinta días, comprendiendo los meses de enero-marzo (temporada seca), con la finalidad de ilustrar los límites de tolerancia a las altas tempe-

raturas y resistencia al estrés hídrico que pueden alcanzar las distintas especies más vulnerables y bioindicadores de esos límites, tales como helechos, briofitos, hongos y líquenes. De tal manera, los parámetros muestreados fueron: temperatura, humedad relativa, velocidad y dirección del viento e insolación (Marcano, 1998a).

La zona de registro escogida fue la vertiente axial o columna hídrica central del bosque. Esta zona, a nuestro juicio, representa el núcleo ecosustentativo climático del bosque y de sus innumerables especies vegetales y proporciona un cuadro teórico de la diferencia microclimática que el hábitat interno del bosque presenta con respecto al espacio externo abierto. Simultáneamente se realizaron en la zona de registro microclimático observaciones sobre la condición fenológica de los organismos estudiados y colecciones de ellos.

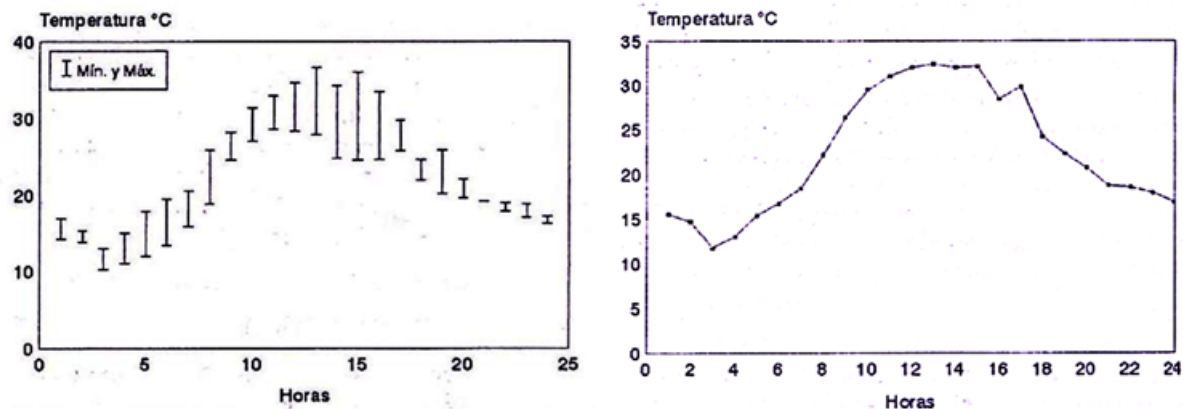
7.1. RÉGIMEN TÉRMICO

El régimen térmico en la región climática estudiada presenta una bien definida caracterización diaria. El promedio de las fluctuaciones térmicas horarias fue de 24.5-19.9 °C. La fluctuación térmica horaria más amplia aparece a las 3 pm, con 11.4 °C, mientras la mínima es de 0 °C, a las 9 pm (figura 11). El promedio térmico de las medias horarias fue de 22.5 °C; para las mínimas horarias de 19.8 °C y para las máximas horarias de 24.5 °C.

La oscilación térmica diaria (diferencia entre la temperatura máxima y la mínima registrada en un ciclo de veinticuatro horas) alcanzó un valor medio de 20.5 °C y un valor extremo absoluto de 26.4 °C. A las 3 am se presentó el valor medio más bajo, con 11.8 °C y ascendió de manera regular hasta la 1 pm, donde alcanzó un valor de 32.35 °C. El valor horario mínimo absoluto registrado fue de 10.2 °C (3 am) y el máximo absoluto de 36.6 °C (1 pm).

Es muy interesante hacer notar que, durante las exploraciones del Dr. Robert Schomburgk (1840), los registros de temperatura y de la oscilación térmica diaria obtenidos en la altiplanicie de la Gran Sabana entre 1838 y 1839 fueron prácticamente similares a los obtenidos por nosotros ciento cuarenta y ocho

FIGURA 11. Comportamiento del régimen térmico del aire en los bosques de galería de la Gran Sabana, registrado durante la época seca de 1987-1989. A. Fluctuaciones térmicas horarias. B. Marcha horaria térmica media (según Marcano, 1998a).



años después, particularmente el valor medio de dicha oscilación es $\sim 20^{\circ}\text{C}$ (ver capítulo 3).

Los rangos de oscilación de temperatura del aire diarios en esta formación (26.4°C ; 900-1100 m) son los más altos registrados por mí en las tierras de la Guayana, al compararlos con los rangos de oscilación en el ecotono de la sabana graminosa arbustiva al sur del cerro Duida (14°C ; 200-400 m) e incluso con los registrados en la cumbre al norte del Duida (9°C ; 900-1200 m) (ver capítulo 8). La amplísima oscilación térmica diaria registrada en los bosques de galería de la Gran Sabana debe producir un efecto importante en la funciones vitales de sus organismos y seleccionar aquellas especies termotolerantes con la más amplia zona biocenótica que sean capaces de sobrevivir en este medio durante la época de sequía (Marcano y Palacios, 2003).

Este comportamiento de la oscilación térmica diaria en los bosques de galería parece tener su origen en el elevado calentamiento de las superficies de las penillanuras o sabana durante el día y en la alta disipación de calor que se produce durante la noche, lo que condiciona, sin dudas, el microclima de la vertiente axial de los bosques de galería. Las diferencias generan la amplitud de las oscilaciones, lo cual es característico en las regiones tropicales donde las áreas de calentamiento horizontal (llanuras) son más amplias y extendidas. Además, las propiedades calóricas del silicio, en la forma de granos de cuarzo de las arenas que cubren la superficie, determinan un coeficiente calórico sumamente alto, lo que significa una capacidad

de absorción de calor elevada que explica, en parte, las altas temperaturas del aire durante el día (1 pm, 36.6°C) en comparación a las horas de la madrugada o noche (3 am, 10.2°C).

Desde el punto de vista del microclima o del clima local, el incremento de la superficie de calentamiento (sabana) por acción antrópica a lo largo del tiempo está correlacionado con un incremento de la temperatura regional, con los efectos que trae consigo sobre la vegetación este aumento de la temperatura, los cuales pueden ser apreciados en una dramática reducción poblacional y extinción de especies en el futuro cercano (Galán, 1984; Bovolo *et al.*, 2018).

7.2. RÉGIMEN HÍDRICO

El régimen hídrico en la región climática estudiada presenta de igual manera una definida caracterización diaria. El promedio de las fluctuaciones de la humedad relativa horarias fue de 90.9-73.2 %. Las fluctuaciones de la humedad relativa horaria más amplias aparecen a las 10 am con un treinta y nueve por ciento y a las 6 pm con un cuarenta y dos por ciento, mientras los valores mínimos son del dos por ciento a las 3 am y del cero por ciento a las 9 pm. El promedio de la humedad relativa de las medias horarias es de ochenta y dos por ciento; para las mínimas horarias de 73.2 % y para las máximas horarias de 90.9 % (figura 12).

La oscilación de la humedad relativa diaria (diferencia entre la humedad máxima y la mínima registrada en un ciclo de veinticuatro horas) alcanzó un valor medio del cuarenta y siete por

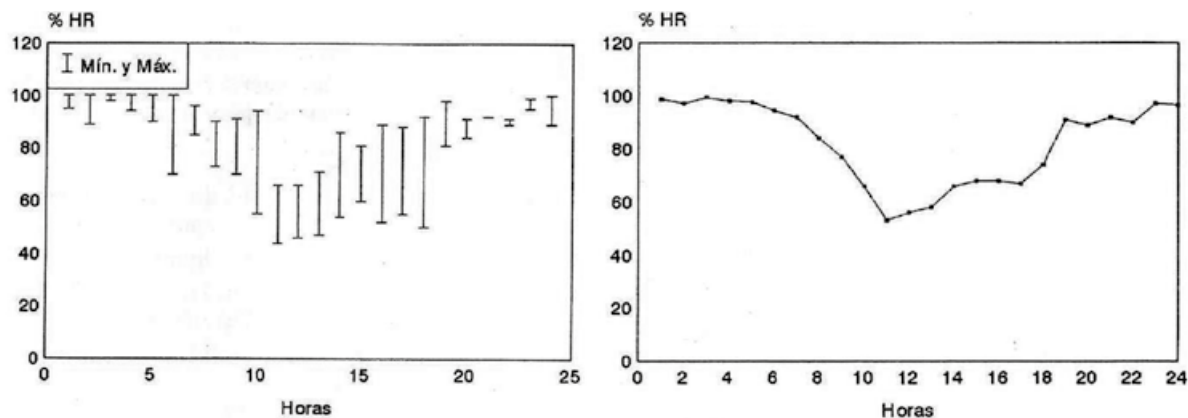


FIGURA 12. Comportamiento de la humedad relativa en los bosques de galería de la Gran Sabana, registrado durante la época seca de 1987-1989. A. Fluctuaciones horarias. B. Marcha horaria media (según Marcato, 1998a).

ciento y un valor extremo absoluto del cincuenta y seis por ciento. A las 11 am se presenta el valor medio más bajo, con el cincuenta y tres por ciento, el cual ascendió hasta un 99.3 % a las 3 am. El valor horario mínimo absoluto registrado fue del cuarenta y cuatro por ciento a la 1 am y el máximo absoluto del cien por ciento desde la 1 am hasta las 6 am.

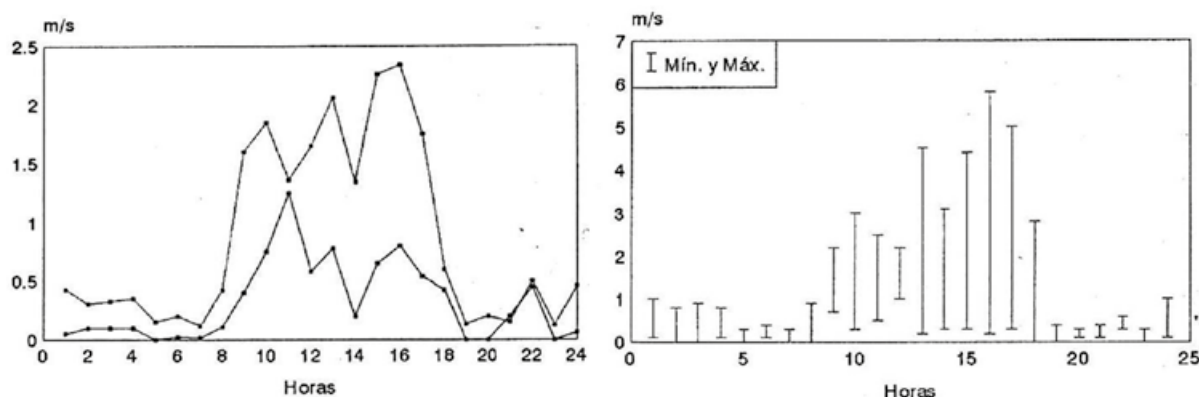
Al igual que con el régimen térmico, los rangos de oscilación de la humedad relativa diarios en esta formación de la Guayana oriental (56 %; 900-1100 m) son los más altos registrados por nosotros durante la época seca (incluyendo los valores mínimo y máximo más extremos) en comparación con los de la Guayana occidental: En la cumbre norte del cerro Duida (900-1200 m), el valor máximo registrado fue de 84.5 % y el mínimo de 79.5 %, lo que arrojó una oscilación diaria del cinco por ciento, mientras en el ecotono de la sabana graminosa arbustiva al sur del cerro Duida (200-400 m), el valor máximo

registrado fue de ochenta por ciento y el mínimo de setenta y siete por ciento, lo que arrojó una oscilación diaria del tres por ciento (ver capítulo 8).

7.3. DÉFICIT DE SATURACIÓN

De acuerdo al ritmo del déficit de saturación registrado, tenemos que entre las 11 pm y las 5 am se evidenció en la vegetación una ausencia absoluta de pérdida de agua. A partir de las 7 am se inició el ascenso brusco del déficit, para alcanzar su valor máximo a las 11 am (15 mm Hg). Luego experimentó un descenso hasta las 5 pm, ubicándose en 11mm Hg, para luego caer a las 7 pm hasta a su valor mínimo (1.5 mm Hg). El valor máximo absoluto registrado fue de 22 mm Hg a la 1 pm, lo cual indica pérdidas de agua significativas en las especies higrófilas.

FIGURA 13. Comportamiento del viento en la vertiente axial o zona central y ecotonos de los bosques de galería de la Gran Sabana, registrado durante la época seca de 1987-1989 (Marcato, 1998a). A. Marcha horaria del viento media para valores máximos y mínimos. B. Fluctuaciones horarias máximas del viento.



7.4. VIENTOS

El promedio de las fluctuaciones horarias del viento en la vertiente axial y ecotonos de los bosques de galería fue de 0.2-1.8 m/s⁻¹ para las máximas y de 0.01-0.7 m/s⁻¹ para las mínimas. Las fluctuaciones horarias absolutas del viento más amplias aparecen para las 4 pm, con 5.7 m/s⁻¹ y a las 5 pm con 4.8 m/s⁻¹; los valores mínimos fueron de 0 m/s⁻¹ a las 5 am y 10 pm (figura 13).

La oscilación de la velocidad del viento diaria (diferencia entre la velocidad del viento máxima y la mínima registrada en un ciclo de veinticuatro horas) alcanzó un valor medio para la máxima de 2.4 m/s⁻¹. Para el período estudiado, la velocidad del viento ascendió por encima de los 5 m/s⁻¹ solo en una oportunidad. La mayoría de las horas (14) presentan promedios menores a los 0.5 m/s⁻¹.

La dirección del viento predominante durante toda esta época en los tres años estuvo marcada por los alisios del este, a 2.5 metros por encima de suelo. El conocimiento de la intensidad y dirección del viento en los microhábitat de estos bosques reviste de una importancia fundamental para el conocimiento de las habilidades de dispersión de semillas con estructuras especializadas y en el caso de los grupos estudiados de las esporas, lo que influye en su capacidad de colonización y la densidad de las poblaciones.

7.5. LONGITUD DEL DÍA E INSOLACIÓN

Los organismos subtropicales exhiben una mayor dependencia al tiempo de iluminación que los organismos en las regiones tropicales. En estas latitudes, las especies están influidas a desarrollar respuestas fotoperiódicas permanentes a lo largo del año. El tiempo de iluminación puede variar de once a catorce horas diarias. El fotoperíodo influye tanto en el desarrollo reproductivo de los individuos como en su crecimiento (Vareschi, 1992). Aunque en las regiones tropicales, la ausencia de períodos horarios largos o cortos diarios se hace notable por la falta de una estacionalidad, se ha demostrado

que las mínimas variaciones horarias en el día son capaces de desencadenar respuestas fotoperiódicas en muchas especies (Monasterio, 1970; Vareschi, 1992; Rundel, 1994). A estas variaciones hay que agregar las interrupciones de la incidencia de los rayos solares que ocasionan en las poblaciones de muchas especies epífitas o terrestres, la nubosidad, las ramas de los arbustos en el sotobosque o dosel, rocas u otras plantas cercanas de mayor estructura foliar (e.g. palmas, helechos arborescentes).

Para el período estudiado, se pudo registrar una duración media del día de 11 h 74', con un valor máximo de 11h 72'. La variación durante esta época fue de 0h 5'. En las regiones de alta montaña tropical (páramo), la longitud del día para la misma época ha sido estimada en 12h 15' (Azocar y Monasterio, 1980), encontrándose una diferencia media de 0h 41' con respecto a la longitud del día en la Gran Sabana.

Por otra parte, el valor promedio diario de las insolaciones (horas y décimas de luz efectiva) fue de 9h 71'. El valor máximo registrado fue de trece horas y el mínimo de seis horas. En las zonas de alta montaña tropical, la media para el mes de marzo fue de 6.96 h y para el mes de abril de 3.79 h (Azocar y Monasterio, 1980). El mayor tiempo de exposición a la radiación solar por las formaciones vegetales en la Gran Sabana se traduce en una mayor absorción y un incremento en la tasa de productividad orgánica.

7.6. ÍNDICE DE OSCILACIÓN MICROHIGROTÉRMICA DIARIO

La aplicación del índice de oscilación microhigrotérmica (IOHT) considera las diferencias máximas y mínimas de la humedad y la temperatura con la latitud (Braun-Blanquett, 1964):

$$\text{IOHT} = 100 \tau / 2(OT_1 - OT_2) (OR_1 - OR_2)$$

donde τ = latitud; OT_1 = oscilación térmica media máxima diaria; OT_2 = oscilación térmica media mínima diaria; OR_1 = oscilación de la humedad relativa media máxima diaria; OR_2 = oscilación de la humedad relativa media mínima diaria (Braun-Blanquett, 1964).

Tabla I. Comparación del índice de oscilación microhigrotérmico diario entre distintas formaciones de la Guayana occidental (cerro Duida y áreas adyacentes) y oriental (Gran Sabana) correspondiendo al rango de latitud 3-5° N, para los meses de sequía, a partir de datos de registros climáticos obtenidos por el autor

Localidad	Altura	IOHT	OT ₁ -OT ₂	OR ₁ -OR ₂
Ecotonos sabana graminosa arbustiva, Sur del cerro Duida	200-400 m	5,35	14	3
Ecotonos bosques de galería, Gran Sabana,	900-1100 m	0,23	20,55	46,3
Ecotonos arbustales tepuyanos, Cumbre norte, cerro Duida	1500-1600 m	3	15	5

El índice IOHT, que es inverso a la amplitud de la oscilación higrotérmica diaria, indica que los bosques de galería de la Guayana oriental (Gran Sabana) poseen una expresión de oscilación higrotérmica diaria mayor (IOHT =0,23) que los otros ambientes estudiados de la Guayana occidental (cerro Duida y áreas adyacentes, IOHT =3-5.35), lo cual parece ser una consecuencia de la extensión del área superficial de calentamiento o sabanas que rodean las formaciones boscosas estudiadas (tabla I). También indica los altos desequilibrios termodinámicos a los que se ven expuestas las formaciones vegetales de la Guayana oriental (Gran Sabana), donde las condiciones se acercan al *pésimo ecológico*, en comparación a las de la Guayana occidental, donde las condiciones se aproximan del *óptimo ecológico* durante la misma época de mayor estrés hídrico (ver capítulo 12).

8. CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS
Y FISIOLÓGICAS GENERALES
DE LA VEGETACIÓN DE LOS MOSAICOS
BOSQUE-SABANA

La vegetación de la cuenca alta del río Caroní incluye una gran variedad de comunidades naturales (primarias) y otras de origen antrópico (Huber y Fölster 1994; Hernández, 1994b; Huber, 1994b, c; Hernández y Fölster, 1994; Fölster y Hernández, 1994; Huber y Rull, 2019). El tipo de vegetación boscosa que define los bosques de galería de la Gran Sabana es el bosque ombrófilo submontano siempreverde (Hu-

ber y Rull, 2019). Sin embargo, Huber y Fölster (1994) descubrieron una mayor complejidad en este mosaico bosque-sabana, formado por numerosos tipos de vegetación que difieren en cuanto a su estructura, fisionomía y composición florística. Hernández (1994b) encerró a los bosques de galería dentro del concepto de bosque submesotérmico (800-1500 m), los cuales ocupan la mayor extensión en la Gran Sabana.

Los bosques de galería no presentan entre ellos una uniformidad a nivel de especies, lo que parece depender de la altura y por consiguiente de las condiciones microclimáticas. Sin embargo, sí existe una dominancia de géneros (Steyermark, 1966, 1995; Huber, 1986, 1995b). De cualquier forma, los bosques por lo general presentan una heterogeneidad estructural. Por ejemplo, en determinadas áreas ofrecen una gran altura (>15-18 m), con copas grandes y estructura compleja, en otras áreas se reconocen bosques más bajos (14-16 m), poco estructurados (Hernández, 1994b). Las diferencias en la estructura y densidad de los bosques determinan la cantidad de radiación o luminosidad que penetra en el sotobosque, la cual, además, varía dependiendo de la época de lluvias o sequía, siendo en esta última donde se registra el mayor aumento. Estas condiciones pueden influir en la selección de las especies y en el rendimiento de sus metabolismos fotosintéticos. El incremento de la radiación y los efectos del clima local durante la sequía (enero-marzo) indudablemente afectan el microclima y los nichos de las especies higrófilas que crecen en su interior.

Entre los géneros arbóreos más frecuentes figuran *Pouteria*, *Qualea*, *Eperua*, *Byrsonima*, *Carsipa*, *Ilex*, *Pourouma*, *Coussapoa*, *Hirtella*, *Ouratea*, *Miconia*, *Cecropia*, *Croton* e *Inga*, llegando a alcanzar alturas en los estratos superiores de hasta veinticinco metros y en los estratos inferiores más o menos doce metros. Entre los arbustos figuran *Cyathea*, *Casia*, *Miconia*, *Tococa*, *Piper*, *Rapanula*, *Bactris*, *Eupatorium* y *Coccoloba*. Entre las plantas herbáceas, figuran distintas especies epífitas de *Campylopusium*, *Polypodium*, *Peperomia* y terrestres como *Thelypteris*, *Adiantum*, *Lindsaea*, *Pleurothallis*, *Piper*, *Centropogon*, *Psychotria*, *Aechmea* y *Eupatorium*, las cuales requieren condiciones de sombra y humedad permanente en su hábitat. Las trepadoras constituyen un grupo de menor uniformidad entre los bosques de galería. Así encontramos una diversidad de especies de los géneros *Scleria*, *Anorpernum*,



FIGURA 14. *Aechmea rubiginosa* es una rara especie de Bromeliaceae restringida al escudo de Guayana, presente solo en el interior de los bosques de galería en la región centro-sur de la Gran Sabana y del Amazonas venezolano (Smith, 1986; Funk et al., 2007). Se confunde con el género *Ananas* y se caracteriza por presentar espinas en las brácteas de sus inflorescencias, hojas muy alargadas y una coloración oscura. Aunque esta especie suele crecer bajo condiciones de poca luz, presenta una adaptación eficiente a las condiciones de estrés hídrico en su nicho, lo cual está compensado por un metabolismo fotorrespiratorio nocturno tipo CAM. La ventaja de las especies de *Aechmea*, como las de otras Bromeliaceae, de fijar CO₂ de noche y convertirlo en ácidos orgánicos —que son transformados en carbohidratos al día siguiente (Medina, 1977)—, es que requiere mínimos niveles de humedad, colocándolas por encima de las C₃ y C₄ en las épocas con limitaciones hídricas (ver capítulo 6).

Philodendrom, *Hiraea*, *Passiflora*, *Strychnos*, *Mendoncia* y *Augoria* en formaciones que distan entre sí de diez a treinta kilómetros (Marcano, 1998a; Berry y Riina, 2005; Huber y Rull, 2019).

En el bosque mesotérmico destaca la presencia de un metabolismo CAM en muchas de las especies epífitas (Bromeliaceae, Piperaceae, Orquidaceae, Clusiaceae, Araceae) (figura 14), mientras las algas, briófitos, helechos y angiospermas exhiben con más frecuencia un metabolismo C₃ (Gibson, 1982; Lüttge, 2007; Ramírez y Briceño, 2015; Silvera y Lasso, 2016).

Las sabanas (herbazales) están desarrolladas sobre turbas y presentan modificaciones en su composición florística que dependen fundamentalmente del grado de humedad edáfica y retención de agua de los suelos, del grado de permeabilidad del primer horizonte estratigráfico y la altura (Steyermark, 1966; Sastre, 1980; Huber y Alarcón, 1988; Huber, 1994b; Huber y Rull, 2019), lo que condiciona el metabolismo fotosintético. Las sabanas bajas y medias (0-1500 m) están caracterizadas principalmente por gramíneas con un metabolismo de tipo C₄ (Giraldo-Cañas, 2014). Según Ramírez y Briceño (2015), en las comunidades herbáceo-arbustivas de la Gran Sabana, la abundancia de especies CAM es del catorce por ciento para las Bromeliaceae (figura 18) y del diecinueve por ciento para las Orchidaceae. El porcentaje de especies C₄ es del setenta y cinco por ciento para las Poaceae y cuarenta y seis por ciento para las Cyperaceae. Más del setenta por ciento de las especies de plantas corresponden al metabolismo C₃ en todas las comunidades. En los arbustales, el herbazal y el rastrojo se encontraron los mayores porcentajes de especies con metabolismo C₃. El porcentaje de especies C₄ mostró los mayores niveles de variación entre las comunidades estudiadas: los menores porcentajes de especies C₄ fueron encontrados en los arbustales y el mayor valor fue registrado en la sabana. Las sabanas o herbazales de la Gran Sabana podemos clasificarlas según la altura (Sastre, 1980; Huber, 1994b; Huber y Rull, 2019) en 1, sabanas bajas (800-1100 m) y en 2, sabanas altas (1100-1500 m).

1) Sabanas bajas (800-1100 m)

A. Sabanas con suelos arenosos secos = sabana graminosa abierta *sensu* Huber et Alarcón, con *Axonopus pruinus*, *Trachypogon plumosum*, *Echinolaena inflexa*, *Bulbostylis paradoxa* y *Rhynchospora globosa* como principales especies características. Por lo general el tipo de metabolismo fotosintético dominante en esta formación es el C_4 (Ramírez y Briceño, 2015).

B. Sabanas con suelos arenosos-húmedos o pantanosos = sabanas graminosas con palmas (morichales) *sensu* Huber et Alarcón, con *Hypogynium virgatum*, *Andropogon* sp., *Panicum* sp., *Miconia stephananthera*, y *Mauritia flexuosa* (figura 15), como especies representativas. En esta formación se pueden encontrar especies C_3 y C_4 en proporciones similares (Ramírez y Briceño, 2015), muy probablemente por los altos niveles de humedad de los suelos.

2) Sabanas altas (1100-1500 m)

A. Sabanas con suelos arenosos secos = sabana graminosa arbustivas *sensu* Huber y Alarcón. Estos herbazales suelen estar atravesados por numerosos riachuelos, y con frecuencia se observan elementos arbustivos de bajo porte (Huber, 1994c; Huber y Rull, 2019). Destaca la presencia de pequeños afloramientos rocosos y/o arenosos en las áreas más altas del herbazal, donde se encuentran especies típicas de los arbustales. *Axonopus pruinus*, *Paspalum contractum*, *Lagenocarpus* sp., *Bulbostylis paradoxa*, *Cottendorfia* sp., *Blepharodon* sp., *Euphroonia guianensis*, *Miconia fallax* y *Cybianthus* sp. Se observa con frecuencia helechos (*Schizaea*, *Lygodium*), poblaciones terrestres de líquenes del género *Cladonia*. El tipo de metabolismo fotosintético dominante en esta formación es el C_4 (Ramírez y Briceño, 2015).

B. Sabanas con suelos arenosos-húmedos o pantanosos = complejo sabanas graminosas/herbazales subtepuyanans *sensu* Huber y Alarcón. Entre las especies representativas figuran *Axonopus pruinus*, las planta insectívoras *Heliamphora heterodoxa*, *Brocchinia reducta*, y *Utricularia* spp., además *Stegolepis parvipetala*,

S. ptaritepuiensis, *Brocchinia steyermarkii* y otras. Por lo general el metabolismo fotosintético dominante es de tipo C_3 (Ramírez y Briceño, 2015).

9. EFECTOS DEL MICROCLIMA SOBRE LA VEGETACIÓN HIGRÓFILA DE LOS BOSQUES DE GALERÍA

9.1. HELECHOS

Como fuese señalado antes (capítulos 1 y 3), el papel de los naturalistas ingleses Sir William Jackson Hooker (padre) y Sir Joseph Dalton Hooker (hijo) como autores intelectuales y mecenas de las investigaciones y exploraciones de la Guayana es digno de resaltar. Ambos Hooker manifestaron un especial interés por el estudio de los helechos, al igual que los musgos, hepáticas y líquenes, lo cual llevó a Joseph a estudiar por vez primera la flora de la Antártica y de los Himalayas por instrucción de su padre. Dicho interés fundamentado en una especie de idilio por el conocimiento de la flora del pasado (paleobotánica), especialmente del Carbonífero,

FIGURA 15. Sabana baja graminosa (*Andropogon* y *Panicum*), con suelos arenoso-húmedos con morichales (*Mauritia flexuosa*), los cuales están caracterizados por suelos con saturación permanente de agua desarrollados sobre turbas, en proximidad al Chirikayén tepui, norte sierra Pakaraima. Foto del autor.



determinó su gran atracción por los secretos biológicos que albergaba la Guayana, deducidos a partir de las descripciones de Raleigh, pensando que pudiera esta región albergar fósiles vivientes. La contribución de Joseph Hooker motivó a estudiosos de los helechos en el siglo xx a encontrar parentescos entre la flora de helechos de la Antártica y de Suramérica, y de

Nueva Zelanda, Tasmania y el sur de África, sentando las bases para la interpretación posterior sobre el origen gondwánico de muchos géneros, particularmente de aquellos pertenecientes a la familia de las Hymenophyllaceae y Grammitidaceae (Copeland, 1939).

Joseph Hooker fue el primero en advertir acerca de esta afinidad de la flora de helechos en el hemisferio sur. «La gran afinidad entre las tres floras del Sur, Antártica, Australiana y surafricana, indica que todas estas pueden haber sido miembros de una vegetación mucho mayor, la cual pudo una vez haber cubierto un área al Sur tan grande como la del Norte de Europa de nuestros días» (Hooker J., 1860).

vas elaborados por el gran artista de la época Mr. Walter Hood Fitch (figura 16).

A partir del interés de los Hooker (padre e hijo) de conocer la flora de helechos de la Guayana, Im Thurn realizó colecciones meticulosas de especímenes de helechos de los bosques de galería, que les fueron enviadas a los Hooker en el *Kew Botanical Garden* para su análisis e identificación. En sus descripciones de campo, seguramente muchas de las especies identificadas no se correspondían con las observadas, debido al alto endemismo. Sin embargo, reconoció con exactitud géneros, que algunos de ellos presentaban especies de distribución limitada a la Guayana:

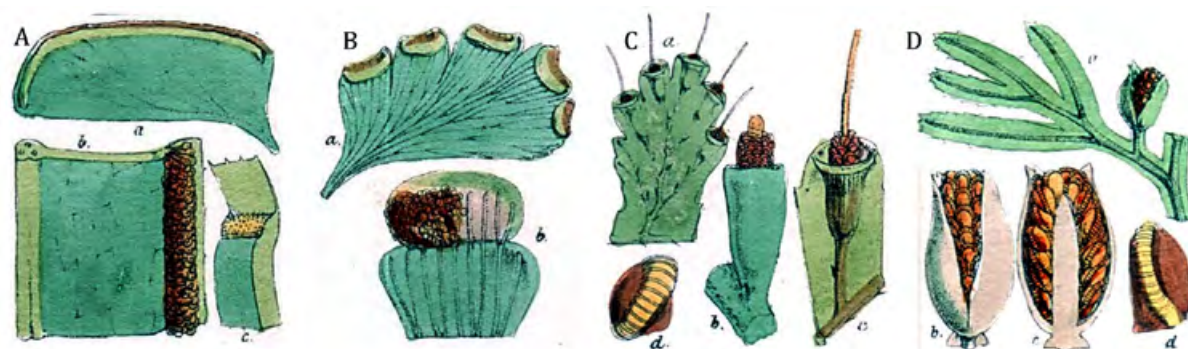


FIGURA 16. Detalles de helechos presentes en la Guayana reconocidos por el botánico Sir William Hooker, a partir del estudio de especímenes contruibidos por los primeros exploradores durante el siglo xix. A. *Lindsaea*. B. *Adiantum*. C. *Trichomanes*. D. *Hymenophyllum* (Hooker y Baker, 1883).

William Hooker logró conocer y describir sistemáticamente por primera vez la flora de helechos del norte de Suramérica, muy especialmente aquella representativa de las tierras altas de la Guayana (incluyendo la Gran Sabana), a partir de las colecciones efectuadas por Humboldt, los hermanos Schomburgk, Spruce, Im Thurn y Appun (Hooker y Baker, 1883). En su monumental obra *Species Filicum* (en cinco volúmenes, con trescientas láminas representando quinientas especies), al igual que en su resumen *Synopsis Filicum*, Hooker padre incluyó una lista de especies de esta región, con datos sobre su morfología, ecología y distribución. Además, ilustró detalles de sus órganos reproductivos y frondas vegetati-

Entre los helechos no hay necesidad de mencionar en detalle esas formas semejantes a hierbas de bajo crecimiento, las cuales son familiares en las zonas templadas. Ellas son bastante abundantes a través de toda la Guayana, sin embargo las formas más importantes son especies de *Adiantum*, *Lindsaea*, *Polypodium*, *Acrostichum*, y principalmente, los adorados helechos delgados *Trichomanes* e *Hymenophyllum*. Sin embargo, otras formas están presentes en la Guayana las cuales son características de la región tropical, estas son los helechos arborescentes, (*Alsophila*, *Hemitelia*) los trepadores (*Lygodium*, *Gleichenia*, *Oleandra*) y los epifitos (*Polypodium*)... Otros helechos semejantes a musgos (*Selaginella*, *Lycopodium*) forman una alfombra en el suelo del bosque (Im Thurn, 1883: 93-94).

La diversidad de formas y hábitos de los helechos encontrados en los bosques de galería representa una expresión de las más variadas condiciones fisicoquímicas del ambiente. Sin embargo, la mayoría de los helechos exigen condiciones microclimáticas bastante específicas, tales como baja luminosidad ($\sim 2000 \text{ lux} =$

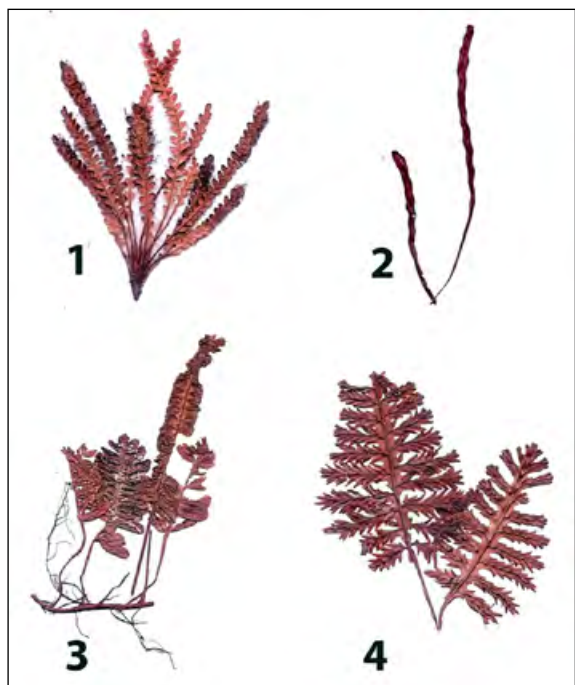


FIGURA 17. Las Grammitidaceae (1, 2) al igual que las Hymenophyllaceae (3, 4) constituyen helechos de altísima fragilidad ante los cambios climáticos, debido a las características poco estratificadas de su lámina, presentar un bajo número de estomas (Grammitidaceae) o carecer de ellos (Hymenophyllaceae) (ver capítulo 6), y presentar esporas con cloroplastos, por lo que dependen de estrategias poikilohídricas y de anhidrocriptobiosis para su supervivencia. A, *Grammitis melanosticta*, con frondes entre tres y cuatro centímetros de largo. B, *Cochlidium furcatum* representa una de las especies de helechos más pequeñas del mundo, con hojas filiformes de hasta cinco centímetros de largo y dos milímetros de ancho. C, *Trichomanes humboldtii* constituye una rara especie con dimorfismo de las frondes entre sus estados fértil y vegetativo, alcanzando las fértiles hasta diez centímetros de largo. D, *Trichomanes arbuscula*, esta especie es endémica al escudo de Guayana, y se encuentra confinada a microhábitats de muy alta humedad; sus frondes pueden alcanzar hasta quince centímetros de largo. Estas especies crecen en lugares muy húmedos y sombreados en el interior de los bosques de la Gran Sabana. Colecciones V. Marcano (herb. MO, P, VEN y privado el autor) (fotos del autor).

1.75 \%), humedad absoluta alta ($10\text{-}23 \text{ g}^{-3}$) y vientos $< 1 \text{ m s}^{-1}$ (Marcano, 1994b). Entre las plantas vasculares, los helechos probablemente representan el grupo de menor resistencia a los cambios microclimáticos bruscos y extremos ambientales estacionales, lo cual los cataloga —por lo general— como organismos representativos de ambientes de óptimo ecológico susceptibles de desaparecer ante el incremento de las temperaturas globales (Victoria *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 1999; Rull *et al.*, 2005; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Hammond, 2005; Lasso *et al.*, 2010; Vegas-Villarrúbia *et al.*, 2012; Nogué *et al.*, 2013; Bovolo *et al.*, 2018; ver capítulo 12).

A pesar de que la mayoría de las especies presentan un mesófilo bien diferenciado y aparatos estomáticos de regulación eficiente, existen grupos de altísima fragilidad y vulnerabilidad como las Grammitidaceae (e.g. *Grammitis*, *Cochlidium*, *Xiphopteris*) y muy especialmente las Hymenophyllaceae (e.g. *Trichomanes*, *Hymenophyllum*) (figura 17), las cuales presentan una sola capa celular, esporas con cloroplastos (Lloyd y Klekowski, 1970), y por consiguiente, dependen de estrategias poikilohídricas y de anhidrocriptobiosis para su supervivencia durante los momentos de mayor estrés hídrico (Porembski, 2011). Por tanto, estas especies son las primeras en desaparecer, una vez que su respectivo hábitat es alterado, tal como lo he podido constatar en estudios de campo, principalmente al incrementarse por causas naturales o antrópicas, los niveles de radiación o transferencia de calor en sus respectivos nichos.

En su listado de la flora del escudo de la Guayana, Funk y colaboradores (2007) cometieron el error de considerar a *C. surukunensis* (figura 18) un sinónimo de *Cyathea kalbreyeri* (Baker) Domin. Esta especie está restringida a los Andes de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y piedemonte andino en Venezuela, y carece de escuámula soral, el cual es un rasgo distintivo de *C. surukunensis* incluyendo 7 especies de *Cyathea* (= *Trichopteris*), de las que cinco de ellas se hallan centradas en el norte de Suramérica, particularmente en la Guayana venezolana (Barrington, 1978; Smith, 1985; Marcano, 1989a; Tryon y Tryon, 2012).

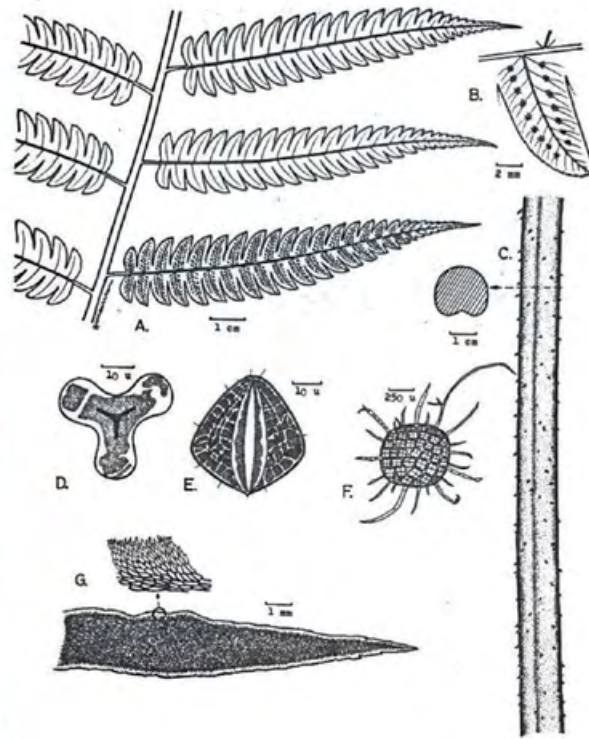


FIGURA 18. El microclima en el interior del bosque es muy específico y decisivo, no solo de la supervivencia de especies con rangos de tolerancia mínimos, sino que sostiene la continuidad de los procesos de especiación al mantener ritmos de oscilación higrotérmicos constantes a lo largo del tiempo anual. Dichas oscilaciones, siendo de las más amplias encontradas en la Guayana, suponen la existencia de una alta adversidad climática que presiona desde el lado externo del bosque. En la foto *Cyathea surukunensis* endémico al sur de la Gran Sabana (850-985 m). Este helecho arborescente habría evolucionado partir de un proceso de especiación alopátrica de un ancestro común a *C. sagitifolia*, la cual se encuentra en la isla de Trinidad y *C. venezuelensis*, distribuida al norte de la Guayana en la península de Paria y Monagas. Se piensa que la separación de este ancestro, el cual habría alcanzado una distribución continua desde la Guayana hasta el extremo nororiental de Venezuela, habría ocurrido entre el Oligoceno y Mioceno (Marcano, 1989a). Foto del autor.

En los sectores más alejados de la vertiente axial de los bosques, incluyendo los espacios cercanos a los ecotonos del bosque-sabana, se pudo observar cómo los extremos de temperatura y humedad del microclima durante las épocas secas presionan a los individuos a sobrepasar sus límites de tolerancia fisiológica a

la adversidad climática, los cuales imponen una reducción poblacional con significativos aumentos de entropía hasta niveles de alcanzar el equilibrio (Marcano, 1998a). Individuos de las siguientes especies de helechos fueron hallados muertos por desecación, lo cual se comprobó a través de pruebas de tinción vivo/muerto en el rizoma: *Adiantum cayennense*, *A. latifolium*, *A. serrato-dentatum*, *Cochlidium connellii*, *C. furcatum*, *C. tepuiense*, *Grammitis chimantensis*, *G. taxifolia*, *Hymenophyllum fendlerianum*, *Trichomanes pinnatum*, *T. arbuscula* y *Polypodium pectinatum*. En estas especies, el porcentaje con esporas clorofilosas fue del noventa y dos por ciento, lo cual limita significativamente la duración de su viabilidad y su capacidad para reproducirse en la ausencia de un nivel de humedad alto; solo las especies de *Adiantum* presentaron ausencia de clorofila en sus esporas (Lloyd y Klekowski, 1970; observaciones personales).

En cambio, en la zona central boscosa próxima a su vertiente axial se encontraron las mismas especies con pocos signos de estrés hídrico, bajo condiciones de humedad relativa del aire más altas y muy poca luz. En aquellas especies con una sola capa celular en sus hojas (e.g. *Trichomanes* e *Hymenophyllum*) atravesando estrés hídrico donde sus células aún estaban latentes, se comprobó un efecto de la humedad y temperatura nocturnas muy favorable. Este efecto produjo, en varias ocasiones, una revitalización que fue interrumpida a partir de las 10 am cuando el déficit de saturación incrementó su valor en más de 10 mm Hg (Marcano, 1998a). Adicionalmente, en esta zona se registraron otras especies sensibles a las tensiones higrotérmicas que estuvieron ausentes en los sectores de mayor estrés hídrico señalados con anterioridad, e.g. *Cyathea surukunensis* (figuras 19 y 20), *Lindsaea bolivarensis* (figuras 21 y 22), *Adiantum discreto-denticulatum* (figura 23). Sin embargo, estas especies presentan esporas *sin cloroplastos* (Marcano, 1989a y b), lo cual les otorga una significativa tolerancia a condiciones de falta de humedad y una mayor viabilidad en el tiempo para su reproducción (Lloyd y Klekowski, 1970; observaciones personales).



FIGURAS 19 y 20. Fronda del helecho arborescente *Cyathea surukunensis* V. Marcano, descubierta en la expedición de 1987 a orillas del río Surukún y descrita por el autor (Marcano 1989a) como una especie endémica a la región sureste de la Gran Sabana (izquierda); descripción esquemática de algunas partes de la especie (derecha): A, Habito (pinas II); B, segmentos; C, peciolo con corte transversal; D, espora en vista polar; E, espora en vista ecuatorial; F, soro con paráfisis; escama y detalle del margen ampliado (Marcano, 1989a) (herb. MO, P, VEN).



FIGURA 21. *Lindsaea bolivarensis* V. Marcano constituye una rara especie endémica de carácter umbrófilo, la cual crece en suelos de gran acidez; fue descubierta por el autor en las zonas centrales de los bosques de galería al sur de la Gran Sabana, en proximidad al río Surukún. Esta especie, junto a *L. hemiglossa*, conocida en el cerro Neblina y Perú (ver capítulo 5), y *L. surinamensis*, presente en el Vaupés, Colombia y en Surinam, presentan una gran afinidad, lo cual sugiere un caso de vicariancia a partir de un proceso de especiación alopátrico desde un ancestro común localizado en la Guayana central (Marcano, 1989b). Foto del autor.

Entre las especies de mayor resistencia a las oscilaciones higrotérmicas registradas durante las épocas secas en los bosques de galería, identificamos las siguientes (Marcano, 1998a): *Actinostachys pennula*, *Anemia villosa*, *Antrophyum guayanense*, *Asplenium serratum*, *Blechnum serrulatum*, *B. polypodioides*, *Campyloneurum phylliditis*, *Cyathea cyatheoides*, *C. delgadii*, *C. pungens*, *Dicranopteris flexuosa*, *Elaphoglossum plumosum*, *Lindsaea guianensis*, *L. quadrangularis*, *Lycopodium clavatum*, *L. cernuum*, *Lygodium venustum*, *L. volubile*, *Oleandra pilosa*, *Pityrogramma calomelanos*, *Polybotrya caudata*, *Polypodium fraxinifolium*, *P. bombycinum*, *P. caceresii*, *P. pectinatum*, *Pteridium aquilinum*, *Saccoloma inaequale*, *Salpichlaena volubilis*, *Schizaea incurvata*, *Thelypteris arborescens*, *T. hispidula*, *T. opulenta*, *Trichomanes pinnatum*, *T. pedicellatum*, *Triplophyllum funestrum* y *Vittaria lineata*. En estas especies, el setenta y dos por ciento (26) presenta esporas sin clorofila.

La presencia en las sabanas de helechos como *Pteridium aquilinum* y gleicheniáceas como *Sticherus nudus* y *S. penniger* sugiere el origen de una sucesión secundaria debido al

FIGURA 22. Detalles de *Lindsaea bolivarensis* V. Marcano. A. Hábito. B. Rizoma. Corte transversal del peciolo. D. Pinnula fértil vista desde el envés. E. Escama del rizoma. F. Esporangio. G. Distintas posturas y formas de esporas observadas (Marcano, 1989b) (herb. MO, P, U, VEN).

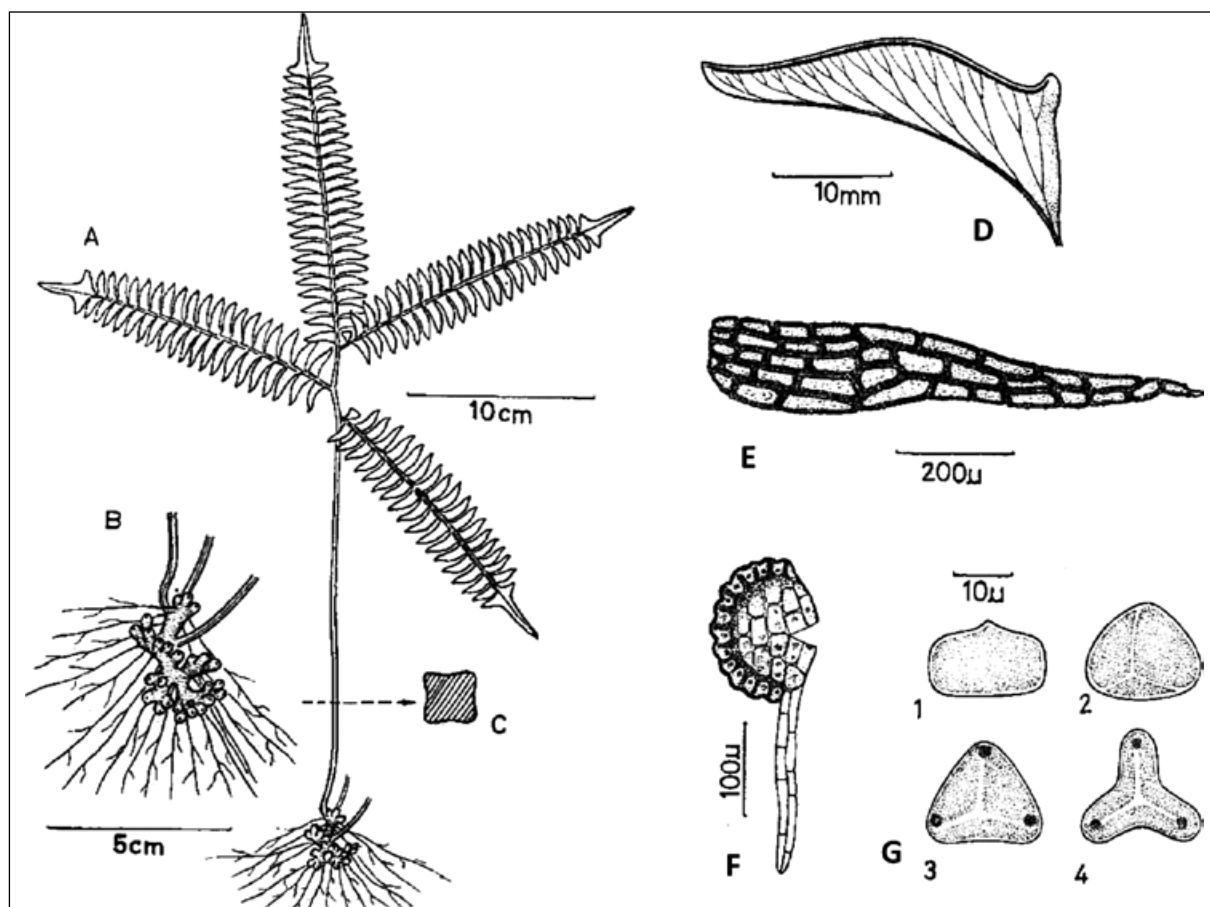
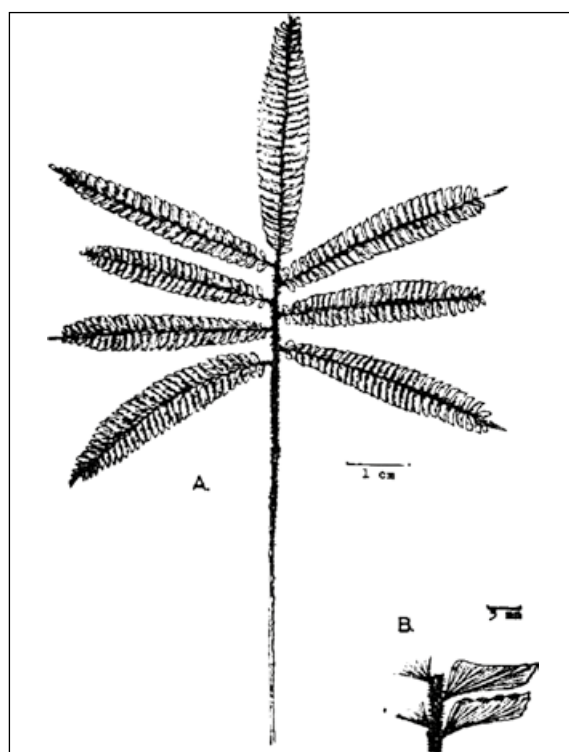


FIGURA 23. *Adiantum discreto-denticulatum* V. Marcano, es una rara especie umbrófila y terrestre endémica a los bosques de galería de la Gran Sabana (850-940 m), descrita y descubierta por el autor en proximidad al río Surukun (Marcano 1989a). Sin embargo, también está presente en los bosques de galería cercanos al cerro Roraima. Su hábitat está muy presionado por las actividades de deforestación e incendios de parte de las comunidades locales indígenas y actividades mineras. Esta especie presenta su mayor afinidad con *A. cayennense*, descrita inicialmente de la Guayana Francesa, pero distribuida ampliamente en los bosques del escudo de Guayana, lo cual demuestra su origen alopátrico en esta región. A. Hábito. B. Pinnulas en vista abaxial (herb. MO, P, VEN).



fuego. En formaciones secundarias más evolucionadas y en el ecotono de los bosques de galería se observa la presencia de helechos arborescentes como *Cyathea delgadii* y otros helechos herbáceos como *Thelypteris* spp., *Pityrogramma calomelanos*, *Selaginella* spp., *Lycopodium cernuum* (= *Lycopodiella cernua*), *Lycopodium carolinianum* (= *Lycopodiella caroliniana*) y *L. clavatum* (figuras 24 y 25). Estas sucesiones fueron registradas por Karl Appun (1871) durante su viaje por esta región (figura 26).

9.2. MUSGOS

En su recorrido por la Guayana oriental y esequiba, Im Thurn (1883: 94) había notado una *escasez* de musgos epífitos en los bosques de galería, una observación también registrada por Richard Spruce en la región de Río Negro y Casiquiare (Mitten 1869: 2; Spruce, 1908). El



FIGURAS 24 y 25. En los ecotonos y espacios abiertos secundarios próximos al bosque de galería, se encuentra *Cyathea delgadii* Sternberg (izq.), la cual es bastante frecuente, en tanto presenta mayores requerimientos de radiación activa fotosintética (PAR) que otras especies de helechos arborescentes y (der.) *Thelypteris hispidula* (Decne) Reed. Fotos del autor al sur de la Gran Sabana.

biólogo inglés William Mitten, quien tuvo la ocasión de revisar las colecciones del Herbario Hookeriano de Kew que incluía los especímenes colectados por Richard Spruce, como también de Robert Schomburk y Karl Appun, reportó un muy bajo número de especies de musgos para la Guayana y Amazonas (Mitten, 1869), incluyendo la región de Roraima y la Guayana esequiba (Mitten, 1887). Algunos géneros con especies dominantes fueron: *Campylopus*, *Dicranella*, *Oc-toblepharum*, y *Micromitrium*. Sin embargo, a finales del siglo pasado, las exploraciones de Gradstein (Gradstein, 1986; Gradstein y Florschlitz-de Waard, 1989) en la pendiente norte del cerro Roraima y sus alrededores, y de mi amigo Harrie Sipman (1992) alrededor del cerro Guaiquinima, documentaron una riqueza de especies superior a la de los líquenes allí existentes, con géneros dominantes como *Sphag-num*, *Campylopus*, *Syrrhopodon* y *Leucobryum*.

Gradstein y colaboradores (1990, 2001) consideraron las tierras altas de la Guayana como el segundo centro más importante de endemismo en el neotrópico para las hepáticas. Posteriormente, la profesora Yelitza León y sus colaboradores (2005) reportaron a partir de datos bibliográficos una diversidad notable, con doscientas cuatro especies presentes en la Guayana venezolana oriental y ciento ochenta y seis especies en la Guayana occidental y Amazonas venezolanos. Más recientemente, Désamoré y colaboradores (2010) destacaron la existencia

de una diversidad de musgos en las tierras altas de la Guayana relativamente baja, no excediendo los noventa y cinco géneros y las doscientas especies. El endemismo es visto más bajo que en las hepáticas, y la diversidad sobre las cum-



FIGURA 26. Dibujo realizado por Karl Appun (1871) donde se aprecia la estructura de los márgenes o ecotono de un bosque de galería cerca del cerro Roraima; se pueden distinguir especies de helechos arborescentes del género *Cyathea* y especies herbáceas del género *Thelypteris*.

bres es también baja probablemente no superando las setenta especies. Existen dos géneros endémicos, *Holomitriopsis* Robinson y *Steyermarkiella* Robinson. Ambos pertenecen a las Leucobryaceae. El número total de géneros y especies de hepáticas no es muy alto (89 géneros y 250 especies). El endemismo es de ocho especies de musgos y catorce de hepáticas (Désamoré *et al.*, 2010).

Los musgos son organismos poikilohídricos los cuales carecen de una adaptación evidente para explotar las reservas hídricas del sustrato a fin de compensar la pérdida de agua (Proctor, 1979; Longton, 1979; Green *et al.*, 2011). La saturación de agua (la relación del contenido de agua y de su capacidad de almacenamiento) desempeña un rol importante en el control de la difusividad de CO₂ por el talo, del potencial de agua, y de la actividad metabólica (Porada *et al.*, 2013). La ausencia de una estructura celular estratificada en las hojas y de tejidos que sirvan de reservorio de agua, convierten a estas plantas no-vasculares en organismos altamente sensibles a los cambios o variaciones microclimáticas que experimenten en su respectivo nicho (Proctor, 1979; Longton, 1979; Green *et al.*, 2011). Este hecho puede plantear la ocurrencia de grandes reducciones poblaciones y extinciones durante las fases más adversas de los cambios climáticos que ocurrieron durante el Pleistoceno con consecuencias predecibles en el presente (Schuster, 1983; Porada *et al.*, 2013).

En la zona central abierta de los bosques de galería se puede observar, durante la época de sequía, cómo muchas especies de musgos experimentan fuertes estados de estrés hídrico. Entre estas especies figuran *Eucamptodontopsis pilífera*, *Leucobryum crispum*, *Bryum truncatum*, *Macromitrium perichaetiale*, *Hookeropsis falcata*, *H. parkeriana*, *Phyllogonium fulgens*, *Hypnella cymbifolia* y *Trichosteleum sentosum*. Estas condiciones, muchas veces, generan una evidente destrucción de los rizoides y del tallo. Al igual que en algunas especies de helechos con una organización tisular similar (e.g. Hymenophyllaceae), se puede reconocer durante los períodos nocturnos una revitalización de las hojas en aquellas especies que mantuvieron un estado de vida latente (actividad metabólica)

durante el día (anhidrocriptobiosis), al incrementarse en términos absolutos la saturación de vapor de agua en el aire. Esta revitalización o hidratación de sus hojas se prolonga hasta las primeras horas de la mañana (Marcano, 1998a).

Otras especies de musgos como *Sphagnum subsecundum*, *S. erythrocalyx* y *S. oxyphyllum* se observan experimentando una fuerte desecación cuando crecen alejadas de la vertiente axial de los bosques, mientras cerca del lecho de las quebradas boscosas presentan un grado de hidratación moderados.

Por sus especiales características tisulares de absorber como esponja cantidades importantes de agua, la alta densidad de las poblaciones de *Sphagnum* favorece el crecimiento y preservación de muchas especies de helechos higrófilos asociadas, como *Lindsaea lancea* var. *elatior*, *Trichomanes crispum*, *Lycopodium* y plantas insectívoras como *Utricularia* sp., *Drosera roraimae*, *Heliamphora heterodoxa*, y *H. minor*. Esto se puede observar en sectores boscosos con arroyos de agua cercanos al río Apongua, sierra Lema, cerro Venamo y Roraima, entre los 1200-1350 m, donde la variación de temperatura diaria registrada por nosotros se ubicó en la época seca (febrero-marzo) entre 19-26 °C, y la humedad entre 78-80 %.

La actividad metabólica (respiración de CO₂) por gramo de peso seco (ml CO₂ h⁻¹), estimada entre las especies de *Sphagnum*, está definida en distintos rangos de temperatura en base a los principios de van't Hoff, Q₁₀ (n = 35, p 0.001). Por ejemplo, en 5 °C, *a* = 0.2 ml CO₂ h⁻¹; en 20 °C, *a* = 0.71 ml CO₂ h⁻¹, y en 30 °C, *a* = 1.3 ml CO₂ h⁻¹. Estos rendimientos de energía están definidos para condiciones adecuadas de humedad, sin embargo bajo condiciones de estrés hídrico pueden cambiar significativamente.

Las oscilaciones higrótérmicas diarias influyen desfavorablemente creando desequilibrios que afectan directamente las tasas metabólicas. Los períodos nocturnos durante la época de sequía compensan los efectos de tensión hídrica, reducción de las poblaciones o muerte de individuos que puedan producirse durante el día. Grandes efectos de reducción de poblaciones aparecen durante este período, cuando las especies descompensan su balance energético y no

se encuentran protegidas debidamente en microhábitats con adecuados niveles de humedad que sirvan de microrrefugios (Marcano, 1998a).

9.3. HONGOS

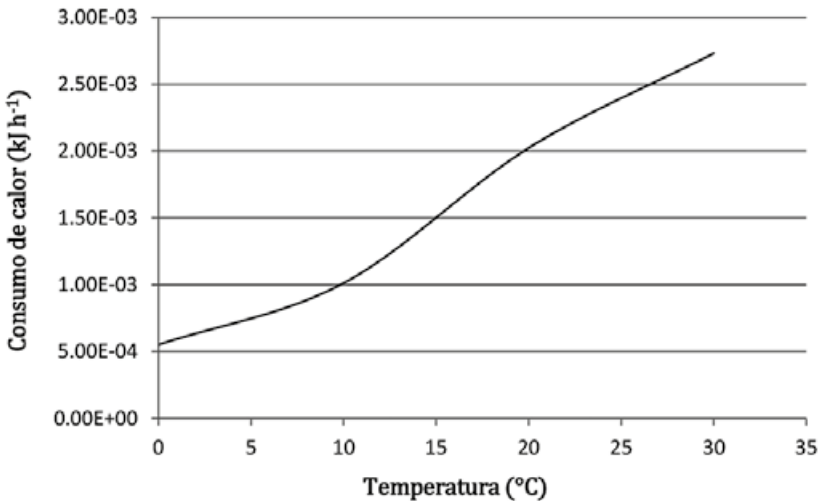
Los ascomicetes se ven bastante afectados por las oscilaciones térmicas e hídricas durante la época de sequía y por el efecto de las altas temperaturas y poca humedad durante el día. La zona biocenótica de estos hongos, exceptuando los basidiomicetes, es mucho más reducida que la de los musgos o helechos. Existe una diferencia notable entre las características o formas de vida de los hongos presentes en los márgenes del bosque o ecotonos y los hongos que ocupan los nichos con mayor humedad y sombra en el interior de los bosques de galería. En la primera zona todas las especies de hongos representan basidiomicetes que se caracterizan por su consistencia coriácea o leñosa, e.g. *Panellus pusillus*, *Pycnoporus sanguineum*, *Trametes versicolor*, *Ganoderma* sp. En cambio las especies de consistencia carnosa o gelatinosa se encuentran restringidas a la zona central húmeda del bosque, e.g. *Dictyopanus pusillus*, *Hygrocybe occidentalis*, *H. scarletina*, *Auricularia delicata*, *Hexagona tenuis*, y *Lenzites striata*.

Trametes versicolor es una especie de poliporales bastante tolerante a las tensiones hídricas, la cual exhibe una tasa respiratoria (figura 27) más baja que la registrada para los mismos rangos de temperatura en hongos liquenizados (ver más adelante). Este hecho se explica por la actividad metabólica del ficolobionte en la producción de carbohidratos. El consumo de calor (respiración de O₂) por gramo de peso seco ($a = \text{kJ h}^{-1}$, asumiendo que $49.44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$) está definido en distintos rangos de temperatura con base en los principios de van't Hoff, Q_{10} ($n = 75, p 0.001$) y a partir de registros manométricos *in situ*: en 10 °C, $a = 1.01 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$; en 20 °C, $a = 2.02 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$, y en 30 °C, $a = 2.73 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$.

Durante la noche, en la zona central abierta se desarrollan los macromicetos de consistencia carnosa, revelando sus espléndidas formas y colores; a comienzos del mediodía al incrementarse el déficit de saturación (11 am, > 14 mm

Hg) y la temperatura, la pérdida de agua se acelera, hasta desaparecer. Este evento se repitió con absoluta regularidad durante la época seca en las poblaciones de macromicetos, revelando un permanente desequilibrio termodinámico. Por tanto, los períodos nocturnos (con valores de humedad relativa > 90 %) durante la época seca y las épocas de lluvias, representan momentos de optimidad para el desarrollo de los individuos y de las poblaciones, mientras los períodos diurnos y la época seca otorgan condiciones microclimáticas de adversidad, resultando con consecuencias fatales para la supervivencia de los individuos, y producen una reducción de las poblaciones.

La fragilidad que presentan los musgos y hongos y muchas especies de helechos, ante los



extremos de las oscilaciones hídricas y térmicas durante la época de sequía, sirve de modelo para predecir el impacto ecológico del calentamiento global sobre los bosques de galería de la Gran Sabana y su biota, y las consecuencias del incesante aumento de las superficies de calentamiento periféricas (sabanas) por causas naturales y principalmente humanas.

9.4. LÍQUENES

Entre todos los organismos estudiados durante la época de sequía, son los líquenes los más resistentes a las amplias oscilaciones tér-

FIGURA 27. Variación del consumo de calor (tasa de respiración, $49.44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$) en *Trametes versicolor* (ecotono) por gramo de peso vivo, sobre la base del escalamiento de la constante de equilibrio a , en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}) y registros manométricos *in situ*.

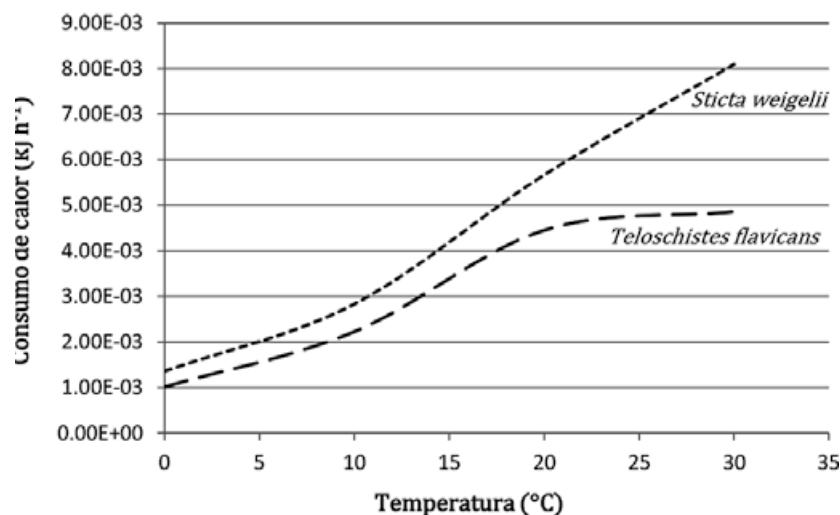


FIGURA 28. Variación del consumo de calor (tasa de respiración, $49.44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$) en *Sticta weigelii* (zona central del bosque) y *Teloschistes flavicans* (ecotono) por gramo de peso vivo, sobre la base del escalamiento de la constante de equilibrio a , en distintos rangos de temperatura a partir del principio de van't Hoff (Q_{10}) y registros manométricos *in situ*.

micas e hídricas diarias (Kappen 1974; Marcano, 1994c, 1998a; Kappen y Valladares, 2007; Green *et al.*, 2011). De igual manera, presentan las más amplias zonas biocenóticas conocidas entre los organismos macroscópicos presentes en dicha formación. Por su gran tolerancia a dichas oscilaciones, sus poblaciones no suelen experimentar reducciones durante el día o durante el período seco de mayor adversidad.

La mayoría de los líquenes son tolerantes a la desecación y pueden sobrevivir en estado de animación suspendida hasta que el agua llegue a ser disponible de nuevo, entonces ellos reviven y asumen su actividad metabólica normal (Kappen y Valladares, 2007). Al rehidratarse, recobran las tasas fotosintéticas en un tiempo corto, 15-60 min o menos (Tuba *et al.*, 1996; Fos *et al.*, 1999; Jensen *et al.*, 1999; Green *et al.*, 2011). Los fotobiontes del líquen son capaces de mantener la actividad fotosintética máxima hasta que el contenido de agua alcanza el veinte por ciento (Gasulla *et al.*, 2009). Así, durante este período, los líquenes fotosintetizan en tasas que son suficientes para facilitar una ganancia de carbón neta positiva durante el año. Sin embargo, a pesar que muchos líquenes y sus fotobiontes están por completo adaptados a ciclos de sequedad y humedad, mueren ante condiciones de humedad continuas (Farrar, 1976a, 1976b; Dietz y Hartung, 1999; Green *et al.*, 2011). Debido al incremento de la radiación que penetra en el interior del bosque, el ficobionte se ve favorecido desarrollando una acti-

vidad fotosintética más intensa y productiva, que disminuye durante la época de lluvias por la baja insolación.

En los márgenes del bosque o ecotonos encontramos las siguientes especies de macrolíquenes: *Cladia aggregata*, *Cladonia corallifera*, *C. vareschii*, *Cladina breviramosa*, *C. confusa*, *C. densissima*, *Megalospora tuberculosa*, *Usnea baileyi*, *U. implícita*, *U. laevis*, *U. corticata*, *Ramalina inanis*, *R. ecklonii*, *R. cochlearis*, *Teloschistes flavicans*, *Heterodermia comosa*, *H. flabellata*, *H. neoleucomelaena*, *Parmotrema dilatatum* y *P. subcrinitum*. Por otra parte, en la zona central del bosque se pueden encontrar especies foliáceas como *Coenogonium linkii*, *Crocynia gossipina*, *Coccocarpia palmicola*, *C. erythroxylis*, *Erioderma solediatum*, *Trypethelium ochroleucum*, *Normandina pulchella*, basidiolíquenes como *Dictyonema glabratum* y *D. sericeum*, y cianolíquenes como *Sticta weigelii*, *S. fuliginosa*, y *Lepetogium burgessii* (lámina 2).

La saturación de agua del talo controla la actividad metabólica del líquen, lo cual determina el rendimiento de la actividad fotosintética como de la respiración (Lange, 1980, 2002; Williams y Flanagan, 1998; Lidén *et al.*, 2010). Es bien documentado que la tasa respiratoria en la mayoría de los líquenes responde similarmente a los cambios de temperatura y/o contenido de agua. En términos absolutos, las tasas de respiración en estado constante varían significativamente entre las especies como en cada individuo de una misma especie (Smith 1962; Kershaw 1985; Lange *et al.*, 1986; Sundberg *et al.*, 1999). Estas observaciones son también encontradas por nosotros entre los líquenes de la Gran Sabana, lo cual responde a las características microambientales de cada especie.

El consumo de calor (respiración de O_2) por gramo de peso seco ($a = \text{kJ h}^{-1}$, asumiendo que $49.44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$) está definido en distintos rangos de temperatura con base en los principios de van't Hoff, Q_{10} ($n = 75$, $p < 0.001$). Por ejemplo, en 10°C , $a = 3.13 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$; en 20°C , $a = 5.42 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$, y en 30°C , $a = 7.35 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$. En un contexto biológico, 3×10^{-3} a $7 \times 10^{-3} \text{ kJ}$ es el equivalente a la energía liberada por $3.6\text{-}8.4 \times 10^{19}$ moléculas de ATP (6×10^{23} moléculas de ATP proveen cerca de 50 kJ; Horton, 2006). En la figura 28 se puede

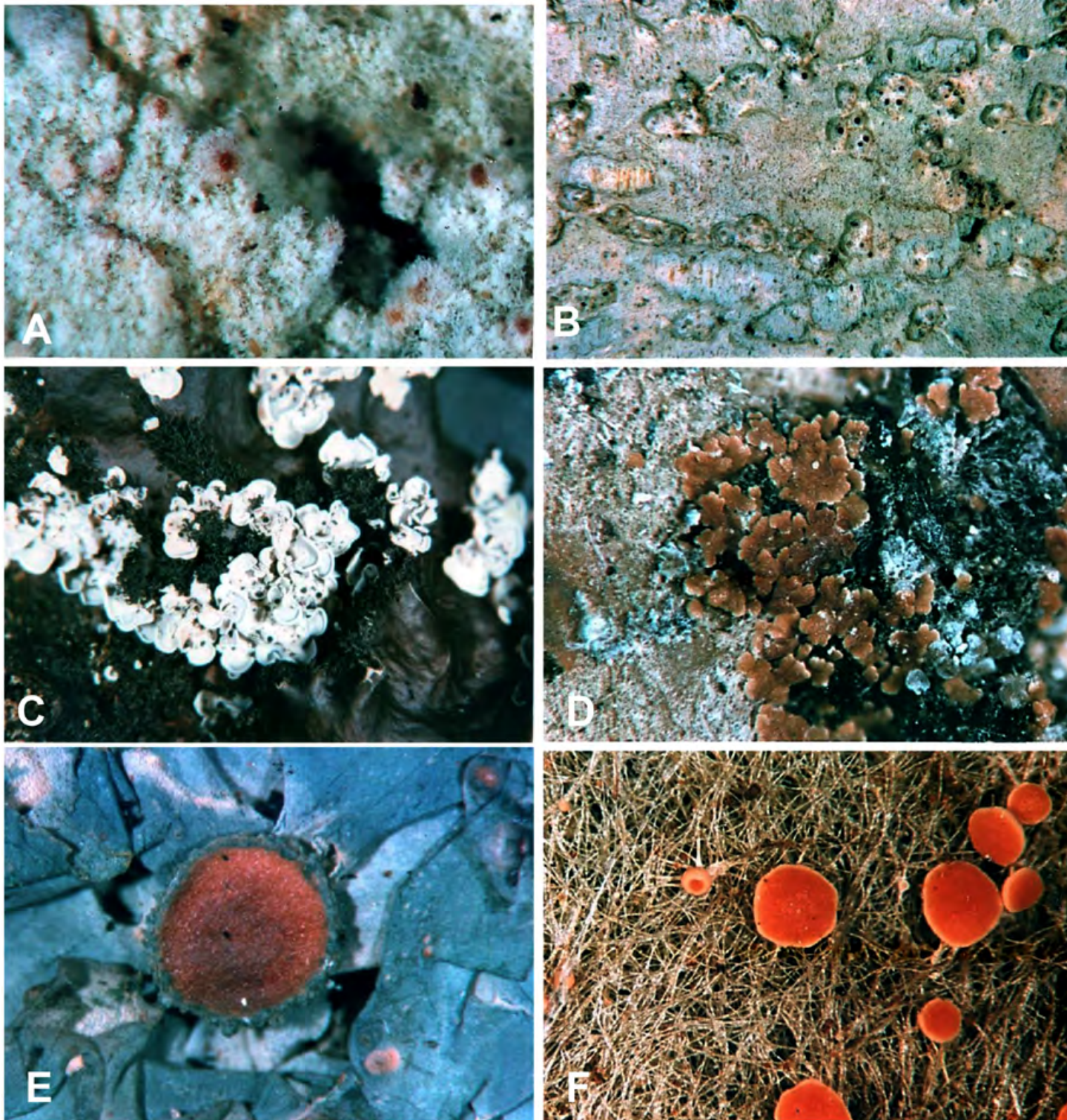


LÁMINA 2. Las especies de líquenes que crecen en el interior de los bosques son más sensibles a los cambios higrotérmicos que se registran durante el año, debido a su menor tolerancia y capacidad para controlar los estados de saturación afectando, por consiguiente, su actividad metabólica y respiratoria. A, *Crocynia gossipina*; B, *Trypethelium ochroleucum*; C, *Normandina pulchella*; D, *Erioderma solediatum*; E, *Leptogium burgessii*, y F, *Coenogonium linkii* (fotos del autor).



FIGURA 29. En el interior de los bosques de galería se pueden encontrar especies de líquenes foliáceos como *Sticta*, la cual posee como ficobionte cianobacterias, que contribuyen significativamente con la actividad metabólica del organismo a partir de la fijación de nitrógeno. Cuando el líquen es humedecido a partir de un evento de lluvia, muestra una coloración gris azulado oscuro (característico de las cianosimbionte), la cual se modifica a un gris claro marrón al retornar a un estado seco. Foto del autor.

apreciar la diferencia metabólica y de consumo de calor entre dos especies con formas de vida y hábitats distintos. En el caso de *Sticta weigeli* (figura 29), la cual posee un biotipo foliáceo —de amplia área superficial y cianobacterias como ficobiontes—, exhibe una más alta tasa respiratoria o consumo de calor ($0.28 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 5.66 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$; 20°C) que *Teloschistes flavicans* ($0.22 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 4.44 \times 10^{-3} \text{ kJ h}^{-1}$; 20°C), que es de forma fruticosa, carece de ficobiontes cianobacteriales y presenta un área superficial muchísimo menor. Los valores encontrados para la constante de proporcionalidad a reflejan una más alta actividad metabólica en los líquenes en comparación con la asignada para hongos no liquenizados en los mismos rangos de temperatura.

El agua en estado de vapor de agua que es absorbida por los líquenes entra al talo a partir de una humedad relativa superior al cincuenta por ciento (Marcano, 1998b). De esta manera, debido a la rápida absorción de agua procedente principalmente de la atmósfera, algunos líquenes se pueden ver favorecidos tanto en los períodos nocturnos de la época seca como en la época de lluvias por la alta humedad del sustrato y del aire (Sundberg *et al.*, 1999).

El tiempo de absorción de agua medido por parte del talo liquénico varió de acuerdo a la forma de crecimiento a la que perteneció la

especie (Marcano, 1998b). De esta manera, valores en el orden de uno a cuatro minutos se registraron para los líquenes foliáceos y fruticosos, para los líquenes gelatinosos cerca de seis minutos y costrosos entre diecisiete a veintiséis minutos. Estos valores están dentro de los rangos reportados por otros autores para las mismas temperaturas (Blum, 1973).

En los líquenes, la respiración generalmente se incrementa con el aumento del contenido de agua (WC) hasta un 70–200 % de la masa seca del talo (Kershaw, 1985). Como en las especies de helechos, musgos y hongos estudiados anteriormente, la época seca y sus períodos diurnos son menos ventajosas para el aumento de las poblaciones liquénicas y de su diversidad que la época de lluvias y los períodos nocturnos debido al efecto positivo de la hidratación del talo para el incremento de la tasa respiratoria y de la actividad fotosintética (Sundberg *et al.*, 1999). Sin embargo, esto es compensado con el hecho de que la respiración también se incrementa con el incremento de la temperatura (Kershaw, 1985; Nash, 1996) donde un aumento de 10°C en la temperatura resulta en un aumento de dos a tres veces en la tasa respiratoria (Smith 1962; Farrar, 1973).

Muchas especies de líquenes de la Gran Sabana están amenazadas por el hombre y su impacto ambiental. La alteración de los bosques lluviosos impone una reducción drástica de muchas especies de macrolíquenes. De igual manera, la colonización de nuevas tierras y el incremento de la sabanización para la agricultura y minería disminuyen la humedad. Con la destrucción de los forófitos (sustratos arbóreos) los líquenes, al igual que otras especies de epífitos incluyendo musgos, hepáticas, helechos y algas, desaparecen. La especificidad en la elección de los sustratos es un factor importante para la supervivencia del líquen, que determina la frecuencia o abundancia de la especie en una particular zona de vida. Dicha especificidad puede depender del pH de la corteza, presencia o ausencia de determinados compuestos químicos y acumulación de humedad (Marcano, 2003).

Las especies de las familias Lobariaceae y Cladoniaceae son muy sensibles a los contami-

nantes, tales como NO₂, CO₂ y otros gases. El riesgo de extinción es alto, específicamente por el incremento de problemas de difusión de mercurio volatilizado procedente de centros mineros (Marcano *et al.*, 1996c; Marcano, 2003; Red ARA, 2013).

El rol de los briofitos y líquenes de afectar los ciclos biogeoquímicos en el pasado geológico y en el presente contribuyendo positivamente con la regulación del calentamiento global, ha sido destacado por varios autores. En escalas de tiempo largo, las tasas de meteorización de los silicatos controlan la concentración de CO₂ y de este modo presentan una gran influencia sobre el clima global. Schwartzmann y Volk (1989) mostraron, por ejemplo, que sin el refuerzo biótico de la meteorización durante el curso de la evolución, la presión parcial de CO₂ atmosférico habría permanecido en niveles muy altos. Lenton y colaboradores (2012) se enfocaron sobre el efecto de los predecesores de los modernos briofitos en la concentración atmosférica de CO₂ durante el Ordovícico. De acuerdo a sus experimentos, estas plantas primitivas novascuales podrían haber causado una disminución considerable en los niveles de CO₂ atmosférico a partir de la meteorización de silicatos y consecuentemente una disminución de las temperaturas globales superficiales. Porada y colaboradores (2013) estimaron un promedio de captura neta de carbón de 8-10 (g C) m⁻² yr⁻¹; de 5-7 (g C) m⁻² yr⁻¹ en el dosel, y de 1-3 (g C) m⁻² yr⁻¹ en el suelo por briofitos y líquenes para la región del escudo de la Guayana en los últimos cien años. De igual manera, valores de captura neta global de carbón de 0.34 to 3.3 Gta yr⁻¹ revelan la importancia de preservar sus poblaciones en la actualidad a fin de contribuir con la disminución del incremento del calentamiento global.

10. LOS BOSQUES DE GALERÍA COMO SISTEMAS TERMODINÁMICOS ABIERTOS Y SU FUTURO

Los bosques de galería de la Gran Sabana representan sistemas termodinámicos abiertos carentes de equilibrio. El incremento de su complejidad y biodiversidad han estado afectados por el influjo de materia y energía proce-

denes del lado externo del sistema (Prigogine *et al.*, 1972a y b; Prigogine, 1980a; Kleidon, 2004, 2010), los cuales están controlados por los cambios permanentes en el clima, en la litósfera y por aquellos introducidos por el hombre a través del tiempo geológico (Wynstra y van der Hammem, 1966; Cracraft, 1982, 1985; Rull, 1991; Kleidon, 2009). Con base en los principios que gobiernan los sistemas abiertos no-equilibrados (Prigogine *et al.*, 1972a y b; Prigogine, 1980a; Kleidon, 2004, 2009, 2010), se puede describir la conducta asumida por los bosques de galería de la Gran Sabana empleando la siguiente expresión:

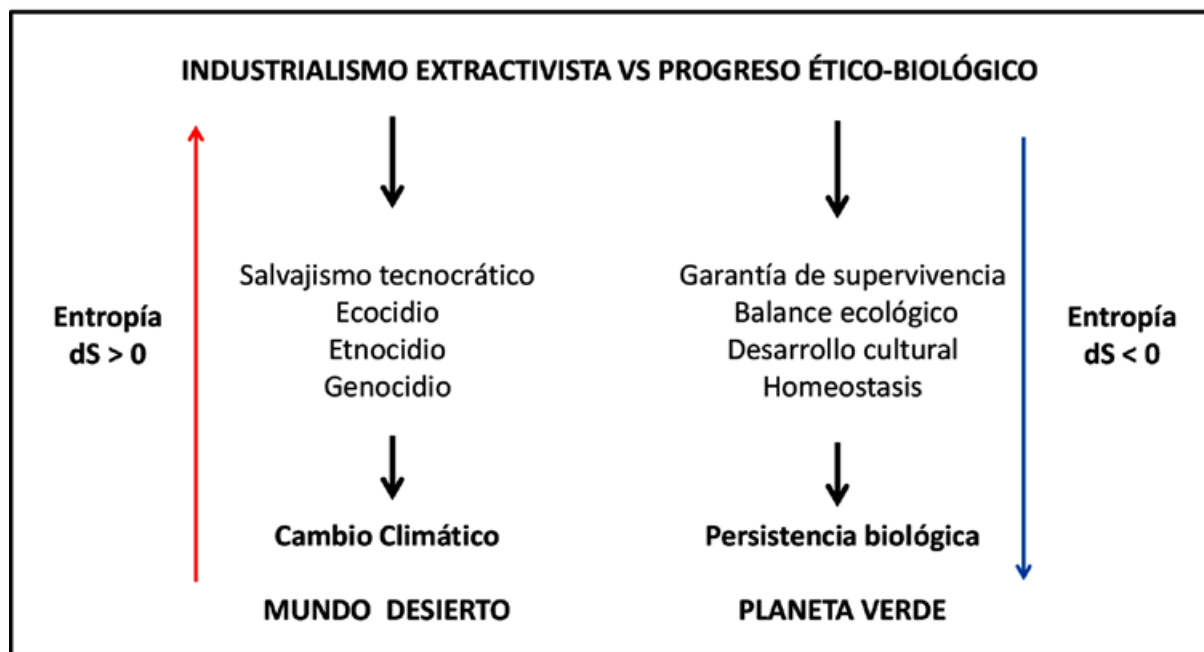
$$dS_s = \sum dS_e + \sum dS_i$$

$$dS_s = (dS_{e1} + dS_{e2} + dS_{e3}) + (dS_{i1} + dS_{i2} + dS_{i3})$$

donde dS_s representa el cambio total de la entropía del sistema (bosque de galería), dS_e es el cambio de la entropía como resultado del flujo de energía intercambiado con el lado externo del sistema (e.g. cambios en la litósfera o suelo, el clima, factores antrópicos, geoespaciales) por los bosques _{e1}, arbustales _{e2}, herbazales _{e3} (que incluyen comunidades humanas, animales, vegetales y bacterianas), dS_i indica los cambios en la entropía como resultado de procesos irreversibles que ocurren en el bosque _{i1}, arbustales _{i2}, herbazales _{i3}, tales como difusión, reacciones químicas, conducción calórica (ver capítulo 12).

La evidencia palinológica indica que los bosques de galería en la Gran Sabana han estado sometidos a un proceso de incremento de la entropía desde el inicio del Holoceno ΔS > 0 (= Antropoceno) (Rull, 1991; Montoya *et al.*, 2009; Rull y Montoya, 2012), el cual se ha intensificado en los últimos tiempos a partir del efecto del calentamiento global, el fuego y la degradación de los suelos (Folster, 1992; Fölster y Dezzio, 1994; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Higgins, 2007; Rull *et al.*, 2005; Nogué *et al.*, 2013). El aumento gradual de la sabanización, a partir de la extracción industrial formal e informal de sus recursos bióticos (madereros) y abióticos (minería) (Salazar y Nobre, 2010; Hoffmann *et al.*, 2012), advierte que dichos sistemas alcanzarán muy pronto el equilibrio termodinámico y por

FIGURA 30. Los efectos climáticos positivos que generan los bosques y la vegetación en general a partir de la captura de CO₂, conducen a condiciones favorables en el planeta que inciden en las temperaturas globales. Esto ha sido ampliamente demostrado por muchos autores (Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000; Kleidon, 2004, 2009, 2010). La persistencia de las posturas extractivistas ha desencadenado en las últimas décadas una aniquilación de hábitats y especies, como de igual manera lo ha hecho con las culturas indígenas de la Guayana. Todo esto ha favorecido cambios en el clima regional y global a partir de un incremento de la entropía, la cual aumenta indefinidamente y conduce a escenarios de desiertos regionales en el futuro cercano. Sin la toma de consciencia de estos hechos las garantías de supervivencia para la biodiversidad, incluyendo el hombre, son muy limitadas (Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Marengo *et al.*, 2009; Bovolo *et al.*, 2012, 2018; Bevilacqua *et al.*, 2019).



consiguiente su total aniquilación (figura 30) ($\Delta S > 1$ = el *Gran Desierto* de los ecólogos; ver Galán, 1984; Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000; Kleidon, 2004; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Marengo *et al.*, 2009; Bovolo *et al.*, 2012, 2018).

En las palabras del etnólogo y ambientalista francés-venezolano Marc de Civrieux (1974: 29):

Por falta de información, el codicioso maderero moderno, Conquistador del Sur, está fabricando desiertos con la mayor inconciencia e indiferencia por el porvenir del hábitat en el cual penetra sin entenderlo. Cualquier imprudencia o error del hombre puede convertir en desierto permanente lo que hoy día sigue siendo el bosque tropical húmedo.

Durante los últimos veinticinco años, el cambio climático por un lado, junto a la deforestación y alteración del suelo, producidos por la minería artesanal de explotación del oro en la Gran Sabana, han propiciado la aparición de hábitats o criaderos adecuados para la reproducción de mosquitos vectores de la malaria en pisos de mayor altura a partir del incremento de la temperatura local (Navarro *et al.*, 2010; Berti *et al.*, 2016). La malaria en esta región ha sido definida como una enfermedad ocupacional de prevalencia casi exclusiva a las personas vinculadas a actividades de explota-

ción del oro. Ella constituye una amenaza favorecida por el industrialismo extractivista y por el cambio climático que está diezmando la población indígena (Berti *et al.*, 2016).

La tasa de deforestación actual en el escudo de Guayana, como consecuencia de la actividad minera, es del catorce por ciento y está basada en la actividad de las locaciones existentes de concesiones mineras formales e informales. Un estudio para los próximos treinta años, incluyendo la actividad minera de concesiones propuestas, sugiere un incremento de la tasa de deforestación de hasta un cuarenta y dos por ciento y revela cambios de la vegetación primaria y/o secundaria a sabana en casi todo el escudo, siendo afectada mayormente las tierras altas de la Guayana venezolana y específicamente la Gran Sabana; también, se esperan cambios para la temperatura (1-2 °C) en el escudo de la Guayana como consecuencia de dicha deforestación (figura 31) (Bovolo *et al.*, 2012, 2018).

En vista de que la probabilidad de extinción es una función de los cambios en los valores de la adversidad ambiental, a los cuales se ve expuesta una especie, población o comunidad (Cracraft, 1982, 1985; Rull y Vegas-Villarrúbia, 2006; Rull *et al.*, 2005; Nogué *et al.*, 2013) — que se manifiesta en los gradientes de tempera-

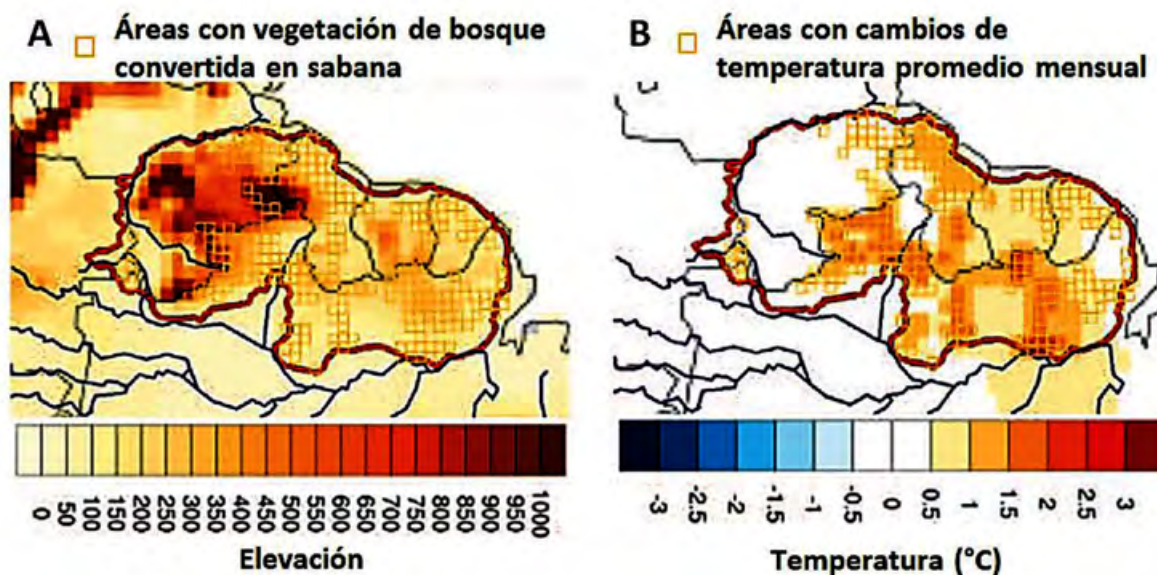


FIGURA 31. Cambios para la vegetación (sabanización) (A) y la temperatura (B) en el escudo de Guayana como consecuencia de la deforestación por la actividad minera para los próximos treinta años asumiendo una tasa de deforestación en el escudo de Guayana de 14–42 % basada sobre la actividad en las locaciones existentes o propuestas de concesiones mineras formales e informales (simulación de Bovolo *et al.*, 2018).

tura y/o humedad (ver capítulo 12)—, la tasa de aniquilación del bosque tanto por factores antrópicos (tala, quema, minería) como naturales (calentamiento global) —que es mayor a la tasa de regeneración o expansión—, condena a la desaparición a centenares de especies, muchas de ellas endémicas y relictas y a uno de los más importantes centros de especiación y supervivencia biológica existentes en el planeta si no se toman medidas urgentes al respecto (Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000; Kleidon, 2004; Marengo *et al.*, 2009; Rull *et al.*, 2009).

La tendencia en dS_s parece en aumento en el tiempo geológico reciente por la disminución en el ingreso de energía libre dentro la actividad fotosintética (Kleidon, 2010) (ver capítulo 12). Las consecuencias de la desaparición de los ecosistemas de la Guayana no deben valorarse erróneamente solo en el contexto de la importancia de proteger caprichosamente la biodiversidad —según señalan algunos autores—. Como he destacado antes, el rol de los bosques en la secuestración del CO_2 atmosférico y la reducción de su efecto en el incremento de la temperatura global, debido al efecto invernadero generado, es un hecho aceptable que por sí solo justifica su conservación (Kleidon, 2002, 2010; Vegas-Villarrúbia *et al.*, 2012; Porada *et al.*, 2013; Bovolo *et al.*, 2012, 2018; Marciano,

2019). Sin embargo, algo que también es sumamente importante es que de ellos depende la supervivencia de la vida aeróbica del planeta, incluyendo la nuestra, y que la desaparición de los bosques tropicales, unido al consumo de oxígeno atmosférico por las combustiones fósiles e incendios globales, aceleran la baja disponibilidad de O_2 y el descenso de su presión parcial. Los árboles, los cuales absorben más radiación solar que otros organismos fotosintéticos y la convierten en biomasa, no solo fortalecen su propio beneficio evolutivo con ello, sino también tienden a incrementar la absorción total de radiación solar de la Tierra minimizando el albedo planetario y generando un efecto positivo en el clima (Kleidon, 2004). ¿Cómo no entender a partir de estos argumentos que debemos tomar decisiones drásticas y actuar inmediatamente para proteger los bosques y garantizar así la vida de nuestras próximas generaciones?

Como acertadamente advirtió el Profesor Vareschi (1988: 18):

Una reflexión de este tipo sería, por ejemplo, la pregunta ¿qué sucedería si la mayor región selvática continua de la Tierra, la del Amazonas y del Orinoco resumida por Humboldt en el concepto de la «Hylaea» fuera talada? Deforestaciones de esa magnitud son de esperar con seguridad, en vista del aumento de la población humana en el siglo XXI, si no

son evitadas por el conocimiento ecológico y por leyes que se apoyen en tal conocimiento.. Ante el consumo de oxígeno de nuestras máquinas de combustión, la pérdida de alrededor de 6 millones de kilómetros cuadrados de territorio selvático, en efecto podría dar lugar a consecuencias impredecibles. Por otra parte, los cálculos hipotéticos de los futurólogos últimamente acreditados y desacreditados a la vez, suponen que las reservas de oxígeno de la Tierra están garantizadas solo por unos cuantos siglos más. Las campañas de documentación bien pueden llamar la atención respecto a este problema, quizás solucionarlo, sin embargo, con toda certeza solo podría ha-

cerlo una investigación minuciosa de la Hylaea, la cual se encuentra apenas en sus comienzos....

Los cambios en el uso de los recursos del escudo de Guayana serán el resultado de una gran voluntad política y ciudadana, que ejerzan un acto de superioridad humana en el desempeño de acciones reales de educación y transformación necesarias para salvaguardar nuestras propias generaciones y uno de los últimos *refugios* de la vida sobre la Tierra (Rull *et al.*, 2009; Vegas-Villarrubia *et al.*, 2012; Bevilacqua *et al.*, 2019).

CAPÍTULO 8

LA GUAYANA OCCIDENTAL: EL CERRO DUIDA Y SUS ÁREAS ADYACENTES

Nuestra atención estuvo en más de una ocasión dirigida a contemplar las enormes masas y precipicios desolados del Monte Duida, los cuales se alzan verticalmente a una altura de una milla y un cuarto, y también a la ruta que domina por entero el horizonte hacia el norte

H. A. Gleason, 1931

Botanical Results of the Tyler-Duida Expedition

1. GENERALIDADES

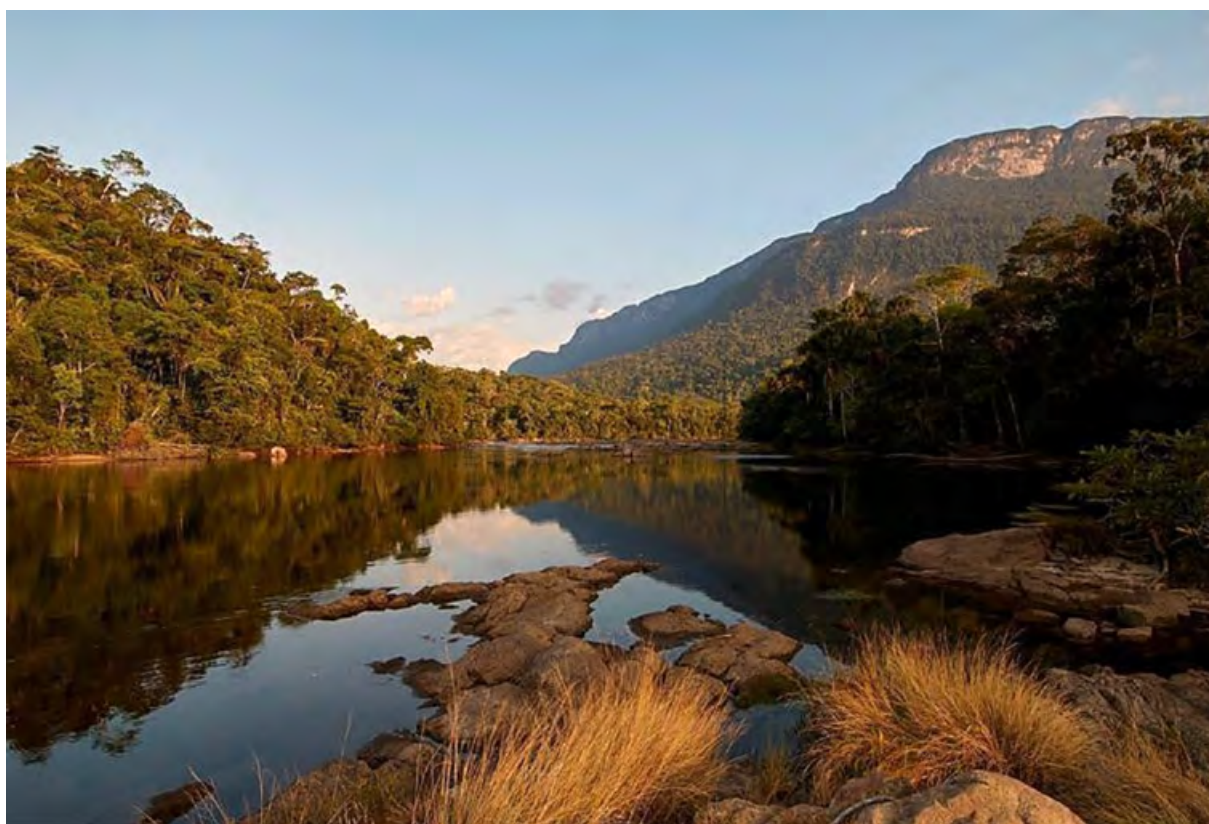
La región extremo-occidental de la Guayana, que forma parte de Pantepui, presenta formaciones ambientales mucho más heterogéneas y diversas que las apreciadas al este de la altiplanicie de la Gran Sabana o cuenca del río Caroní (Huber, 1988). En esta región podemos incluir los complejos montañosos de los cerros Neblina, Duida-Marahuaca-Huachamacari, Sipapo-Yutaje, Autana, Aracamuni, entre otros. Estos se encuentran rodeados por zonas de vida muy diversas en un gradiente altitudinal muy amplio, y define sus límites con franjas basimontanas bajas en zonas riparinas, constituidas por sabanas gramíneas lisas o arbustivas y bosques amazónicos (Dezzeo y Huber, 1995). En las regiones bajas aparecen los *inselbergs* o *lajas graníticas*, los cuales constituyen microecosistemas característicos del escudo guayanés y de otros basamentos graníticos tropicales de origen gondwánico (Barthlott *et al.*, 1993; Gröger y Huber, 2007), con un importante significado etnohistórico (Crevaux, 1883; G. Marca-

no, 1890; Gaillard de Tiremois, 1904; Lozada *et al.*, 2016; Riris, 2017; Riris y Oliver, 2019).

El complejo de cerros conformados por el Duida, Marahuaca y Huachamacari está configurado por una zonación bastante compleja (figura 1), en un gradiente altitudinal desde las cumbres hasta sus bases, influido también por la desigualdad significativa de su geomorfología y topografía. Esta zonación está representada por bosques, arbustales y herbazales macrotérmicos, submesotérmicos, mesotérmicos y alto-tepuyanos (= submicrotérmicos), y una vegetación litófila de tierras bajas y altas (Gleason 1931; Dezzeo y Huber, 1995), la cual está rodeada por los ríos Orinoco, *Kúnu* (Cunucunuma) y Padamo. Una particularidad de este complejo es la existencia de dos tipos de sustratos: lajas o rocas graníticas a alturas entre los doscientos y quinientos metros, mientras por encima de los mil quinientos metros la vegetación se desarrolla sobre rocas de arenisca o cuarcita (Riina y Huber, 2003).

En relación a la diversidad y endemismo de su flora, referían los miembros de la expedición

FIGURA 1. Vista del cerro Duida en su cara noroeste desde el río *Kúnu* (Cunucunuma) (tributario del Alto Orinoco) y del raudal de *Mawádi-anehídi* (Culebra), en proximidad a la población *so'to* que recibe el mismo nombre del raudal. La alta diversidad y endemismo de esta región la convierten en un centro de estudio único de los procesos de especiación y evolución de animales y plantas, e incluso de la propia especie humana que habita estas selvas desde tiempos inmemorables. Foto cortesía Javier Mesa.



Tyler-Duida, quienes fueron los primeros exploradores de su cumbre entre 1928 y 1929:

Nadie esperó descubrir en el Duida un centro de endemismo tan plenamente remarcable como ese existente en el Roraima, o quizás sobrepasando el de este (Gleason 1931: 277).

El cerro Duida representa una región de difícil acceso por la inclinación de sus laderas, el carácter impenetrable de la selva y en el presente siglo por la presencia de grupos paramilitares y sindicatos que explotan ilegalmente los recursos minerales de oro, diamante y coltán de la zona (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé, 2020). Este hecho hace suponer la destrucción de los hábitats de muchas especies y una reducción de sus poblaciones y diversidad, y establece la urgente necesidad de la realización de inventarios y reconocimientos ecológicos mediados con el apoyo y participación de la comunidad científica internacional.

2. RESEÑA HISTÓRICA DE LAS EXPLORACIONES EN LA REGIÓN DEL CERRO DUIDA Y DE SUS ÁREAS ADYACENTES

La historia de las exploraciones de esta región fascinante se remonta a 1759, cuando la Real Comisión de Límites creada por el rey Fernando VI de las casas reales de España y Portugal, comisiona al sargento Francisco Fernández de Bobadilla a explorar las regiones adyacentes al cerro Duida, quien navega por los ríos Ocamo, Padamo y Bajo Cunucunuma, fundando la población de La Esmeralda, ubicada al sur del cerro Duida (Altoaguirre y Duvalé, 1954: 243-288). Debido al carácter estrictamente militar de estas exploraciones, Bobadilla no dejó documentos acerca de los aspectos etnográficos, geográficos y botánicos de esta región (Civrieux, 1959; Pérez-Ramírez, 1991). En 1799, el gran naturalista Alexander von Humboldt y el Dr. Aimé Bonpland, en la búsqueda de una conexión entre el río Negro y el Orinoco, a través del río Casiquiare, remontaron el Orinoco llegando a la localidad de La Esmeralda, a *canaleta* y *palanca*, donde realizaron múltiples observa-

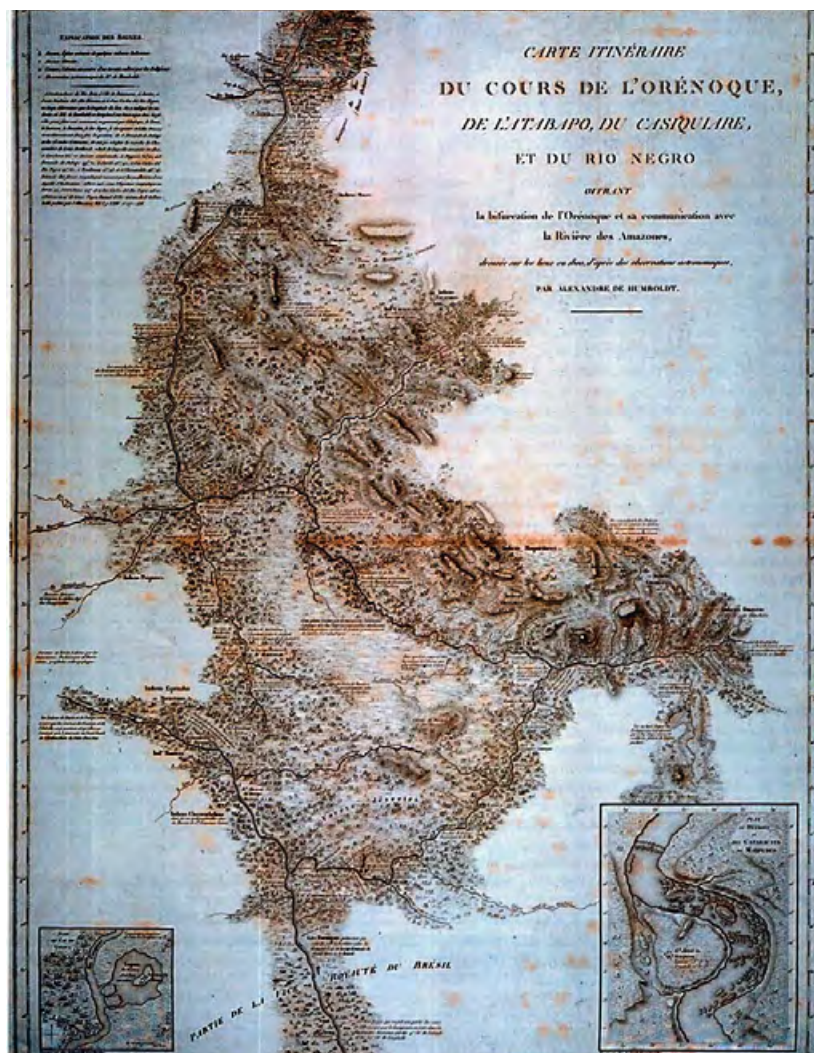


FIGURA 2. Mapa de la ruta establecida por Alexander von Humboldt en 1800 en su viaje por el río Orinoco, procedente del *Atlas géographique et physique du Nouveau Continent* (Humboldt, 1804) donde descubre la unión entre el río Negro y el Orinoco a través del río Casiquiare. De igual manera, durante ese viaje llega a la población de La Esmeralda, desde donde aprecia la majestuosidad del cerro Duida y describe la sabana y los bosques que lo rodean (Humboldt y Bonpland, 1985).

ciones y colecciones, y ubicaron sus coordenadas a partir de puntos astronómicos (figura 2). Describía Humboldt la ubicación y los alrededores del cerro Duida y sus alrededores (Humboldt, 1985, IV: 341-372):

Frente al punto en que se verifica la bifurcación, a la orilla derecha del río, se alza en anfiteatro el grupo granítico del Duida. Esta montaña que los misioneros llaman un volcán, tie-

ne cerca de 8000 pies (2440 m) de altura. Cortada a pico al Sur y al Oeste, ofrece un imponente aspecto. Su cumbre es desnuda y pedregosa; más donde quiera que los declives menos pronunciados están cubiertos de mantillo, vastas selvas parecen como suspendidas sobre los flancos del Duida. Al pie de él, hállase situada la misión de La Esmeralda, lugarejo de 80 habitantes. Una llanura encantadora, regada por arroyos de aguas negras, pero limpias, rodea la aldehuela. Es una verdadera pradera en la que se elevan matas de la palma Mauritia, que es el Sagutero de América. Más próxima a la montaña, cuya distancia a la Cruz de la misión he encontrado que es de 7300 toesas, la pradera pantanosa se forma en sabana y envuelve la región inferior de la cordillera. Allí se encuentran piñas de un tamaño y de un perfume delicioso. Esta especie de Bromelia crece siempre aislada entre las gramíneas... en las laderas del Duida, embellecen el césped de las sabanas, elevando sus frutos amarillos coronados por un haz de hojas plateadas, por encima de las Setarias, del Paspalum y de algunas Ciperáceas. Un error mineralógico dio su celebridad a La Esmeralda. Los granitos del Duida y del Marahuaka encierran en los filones abiertos, bellos cristales de rocas, unos de gran transparencia, otros coloreados por la clorita o mezclados por actinota y los habían

tomados por diamantes y esmeraldas. Tan cerca de las fuentes del Orinoco no se vuelven a ver estas montañas, más que en la proximidad del Dorado, del Lago Parima y de las ruinas de la Gran Ciudad de Manoa.

El francés Francisco Arnaud en 1836 siguió la ruta de Bobadilla sin dejar registros o datos observacionales (Civrieux, 1959). En 1839, el Dr. Robert Schomburgk entra a la sierra Parima viniendo del este desde el Esequibo, baja en un gran recorrido por los ríos Cuntinamo, Padamo y Orinoco y llega a la población de La Esmeralda. Desde allí realiza varias observaciones sobre la geografía, obtiene muestras botánicas y zoológicas, y reconoce el extremo inferior sur del cerro Duida, sin adentrarse por el río *Kúnu* (Cunucunuma) (Schomburgk, 1840c, 1841d). Schomburgk también se impresionó por la vista que ofrecía el cerro Duida desde las llanuras de La Esmeralda y describió su esplendor en la mejor prosa que jamás pudiera escoger un explorador y científico de su talla (figura 3):

El Duida eleva sus inamovibles y altas cumbres hasta las nubes; sabanas planas de sabanas, se extienden adornadas con penachos de

FIGURA 3. Acuarela de Charles Bentley elaborada a partir de bocetos dibujados por Robert Schomburgk, donde se aprecia la población indígena *so'to* (makiritare) de La Esmeralda, ubicada en el Alto Orinoco. Al fondo sobresale la cara sur del cerro Duida, el cual constituye el tepuí que presenta la mayor extensión superficial de todos los tepuyes que integran la región de Pantepui (Schomburgk, 1841a y b).



árboles y la majestuosa palma *Mauritia* apreciada desde los bancos del Orinoco hasta el pie de las lejanas montañas, brindando al paisaje esa apariencia grandiosa y animada la cual destacara tanto Humboldt.

Schomburgk exploró la porción meridional del cerro Marahuaca, donde obtuvo las primeras muestras de una gramínea bambusoide usada por los habitantes indígenas del área para fabricar cerbatanas. La gramínea era nueva para la ciencia y eventualmente clasificada como *Arthrostylidium schomburgkii*. Fue reportada de las laderas inferiores del Marahuaca a una altitud de tres mil quinientos pies (1060 m) por encima de una aldea indígena *so'to* (Steyermark, 1984).

Los primeros exploradores científicos del río *Kúnu* (Cunucunuma) fueron Richard Spruce entre 1853-1854 (1908), Jean Chaffanjon entre 1886-1887 (1889) y Leo Miller (1919), quienes aportaron datos de interés para la geografía, botánica y toponimia de la región, así como también acerca de las costumbres de las etnias indígenas asentadas en el Bajo Cunucunuma. Leo Miller realizó una observación sumamente importante para ese entonces; la de descubrir que el *Kúnu* llegaba hasta las inmediaciones del cerro Huachamacari y podía ser remontado hasta el pie del cerro Marahuaka (Civrieux, 1959).

En carta a Sir William Hooker del 19 de marzo de 1854, escribía Spruce (1908, I: 436): «Mi intención original (como usted siempre sabrá) fue explorar el Río Cunucunuma». Spruce (1908, I: 402-407) describió la geomorfología y geología del cerro Duida, así como el paisaje de la población de La Esmeralda. Inició el ascenso del río *Kúnu*, el 28 de diciembre de 1853, un río que nunca antes había sido explorado por un naturalista europeo. Sin embargo, el caudal de los raudales le impidió continuar río arriba. «Las aguas del Cunucunuma son negras y claras, semejantes a esas del Guainia. El fondo es arenoso con rocas que sobresalen algunas veces, sin embargo desde el primero al segundo salto el lecho es mayormente rocoso» (Spruce, 1908, I: 408-411).

Entre 1929 y 1930, el capitán Félix Cardona Puig navegó por los ríos Orinoco, Ventuari, Casiquiare y el Negro hasta la piedra Cocuy, reco-

giendo una importante información topográfica que le permitió elaborar un plano del Alto Orinoco, en el cual se representa la meseta del cerro Duida, el río *Kúnu* hasta su ascenso medio al sur del cerro Huachamacari y los cerros Marahuaka, Petaca, Culebra y Mapaku. El capitán Cardona fijó los rangos altitudinales máximos de las cumbres ubicadas al norte y sur del Duida, así como también describe los raudales próximos a la base norte del Duida. El diario y las anotaciones recogidas por el capitán Cardona, en su viaje a la región del Merevari, fueron publicados por el ing. Alfredo Jahn en 1931 en la revista del Colegio de Ingenieros de Venezuela.

El cerro Duida fue el segundo tepui escalado hasta su cima (después del cerro Roraima por Im Thurn en 1884), logro obtenido por Tate y Hitchcock (1930) del Museo Americano de Historia Natural entre 1928 y 1929 durante la «Tyler-Duida Expedition». Dichos científicos partieron de la sabana de La Esmeralda en la margen del Alto Orinoco rumbo al norte, acercándose por su falda sureste remontando un pequeño afluente del caño Iguapo para así ascender hasta la cumbre y alcanzar el caño Negro (Gleason 1931). Los expedicionarios lograron conquistar su cima y acamparon en el sureste y centro de la cima de la gran meseta (que Humboldt había pensado que era imposible lograr alcanzar), levantando el primer mapa de la región, hasta entonces inexplorada. Desde su cima lograron divisar a lo lejos la existencia de los cerros Huachamacari, Petaca y Marahuaka, que incluyeron en su mapa como un gran descubrimiento. Los resultados botánicos de esta expedición fueron publicados por H. A. Gleason (1931) y revelaron la existencia de ciento sesenta y siete géneros de helechos y angiospermas, diez nuevos géneros para la ciencia (*Amphiphyllum*, *Tyleria*, *Tateanthus*, *Mycerinus*, *Chorisepalum*, *Gleasonia*, *Duidania*, *Tyleropappus*, *Stenopadus* y *Duidaea*) y aproximadamente doscientas especies nuevas procedentes de distintos rangos altitudinales (Gleason 1931; Steyermark, 1966). El material zoológico colectado por Tate (1939a) en el cerro Duida fue bastante completo y comprendió un total de cuarenta y cuatro especies procedentes de distintos pisos altitudinales.

The map illustrates the Kham region, divided into several administrative districts. Key districts labeled include KUNU'HANA, KUSHAMAKARI, IHURU'HANA, YENNA-ME, and SHIRISHANA. Major rivers shown are the Fodimu, Kuntinang, and others. The map also depicts numerous smaller settlements, mountains, and lakes, providing a comprehensive view of the region's geography and administrative divisions.

Jardín Botánico de Nueva York, quienes lograron importantes colecciones botánicas (Steyermarck, 1966).

Bassett Maguire, también del Museo de Historia Natural de Chicago, remontó el Cunucunuma en 1949 llegando a la base del cerro Marahuaka por primera vez, con el propósito de realizar colecciones botánicas y obtener nuevos ejemplares de la planta con la que los *so'to* fabricaban su cerbatanas descubierta por Schomburgk (Civrieux, 1959; Steyermark, 1984; Steyermark y Maguire, 1984). En esta expedición, Maguire también pudo ascender al Duida por la cara norte, donde permaneció tres días en la cima realizando colecciones botánicas (Steyermark, 1966). En 1950, Maguire regresó a la región logrando ascender el cerro Duida por la cara norte, acompañado de John Wurdack del

Podrían representar los últimos recuerdos de una efímera fundación misionera en aquel punto del río, donde ya la selva ha vuelto a imponer sus derechos. Los Maquiritare que viven actualmente en la ranchería establecida en la sabana, parecen haberse olvidado por completo de «San José» y de su historia. Este sitio es conocido por ellos como *Mawádi-ane-*

hídi. Los indios no conocen ningún Cerro cercano a la sabana que se llame «Cerro Culebra», ya que las estribaciones norte del Duida, que son inmediatas al lugar, se conocen con el nombre de *Sahoko-udu* (o *Konoto-udu*) y *Hukuri-ewiti*. En el caso del Cunucunuma, los indios actuales lo llaman sencillamente *Kúnu*. El nombre *Kúnu-hána* (Cunuana) lo hemos oído nosotros de boca de los indios del Cunucunuma (*Kúnu*) y significa estrictamente habitantes del *Kúnu*.

También destaca Civrieux que no existía una sola voz para designar la meseta del Duida pero sí muchos nombres locales y que este término era desconocido por los *so'to* en ese entonces. En relación al cerro Marahuaka, Civrieux (1959) comentaba:

Que el llamado Cerro Húha, en los mapas de Tate, no sea sino parte del nombre del mismo Cerro Marahuaka, llamado más exactamente *Marahuaka-Húha* por los indios. Este último nombre ya había sido señalado por Robert Schomburgk en su diario de viaje.

No fue sino hasta el 9 de febrero de 1975 que se alcanzó la cumbre del Marahuaka. En ese tiempo, una expedición de la Facultad de Farmacia de la Universidad Central de Venezuela y CODESUR, aterrizó con un helicóptero en la porción meridional y, a través de los esfuerzos del botánico participante, el Dr. Stephen S. Tillett, se obtuvo una colección de cincuenta y tres muestras (Steyermark, 1984). Bajo la dirección del Dr. Charles Brewer-Carías, tres expediciones adicionales fueron organizadas y alcanzaron la cima del Marahuaca en helicóptero entre 1981 y 1982, en la cual participaron científicos del Jardín Botánico de Missouri, dos botánicos de la Dirección de Investigaciones Biológicas del Instituto Nacional de Parques, el Dr. Julian Steyermark y Mario Guariglia, y tres botánicos del Jardín Botánico de New York, los doctores James Luteyn, Scott Mori y Noel Holmgren. En 1983 una expedición organizada por la Fundación Terramar, encabezada por Armando y Fabián Michelangeli, alcanzó la cumbre (Steyermark, 1984; Steyermark y Maguire, 1984).

3. RESULTADOS DE LAS EXPEDICIONES DE 1994-1996 EN LAS TIERRAS DE LOS SO'TO

En la década de los noventa, tuve la oportunidad de explorar los bosques montanos y la sabana arbustiva hacia el sur del cerro Duida, en las adyacencias a la población *so'to Sarakae-Kuru* (La Esmeralda) (03°10'21,9" N y 65°38'35,04" W) (figura 5), extendiendo la exploración por los bosques montanos altos que rodean al río Surumoni, así como también las faldas y cumbre del cerro Duida por su extremo suroeste (3°14'59" N y 65°33'58" O, GPS, Garling 8000), en un ascenso libre y apoyado con cuerdas y técnicas de escalada, superando un grado de verticalidad en paredes de hasta más de cien metros, hasta llegar a un punto en proximidad a caño Sapo y al *campamento 15* de la expedición Tyler-Duida (Gleason 1931). De igual manera, durante esos años, tuvimos la ocasión de visitar las poblaciones *Sanema-Yanoama*, situadas en Ocamo, Mavaca y Platanal en el Alto Orinoco. En 1996 visitamos la población *Kúnu-hana* de *Mawádi-anehídi* (Culebra) (03°08'41,11" N y 65°44'57,5" W), remontando el río *Kúnu* (Cunucunuma) en bongo desde el río Orinoco partiendo de la población de *Sarakae-Kuru* (La Esmeralda), visitando la población de *Kasuruña* (Acanaña) y otras aldeas *so'to*. Esta incursión que se extendió por el extremo noreste del cerro Duida (3°42'25" N y 65°42'30" O, GPS, Sony Pyxy), siguiendo la vertiente de caño Negro hasta alcanzar la cima, la hicimos con la guiada y apoyo de los *so'to* Aniceto de la población de *Sarakae-Kuru* (la Esmeralda) y Francisco Díaz de la población de *Mawádi-anehídi* (Culebra).

A partir de la convivencia con las poblaciones del norte y sur del Duida y según los datos registrados por informantes de mayor edad en estas poblaciones y del informante, el shaman Aniseto, se pudo conocer que la aldea de La Esmeralda (en los tiempos de mis visitas presidía la aldea el capitán Shamanare), le debe su nombre a un caño que surge del sur del cerro Duida, el cual es contiguo al ecotono rodeado por una extensa sabana que se proyecta hacia el este (figura 6). Dicho caño recibe el nombre en lengua *so'to* de *Sarakae-Kuru*, y «constituye el nombre verdadero indígena



FIGURA 5. Ruta de ascenso desde el sur hacia la cumbre del cerro Duida partiendo de la población de La Esmeralda durante la expedición de 1994. Se indica la posición del campamento base, el sitio de estudio en la zona de rocas de la sabana gramínea, la ubicación del caño o río La Esmeralda, el cual llaman los kúnuhana (makiritare) Saraka-kuru, y el lugar de ascenso (2150 m) en el costado suroeste del Duida, el cual recibe el nombre indígena de Denámari-üdü, como se conoce la estribación sur del Duida.

de nuestra aldea», dice Aniseto. «Este ha sido el nombre de siempre de nuestra aldea que nosotros los indios reconocemos». (Gleason, 1931), en su mapa de la región del Duida, ubica el caño pero no lo identifica. Civrieux (1959) omite el reconocimiento cartográfico del caño.

El principal objetivo de estas expediciones fue realizar una caracterización ecológica general de las distintas formaciones vegetales y otras formas de vida correspondientes a los distintos pisos altitudinales relacionados con el complejo Duida-Marahuaka, tanto por el sur como por el norte. De igual manera, inventariar y contextualizar el conocimiento referente a la distribución y especiación de especies de líquenes. Hasta ese entonces, el conocimiento referente a la biogeografía y composición de las especies líquénicas era ausente (Marcano, 2003; Marcano y Sipman, 2021). De igual manera, los zoólogos Enrique Lamarca y Antonio Descasao de la Universidad de Los Andes contribuyeron con inventariar gran parte de la fauna de invertebrados y vertebrados a distintas alturas del Duida y sus zonas adyacentes, la cual sale a la luz en este libro por primera vez después de más de veinte años. A partir del conocimiento de la diversidad y la biología de las especies animales y vegetales de esta región, resultó esencial relacionar estos datos con la visión y

conceptos utilitarios y no utilitarios que las poblaciones indígenas locales tenían con respecto a dichas especies (ver capítulo 11). De esta manera, pudimos lograr una comprensión más completa de la estructura trófica del ecosistema, al incluir al hombre y su rol de consumidor de los recursos del bosque y la sabana.

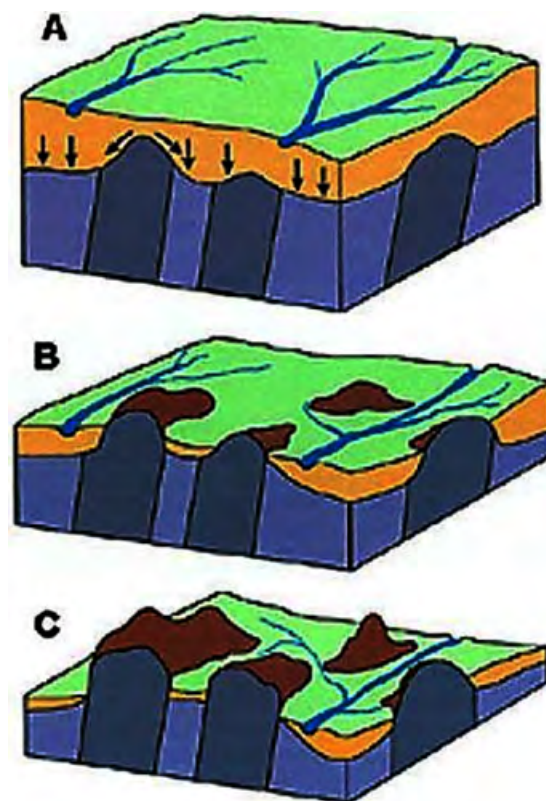


FIGURA 6. La génesis de los afloramientos graníticos de la Guayana (*inselbergs*). El estado inicial de la evolución de un *inselberg*, se inicia a partir de una llanura donde la humedad (flechas) penetra el suelo que cubre las formaciones rocosas (A). En la *interface* entre el suelo y la roca, el agua se acumula y se intensifica una meteorización profunda de la roca. Las diferencias en la roca compacta crea desigualdades en el frente meteorizado, iniciando así la esculturización de las rocas graníticas que han emergido. El material erodado es transportado mediante el drenaje así que los ápices o crestas de las rocas desiguales comienzan a romperse a través de toda la cobertura del suelo (B). A partir de la erosión y transporte se alcanza el estado final en la evolución del afloramiento (C) (desde Kluge y Budel, 2010).

4. AFLORAMIENTOS ROCOSOS O LAJAS GRANÍTICAS (INSELBERGS)

4.1. GENERALIDADES

Una particularidad en el relieve de la franja basimontana en el oeste de la Guayana es la existencia de rocas o montañas rocosas de granito (*inselberg*, del alemán, *Insel* = isla y *Berg* =

4.2. VEGETACIÓN Y ECOLOGÍA

Una característica ecológica resaltante de los afloramientos graníticos en todo el escudo de Guayana, desde la Guayana Francesa y Surinam hasta la Guayana venezolana, es la de presentar una estructura y composición florística bastante semejante entre sí (figura 7), principalmente a nivel genérico (Granville y

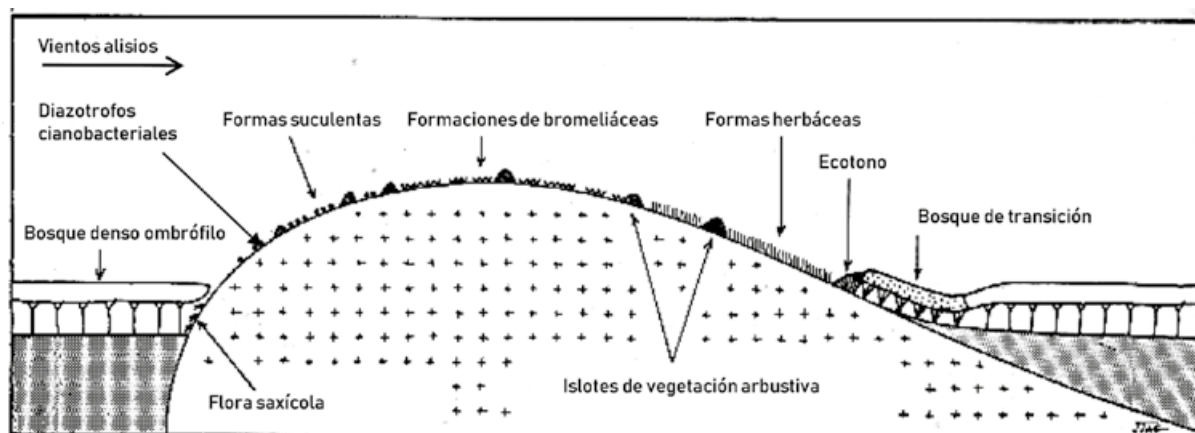


FIGURA 7. Representación esquemática de las principales formaciones vegetales de un afloramiento granítico de la Guayana (modificado de Granville y Sastre, 1973).

montaña), las cuales se han formado a partir de la erosión y disolución del bloque granítico o basamento precámbrico del escudo guayanés (figura 6). Ellos también pueden ser de gneis o de arenisca (Büdel, 1999). Estos afloramientos presentan tamaños y alturas variables, las cuales pueden llegar a constituir domos y cerros prominentes de varios kilómetros de diámetro o lajas de escasos metros (Granville y Sastre, 1973; Barthlott *et al.*, 1993; Gröger y Huber, 2007).

Los afloramientos graníticos en el Alto Orinoco se pueden encontrar, por ejemplo, en las partes bajas o adyacentes al complejo Duida-Marakuaka, en los lechos de los ríos, sin embargo son más frecuentes hacia la región del Medio Orinoco (Riina y Huber, 2003), y en la Guayana Francesa, Surinam, norte de Brasil e incluso en el escudo africano, teniendo un origen común antes de la separación de Gondwana, con una antigüedad estimada en mil quinientos millones de años (Granville y Sastre, 1973; Barthlott *et al.*, 1993).

Sastre, 1973; Sastre y Granville, 1975; Riina y Huber, 2003). Un inventario florístico preliminar de la flora de los *inselbergs* de la Guayana venezolana arrojó una cifra de seiscientos catorce especies de plantas vasculares, veinticuatro por ciento de ellas endémicas a la región de la Guayana y quince por ciento endémicas a los *inselbergs* de la región de la Guayana (Gröger y Huber, 2007).

Humboldt (1985, V: 40-41) describía estos cerros graníticos hacia la región de los raudales de Atures y Maipures (*Quituna* y *Mapara*), en el Orinoco, como de aspecto redondeado, con una altura entre setecientos a ochocientos pies, sus cumbres cubiertas por bosques de palmeras de cucurito (seje), y melastomas de flores purpúreas sobre ellas. En otras lajas graníticas describía la presencia de una variedad de especies de líquenes foliáceos «sobre el granito descompuesto», dominados por euforbias, peperomias y plantas suculentas, notando la ausencia de helechos y musgos (criptógamas). Los árboles siempreverdes, destacaba, presentaban hojas coriáceas y lustrosas,

«todo evoca allí lo más pintoresco y atrayente de cuanto contienen nuestros jardines y plantíos».

Según Groger y Huber (2007) los *inselbergs* de la Guayana venezolana están situados en las tierras bajas dentro de dos zonas climáticas. En el norte se ubican bajo un clima tropófilo macrotérmico (caliente y moderadamente seco), el cual se caracteriza por una temperatura anual promedio $> 24^{\circ}\text{C}$, una precipitación anual promedio de 1000-2000 mm, y de dos a cinco meses secos por año. Hacia el sur, los *inselbergs* se encuentran con un clima ombrófilo macrotérmico (caliente y húmedo), con una temperatura anual promedio $> 24^{\circ}\text{C}$, una precipitación anual promedio > 2000 mm y menos de dos meses secos al año.

Según mis propias observaciones, la vegetación de los afloramientos graníticos presenta las características particulares de una vegetación xerofítica baja, que se alterna con elementos de los bosques que la rodean conformando pequeños islotes (figura 8). Tres son las formaciones que caracterizan a estos afloramientos: 1, bosques densos ombrófilos; 2, bosques de transición de base, y 3, formaciones sobre los afloramientos graníticos desnudos.

4.3. BOSQUES DENSOS OMBRÓFILOS

Estos bosques están presentes en la base de todos los *inselbergs* (Granville y Sastre, 1973; Sastre y Granville, 1975), así como también en extensas depresiones o grandes grietas entre los afloramientos donde los niveles de hume-

dad son altos (Gröger, 1994, 2000; Gröger y Huber, 2007). Su fisionomía no difiere de aquella correspondiente a los bosques amazónicos o de tierras bajas macrotérmicas (Gröger y Huber, 2007). Presentan una estructura densa con árboles siempreverdes de gran altura que alcanzan hasta veinticinco metros (40) de altura. Las familias más representativas de esta formación son palmas (*Euterpe*, *Astrocaryum*, *Attalea*), apocináceas (*Geissospermum*), lauráceas, lecythidáceas, sapotáceas (*Ecclinusa*), moráceas (*Ficus*), burseráceas (*Protium*) y caesalpináceas (*Tachigalia*). En el estrato arbustivo y herbáceo se encuentran especies ombrófilas como pipéráceas (*Piper*), poáceas (*Olyra*) y theophrastáceas (*Clavija*) y en lugares pantanosos y cursos de agua se puede observar la presencia de plantas insectívoras como *Drosera*, *Genlisea* y *Utricularia*.

4.4. BOSQUES DE TRANSICIÓN DE BASE

Esta es una formación remarcable que incluye elementos del bosque ombrófilo denso y de las formaciones que crecen expuestas sobre los afloramientos graníticos. Los suelos que recubren esta zona de las lajas graníticas favorecen la aparición de este tipo de bosque que se encuentra en equilibrio entre la erosión y el aporte orgánico de las cianobacterias diazotróficas y de los bosques vecinos. Los factores limitantes son hídricos y mecánicos (Granville y Sastre, 1973). Su fisionomía está caracterizada por especies leñosas generalmente pequeñas con una significativa convergencia morfológica entre ellas (e.g. Leguminosae, Myrtaceae), una

FIGURA 8. *Inselbergs* o lajas graníticas procedentes de la Guayana venezolana, en proximidad al río Orinoco. Estos afloramientos presentan tamaños y alturas variables, las cuales pueden llegar a constituir domos y cerros prominentes o lajas de escasos metros, con una vegetación de aspecto xerofítico.



altura entre cinco y quince metros, poco estructurados y pocos densos, presentando una intensa penetración de la luminosidad (Granville y Sastre, 1973). Por consecuencia, se observa una baja proliferación de epífitas y un tapiz herbáceo donde domina el helecho *Selaginella*.

4.5. FORMACIONES SOBRE LOS AFLORAMIENTOS GRANÍTICOS DESNUDOS

Están representadas por formaciones herbáceas, islotes de vegetación arbustiva, formaciones de bromeliáceas y orquidáceas terrestres o saxícolas, formaciones de cactáceas, formaciones de diazotrofos cianobacteriales y un componente saxícola representado por distintas especies de líquenes y helechos. Las especies que crecen sobre estos afloramientos se caracterizan por exhibir con preferencia estrategias poikilohídricas, con hojas bastante esclerotizadas y/o suculentas (Granville y Sastre, 1973; Sastre y Granville, 1975; Gröger y Huber, 2007).

Entre las formas herbáceas podemos encontrar, en lajas con material orgánico disuelto, ciperáceas (*Bulbostylis*), poáceas (*Tharasya*, *Axonopus*), rubiáceas (*Perama*, *Porreria*), Velloziaceae (*Vellozia*) y xyridáceas (*Xyris*). También encontramos en lajas profundas, plantas insectívoras tales como *Utricularia* y *Genlisea* (Lentibulariaceae). Destaca en esta formación la presencia de una ciperácea endémica de características dendroide (*Bulbostylis leucostachya*). El metabolismo fotosintético entre estas especies presenta una relación $C_4/C_3 > 1$.

En los islotes de vegetación arbustiva, el material orgánico en el suelo muestra una más alta densidad, lo cual facilita el crecimiento de especies con mayor demanda de nutrientes y nitrógeno, tales como melastomatáceas (*Acanthella*, *Comolia*, *Graffenrieda*), rubiáceas (*Simira*), bignoniáceas (*Tabebuia*, *Jacaranda*), bombacáceas (*Pachira*, *Pseudobombax*), burseráceas (*Bursera*), erythroxyláceas (*Erythroxylum*), violáceas (*Rinorea*), euphorbiáceas (*Alchornea*, *Manihot*), clusiáceas (*Oedematopus*, *Clusia*), ochnáceas (*Ouratea*) y fabáceas (*Clittoria*, *Swartzia*), acompañadas de palmas como *Atta-*

lea y *Syagrus*. La altura de estas estructuras varía dependiendo del sustrato orgánico, oscilando entre (1.5)4-(4)8 m.

Según mis observaciones, las formaciones de especies saxícolas heliófilas presentes en la roca desnuda están representadas por especies de los géneros *Pitcairnia* (Bromeliaceae), *Epidendrum*, *Encyclia*, *Schomburgkia* (Orchidaceae), y el helecho *Anemia humilis* (Schizaeaceae). Estas especies integran asociaciones donde aparecen especies de *Melocatus*, *Acanthocereus* y *Hylocereus* (Cactaceae), las cuales pueden constituir poblaciones exclusivas colonizando la roca expuesta. Al revisar el metabolismo de las especies de angiospermas que componen los afloramientos graníticos desnudos (e.g. Cyperaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Orchidaceae), se descubre que la mayoría presentan un metabolismo C_4 y CAM, lo cual es de esperarse debido al estrés hídrico al cual se ven expuestas estas especies y a los altos niveles de luminosidad (heliofilia).

Las rocas están cubiertas por una capa de costras bacterianas de negruzca a parduzco oscuro, las cuales están dominadas por especies cianobacteriales con pigmentos intensos, tales como *Gloeocapsa* (paredes rojizas), *Stigonema* (paredes amarillas) y *Scytonema* (paredes amarillas o marrón) (Büdel *et al.*, 1994; Büdel *et al.*, 2000), las cuales cambian de tonalidad dependiendo de su condición de hidratación. Entre las especies epifíticas citadas por Büdel (1999) figuran: *Gloeocapsa sanguinea*, *Scytonema myochrous*, *S. crassum*, *Stigonema mamillosum*, *S. ocellatum*, *Schizothrix cf. thelephoroides*. La biomasa de las costras cianobacteriales se ha estimado en 133 mg clorofila(a)/m², lo cual es un promedio para los *inselbergs* a lo largo del Orinoco en proximidad a Puerto Ayacucho. Entre los líquenes se encuentran especies con ficobiontes cianobacteriales como *Peltula* (*P. auriculata*, *P. obscurans*, *P. tortuosa*) (Schultz *et al.*, 2000), así como también especies de Lichinaceae (Büdel *et al.*, 2000). Durante los períodos de supersaturación de agua por la época de lluvias, se observa una disminución de la fotosíntesis neta en las especies de líquenes y cianolíquenes y por consiguiente de su biomasa (Lange *et al.*, 1993a, 1994). Aunque muchas cianobacterias poseen

un mecanismo de concentrar CO₂ (MCC), tales eventos pueden limitar la ganancia de carbón fotosintético (Ziegler y Luttge, 1998). La ausencia de líquenes con algas verdes sobre la superficie de rocas en los *inselbergs* se debe a que la fotosíntesis óptima neta de estas algas ocurre en talos con contenido de agua mucho más bajo que en los cianolíquenes. En la mayoría de los líquenes con algas verdes se puede observar una fotosíntesis positiva neta con mínimos requerimientos de agua, como por ejemplo bajo condiciones de vapor. De cualquier manera, en muchos líquenes la fijación de carbón es inhibida debido al incremento de la resistencia difusiva de CO₂ en talos con alto contenido de agua (Lange *et al.*, 1993b; Green y Lange, 1994). Bajo estas circunstancias, el MCC de las cianobacterias constituye una ventaja selectiva en hábitat con muchos eventos de supersaturación de agua.

Humboldt llamó la atención acerca de la existencia de costras negras sobre la superficie granítica de estas lajas (Humboldt, 1985, V: 23-27). En base a una historia recogida por los indígenas de los raudales de Atures, la cual fue extensiva entre los misioneros de la región, señalaba la posibilidad de que dependiendo del calor, estas rocas emanan de su superficie un gas que resultara venenoso y hasta mortal, por lo cual los indios aconsejaban no dormir sobre dichas rocas. «Esta opinión es merecedora de tanta mayor atención cuando se refiere ella a un fenómeno físico que acaba de observarse en diferentes partes del globo y que todavía no ha sido suficientemente explicado», decía. El análisis de su superficie mostró la existencia de óxidos de hierro y manganeso (Humboldt, 1849; Humboldt, 1985, V: 23-27), los cuales con dificultad, consideró Humboldt que podrían ser responsables de ese efecto venenoso. Sin embargo, se hizo las preguntas «¿Qué cosa es esa costra de un negro parduzco que da a las rocas, cuando tienen una forma globulosa, el aspecto de piedras meteóricas?» «¿Cómo debe entenderse esa acción del agua que produce un depósito o un cambio de color tan extraordinario?» «¿Puede admitirse que bajo la influencia del calor excesivo y de una constante humedad pueden obrar sobre el aire las costras negras de las rocas graníticas y producir miasmas con la base triple de carbono, nitrógeno e hidrógeno? Lo dudo», responde. No obstante,

Humboldt nunca se imaginó que estaba ante la presencia de colonias de cianobacterias y cianolíquenes que al parecer constituyen estructuras microestromatolíticas (Gorbushina *et al.*, 1997, 2001; Schultz *et al.*, 2000), que modifican su coloración ante el grado de hidratación, resultando negruzcos cuando están deshidratados y pardos al estar humedecidos. Además, es muy posible, debido a que entre los productos de secreción de estos microorganismos se encuentran cianotoxinas y compuestos cianogénicos, que las altas temperaturas de la superficie granítica (> 40°C) pudieran volatilizar esos compuestos y ejercer una toxicidad. Los indígenas afirmaban, decía Humboldt, que «las rocas no son negras sino allí donde las aguas son blancas...», las rocas graníticas bañadas por las aguas negras de río Negro no toman ese aspecto de rocas meteóricas», lo cual se explica por qué las *aguas negras* presentan un efecto inhibitor del crecimiento bacteriano debido a su alta acidez (Foldats, 1962).

Sobre los afloramientos rocosos graníticos a lo largo del Bajo Orinoco, en especial del cerro La Tortuga, pude presenciar un espectáculo extraordinario: la presencia de anfibios (*Anura: Dendrobates leucomelas*) que permanecían bajo tierra adoptando la forma de pequeñas pelotitas, en un estado metabólico de bajo consumo energético (anhidrocriptobiosis), durante la época de sequía. Sin embargo, al comenzar las lluvias, pude observarlas surgiendo desde ese estado y retomando sus funciones respiratorias y de movimiento con lentitud, para luego desplegar sus extremidades.

5. FORMACIONES VEGETALES BASIMONTANAS DEL CERRO DUIDA

En las formaciones vegetales ubicadas en la franja basimontana (200-800 m), en la base del complejo Duida-Marahuaka-Huachamacari, se concentra una alta diversidad vegetal y animal. En esta franja predominan las sabanas gramíneas lisas o arbustivas, arbustales macrotérmicos a submesotérmicos (Huber, 1990; Dezzeo y Huber, 1995), junto con bosques ombrófilos macrotérmicos siempreverdes altos que limitan con las riberas de los ríos Orinoco, *Kúnu* y Padamo.

Gleason (1931: 281) narraba las características de las formaciones al norte de La Esmeralda apreciadas durante la épica expedición Tyler-Duida, destacando la espesura de la vegetación de la sabana arbustiva.

Habiendo escogido las partes altas y valles más promisorios para nuestras exploraciones, Hitchcock y yo, junto con cuatro indios, alimento para varios días, hamacas y machetes, nos hicimos en la búsqueda con lo mejor que pudimos prepararnos para ello. Nuestro camino nos hizo atravesar la sabana de La Esmeralda, a través de la densidad del bosque repleto de palmas magnificentes, hasta llegar a otra gran sabana, muy bella, situada en la base del ángulo sur del Duida. Nosotros atravesamos esta sabana y nos sumergimos nuevamente en la espesura del bosque, apareciendo ocasionalmente claros naturales repletos de hierbas espesas, conocidas como caña brava o sabanas arbustivas. Probamos manteniendo el curso de nuestro viaje paralelo con la cara sureste de la montaña, no obstante presentamos grandes retrasos ocasionados cuando nos tocó rodear grandes áreas quemadas ahora cubiertas con escombros de grandes troncos cubiertos con masas de *Heliconia*, *Costus* y otras plantas. Por lo general, fue imposible visualizar completamente la montaña, por la espesura del bosque; los vislumbres ocasionales fueron insuficientes para determinar cuál parte del Cerro estábamos viendo.

Tanto en la cara sur como en el norte del Duida (figura 9), las sabanas presentan elementos florísticos bien constituidos en asociaciones de herbazales propias de pisos macrotérmicos; también se observan sabanas lisas, en zonas de ocupación actuales por las etnias locales (*kúnu-hana*), las cuales al parecer tienen su origen de parte de grupos misioneros y colonos muy antiguos que buscaron facilitar la siembra y el desarrollo de una ganadería incipiente y otras industrias, con poco éxito (Ángel de Altoaguirre y Duvalé 1767-68; Humboldt y Bonpland, 1985, V: 341-349; Civrieux, 1959; Perera 2015).

Según mis propias observaciones, las formaciones que rodean la base al sur de este complejo, entre los doscientos a cuatrocientos metros de altura (figura 10), están constitui-

das por mosaicos de arbustos cuya altura oscila entre 0.5-8 m, consistiendo de especies de *Tococa*, *Miconia*, *Passiflora*, *Aciotis*, *Mymidone*, *Clidemia*, *Satyria*, *Polypodium* y *Dicranopteris* (Steyermark, 1966), y una amplia diversidad de líquenes y briófitos. Estas formaciones se alternan con una vegetación herbácea heliófila característica de una sabana graminosa, que se caracterizaron a partir de colecciones realizadas durante las expediciones de 1994 y 1995. Esta está representada por *Bulbostylis lanata*, *B. paradoxa*, *B. junciformes*, *Rhynchospora globosa* (Cyperaceae), *Paspalum pulchellum*, *Axonopus canescens* (Poaceae), *Perama galioides* (Rubiaceae), *Cyblanthus fulvopulverolentus*, *Ruizterania esmeraldae*, *Hiofella racemosas*, *Pitcairnia annata* (Bromeliaceae) y los helechos terrestres helioxerófito *Anemia villosa*, *Actynostachys pennula* (Schizaeaceae), *Olean-dra hirta*, y *Lindsaea stricta*. Tales formaciones se desarrollan sobre sustratos no inundables y suelos arenosos permeables, carentes de morichales (*Mauritia flexuosa*). Al revisar el metabolismo de las especies que componen los herbazales de la sabana y estudiar su respectiva anatomía, descubrimos que la mayoría presentan un metabolismo C_4 (e.g. *Bulbostylis*, *Rhynchospora*, *Paspalum*, *Axonopus*), lo cual es de esperarse debido a las condiciones de alta radiación, estrés hídrico y espacios abiertos donde se limita la acumulación de CO_2 y materia orgánica (Medina, 1977; Ramírez y Briceño, 2015).

FIGURA 9. Sabana graminosa arbustiva ubicada al norte del cerro Duida, Amazonas venezolano, en las adyacencias del río Kúnu). Foto Antonio Morales, expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD).



FIGURA 10. Resumen de los tipos de vegetación existentes al sur del cerro Duida, cerca de la población so'to, Sarakae-kuru (La Esmeralda), en proximidad al río Orinoco, Amazonas venezolano.

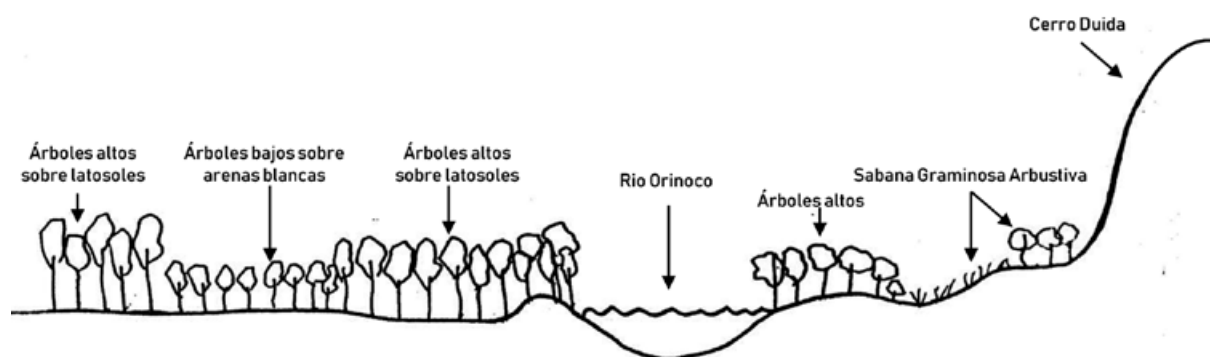


FIGURA 11. Rocas graníticas aflorando a lo largo del río Kúnu; a los lados se observan los bosques macrotérmicos ribereños, al fondo el extremo noreste del cerro Duida (colinas Amicháhi-üdü y Kudisháhe), Amazonas venezolanos. Sobre la piedra los científicos Enrique La Marca, Antonio Morales y Pietro Pietroantonio, con niños kúnu-hana de la población de Mawádi-anehídi (Culebra). Foto Ligia Galiz, expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD).

Los bosques macrotérmicos de la base del Duida son ricos en especies arbóreas de porte medio, dominados por leguminosas (Dezzeo y Huber, 1995). Hacia el extremo norte del cerro Duida, encontramos una vegetación representada por árboles altos contiguos al río Kúnu, e.g. *Recordoxylon pulcherrimum* (Leguminosae), los cuales pueden alcanzar hasta treinta y cinco metros de altura (Steyermark, 1984). Esta vegetación se desarrolla sobre suelos latosoles, que exponen en ocasiones rocas graníticas bordeando el curso del río (figura 11). Aquí se encuentra la especie endémica *Navia aliciae* (Bromeliaceae), que se observa en la selva alta a los márgenes del río, creciendo sobre rocas graníticas poco expuestas (Steyermark, 1984).

Delascio (1992) ofrece una descripción detallada de la composición y estructura de las formaciones al norte del Duida, en el sector cercano a la población de Mawádi-anehídi (Culebra) (figura 12). En la sabana dominan las especies gramíneas tales como *Andropogus se-*

lloanus y *Schizachyrium tenerum* (Poaceae). Estas especies presentan un metabolismo fotosintético C_4 (Ramírez y Briceño, 2015); *Leptocoryphium lanatum*, *Crotalaria velutina* y *Polygala timotou* también dominan la sabana. En el morichal, *Mauritia flexuosa* prevalece en una asociación con especies por lo general C_4 (Ramírez y Briceño, 2015), tales como *Axonopus compressus*, *Panicum laxum* y *Paspalum conjugatum*. Las formaciones ribereñas incluyen árboles que alcanzan hasta veinte metros de altura, donde dominan especies arbóreas tales como *Caraipa ensifolia*, *Lycania hipoleuca*, *Parkia discolor*, *Vochysia feruginea* y *V. spathiphylla*.

La descripción que hace Gleason (1931: 291) de la exuberancia de estas formaciones es insuperable:

Desde el punto de vista botánico, el bosque se puede distinguir de otros bosques amazónicos quizás por la abundancia de las palmas magníficas. Un sector en el cual las palmas mostraron una gran dominancia se apreció entre el Campo Medio y la sabana arbustiva. Aquí, el tipo de palma más llamativo presenta hojas de veinte pies (6 metros) y aparecen a primera vista como sésiles, iniciándose desde el suelo y luego arqueándose. Los individuos de este tipo son realmente jóvenes y aproximadamente cinco árboles jóvenes por cada un adulto son apreciados, árboles relativamente comunes son la Mora, tres especies de Annonaceae, *Bocagea multiflora*, *Aberemoa asterotricha*, y *Anaxagorea acuminata*, cuya corteza se emplea en la fabricación de ropa y fibras, y el árbol tabaco, cuya corteza más interna se escinde en varias capas delgadas, se emplea por los nativos para la fabricación de tabacos, Enormes clusias, bignonias, apocináceas y otras, liberan

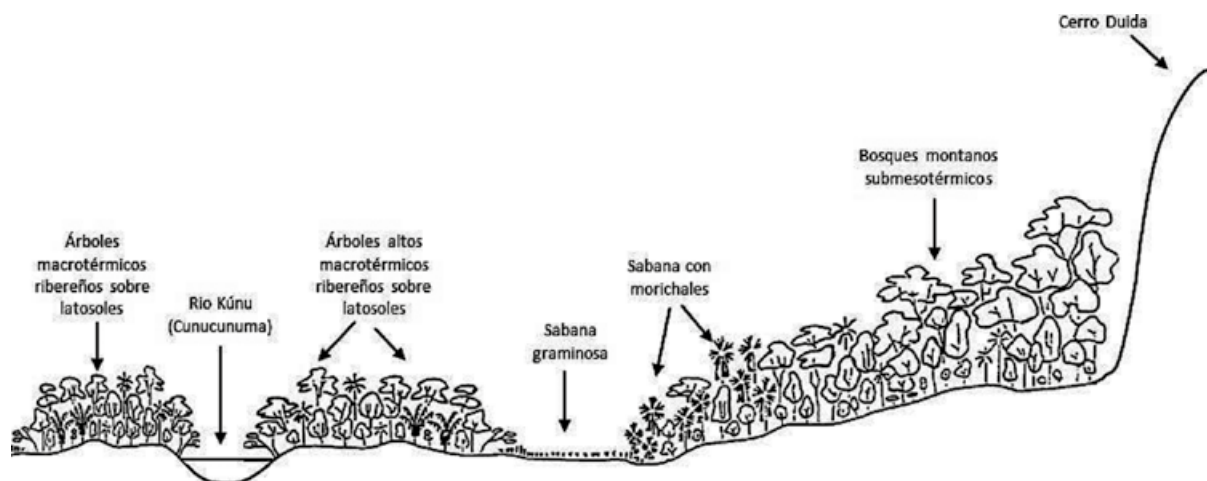


FIGURA 12. Dibujo esquemático que resume los diferentes tipos de vegetación existentes en el norte del cerro Duida, en proximidad a la población so'to de Mawádi-anehídi (Culebra), Amazonas venezolano (modificado de Delascio, 1992).

sus flores durante el curso de los meses. El diámetro promedio de los árboles (no de palmas) se encuentra entre doce a quince pulgadas (30-38 cm). Cada cincuenta yardas aproximadamente en el bosque se encuentran árboles gigantes entre tres o cuatro pies (90-120 cm). En el campo medio, como regla uno puede encontrar solo árboles de veinte pies (6 m) a través de todo el bosque.

Los ríos hacia el Alto Orinoco presentan la característica coloración de *aguas negras* (figura 13), ya notado por Humboldt (1985, V: 133-137), quien a pesar de su curiosidad sobre este hecho, no pudo lograr explicar el origen del fenómeno.

Sus aguas, vistas en grandes masas, parecen pardas como el café, o verdinegras. Son, sin embargo, las aguas más nítidas, las más claras, las más agradables al paladar. He mencionado que los cocodrilos, los zancudos y los mosquitos huyen con bastante generalidad de las aguas negras. ¿Por qué no se ha encontrado nunca un río que sea blanco en sus fuentes y negro en la parte inferior de su curso? ¿No

puede admitirse también que sea una mezcla de carbono y de hidrógeno, una materia extractiva vegetal, lo que colora los ríos negros? La frecuencia de las lluvias ecuatoriales contribuye sin duda a esa coloración por filtraciones a través de una espesa alfombra de gramíneas. No expongo estas ideas sino bajo una forma dubitativa. A pesar de todo, ¡no estaba Humboldt muy lejos de la verdad!

Fueron las investigaciones realizadas por Achille Muntz y Vicente Marcano-Echenique (1888) en París, acerca de la composición química de estas aguas, a partir de la expedición de 1887 al Orinoco, las que determinaron por primera vez que el origen de la coloración negruzca se debía a la acumulación de moléculas húmicas ácidas en la profundidad de las aguas (Urbani y Pérez-Marchelli, 2019: 281). Al respecto escribía Gaspar Marcano (1890):

D'après les récentes recherches de M. Muntz et V. Marcano, ces eaux présentent une réaction acide qui, par la concentration, augmente au point de devenir sensible au goût.

Figuras 13. Bosques macrotérmicos siempreverdes bordeando las aguas negras del río Kúnu (Cunucunuma). A. Al sur del cerro Kúshamakari (Huachamacari, en el fondo), en proximidad a la población de Mawádi-anehídi. B. Formación de bosques de porte alto antes de la población de Kasuruña (Acanaña). Fotos Ligia Galiz, expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD).



Elles sont colorées par des acides humiques libres, formés par la décomposition de la matière végétale sur un sol granitique exempt de calcaires. La coloration persiste, parce que l'absence de calcaires rend la combustion des matières organiques extrêmement lente.

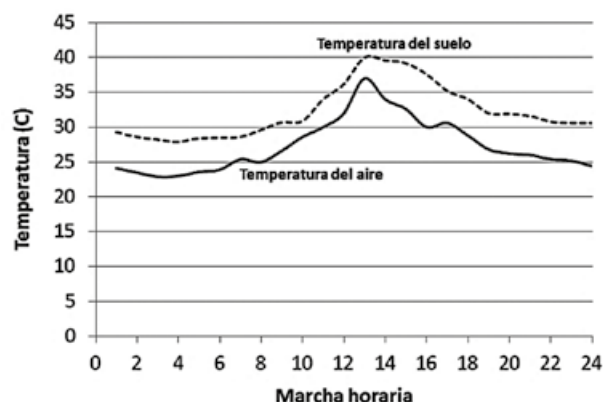
En los bosques ribereños, las especies de árboles consumen el oxígeno de tal manera que deprivan los suelos de él, interrumpiendo la oxidación necesaria para completar la síntesis del ácido húmico (Foldats, 1962; Vareschi, 1992). Por tal razón, donde el contenido de oxígeno baja a menos de 3 mg/l^{-1} en el suelo, solo se pueden formar cadenas incompletas húmicas, por lo que debido a su alta densidad, son arrastradas a la profundidad de las aguas por las lluvias, dándole la coloración oscura a los ríos. Las aguas negras, al ser pobres en electrolitos (Mg, Ca) y presentar una alta acidez (pH 4-5), ofrecen a las plantas un ambiente cercano al pésimo ecológico (Civrieux y Lichy, 1950; Foldats, 1962; Vareschi, 1992). Estas condiciones son las causas del crecimiento de un bajo número de especies de plantas, peces, reptiles, mosquitos y microorganismos en las aguas negras (Foldats, 1962). Por esta razón, Humboldt (1985) calificó estas regiones de aguas negras como *islas paradisíacas en las selvas tropicales*, notando la significativa diferencia existente con respecto a las aguas blancas del Bajo Orinoco.

La diferencia en la concentración de electrolitos es notoria en las aguas negras de los afluentes del Alto Orinoco, al compararse con las aguas blancas. Vareschi (1988) mostró que la conductividad en las aguas negras es de $9 \times 10^{-4} \mu\text{S cm}^{-1}$, mientras en las aguas blancas es de $18 \times 10^{-6} \mu\text{S cm}^{-1}$. Por tal razón, «muy pocas especies de plantas pueden poblar las riberas, pantanos y arenas de las aguas negras», afirmaba el profesor Vareschi. Además, los ríos de aguas negras pueden presentar diferencias entre sí basadas en los tipos de material húmico disueltos, lo cual está determinado por los tipos de vegetación existentes en su entorno o región (Vegas-Villarúbia *et al.*, 1988). Las condiciones geoquímicas de estas formaciones recuerdan las que caracterizaron a los bosques pantanosos anóxicos de *Lepidodendron* de la Gondwana durante el Carbonífero superior (ver capítulo 6).

5.1. CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS

Una característica bioclimática de importancia para los estudios ecofisiológicos de la Guayana es la de presentar una variación térmica diaria antes que estacional. Esta condición es común para otras regiones de la montaña tropical (Rundel, 1994; Marciano *et al.*, 2009a y b). En las sabanas gramíneas arbustivas que rodean al cerro Duida, a una altura entre doscientos a cuatrocientos metros ($3^{\circ}15' \text{ N}$, $65^{\circ}34' \text{ O}$; GPS Garling 8000), pudimos registrar una oscilación térmica diaria (diferencia entre la temperatura del aire máxima y la mínima registrada para un período de veinticuatro horas), con un valor máximo de 14°C . La temperatura del aire (figura 14) presentó un valor máximo de 35°C a las 2 pm, un valor mínimo de 21°C a la 1 am y una media de 26.5°C . El valor máximo de la temperatura en el suelo a la 1 pm, fue de 40°C , el mínimo 27.9°C a las 4 am, y la media de 31.55°C . La media mínima fue de 30.8°C y la media máxima de 32.25°C . Mientras la oscilación térmica del suelo diaria fue de 12.1°C . Los valores de humedad relativa (figura 15) no presentan una variación significativa en la época seca. El valor máximo registrado fue de ochenta por ciento y el mínimo de setenta y siete por ciento, lo que arroja una fluctuación diaria del tres por ciento. Con la finalidad de registrar los límites extremos climáticos en estas formaciones, se realizaron las mediciones de temperatura y humedad durante la época seca.

Por la ubicación latitudinal de las tierras altas de la Guayana, la irradiancia UV efectiva es mayor durante todo el año que en latitudes procedentes de regiones subtropicales (ver capítulo 3); a saber, los valores en la región de Panteipui oscilan entre los $1200\text{-}1600 \text{ J m}^{-2} \text{ PLR}$, presentando los valores más altos entre los meses de marzo a agosto (Caldwell *et al.*, 1980; Feister, 1994). La radiación UVB efectiva estimada para el rango altitudinal de las laderas inferiores del cerro Duida, es de 1.9 J m^{-2} mientras la irradiancia global efectiva UV, la cual produce respuestas en las plantas, muestra un valor de 1530 J m^{-2} (ver capítulo 3). Estos valores son suficientes para causar respuestas y daños en las plantas cuando no disponen de mecanismos de protección o escudamiento de la radiación durante



los meses de menor o ninguna nubosidad, no así en el caso de los líquenes y cianobacterias como veremos en la próxima sección.

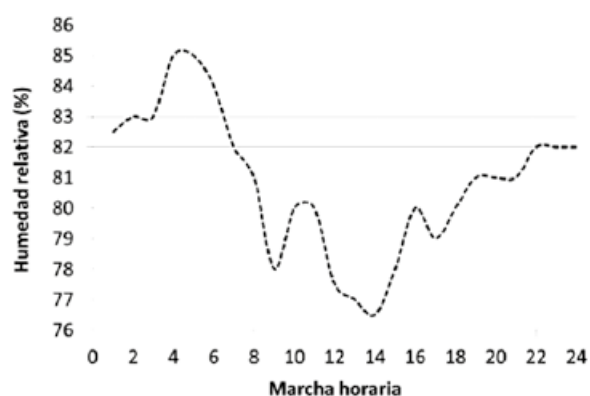
5.2. FORMACIONES VEGETALES EN LA FRANJA MONTANA DEL CERRO DUIDA

Entre las laderas y el interior de las pendientes bajas (800-1500 m) se distinguen distintos subtipos de bosques: un bosque alto de quince a veinte metros dominado por *Perissocarpa* sp. (Ochnaceae); un bosque más alto, sin embargo más abierto dominado por *Dimorphandra* sp. (Caesalpiniaceae); un bosque denso y alto, mixto sin espacios abiertos creciendo en suelos más ricos en nutrientes; y un bosque bajo dominado por *Tyleria grandiflora* (Ochnaceae) y *Neotatea longifolia* (Theaceae).

El bosque montano posee un número de especies endémicas más alto que los bosques basimontanos (Gleason 1931; Steyermark 1966; Dezzeo y Huber 1995; Riina y Huber 2003). Los bosques montanos contiguos a la base del cerro Duida presentan tres estratos arbóreos, alcanzando alturas entre los veinte y cuatro metros. Entre las familias dominantes correspondientes a los estratos alto y medio se encuentran las Anacardiaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Lacisternaceae, Moraceae, Proteaceae, Sapindaceae, Tiliaceae y Vochysiaceae.

5.3. CARACTERÍSTICAS MICROCLIMÁTICAS

Con la finalidad de registrar los límites extremos climáticos en la franja montana, se rea-



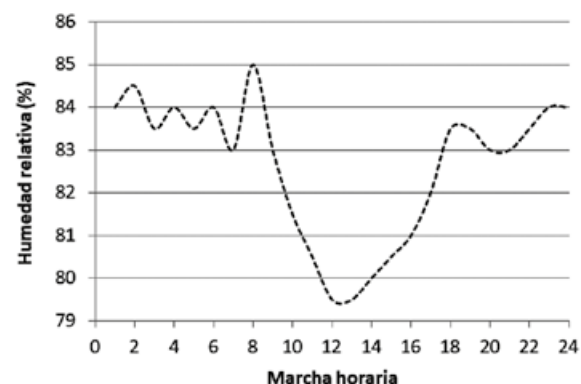
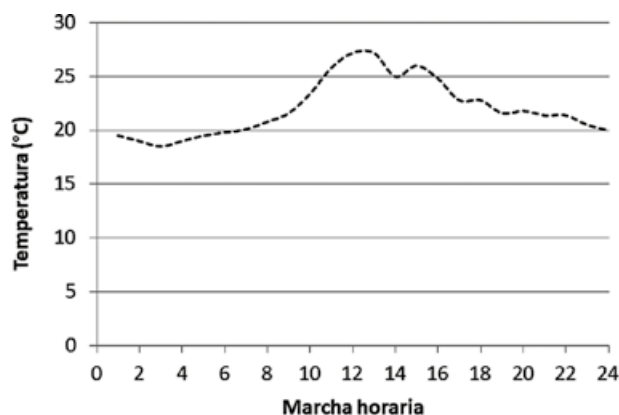
lizaron mediciones de temperatura y humedad durante la época seca, en la cumbre noreste del cerro Duida, a una altura entre 900-1200 m. Pudimos registrar una oscilación térmica diaria (diferencia entre la temperatura del aire máxima y la mínima registrada para un período de veinticuatro horas), con un valor máximo de 9°C. La temperatura del aire presentó un valor máximo de 27°C a la 1 pm, un valor mínimo de 18°C a las 3 am y una media de 22°C (figura 16). Los rangos de oscilación de temperatura del aire diaria en esta formación llaman mucho la atención, puesto que al compararlos con los rangos de oscilación en el ecotono de la sabana gramínea arbustiva al sur del Duida (14°C, 200-400 m), e incluso con los registrados en el ecotono de los bosques de galería al sur de la Gran Sabana (26.4°C, 900-1100 m; ver capítulo 7), resultan los más bajos registrados por nosotros en la Guayana. Este comportamiento de la oscilación térmica diaria atenúa las presiones selectivas en la fisiología celular de las diferentes especies que habitan en esta formación.

Los valores de humedad relativa no presentan una variación significativa en la época seca. El valor máximo registrado fue de 84.5 % y el mínimo de 79.5 %, lo que arroja una fluctuación diaria del cinco por ciento. El promedio de humedad relativa obtenido fue de 82.6 % (figura 17).

La radiación UVB efectiva, estimada para el rango altitudinal de la cumbre noreste del cerro Duida (1600-1800 m), es de 2.4 J m⁻² mientras la irradiancia global efectiva UV, que produce respuestas en las plantas, muestra un valor de 1730 J m⁻² (ver capítulo 3). Estos valores pue-

Figuras 14 y 15. Marchas horarias promediadas de las temperaturas del suelo y del aire, registradas en el ecotono de la sabana gramínea-arbustiva durante la época seca, al sur del cerro Duida, Amazonas venezolano. Se emplearon termómetros Fuess (14). Marchas horarias promediadas de la humedad relativa (%), registradas en el ecotono de la sabana gramínea-arbustiva en la época seca, al sur del cerro Duida, Amazonas venezolano. Se empleó un psicrómetro de aspiración tipo Assman (15).

FIGURAS 16 y 17. Marchas horarias promediadas de la temperatura del aire, registrada en la cumbre noreste del cerro Duida durante la época seca, Amazonas venezolano. Se emplearon termómetros Fuess (16). Marchas horarias promediadas de la humedad relativa (%), registradas en la cumbre noreste del cerro Duida, durante la época seca, Amazonas venezolano. Se empleó un psicrómetro de aspiración tipo Assman (17).



den causar respuestas y daños en las plantas cuando no disponen de mecanismos de protección o escudamiento de la radiación durante los meses de menor o ninguna nubosidad. En el caso de los líquenes y cianobacterias presentes en esta formación, disponen de la síntesis de sustancias UV-protectoras, tales como dépsidos, depsidonas y floroglucinoles los primeros, y escitonemina los segundos.

6. FORMACIONES VEGETALES ALTOTEPUYANAS

Una de las características de las cumbres de los cerros Duida y Huachamacari es la de presentar una vegetación extensiva conformada por arbustales altos y densos (Steyermark, 1966, 1984; Dezzeo y Huber, 1995; Riina y Huber, 2003). La fisionomía vegetal altotepuyana

(figura 18) es muy similar a la encontrada en la cumbre del Auyán tepui (ver capítulo 6).

Sobre las características ecológicas que pudieran influir sobre la definición de la biota en la cumbre del Duida comentaba Gleason (1931):

A pesar de las limitaciones, no fue difícil entender los factores que producen la extraña flora y fauna presentes en el Duida. En esta montaña hubo una masa elevada de cuarcita cuyos estratos antes de su alzamiento fueron profundamente laminados, siendo atacada desde el noroeste al sureste o paralelamente al escarpado suroeste. Las superficies de las cumbres vinieron a estar representadas por las crestas de dichos laminados, los valles, los corredores. Una acumulación gradual de materia vegetal, la mayoría no mezclada con material inorgánico, cubrió mucho de esta gran área de 250 millas cuadradas de superficie corrugada. En adición a esto, un clima intensamente lluvioso por nueve meses de los doce



FIGURA 18. Cerro Duida en su extremo norte. A la derecha, se puede observar la línea de transición (*timberline*) entre la zona altotepuyana representada por un *Bromelietum* y el bosque montano alto, en el fondo la población de *Mawádi-anehídi*, y el Profesor Dr. Antonio Morales-Méndez, amigo inseparable y compañero de investigaciones líquenológicas en todo el mundo. Foto tomada durante la III expedición 1996.

meses del año a causa de la altura, y una temperatura entre 50 y 60 grados Fahrenheit. El resultado de la interrelación de todos estos factores sobre cualquier organismo, los cuales fueron capaces de sobrevivir después de penetrar en el área, fue complejo, dando como resultado la biota hallada en la actualidad.

La vegetación arbustiva en el cerro Duida alcanza su mayor altura hacia el lado sur, el cual posee la mayor elevación. Sin embargo, a los dos mil doscientos metros, que es el rango altitudinal del *timberline* en Pantepui (ver capítulo 6), la vegetación arbustiva es baja, de tipo altotepuyana, presentando una altura < 3 m, mientras a los mil quinientos metros los arbustos son más altos (3-6 m), reflejando el efecto de la altura y por consiguiente de la temperatura y la radiación sobre el crecimiento de las plantas (figuras 19 y 20).

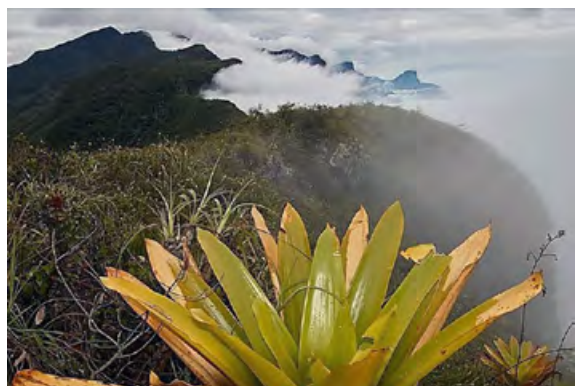


FIGURA 19. Cumbre del cerro Duida donde se aprecia *Brosdia tatei* y *B. acuminata* en el herbazal altotepuyano. Foto cortesía Javier Mesa.

La vegetación abierta altotepuyana está dominada por *Bonnetia crassa*, *Beotatea longifolia* (Theaceae), *Tyleria* sp. (Ochnaceae) y *Gleasonia duidana* (Rubiaceae) creciendo sobre suelos orgánicos (Dezzeno y Huber, 1995). En el caso de los arbustos altos de tierras intermedias, figuran los forófitos pertenecientes a las familias Theaceae (*Bonnetia*) Clusiaceae (*Neotatea*, *Clusia*), Malphiaceae (*Blapharandra*), Ochnaceae (*Tyleria*), Asteraceae (*Gongyolepis*, *Duidaea*, *Stenopadus*) y Rubiaceae (*Duidania*) (Steyermark, 1984; Riina y Huber, 2003).



FIGURA 20. Bosquecillos altotepuyanos riparios, caño Negro, cumbre central. Foto del autor durante expedición CAIAH-PNUD 1996.

En el cerro Huachamacari, la vegetación boscosa presenta su mayor altura y densidad hacia su sección occidental (1800 m), que es muy similar a la encontrada en el cerro Duida, representada por forófitos pertenecientes a las familias Theaceae (*Bonnetia*), Ochnaceae (*Tyleria*), Asteraceae (*Gongyolepis*), entre otras.

En el cerro Marahuaca, la vegetación boscosa ocupa pequeñas áreas locales, localizadas hacia el norte y hacia el sureste. Estas áreas pueden encontrarse dentro de los zanjones o cañones que proveen más resguardo y protección contra la acción desecadora de los vientos o en gradientes a lo largo de los riachuelos (Steyermark, 1984). Los forófitos varían entre 1.5-5 m de alto, los cuales incluyen a *Cyrilla racemiflora*, *Podocarpus roraimae*, *Ilex retusa*, *Schefflera umbellata* subsp. *Duidana* y *S. reticulata*, *Miconia tinifolia* var. *roraimensis*, *Drimys brasiliensis* var. *roraimensis*, *Rhamnus marahuacensis*, *Daphnopsis steyermarkii* y *Ternstroemia* sp., asociados a *Geonoma appuniana* y *Cyathea caracasana* var. *boliviana*, junto con pequeños arbustos de *Ugni myricoides*, *Psychotria jauensis*, *Vaccinium puberulum* var. *cardonae* y la bambusoide *Myriocladus confertus*.

El crecimiento boscoso en algunas laderas es relativamente pequeño y esparcido, no obstante proveen resguardo y protección contra los vientos desecantes y la radiación solar para las plantas de hojas más delicadas y delgadas tales como

Peperomia tenella var. *tenella*, *P. acuminata*, *Thelypteris arborea*, *Culcita conifolia*, varias plantas de una sola capa celular, como el helecho *Hymenophyllum plumieri* y briófitas que cubren los troncos de los árboles (Steyermark, 1984).

7. LÍQUENES DEL CERRO DUIDA

La diversidad de especies de líquenes existente en esta región es la más alta registrada para una localidad tepuyana en la Guayana occidental (Komposch y Hafellner, 1999, 2000; Marcano, 2003; Marcano y Sipman, 2021). El inventario de las especies en distintos pisos altitudinales resulta de gran importancia, con el fin de evaluar los cambios potenciales de sus hábitats como consecuencia de los cambios de temperatura y la intervención humana.

7.1. DATOS HISTÓRICOS

Los primeros registros de líquenes en el Alto Orinoco fueron realizados por Alexander von Humboldt en 1799 (1816-1831; 1985, IV: 160), hacia la zona de los raudales de Guarinuma quien identificó, creciendo sobre rocas graníticas, especies «de Psora, de Cladonias liquenosas. Me creí transportado al Norte de Europa, sobre las crestas de las montañas de gneis y de granito, entre Freiberg y Marienberg, en Sajonia. Las Cladonias me parecieron idénticas al *Lichen rangiferinus*, el *L. pyxidatus* y el *L. polymorphus* de Linneo». *Lichen rangiferinus* = *Cladonia rangiferina* y *L. pyxidatus* = *Cladonia pyxidata* (Ahti, 2000; Jørgensen *et al.*, 2008), constituyen especies cosmopolitas presentes en Europa y Suramérica (Purvis *et al.*, 1992), mientras *Psora* constituye un género restringido a zonas subtropicales, cuyas especies crecen en suelos calcáreos el cual, según Purvis *et al.*, (1992), «puede ser confundido con las escuámulas basales de Cladonia».

Richard Spruce en su viaje al Amazonas venezolano entre 1853-1854 realizó importantes colecciones de líquenes, en las inmediaciones de La Esmeralda y a lo largo de las orillas de los ríos Orinoco, Casiquiare y río Negro, incluyendo el río Cunucunuma y Pasimoni tributario del Casiquiare (Spruce 1908, I). Sus colecciones fueron estudiadas y citadas por Leighton (1866) y Müller Argoviensis (1892)

y están depositadas en BM y parcialmente en G. Leighton registró ciento veintiuna especies colectadas por Spruce procedentes del Amazonas venezolano, de las cuales diez provienen de las áreas adyacentes al cerro Duida (incluyendo La Esmeralda y la ribera del río Casiquiare) y trece constituyen especies nuevas para la ciencia. Por su parte, Müller Argoviensis registró y describió veintidós especies colectadas por Spruce desde Río Negro y sus áreas adyacentes.

A pesar de la colección tan rica en especímenes botánicos obtenida por Tate y Hitchcock (1930), no se registraron muestras de líquenes, limitándose a solo reseñar el papel de las rocas en el área de La Esmeralda, sirviendo de *escudos* para innumerables musgos, hepáticas y líquenes, y en los sustratos bajos de los bosquecillos altotepuyanos la presencia de densas poblaciones de líquenes que *sepultaban* los suelos (Gleason, 1931: 289 y 296). En 1949 y en 1951 Bassett Maguire realizó algunas colecciones de líquenes a la orilla del Cunucunuma y en la base del cerro Marahuaka, también en la cumbre del cerro Duida por la cara norte, Sus colecciones están depositadas en el herbario NY. En 1958 Karl Mägdefrau realizó colecciones de líquenes en el Alto Orinoco, durante la «expedición conmemorativa de Humboldt» (Humboldt Gedächtnis-Expedition), en los alrededores de La Esmeralda, río Ocamo, Casiquiare, río Negro, río Guainía, caño Pimichín, Yavita y río Atabapo (Mägdefrau, 1958; Huber y Wurdack, 1984). Las colecciones están depositadas en los herbarios M y VEN.

Durante los años 1981, 1982 y 1983, Julian Steyermark, en compañía de Bassett Maguire, Mario Guariglia, Francisco Delascio, Noel Holmgren, James Luteyn, Scott Mori y Charles Brewer-Carías (Steyermark y Maguire, 1984), registraron colecciones de líquenes en cuatro expediciones a las cumbres de los cerros Sipapo, Duida y Marahuaca en el estado Amazonas. Dichas colecciones fueron depositadas en los herbarios NY, US y VEN (Huber y Wurdack, 1984).

Marcano y colaboradores (Morales *et al.*, 1995; Marcano *et al.*, 1995a, b, 1996a, 1997, 2000; Marcano 2003) realizaron por primera vez colecciones sistemáticas de líquenes tanto en las faldas y cumbres de la cara norte como en la sur del cerro Duida entre los años 1994, 1995 y 1996, incluyendo los alrededores del río Cunucunuma, y las poblaciones de Culebra y La Esmeralda, lo cual arrojó un género (Marcano *et al.*, 1996), seis especies nuevas para la

ciencia, y treinta y un nuevos registros para la Guayana venezolana. Las colecciones de líquenes (más de 900 especímenes) fueron depositadas en los herbarios B, TFAZ, U (en L), VEN y duplicados en un herbario privado (V. Marcano).

Tabla I. Frecuencia de taxones por familias presentes en el cerro Duida y sus áreas adyacentes, Amazonas venezolano (Marcano y Sipman 2021)

Familias*	Géneros	Especies
Arthoniaceae	4	6
Caliciaceae	3	4
Candelariaceae	1	1
Cladoniaceae	1	27
Coccocarpiaceae	1	9
Coenogoniaceae	1	4
Collemataceae	1	1
Gomphilaceae	3	4
Graphidaceae	21	51
Hygrophoraceae	2	2
Icmadophilaceae	1	1
Lecanoraceae	1	2
Lobariaceae	1	2
Megalosporaceae	1	1
Opegraphaceae	1	1
Parmeliaceae	7	17
Pertusariaceae	1	1
Pilocarpaceae	4	4
Porinaceae	3	5
Pyrenulaceae	1	3
Ramalinaceae	6	8
Ramboldiaceae	1	1
Roccellaceae	5	8
Stereocaulaceae	2	2
Strigulaceae	2	3
Telochistaceae	1	1
Trypetheliaceae	4	36
TOTAL	80	205

* Según clasificación de Lücking *et al.*, (2016a).

Una caracterización de la distribución vertical de microlíquenes en un bosque basimontano cercano al río Surumoni, tributario del Orinoco, localizado diecinueve kilómetros al suroeste del Duida, fue realizado por un equipo de la Universidad de Graz, Austria entre 1997 y 1998 (Komposch y Hafellner 1999, 2000), reconociendo un total de ciento dieciséis especies descritas, ciento treinta y cuatro especies indeterminadas y diez especies nuevas para la ciencia (Komposch *et al.*, 2002; Aptroot y Lücking, 2016; Aptroot *et al.*, 2016). Las colecciones de líquenes fueron depositadas en los herbarios GZU y parte de ella en VEN.

Más recientemente, Marcano y Sipman (2021), en un estudio mas completo y detallado, registraron doscientas especies descritas, ciento cincuenta especies indeterminadas, ochenta géneros y veintisiete familias, y cinco especies y una variedad nuevas para la ciencia procedentes del Parque Nacional Duida-Marahuaca. Entre las especies descritas se encuentran ciento sesenta y dos presentes en la franja basimontana, treinta y ocho en la franja montana, veinticuatro en la franja altotepuyana y veinte endémicas.

7.2. COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

Un total de doscientas cinco especies y ochenta géneros de líquenes descritos se han registrado. Los ascomicetes liquenizados presentan el mayor número de especies (203) y géneros (78). Los basidiomicetes liquenizados están representados por dos especies y dos géneros (*Cora*, *Dictyonema*). Se registran veintisiete familias correspondientes a trece órdenes (*sensu* Lücking y al. 2016a) (tabla I). Las Graphidaceae presentan el mayor número de especies (51), seguida por las Trypetheliaceae (36), Cladoniaceae (27) y Parmeliaceae (17). La importancia de las Graphidaceae se refleja por el mayor número de géneros (21), seguida por las Parmeliaceae (7), y las Ramalinaceae (6), Roccellaceae (5) y Trypetheliaceae (4). Los géneros mejor representados son *Cladonia sensu lato* (27 spp.; incluyendo el subgen. *Cladina*; Stenroos y al. 2002), *Astrothelium* (21 spp.), *Ocellularia* (13 spp.), *Polymeridium* (9 spp.), *Coccocarpia* (9 spp.), *Parmotrema* (7 spp.), *Myriotrema* (7 spp.), *Fissurina* (5) y *Graphis* (4).

Según nuestro informante el shamán *kúnu-hana* Aniseto, las especies de *Túna-hero-ne* (*Parmotrema*) (con atranorina en su corteza superior, gris clara), se emplean como medicina. Primero, se quema suavemente el *no-nejena* (liquen) y la ceniza se cocina, luego se cuela y se toma el bebedizo a temperatura ambiente, con la finalidad de calmar y curar la tos y la gripe.

7.3. DISTRIBUCIÓN ALTITUDINAL

Las familias mejor representadas en la franja basimontana son las Roccellaceae (8 spp., 100 %), Trypetheliaceae (34 spp., 94.4 %), Coccolarpiaceae (8 spp., 88.9 %), Ramalinaceae (7 spp., 88 %) y Graphidaceae (44 spp., 86.3 %). Las Stereocaulaceae, Lobariaceae y Strigulaceae se encuentran exclusivamente en la franja montana, mientras las Parmeliaceae se encuentran bien representadas en esta franja (7 spp., 41.17 %). En la franja altotepuyana observamos una alta frecuencia de Cladoniaceae, con 13 (48 %) especies creciendo en esta formación (Marcano y Sipman, 2021).

El mayor número de taxones se concentra en la franja basimontana (0-800 m), con ciento sesenta y dos especies y cincuenta y nueve géneros, seguida de la franja montana (800-1500 m) con treinta y ocho especies y dieciocho géneros y la franja altotepuyana (> 1500 m), con veinticuatro especies y once géneros (tabla II).

Algunas especies pueden compartir los pisos altitudinales del bosque montano y la vegetación altotepuyana. Existe una reducción del número de especies y géneros en la medida que aumenta la altura (Marcano y Sipman, 2021). Este fenómeno, el cual es inverso en los Andes tropicales desde los doscientos metros hasta los tres mil metros (Marcano *et al.*, 1996b; Marcano, 1994, 2003; Wolf, 1993a y b; Sipman, 1995, 1999, 2002; Marcano y Castillo, 2021), pudiera ser explicado por el carácter oligotrófico de los suelos en la franja altotepuyana (e.g. suelos ácidos, con deficiencia de nutrientes) y condiciones climáticas extremas basadas en vientos fuertes y radiación UV intensa (Huber, 1988, 1995a; Rull *et al.*, 2005).

Se aprecia una más alta diversidad de macrolíquenes en los bosques montanos altos y en la zona altotepuyana que en las partes bajas, lo cual ha sido observado por otros autores para la región del Pantepui y Amazonas venezolano (Ahti, 1987, 1991; Sipman, 1992; Sipman y Aptroot, 1992; Ahti y Sipman, 2013a y b). No obstante, la diversidad y número de especies de microlíquenes es menor en las partes altas cuando se compara con las partes bajas (Komposch y Hafellner, 1999, 2000).

Un número de ciento nueve especies se han registrado en las distintas formaciones vegetales que corresponden al cerro Duida (Marcano y Sipman, 2021). Se encuentran en la franja basimontana del cerro Duida un género endémico

Tabla II. Frecuencia de taxones de líquenes presentes en distintos pisos altitudinales en el cerro Duida y sus áreas adyacentes, Amazonas venezolano (Marcano y Sipman, 2021)

Intervalo altitudinal (m) *	Temperatura (°C)	Número de géneros	Número de especies
Franja basimontana			
0-800 m	25-27	59	162
Franja montana			
800-1500 m	17-24	18	38
Franja altotepuyana			
1500-2200 m	12-17	11	24

* Según datos de Veillon (1989), Huber (1988a, 1995b, d) y registros propios.

monoespecífico *Bulbothricella amazonensis* (Parmeliaceae) (Marcano *et al.*, 1996a) y otras seis especies endémicas, *Cladonia duidana* V. Marcano y A. Morales, *Pertusaria orinoquensis* V. Marcano, *Xanthoparmelia esmeraldensis* V. Marcano y A. Morales (sabana graminosa arbustiva) (Marcano y Sipman, 2021) y *Coccocarpia duidensis* (Marcano *et al.*, 1995a), *Sticta kunuhana* V. Marcano y *S. spruceana* V. Marcano (bosque montano bajo) (Marcano y Sipman, 2021). Otras tres especies endémicas, *Stereocaulon follmannii* (figura 21) (Marcano *et al.*, 1995b), *Pseudohepatica duidensis* (Marcano *et al.*, 2000) y *Dictyonema duidense* V. Marcano (Marcano, 2021b), se ubican en la franja altotepuyana. *Lepraria arbuscula* (Nyl.) Lendemer & Hodk. var. *fumarprotocetrarica* V. Marcano se ubica tanto en el bosque montano alto como en la franja altotepuyana (Marcano y Sipman, 2021).

Un total de diez especies se conocen presentes en el cerro Marahuaca procedentes de su cumbre, mientras ciento nueve especies de las áreas adyacentes al cerro Duida (Marcano y Sipman, 2021). *Ancistrosporella curvata*, *Ancistrosporella psoromica*, *Astrothelium dicoloratum*, *Astrothelium komposchii*, *Bogoriella macrocarpa*, *B. xanthonica*, *Polymeridium alboflavescens*, *P. pyrenastroides*, *Pseudopyrenula cryptotheca* y *Pseudopyrenula hexamera* se conocen solo desde los bosques montanos bajos, en cercanía a las orillas del río Surumoni, un tributario del Orinoco ubicado quince kilómetros al suroeste de La Esmeralda y diecinueve kilómetros del cerro Duida (Komposch *et al.*, 2002; Aptroot y Lücking, 2016, Aptroot *et al.*, 2016).

7.4. FORMAS DE CRECIMIENTO

Los líquenes (*nonejena*, en la lengua indígena de la etnia makiritare) se presentan en cuatro biotipos o formas de crecimiento principales: foliácea, fruticulosa (incluyendo cladoniformes), crustácea (incluyendo formas granulosas y escuamulosas) y gelatinosa, mientras *Coenogonium* es el único taxón que presenta especies felpadas. Las formas fruticulosas están bien representadas por *Cladonia*, *Eumitria*, *Lepraria*, *Oropogon*, *Pseudohepatica*, *Siphula* (figura 22) y

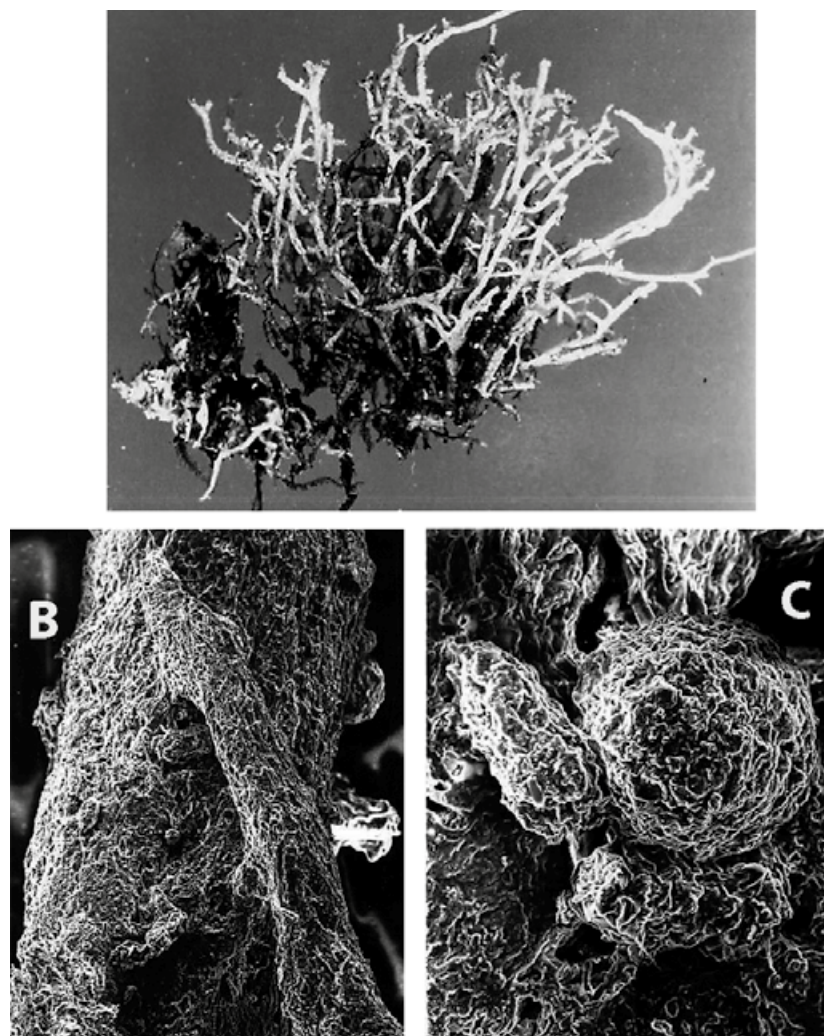


FIGURA 21. Stereocaulaceae. A. *Stereocaulon follmannii* (L. Galiz & V. Marcano Ama-204) constituye la única especie de este género conocida para el escudo de Guayana (Marcano *et al.*, 1995b; Sipman, 2002b). B. Superficie superior de pseudopodecio mostrando superficie con epicortex poreado. C. Vista superior de cefalodios mostrando superficie ondulada y poreada (Marcano *et al.*, 1995b; Marcano y Sipman, 2021). La especie más afín es *S. novogranatense* I. M. Lamb, conocida solo para los páramos de Colombia, Ecuador y Venezuela (Marcano y Castillo, 2020). Su modelo de distribución sugiere un típico caso de vicariancia a partir de una antigua migración procedente de los Andes tropicales (ver capítulo 5).

Stereocaulon, mientras las foliáceas están representadas por *Bulbothricella*, *Bulbothrix*, *Coccocarpia*, *Dictyonema*, *Hypotrachyna*, *Parmotrema*, *Pyxine*, *Sticta* y *Xanthoparmelia*. *Leptogium* es el único taxón gelatinoso conocido. El mayor número de especies muestra una forma de crecimiento crustácea (134 spp., 66 %), seguida de la forma fruticulosa (37 spp., 18.1 %) y foliácea

Tabla III. Frecuencia de taxones de líquenes presentando distintas formas de crecimiento y sustratos procedentes del cerro Duida y sus áreas adyacentes, Amazonas venezolano (Marcano y Sipman, 2021)

Rasgo Bioecológico	FBM 0-800 m	FM 800-1500 m	FA > 1500 m	Total
<i>Forma de Crecimiento</i>				
Crustácea	123	13	4	134
Fruticulosa*	19	18	17	37
Foliácea	22	5	2	28
Gelatinosa	–	1	–	1
Felpada	4			4
<i>Sustrato**</i>				
Corticícola	131	12	7	141
Terrícola	14	10	9	24
Folícola	9	4	–	13
Saxícola	6	3	2	11
Humícola	5	6	5	7
Muscícola	1	2	–	2
Liquenícola	2	2	–	3

* Incluye las cladoniformes
** Los totales para las especies según el sustrato no son absolutos, dado que una especie puede presentar varios tipos de adaptaciones bioecológicas.

FIGURA 22 *Siphula carassana* Müll. Arg. está restringida al escudo de Guayana donde habita en laderas rocosas de arenisca y cuarcita expuestas. En el Amazonas venezolano, la única localidad desde donde ha sido reportada es en las cumbres del cerro Duida. También se conoce en la Guayana oriental (Chimantá, Roraima, Guaiquinima), Amazonia de Colombia y Norte de Brasil (Marcano, 2021a; Marcano y Sipman, 2021).



(28 spp., 13.7 %) (tabla III) (Marcano y Sipman, 2021). Estas formas de crecimiento están asociadas a una determinada región y estrategia bioecológica (Rogers, 1990; Komposch y Hafellner, 2002), encontrándose una dominancia de especies crustáceas en la franja basimontana (123), mientras en la franja montana (13 spp.) y especialmente en la altotepuyana (4) el número es bajo (tabla 3). Las formas fruticulosas presentan un número de especies similar en las tres franjas. Los líquenes foliáceos son más frecuentes en la franja basimontana con veintitrés especies, mientras en la faja montana se identi-

caron solo cinco de ellas (Marcano y Sipman, 2021). La abundancia en la franja basimontana de líquenes crustáceos, con respecto a otras formas de crecimiento y zonas de vida se debe, en parte, a la variedad de sustratos favorables para el crecimiento en el bosque (Komposch y Hafellner, 2002). Aunque algunas especies de la franja montana también constituyen líquenes crustáceos, sin embargo, los fruticulosos (18 spp.) se aprecian con cierta mayor frecuencia. En ambas franjas las especies crustáceas están presentes tanto en el sotobosque como en el dosel del bosque. La alta densidad y diversidad de forófitos y bajas poblaciones de epífitas vasculares y briofitas observadas constituyen factores principales que determinan el éxito en la colonización de los líquenes del bosque en la franja basimontana en todos los estratos de su estructura vertical (e.g. A, B, C) (Richards, 1996; Hernández-Rosas, 2000; Komposch y Hafellner, 2000). En la franja montana, al igual que en la franja altotepuyana, la mayor parte de las especies son fruticulosas, destacando en esta última formación las densas poblaciones de *Cladonia*

que como alfombras recubren el piso de los bosquecillos en la cumbre (figura 23) (Marcano y Sipman, 2021).

Se ha afirmado que los grupos con formas de crecimiento fruticulosa y foliácea son bien representados en las regiones altas tropicales (Wolf, 1993a y b; Sipman, 1995, 2002), mientras los crustáceos se aprecian menos importantes, lo cual resulta contrario en las tierras bajas, donde los crustáceos constituyen la forma dominante y los fruticulosos y foliáceos son menos frecuentes (Komposch y Hafellner, 1999, 2000, 2002).

7.5. SUSTRATOS DE CRECIMIENTO

El mayor número de especies mostró ser corticícola (141 spp., 68.8 %), seguidas por las terrícolas (24 spp., 11.8 %), las folícolas (13 spp., 6.4 %) y las saxícolas (11 spp., 5.4 %) (tabla IV). La disponibilidad de los distintos tipos de sustratos depende, no solo de las características ecológicas de los pisos altitudinales, sino también del grado de afectación humana de las zonas (figura 24). En la sabana graminosa arbustiva, cuyas extensiones son en su mayoría de origen antrópico, destaca la presencia de *Buellia*, *Candelaria*, *Coccocarpia*, *Hypotrachyna*, *Lecanora* y *Xanthoparmelia* creciendo sobre rocas de granito y arenisca. Las especies que crecen en sustratos corticícolas son prevalecientes en la franja basimontana (131), mientras que en la franja altotepuyana se observa un menor número de especies corticícolas (7 spp.). A pesar de la frecuencia de forófitos en esta franja, una de las razones del menor número de especies corticícolas puede ser la limitada disponibilidad de condiciones físico-químicas apropiadas en los sustratos allí presentes —además de encontrar una alta competencia establecida por los briofitos—, por lo cual los sustratos terrestres o húmícolos pueden ser preferidos.

En el cerro Duida y sus áreas adyacentes, *Candelaria*, *Pertusaria* y *Xanthoparmelia* se aprecian creciendo sobre rocas; *Cryptothecia*, *Graphis*, *Myriotrema* y *Ocellularia* sobre cortezas; *Bacidia*, *Badimia* y *Strigula* sobre hojas. Otros géneros como *Astrothelium*, *Eumitria*,



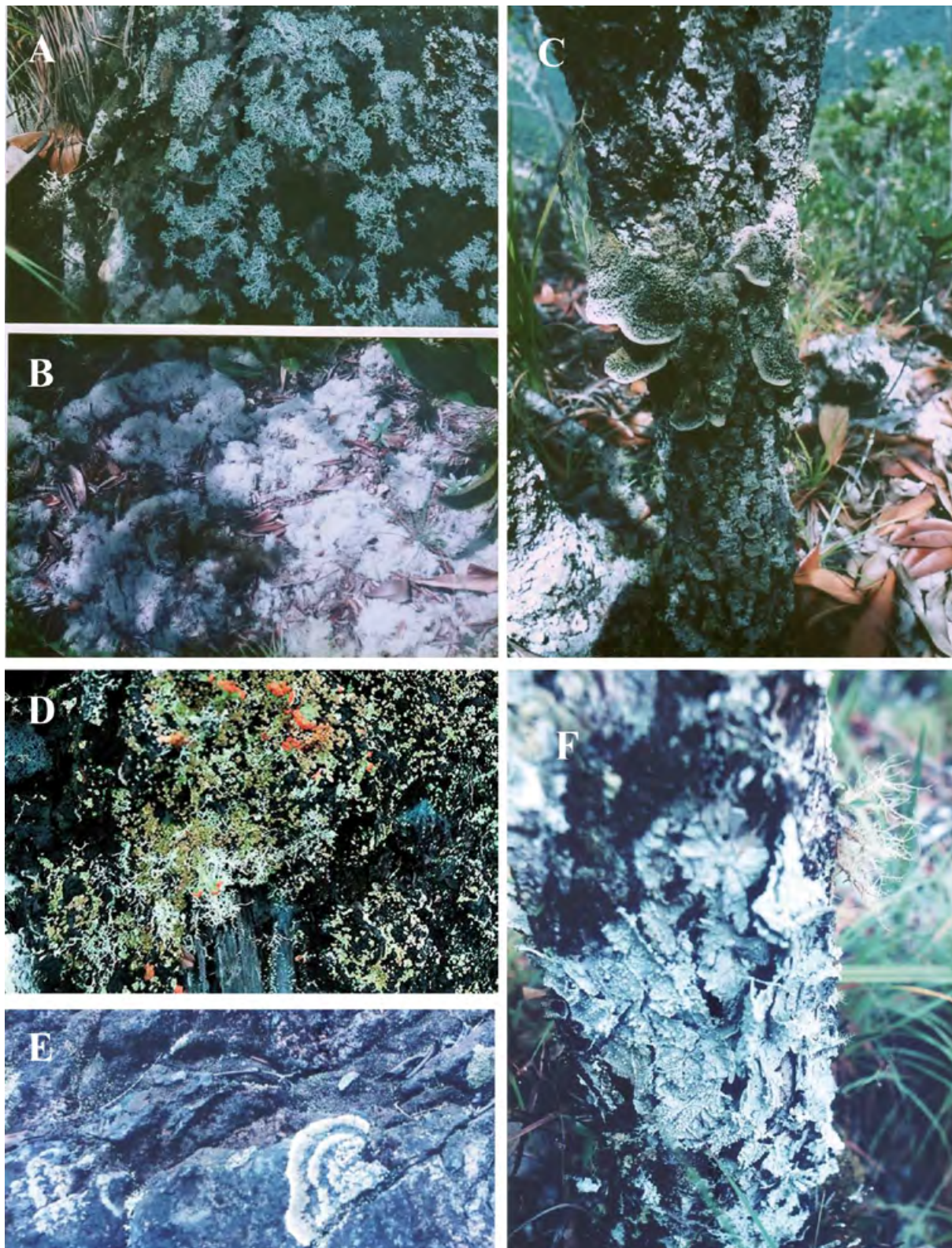
FIGURA 23. Cumbre del cerro Duida en su ascenso por el sector noroeste (Jukudi-Jidi) desde la población de Mawádi-anehídi (Culebra). Se aprecia un bosquecillo altotepuyano y densas poblaciones del líquen endémico en forma de cojín *Cladonia densissima* (Cladoniaceae) creciendo como alfombras en espacios abiertos. En la foto nuestro guía de la etnia kúnu-hana (so'to) Luis Díaz. Foto del autor durante expedición de 1996 (CAIAH- GTZ-PNUD).

Hypotrachyna, *Oropogon* y *Parmotrema* pueden encontrarse creciendo sobre rocas, musgos o cortezas. Aunque las especies de *Cladonia* son en su mayoría terrestres, pueden hallarse también creciendo en una diversidad de sustratos (e.g. corticícola, muscícola, húmícola).

7.6. DIVERSIDAD QUÍMICA Y METABOLISMOS

La densidad de los bosques basimontanos y montanos obliga a algunas especies a desarrollar estrategias para conquistar espacios donde puedan capturar la mayor cantidad posible de luz, que es necesario para el ficobionte, por lo que se exponen en espacios relativamente abiertos dentro del bosque (Sipman y Harris, 1989; Komposch y Hafellner, 2000, 2002). Los microlíquenes en estas zonas de vida carecen por lo general de una diversidad y complejidad de metabolitos secundarios (Rivas Plata *et al.*, 2012; Aptroot y Cáceres, 2014; Lücking *et al.*, 2009, 2016b; Aptroot y Lücking, 2016), lo cual se en-

FIGURA 24. Líquenes creciendo en diferentes sustratos en la cumbre del cerro Duida, estado Amazonas. A. *Coccocarpia prostrata* (liquenícola). B. *Cladonia densissima* (terrestre). C. *Dictyonema duidense* (corticícola). D. Comunidad de líquenes epifíticos fruticosos (*Cladonia miniata*, *Eumitria baileyi*) creciendo sobre un arbusto tepuyano. E. Líquen litófilo (*Xanthoparmelia neopropaguloides*). F. *Pertusaria* con *Eumitria baileyi* (corticícolas). Fotos del autor.



tiende debido a desarrollarse en ambientes umbrófilos donde penetran escasamente las radiaciones PAR y UV. No es así entre las especies que crecen en la sabana graminosa-arbustiva o en la franja altotepuyana, donde la diversidad de compuestos UV escudantes (viz. dépsidos, depsidonas, floroglucinoles) es alta.

En la franja basimontana las especies de *Astrothelium* sintetizan antraquinonas y algunas liquexantona, en *Ocellularia* y *Polymeridium* xantonas, mientras en *Coccocarpia* algunas especies pueden sintetizar tanto antraquinonas y xantonas en el mismo talo. En el caso de las Graphidaceae, hay géneros que pueden sintetizar depsidonas y xantonas, viz. *Graphis*, *Myriotrema*. En el Amazonas de Brasil, las especies de *Astrothelium* sintetizan también liquexantona o xantonas (Cáceres y Aptroot, 2017). Este comportamiento bioquímico, generalizado para sustancias con relativa poca capacidad UV escudante como las xantonas y antraquinonas (Marcano *et al.*, 2010a y b), refleja las bajas presiones selectivas fotobiológicas a las que las especies se ven expuestas en estas formaciones. De allí que el ficobionte dominante entre los folícolas y corticícolas esciófilos hallados esté representado por algas verdes.

Los altos valores de radiación UVB efectiva e irradiancia global efectiva UV absorbida por los líquenes en el dosel, ecotonos y en la franja altotepuyana pueden causar daños a nivel molecular que afectan las funciones celulares cuando no disponen de mecanismos de protección o escudamiento de la radiación, principalmente durante los meses de mayor incidencia de radiación UV y de menor o ninguna nubosidad. En todo caso, estos líquenes disponen de sustancias UV-protectoras, en su mayoría sintetizadas en la médula, tales como los ácidos girofórico, tamnólico, didímico, condidímico, subdidímico (dépsidos), ácidos protocetrárico, succinprotocetrárico, fumarprotocetrárico, estíctico, noresíctico, y salazínico (depsidonas). Otras sustancias, también UV-protectoras, son sintetizadas en la corteza, como la atranorina (dépsido) y los ácidos úsnicos (floroglucinoles) (Rundel, 1978; Bjerke *et al.*, 2002; Rojas *et al.*, 2008; Marcano *et al.*, 2010a y b), y la escitonemina en el caso de los simbioses cianobacteriales pre-

sentes en especies de *Dictyonema*, *Leptogium* y *Sticta* (García-Pichel y Castenholz, 1991; Proteau *et al.*, 1993). Por ejemplo, el ácido tamnólico, que presenta fuertes absorciones en 306 nm (UVB λ max) y 324 nm (UVA λ max), es sintetizado por *Cladonia*, *Pertusaria* y *Siphula*, mientras el ácido protocetrárico y sus agregados son frecuentes en *Cladonia*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Parmotrema*, *Ramboldia* y *Stereocaulon*, los cuales presentan fuertes absorciones en 307 nm (UVB λ max) y 322 nm (UVA λ max) (Marcano *et al.*, 2010a y b).

Según Büdel (1999), cuando las sabanas presentan condiciones secas, aproximadamente 5000 m² son colonizados por cianolíquenes y 3000 m² por cianobacterias. En las sabanas húmedas, los valores cambian a 850 m² para cianolíquenes y 22 400 m² para cianobacterias. La fijación total de CO₂ por año⁻¹ calculada como equivalente a la respiración en oscuridad para la fotosíntesis es de 67 kg CO₂ año⁻¹ (8.4 g CO₂ m⁻² año⁻¹) bajo condiciones climáticas de sabanas arbustivas, 217 kg CO₂ año⁻¹ (27 g CO₂ m⁻² año⁻¹) para la sabana seca, and 281 kg CO₂ año⁻¹ (12 g CO₂ m⁻² año⁻¹) para las sabanas húmedas. En los ecosistemas de sabana, las cianobacterias y cianolíquenes contribuyen considerablemente con la producción de materia orgánica, con una producción primaria promedio neta de 200 ± 2000 g año⁻¹ (sabana) y 10-300 g materia seca por m⁻² año⁻¹ (semidesiertos) (Larcher, 1994), lo cual compensa de manera significativa las condiciones oligotróficas y tóxicas de los suelos y contribuye positivamente en la minimización del impacto del calentamiento global.

7.7. RELACIONES BIOGEOGRÁFICAS

Se conocen 18 (8.9 %) taxones endémicos, de los cuales ocho provienen del cerro Duida y los otros diez de las áreas adyacentes; sesenta y nueve especies (33.8 %) presentan una distribución neotropical, setenta y cinco (37 %) pantropical y diecisiete (8.3 %) cosmopolita (tabla IV). Un total de veintitrés especies (11.3 %) presentan una distribución restringida al escudo de Guayana. Las Cladoniaceae presentan un ni-

vel de endemismo bastante importante en el escudo de Guayana, con una distribución a alturas > 800 m (Ahti, 1983, 1987, 1991; Ahti y Sipman 2013a y b). Se conocen dos géneros endémicos: *Pseudohepatica*, con dos especies distribuidas una (*P. pachyderma*) en el Auyán tepui, estado Bolívar (Jørgensen, 1993) y la otra (*P. duidensis*) en el cerro Duida, estado Amazonas (Marcano *et al.*, 2000), y *Bulbothricella*, conocido solo del cerro Duida, estado Amazonas (Marcano *et al.*, 1996a). También varias especies endémicas de los géneros de macrolíquenes *Coccocarpia*, *Stereocaulon*, *Hypotrachyna* (Hale, 1975, 1976; Sipman, 1992; Sipman y Aubel, 1992; Marcano *et al.*, 1995a, b, 1997a) y crustáceos *Astrothelium*, *Bogoriella*, *Myriotrema*, *Ocellularia*, *Polymeridium* y *Thelotrema* (Harris, 1984, 1993; Sipman, 1992; Komposch y Hafellner, 1999, 2000; Komposch *et al.*, 2002; Aptroot y Cáceres, 2014; Lücking *et al.*, 2009; 2016b; Aptroot y Lücking, 2016) han sido descritas del escudo de Guayana y Amazonas venezolano. Aunque la diversidad y riqueza podría ser aparentemente menor que en los Andes (Marcano *et al.*, 1996b; Sipman, 2002; Sipman *et al.*, 2008), la diversidad de líquenes permanece inexplorada en más del cincuenta por ciento del área de la Guayana-Amazonia. En todo caso la diversidad es tan alta en los bosques bajos (Komposch y Hafellner, 1999, 2000) como la encontrada en otros bosques bajos tropicales suramericanos (Aguirre, 2008; Rincón-Espitia, 2011). Números de especies similares en tepuyes y sus áreas adyacentes han sido descritos para los cerros Roraima (276) y Guaiquinima (216) (Sipman, 1992; Sipman y Aptroot, 1992).

Un rasgo que llama la atención sobre la distribución de los taxones altotepuyanos es la presencia de géneros frecuentes en los páramos andinos, tales como *Cladonia*, *Dictyonema*, *Hypotrachyna*, *Lepraria*, *Oropogon*, *Siphula* y *Stereocaulon* (Marcano *et al.*, 1996b; Sipman *et al.*, 2008; Marcano, 2021). *Lepraria arbuscula*, en el Duida, posee un hábito humícola, creciendo sobre paredes de arenisca (Marcano *et al.*, 1997), asociada con *Stereocaulon follmannii* (Marcano *et al.*, 1995b), y *Siphula carassana*, en una zona de transición entre el bosque montaño alto y la vegetación arbustiva alto tepuyana.

En cambio, en los Andes venezolanos, *L. arbuscula* presenta un hábito terrícola, creciendo entre musgos, en zona de bosques siempreverdes primitivos, a una altura entre 750-2400 m (Marcano *et al.*, 1997); se puede encontrar asociada con otras especies de *Stereocaulon* y con *Siphula pteruloides* Nyl. Otro rasgo distintivo entre las poblaciones de *L. arbuscula* en ambas regiones es la composición química. En el Duida la especie presenta solo el ácido fumarprotocetrárico (var. *fumarprotocetrarica*), mientras que en los Andes venezolanos, están presentes los ácidos protocetrárico, escuamático y baeomicésico (var. *arbuscula*) (Marcano *et al.*, 1997; Marcano y Sipman, 2021).

Tabla IV. Frecuencia y porcentaje de taxones líquénicos presentes en el cerro Duida y sus áreas adyacentes correspondiendo a distintos elementos biogeográficos

Elemento biogeográfico	Géneros (%)	Taxones (%)
Endémico	1(1.3 %)	20(9.8 %)
Escudo de Guayana	1(1.3 %)	23(11.2 %)
Neotropical	9(11.4 %)	68(33.2 %)
Pantropical	34(43 %)	74(36. 1 %)
Cosmopolita	26(33 %)	17(8.3 %)

Por otra parte, el género *Oropogon* está representado en el cerro Duida por dos especies, *O. formosanus* y *O. loxensis*, las cuales están presentes de igual modo en los Andes venezolanos y en Colombia, ocupando la zona de páramo entre los 2200 y 4400 m (Marcano *et al.*, 1996b, Sipman *et al.*, 2008); *O. loxensis* está presente en otros sectores de Pantepui (Sipman y Aptroot 1992). Entre las especies de *Cladonia* presentes en los Andes venezolanos y en el cerro Duida se encuentran *C. corallifera*, *C. confusa*, *C. didyma*, *Cladonia granulosa*, *C. miniata*, *C. rangiferina*, *C. steyermarkii* y *C. subradiata* (Marcano *et al.*, 1996b; Ahti y Sipman, 2013a). El resto de las especies de *Cladonia* presentan una distribución restringida a la región del escudo de Guayana o Pantepui (Ahti, 1987, 1991, 1992; Ahti y Sipman, 2013a y b). Otras especies (no estrictamente andinas) presentes de igual modo en el Duida y los Andes ve-

nezolanos (Marcano *et al.*, 1996b) son: *Astrothelium phaeothelium*, *Coccocarpia erythroxyli*, *C. palmicola*, *Coenogonium linkii*, *Cora pavonia Dictyonema sericeum*, *Herpothallon rubrocinctum*, *Megalospora tuberculosa*, *Ocellularia cavata*, *Ocellularia perforata*, *Parmotrema crinitum*, *P. prae-sorediosum*, *P. dilatatum* y *P. sulphuratum*. Mientras las siguientes especies se encuentran en los Andes de Colombia y el Duida y sus áreas adyacentes: (Sipman *et al.*, 2008) *Arthonia complanata*, *Bacidia ischnospora*, *Byssoloma leucoblepharum*, *Candelaria concolor*, *Chiodecton sphaerale*, *Cladonia confusa*, *C. corallifera*, *C. didyma*, *C. granulosa*, *C. miniata*, *C. rangiferina subsp. abbayesii*, *Coccocarpia erythroxyli*, *Coenogonium linkii*, *C. luteum*, *Dichosporidium nigrocinctum*, *Graphis lineola*, *Herpothallon rubrocinctum*, *Lecanora tropica*, *Leptogium phyllocarpum*, *Mazosia melanophthalma*, *M. pilosa*, *M. tumidula*, *Myriostigma filicinum*, *Myriotrema olivaceum*, *Oropogon formosanus*, *O. loxensis*, *Parmotrema dilatatum*, *Ramboldia russula* y *Sticta orizabana*. *Anomompha lecanorina* está presente también en los Andes de Ecuador.

Una afinidad entre la flora de plantas superiores altotepuyana con la flora de la alta montaña andina ha sido destacada por varios autores (Steyermark, 1966; Maguire, 1970; Huber, 1988; Berry *et al.*, 1995; Berry y Riina, 2005). Al respecto, Huber (1988, 1995b) señalaba que cerca de unos cincuenta géneros de helechos y angiospermas presentan estrechas relaciones con la flora de las zonas montañosas de los Andes. Algunos ejemplos de géneros andinos bien representados en la flora de Pantepui son: *Schefflera* (Araliaceae), *Disterigma*, *Pernettya* y *Thibaudia* (Ericaceae), *Cortaderia*, *Chusquea* y *Neurolepis* (Poaceae), y *Podocarpus* (Podocarpaceae). Sin embargo, Sipman (2002) no encontró una afinidad aparente entre la flora líquénica de los Andes con la flora de las tierras altas de la Guayana, pero sí entre la primera con la flora líquénica del sudeste de Brasil y con la flora líquénica del monte Roraima (Sipman y Aptroot, 1992).

Un resumen de las especies de líquenes presentes en las distintas formaciones ecológicas del cerro Duida, incluyendo su hábito ecológico, es dada en las tablas V, VI y VII.

8. DIVERSIDAD DE VERTEBRADOS E INVERTEBRADOS

Las exploraciones efectuadas por la expedición Tyler-Duida (Tate, 1939a) revelaron una elevada riqueza y diversidad de especies animales en los alrededores de los cerros Duida, Huachamacari y Marahuaka, las cuales destacan al compararse con la Gran Sabana o con la región de Pantepui *sensu stricto*.

Tate (1939a) logró descubrir un mundo auténticamente perdido y nuevo para la ciencia, en el cual registró la presencia de cuarenta y cuatro especies y treinta y cinco géneros de mamíferos entre la sabana y la cumbre del Duida, algunas de ellas endémicas, entre las que figuran: *Didelphis marsupialis*, *Metachiropterus oposum*, *Metachirus nudicaudatus*, *Marmosa tyleriana* (endémica al Duida), *Marmosa demararae esmeraldae*, *Marmosa murina duidae*, *Caluromys philander*, *Caluromys laniger ochropus*, *Dasypterus kappleri*, *Cyclopes didactylus melini*, *Tamandua tetradactyla longicaudata*, *Bradypus tridactylus*, *Guerlinguetus aestuans macconnelli*, *Guerlinguetus gilvularis*, *Hadrosaurus igniventris duida*, *Proechimys cayennensis cayennensis*, *Proechimys cayennensis o'connelli*, *Echimyus armatus macroura*, *Isothrix bistriatus*, *Dasyprocta fuliginosa*, *Cuniculus paca*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Chalcomys aerosus saturatus*, *Zygodontomys microtinus stellae*, *Zygodontomys microtinus stellae*, *Oryzomys trinitatis*, *Oecomys guianae caicarae*, *Thomasomys macconnelli macconnelli*, *Nectomys squamipes rattus*, *Mustela frenata meridana*, *Pteronura brasiliensis brasiliensis*, *Tayra barbara barbara*, *Grisson vittata*, *Felis concolor*, *Felis pardalis*, *Felis onca*, *Felis tigrina*, *Cebus apella apiculatus*, *Alouatta senicula stramineus*, *Callicebus torquatus lugens*, *Pithecia chiropotes*, *Aotus trivirgatus*, *Tapirus terrestris*, *Tagassu tajacu*, y *Mazama nemorivaga*.

Durante las tres expediciones llevadas a cabo al cerro Duida y sus áreas adyacentes por mi equipo (1994, 1995 y 1996) se realizaron colecciones sistemáticas de vertebrados (principalmente reptiles y anfibios) e invertebrados —a través de métodos convencionales de captura—, los cuales consistieron en: 1, colecta manual con malla entomológica a lo largo de los caminos de acceso a la selva y en el interior

Tabla V. Cuadro-resumen de taxa de líquenes frecuentes en la sabana gramínea arbustiva de las laderas inferiores del complejo Duida-Marahuaka (200-300 m) colectados durante las expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD)*

Especie	Hábitos ecológicos
Arthoniaceae	
<i>Herpothallon aurantiacoflavum</i>	Corticícola, bosques, esciófila
Caliciaceae	
<i>Buellia trachyspora</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
<i>Gassicurtia coccinea</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
<i>Pyxine obscurascens</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
Cladoniaceae	
<i>Cladonia peltastica</i>	Suelos de arenisca, heliófila a subheliófila
<i>Cladonia duidana</i>	Terrestre en suelos rocosos, heliófila a subheliófila
<i>Cladonia corallifera</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
<i>Cladonia didyma</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
<i>Cladonia secundana</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
<i>Cladonia subradiata</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
Coccocarpiaceae	
<i>Coccocarpia duidensis</i>	Liquenícola sobre <i>Parmotrema</i> ,
Coenogoniaceae	
<i>Coenogonium linkii</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Coenogonium luteum</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Coenogonium acrocephalum</i>	Corticícola, bosques, esciófila
Graphidaceae	
<i>Ampliotrema amplius</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Graphis lineola</i>	Corticícola, bosques, esciófila
Lecanoraceae	
<i>Lecanora sp.</i>	Litófila, heliófila
Parmeliaceae	
<i>Bulbothricella amazonensis</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Hypotrachyna consimilis</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
<i>Parmotrema dilatatum</i>	Terrestre, sabana y ecotonos, subheliófila
<i>Parmotrema praesignis</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Parmotrema subcinitum</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
<i>Xanthoparmelia esmeraldensis</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
Pertusariaceae	
<i>Pertusaria orinoquensis</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
Teloschistaceae	
<i>Caloplaca saxicola</i>	Sobre rocas de arenisca en lugares abiertos
Trypetheliaceae	
<i>Astrothelium phaeothelium</i>	Corticícola, bosques, esciófila
<i>Pseudopyrenula cryptotheca</i>	Corticícola, bosques, esciófila

* Según Marcano y Sipman (2021).

Tabla VI. Cuadro-resumen de taxa de líquenes frecuentes en el bosque montano de las laderas inferiores del complejo Duida-Marahuaka (800-1500 m) colectados durante las expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD)

Especie	Hábitos ecológicos
Arthoniaceae	
<i>Herpothallon aurantiacoflavum</i>	Corticícola en arbustos
Caliciaceae	
<i>Gassicurtia coccinea</i>	Corticícola en bosques abiertos
<i>Pyxine obscurascens</i>	Litófila en ecotonos
Cladoniaceae	
<i>Cladonia crassiuscula</i>	Humícola o terrestre
<i>Cladonia spinea</i>	Terrestre en ecotonos y sabanas arenosas blancas
Coccocarpiaceae	
<i>Coccocarpia erythroxili</i>	Epífita en bosques abiertos
Graphidaceae	
<i>Ocellularia cavata</i>	Corticícola en arbustos
<i>Graphis koreaiensis</i>	Epífita en bosques abiertos
<i>Ampliotrema lepadinoides</i>	Corticícola en ramas altas de los troncos de árboles
<i>Ocellularia perforata</i>	Corticícola en arbustos
<i>Ocellularia rhabdospora</i>	Corticícola en bosques húmedos
<i>Pseudochapsa albomaculata</i>	Corticícola sobre arbustos expuestos de pobre desarrollo
<i>Leucodecton glaucescens</i>	Corticícola en arbustos
<i>Myriotrema neofrondosum</i>	Corticícola en arbustos
<i>Ocellularia squamuloides</i>	Corticícola en arbustos
<i>Stegobolus subwrightii</i>	Corticícola en bosques húmedos
Lecanoraceae	
<i>Lecanora tropica</i>	Corticícola en arbustos
Lobariaceae	
<i>Sticta kunuhana</i>	Epífita en bosques con musgos húmedos y en pendientes rocosas
<i>Sticta spruceana</i>	Epífita en bosques con musgos húmedos y en pendientes rocosas
Megalosporaceae	
<i>Megalospora tuberculosa</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
Parmeliaceae	
<i>Bulbothrix klementii</i>	Epífita sobre árboles y arbustos
<i>Parmotrema subcaperata</i>	Epífita sobre árboles y arbustos
<i>Parmotrema sulphuratum</i>	Epífita sobre árboles y arbustos
<i>Parmotrema praesorediosum</i>	Epífita sobre árboles y arbustos
Pilocarpaceae	
<i>Eugeniella psychotriae</i>	Folícola en árboles de bajo crecimiento
Porinaceae	
<i>Clathroporina enteroxantha</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
<i>Porina tetracerae</i>	Epífita sobre arbustos y palmas en el sotobosque
Pyrenulaceae	
<i>Pyrenula marginata</i>	Epífita en árboles
Ramalinaceae	
<i>Badimia dimidiata</i>	Folícola en árboles de bajo crecimiento
Ramboldiaceae	

Especie	Hábitos ecológicos
<i>Ramboldia russula</i>	Epífita y a veces litófila en lugares sombreados
Trypetheliaceae	
<i>Astrothelium cinnamomeum</i>	Sobre placas de arenisca en bosques húmedos con musgos
<i>Astrothelium buckii</i>	Epífita en árboles
<i>Polymeridium catapastum</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
<i>Polymeridium quinqueseptatum</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
<i>Polymeridium subcinereum</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
<i>Polymeridium dithecium</i>	Epífita sobre arbustos expuestos
Strigulaceae	
<i>Strigula subtilissima</i>	Folícola en árboles de bajo crecimiento
<i>Strigula nemathora</i>	Folícola en árboles de bajo crecimiento

Tabla VII. Taxa de líquenes frecuentes en las cumbres tepuyanas del complejo Duida-Marahuaka (> 1500 m) colectados durante las expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD)*

Especie	Hábitos ecológicos
Cladoniaceae	
<i>Cladonia argentea</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia densissima</i>	Terrestre en sustratos bajos de bosquecillos
<i>Cladonia dendroides</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia furfuraceoides</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia guianensis</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia peltastica</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia submedusina</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia miniata</i>	Humícola, sobre paredes de arenisca
<i>Cladonia pulviniformis</i>	Terrestre, saxícola, subheliófila
<i>Cladonia rangiferina</i>	Humícola, sobre paredes de arenisca
<i>Cladonia signata</i>	Terrestre sobre suelos de arenisca, expuestos
<i>Cladonia steyermarkii</i>	En suelos delgados cubriendo rocas de arenisca, heliófila
<i>Cladonia variegata</i>	Humícola, sobre paredes de arenisca
<i>Cladonia vareschii</i>	En suelos delgados cubriendo rocas de arenisca, heliófila
<i>Coccocarpia prostrata</i>	Corticícola
Hygrophoraceae	
<i>Cora pavonia</i>	Humícola, muscícola, en lugares sombreados y húmedos
<i>Dictyonema sericeum</i>	Corticícola en forófitos de baja estatura
Icmadophilaceae	
<i>Siphula carassana</i>	Sobre rocas de arenisca y cuarcita expuestas
Parmeliaceae	

Especie	Hábitos ecológicos
<i>Eumitria baileyi</i>	Corticícola en forófitos de baja estatura
<i>Oropogon loxensis</i>	Corticícola en forófitos de baja estatura
<i>Oropogon formosanus</i>	Corticícola en forófitos de baja estatura
<i>Xanthoparmelia neopropaguloides</i>	Sobre rocas en lugares expuestos
Ramalinaceae	
<i>Pseudohepatica duidensis</i>	Humícola, muscícola, en lugares sombreados y húmedos
Stereocaulaceae	
<i>Lepraria arbuscula</i>	Humícola, sobre paredes de arenisca
<i>Stereocaulon folmannii</i>	Humícola, sobre paredes de arenisca

* Según Marcano y Sipman (2021).

de ella; 2, la instalación de trampas aéreas, cebadas con excrementos frescos, carroñas y/o frutas fermentadas, suspendidas en las ramas de los árboles a una altura adecuada y dispuestas en lugares a lo largo de los ríos y quebradas, en el interior de la selva y claros de vegetación, producto de la caída de los árboles de gran tamaño, y 3, disposición de trampas de hoyo o caída (*pitfall*) en el suelo de la selva, cebadas con excrementos, carroñas o frutas fermentadas.

El material zoológico colectado se depositó en la colección de vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA) y en la colección entomológica de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes (CEULA), Mérida, Venezuela. Las muestras fueron preparadas, estudiadas e identificadas por los zoólogos Antonio Descesao, Jaime Péfaur y Pascual Soriano de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes y por el herpetólogo Enrique La Marca de la Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes. Nuevas adiciones al inventario fueron logradas por el autor en estos últimos veinte años. Otras especies incluidas en la lista fueron identificadas a partir de técnicas observacionales sin realizar colecciones físicas (tabla VIII). El material y registros etnozoológicos se describen en el capítulo 11.

Se registraron quince especies de anfibios, entre los que destacan tres especies de Bufonidae, cuatro especies de Dendrobatidae y tres especies de Hylidae (tabla III). Entre las espe-

cies de ranitas endémicas a los cerros Duida y Marahuaka figura *Colostethus shrevei* (Dendrobatidae) (La Marca, 1996). Esta especie fue colectada (ULABG 4607) durante la expedición CAIAH-GTZ-PNUD, el 19 de febrero de 1996 por el gran herpetólogo, Dr. Enrique La Marca, en la región del Alto Kúnu, en proximidad a la población de *Mawádi-anehídi* (Culebra) a trescientos cincuenta metros, entre rocas a orillas de un pequeño riachuelo. En el mismo sector se colectó *Colosthetus brunneus*, *C. shrevei*, *Dendrobates leucomelas* y *Eleutherodactylus* sp., y un reptil *Plica plica* (Tropiduridae) (La Marca, 1996).

Las especies de *Dendrobates* en la Guayana (e.g. *D. leucomelas*, *D. steyermarki*) (ver capítulo 4) tienen la capacidad de asimilar alcaloides (pumiliotoxina PTX 323a) procedentes de determinadas hormigas Formicinae de los géneros *Brachymyrmex* y *Paratrechina*, sintetizados a partir del ácido fórmico y acumularlos en el

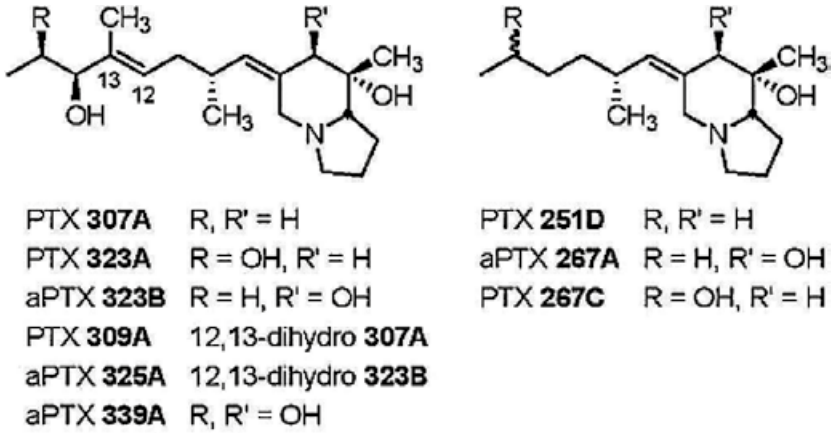


FIGURA 25. Las pumiliotoxinas PTX están presentes en los *Dendrobates* de la Guayana (e.g. *D. leucomelas*, *D. steyermarki*) y constituyen alcaloides de la clase indolizina de efecto letal en insectos, artrópodos, reptiles y mamíferos. Aunque no son producidas por los *Dendrobates*, las PTX les otorga unas ventajas selectivas superiores al resto de las especies de ranas, por recurrir a una estrategia de defensa de relativos bajos costos energéticos (ver capítulo 4). Las alopumiliotoxinas aPTX son producidas a partir de la hidroxilación de las PTX (Saporito et al., 2004).

Tabla VIII. Taxa de invertebrados colectados en el Alto Orinoco y zonas adyacencias al complejo Duida-Marahuaka durante las expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD)

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
VERTEBRADOS	MAMMALIA	QUIROPTERA	Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i>
	REPTILIA	CROCODYLIA	Alligatoridae	<i>Caiman crocodylus crocodylus</i>
		AMPHISBAENIA	Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena spurrelli</i>
		LACERTILIA	Gekkonidae	<i>Gonatodes annularis</i>
		SQUAMATA	Tropiduridae	<i>Plica plica</i>
			Gymnophthalmidae	<i>Neusticurus racenisi</i>
			Elapidae	<i>Micrurus psyche psyche</i>
			Boidae	<i>Boa constrictor</i>
			Viperidae	<i>Bothrops atrox</i> <i>Lachesis mutus</i>
	AMPHIBIA	ANURA	Bufonidae	<i>Bufo ceratophrys</i> <i>Bufo granulosus</i> <i>Ceratophrys cornuta</i>
			Centrolenidae	<i>Centrolene pulidoi</i> <i>Centrolene pleurolineata</i>
			Dendrobatidae	<i>Colosthetus brunneus</i> <i>Colosthetus shrevei</i> <i>Dendrobates leucomelas</i>

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
INVERTEBRADOS	ARACHNIDA	SCORPIONIDA	Hylidae	<i>Eleutherodactylus</i> sp.
				<i>Hypsiboas boans</i>
				<i>Hypsiboas benitezi</i>
				<i>Stefania marahuaquensis</i>
			Leptodactylidae	<i>Dischidodactylus duidensis</i>
			Microhylidae	<i>Elachistocleis ovalis</i>
			Pipidae	<i>Pipa pipa</i>
		ARANEAE	Buthidae	<i>Tityus culebrensis</i>
				<i>Tityus urbinai</i>
			Chactidae	<i>Broteochactas yekuanae</i>
			Theraphosidae	<i>Avicularia avicularis</i>
				<i>Avicularia variegata</i>
				<i>Theraphosa blondi</i>
			Araneidae	<i>Gasteracantha cancriformis</i>
				<i>Bertrana rufostriata</i>
				<i>Witica crassicauda</i>
				<i>Witica cayana</i>
				<i>Micrathena clypeata</i>
				<i>Micrathena quadriserratta</i>
				<i>Micrathena schenkeli</i>
				<i>Micrathena</i> sp.
				<i>Magneriana tauricornis</i>
			Zodariidae	<i>Leprolochus spinifrons</i>
			Pisauridae	<i>Architis nitidopilosa</i>
		Salticidae	<i>Freya guianensis</i>	
			<i>Lyssomanes quadrinotatus</i>	
			<i>Sassacus resplendens</i>	

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
	INSECTA			
		COLEOPTERA		
			Scarabaeidae	<i>Oxysternum festivum</i> <i>Coprophanaeus pluto</i> <i>Deltochilum gibbosum</i> <i>Deltochilum</i> sp. <i>Eurysternus velutinus</i> <i>Eurysternus caribaeus</i> <i>Eurysternus ventricosus</i> <i>Eurysternus hirtellus</i> <i>Eurysternus foedus</i> <i>Eurysternus cayennensis</i> <i>Ontherus</i> sp. <i>Dichotomius boreus</i> <i>Canthon cyanellus</i> <i>Canthon septenmaculatus</i> <i>Canthon lituratus</i> <i>Canthon steinheili</i> <i>Onthophagus clypeatus</i> <i>Cyclocephala amazona</i> <i>Cyclocephala testacea</i>
INSECTA		COLEOPTERA		
Scarabaeidae				<i>Cyclocephala bicolor</i> <i>Enema pan</i> <i>Gymnetosoma holosericea</i> <i>Gymnetosoma bajula</i> <i>Hoplopyga liturata</i> <i>Pseudomacraspis affinis</i>
			Cicindelidae	
			Buprestidae	
		ORTHOPTERA		
			Proscopidae	
			Pyrgomorphidae	
			Rolameidae	

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
			Acrididae	
				<i>Adelotettix gigas</i>
				<i>Drymacris nebulicola</i>
				<i>Abracris flavolineata</i>
				<i>Abracris obliqua</i>
				<i>Rhachricreagra nothra</i>
				<i>Rhachricreagra obsidian</i>
				<i>Rhachricreagra</i> sp.
HYMENOPTERA			Formicidae	
				<i>Ection burchelli</i>
				<i>Ection jansoni</i>
				<i>Ection vagans</i>
				<i>Labidus predator</i>
				<i>Neivamyrmex fumosus</i>
				<i>Neivamyrmex spoliator</i>
				<i>Atta cephalotes</i>
				<i>Atta</i> sp.
		Agaonidae		
				<i>Blastophaga</i> sp.
		Apidae		
				<i>Bombus ephippiatus</i>
				<i>Eulaema meriana</i>
				<i>Eulaema bombiformis</i>
				<i>Euglossa</i> sp.
				<i>Exaerete</i> sp.
HYMENOPTERA				
		Antrophoridae		
				<i>Centris aethyctera</i>
				<i>Centris furcata</i>
		Vespidae		
				<i>Polistes</i> sp.
				<i>Polybia diguetarea</i>
				<i>Polybia rejecta</i>
HOMOPTERA				
		Cicadidae		
				<i>Fidiciana mannifera</i>
				<i>Majeorona bovilla</i>

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
ODONATA			Fulgoridae	<i>Quesada gigas</i>
				<i>Fulgora</i> sp.
			Libellulidae	
				<i>Megaloprepus hastatus</i>
				<i>Megaloprepus coerulatus</i>
<i>Megaloprepus modestus</i>				
LEPIDOPTERA			Papilionidae	<i>Megaloprepus ornatus</i>
			Papilionidae	<i>Parides childrenae</i>
				<i>Papilio torquatus</i>
				<i>Eurytides dolicaon</i>
				<i>Eurytides protesilaus</i>
			Pieridae	
				<i>Archonias tereas</i>
				<i>Appias drusilla</i>
				<i>Leptophobia caesia</i>
				<i>Perrhybris pyrrha</i>
				<i>Ascia monuste</i>
				<i>Phoebis rurina</i>
				<i>Phoebis philea</i>
				<i>Phoebis sennae</i>
			Nymphalidae	
				<i>Colobura dirce</i>
				<i>Historis odius</i>
				<i>Baeotus baeotus</i>
				<i>Biblis hyperia</i>
				<i>Hamadryas februa</i>
				<i>Hamadryas iphtime</i>
				<i>Panacea procilla</i>
				<i>Dynamine salpensa</i>
				<i>Dybamine chryseis</i>
				<i>Marpesia coresia</i>
<i>Marpesia chiron</i>				
<i>Eunica malvina</i>				
<i>Eunica mugdonia</i>				
LEPIDOPTERA				
			<i>Catonephele numilia</i>	
			<i>Callicore pitheas</i>	

Taxa	Clase	Orden	Familia	Género y especie
				<i>Siproeta stelenes</i>
				<i>Siproeta spaphus</i>
			Morphidae	
				<i>Morpho achilles</i>
			Brassolidae	
				<i>Caligo oileu</i>
				<i>Caligo illioneus</i>
				<i>Caligo memmon</i>
				<i>Opsiphanes quiteria</i>
			Satyridae	
				<i>Taygetis</i> sp.
				<i>Manataria maculata</i>
				<i>Cissia metaleuca</i>

tejido superficial de su dorso (> 50 µg/100 mg de piel) (Saporito *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2016).

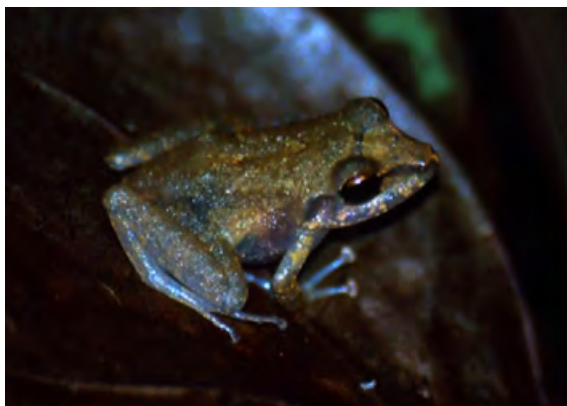
Estas sustancias (figura 25) presentan poderosos efectos neuromusculares, al bloquear los canales de sodio y potasio en las células (Vandendriessche *et al.*, 2008). Otras sustancias como las alopumiliotoxinas aPTX 267a (> 50 µg/100 mg de piel) y 323B (> 5 µg/100 mg de piel) sí son producidas por las *Dendrobates*, pero solo mediante la hidroxilación de las pumiliotoxinas PTX (Daly *et al.*, 2003; Saporito *et al.*, 2004). De esta manera, *D. leucomela* no requiere modificar por camuflaje o mimetismo (como muchas ranas) su fenotipo a fin de lograr una apariencia que la haga desapercibida ante sus posibles depredadores, lo cual refleja requerimientos energéticos relativamente menores, manteniendo con carácter permanente su fenotipo basado en colores llamativos. Esta respuesta ha sido calificada como un caso de aposematismo (*apo*, que significa ‘lejos’ o ‘aparte’ y *sema*, ‘señal’, lo que puede traducirse como uso de señales de advertencia) (Santos *et al.*, 2003; Mappes *et al.*, 2005; Santos y Cannatella, 2011), debido a que rasgos atractivos a los sentidos son destinados a alejar a sus depredadores. Sin embargo, la atracción y muerte que experimentan los mosquitos podría constituir una ventaja para su captura y alimentación (Weldon *et al.*, 2006). De igual manera, esta estrategia podría ser empleada para capturar otros insectos o presas.

Entre las especies endémicas de escorpiones (*Monata*, en *so'to*) colectados en las partes bajas de la base sur del cerro Duida-Marahuaka, destaca *Broteochactas yekuanae*, *Tityus culebrensis* y *T. urbinai*, estas dos últimas especies de *Tityus* fueron descritas por el gran especialista Dr. Gonzáles-Sponga (1994). Una diversidad significativa de arañas fue registrada, y están representadas por diecisiete especies y cinco familias.

Entre las serpientes figuran *Micrurus psyche psyche*, *Boa constrictor*, *Bothrops atrox* y *Lachesis mutus*. Los coleópteros registrados están representados por veintiocho especies pertenecientes a cuatro familias, siendo las Scarabeidae la más representativa con veinticinco especies. Los ortópteros están representados por cuatro familias y trece especies. Los himenópteros mostraron cinco familias y diecinueve especies, donde las Formicidae están representadas por ocho especies y las Apidae por cinco especies. Entre los insectos los lepidópteros presentaron el mayor número de especies (37).

De todos los tepuyes del estado Amazonas venezolano o Guayana occidental (a parte del cerro Neblina), los cerros Duida y Marahuaka en el Amazonas venezolano, concentran la mayor diversidad hasta el momento en lo que a la herpetofauna se refiere, sin haberse realizado ningún estudio profundo (tabla IX) (Robinson 1989; Barrio-Amorós y Brewer-Carías 2008;

FIGURA 26. Ejemplares de *Eleutherodactylus vilarsi* mostrando distinta coloración, procedentes del Amazonas y Guayana venezolanas; esta especie ha sido reportada para el cerro Marahuaka a alturas cercanas a los mil trescientos metros (Barrio-Amorós y Molina, 2006). A modo contrario de las especies de *Dendrobatidae*, estas ranas requieren modificar su fenotipo por camuflaje o mimetismo, a fin de lograr una apariencia que la haga desapercibida ante sus posibles depredadores. Lo anterior sugiere requerimientos energéticos relativamente mayores, variando su apariencia de acuerdo al sustrato donde se establece durante su periplo diario en corredores de sombra o luz durante el día-noche (fotos cortesía Cesar Barrios-Amorós).



Barrio-Amorós, 2012; Señaris y Rojas-Runjaic, 2019; ver capítulo 3). El cerro Huachamacari es el más pequeño y el de menor altura, y el menos estudiado de los tres tepuyes que integran el macizo (McDiarmid y Donnelly, 2005). Las expediciones efectuadas por parte del Museo Americano de Historia Natural en los años treinta, como las efectuadas por Juan Rivero en los años sesenta, y la Fundación Terramar en los ochenta, revelaron la existencia de varias especies endémicas procedentes de sus cumbres. Se conocen especies con rasgos únicos, como *Metaphryniscus sosae*, *Tepuihyla aecii* y *T. luteolabris*, *Myersohyla inparquesi*, *Stefania marahuakuensis* y *S. goini*, y *Pristimantis marahuaka*, aparte del género endémico *Dischidodactylus*, con dos especies, que sigue siendo un misterio para los taxónomos (Barrio-Amorós, 2012). Según Barrio-Amorós (comunicación personal, 2019), el registro fotográfico de estas especies es insuficiente o prácticamente escaso.

Como vimos en el capítulo 6, un factor limitante para la supervivencia de los anfibios en estos ambientes lo constituyen las amplias oscilaciones de temperatura diaria que se registran en las cumbres tepuyananas, en las cuales las temperaturas pueden llegar a alcanzar valores muy por debajo de los 10°C e incluso en rangos cercanos al punto de congelación. Sin embargo, las bajas oscilaciones registradas en la época de sequía en la cumbre del cerro Duida pueden favorecer condiciones microambientales más tolerables para estas especies. Las intensas radiaciones UVB y UVA imponen presiones selectivas que obligan a las especies a desarrollar estrategias ante las lesiones y acumulación de oxidan-

tes que introduce la exposición ante estas radiaciones. Estas estrategias están basadas en sus hábitos de desplazamiento siguiendo corredores de sombra o luz durante el día-noche y en la producción de pigmentos o coloración externos, que además emplean para pasar desapercibidos ante depredadores. Las presiones selectivas sobre estas especies en las cumbres deben imponer cambios de entropía estacionales $dS \geq 0$.

Stefania marahuakuensis y *Neusticurus race-nisi* son conocidas a partir de elevaciones intermedias (cercanas a los 600 m) en el cerro Duida y en elevaciones más altas en el cerro Marahuaka. *Stefania goini* es endémica al complejo Duida-Marahuaka (Ayarzagüena y Señaris, 1993; Rivero, 1966; Señaris *et al.*, 1996.).

Las ranas *Eleutherodactylus marmoratus*, *Eleutherodactylus vilarsi* (figura 26) (Barrio-Amorós y Molina, 2006), *Stefania marahuakuensis*, y los lagartos *Neusticurus racenisi* y *N. tatei* (figura 28) han sido reportados a partir de elevaciones cercanas a los mil doscientos metros en el cerro Duida, cerro Marahuaka y Sari-sariñama (Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008). *Hypsiboas benitezi* es conocida de distintas localidades, entre los 600-1600 m todas al oeste de la sierra de Maigualida-Parima, incluyendo el Duida y Marahuaka (Rivero, 1961; Rivero, 1971; Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008).

Distintas especies de serpientes son localizadas en las faldas altas pertenecientes al género *Atractus*, como *A. duidensis* y *A. riveroi*, esta última colectada en Temiche, un campamento sobre la pendiente sur del Marahuaka a los 1234 y 1300 m (Barrio-Amorós y Brewer-Ca-

rías, 2008). De igual modo, se ha reportado *Thamnodynastes marahuakuensis* para el cerro Marahuaka (Gorzula y Ayarzagüena, 1995). Myers y Donnelly (1996) describieron el área cercana a la localidad del tipo de *Thamnodynastes duida* como un desfiladero amplio ubicado a los dos mil quince metros de altura, hacia el lado sur del macizo, en las coordenadas 3°20' N 65°35' W.



FIGURA 27. *Neusticurus tatei*, conocido como lagartijo acuático de Tate (maskani en yek-hwana). Esta especie está presente en el cerro Duida, en Amazonas y en el Sarisariñama, estado Bolívar, Venezuela (Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008) (foto cortesía César Barrios-Amorós).

Tabla IX. Composición de la herpetofauna en el cerro Duida y Marahuaka (según Robinson 1989; McDiarmid y Donnelly, 2005; Barrio-Amorós y Brewer-Carías 2008; Barrio-Amorós, 2012; Señaris y Rojas-Runjaic, 2019)

Taxones	Duida	Marahuaka
Bufonidae		
<i>Rhaebo guttatus</i>	+	+
<i>Rhinella ceratophrys</i>		+
<i>Metaphryniscus sosae</i>		+
Centrolenidae		
<i>Cochranella duidaeana</i>	+	
Aromobatidae		
<i>Allobates brunneus</i>	+	+
<i>A. cf. marchesianus</i>		+
<i>A. shrevei</i>	+	+
Dendrobatidae		
<i>Dendrobates leucomelas</i>	+	+
Hemiphractidae		


Taxones	Duida	Marahuaka
<i>S. goini</i>	+	
<i>S. marahuakuensis</i>	+	+
Hylidae		
<i>Hypsiboas benitezi</i>	+	+
<i>M. inparquesi</i>		+
<i>Osteocephalus lepreurii</i>		+
Leptodactylidae		
<i>Dischidodactylus colonnelloi</i>		+
<i>D. duidensis</i>	+	
<i>P. marahuaka</i>		+
<i>P. marmoratus</i>	+	+
Testudinidae		
<i>Chelonoidis denticulata</i>	+	+
Geckonidae		
<i>Gonatodes humeralis</i>	+	
Tropiduridae		
<i>Plica plica</i>	+	
Scincidae		
<i>Mabuya</i> sp.	+	
Teiidae		
<i>Ameiva ameiva</i>	+	+
<i>Kentropy calcarata</i>	+	
Gymnophthalmidae		
<i>Arthrosaura tyleri</i>	+	
<i>Neusticurus tatei</i>		
<i>Riolama uzelli</i>	+	
Colubridae		
<i>Atractus duidensis</i>	+	
<i>A. riveroi</i>	+	
<i>Erythrolampus aesculapii</i>	+	+
<i>Siphlophis compressus</i>		
<i>Thamnodynastes duida</i>	+	
<i>T. marahuakuensis</i>		+
Elapidae		
<i>Micrurus nattereri</i>	+	
<i>M. spixi obscurus</i>	+	
Viperidae		
<i>Bothrops atrox</i>	+	

Según Jaffe y colaboradores (1989) existen seis especies de hormigas en la cumbre del cerro Marahuaka y cinco especies en la cumbre del cerro Huachamacari. De las especies que viven

en la cumbre del Marahuaka (2800 m), dos son las más dominantes, *Solenopsis* e *Iridomyrmex* sp., las cuales suelen hallarse habitando debajo de las rocas. En el cerro Huachamacari (1800 m) son dominantes también *Solenopsis*, *Iridomyrmex* y *Camponotus*; esta última se encuentra entre hojarascas y en la base de bromeliáceas.

Una de las características de estas especies de hormigas es la de intensificar sus actividades de trabajo y/o búsqueda de alimentos cuando las radiaciones solares presentan una mayor incidencia sobre la superficie (Jaffe *et al.*, 1989), lo cual hace suponer las ventajas metabólicas

que ofrece la alta absorción de energía y las capacidades escudantes de sus exoesqueletos ante la alta radiación UV que existe en las cumbres. Para estos investigadores, la colonización de las hormigas en las cumbres de estos tepuyes es de tiempo reciente, lo cual hace suponer que las condiciones pasadas no fueron adecuadas para su supervivencia. Sin embargo, la distribución heterogénea en los cerros del Marahuaka es probable que se deba al efecto de los vientos del noreste, tal como ocurre en los tepuyes del extremo oriental de la Guayana venezolana (ver capítulo 3).



CAPÍTULO 9

ASPECTOS BIOGEOQUÍMICOS Y MICROBIOLOGÍA DE LAS CUEVAS TEPUYANAS

Pero no habíamos ido hasta aquella caverna a la aventura... Descubridores trasnochados desde otro siglo, dispuestos a informarle al mundo sobre la dirección, la inclinación y el ancho de los pasillos que taladraban las Islas del tiempo que son los tepuyes, pero que no estábamos preparados para hablar sobre cosas para las que aún no se habían inventado palabras

Charles Brewer-Carías, 2010
Entrañas del Mundo Perdido

1. CONCEPCIONES Y MITOS INDÍGENAS ACERCA DE LAS CUEVAS

Según los biólogos humanos, las cuevas habrían sido lugares que le permitieron al hombre en el pasado remoto, particularmente en el hemisferio norte, protegerse del frío durante las glaciaciones o períodos pluviales (Wadley *et al.* 2000). Este estilo de vida persistió hasta el siglo pasado entre algunos habitantes del trópico en África y el sureste asiático (Young, 1976). No obstante, la misión principal de las cuevas pudo haber sido también la de representar un espacio central para el grupo (e.g. casa comunal), así como un refugio contra los carnívoros u hordas humanas enemigas (Young, 1976). En el caso de la Guayana oriental, existe alguna evidencia basada en dataciones por radiocarbono C_{14} que el hombre habitó las cuevas después de la última glaciación, hace 2500 años AP (Cruxent, 1971; Sanoja y Vargas, 1978). También existen evidencias de que, luego, el habitante de esta región realizó prácticas funerarias en las cuevas, las cuales modificó más tarde al reemplazar su morada cavernícola por viviendas de madera y barro en la sabana, enterrando a sus muertos en ellas (Koch-Grünberg, 1917; ver capítulo 10). En la Guayana occidental, también existen registros acerca de la utilización de las cuevas de granito como lugares de enterramiento, en las cercanías a los raudales del Orinoco (Humboldt, 1916-1831; Crevaux, 1883; Marcano-Echenique, G., 1890).

Al respecto, comentaba Humboldt (1985, V: 419) que era una práctica funeraria extendida a todos los grupos indígenas de la Guayana colocar los huesos envueltos con fibras vegetales pintados con onoto (*Bixa orellana*) en el interior de las cuevas: «Cada esqueleto reposa en una especie de canasta hecha con unos pedículos de palmera. Esas canasta que los indígenas llaman mapires, tienen la forma de un saco cuadrado. Su tamaño es proporcionado a la edad de los muertos: las hay también hasta para niños muertos al nacer. Hemos visto algunas de 10 pulgadas, 3 pies y cuatro pulgadas de largo. Todos esos esqueletos doblegados sobre sí mismos están tan enteros, que no les falta ni una costilla, ni una falange. Los huesos han sido preparados de tres maneras

diferentes: blanqueados al aire y al sol; pintados en rojo con el *Onoto*, materia colorante sacada del *Bixa orellana*, o como verdaderas momias, empapadas de resinas olorosas y envueltas en hojas de *Heliconia* y de plátano».

El pensamiento del indígena usualmente ha estado colmado de conceptos acerca de los fenómenos naturales que se basan en la manera como ellos han podido lograr estructurar su pensamiento a partir de sus únicas posibilidades cognitivas de inferir las causas que los producen (Lévi-Strauss, 1972). Si le otorgamos una condición *pre-lógica* a su pensamiento (Levy-Brühl, 1972) (de lo cual muchos etnólogos y antropólogos modernos pudieran estar en desacuerdo), debemos establecer que la *lógica* es una característica del pensamiento occidental o moderno y que su cosmovisión y representaciones colectivas no forman parte de la lógica humana. Sin embargo, para ellos es *lógico* asumir que cada animal, planta u objeto físico están contenidos por una entidad lógico-racional que le confiere atributos y capacidades reales y similares a las que comparte el espíritu humano. En tal sentido, los mitos relatan historia *reales* que se fundamentan en la lógica de su pensamiento, los cuales son asumidos como la única explicación plausible en la que descansa el razonamiento y comprensión de los elementos que forman parte del universo físico, de la historia y del futuro mismo. Al respecto comentaba Malinowski (1982: 26-27):

El mito tal como se presenta en las comunidades naturales, es decir, en su forma viva original, no es meramente un relato, sino una realidad viviente; no es una ficción como la novela que hoy leemos, sino algo que se cree sucedió en los tiempos primigenios y que a partir de entonces influye sobre el mundo y los destinos humanos.

Cuando analizamos los mitos etiológicos (ver capítulo 5; Jensen, 1975) referentes a las cuevas y su significado entre las etnias amazónico-guayanesas, descubrimos que el mundo de las *espeluncas* está relacionado con la etapa más temible de la existencia, la *muerte*. Esto probablemente puede constituir una herencia arcaica que proviene de la época preholocénica (=

preantropocénica) en la que el hombre cumplía su ciclo vital de nacimiento y muerte dentro de las cuevas. En el caso de los *kúnu-hana* (subtribu *so'to*), las cavernas forman parte del inframundo y están gobernadas por *Kahú*, quien junto a *Wanadi* constituyen dos seres míticos que representan las fuerzas de creación y destrucción del universo (Civrieux, 1959, 2015). *Wanadi* podría ser equivalente al desequilibrio termodinámico, el orden, la complejidad y la vida, mientras *Kahú* al desorden, al equilibrio termodinámico, el caos y la muerte (ver capítulo 12). Al principio de los tiempos, cuando la tierra estaba despoblada y desierta, *Kahú* vivía en las cavernas (*ewiti*), junto con fuerzas que impedían a *Wanadi* en cada ciclo de creación, realizar su acto creativo sobre la Tierra.

Dichas fuerzas viven en la sombra de lo más profundo de las cavernas cuya red inextricable se extiende bajo tierra y suelen realizar incursiones nocturnas en nuestro mundo para sembrar pesar y destrucción. En las cavernas del inframundo vivían, junto con su jefe *Kahú*, los poderes de la muerte, toda una legión de criaturas malvadas y demoniacas... (Civrieux, 1959, 2015).

De cualquier forma, *Kahú* es considerada la fuerza o entidad que se responsabilizó de la construcción de las cavernas (*ewiti*), a partir de la creación de aperturas y grietas entre las rocas de los tepuyes, específicamente en el mítico *Kushamakari* (cerro Huachamacari). Allí estas cuevas se habrían construido por *Kahú* en contra de la voluntad de *Wanadi*, quien habría convertido esta montaña en su morada para desde allí sembrar la vida sobre ella y esparcir-la por el resto del mundo (ver capítulo 5).

En el caso de la etnia taurepang, al explorar las cuevas funerarias de Chirikayén también descubrí la creencia acerca de la existencia de seres míticos que habitan las cavernas, «existen espíritus que las protegen, puesto que allí moran los antiguos, los primeros pobladores y cuando uno se dirige a ellas, esos espíritus impiden con rayos, truenos y tempestades que uno las visite», me relataba mi informante, el indio Marcelino Vásquez de la aldea Eremak (ver capítulo 10).

Brewer-Carías en su convivencia con los taurepang y arekuna, cercanos al cerro Guaiquinima, encontró un mito que relata la historia acerca de la existencia del gran murciélago (*Maripa*) (figura 1), el cual habita en el *Maripa* tepui, en una enorme caverna. Ese mito es común, según el explorador, a otra historia relatada por los *mañongón* (*so'to*) del río Paragua y los *ye'kw'-hana* (*so'to*) cercanos al cerro Sarisariñama (Brewer-Carías y Audy, 2010).

Durante aquella expedición por el río Paragua pasamos frente al macizo del Guaiquinima-tepui (Cerro del Venado) y pudimos apreciar cómo, en la pared de un acantilado que los indígenas *Macushi* (Pemón) llamaron *Maripa-tepui* (Cerro del Murciélago), había una enorme cavidad donde según ellos, en el pasado remoto habría anidado un murciélago de dimensión y fuerza sobrehumana llamado *Maripadén*. Esto coincidía con una leyenda similar que los indígenas Mañongón que vivían en ese mismo río (Makiritare escapados); contaban que había ocurrido también en ese mismo cerro que ellos conocían como *Déde-jí-di* (Cerro del murciélago). Tres años después pensamos que aquel Ser mitológico del Paragua podría haber sido el mismo que identificaban como el *Sháari* (Sarisariñama) los *ye'kwana* (makiritare); quienes nos contaron que esa había sido una gran ave que azotaba el alto Caura y que deambulaba como un *Dimoshi* por el río Erebató. Es decir, que aquel ente volador y antropófago era reconocido de diversas maneras por toda la selva del sur de Guayana... Una noche cuando descansábamos en una playa de arena negra de Titanio al pie del cerro *Maripa-tepui*, el indígena *Makushi* (Pemón-Arekuna) que nos ayudaba como motorista nos explicó cómo en el pasado, sus antepasados cansados de sufrir constantemente el ataque nocturno de un animal volador que por su viveza y agilidad nunca habían logrado ver, se habían puesto de acuerdo para solicitar a las ancianas del pueblo, una voluntaria que sirviera como señuelo para atraer a aquel *Maripadén* y poder descifrar cuál era la dirección hacia la que volaba aquel monstruo cuando se llevaba a sus víctimas. Fue entonces cuando en una noche muy oscura y en contra de su voluntad, agarraron a la más viejita del pueblo y la dejaron acostada en la playa del río con un tizón amarrado a la pierna. Esperaron escondidos entre el monte y ya pasada la me-

dianoche, se dieron cuenta que *Maripadén* se había llevado a la viejita sin hacer ruido alguno. Pero como el tizón que llevaba amarrado la mujer a su pierna se fue avivando con el viento, pudieron entonces ver cómo iba quedando en el firmamento un espiral de chispas que les permitió comprender como aquel



FIGURA 1. Pendiente del gran murciélago «Déde», elaborado en madera del cual cuelgan once pájaros en la simbología so'to del gran cazador de animales. Colección Edgardo Gonzales Nino, Fundación Patricia Phelps de Cisneros (Foto Peter Oszvald).

monstruo siempre había volado en círculos para despistarlos y pudieron seguir la ruta que *Maripadén* recorría antes de llegar a su cueva. A la mañana siguiente los guerreros escalaron hasta la cueva de *Maripadén* abierta en la escarpa del *Maripa*-tepui y allí encontraron al monstruo meciéndose en una hamaquita, igual como los murciélagos. Entonces flecharon al gigante que pudo escapar herido por la parte de atrás de la caverna y, antes de salir se despidió de sus hijos y les pidió que no volvieran a comerse a los humanos.

2. ORIGEN Y FORMACIÓN DE LAS CUEVAS TEPUYANAS

Los tepuyes constituyen estructuras geológicas exclusivas al escudo de Guayana que contienen algunas de las cuevas en cuarcita más profundas y largas del mundo (Auler, 2004; Galán *et al.* 2004; Šmída *et al.* 2008; Piccini y Mecchia, 2009; Aubrecht *et al.* 2008a, 2011). Debi-

do a que la mayoría de los autores han aceptado la teoría de que la disolución de la cuarcita requiere un largo tiempo, los primeros escenarios proponían el origen de estas cuevas en el Precámbrico (Colveé, 1973). Sin embargo, hoy en día, la mayoría de los autores coinciden en que los procesos que han conducido a la formación de la cuevas han de haberse originados en el período Mesozoico (Galán y Lagarde, 1988; Briceño *et al.* 1991), «al final del Cretáceo, en un estado de mayor absoluta quiescencia tectónica y con un gradiente morfológico muy bajo» (Piccini, 1995). Las dataciones (U-Th) más antiguas para los espeleotemas de sílice se remontan al Pleistoceno, 298 ± 6 a 390 ± 33 ka (Lundberg *et al.* 2010a). La espeleogénesis en los tepuyes se considera un proceso que se inició en períodos geológicos tardíos, con la formación inicial de los valles, seguida por procesos de erosión. En muchas cuevas se observa la presencia de un "barro rojo", el cual representa un producto laterítico de origen reciente, y que no tiene ninguna relación con la silicificación antigua de la formación Matauí (Aubrecht *et al.* 2012).

Las características geomorfológicas de las cuevas de cuarcita de las tierras altas de la Guayana, en los tepuyes, han sido bien documentadas, por Brewer-Carías (1976), Piccini (1995), Brewer-Carías y Marek Audy (2010), Šmída y colaboradores (2005a, 2010) y Aubrecht y colaboradores (2012) en el monte Roraima, Auyán tepui, Chimantá tepui, cerro Jaua (Sarisariñama) y cerro Guaiquinima.

Existen distintas explicaciones acerca de cómo ocurrió el socavamiento de las rocas silíceas para formar las cuevas y cómo se habría disuelto el cemento silíceo que une a los granos de arena, ampliando así las grietas hasta convertirlas en laberintos (Zawidzki *et al.* 1976; Urbani, 1976a y b; Galán, 1988; Briceño y Schubert, 1992; Forti, 1994; Ipiña, 1994; Piccini, 1995; Mecchia y Piccini, 1999; Aubrecht *et al.* 2008a; Wray y Sauro, 2017). Las cuevas de la Guayana están constituidas básicamente por ortocuarcita, que constituye una especie de arenisca cementada de cuarzo, de naturaleza insoluble, parecida al vidrio, la cual es relativamente resistente a los procesos de meteorización que por lo general intervienen en la formación

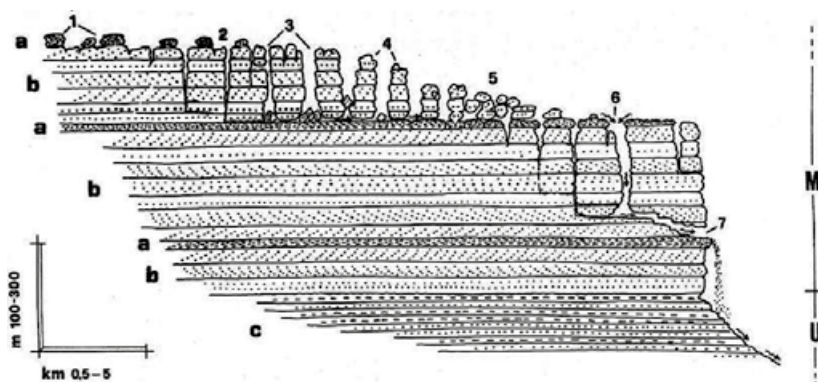


FIGURA 2. Formación de una cueva tepuyana con desarrollos verticales y horizontales, mostrando los diferentes estados de desarrollo geológico y morfogenéticos (de izquierda a derecha) (Piccini, 1995): M, formación Matauí; U, formación Uaimapué; a, capas de granos finos (lutita y chert); b, arenita fina a granular; c, arenita feldespática-cuarcítica con siltitas entremezcladas. 1, bloques residuales; 2, fisuras; 3, simas; 4, torres de rocas; 5, caos de bloques; 6, ensanchamiento de bloques; 7, resurgencia activa (según Piccini, 1995).

de las cuevas de caliza. Las primeras explicaciones clásicas en torno al origen de las cuevas de cuarcita contemplaban la disolución del cemento de sílice intergranular de la cuarcita mediado por soluciones hidrotermales de pH alcalino, las cuales transformarían la cuarcita dura en arenas friables. Eventualmente, el aumento del volumen a través de las rocas por el paso del agua meteórica removería granos de cuarzo poco cementados que debilitarían las rocas originando colapsos graduales, que a su vez darían lugar a espacios grandes en el ambiente subterráneo, e.g. salones, galerías. Estas ideas, planteadas inicialmente para explicar el origen de las cuevas de la meseta del Sarisariñama y del cerro Autana, se extendieron como un modelo para todo el sistema Karst de la Guayana (Szczerban y Urbani, 1974; Zawidski *et al.* 1976).

Posteriormente, con base en la experiencia geológica recogida por los equipo italianos y eslovacos en las cuevas del macizo de Chimantá, Auyán tepui y Roraima (Piccini y Mecchia, 2009; Aubrecht *et al.* 2011; Wray y Sauro, 2017), se consideró que la disolución mediada por el agua de los cementos del cuarzo —tal como lo evidencia la acumulación de sedimentos arenosos sobre la superficie de las cuevas—, jugaría un rol importante, independientemente al pH del agua. Esta disolución surgiría lentamente a partir de la penetración del agua superficial de las cumbres a través de un sistema de fisuras, por las capas no consolidadas del macizo de la roca, a partir de un proceso conocido como arenización.

Según Wray y Sauro (2017), «uno de los mayores avances teóricos sobre la formación

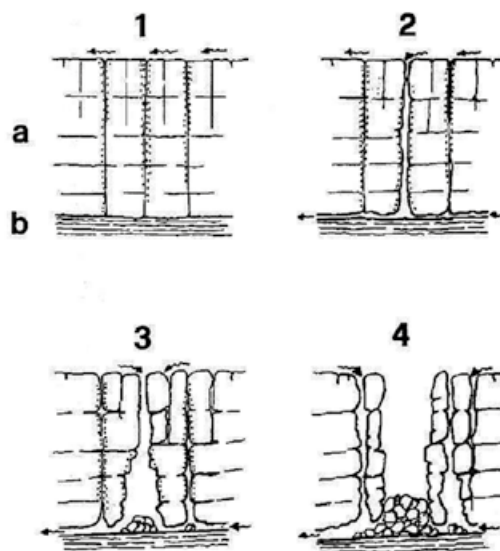


FIGURA 3. Evolución simplificada de una fosa vertical o sima en el Auyán tepui, según Piccini (1995): a) arenita granular; b) arenita media-fina. Las simas en su estado inicial son planicies que a través de un largo proceso conducen a una profunda erosión interna. El gran cráter de «sima Aonda» es un ejemplo típico del estado final. Dicho proceso es resumido por Piccini de la siguiente forma: (1) Una fractura es agrandada a partir de procesos de disolución hasta que alcanzan importantes cambios litológicos, frecuentemente donde las ruditas y arenitas pasan a una grana mucho más fina. (2) En correspondencia a este horizonte y en un tiempo muy largo, conductos entre estratos forman una red de drenajes con flujos de agua horizontal. La presencia de drenajes subterráneos facilita la penetración de la roca de arenisca a lo largo de las fracturas. (3) A lo largo de los ejes principales de la red del drenaje subterráneo, la cueva se agranda lateralmente hasta que su medida es tal que causa un colapso de las rocas que las sostienen. Los bloques colapsados pueden ser poco a poco mecánicamente erodados por aguas profundas que fluyen a través de las redes de la cueva. (4) La cavidad así formada se alarga progresivamente hacia la superficie; cuando alcanza la superficie, la sima es formada (según Piccini, 1995).

de los carsos de cuarcita en los últimos 30 años ha sido el entendimiento de lo que se conoce como el proceso de “arenización”, esto es, “un proceso de meteorización que transforma una roca granular, tal como una arenisca o granito, en una roca mucho más débil y menos competente o incluso en arena floja, la cual es fácilmente erodada y transportada mediante las aguas» (Wray y Sauro, 2017).

Según Piccini (1995), la importancia del factor tiempo es sugerida por la baja solubilidad de SiO_2 . Un muestreo de las aguas superficiales dio concentraciones para SiO_2 de 0.2-0.4 mg/l, mientras las aguas de percolación colectadas en las cuevas presentaron concentraciones que oscilaron entre 1 a 2 mg/l. Aunque los mecanismos exactos de la espeleogénesis siguen siendo poco claros, se ha reafirmado el considerar a estas cuevas auténticos sistemas de Karst (figuras 2 y 3) (Piccini, 1995; Turkington y Paradise, 2005; Piccini y Mecchia, 2009; Aubrecht *et al.* 2011; Wray y Sauro, 2017).

Los procesos Karst actúan principalmente en los estados jóvenes de la formación de las cuevas, mientras en los estados maduros a seniles la evolución de las cuevas es consecuencia principalmente de la erosión y colapso... (Piccini, 1995).

Según Brewer-Carías y Marek Audy (2010), las cuevas controladas por grietas que han sido exploradas hasta el momento habrían sido generadas por el agua de lluvia en época reciente, mientras que las cuevas no controladas por grietas, fallas o diaclasas se habrían formado a partir de un sistema de drenaje extremadamente antiguo que se mantuvo activo hasta que algún evento tectónico importante provocó el agrietamiento de los tepuyes e interrumpió la corriente de agua que circulaba a presión por esa red de tubos freáticos.

Aubrecht y colaboradores (2012) sugieren que la erosión de las capas no cementadas y laterización de las arenitas, con la disolución de feldespatos y micas, jugaría un rol muy importante en la formación de los sistemas de cuevas tepuyananas, mientras la disolución del cuarzo jugaría un rol menor. Los autores se fundamentan en la aparente ausencia de señales de disolución

en los granos de cuarzos. Sin embargo, aunque los autores reconocen que la concentración de agua en las paredes de las cuevas representaría el principal agente en la disolución del cuarzo, consideran que no sería la causa de la formación de la cueva, en vista de que su aparición sería *a posteriori* de la creación de los espacios internos de las cuevas. Un modelo espeleogenético es propuesto por los autores (figura 4).

Según los actuales conocimientos, la disolución de la cuarcita puede tener lugar en la superficie de las cumbres, a partir de procesos biomorfofogenéticos donde participan cianobacterias, hongos y principalmente líquenes en la meteorización y degradación de la cuarcita (figura 5) (Gorbushina *et al.* 1997, 2001; Lenton *et al.* 2012). Estos organismos son responsables de las reacciones químicas de meteorización del sustrato mediante la liberación de ácidos orgánicos, agentes formadores de complejos, iones hidróxido o CO_2 respiratorio (Jackson y Keller, 1970; Berthelin, 1988; Chen *et al.*, 2000; Büdel *et al.* 2004; Weber *et al.* 2011), en las cuales también pueden intervenir comunidades de bacterias en la subsuperficie de las rocas (Wray y Sauro, 2017; Sauro *et al.* 2018). La penetración del agua en las capas no consolidadas y biometeorizadas, dentro de los macizos rocosos (Piccini y Mecchia, 2009; Aubrecht *et al.* 2011; Wray y Sauro, 2017; Sauro *et al.* 2018), constituye un mecanismo —a mi juicio— «espeleogenético» y de «esculturización» de las rocas, que se inicia con la formación de pequeñas fisuras, las cuales se hacen cada vez más extensas en longitud y diámetro, por lo que al aumentar gradualmente el caudal de los flujos de agua, la fricción generada por el paso del agua (transportando los sedimentos biogénicos) a través de las paredes, puede elevar la temperatura del agua y *arrancar* cristales de sílice a partir de la *ruptura* de enlaces débiles (e.g. fuerzas de Van der Waals interviniendo en la cohesión o cementos de la roca cuarcítica), que el agua conduciría hacia espacios subterráneos (e.g. galerías, salones) alterados por procesos tectónicos y/o debilitamiento de la roca. En este proceso de meteorización (arenización), los cristales liberados se pueden acumular en los espacios subterráneos, bajo la forma de sedimentos are-

nosos procedentes del desgaste *interno* de la roca mediado por el paso del agua (figura 5) (Wray y Sauro, 2017). En la meteorización de la cuarcita y la movilidad del sílice dentro del interior de la cueva, la participación de las bacterias quimiotróficas juega un papel importante (Sauro *et al.* 2018).

3. ECOLOGÍA MICROBIANA DE CUEVAS TEPUYANAS

Se considera difícil concebir que la vida sobre la Tierra pudiera haberse originado en ambientes expuestos a radiación ultravioleta intensa y temperaturas fluctuantes o altas, los cuales imperaron durante la era Precámbrica. Bajo estas condiciones, la estabilidad molecular y la polimerización no son favorecidas (Levy y Miller, 1998; Cleaves y Miller, 1999; Marcano *et al.* 2001a y b, 2004). Por tanto, se piensa que es crucial considerar la importancia de los ambientes independientes a la luz subsuperficiales para el surgimiento y evolución de la vida durante el Precámbrico, debido a la existencia de condiciones químicas y físicas altamente estables en esos ambientes (Boston *et al.* 1992, 1999, 2001).

Las cuevas, fisuras subsuperficiales, microgrietas y espacios o poros entre los granos minerales, proveen refugios para el desarrollo y protección de la vida microbiana de daños procedentes de la superficie que pueden ocasionar la meteorización, desecación, fluctuaciones de temperatura y radiaciones ionizantes y ultravioleta (Mancinelli, 2000; Mancinelli y Klovstad, 2000). Además, estudios del material genético en hábitats naturales, a saber suelos, indican que las interacciones del ADN con las partículas del suelo protegen a esta molécula de numerosos factores de degradación y facilitan la preservación de su actividad biológica (Stotzky *et al.* 1996; Gallori y Franchi, 2001). En estos ambientes protegidos, los microorganismos extraen energía para sintetizar ATP a partir de gradientes químicos termodinámicamente inestables utilizando H_2S , $Fe(II)$, N_2 , H_2O y CO_2 dando lugar a óxidos de Fe , NO_2 , NO_3 , NH_4^+ , SO_2 , y moléculas orgánicas.

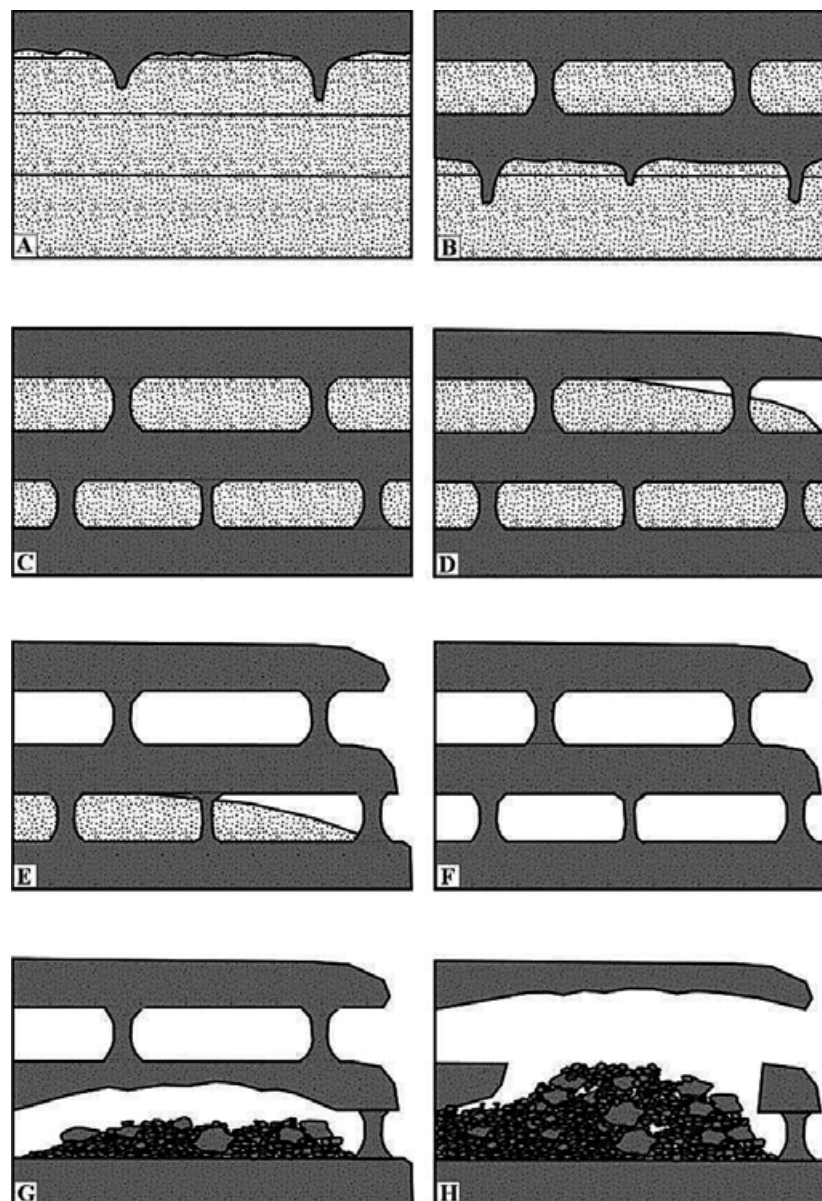


FIGURA 4. Formación y evolución de cuevas horizontales en el complejo Chimantá del supergrupo Roraima, según Aubrecht y colaboradores (2012). Gris oscuro, arenitas bien litificadas; gris pálido, arenitas pobremente litificadas (cavidades formadas por laterización se omiten). A-B. Diagénesis gradual de las arenitas causada por descenso de fluidos disponiendo sílice (Estado 1). C. Dos horizontes pobremente litificados superpuestos uno sobre el otro. D-E. Flujos de agua penetran las bifurcaciones verticales (a la derecha) causando una gradual integración de sedimentos pobremente litificados (Estado 2). F. Dos horizontes permaneciendo vacíos (dos cuevas inicialmente superpuestas) con pilares litificados ofreciendo el único soporte contra el colapso. G-H. Colapso gradual de ambos pisos formando una cueva grande (Estado3) (Aubrecht *et al.*, 2012).

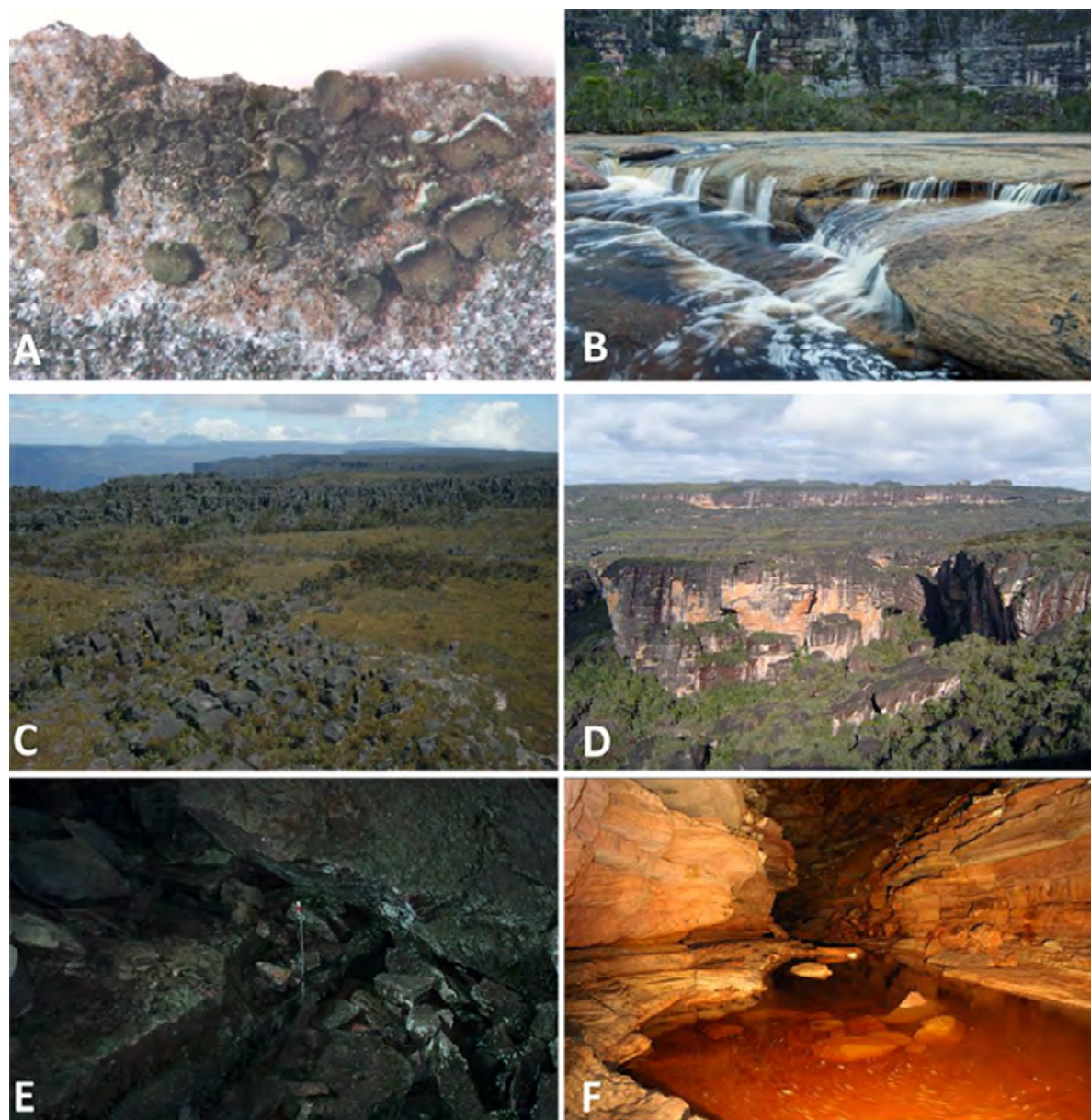


FIGURA 5. A lo largo de su historia morfogenética, los tepuyes han concentrado en sus cumbres cantidades significativas de agua, las cuales han penetrado las rocas a partir de grietas, fisuras o espacios no cementados por los que han conducido sedimentos, liberados por procesos biogénicos en la superficie y en su subsuperficie. Estos sedimentos han sido transportados a través de flujos de agua que generarían una abrasión continua en su paso y un calentamiento por fricción de las aguas, elevando el desgaste de la roca. Posteriormente, debilitamientos generados por movimientos tectónicos, o por inconsistencia de las rocas (débil cementación), provocarían derrumbes que darían lugar a galerías y otros espacios internos de variada altura y volumen donde se depositarían en los suelos cantidades de arenitas. Las aguas subterráneas, a lo largo del tiempo geológico, erosionarían las rocas, coadyuvadas por la acción bacteriana, expandiendo así gradualmente los espacios internos de las cuevas. A, líquenes como *Peltula* sp., serían los primeros protagonistas en la biometeorización de la cuarcita en las cumbres (foto del autor). B, las aguas superficiales arrastrarían los granos de cuarzo y otros minerales disueltos por procesos biogénicos, Cumbre del Apakara tepui (foto de Javier Mesa); C, sistema de fisuras desarrollado sobre la superficie de la cumbre del Churí tepui (foto de Javier Mesa); D, derrumbes en las paredes verticales por erosión interna y externa de flujos de agua en el Churí tepui, macizo de Chimantá, configuran la entrada de las cuevas (foto del autor); E, desprendimiento de rocas en sección inicial, cueva Charles Brewer, Churí tepui (foto del autor), y F, flujos de agua en el interior de la cueva Charles Brewer, mostrando las distintas capas en las rocas como testimonio de una actividad erosiva a lo largo del tiempo geológico.

Existen dudas acerca de la asociación activa de microorganismos con la formación de las cuevas y cuál es el rol que podrían jugar en la formación de estructuras minerales y en la propia formación de los espeleotemas (Polyak y Cokendolpher, 1992; Sarbu *et al.* 1996; Northup *et al.* 1997, 2000; Vlasceanu *et al.* 2000; Northup y Lavoie, 2001; Forti, 2001; Barton *et al.* 2002; Wray & Sauro, 2017). Por lo general, la lista de minerales formados biogénicamente incluye más de ochenta sustancias (Lowenstam y Weiner, 1989; Addadi y Weiner, 2014). Entre los minerales formados en conexión con bacterias y otros organismos, existe alguna evidencia para minerales constituidos por silicatos (Amores & Warren, 2007; Konhauser y Jones, 2011). Gorbushina y colaboradores (1997, 2001) demostraron cómo la meteorización y degradación de la cuarcita, que prevalece en las cumbres y laderas de los tepuyes (montañas en forma de meseta de la Guayana), constituye un lento proceso influenciado por factores biológicos donde participan colonias poikilotróficas de cianobacterias, hongos y algunos líquenes (e.g. *Peltula* spp.) que mineralizan estructuras microestromatolíticas. Los biominerales reconocidos en estas estructuras han sido identificados como ópalo amorfo (A) ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) y forsterita (SiO_4Mg_2), los cuales se han reportado en meteoritos marcianos (Bell *et al.*, 1999, Rubin *et al.* 2000) y además han sido identificados presentes en la superficie de Marte (Michalski *et al.* 2003). De cualquier manera, este proceso mediado por líquenes no es conocido que ocurra en cuevas y es básicamente determinado por la acción de compuestos polifenólicos liquénicos y del ácido oxálico (Gorbushina *et al.* 1997, 2001).

El primer estudio microbiológico de espeleotemas de ópalo en cuevas de cuarcita fue llevado a cabo por Kunicka-Goldfinger (1982), en cuevas del cerro Sarisariñama (cueva de los Guácharos). El cultivo de los microorganismos se realizó mediante métodos clásicos. Aunque solamente el uno por ciento de todas las bacterias fue cultivable, se obtuvieron resultados interesantes. Los grupos identificados según el autor fueron: 1) bacterias heterotróficas, tales como *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Bacillus* y

Pseudomonas; 2) bacterias fijadoras de nitrógeno, como *Azotobacter*; 3) especies celulolíticas como *Cytophaga*; y 4) bacterias autotróficas incluyendo especies nitrificadoras y oxidantes de hierro, como *Thiobacillus ferroxidans* (= *Acidithiobacillus ferroxidans*). Sin embargo, estudios *in situ* no fueron llevados a cabo a fin de comprobar las rutas metabólicas asignadas.

El profesor Franco Urbani probablemente fue el primero en señalar la posibilidad de que la precipitación de los espeleotemas, particularmente de ópalo-A, en las cuevas de cuarcita de la Guayana, pudiera ser mediada por microbios (Urbani, 1976, 1996; Urbani *et al.* 2005). Aubrecht y colaboradores (2008b) reportaron un posible origen microbiano para los espeleotemas de silicio de forma coralina procedentes de cuevas de cuarcita localizadas en el macizo de Chimantá y cerro Roraima. Sin embargo, no identificaron las rutas biogénicas correspondientes a los procesos de biomineralización, ni tampoco las bacterias específicas responsables de dichos procesos. Según estos autores, los espeleotemas con ópalo dominante están constituidos por colonias de bacterias y son de dos tipos principales: 1, estromatolitos columnares fino-laminados formados por microbios filamentosos silicificados (bacterias heterotróficas filamentosas o cianobacterias) y 2, estromatolitos peloidal porosos formados por cianobacterias tipo *Nostoc*.

Por otra parte, Barton y colaboradores (2014), al estudiar la diversidad microbiana de la cueva sur del cerro Roraima, la cual está constituida por ortocuarcitas (SiO_4), encontraron un alto nivel de bacterias en comparación a otros sistemas de cuevas, basados en ensayos de luminiscencia con ATP y conteo de células. El análisis filogenético molecular de la diversidad microbiana existente en el interior de la cueva reveló la dominancia de actinomicetales y alphaproteobacteria en comunidades endolíticas bacterianas cercanas a la entrada, mientras que en las mayores profundidades dominaron entre un 82-84 % ktedonobacterales. Los análisis geoquímicos sugieren que el agua que entra a la cueva suministra el carbón y la energía necesarios para el crecimiento y subsistencia de la comunidad microbiana y que el pH determinado

por la roca cuarcítica juega un rol en la diferenciación del nicho de la cueva. Sin embargo, los autores no relacionaron estos estudios con la formación de espeleotemas.

Más recientemente, Sauro y colaboradores (2018) describieron la diversidad de formaciones amorfas de sílice procedentes del sistema de cuevas Imawarì Yeuta, localizado en el Auyán tepui, Guayana venezolana. Los autores concibieron su origen a partir de una transición mediada por microorganismos, desde la ortocuarcita prístina a precipitados opalinos de sílice amorfos en la forma de estructuras semejantes a estromatolitos. Los tres phylum proteobacteria, actinobacteria y acidobacteria representaron el 75–80 % de la población microbial, encontrando una baja abundancia de archaeobacteria y de bacterias nitrificadoras del género *Nitrobacter*. A pesar de que los autores emplearon técnicas moleculares (extracción de ADN total, PCR, 16S rRNA gene targeting NGS, secuenciación Illumina), los autores no identificaron las rutas biogénicas correspondientes a los procesos de biomineralización para las variedades de espeleotemas de ópalo, ni tampoco las bacterias específicas responsables de dichos procesos. No obstante, sugirieron la probable ocurrencia de una actividad oxidadora del hierro por parte de algunos géneros betaproteobacteriales (viz. *Thiobacillus*) (= *Acidithiobacillus*), para la acumulación y precipitación del sílice amorfo.

La presencia en todas las muestras de grupos de bacterias con posible actividad oxidadora de Fe, los convierte en candidatos potenciales oxidadores de Fe involucrados en la formación de espeleotemas de sílice amorfo (Sauro *et al.* 2018).

En todo caso, el trabajo de los autores se limitó a determinar solo los principales linajes o unidades taxonómicas operacionales (OTU).

De acuerdo a los criterios definidos por Kováč (2019), las cuevas tepuyanas deberían ser consideradas cuevas oligotróficas. Este tipo de cuevas se caracterizan por presentar fuentes muy limitadas de material orgánico y una estructura trófica simplificada, debido al aislamiento predominante de los ecosistemas su-

perficiales. La estructura trófica de las cuevas depende de su conectividad e interacciones con el ambiente epigeo. La base de recursos alimenticios para las cuevas pobres en nutrientes está mayormente confinada a sustancias orgánicas que penetran a través del agua percolada, la cual también media el transporte de microbios y microfauna en los hábitats subterráneos. La mayoría de los microbios de estas cuevas son genéticamente divergentes de los microbios de la superficie y están adaptados a los ambientes oligotróficos y afóticos de las cuevas. En las cuevas pobres en nutrientes, los microorganismos heterótrofos dominan acompañados por un número de quimioautótrofos, que ganan energía a partir de químicos inorgánicos a través de quimiosíntesis y carbón inorgánico fijado. Las bacterias quimioautótrofas pueden de este modo impactar muchos procesos geoquímicos y geológicos en los sistemas subterráneos. Según Kováč (2019), en las cuevas oligotróficas la escasez de recursos actúa como una fuerza selectiva y requiere de adaptaciones evolutivas muy especiales.

4. PRIMERAS INCURSIONES Y ESTUDIOS ESPELEOLÓGICOS EN LA GUAYANA

El primer reporte acerca de la existencia de una cueva en la Guayana viene del padre Gilij en 1757 del cerro Autana, que describió como «un portal semejante a un ojo de piedra grande», ubicado a ochocientos metros de la pared sur (Gilij, 1780). Aunque esta cueva es visible desde una larga distancia, ninguna exploración se realizó en esos días. La primera exploración de una cueva de granito fue realizada por Alexander von Humboldt en 1799, cerca de los raudales de Maipures, en el Orinoco. La cueva conocida como Atarupe presentó alrededor de *cuatrocientos esqueletos humanos*. En 1883, el francés Crevaux exploró la cueva de Cucurital en proximidad al raudal de Atures en el Orinoco, la cual está excavada en un cerro granítico y donde estudió enterramientos indígenas. Cuatro años después (1887), una expedición integrada por Vicente Marcano-Echenique, Alfredo Jahn, Paul Rivet y Bonifacio Marcano-Echenique explora-



FIGURA 6. Modelo en arcilla de la cueva del cerro Autana elaborado por Charles Brewer-Carías, que representa el vacío que forma la cueva y permite ver la posición del domo y las galerías que conectan con las bocas, «que como atalayas se asomaban a las paredes de la torre» (tomado de Brewer-Carías y Audy, 2010).

ron seis cuevas graníticas en la región de los raudales del Orinoco, reconociendo la existencia de culturas prehispánicas extintas (G. Marcano, 1890) (ver capítulo 11).

Durante el siglo xx, las primeras exploraciones espeleológicas de las cuevas de cuarcita de la Guayana fueron realizadas por el explorador y naturalista alemán Luis Laffer (1958) cerca de Guri, estado Bolívar y por White y colaboradores (1966) en la zona de Canaima, al norte de la Gran Sabana. La primera meseta explorada con cuevas de cuarcita fue el Autana tepui, ubicada hacia el este del Bajo Orinoco, en proximidad a los ríos Sipapo y Cuao (Brewer-Carías, 1972, 1973b, 1976b; Colveé, 1972, 1973; Urbani y Szczerban, 1974;

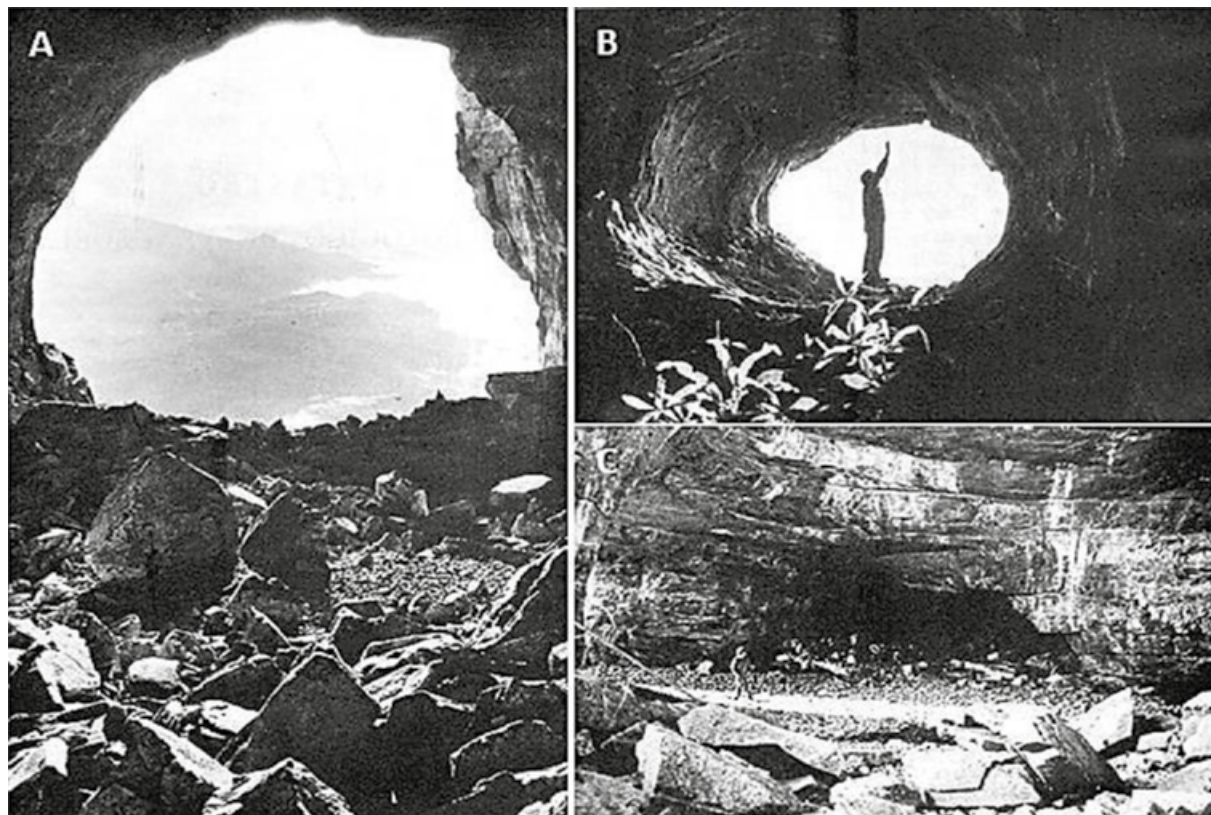
Szczerban y Gamba, 1973; Szczerban y Urbani, 1974; Galán, 1982; Pérez La Riva, 1976; Pérez La Riva y Reyes, 1976; Urbani, 1976a y b; Owen, 1978). En 1971, Brewer-Carías realizó la primera incursión a la cueva del Autana, con el apoyo logístico de CODESUR-MOP, quien logró acceder a la cumbre con el uso de un helicóptero, para descender luego hasta la cueva (figura 6). Al respecto de los preparativos para la primera visita a la cueva del Autana, escribía el gran explorador de la Guayana, Charles Brewer-Carías:

A partir de entonces realizamos muchos vuelos de reconocimiento y obtuvimos numerosas fotografías en un esfuerzo de compren-

der cuál era la dimensión de la cueva y de qué manera podríamos apreciar su escala con respecto a nosotros y estimar el tamaño de la entrada. Y fue en una de aquellas fotografías donde pudimos ver que adherido a la pared sur de la cueva había el dibujo de un lagarto, por lo que pensamos que si algún día lográbamos llegar hasta la cueva, podríamos examinar la pintura rupestre y quizás en su interior también encontraríamos los restos de alguna antigua civilización indígena que habría empleado aquella cueva como una atalaya; de igual manera como Fray Felipe Salvatore Gilij estimó en 1757 que ello resultaría conveniente hacerlo en esa montaña.

En 1975, un equipo de escaladores de la Sociedad Venezolana de Espeleología (SVE, 1976a y b) logró ascender desde la base hasta la cueva, realizando su exploración y levantamiento topográfico en detalle (figura 7). El estudio del material mineral, colectado por la expedición polaco-venezolana de 1975 en el cerro Autana, reveló la presencia de ópalo en los espeleotemas de la cueva (Urbani, 1976b). Urbani analizó mediante difracción de rayos X (XRD) muestras de espeleotemas de esta cueva, coincidiendo la curvatura del difractograma a 22.5° 2θ con la presencia de ópalo-A. Adicionalmente, el autor reportó la presencia de calcita y calcedonia, esta última considerada un producto de recristalización del ópalo. Aunque el autor considera el origen de los espeleotemas de ópalo a partir

FIGURA 7. Exploración de la cueva del cerro Autana por la expedición polaco-venezolana de 1975. A, boca oeste de la galería principal; B, boca de la parte este; C, sifón central de la cueva, con desprendimiento de rocas en su piso plano (SVE, 1976a).



de una precipitación mediada por factores hidrotermales, en presencia de calcita con pH alcalinos, no descartó la posibilidad de la intervención de factores biogénicos en la precipitación de este mineral (Urbani, 1976b).

Exploraciones espeleológicas posteriores en la Guayana permitieron descubrir un conjunto de cavidades en el complejo Jaua-Sarisariñama, la cual constituye una meseta gigante ubicada en la base del río Caura (Brewer-Carías, 1973a, 1976a; Szczerban y Gamba, 1973; Urbani y Szczerban, 1974; Szczerban y Urbani, 1974; Nott, 1975; Urbani, 1976b, c). Con respecto a quién realizó el primer avistamiento de las fosas del Sarisariñama existe una controversia. Sin embargo, el primero en advertir la existencia de la meseta fue Koch-Grünberg en su viaje de 1912, quien la refiere como *Scharischariñama*.

Escribía en su diario: «14 de marzo. Al seguir el viaje se hace visible a veces entre la bruma por la orilla izquierda una sierra cubierta en su mayor parte por bosques, de unos mil metros de altura y que se extiende

tierra adentro de Oeste a Este. Los indios la llaman Scharischariñama. Su forma y el color rojizo de sus pendientes rocosas permiten suponer que se componen de piedra arenisca» (Koch-Grünberg, 1917, I: 242).

No obstante, según el explorador Brewer-Carías (1994), entre los primeros en avistar en vuelo aéreo las fosas figuran los pilotos Harry Gibson y Félix Cardona Puig. De cualquier forma, la primera expedición y reconocimiento de las fosas y cuevas el Sarisariñama fue realizada y dirigida por el propio Brewer-Carías en 1974, organizada por la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (figura 8). Dos años después, la Sociedad Venezolana de Espeleología realizaría la expedición polaco-venezolana y exploración de las cuevas, elaborando un catastro y estudio topográfico detallado (SVE, 1976c).

El estudio del material mineralógico colectado por la expedición polaco-venezolana de 1976 en las cuevas del Sarisariñama (Zawidski *et al.* 1976) mostró la presencia de ópalo en muchas diferentes formas de espeleotemas, ta-

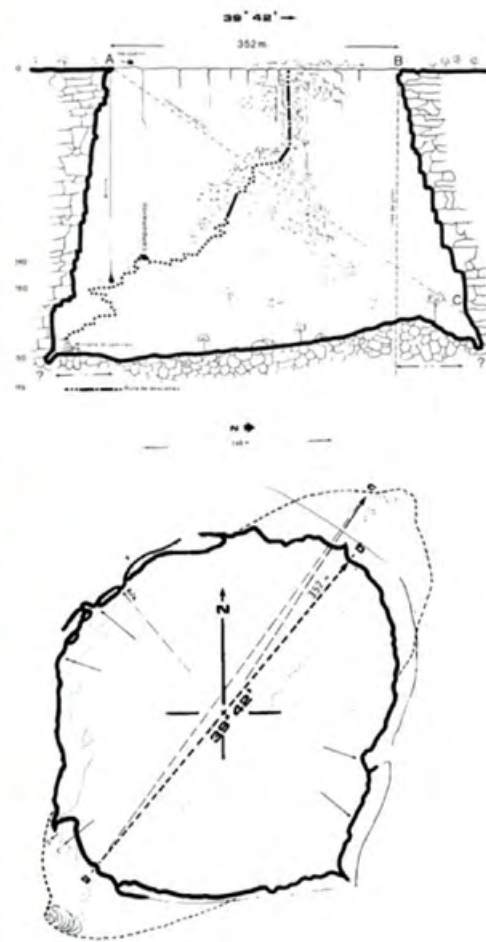


FIGURA 8. La meseta del Sarisariñama-Jidi posee tres impresionantes fosas o simas, de las cuales la sima Mayor presenta el mayor diámetro, profundidad y volumen. El estudio realizado por un equipo multidisciplinario en 1974 reveló la existencia de un alto endemismo de angiospermas y helechos. A, descenso por el foso del explorador Brewer-Carías. B, corte longitudinal de la sima a lo largo de su eje mayor. C, planta de la boca del perímetro de la sima Mayor (Brewer-Carías, 1994).

les como estalactitas, piedras en flujo (*flowstones*) y diferentes tipos de costras y formas semejantes a corales. De igual modo, los autores reconocieron en los espeleotemas de ópalo una apariencia que abarcaba todos los matices desde el negro al blanco. De igual modo, reportaron la presencia por primera vez en cavernas, del mineral litioforita ($\text{LiMn}_3\text{Al}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$) y de espeleotemas de óxido de hierro.

Diez años después, el censo alcanzaba las sesenta cuevas de cuarcita con 14.504 m de longitud total, localizadas todas en los estados Bolívar (57) y Amazonas (3) (Galán, 1988), procedentes de las montañas y macizos de Sarisariñama, Guaiquinima, Eutobarima, Aonda, Urutany, Auyán tepui norte, Tramén, Aguapira, Kukenán, Roraima y Yuruaní, Apongua, serranía Pereña, Chimantá y Autana; así como también de las montañas cercanas a Santa Elena de Uairén-Ica-

baru. Ghneim (1999) en su bibliografía sobre las cuevas de Venezuela, elevó el censo a cien cuevas de cuarcita, de las cuales noventa y una son localizadas en el estado Bolívar, el resto proviene del estado Amazonas. En el 2006, el Catastro Espeleológico Nacional elevó la cifra a ciento siete cuevas para el estado Bolívar, la mayoría de ellas formadas por grietas verticales y pasajes cortos. Un resumen de las investigaciones espeleológicas, elaborado por Vlček (2010) y Aubrecht y colaboradores (2012), revelaba que aproximadamente cincuenta expediciones espeleológicas habían sido conducidas hasta esa fecha en los tepuyes. Veinte áreas kársticas de cuarcita han sido exploradas y documentadas, incluyendo ciento sesenta cuevas de cuarcita, para un total de ciento sesenta kilómetros, lo cual ha tenido lugar gracias al aporte de un equipo de espeleólogos venezolanos, polacos e italianos, y sobre todo a

Tabla I. Lista de cuevas de cuarcita localizadas en el Pantepuy mayores a 1 km de longitud

Nombre	Longitud (km)	Desnivel (m)	Ubicación	País	Año de exploración	Referencias
Brewer (sistema)	24,3		Chimantá tepui	Venezuela	2009-2012	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Imawari Yeuta (sistema)	20,2	170	Auyan Tepui	Venezuela	2013-2015	Sauro <i>et al.</i> (2014)
Roraima Sur -Ojos de Cristal (sistema)	16,2	72	Roraima Tepui	Venezuela	2002-2007	Aubrecht <i>et al.</i> (2012) y Brewer-Carías y Audy (2011)
Cueva Colibrí	4,5		Chimantá Tepui	Venezuela	2009	Brewer-Carías y Audy (2011)
Cueva Charles Brewer	4,5	110	Chimantá Tepui	Venezuela	2002-2011	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Cueva de la Araña	4		Chimantá Tepui	Venezuela	2009	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Cueva Muchimuk	4	50	Chimantá Tepui	Venezuela	2009-2012	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Cueva del Diablo	3		Chimantá Tepui	Venezuela	2005	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Cueva Juliana	3	45	Chimantá Tepui	Venezuela	2007-2009	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Sima Auyan Tepui Noroeste	2,9	-370	Auyan Tepui	Venezuela	1993	De Vivo <i>et al.</i> (1997)
Cueva Zuna	2,8		Chimantá Tepui	Venezuela	2007-2009	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Akopan-Dal CinCave	2,7	150	Chimantá Tepui	Venezuela	2009-2012	Mechia <i>et al.</i> (2009)
Okoimo Yeuta	2,2	150	Auyan Tepui	Venezuela	2014	Sauro <i>et al.</i> (2014)
Sima Aonda Superior	2,1	-320	Auyan Tepui	Venezuela	1992	Bellomo <i>et al.</i> (1994)
Sima Akopan	1	1,88-90	Auyan Tepui	Venezuela	1993	Ipiña (1994)
Sima Bloque -Ali Primera	1,8	-352	Auyan Tepui	Venezuela	1993-1995	Piccini (2006)
Sima de La Lluvia	1,35	-202	Sarisariñama	Venezuela	1976	Zawidzki <i>et al.</i> (1976)
Sima Menor de Sarisariñama	1,15	-248	Auyan Tepui	Venezuela	1976	Zawidzki <i>et al.</i> (1976)
Cueva Yanna	1,1	40	Chimantá Tepui	Venezuela	2009	Aubrecht <i>et al.</i> (2012)
Guacamaya	1,1	40	Auyan Tepui	Venezuela	2010	Sauro <i>et al.</i> (2014)
Sima Aonda	2	1-325	Auyan Tepui	Venezuela	1992	Piccini (2006)

la prestigiosa Sociedad Venezolana de Espeleología y a la incansable labor de Charles Brewer-Carías al frente de muchas expediciones (tabla I). Más recientemente, Wray y Sauro (2017) reportaron veinte cuevas de cuarcita con una longitud mayor de un kilómetro para la Guayana venezolana, las cuales incluyen las cuevas de mayor longitud conocida hasta ahora en el mundo, Imawari Yeuta, localizada en el Auyán tepui, con 18.9 km (Sauro *et al.* 2014) y Roraima sur-Ojos de Cristal, con 10.8 km (tabla I) (Brewer-Carías y Audy, 2010; Aubrecht *et al.* 2012).

Mi primera visita a una cueva de cuarcita en la Guayana tuvo lugar el 22 de marzo de 1987 al

sur de la Gran Sabana en la sierra Pakaraima, específicamente en el Gua tepui, la cueva El Pi-lón (figura 9), ubicada en la ladera superior vertical del cerro, y probablemente evidenciando por las líneas de erosión interna en la cueva el paso de fuertes flujos de agua en el pasado, los cuales contribuyeron con el socavamiento y es-culturización interna de la cueva.

En esa ocasión, dispuse de la colaboración de José, taurepang de la localidad de Apoipó. Dicha cueva está formada de cuarcita y arenisca roja y presenta dos entradas, orientadas paralelamente con un ángulo acimutálico

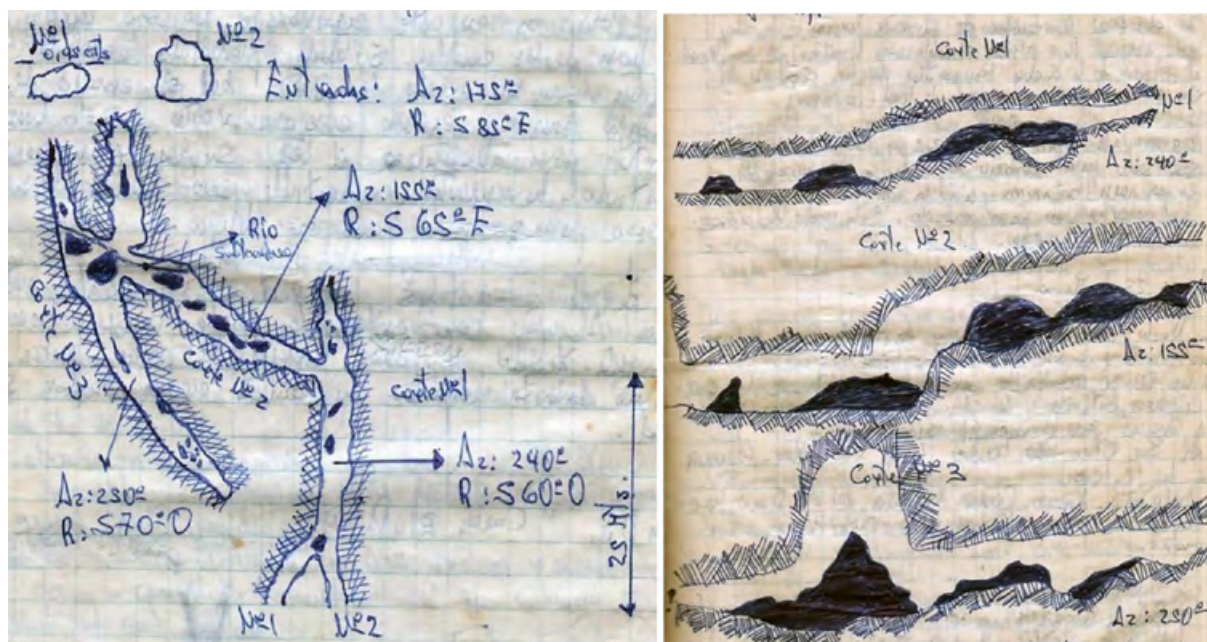


FIGURA 9. Croquis de la cueva El Pilón elaborado por el autor durante la expedición de 1987, localizada al sur de la Gran Sabana, en el Gua tepui, mostrando su desarrollo horizontal (izq.). Vista en sección de los pasajes de la cueva El Pilón (der.); dibujos elaborados por el autor.

175° y un rumbo S 85° E presentando en su entrada una vegetación subxerofítica, caracterizada por especies epipétricas de *Oleandra spp.*, *Rhypsalis sp.*, líquenes, musgos y orquídeas. El techo de la cueva tiene una altura que oscila entre los 1.20 y los 3.90 m. La exploración duró casi cuatro horas. La temperatura del aire en el interior de la cueva era de 21° C a las 2.10 pm (corte no. 3); la del río 20°C. El recorrido total fue de trescientos diez metros (figura 9). Según la versión de mi guía, dicha cueva había sido explorada por buscadores de oro y diamante. Se observó la presencia de arácnida de muy pequeños tamaños en su mayor profundidad, de color gris oscuro. En el primer corredor (corte no. 1), se encontraron hepáticas y musgos transportados por la corriente del río que la atraviesa.

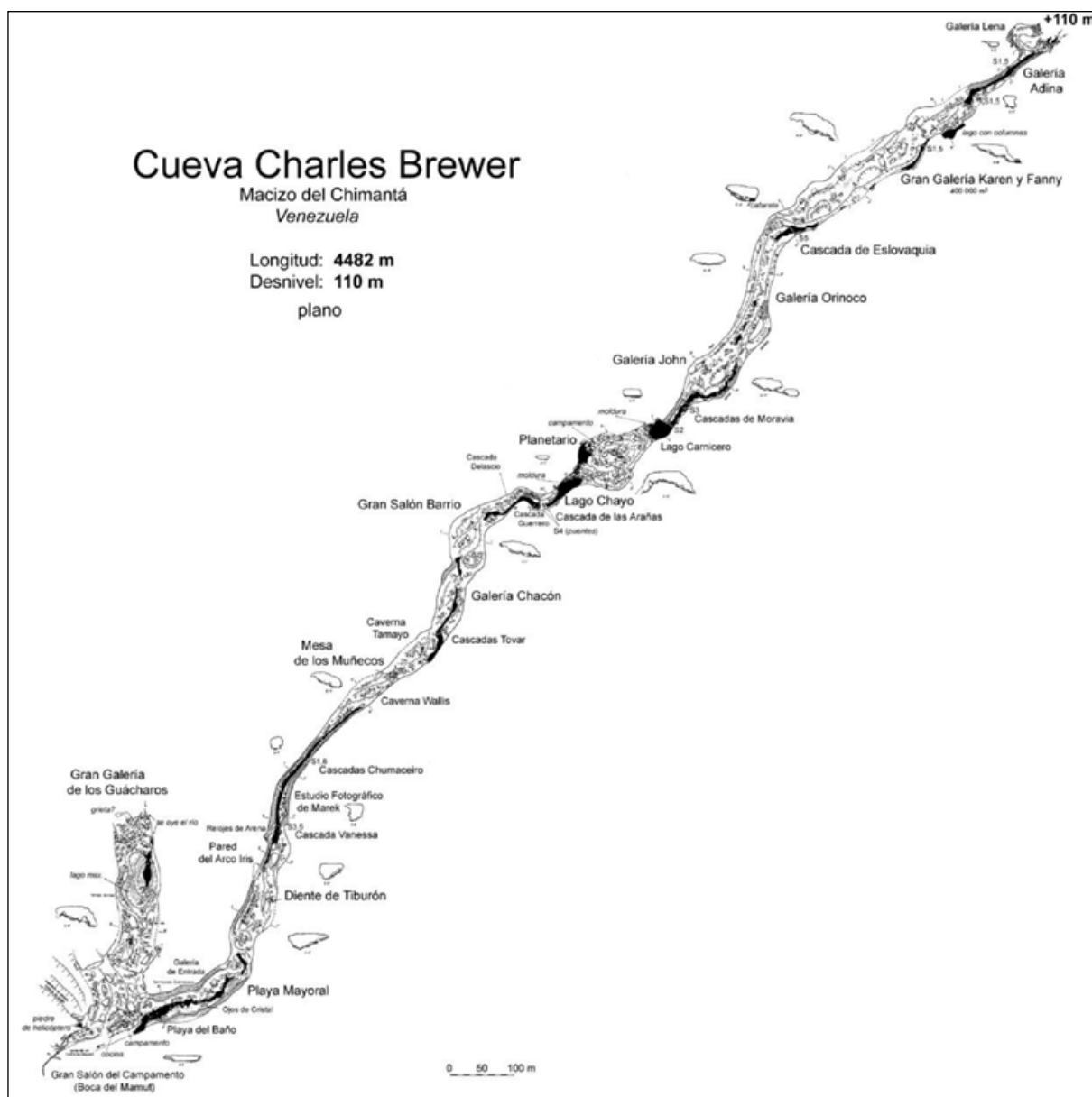
Posteriormente exploramos las cuevas del cerro Chirikayén al sur de la Gran Sabana y descubrimos un número importante de osamentas indígenas asociadas a artefactos materiales. Estas cuevas constituyen estructuras de cuarzo-arenisca, que sirvieron de sitios de culto funerario y evidenciaron la existencia de un grupo humano extinto y muy anterior al actual grupo étnico representado por las tribus taurepang y arekuna de la Gran Sabana (ver capítulo 10).

Al pasar casi veinte años después de realizar estas incursiones espeleológicas, jamás me imaginé que iba a ser protagonista de una de las historias científicas más extraordinarias de todos los tiempos, la cual cambió en mí la manera de concebir los orígenes y evolución de la vida sobre la Tierra (Marcano *et al.* 2004a y b, 2005) y aún más, amplió los escenarios posibles para la definición del concepto de *vida* que había tenido hasta entonces y que —por lo general— son objeto de discusión entre muchos estudiosos del tema (Margulis y Sagan, 1995; Dyson, 1999; Schopf, 2000; Chela-Flores *et al.* 2000, 2001). Me refiero al estudio de los organismos extremófilos que dan lugar a los espeleotemas de la cueva de cuarcita Charles Brewer en el macizo de Chimantá (Marcano *et al.* 2020a y b).

5. BIOGEOQUÍMICA Y MICROECOLOGÍA DE LA CUEVA CHARLES BREWER

Al noreste del macizo de Chimantá se encuentra una de las cuevas en cuarcita más grande del mundo, nombrada Charles Brewer en honor a su descubridor (Šmída *et al.* 2004, 2005a y b). Esta cueva se localiza a dos mil doscientos metros de altura en el Churí tepui (05°13' N 61°54' W; elevación: 2.500 m; área: 47.50 km²),

FIGURA 10. Mapa de la cueva Charles Brewer, en el que destacan las grandes galerías Karen y Fanny, Barrio y la gran galería de los Guácharos, presentando la primera un volumen de 400.000 m³, y con pasajes de 40 m de altura, 355 m de longitud y 70 m de ancho. Esta cavidad representa uno de los espacios subterráneos mayores del mundo y comparable con los que se han descrito en las cuevas calcáreas de Borneo, Vietnam y Nueva Guinea (Aubrecht *et al.* 2012)..



estado Bolívar, Venezuela (figura 10) y constituye parte de un sistema cavernario mucho más complejo, el cual se considera el de mayor longitud del mundo. Dicho sistema se extiende a partir de la conexión entre la cueva Charles Brewer y la cueva del Diablo, para un total de 7.5 km de largo. El sistema Muchimuk-Colibrí (cuyas dimensiones son de 8.0 km de largo con 160 m de desnivel - Šmída, 2009) presenta también una conexión con el sistema cueva Charles Brewer (Aubrecht *et al.* 2012) (figura 11).

Durante el 2005 y 2006, tuve la oportunidad de participar en dos expediciones a dicha cueva, por invitación que me hiciera el propio Dr. Brewer-Carías, a fin de estudiar *in situ* la microbiología y aspectos físicos y químicos relacionados con el microclima y suelo de la cueva. Dicha invitación la recibí a través del eminente herpetólogo y amigo personal César Barrios Amorós, quien había acompañado a Brewer-Carías durante muchos años de exploraciones y descubrimientos por las tierras altas de Guayana. Para mí fue un momento muy especial, puesto que la oportunidad de com-

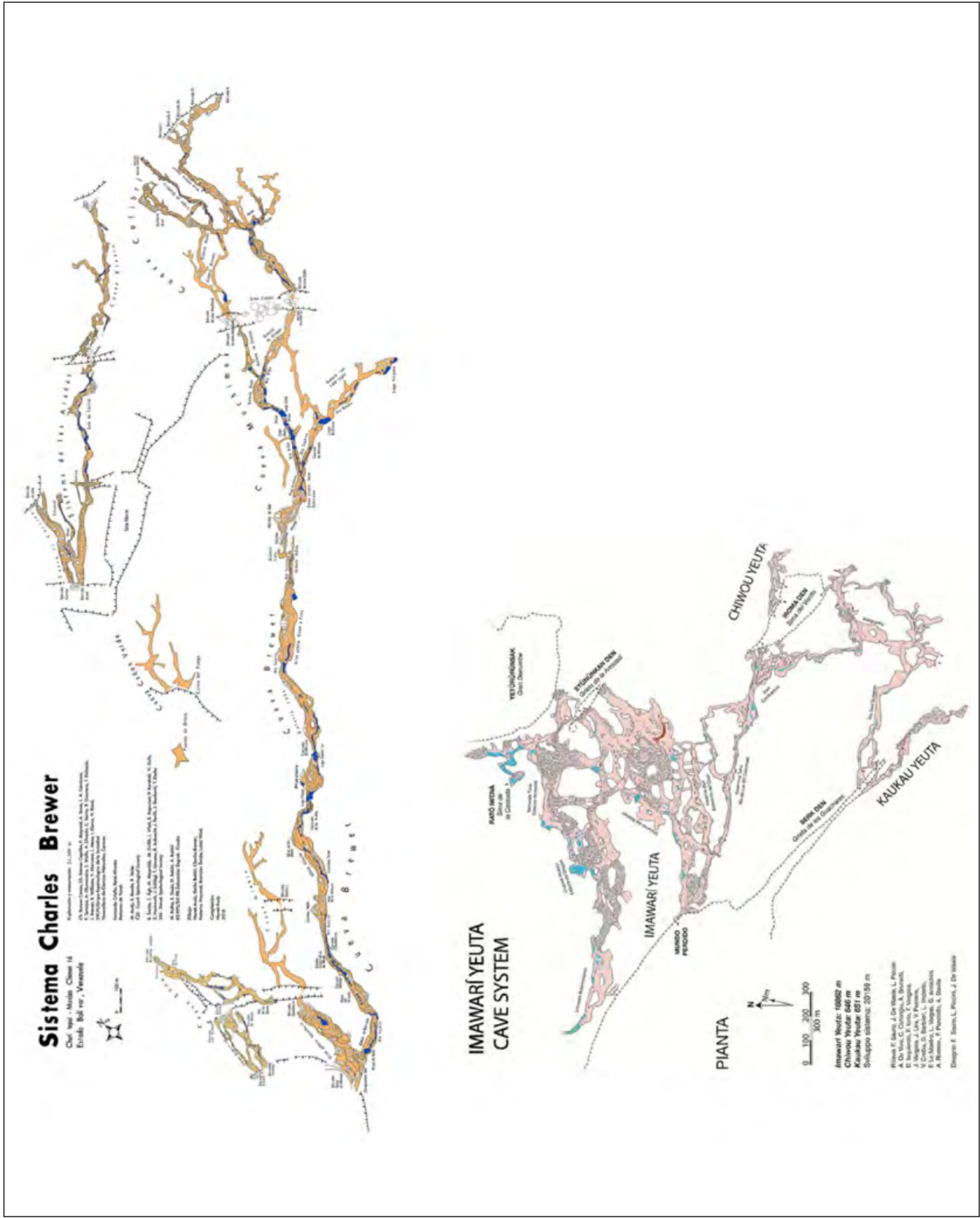


FIGURA 11. Diagramas espeleológicos donde se comparan los sistemas de cueva Charles Brewer (arriba) e Imawarí Yeuta (abajo). El sistema Charles Brewer presenta un desarrollo total de 24,3 km y ha sido distinguido como el sistema de cueva en cuarcita mas largo del mundo (Aubrecht et al. 2012). El sistema Imawarí Yeuta también excavado en roca cuarcita y localizado en el Auyán tepui, es considerado el segundo mas grande del mundo y se extiende con una longitud de 20,16 km (ver tabla I; Aubrecht et al. 2012; mapa cortesía Charles Brewer).

partir una exploración y descubrimientos con ese personaje, que inspiró mi vida desde mi niñez, era algo inimaginable. Fue así cuando conocí, en la ciudad de Caracas, a Charles Brewer, quien con su carisma y profundidad en su mirada me recibió como si me conociera desde siempre obsequiándome una braga de espeleología y una hamaca ambas fabricadas por él y su esposa Karen. Allí me presentó con una hueste de exploradores y espeleólogos venezolanos, checos y eslovacos que conformaban la expedición. Entre ellos podemos mencionar: Branislav Šmída, Federico Mayoral, Charles Brewer-Capriles, Luis Alberto Carnicero, John Brewer, Marek Audy y Richard Bouda, el cineasta Pavol Barabáš, Marcel Griflík, Marian Majerčák, Erik Kapucian, Zdeno Hochmuth, Jano Pavlík y como equipo de apoyo: el escalador Juan Carlos Godayol y los pilotos Roberto Brewer Martínez, Roberto Brewer Mendoza, Vicente Capriles Raytler y Rafael Eraso.

5.1. PRIMERA EXPEDICIÓN MICROBIOLÓGICA A LA CUEVA CHARLES BREWER

Durante la primera expedición microbiológica conducida a la cueva en febrero 2005 (figura 12), se llevó a cabo un estudio físico-químico y microbiológico detallado con el fin de determinar la presencia de posibles factores biogénicos



FIGURA 12. De pie en la fila posterior: Marcel Griflík, Jano Pavlík, Federico Mayoral, Roberto Brewer Martínez, Charles Brewer-Carías, Branislav Šmída, Charles Brewer Capriles, Vicente Capriles, Vicente Marcano, y Marián Majerčák, En la primera fila: Erik Kapucian, Zdeno Hochmuth, Luis Alberto Carnicero, Juan Carlos Godayol, John Brewer, Roberto Brewer Mendoza, Rafael Eraso y el cineasta Pavol Barabáš.

cos como responsables de la formación de los espeleotemas. Durante este estudio, se emplearon técnicas analíticas no invasivas y de impacto mínimo para la detección y caracterización de vida microbiana. Estos procedimientos fueron conducidos bajo condiciones de campo muy difíciles que comparten muchas de las limitaciones que son comunes en el estudio de ambientes extremos (figura 13). En la cueva se reconocieron numerosos espeleotemas de sílice conformando una estructura estromatolítica columnar de opal y creciendo desde el piso y paredes, sin embargo no desde cualquier superficie que pudiera estar bajo las aguas. Los espeleotemas mostraron una diversidad de formas descritas previamente por Brewer-Carías (2005) y Aubrecht y colaboradores (2008, 2012), de forma coralina, balón (champiñón), negro-cónica, blanco-cónica y estructuras negro-blanca-cónica. Un estudio preliminar de estos espeleotemas, llevado a cabo *in situ*, reveló con sorpresa la presencia de una muy compleja asociación mineral/microbial —incluyendo la presencia de estructuras semejantes a cianobacterias—, lo cual nos condujo a establecer la hipótesis acerca de la existencia de una *bioorganización polisimbiótica estromatolítica semejante a un liquen* (Marcano 1994, 2003) —no obstante autotrófica—, presentando una alta estabilidad en el tiempo, y siendo capaz de formar un estromatolito columnar de ópalo amorfo a partir de la biomineralización por hidratación de silicatos cristalinos. De aquí que el término *bioespeleotema* sea utilizado en este libro. Además, texturas de apariencia a un moco húmedo encontradas en las paredes y techos de la cueva, revelaron la presencia de muchos diferentes tipos de colonias microbianas participando en variadas organizaciones simbióticas (Marcano *et al.* 2019, 2020).

Llama curiosamente la atención las observaciones que hiciera Humboldt en su obra *Kosmos* (1851), acerca de las formas de vida por él halladas en el interior de cuevas, las cuales presentan semejanzas con algunas de las aquí descritas para la cueva Charles Brewer: «Las formas orgánicas no solo descienden al interior de la tierra, donde la industria minera ha llevado a cabo excavaciones extensivas y abier-



FIGURA 13. La cueva Charles Brewer se encuentra en un lugar de difícil acceso, el cual requiere del manejo de técnicas avanzadas implementadas por un equipo de profesionales con larga experiencia en la exploración de cuevas. A. Llegada al campamento base por aire a la población taurepang de Yunék, al sur del macizo de Chimantá. B. El transporte del equipo técnico y humano lo realizó en helicóptero el experimentado piloto Sr. Ben Williams, hasta un puesto de avanzada, ubicado en la cumbre noreste del Churí tepui. C. Desde allí, el Sr. Williams transportó la carga y equipo humano hasta la entrada de la cueva, (D), manteniendo suspendido el helicóptero solo con un patín sobre una roca muy próxima (3-4 m) a la pared frontal a la cueva y con el motor en plena marcha (fotos del autor correspondientes a la expedición del 2005).

to profundos pozos, sino que también he encontrado estalactitas blanquecinas rodeadas por la delicada trama del líquen *Usnea*, en cuevas donde el agua meteórica solo podía penetrar a través de las fisuras».

El reconocimiento de comunidades quimioautotróficas en estas cuevas tiene especial relevancia para los estudios de la evolución de la biosfera temprana (Boston *et al.* 1992; Boston, 1999; Mancinelli, 2000). El sílice es un elemento abundante en el universo, el cual está presente en la forma de olivino y piroxeno en asteroides, cometas, satélites y cuerpos planetarios (Lodders, 1998). La biogenicidad de formaciones minerales secundarias (Barton *et al.* 2002) puede ofrecer una visión alternativa en la búsqueda de formas de vida diferentes en el universo (Boston *et al.* 2001). De tal manera que uno de los objetivos de estas investigaciones fue hallar caracteres microscópicos y químicos que sean inequívocamente de naturaleza biogénica, a fin de determinar el origen de los procesos relativos a la formación y organización de espeleotemas de sílice.

5.1.1. Análisis microclimático

Distintas estaciones meteorológicas fueron colocadas en el interior de la cueva Charles Brewer (figuras 14 y 15). Las estaciones fueron las siguientes: Estación 1, a cien metros de distancia desde la entrada de la cueva; Estación 2, en la playa Mayoral, entre 300-400 m de distancia desde la entrada de la cueva; Estación 3, en el sitio llamado Diente de Tiburón, a ~ 1000 m de distancia desde la entrada de la cueva, y Estación 4, en Mesa de los Muñecos, a ~ 2000 m de distancia desde la entrada de la cueva. Sensores térmicos (mod. HOBO H8 4-channel logger, Onset Computer Corporation) provistos de tres termocuplas (TMC6-HA) se colocaron debajo de la superficie del suelo, sobre la superficie del suelo y otro a un metro por encima de la superficie. Datos de humedad y puntos de saturación se registraron a un metro por encima de la superficie utilizando HOBO loggers. Valores de dióxido de carbono se registraron utilizando un monitor de CO₂ Telaire 7001 y HOBO data Loggers en los rangos de 0 a 10000 ppm, con un transductor y cable adaptado a fin de amplificar la señal. El error en la medición de la temperatura fue $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ mientras el error en la medición de la humedad relativa de $\pm 3\%$.

Las estaciones fueron emplazadas el 6 de febrero de 2005 y removidas el 10 de febrero de 2005. Los equipos empleados fueron aportados por NASA Ames Research Center, a través de un convenio con el Dr. Chris McKay y el Dr. Rafael Navarro-Gonzales.

En la primera estación, localizada a cien metros de distancia con respecto a la entrada de la cueva (figuras 14 y 15), se registró una temperatura del aire mínima de 13.57 °C y una temperatura máxima absoluta de 28.59 °C, mientras que en el suelo la temperatura mínima absoluta fue de 13.40 °C y la máxima absoluta de 16.03 °C. La temperatura promedio en la primera estación fue más baja en el suelo (13.72 °C) que en el aire (14.03 °C). Por otra parte, no se registraron oscilaciones de temperatura diarias ni en el suelo ni en el aire en todas las estacio-

Tabla II. Datos microclimáticos promedios registrados en la cueva Charles Brewer, Churí tepui, macizo de Chimantá, Venezuela

Parámetros climáticos	Estación 1 (100 m)	Estación 2 (~ 350 m)	Estación 3 (~ 1000 m)	Estación 4 (~ 2000 m)
Temperatura del aire (°C)				
Promedio	14.03	13.7	13.7	13.7
Máxima	28.59	13.7	13.7	13.7
Mínima	13.57	13.7	13.7	13.7
Oscilación diaria	15.02	0	0	0
Temperatura del suelo (°C)				
Promedio	13.72	13.7	13.7	13.7
Máxima	16.03	13.7	13.7	13.7
Mínima	13.4	13.7	13.7	13.7
Oscilación diaria	2.99	0	0	0
Humedad relativa (%)				
Promedio	94.01	100	100	100
Máxima	98.21	100	100	100
Mínima	53.62	100	100	100
Oscilación diaria	44.59	0	0	0
Punto de saturación (°C)				
Promedio	13.08	13.7	13.7	13.7
Máxima	20.49	13.7	13.7	13.7
Mínima	11.42	13.7	13.7	13.7
Oscilación diaria	9.07	0	0	0
Presión parcial CO ₂ (ppm)				
Promedio	1500	3800	7800	8200
Máxima	1800	3850	7990	8340
Mínima	1300	3710	7800	8150
Oscilación diaria	500	140	190	190
Luminosidad (Lux)				
Promedio	360.1	0	0	0
Máxima	32280	0	0	0
Mínima	4	0	0	0
Oscilación diaria	32276	0	0	0

* Valores registrados entre 2005-2006 (Marcano *et al.* 2020b).

nes, más allá de los cien metros de distancia desde la entrada de la cueva. Las temperaturas del aire y del suelo fueron permanentes en estos sitios, e.g. 13.7°C (tabla II). Los niveles de humedad relativa en la entrada de la cueva revelaron un promedio de 94.01% presentando un valor mínimo de 53.62 % y un valor máximo de 98.21%, mientras que niveles de humedad relativa constantes del cien por ciento se registraron en todas las estaciones (tabla II). Niveles máximos de luminosidad de 32.280 lux y mínimos de 4 lux se registraron hasta los cien metros de distancia desde la entrada de la cueva. Los niveles de CO₂ se incrementaron significativamente desde los cien metros de distancia en profundidad (~ 1500 ppm) hasta los dos mil metros de distancia (~ 8000 ppm) (Marcano *et al.* 2020a y b).

5.1.2. Análisis por difracción de rayos X (XRPD)

Para el análisis de difracción de rayos X de los espeleotemas, se pulverizaron dieciséis submuestras proviniendo desde distintas secciones de los espeleotemas usando un mortero y pistilo de ágata, hasta que se obtuvo un polvo delgado y homogéneo con partículas más pequeñas a 53 µm. Luego, una porción del polvo fue colocada dentro de una celda para muestras bajo cero cubierta con una capa delgada de gel de petróleo. Un modelo de difracción del polvo se midió usando un difractómetro Siemens D-5005. Las condiciones experimentales para el ensayo de difracción fueron las siguientes: geometría q/q, modo scan por reflexión, detector de centelleo, voltaje y amperaje aplicados 40 KV y 20 mA, rango del ángulo 5°-70° (2θ), medida de los pasos 0.02°, tiempo del paso 10 s/paso, y temperatura 298K (ambiente). Se empleó un software para



FIGURA 14. Diferentes secciones de la cueva de cuarcita Charles Brewer. La longitud total de la cueva es de 4.5 km y pertenece a un sistema de cuevas de mayores dimensiones (Šmída *et al.* 2005a y b; Aubrecht *et al.* 2012). Los perfiles cuadráticos de sus domos son típicos de las cuevas de cuarcita, e.g. setenta metros de ancho y hasta cuarenta metros de alto.

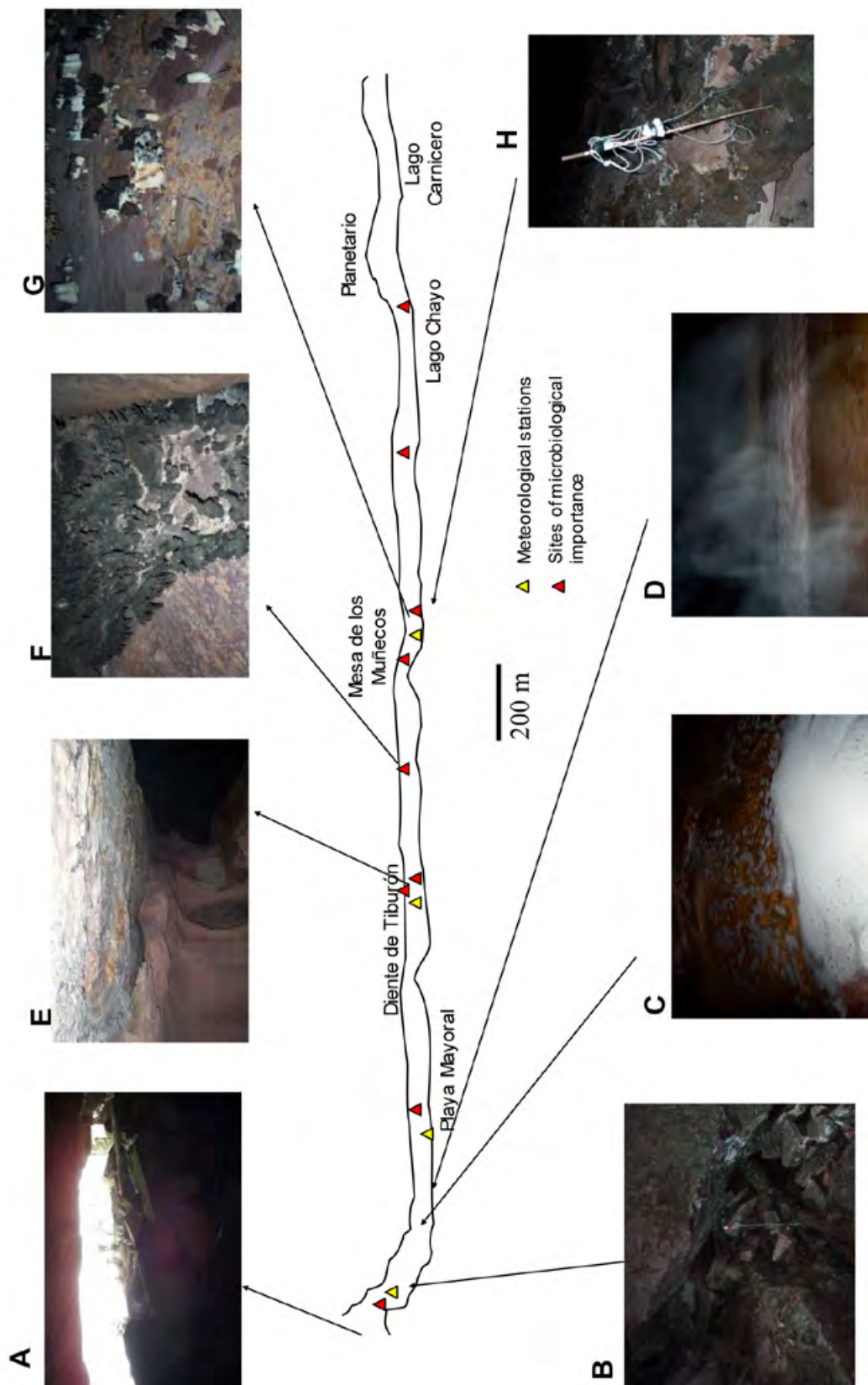


Figura 15. Sinopsis de la Cueva Charles Brewer con especial referencia al transecto de importancia microbiológica estudiado durante las Expediciones del 2005 y 2006. Se indican los sitios donde se instalaron las estaciones meteorológicas y donde se practicaron los análisis microbiológicos (ver texto para explicación de las figuras) (fotos del autor).

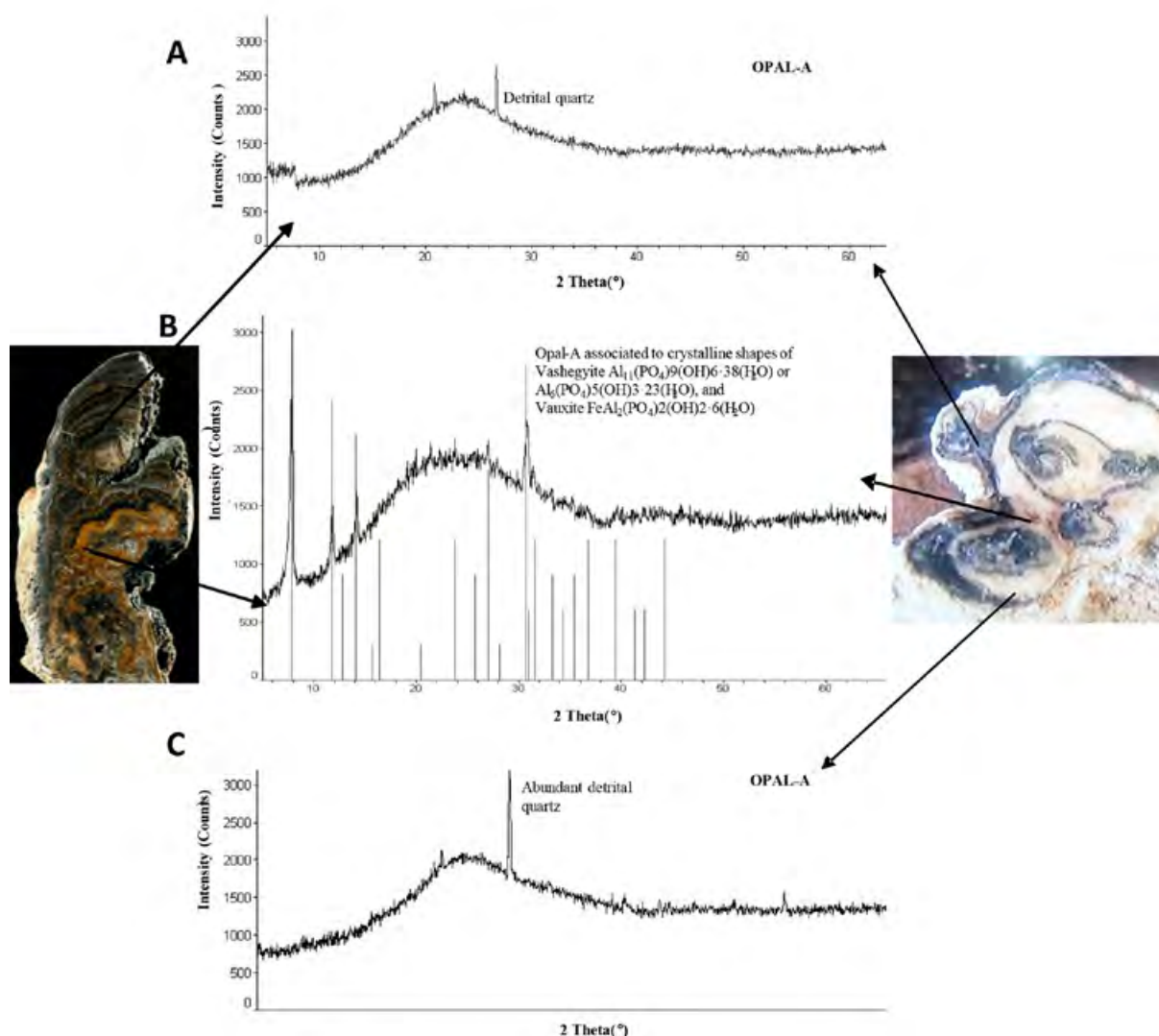


FIGURA 16. El análisis por difracción de rayos X (XRPD) evidenció la presencia de ópalo-A en los espeleotemas semejantes a corales y cónicos, revelando una friabilidad e hidratación variables entre las distintas secciones o capas del espeleotema. A, negro (vítreo); B, marrón (asociado a fosfatos hidratados conteniendo Al y Fe), y C, blanco (poroso friable).

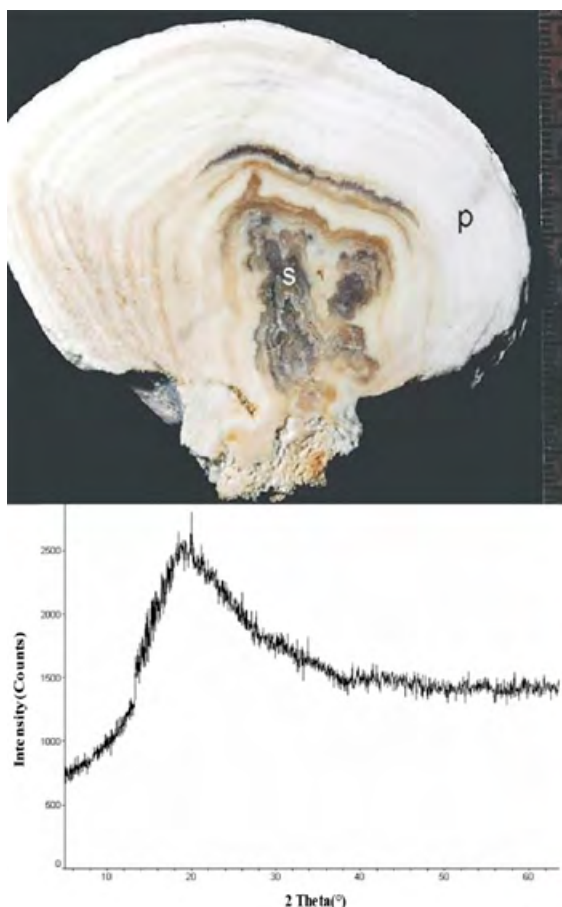
la identificación de las fases cristalinas, MDI JADE 5.0, integrado a la base de datos PDF-2 (POWDER DIFFRACTION FILE, 1999).

Las bandas amplias de dispersión XRPD, tanto en la sección negra vítrea como en la sección blanca porosa (friable), mostraron una intensidad máxima centrada en los $22.5^\circ 2\theta$ y la presencia de un pico en $27^\circ 2\theta$ correspondiendo a cuarzo detrital. El análisis por XRPD de la sección central o intermedia mostró una banda amplia de dispersión XRPD del ópalo-A —relacionada con la presencia de formas cristalinas de color marrón—, que corresponden a fosfatos hidratados conteniendo Al y Fe identificadas

como vauxita $\text{FeAl}_2(\text{PO}_4)_2(\text{OH})_2 \cdot 6(\text{H}_2\text{O})$ y vashegyita $\text{Al}_{11}(\text{PO}_4)_9(\text{OH})_6 \cdot 38(\text{H}_2\text{O})$ o $\text{Al}_6(\text{PO}_4)_5(\text{OH})_3 \cdot 23(\text{H}_2\text{O})$. El análisis por XRPD de las secciones externas (blanca porosa) e internas (negra-vítrea y marrón) de los espeleotemas revelaron una banda amplia de dispersión típica de $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ (figura 16).

Por otra parte, el análisis por XRPD de los espeleotemas en forma de champiñones evidenció la presencia de una estructura amorfa que consiste de granos de sílice no- hidratados en la zona periférica, mientras en la zona central (S), se encontró una fase de ópalo negro-vítrea (figura 17).

FIGURA 17. El análisis por XRPD de los espeleotemas de ópalo en forma de champiñones (A), realizado en la Universidad de Los Andes, mostró una banda de dispersión en la zona periférica (P) relacionada a la presencia de granos de sílice amorfos no hidratados (B), con un índice de friabilidad FI = 1, mientras en la zona central (S), se encontró una fase polimérica de ópalo negro-vítreo (FI = 5), con una composición $\text{SiO}_2 \cdot \frac{1}{2}\text{H}_2\text{O}$. (C), Aspecto en la cueva Charles Brewer de los espeleotemas en forma de champiñones (fotos cortesía Charles Brewer-Carías).



5.1.3. ANÁLISIS FÍSICO-QUÍMICO

Para el análisis de NO_3^- , 20 g de muestras pulverizadas se dispersaron en 40 ml de agua Milli-Q, se agitó durante treinta minutos, y se filtró usando Whatman No. 1 y discos Millipore 0.45 mm. La interferencia por carboxilos y carbonatos se eliminó añadiendo al filtrado HCL 1N. Los productos extraídos se analizaron por espectrofotometría, según Goldman y Jacobs (1961) y Norman y Stucki (1981), y la absorbancia se midió en 220 para NO_3^- y 275 nm para determinar la posible interferencia debido a materia orgánica disuelta. La concentración de NO_3^- se calculó a partir de la ecuación: $\text{NO}_3^- = A_{220} - (A_{275} \cdot 2)$. Para el análisis de NH_4^+ , se empleó el método de Nessler (Boltz y Howell, 1978) y la absorbancia se midió en 460 nm; las muestras pulverizadas se dispersaron en agua Milli-Q, se agitó durante veinte minutos, y se filtró usando Whatman No. 1 y discos Millipore 0.45 mm. Para el análisis de PH_4^+ , 80 mg de muestras pulverizadas se extrajeron con Milli-Q y se analizaron colo-

rimétricamente usando método normalizado de ácido ascórbico. La absorbancia se midió espectrofotométricamente en 880 nm. La presencia de goethita se determinó por absorbancia en 635 y 940 nm. Las muestras extraídas fueron diluidas, cuando fue necesario, con agua Milli-Q para asegurar niveles de absorbancia < 1 . Los resultados se compararon con curvas normalizadas. Valores de absorbancia se midieron usando un espectrofotómetro UV-VIS-NIR Shimadzu.

En el sentido termodinámico, una reacción es factible si la energía libre Gibbs de la reacción (ΔG°) es negativa. Los datos termodinámicos para los reactantes y productos gaseosos pueden ser usados, incluso cuando estas reacciones ocurren en medios líquidos, porque de acuerdo a la ley de Henry, las especies disueltas tienen la misma energía libre que los gases con los cuales ellos se encuentran en equilibrio. Según la ecuación de Nernst, los cambios de energía libre para las reacciones consideradas en este estudio, vienen dados por:

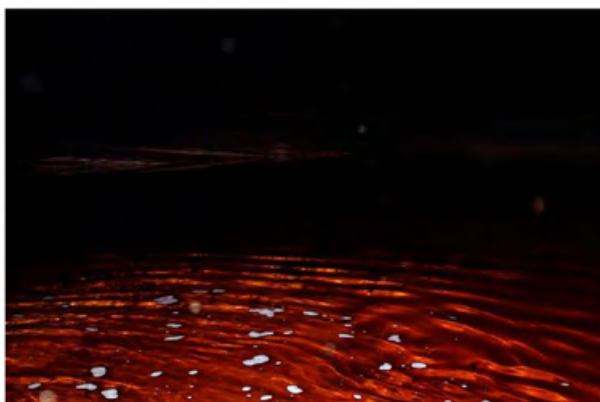
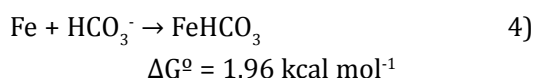
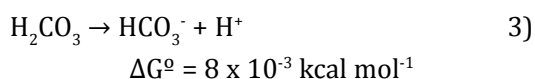
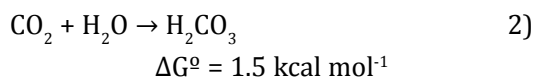


FIGURA 18. Los sedimentos transportados por las aguas producto de la meteorización de las rocas y de la acción de microorganismos, son depositados en el interior de la cueva y en ocasiones forman playas con arenitas extensas. Tales sedimentos son ricos en cristales de sílice y contienen además óxido de hierro e hidróxido de hierro como productos biogénicos. Zona cercana a la entrada de la cueva Charles Brewer (fotos del autor).

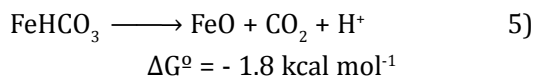
$$\Delta G^{\circ} = -RT \ln Q \quad 1)$$

donde T se asume como el promedio de la temperatura superficial registrada en la cueva, y Q es igual a la constante de equilibrio de las reacciones consideradas.

Las aguas de la cueva mostraron un pH de 4.2, mientras los extractos acuosos de la cuarcita y de los espeleotemas de ópalo revelaron un pH entre 4.1-4.4. El análisis por espectroscopia UV y NIR del agua del río de la cueva mostró trazas de ácido carbónico, lo cual debido a su inestabilidad habría de estar disociado en el ion carbonato unido a Fe(II) y produciendo óxido de hierro y CO₂ probablemente biogénicos. Las reacciones siguientes resumen este proceso (Marcano *et al.*, 2020):



Oxidación Biogénica

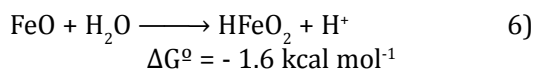


donde ΔG° se define en 286.7 K, la cual es la temperatura promedio registrada en la cueva (tabla II). Dado que ΔG° mostró valores positivos, no obstante encontrándose cerca del equilibrio, se espera que las reacciones (2, 3 y 4)

sean favorecidas con muy bajos rendimientos debido a las relativas presiones parciales altas de CO₂ registradas en la cueva.

El análisis del sedimento depositado en el fondo del río de la cueva (figura 18) reveló la presencia de hidróxido de hierro (goethita), la cual habría de constituir un producto biogénico a partir de la reacción:

Oxidación Biogénica



De igual manera, el análisis del sustrato de los espeleotemas mostró rocas sedimentarias de sílice (picos en 1040 nm) con cantidades de goethita (picos en 538 y 843 nm) y valores de CO₂, NH₄⁺, NO₃⁻ y PH₄⁺ que sugieren la existencia de actividad microbiana (tabla III). El potencial redox de las aguas de la cueva y de los extractos acuosos de los espeleotemas de ópalo mostró valores positivos. Por lo general, los valores eH fueron más altos que +450 mV; un valor máximo de +663 mV se observó en los silicatos blancos. Una observación interesante fue que el potencial redox nunca cambió a valores negativos, lo cual habría de sugerir el origen biogénico del Fe(III) y la goethita.

La producción biogénica de NO₂⁻ and NO₃⁻ es asumida ocurriendo a partir de las siguientes reacciones:

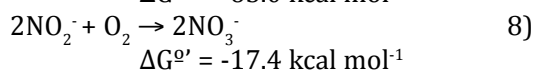
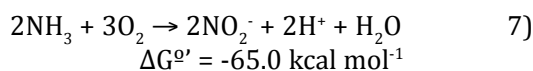


Tabla III. Cantidades de nitrato, amonio, fosfato, dióxido de carbono, cloro y parámetros físicos (n = 12, P < 0.0001) en espeleotemas y rocas de la cueva de cuarcita Charles Brewer

Muestras	pH	Conductividad (μS)	NO ₃ ^{-*}	NH ₄ ⁺ *	PH ₄ ⁺ *	CO ₂ *	Cl*
Aguas de la cueva	4.2	6	7	2	6	18	3
Espeleotemas en forma de coral							
Capas externas	4.1	65	249.4	165	108.6	588	35
Capas internas	4.3	27	207.1	110	17.8	106	28
Espeleotemas en forma de champiñón	4.6	19	64.7	35	4.3	42	31
Rocas de sílice primarias de la cueva	4.2	9	19.1	8	0.7	8	0.26

* Valores en ppm.

Las energías libres Gibbs normales de las reacciones (7) y (8) para la formación de NO₂⁻ y NO₃⁻ por oxidación se muestran como una función de la temperatura en 1 bar. Se puede notar que la reacción que rinde nitrito (7) tiene un valor más negativo de ΔG que la reacción que forma nitrato (8). Valores de ΔG para ambas reacciones se incrementan negativamente con el aumento de la temperatura. Por otra parte, las cantidades de ATP producidas a partir de las energías liberadas por las reacciones (7) y (8) se conciben como funciones de la temperatura. La producción de ATP a partir de la reacción (7) fue más alta que la generada a partir de la reacción (8) en todos los rangos de temperatura. De cualquier forma, la síntesis de NO₃⁻ en la reacción (8) rindió ~ 2 moléculas de ATP en la temperatura del aire de la cueva de 13.7°C, mientras que en el ambiente externo de la cueva, presentando temperaturas > 25°C (Galán, 1992), la producción esperada es > 2 moléculas ATP (asumiendo un requerimiento de -8 kcal mol⁻¹).

Las cantidades de N-NH₄⁺ fueron más altas en la sección blanca de ópalo que en la sección negra de ópalo. Estas cantidades (>160 ppm) son enormes considerando que las cianobacterias y otros organismos fijando nitrógeno pudieran constituir la única fuente de amonio en los espeleotemas de ópalo. De igual manera, se

detectó la presencia de N-NO₃⁻ en cantidades altas (hasta 323 ppm) que presentaban valores medios más altos en la sección blanca de ópalo (249.4 ppm) que en la sección negra de ópalo (207 ppm), lo cual habría de sugerir la presencia de microorganismos quimiolitotróficos en los espeleotemas. Por otra parte, la presencia de PH₄⁺ fue también más alta en la sección blanca de ópalo (108 ppm) que en la sección negra de ópalo (17 ppm). También los valores medios de CO₂ fueron mayores en la sección blanca de ópalo (580 ppm) que en la sección negra de ópalo (110 ppm). Aunque las cantidades medias de Cl (28-35 ppm) no presentaron diferencias estadísticas significativas (tabla III), los valores fueron ligeramente mayores en la sección blanca que en la sección negra de los espeleotemas.

Las cantidades más altas de NH₄⁺, NO₃⁻, PH₄⁺ y CO₂ registradas en la sección blanca de ópalo de los espeleotemas evidencia la intensidad de la actividad microbiana en esa sección, la cual podría ser considerada como la zona metabólica y molecular más activa (e.g. fijación de nitrógeno, descomposición de proteínas o aminoácidos, degradación de urea, consumo y/o producción de CO₂) (tabla III). Las absorciones muy bajas entre 230-300 nm de extractos, empleando solventes orgánicos correspondiendo

a los espeleotemas de ópalo, demuestran la ausencia de materia orgánica ácida en su estructura (e.g. ácidos carboxílicos, hidroxilos, ácidos húmicos).

La capa externa de silicatos negros en los espeleotemas de ópalo-A mostró una concentración abundante de cianobacterias, presentando pigmentos fluorescentes cuando se examinaron mediante microscopía de fluorescencia UV, careciendo de una función de transporte de electrones debido a la privación de fotones en el hábitat oscuro de la cueva. De cualquier forma, el análisis espectrofotométrico en la región del espectro visible y del infrarrojo cercano no mostró absorciones entre los 600-700 nm, lo cual sugiere la ausencia de clorofila. Sin embargo, absorciones fuertes en 435 y 475 nm indicaron la presencia de carotenoides y feofitina (figura 19). Además, el radio de feofitinización 415/435 fue > 1, lo cual indica la conversión de la clorofila a feofitina por efecto de degradación.

5.1.4. Análisis de pigmentos cianobacteriales

Con la finalidad de determinar la posible presencia de cianobacterias en los espeleotemas, se analizó en el laboratorio la presencia de pigmentos a partir de cinco submuestras de cada espeleotema de acuerdo al siguiente método: Muestras de los silicatos blancos y negros se secaron por doce horas a temperatura ambiente, luego se pulverizaron en un mortero y se homogenizaron por veinticuatro horas en oscuridad, con agitación ocasional. Los extractos se clarificaron mediante centrifugación y filtración usando Whatman. Valores de absorbancia (A) se tomaron en 663 y 645 nm para el análisis de clorofila y en 436 y 454 nm para el análisis de carotenoides. Estos procedimientos se llevaron a cabo en ausencia de luz con el fin de reducir la fotodestrucción de los pigmentos (Mackinney, 1941; AOAC, 1984). La degradación de los pigmentos a feofitina se empleó como una medida de daño causado por metales pesados y condiciones ácidas (López y Carballera, 1989; Manrique *et al.*, 1989). Por lo cual el radio de feofitinización se midió en 415 y 435 nm.

5.1.5. Análisis microbiológicos y de cultivos

La morfología y pigmentos celulares se evaluaron mediante microscopia de fluorescencia. Para ello se tiñeron muestras desde quince especímenes utilizando un colorante fluorescente para enlazar ADN tal como Acridina Naranja y DAPI y se examinaron mediante un microscopio Zeiss de fluorescencia, de acuerdo a Weinbauer *et al.*, (1998). Adicionalmente, el análisis de fluorescencia de los cultivos o de las muestras obtenidos directamente desde los espeleotemas facilitó el reconocimiento de los pigmentos asociados comúnmente a la presencia de colonias cianobacterias.

Bacterias aisladas de los espeleotemas de ópalo-A se lavaron en una solución de 5 ml de PBS por un minuto, la cual se descartó y luego se añadió 1 ml de 0.05% tripsina (conteniendo 0.53 mM EDTA). Las células se incubaron a 37°C por dos a cinco minutos. La suspensión de las células se centrifugó a 1000g por diez minutos a 4°C y entonces se añadió 0.5-1.0 ml de buffer para extracción de ADN (e.g. 10 mM Tris.Cl-pH 8-, 100 mM NaCl, 25 mM EDTA y 0.5% SDS) en el pellet y 100 µg/ml de proteinasa K fueron añadidos. La mezcla se incubó a 55°C en baño de María toda la noche y luego se extrajo con fenol/cloroformo/iso-amil alcohol. Un procedimiento normalizado se observó de allí en adelante (Sambrook *et al.*, 1989) y se chequeó finalmente la concentración de ADN en 260 nm usando un espectrofotómetro Shimadzu.

Muestras de espeleotemas de ópalo-A procedentes de silicatos blancos y negros se cultivaron por quince días a 13°C bajo condiciones de oscuridad, en discos estériles en autoclave conteniendo: A, medios de cultivo que incluyeron Czapek Dox modificado (CZA) (e.g. enriquecidos con sales de hierro y sulfuro) (45.4

FIGURA 19. El análisis espectrofotométrico de extractos de espeleotemas en la región del espectro visible y del infrarrojo cercano mostró absorciones fuertes en 435 y 475 nm indicando la presencia de carotenoides y feofitina, las cuales presentaron mayores concentraciones en la sección externa de ópalo blanco (izq.) que en la sección interna de ópalo negro (der.).

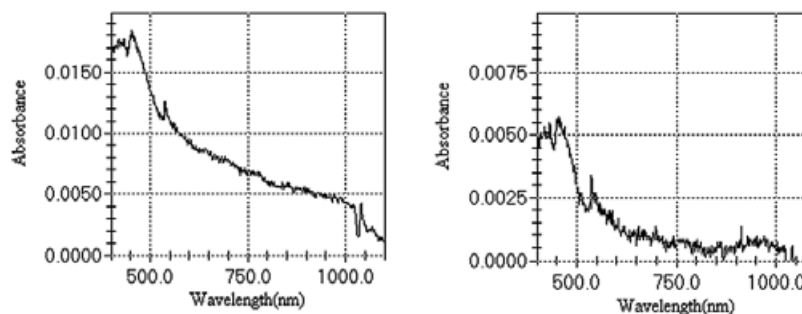




FIGURA 20. El análisis por microscopía de fluorescencia de colonias encontradas en el techo y paredes de la cueva en la zona conocida como «Diente de Tiburón», reveló la existencia de una forma muy primitiva de asociación líquénica, constituida por una red de hongos filamentosos adheridos a cianobacterias unicelulares y que carecían de alguna organización tisular o estructura secundaria. Escala = 20 μm (fotos Vicente Marcano).

g/l) y B, 100 ml del medio Mackintosh, específico para *Acidithiobacillus ferrooxidans* (Mackintosh, 1978), en pH 4 y 5. Los cultivos se llevaron a cabo *in situ* en la cueva y en el laboratorio, bajo condiciones estériles y la identificación bacteriana se llevó a cabo en el laboratorio mediante métodos microbiológicos normalizados.

No existe evidencia microscópica acerca de la presencia de hongos en los espeleotemas de ópalo-A, considerando el análisis de quince muestras y setenta y cinco submuestras. De cualquier forma, el análisis por microscopía de fluorescencia (UV) y espectrofotometría de cultivos y muestras fijadas *in situ* procedentes de colonias encontradas en el techo y paredes de la cueva en la zona conocida como «Diente de Tiburón» (aproximadamente a mil metros de la entrada de la cueva) reveló la existencia de una forma muy primitiva de asociación líquénica, constituida por una red de hongos filamentosos que presentaban un aspecto hialino, los cuales estuvieron adheridos a cianobacterias unicelulares y que carecen de alguna organización tisular o estructura secundaria (figura 20).

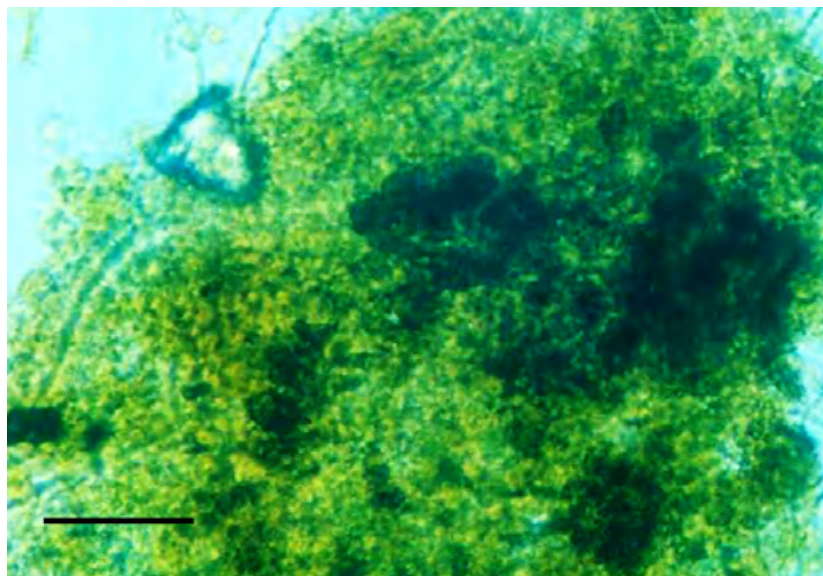
El análisis espectrofotométrico por UV de los extractos para ADN corroboró la presencia de una población microbiana, presentando una densidad alta en todas las secciones de los espeleotemas de ópalo-A, tal como lo indican las fuertes absorciones en los 266 nm correspondiendo al ADN microbiano aislado (Marcano *et al.*, 2020). El análisis microbiológico de los cultivos de la capa externa del ópalo blanco —que provienen de los espeleotemas de ópalo-A—, reveló la presencia de microorganismos Gram-negativos, aeróbicos y quimiolitotróficos, de coloración marrón rojiza, en forma de bastón, con flagelos cortos o pili, específicos para *Acidithiobacillus ferrooxidans*. Por otra parte, los cultivos de la capa blanca más interna de los silicatos desde los espeleotemas mostró abundantes bacterias con motilidad, presentando endosporas pertenecientes al género *Bacillus* asociadas a una población densa de *Nitrobacter* sp. Las observaciones obtenidas con los cultivos están en concordancia con las observaciones obtenidas con las muestras de espeleotemas. Las capas externas de los espeleotemas mostraron la presencia de abundantes colonias

de cianobacterias unicelulares, pertenecientes al género *Aphanocapsa* (Merismopediaceae, Synechococcales), las cuales fueron halladas también en el techo y pared de la cueva. Esta especie consistió de células esféricas no envueltas en una capa, sin embargo embebidas en una matriz gelatinosa (figura 21).

5.1.6. Análisis de metabolitos secundarios

Con la finalidad de determinar la presencia de ácidos carboxílicos fenólicos, xantonas, triterpenoides y otros compuestos secundarios, que pudieron ser sintetizados por hongos formando líquenes u organismos afines, se realizaron extracciones con acetona de los silicatos desde los espeleotemas de ópalo, los cuales se separaron utilizando técnicas de cromatografía de capa fina de alta resolución (HPTLC) sobre placas de silica gel Merck 60 f 254, que fueron limpiadas previamente con solventes apropiados y activadas a 120°C durante dos horas. Después de aplicar los extractos, las placas de HPTLC se desarrollaron con una mezcla de tolueno: dioxano: ácido acético (180:45:5). Las placas secas fueron expuestas a luz UV (354 y 254 nm) a fin de reconocer las bandas. Los extractos etanólicos y acuosos se analizaron por espectroscopía UV-VIS y de infrarrojo cercano (NIR) utilizando un espectrómetro Shimadzu. Los compuestos líquénicos utilizados como blancos se caracterizaron previamente por espectroscopía infrarroja con transformada de Fourier (FTIR), masa (MS), y resonancia magnética nuclear (RMN) (Morales y Marcano, 1992; Marcano, 1994, 1998; Marcano y Morales, 1994; Marcano *et al.*, 1999).

El análisis por HPTLC utilizando quince muestras de espeleotemas de ópalo-A, tanto de las secciones opalinas externas e internas, reveló la ausencia de ácidos carboxílicos fenólicos, xantonas, dibenzofuranos o triterpenoides, los cuales son característicos de las asociaciones simbióticas entre hongos y algas verdes o cianobacterias. Por tanto, la teoría de la profesora Anna Gorbushina y sus colaboradores (1997, 2001), quien plantea que la forsterita y el ópalo pudieran ser producidos a partir de un proceso de biomineralización por la acción de estas sustancias en las cumbres tepuyanas, no lo aplica



en el caso de los espeleotemas de ópalo hallados en la cueva Charles Brewer del macizo de Chimantá.

5.2. SEGUNDA EXPEDICIÓN MICROBIOLÓGICA A LA CUEVA CHARLES BREWER

Con la finalidad de corroborar los resultados microbiológicos obtenidos durante la primera expedición, se realizó una segunda expedición a la cueva Charles Brewer entre los días 13 al 29 de mayo del 2006. Atendieron esta expedición de parte de la Universidad de Los Andes el investigador Vicente Marcano, como experto en organismos extremos, el profesor Orlando Naranjo, en su condición de astrofísico, el explorador y fotógrafo profesional Sr. Javier Mesa y el Sr. Federico Mayoral, organizador de la expedición (figura 22).

Para la identificación de las especies bacterianas mediante técnicas de biología molecular se contó con el valioso aporte del Dr. Ricardo Amils, jefe del laboratorio de extremofilia, y de su equipo en el Centro de Biología Molecular Severo Ochoa del CSIC-UAM y en el Laboratorio de Extremofilia del Centro de Astrobiología de Madrid del INTA-CSIC (asociado a NASA), quien invitó al autor a realizar los estudios en sus laboratorios. El Dr. Amils logró una reputación destacada por su trabajo sobre Río Tinto y sus microecosistemas basa-

FIGURA 21. La capa externa de ópalo-A blanco de los espeleotemas reveló (por microscopía de fluorescencia UV) la presencia de abundantes colonias cianobacteriales del género *Aphanocapsa* (Merismopediaceae), consistiendo de estructuras unicelulares flotantes embebidas en una matriz gelatinosa. Escala = 20 μ m.

FIGURA 22. Grupo de investigadores participantes en la segunda expedición microbiológica a la cueva Charles Brewer, 2006. De izquierda a derecha, Federico Mayoral, Vicente Marcano, Orlando Naranjo y Javier Mesa.



dos en la biogeoquímica y biomineralización del hierro. Durante esta expedición a la cueva Charles Brewer, se fijaron muestras de espeleotemas en una solución de formaldehído diluida al cuatro por ciento en buffer a pH 4, para la posterior aplicación de las técnicas moleculares de FISH, CARD-FISH, PCR y DGGE. También se realizó una exploración completa de la caverna, se completó un estudio de reconocimiento e identificación de la diversidad de espeleotemas de la cueva y se logró un video documental utilizando difíciles técnicas de filmación en cavernas.

5.2.1. Análisis bacteriano por técnicas de biología molecular

El objetivo de nuestra estancia en los laboratorios antes mencionados de Madrid fue identificar los microorganismos responsables de los procesos de biomineralización en cavernas de cuarcita —conducentes a la síntesis de ópalo, utilizando técnicas de biología molecular—, y así determinar, con certeza, si los espeleotemas de ópalo de la cueva constituyen el resultado de la actividad de bacterias oxidadoras del hierro en simbiosis y sinergia, junto a otros microorganismos para la conformación de un ecosistema autotrófico (Marcano *et al.*, 2019, 2020). Cabe destacar que los resultados de estas inves-

tigaciones, si bien no fueron atractivos para algunos científicos en Venezuela —quienes llegaron incluso a crear campañas de desprestigio y difamación en los medios de prensa pretendiendo desalentarnos y atentar contra el inmenso esfuerzo y trascendencia de estas investigaciones—, sí resultó de un inmenso interés, principalmente en países con instituciones con una larga y seria tradición en el estudio de organismos extremófilos, como son los Estados Unidos, Eslovaquia, Alemania, Francia, España y otros países de Europa.

FIGURA 23. Muestras frescas de espeleotemas fueron incluidas *in situ* en formaldehído y preparadas por el autor para ser transportadas a los laboratorios de Madrid, donde fueron analizadas (foto de Federico Mayoral).



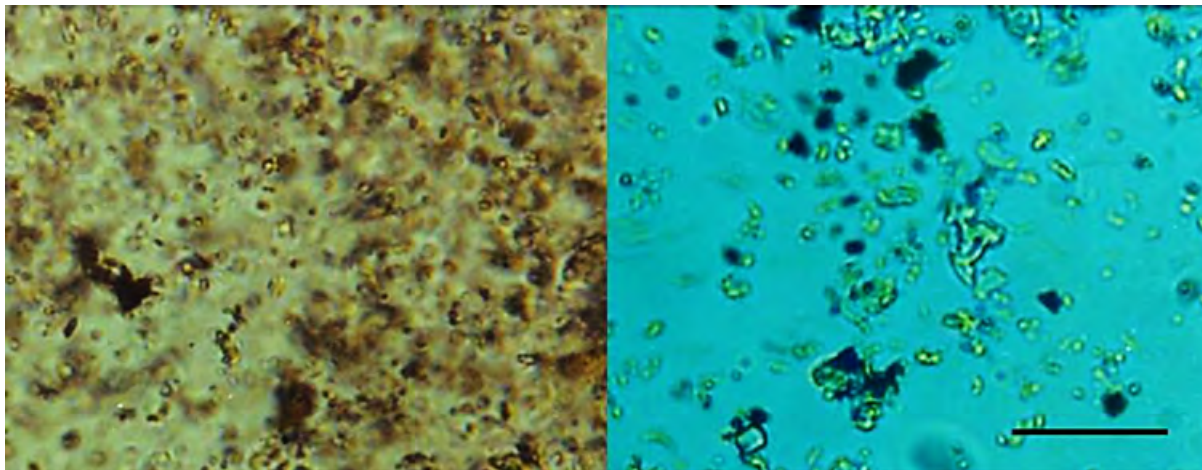


FIGURA 24. Análisis por microscopía de luz normal (A) y de fluorescencia (B) de la capa externa blancuzca de los espeleotemas de ópalo-A, mostrando la presencia abundante de bacterias unicelulares con motilidad de carácter baciliformes. Escala = 40 μ m.

Para el análisis molecular se fijaron muestras de espeleotemas *in situ* (figura 23) en una solución de formaldehído diluida al cuatro por ciento en buffer a pH 4, para la posterior aplicación de las técnicas moleculares de FISH, CARD-FISH, PCR y DGGE. La metodología y las técnicas moleculares empleadas para el análisis de los espeleotemas de ópalo fueron tediosas, sin embargo se pueden resumir de la manera siguiente (Marcano *et al.*, 2020):

1. Reconocimiento preliminar de presencia bacteriana mediante un colorante fluorescente para enlazar ADN tal como Acridina Naranja y el tinte DAPI (4',6'-diamidino-2-fenilindol) y pruebas de vivo/muerto utilizando microscopía de fluorescencia y láser confocal (González-Toril *et al.*, 2003, 2005).

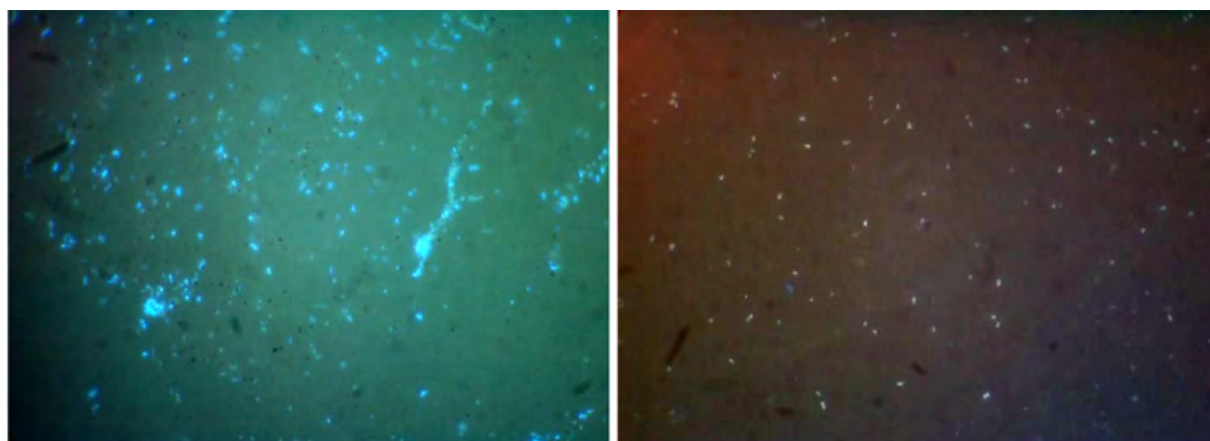
2. Extracción de material genético utilizando el kit fastDNA-SPIN.

3. Análisis por electroforesis en gel de agarosa del ADN extraído, para su posterior amplificación por reacción en cadena de polimerasa (PCR).

4. Hibridación *in situ* mediante sondas de oligonucleótidos (target 16S, secuencia 5' a 3') de distinta especificidad (FISH) y con señal amplificada (CARD-FISH) correspondientes a Archaeabacteria, Eubacteria, Nitrospira, Proteobacteria (Alphaproteobacteria, Gammaproteobacteria), y *Acidithiobacillus* sp., *Leptospirillum* sp. y *Nitrobacter* sp. y reconocimiento de marcaje utilizando microscopía de fluorescencia y láser confocal (Amann *et al.*, 1990, 1995; González-Toril *et al.*, 2003, 2005).

5. Amplificación de ADN bacteriano por PCR y su resolución mediante técnicas de electroforesis de gel de gradiente denaturante (DGGE), el cual es un método para identificar cambios de base únicos en un segmento de ADN.

FIGURA 25. Comparación de la densidad de las poblaciones bacterianas en espeleotemas de ópalo-A, correspondiente a muestras de ópalo blanco poroso (180-200 bacterias por campo) (A) y a muestras de ópalo negro (70-90 bacterias por campo) (B). Imágenes obtenidas por microscopía laser confocal teñidas con DAPI.



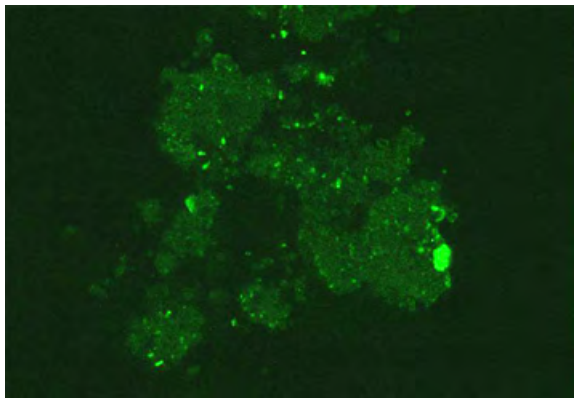


FIGURA 26. Cristales de ópalo-A procedentes de espeleotemas revelando la presencia de bacterias fuertemente enlazadas a su superficie, hibridadas con EUB338, EUBII y EUBIII (Alexa488) y THIO1 (*A. ferrooxidans*) (Alexa488) por CARD-FISH y evidenciadas con microscopía láser confocal.

6. Secuenciación de bandas de ADN bacteriano obtenidas por DGGE.

7. Identificación de microorganismos por comparación de secuencias

El análisis mediante microscopía de luz normal, y a través de DAPI y pruebas de vivo/muerto, utilizando microscopía de fluorescencia y láser confocal de las secciones de ópalo blanco de los espeleotemas, reveló la presencia abundante de microorganismos unicelulares presentando distintas formas (e.g. baciliformes, en forma de cortos bastones), exhibiendo algunos motilidad, con un tamaño entre 2 a 5 μm de largo, tanto en las muestras fijadas en formaldehído al cuatro por ciento, como en los triturados de muestras no fijadas (figura 24). Las secciones de ópalo ne-

gro revelaron una muy baja densidad bacteriana en ambos tipos de muestras comparada con las secciones de ópalo blanco (figura 25). El análisis por microscopía láser confocal de los cristales de ópalo blanco y negro, de igual manera mostró la presencia de bacterias específicas adheridas fuertemente a la superficie de toda la matriz mineral (figura 26).

El resultado de hibridación *in situ* a partir de muestras de ópalo blanco y negro mediante sondas de oligonucleótidos de distinta especificidad, utilizando microscopía de fluorescencia y láser confocal (FISH y CARD-FISH), reveló una respuesta positiva para las siguientes sondas: Eubacteria (EUB338; GCT GCC TCC CGT AGG AGT, secuencia 5' a 3') (figura 7a), Alphaproteobacteria, viz. *Nitrobacter* sp. (NTR712; CGC CTT CGC CAC CGG CCT TCC, secuencia 5' a 3'), Gammaproteobacteria, viz. *Acidithiobacillus ferrooxidans* (THIO1; GCG CTT TCT GGG GTC TGC, secuencia 5' a 3') (figura 27), mientras el resultado de la hibridación fue negativo para las siguientes sondas: Archaeobacteria y *Nitrospira*, viz. *Leptospirillum* sp. (tabla IV). La presencia abundante de bacterias nitrificadoras del género *Nitrobacter* está en correspondencia con las altas cantidades de N-NO_3^- registradas en los extractos acuosos de ópalo negro y blanco procedentes de los espeleotemas.

La extracción del material genético de la capa externa de los espeleotemas conteniendo ópalo blanco, utilizando kits específicos, inicialmente presentó grandes dificultades. Sin embargo, empleando diferentes procesos extractivos, que contemplaron el aumento de los tiem-

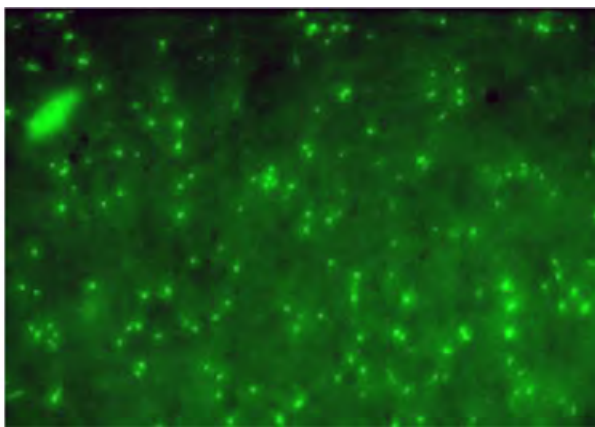
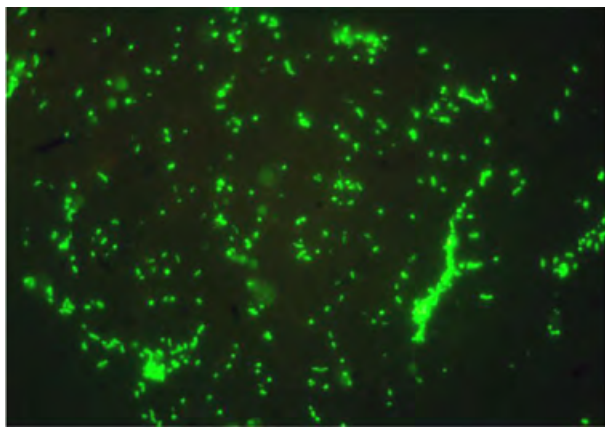


FIGURA 27. Eubacterias hibridadas con EUB338 (Alexa488) por CARD-FISH (A); *Acidithiobacillus ferrooxidans* hibridado con THIO1 (Alexa488) por CARD-FISH (B). Las muestras desde los espeleotemas de ópalo-A fueron evidenciadas por microscopía de fluorescencia.

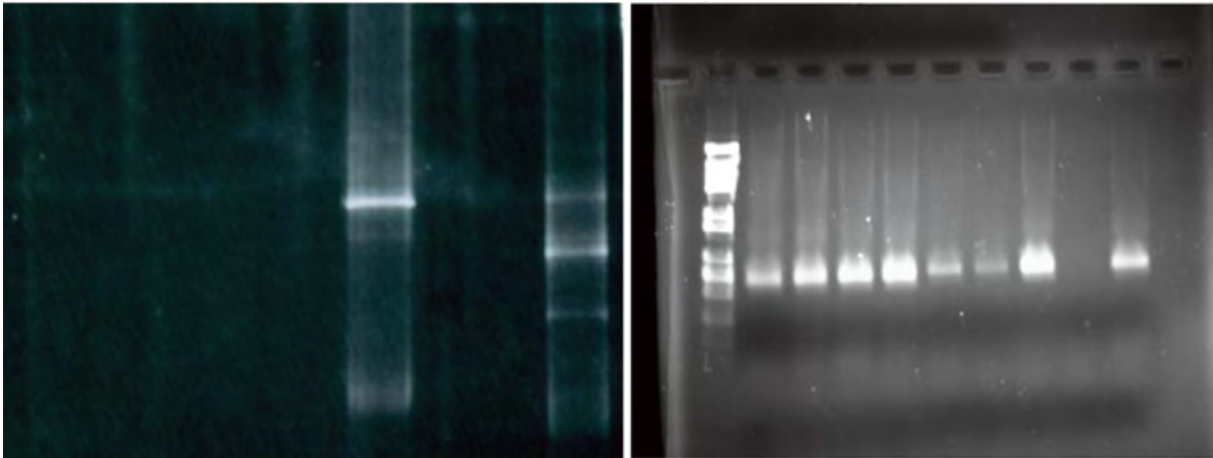


FIGURA 28. Gel de electroforesis (DGGE) revelado por luz ultravioleta mostrando la presencia de siete bandas correspondientes a distintos tipos bacterianos (línea izquierda correspondiente a la sección central de ópalo negro; línea derecha a la capa externa de ópalo blancuzco) (A). Estas bandas fueron amplificadas posteriormente por PCR, resueltas por electroforesis de gel de agarosa y secuenciadas. B1, *Bacillus* sp.; B2, *Bacillus* sp.; B3, eubacterias; B4, *Acidithiobacillus* sp.; B5, *Nitrobacter* sp.; B6, *Bacillus cereus*, y B7, *Methylocella tundrae* (B).

pos de sonicación y centrifugación, se pudo lograr un rendimiento significativo. La resolución por técnicas de electroforesis de gel de gradiente denaturante (DGGE) de los extractos de ADN bacteriano (figura 28A) mostró la presencia de siete bandas, las cuales fueron amplificadas posteriormente por PCR y resueltas por electroforesis de gel de agarosa (figura 28B). El análisis por secuenciación de las bandas obtenidas por DGGE corroboró los resultados obtenidos utilizando las sondas de oligonucleótidos de secuencia 5' a 3' (target 16) para hibridación *in situ* y mostró la presencia adicional de bacterias heterotróficas (Firmicutes, Bacilli) tales como *Bacillus* sp. (clones SB-2, SB-1), *Bacillus cereus*, y especialmente una bacteria me-

tanotrófica (Alphaproteobacteria, Rhizobiales) como es *Methylocella tundrae* (tabla IV). Es importante mencionar que el porcentaje de similitud de las secuencias correspondientes a las bandas analizadas con el de dichas bacterias fue del 98 al 99 % para cada una de las especies (Marcano *et al.*, 2020).

5.3. ORIGEN MICROBIOLÓGICO DE LOS ESPELEOTEMAS DE ÓPALO

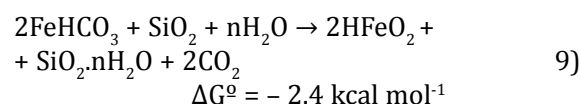
La tabla IV resume los microorganismos identificados en los espeleotemas de ópalo-A procedentes de la cueva Charles Brewer y los métodos empleados para ello. Existe fuerte evi-

Tabla IV. Bacterias identificadas a partir de distintos métodos en secciones de ópalo-A blanco y negro correspondientes a espeleotemas procedentes de la cueva Charles Brewer, Churí tepui, macizo de Chimantá, Venezuela

Taxones	Metabolismo	Métodos
Eubacteria (dominio)	Desconocido	EUB338; GCT GCC TCC CGT AGG AGT*; DGGE, PCR y secuenciación
Acidithiobacillaceae		
<i>Acidithiobacillus ferroxidans</i>	Oxidadora de Fe	THIO1; GCG CTT TCT GGG GTC TGC*; DGGE, PCR y secuenciación; microbiológico y bioquímico
Bradyrhizobiaceae		
<i>Nitrobacter</i> sp.	Nitrificadora	NTR712; CGC CTT CGC CAC CGG CCT TCC*; DGGE, PCR y secuenciación; bioquímico
Merismopediaceae		
<i>Aphanocapsa</i>	Fijadora de N ₂	Microbiológico y bioquímico
Bacillaceae		
<i>Bacillus cereus</i>	Heterotrófico	DGGE, PCR y secuenciación
<i>Bacillus</i> spp.	Heterotrófico	DGGE, PCR y secuenciación; microbiológico y bioquímico
Beijerinckiaceae		
<i>Methylocella tundrae</i>	Metanotrófica	DGGE, PCR y secuenciación

* Target 16S, secuencia 5' a 3' (Marcano *et al.*, 2020b).

dencia soportada por la literatura que muestra la posibilidad que *Acidithiobacillus ferroxidans*, *Bacillus* spp. y cianobacterias pudieran participar sinérgicamente en la formación de ópalo-A en los espeleotemas (Birnbaum *et al.*, 1989; Toporski *et al.*, 2002; Fein *et al.*, 2002; Benning *et al.*, 2004; Konhauser y Jones, 2011). De cualquier manera, los resultados parecen indicar que en la formación de los espeleotemas en forma de coral y cónicos *A. ferroxidans* podría jugar un rol principal. De allí que los pasos esperados habrían de ser los siguientes: Primero, el dióxido de carbono producido por los microorganismos formaría ácido carbónico, favorecido por la alta humedad relativa del aire del cien por ciento. Segundo, este ácido carbónico atacaría fuertemente la cuarcita meteorizándola, así como también a sus minerales accesorios conteniendo hierro (e.g. magnetita, biotita e ilmenita) (Amores y Warren, 2007). Tercero, el ion HCO_3^- producido se uniría al hierro disuelto para formar FeHCO_3 , y de ahí en adelante este compuesto sería oxidado en la pared celular de *A. ferroxidans* en la presencia de SiO_2 que provendría de la cuarcita meteorizada (Bodo y Lundgren, 1974). La reacción final esperada sería la siguiente:



donde n está entre 0.5 y 2. La goethita (HFeO_2) sería precipitada mientras el ópalo lentamente agregado, dando lugar a dos fases en los espeleotemas de ópalo-A, resultando desde dos procesos de deposición diferentes (Iler 1979; Williams *et al.*, 1985). Estas fases son: I, ópalo negro vítreo, de mayor densidad y menor porosidad, encontrado en la sección central de muchos espeleotemas y constituyendo espeleotemas cónicos de poco desarrollo, y II, ópalo blanco poroso (friable), menos denso, situado en la sección externa de los espeleotemas blanco-cónicos. La presencia de ópalo-A marrón relacionado a fosfatos hidratados presentando Al y Fe (vauxita y vashegyita), constituye una fase muy interesante, la cual podría estar relacionada a especiales eventos hidrogeológicos en la paleohistoria ambiental de la cueva (Lundberg *et al.*,

2010) (figura 29). Finalmente, el CO_2 sería expulsado en el aire de la cueva y entonces reciclado para formar nuevamente ácido carbónico. De cualquier forma, el CO_2 así producido puede constituir una importante fuente de carbono para el ecosistema microbiano en la cueva, incluyendo para esos microorganismos que viven en los espeleotemas. La goethita se ha reportado presente en el macizo de Chimantá (Briceño y Paolini, 1992; Briceño y Schubert, 1992), y en cuevas de cuarcita de la Guayana (Urbani, 1996), sin embargo no se ha corroborado su origen biogénico en esta región.

La meteorización de la cuarcita pudiera ser el resultado de la acción de microorganismos (Wray y Sauro, 2017; Sauro *et al.*, 2018), tal como es sugerido por los altos valores positivos registrados de potencial redox. Por otra parte, la reacción (9) se espera que ocurra en la pared celular de *A. ferroxidans*, debido a su capacidad para concentrar SiO_2 y 2FeHCO_3 mediante enlaces facilitados por interacciones electrostáticas con grupos cargados negativamente en los polímeros estructurales de la célula (e.g. grupos carboxilo deprotonado, fosforilo e hidroxilo, polisacáridos y proteínas) (Fein *et al.*, 1997; Fortin *et al.*, 1998; Toporski *et al.*, 2002; Kling *et al.*, 2011). Además, la precipitación biogénica de ópalo, a partir de condiciones semiacuosas presentes en los espeleotemas (humedad 100 %), es facilitada por un cierto grado de sobresaturación del sílice, a partir de una barrera de energía de activación que inhibe la precipitación espontánea desde un medio semiacuoso (Stumm, 1992). Las reacciones de disolución y recristalización del ópalo-A, en la historia de los espeleotemas, son improbables debido a que el ambiente de la cueva representa un sistema cerrado, de temperatura baja, donde los cambios de temperatura y presión son despreciables.

La presencia de *A. ferroxidans* (= *Thiobacillus ferroxidans*) en cuevas de cuarcita de la Guayana ha sido reportada por Kunicka-Goldfinger (1982) en cuevas de la meseta del Sarisariñama. Sauro y colaboradores (2018) sugirieron la posibilidad de la presencia de *Thiobacillus* sp. en cuevas del Auyán tepui. Esta bacteria es bien conocida desde hace décadas con la par-

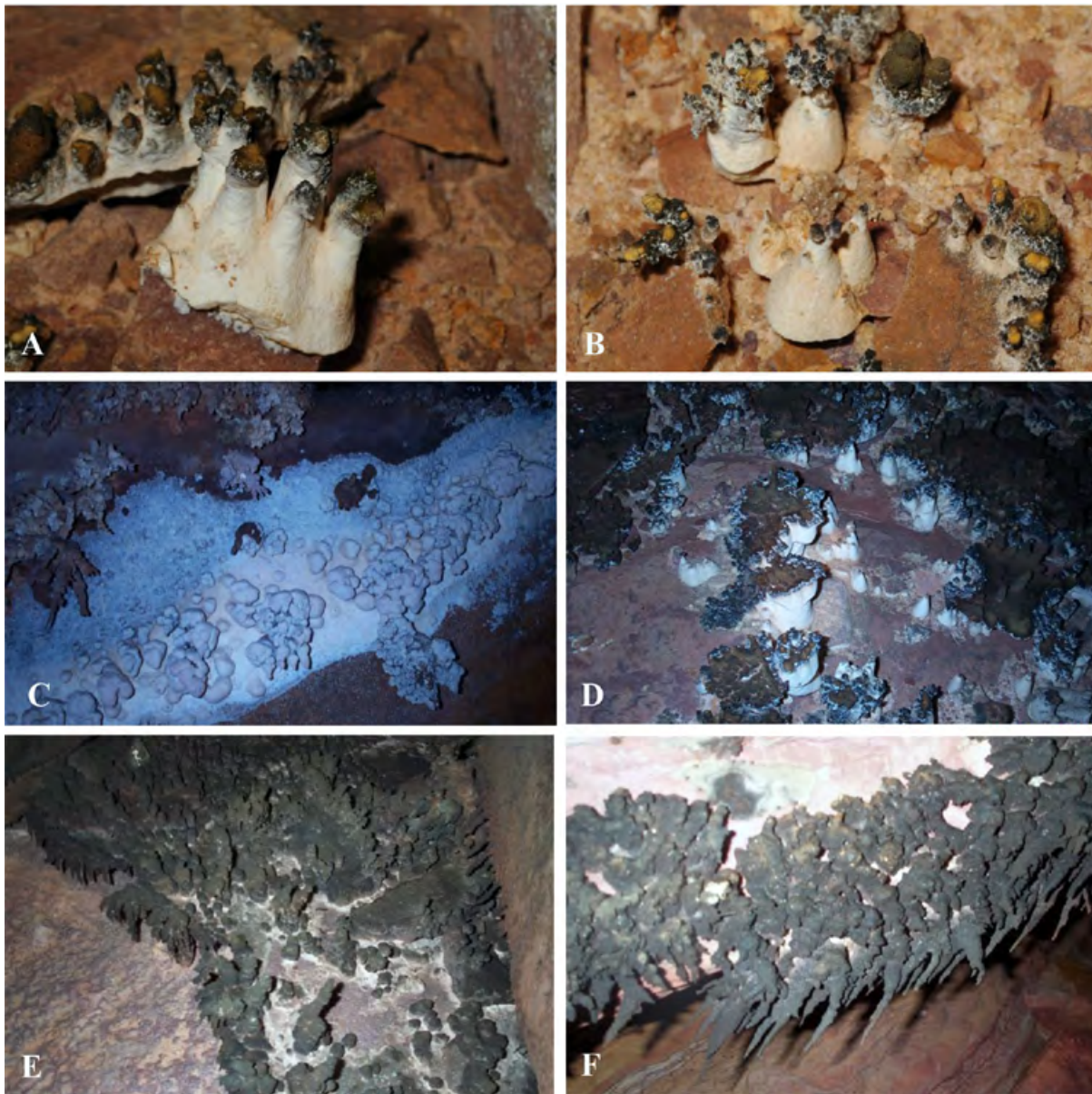


FIGURA 29. Formaciones de espeleotemas de ópalo-A basadas en la presencia o ausencia de barro rojo (fosfatos hidratados conteniendo Al y Fe) (A y B) y en el grado de hidratación ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) y porosidad de la estructura opalina (C y D, blanco; E y F, negro) (fotos Vicente Marciano).

ticularidad de desplegar un número de propiedades, tales como acidofilia obligada, autotrofia, como también un crecimiento heterotrófico y la utilización de hierro como única fuente de energía para formar finalmente goethita (Temple y Calmer, 1951; Dana-Hurlbut, 1960). El organismo posee una estructura de envoltura celular externa típica de las bacterias Gram-negativas, sin embargo presenta un conjunto de propiedades adscritas a su envoltura celular que le son características (Remsen y Lundgren, 1966; Hirt y Vestal, 1974; Kling *et al.*, 2011). El

hierro ferroso es oxidado en la superficie celular para obtener energía y no penetra a la célula (Dugan y Lundgren, 1965; Bodo y Lundgren, 1974; Ehrlich, 1986). La envoltura aparentemente funciona estableciendo un gradiente del ion hidrógeno, dado que el pH intracelular de la célula es mucho más alto que el pH ambiental (Blaylock y Nason, 1963; Bodo y Lundgren, 1974). Una capa superficial proteínica, semejante a un saco envolviendo toda la célula, parece estar involucrada en la adhesión de los cris-

tales de hierro y en la formación de complejos de iones Fe_3^+ (Kling *et al.*, 2011).

La capacidad de las colonias de *A. ferroxi-dans* de generar campos eléctricos en medios ácidos, referida por algunos autores (Lovley, 2008; Jibaja *et al.*, 2019), pudiera constituir una función selectiva de los microorganismos participantes en la asociación polisimbótica de los espeleotemas según las características moleculares y de las cargas eléctricas de su envoltura celular y del sustrato, que merece ser investigada *in situ*. Dicha habilidad podría influir también en el proceso de biomineralización conducente a la formación de la estructura de ópalo.

Aunque las cianobacterias —que carecen de heterocistos— no pueden llevar a cabo una función fotosintética debido a la ausencia de luz, los carotenoides encontrados en ellas son necesarios debido a su rol antioxidante. Esta función es útil en el citoplasma, debido a que condiciones libres de oxígeno son necesarias para la fijación de N_2 . Este descubrimiento es muy importante e indica que los carotenoides pudieran desempeñar un rol de atrapar especies de oxígeno reactivas en ausencia de luz, y además habría de sugerir su posible participación en ambientes independientes de luz desde el Proterozoico temprano, cuando las presiones parciales de oxígeno atmosférico fueron incrementadas (Cockell y Knowland, 1999).

El análisis espectrofotométrico UV de los extractos orgánicos también reveló la ausencia de materia de origen animal o vegetal en la matriz de los espeleotemas de ópalo-A (e.g ácidos húmicos y fúlvicos). Aunque algunas colonias de arañas y ortópteros semi-acuáticos (hasta 10 cm de largo) como *Hydrolutus* sp. (Anostomidae: Lutosini) fueron observados ocasionalmente sobre los espeleotemas, podemos pensar que la contribución de componentes orgánicos no es significativa con el fin de soportar el crecimiento de las colonias bacterianas.

Además, no hay evidencia de microorganismos u hongos entre los espeleotemas de ópalo capaces de metabolizar polisacáridos (quitina) del exosqueleto de arañas o insectos como fuente de carbono.

Sin embargo, *Methylocella tundrae* (Beijerinckiaceae) constituye una bacteria metano-

trófica, acidófila y facultativa (Deydish *et al.*, 2004), cuya presencia es bien confirmada en los espeleotemas de ópalo-A. Este hecho es muy interesante, puesto se ha demostrado que puede consumir metano y moléculas C-C y C-O y utilizarlas como fuente de energía a partir de su respectiva oxidación (Farhan UI Haque *et al.*, 2019). Aunque no se detectaron en los espeleotemas bacterias metanógenas (Archaeobacteria), este hecho hace suponer que los hidrocarburos de bajo peso molecular (incluyendo metano) consumidos por *M. tundrae*, deben ser generados a partir de otras fuentes en la cueva.

La temperatura del aire en la cueva no mostró ninguna fluctuación teniendo un valor estable de 13.7°C. Los cambios de energía libre de Gibbs, para las reacciones de nitrificación, revelaron las fuertes limitaciones que este proceso presenta bajo condiciones térmicas estables cerca de los 13°C. Debido a que las energías liberadas en las reacciones son utilizadas para sintetizar ATP, las cantidades bajas de nitrato sintetizado (similar a esas halladas en el desierto y páramos periglacial andino tropical; Marciano *et al.*, 2009) indican que los ΔG° bajo condiciones térmicas cercanas a los 13°C no son suficientes para la formación intracelular de ATP (viz. -12,5 kcal mol⁻¹) en cantidades requeridas para un crecimiento y multiplicación bacterial incrementado (Dahl, 1986). La producción de ATP es considerada muy baja en quimiolitotótrofos y de allí, por tanto, la síntesis de ATP se espera a ser aún más baja en este rango térmico donde solamente dos moléculas de ATP son producidas a partir de una molécula de nitrato. Por otra parte, se conoce perfectamente que la baja disponibilidad de nitrato en el medio puede favorecer el incremento de la tasa de fijación de nitrógeno molecular en las cianobacterias (Von Rückert y Giani, 2004; Loreto *et al.*, 2003). Este hecho podría explicar las cantidades relativamente altas registradas de NH_4^+ en los espeleotemas de ópalo.

El ópalo-A ha sido considerado por lo general como un producto típico sedimentario de rocas derivadas del manto; como el resultado abiogénico de la disolución de cuarzo detrital y diagenético formando espeleotemas (White *et*



FIGURA 30. Aspectos concernientes a la evolución de los espeleotemas de ópalo-A (biomineralización): A, formación de una matriz polisimbótica bacteriana; B, fase inicial de la formación de estromatolitos de ópalo-A columnar; C, fase de crecimiento con incremento de ópalo-A poroso blanco en la estructura del espeleotema, y D, estadio de los espeleotemas cónicos de ópalo-A de mayor desarrollo (fotos de Vicente Marcano).

al., 1966; Wray, 1999; Wray y Sauro, 2017); como un mineral hallado en depósitos biogénicos marinos profundos formados a partir de la acumulación de diatomeas y radiolarios (Ogawa y Kawata, 1998); como un precipitado hidrotermal abiogénico (Lynne & Campbell, 2004; Lynne *et al.*, 2005) y biogénico (Birnbbaum *et al.*, 1989; Toporski *et al.*, 2002; Benning *et al.*, 2004), y como un producto de biomineralización que tiene lugar en los talos de cianolíquenes (Gorbushina *et al.*, 2001).

5.4. EDAD DE LOS ESPELEOTEMAS DE ÓPALO

Si asumimos una tasa de disolución del cuarzo como una función del pH (2-6) equivalente a $1 \times 10^{-13} \text{ mol/m}^2 \text{ s}^{-1}$ (Kowalewski y Kimstidt, 2003), entonces la edad para la formación de los espeleotemas podría ser estimada en $\sim 5.3 \times 10^6$ años por cada kilogramo de SiO_2 (en la cuarcita primaria) disuelto y transformado en ópalo-A. Por otra parte, estimaciones sobre la antigüedad de los espeleotemas, basadas sobre la tasa de oxidación del ion ferroso por A. ferroxidans en la reacción (2), indican edades

de $\sim 3.6 \times 10^6$ años por cada kilogramo de ópalo-A producido, asumiendo una tasa de oxidación de $3.3 \times 10^{-10} \text{ } \mu\text{mol por bacteria min}^{-1}$ (Espejo *et al.*, 1988) y una densidad bacteriana de $\sim 4 \times 10^5$ células por m^2 calculados a partir de muestras de espeleotemas. De cualquier manera, se desconoce cuántos años habrían de transcurrir desde que los procesos de disolución culminaran hasta convertir el cuarzo a ópalo-A en el presente tiempo.

De igual manera, se desconoce el tiempo requerido para los cambios de porosidad, hidratación y friabilidad del ópalo-A, sobre todo dependiendo de las condiciones ambientales del pasado (figura 30). En todo caso, la presencia de cuarzo detrítal en los espeleotemas habría de sugerir que el proceso de disolución del cuarzo en ellos aún no ha finalizado totalmente.

Las fechas más antiguas (U-Th) de espeleotemas de sílice se remontan al Pleistoceno (Lundberg *et al.*, 2010). Según los datos de estos autores, la tasa de crecimiento máximo de los espeleotemas es de $0.37 \pm 0.23 \text{ mm/ka}$, la cual varió en el pasado según la alternancia de períodos secos (bandas de ópalo negro) y hú-

medos (bandas de ópalo blanco) durante los glaciales e interglaciales. Esto indica que cerca de 2.7×10^5 años son requeridos para que un espeleotema de ópalo-A alcance una altura de diez centímetros.

5.5. CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LOS ESPELEOTEMAS

Las evidencias obtenidas de los estudios realizados *in situ* y en el laboratorio, sugieren un origen biogénico de los espeleotemas de ópalo amorfo formados como consecuencia de la participación de una compleja asociación bacteriana. Microorganismos participando en la bioorganización polisimbótica parecen ser capaces de producir metabólicamente los requerimientos necesarios, a fin de mantener la demanda energética de la organización simbiótica entera. Es muy importante destacar que los altos valores de CO_2 registrados en la cueva

—como también la materia orgánica producida a partir de la descomposición de las colonias microbianas halladas en otros sectores— podrían constituir la fuente primaria de carbono para todo el ecosistema microbiano de la cueva Charles Brewer, incluyendo para esos microorganismos que viven en los espeleotemas de ópalo-A.

Los resultados obtenidos confirman claramente la presencia dominante en los espeleotemas de ópalo-A de microorganismos acidófilos oxidadores de hierro, correspondientes a *Acidithiobacillus ferroxidans*, los cuales son mayores por campo en las secciones de ópalo blanco y menores en la sección de ópalo negro, que presenta una mayor dureza. De tal manera, es altamente probable el origen microbiológico del ópalo —y, por consecuencia, de los espeleotemas en estudio—, por tratarse de condiciones con pH ácido y potencial redox con valores siempre positivos, que difícilmente permitirían procesos de mineralización sin la intervención

FIGURA 31. Dendritas de óxido de manganeso, presentando una estructura arboriforme, de aspecto similar a un helecho fósil, localizada en el interior de la cueva de cuarcita Charles Brewer, en el macizo de Chimantá. Su estructura se basa en una ramificación dendroide, en forma de abanico, dicotómico-simpodial, la cual parte de un eje primario, con ramos de una a tres veces furcados, con estructuras apicales foliiformes, densas, a modo de micropenachos (fotos del autor).



del metabolismo bacteriano. En este caso, quimiolitautótrofos acudirían al hierro como un importante donador de energía para la conversión de la cuarcita por hidratación (síntesis de ópalo, e.g. $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) y producción de goethita (hidróxido férrico) como subproducto metabólico. Por consiguiente, el término *bioespeleotema*, sugerido por Aubrecht y colaboradores (2012), es conveniente para designar a estas estructuras.

6. PSEUDOFÓSILES DE ÓXIDO DE MANGANESO: DENDRITAS

Una de las grandes limitaciones para la comprensión adecuada de la geología, y del pasado biológico de Pantepui, ha sido la ausencia de un registro fósil que evidencie la continuidad o los eslabones entre la actual biota *relict*a y los ancestros remontados, presumiblemente, al continente de la Gondwana (Prance, 1978; Maguire, 1970, 1979; Goldblatt, 1993; Cooper *et al.*, 2001; Gibbs, 2006).

Como vimos en el capítulo 5, las partes endurecidas de la formación Matauí permanecieron a lo largo de las eras geológicas constituyendo los tepuyes, mientras el resto de la formación fue removida por erosión. Las primeras fueron fácilmente afectadas por laterización, lo que ocurrió muy probablemente durante el Carbonífero tardío, cuando la región extremo norte de Suramérica alcanzó la zona tropical (Gibbs y Barron, 1993). La preservación de un registro fósil en cuarcita-arenisca es conocida en otras regiones del planeta de igual antigüedad al escudo de Guayana. Por ejemplo, el registro de Ediacara en Australia, es notable por la abundancia y diversidad de especies fosilizadas en cuarcita correspondientes al Proterozoico.

En todo caso, en el interior de la cueva Charles Brewer, en el Churí tepui, se aprecia un fenómeno muy interesante, el cual es considerado un pseudofósil, conocido como *dendrita*, y consiste en una formación fractal de aspecto dendriforme compuesto de óxido de manganeso y desarrollada sobre la roca de cuarcita (Potter y Rossman, 1979; Chopard *et al.*, 1991; Wray y Sauro, 2017). Esta formación fue descubierta durante la expedición microbiológica del 2005. En ese entonces, no se le otorgó la importancia que merecía el hallazgo, debido a las limitaciones encontradas para lograr una explicación plausible acerca de su origen. Sin embargo, gracias a la contribución del Dr. Harrie Sipman pudimos descifrar este misterio geoespeleológico.

El registro presenta las siguientes características: ramificación dendroide, en forma de abanico, dicotómico-simpodial, la cual parte de un eje primario, con ramos de una a tres veces furcados, con estructuras apicales foliiformes, densas, a modo de micropenachos. A lo largo de las ramificaciones primarias se aprecian estructuras foliiformes imbricadas, que se hacen más densas y conspicuas en tamaño en las ramificaciones secundarias (figura 31). Por la forma y organización de las ramificaciones y de las microestructuras foliiformes, pudiera confundirse con fósiles pertenecientes a helechos como las Selaginellaceae. Sin embargo, las dendritas constituyen concentraciones de óxido de manganeso como un producto común de procesos de meteorización que pueden ocurrir en cuevas y son explicadas como el resultado del registro mineral de estructuras de flujo en medios porosos (Potter y Rossman, 1979; Chopard *et al.*, 1991). Estructuras similares se han reportado en cuevas del macizo de Sarisariñama (Wray y Sauro, 2017).



CAPÍTULO 10

ETNOLOGÍA DE LOS AREKUNA Y TAUREPANG

Nuestro tecnicismo nos impulsa a destruir voluntariamente cuanto indígena exista aún en el mundo, e intentar que todos los hombres practiquen el mismo culto a la máquina

Jean Dorst, 1972

Antes que la naturaleza muera

1. PRIMEROS MOVIMIENTOS MIGRATORIOS Y REGISTROS ETNOHISTÓRICOS

Es difícil poder establecer la antigüedad del poblamiento humano de la Guayana y muy específicamente de la Gran Sabana. Las primeras evidencias sin fechamientos acerca de puntas de proyectiles pedunculadas, elaboradas en jaspe, fueron reportadas para la Gran Sabana por el arqueólogo Walter Dupuy (1956-1957). Sin embargo, existen evidencias arqueológicas con

raspadores plano-convexos y percutores de jaspe. Un complejo lítico de características similares fue reportado por Evans y Meggers (1960) en la sabana de Rupununi, Guyana, lo cual podría tratarse de las mismas poblaciones extendidas desde el Esequibo hasta el Caroní.

Los arqueólogos Mario Sanoja e Iraida Vargas (Sanoja y Vargas, 1978) reportaron para el Caroní medio, en un abrigo rocoso ubicado en el cerro de El Elefante, un complejo de artefactos líticos integrado por lascas trabajadas, machacadores y



FIGURA 1. Pictografías (izq.) elaboradas en rocas graníticas en la cueva del cerro del Elefante (der.), al norte del río Caroní, donde habitó el hombre de la Guayana hace aproximadamente dos mil quinientos años (Sanoja y Vargas, 1978).

FIGURA 2. Arte rupestre al sur del Chimantá tepuí, reportado por Brewer-Carías y Audy (2010) y que evidencia, según los autores, el impacto de meteoritos en la región. En la expedición del 2006, se pudieron reconocer cráteres de diez a veinticinco metros de diámetro, presumiblemente causados por fragmentos de rocas meteóricas. Al analizar los fragmentos de rocas dispersos en la zona del impacto, resultaron impactitas. Las consecuencias de este acontecimiento en la cultura indígena han debido ser inestimables.

fechamientos por radiocarbono C_{14} acerca de la existencia de asentamientos al norte de la Gran Sabana, en la sabana de Canaima, las cuales se remontan 7000 años AP, al Paleoindio tardío o comienzos del Mesoindio (Cruxent, 1971). Aquí se encontró un complejo lítico integrado por puntas triangulares con pedúnculo, pequeños

recipientes de piedra, y pinturas rupestres (figura 1) —mezclados con fragmentos de alfarería de tradición barrancoide del Bajo Orinoco—, lo cual hace suponer a los autores que constituya una alteración estratigráfica ocasionada por que- lonios o saqueadores. Según dataciones por C_{14} realizadas por el profesor Sanoja, este complejo



lítico de lascas de jaspe tendría una antigüedad de aproximadamente 2500 años AP. Otros fechamientos por radiocarbono de complejos líticos en basalto, ubicados al noreste de la Guayana (Tupuquen, sierra de Imataca), arrojaron una antigüedad de 13 000 años AP (Cruxent, 1971) y 2440-2500 años AP (Sanoja y Vargas, 1978).

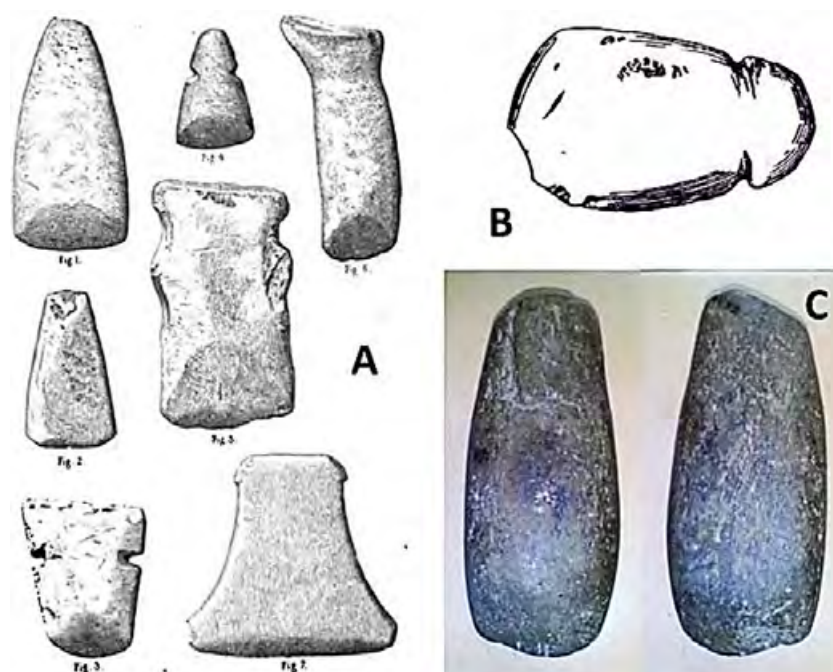
Más recientemente, Brewer-Carías y Audy (2010) reportaron por primera vez:

Un muro de 7 m de ancho adornado con pinturas rupestres ubicado en el valle del río Arbac... Este lugar permanece aún desconocido para los indígenas que habitan la misión de Wonken. Entre los trazos hay unos que recuerdan la caída de la lluvia, por lo que especulamos que pudiera haber sido la representación de la entrada a la tierra de un meteorito fraccionado, el cual pudo haber generado con su impacto el caos de rocas imantadas que se encuentran por el área lugar donde ubicamos lo que parecieran ser 5 cráteres de 8 m de diámetro (figura 2).

Durante la segunda expedición microbiológica al macizo de Chimantá en el 2006, pude reconocer *in situ* la existencia de estos cráteres y estudiar en los laboratorios de la Universidad de Los Andes muestras de rocas correspondiendo a impactitas. Sin dudas, este acontecimiento ocasionó incendios de vegetación y con toda probabilidad desplazamientos de grupos humanos hacia otras regiones.

Los registros palinológicos contribuyen a recrear las características paleoecológicas del ambiente donde pudieron vivir los primeros pobladores. Durante principios del Holoceno (= Antropoceno), el clima habría sido mucho más árido y con temperaturas más bajas que en los actuales 5000 años AP en casi toda la Gran Sabana (Rull, 1991; Rull y Montoya, 2012). Entre 2800-1500 años AP, hay una coincidencia casi general en un aumento de la temperatura y la humedad con una participación del fuego, probablemente de origen antrópico (Rull, 1991; Montoya *et al.*, 2009; Rull y Montoya, 2012).

Im Thurn (1883: 421-425) reportó artefactos líticos encontrados en montículos de concha y entre los propios habitantes de la Guayana, los cuales eran considerados amuletos sin un valor utilitario determinado (figura 3A, B). Las mismas observaciones fueron hechas por Koch-



Grünberg (1924b, III: 64): «Los habitantes las conservan muchas veces como reliquias de tiempos de antaño y a veces se contemplan con respeto supersticioso». Estos artefactos son muy similares a artefactos líticos encontrados por mi persona en la zona de Yuruaní, al oeste del Roraima (figura 3C), que se caracterizan por la forma petaloide del hacha, plano-convexa, con una base truncada y muescas para el enastamiento, de color gris-verdoso pálido. Sin embargo, Im Thurn (1883: 425-426) realizó un interesante análisis, en el cual encontró evidencias que estas hachas de piedra pudieran haber sido utilizadas en el pasado como armas de guerra en luchas intertribales:

El hábito de las guerras intertribales desapareció prácticamente en esta región, se piensa que ocurrió hace solo pocos años. Las pocas armas que se conocen entre estos indígenas son palos de madera. Sin embargo, hay una tradición indígena que establece que estos palos de madera fueron empleados mediante la adición de estas hachas de piedra enastadas en su extremo.

De cualquier manera, también existe evidencia en todo el mundo que estas hachas petaloideas cumplieron un uso utilitario en la tala de árboles, enastadas a mangos de madera (figura 4), tanto por grupos primitivos contemporá-

FIGURA 3. Hachas petaloideas provenientes de la Guayana. A. Reportadas por Im Thurn (1883) en la región de Guyana. B. Reportada por Koch-Grünberg (1924b) entre los taurepang del Roraima. C. Colectada por el autor en 1987, al oeste del Roraima, cerca de la población indígena de Yuruaní.

neos como por culturas del Neolítico (Jørgensen, 1985). El mismo Im Thurn (1883: 39) encontró entre grupos cercanos a la Guayana en frontera con Brasil (*nikari-karus*), «la presencia frecuente de hachas de piedra y otros instrumentos similares. Implementos de piedra, que no son usados en la Guayana, se encuentran en gran abundancia en este distrito».

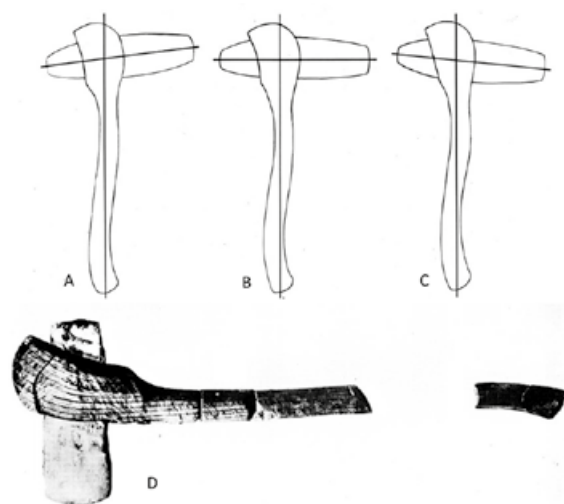


FIGURA 4. Reconstrucción de modelo de hacha del Neolítico, donde se aprecian los distintos ángulos posibles en los cuales se puede ajustar el hacha (A, B y C), y un hacha original reconstruida de la época (la longitud del mango es de 64 cm) (tomado de Jørgensen, 1985).

Otro hallazgo que me llamó profundamente la atención fue la existencia de cúpulas o tacitas labradas en la roca, cercanas a la localidad de Eremak, al sur de la Gran Sabana, las que, al parecer, evidencian una antigua representación de constelaciones relacionadas con una especie de calendario empleado en las actividades de siembra (figura 5). Esta afirmación es sostenida por la costumbre registrada en la época de mi visita a la región (1987), de colocar agua a cada cúpula en la época de sequía, para «así ayudar a que el cielo arroje agua a la sabana y bosques y nuestros cultivos y se aleje la sequía», me comentaba el Sr. Emilio Vásquez. Trabajos en piedra similares atribuidos a culturas precolombinas se han registrado en los raudales del Orinoco Medio (ver capítulo 11; Riris, 2017).



FIGURA 5. Cúpulas grabadas en roca empleada por los taurepang para propiciar las lluvias, sur de la Gran Sabana, proximidad a Eremak (foto del autor).

El análisis comparativo efectuado con las representaciones estelares registradas por el ojo humano para las latitudes de la cuenca del Caroní, en la época de sequía, reveló una enorme similitud con el ordenamiento de las estrellas que conforman el grupo de Orión y las Pléyades (*Tamekán*), el cual se sustenta en el mito taurepang de la transformación de *Zilizoaiibu* en *Tamekán* recogido por Koch-Grünberg (1924a) (figura 6). Al igual que los *so'to* (ver capítulo 11), en tiempos de Koch-Grünberg (1924a) las Pléyades marcaban para los taurepang el inicio o final de la estación de sequía y de las lluvias.



FIGURA 6. Interpretación de las cúpulas grabadas en rocas, sur de la Gran Sabana, donde se descubre una similitud con la configuración de estrellas de la constelación de Orión y las Pléyades (*Tamekán*).

En la expedición a la región de la Gran Sabana de 1987, se pudo recorrer la región del Chirikayén tepui, ubicada al este del río Uadachi, tributario del río Caroní y del río Surukún, y cuya aldea más cercana, situada al norte, es Eremak. Esta comunidad cuyos habitantes eran de

FIGURA 7. Vista del Chirikayén tepuí, al sur de la Gran Sabana y sitio (flecha roja) donde se ubica el cementerio indígena (izq.). Entrada de la cueva exógena que albergaba los enterramientos (der.). Fotos del autor.



la etnia taurepang, estaba constituida por veintiuna viviendas ubicadas en una extensa sabana. Allí se conoció, a partir de entrevistas, la existencia de enterramientos indígenas los cuales fueron atribuidos a los *antiguos*. Este hecho me atrajo mucho la atención, por lo cual busqué la manera de reconocer el origen de los enterramientos o algún dato que permitiera vincularlos con las familias o aldeas actuales. Después de entrevistar a todos los ancianos, hombres y mujeres, y más viejos de la aldea, concluí que se trataba de un cementerio indígena muy anterior a la época del registro histórico de los actuales pobladores, y muy probablemente remontado varios siglos en el pasado. Es interesante destacar la aprehensión o tabú que evidenciaron los indígenas al mostrarles la posibilidad de visitar las cuevas donde se encuentran los enterramientos. Mis informantes revelaron la existencia de abrigos rocosos (específicamente situados entre los tepuyes Aumaraparú y Puoreguaimá), contentivos de abundantes osamentas humanas, envueltas en cortezas de árboles gruesas y acompañadas de guayares y cestas (figura 7). Llama la atención el hallazgo de cabezas de venado caramerudo (*Odocoileus virginianus*), que se encontraron colocadas en los sitios más altos en el interior de la cueva, lo que hace suponer la existencia de una especie de culto o adoración de este animal. Las osamentas humanas incluían huesos largos, costillas, vertebras, mandíbulas y cráneos fragmentados, en su mayoría de mujeres y niños (comunicación personal, Dra. Emily de Berrizbeitia, 1988). Los guías me comentaban que algunos

indígenas, diez años atrás, rompieron las cabezas por el temor que les causaba su existencia, ya que eran de la creencia que pertenecían a espíritus ancestrales que moraban en esas cabezas y que controlaban el cerro (figura 8).

Koch-Grünberg (1924b) describía los enterramientos de los taurepang en fosas bajo el suelo de casi un metro de profundidad, en la misma casa donde ha ocurrido la muerte de la persona (figura 9). «Se entierra el muerto acostado y envuelto en su chinchorro boca arriba. La cara y los pies siempre dan hacia el levante». Esta costumbre fue descrita por Robert Schomburgk (1841d) de igual modo entre los makushi del Roraima y Esequibo. Sin embargo, Humboldt destacó que los enterramientos en cuevas eran la forma usual entre los pueblos indígenas más antiguos de la Guayana, y por lo general lo seguía siendo *donde no había sabanas* (Humboldt, 1985, IV: 418-421):

En los lugares donde las piedras graníticas no ofrecen esas grandes concavidades, debidas a su descomposición o al hacinamiento de pedruscos, los indios confían sus cadáveres en la tierra. La hamaca (chinchorro), especie de red en la cual el muerto se ha acostado durante su vida, le sirve como ataúd (Humboldt, 1985, IV: 425).

De tal manera, debido a las características de los enterramientos observados en las cuevas de Chirikayén; dado el desconocimiento que presentaron los grupos indígenas de las aldeas cercanas acerca del origen de dichos enterramientos atribuidos a sus *ancestros* —y dada la

FIGURA 8. Cráneo de hombre adulto encontrado en cueva exógena de Chirikayén tepuí en 1987, que revela ruptura en el occipital derecho y mandíbula destrozada. Se caracteriza por presentar una acentuada dolicocefalia. Por el grado de obliteración de las suturas y diámetros craneales, se presume que corresponda a un individuo masculino mayor a los cuarenta años de edad.



modalidad de enterramiento común a los indígenas de la Gran Sabana descritas por Schomburgk y Koch-Grünberg—, se puede concluir que es posible que dichas osamentas hayan pertenecido a grupos indígenas muy anteriores a aquellos descubiertos por los primeros exploradores del siglo XIX.



FIGURA 9. Tumba elaborada por grupos arekuna en la sabana próxima al Roraima, en la época del Dr. Koch-Grünberg (1917).

El primer registro histórico acerca de la existencia de grupos humanos indígenas en la Guayana se remonta a Diego de Ordaz en la desembocadura del río Caroní en 1532 (Tavera-Acosta, 1905), y en la Gran Sabana, seguido de Sir Walter Raleigh en 1596, y en 1772 a partir de las observaciones de fray Tomas de Mata-

ró y fray Benito de La Garriaga (Armellada, 1960), quienes describieron su presencia a lo largo del río Caroní, Alto Paragua, Ikabarú y Essequibo (Sanoja y Vargas, 2005).

El término pemón ha sido utilizado como gentilicio desde mediados del siglo XX, específicamente por los misioneros capuchinos y adventistas, para designar el grupo lingüístico al cual pertenecen las etnias kamarakotos, taurepang y arekuna. Robert (1840b, 1841d) y Richard (1848), Schomburgk y Koch-Grünberg (1917, 1924b) no mencionan en ninguna parte este término como gentilicio para los habitantes de la Guayana. Es curioso que Armellada (1943, 1960), Salazar-Quijada (1970), Barceló-Sifontes (1982) y Thomas (1983) no hayan discernido sobre el origen del término y lo emplearan para referir un grupo indígena de lengua caribe, y particularmente se haya desestimado el valor etnográfico de la obra de los primeros exploradores para analizar y comprender su etiología.

El término pemón no es de origen indígena. Im Thurn (1883) lo señala como un anglicismo, una palabra que surge de la combinación de dos lenguas diferentes: *paei* = brujo (de *piache*, caribe) y *man* = hombre (inglés), «la cual parece ser común al caribe, arawaco y en otros vocabularios». Koch-Grünberg (1924b, III: 22) identificó la voz *piai-má*, correspondiendo a la de brujo malvado, envenenador, hechicero y antropófago, padre originario de la tribu *ingarikó*,

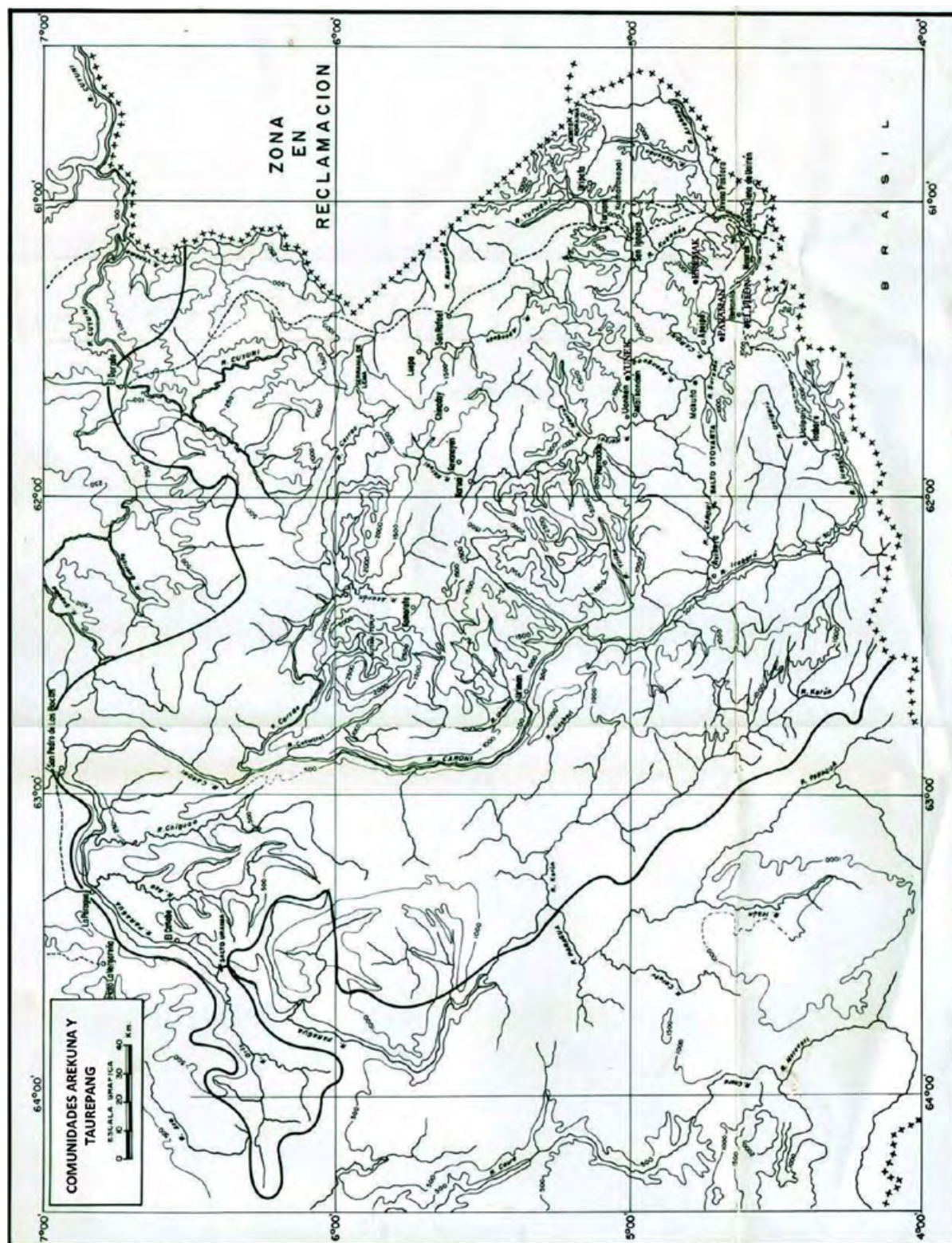


FIGURA 10. Mapa de distribución de las comunidades Arekuna y Taurepang en la Gran Sabana modificado a partir de Thomas (1980).

enemigos mortales en el pasado remoto de los arekuna y taurepang. Es muy probable que los misioneros españoles hayan aplicado despectivamente el término pemón (*pai-man*) como gentilicio a todas las tribus de la Gran Sabana, lo cual se comprende de las afirmaciones de Armellada (1960: 120), quien indica que las relaciones de los misioneros españoles con los habitantes de la Gran Sabana (e.g. kamaracoto) estuvieron lejos de ser amistosas. De cualquier forma, Ana María Schmidt (2006), en su disertación sobre la obra de Armellada, aclara que el uso ordinario de la palabra pemón:

Fue una propuesta hecha por Fray Cesáreo de Armellada a los misioneros y etnógrafos para denominar en general a todas las pequeñas tribus o sus dialectos hablados en la región de la Guayana, a fin de evitar confusiones y denominar finalmente todas aquellas pequeñas subdivisiones de indígenas, que para él aludían meramente a gentilicios, indicando la comarca a la que pertenecían dichas tribus (Armellada, 1943: 16; Schmidt, 2006: 128).

El gentilicio más antiguo conocido referido desde Raleigh (1543: 76) y Humboldt (1799) a los habitantes de la Guayana es precisamente el de *guaianianos*, *guianos* o *guayanos*. En documentos históricos (Baralt, 1841; Codazzi, 1841) se han reconocido a los guayanos como los primeros pobladores de la región de Guayana (ver Armellada, 1943: 4), de ahí el nombre de esta provincia. A la par se ha especulado que los guayanos procedían de la isla de Trinidad y que pudieron haber penetrado las costas venezolanas a través de la península de Paria, llegando finalmente a las riberas del Orinoco (Codazzi, 1841; Dupuy, 1952; Sanoja y Vargas, 1978; Arellano, 1986; Gasson, 2002).

Los primeros exploradores de la región, identificaron las etnias existentes en la Gran Sabana, como arekuna, kamarakoto y taurepang, y hacia el sur de la sierra Pakaraima, Roraima y Esequibo, las naciones Akawaio, Wapishana y Makushi. De acuerdo a Koch-Grünberg (1924b), particularmente los kamaracoto están representados por una agrupación dialectal ubicada en los poblados de Kamarata y Urimán; los arekuna en el norte y los taurepang en

el sur (figura 10). Esta distribución es seguida por Thomas (1983). Por tanto, utilizaremos los epítetos de arekuna, kamaracoto y taurepang para referir los grupos indígenas con los cuales establecí contacto en las expediciones, y además, fundamentada su separación en rasgos no solo dialectales —como hemos podido comprobar—, sino también antropológicos físicos, contrariamente a la opinión de Armellada, quien afirmaba:

Francamente no veo diferencias somatológicas, étnicas, ni glotológicas suficientes para denominar a los habitantes del sur de la Gran Sabana Taurepanes, a los del norte Arekuna y a los de Kamarata Kamarakotos; pues todos éstos, más los habitantes en Tiriká, Urimán y parte inferior del río Paragua forman una sola cosa en léxico y gramática, no obstante que la fonética sea bastante distinta (Armellada 1943: 13-14).

Según las observaciones de Robert Schomburgk y del profesor Koch-Grünberg, los makushi serían un grupo antiguo separado de los taurepang, los cuales habrían tenido un centro de dispersión común en las regiones cercanas al Alto Orinoco, para luego extenderse hacia la actual región de la Gran Sabana y hacia el este del Roraima en territorio Esequibo. Esta afirmación está basada en la afinidad lingüística encontrada con los actuales taurepang y con los registros de voces recogidos por Raleigh y comentados por Robert Schomburgk (1843a). Im Thurn (1883: 163-165) encontró también una gran afinidad lingüística entre los arekuna y los makushi:

El dialecto Makushi es muy cercanamente similar al Arekuna, del cual difiere principalmente en el modo de la pronunciación; y un dialecto similar, con unas pocas diferencias excepcionales, es usado por los Akawaio; un Makushi, un Arekuna y un Akawaio hablan muy inteligiblemente el uno al otro.

El propio Armellada, reconocía esta afinidad entre ambos grupos dialectales:

Yo también certifico que he oído llamar Arekuna a los indios de Apoipué, que viven en las confluencias del Surukún y Kukenán y a

los de Areue-pué, afluente de este mismo río. Aún más creo que Arekuna y Makushí son de los pocos nombres verdaderamente tribales (Armellada, 1943: 13-14).

Butt Colson (1973, 1985, 2009) ha demostrado que los akawaio y arekuna han ocupado el valle del Mazaruni durante más de dos mil años compartiendo estrechas relaciones. Una afinidad lingüística entre los *so'to* y los taurepang también ha sido reconocida por etnolingüistas (Wilbert, 1963; Civrieux, 1992, 1998, 2015) y en el presente trabajo a partir de datos comparativos biotermodinámicos (ver capítulo 12), lo cual fortalece la evidencia acerca de la existencia de un centro de dispersión étnica ubicado en el pasado en un lugar entre la Guayana occidental y la oriental.

2. DATOS ANTROPOMÉTRICOS

Los primeros exploradores que describen las características físicas y apariencias de los habitantes de la Gran Sabana son Appun (1871) e Im Thurn (1883). Las referencias que hace Koch-Grünberg (1924b) acerca de las características físicas de los arekuna y taurepang muestran dos grupos con significativas diferencias atendiendo a sus facciones y formas corporales. Los arekuna presentan rasgos esbeltos, finos y delicados, mientras los taurepang muestran rasgos toscos. La existencia de taurepang hacia el Roraima, con características similares a los arekuna, hace suponer la posibilidad de mezclas entre tribus (Koch-Grünberg 1924b, III: 21). La altura de los hombres fue reconocida por Koch-Grünberg entre 150-165 cm y las mujeres entre 145-155 cm (Koch-Grünberg 1924b, III: 39).

En mis expediciones, pude recorrer las poblaciones indígenas de El Dorado, riberas del río Cuyuni, Karuai, Kavanayén, Chinaday, Luepa y Kamarata ubicadas hacia el norte, como también las poblaciones de Uripatá y Yuruaní al oeste del Roraima. En los recorridos hacia el sur y centro de la Gran Sabana, visité las poblaciones de Yunek, Wonkén, Paramán, Apoipó, El Pi-lón en cercanía al río Surukún, y Eremak y Sabana Larga en proximidad al cerro Chirikayén.

A partir de la comparación de rasgos somatológicos, se pudo descubrir que existía una marcada definición de características propias entre las poblaciones del norte y del sur que coincide con las descripciones de los primeros exploradores. Aunque también encontré rasgos variables e imprecisos entre ambas poblaciones del norte y sur.

Los arekuna presentan, según la clasificación de Martin-Seller, labios medios (tipo II) con una mucosa más redondeada y visible en un espacio de 8 a 10 mm. El pabellón auditivo está representado por el tipo tubérculo de Darwin, según la clasificación de Schwalbe. En cuanto a la forma de la cara en vista frontal muestran un tipo oval (tipo IV) con grandes pómulos, según clasificación de Pösch. El índice nasal, que es igual a la anchura de la nariz x 100 / altura de la nariz, da valores < 75, clasificándose entre mesorrino y leptorrino (figura 11). En cuanto al índice acromio-iliaco, estos presentan un tronco rectangular.

Los taurepang en cambio presentan, según la clasificación de Martin-Seller, labios gruesos (tipo III) con una mucosa muy visible, más o menos hinchada. El pabellón auditivo está representado por el tipo punta de Darwin, según la clasificación de Schwalbe. En cuanto a la forma de la cara en vista frontal muestran un tipo oval (tipo IV) con grandes pómulos, según clasificación de Pösch. El índice nasal da valores > 75, clasificándose entre platirrino y mesorrino (figura 12). En cuanto al índice acromio-iliaco presentan un tronco rectangular.

Acordando a la escala de Von Luschan, los arekuna, al igual que los taurepang, presentan una coloración de piel que se ubica en el rango tipo 27 (= fototipo V, Escala Fitzpatrick) (figura 13), descrita por Im Thurn como cobriza o rojo canela (1883: 189). El cabello en ambos grupos presenta una textura gruesa, de consistencia fuerte y de color negro.

Otros datos antropométricos, promediados para ambos grupos de significado biotermodinámico, son: peso, $W = 64 \text{ kg}^{-1}$; talla, $E = 1.68 \text{ m}^{-1}$; área de superficie corporal = 1.62 m^{-2} ; relación de peso/área = $39.5 \text{ kg}^{-1}/\text{m}^{-2}$; tasa de disipación de calor pasiva por área (m^2) = $72.47 \text{ kJ}/\text{h}^{-1}$, e índice metabólico basal, $IM_b = 1530 \text{ kcal}^{-1}$ (ver capítulo 12).

Es bastante probable que en algunas comunidades en la actualidad, muchas de las caracte-



FIGURA 11. Vistas de perfil y frontal de miembros pertenecientes al grupo arekuna. Fotos tomadas por el autor durante expedición de 1987, al sur de la Gran Sabana.

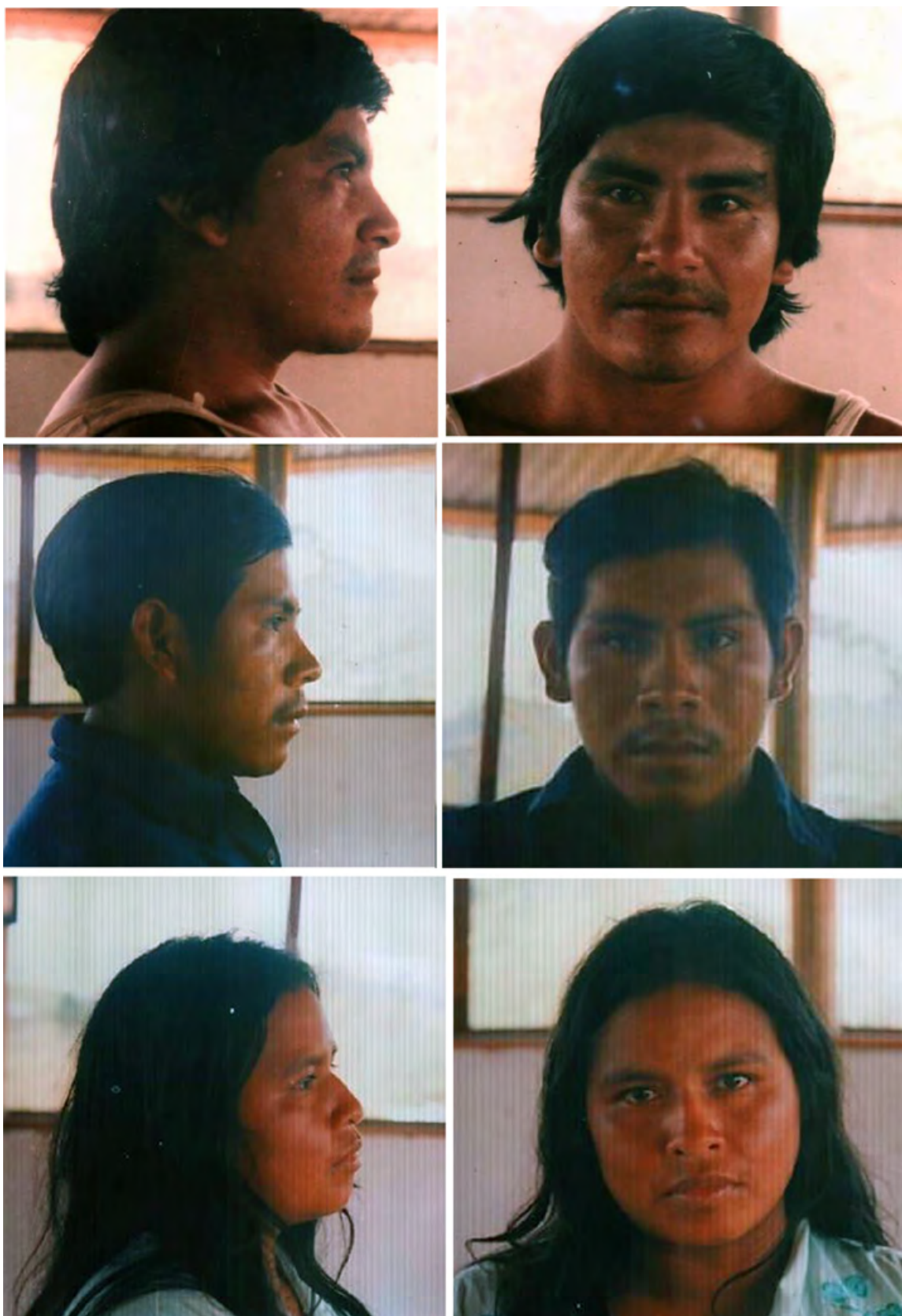


FIGURA 12. Vistas de perfil y frontal de miembros pertenecientes al grupo taurepang. Fotos tomadas por el autor durante expedición de 1987, al sur de la Gran Sabana.



FIGURA 13. Tradicionalmente los antropólogos físicos han medido cualitativamente la coloración de la piel humana mediante el uso de la escala de Von Luschan (1927). La escala consiste en treinta y seis matices reunidos a partir de trozos de cerámica numerados y dispuestos en un bloque de esmalte de reducido tamaño (9 x 7 cm), de fácil transporte y manejo. En la foto se puede apreciar la tabla con la escala utilizada para la determinación de la coloración de piel de los arekuna y taurepang en mis expediciones.

rísticas antropométricas distintivas de ambos grupos étnicos se hayan borrado a partir de mezclas parentales, e incluso a partir de asociaciones con criollos y brasileños (Corvos-Hidalgo y Salazar, 2012).

3. CONDICIONES DE SALUD Y ASISTENCIA MÉDICO-SOCIAL

Im Thurn, al igual que Koch-Grünberg, describieron a los arekuna y taurepang como físicamente débiles, lo cual afectaba sus pulmones y los disponían a contraer enfermedades de las vías respiratorias que irremediamente conducían a la muerte:

Físicamente y constitucionalmente, los indios, a pesar de las distintas labores las cuales ellos ocasionalmente realizan, son no obstante débiles, como puede en efecto ser deducido desde su apariencia.

En distintos trabajos de campo (1987-1989, 2004-2005), pude observar que su capacidad para realizar trabajos prolongados que demandaran resistencia y fuerza muscular era baja. Esto podría ser una consecuencia de una alimentación deficiente en cuanto a contenido de proteína, creatina y vitaminas del complejo B de origen animal, necesarios para el desarrollo del músculo y de la actividad motora. Im Thurn destacó una «real deficiencia en el desarrollo del músculo» (1883: 188), lo cual podría explicar, en cierta manera, la pobre capacidad para el trabajo que presentaban los habitantes autóctonos de estas regiones en comparación a los africanos traídos en calidad de esclavos —quienes eran preferidos por los ingleses para ocupar la mayor parte de la fuerza laboral en la Guyana—, representando así el 84.5 % (82.824 individuos) del total de la población de esta colonia (Schomburgk, 1840d).

Acerca de la carencia de calcio en la dieta, que también se observa, y que caracteriza a los suelos de estas tierras (Dezzeo y Folster, 1994), el Dr. Elías Toro, médico y antropólogo, en su recorrido por la región a principio del siglo xx, notó entre los taurepang:

En esta región de la Guayana, la tierra es muy pobre en calcáreo: fosfatos, sulfatos y carbonatos de cal, por lo que en las aguas de estos terrenos contienen muy poco estas sustancias y por ende las plantas. En condiciones de medios tales, se observa en los indios de esta región, fenómenos que demuestran que tan hijo de la tierra es el hombre como la planta. Estos fenómenos son: consolidación muy lenta de las fracturas, gran frecuencia de las caries dentarias y lentitud en la osificación normal. También comprenden estos indios la necesidad que tienen de calcáreo, que algunos han sido sorprendidos comiendo la cal de las paredes (Toro, 1905: 63).

Al igual que Im Thurn (1883), identifiqué muchos casos de recrecimiento del abdomen en adultos, lo cual por sus características re-

presentan casos de *síndrome metabólico* ocasionados por una ingesta significativa de alimentos glicémicos o predominantes en carbohidratos. La prevalencia de la diabetes mellitus tipo II (DM-2), la hipercolesterolemia e hiperlipidemia reconocida en estas poblaciones indígenas (taurepang y kamarakoto) (Bautista, 2014), probablemente puede ser una consecuencia de la escasez cada vez mayor de productos cárnicos —debido al incremento demográfico y al impacto ambiental ocasionado por ello—, además de los propios efectos de los cambios climáticos sobre las poblaciones animales en la región (Kingsbury, 2001; Rull y Montoya, 2012; ver Capítulo 7). Bautista (2014) atribuye estos casos a la alteración de sus estilos de vida al confrontar el cambio cultural o transición cultural rápida (una o dos generaciones), que incluye cambios abruptos en la selección de la dieta y en los niveles de sedentarismo con consecuencias etnocidas. En los niños el recrecimiento abdominal, probablemente ocasionado por parásitos intestinales, fue poco frecuente (figura 14).

La limpieza en las aldeas que visitamos a finales de la década de los ochenta era rigurosa. Observamos el hábito entre jóvenes y adultos de bañarse dos y tres veces al día. Este hábito también fue observado por Koch-Grünberg (1924b, III: 39) entre los taurepang de Roraima. Sin embargo, en mi visita a la comunidad de Yunek durante los años 2005 y 2006, al sur del macizo de Chimantá, la presencia de cucarachas (*Blatta germanica*) era frecuente en un número incontable en las viviendas, probablemente introducidas por visitantes ajenos a la región. De

igual manera, notamos hábitos de higiene y limpieza muy precarios, portando sus habitantes vestimentas sucias y rotas.

Los casos de enfermedades tropicales como paludismo o malaria no fueron comunes en las aldeas visitadas en la Gran Sabana. Sin embargo, sí fueron frecuentes en comunidades cercanas al río Cuyuni. Observamos casos de adultos infectados por picaduras de una pulga conocida como nigua, la cual coloca sus huevos debajo de la piel y van aumentando de tamaño día a día hasta llegar a alcanzar una esfera interna de un diámetro de hasta quince a veinte milímetros. Cuando llega a esta fase, es imposible para la persona caminar o trasladarse por sí sola, lo cual requiere con urgencia atención médica. Un hombre de aproximadamente cuarenta años fue trasladado en camilla por la selva desde Paramán hasta Santa Elena de Uairén, puesto que se encontraba totalmente afectado en sus pies, y presentaba decenas de huevos debajo de la piel y una infección severa. En varias ocasiones fuimos infectados por este parásito, por lo cual extrajimos manualmente de los pies con un cuchillo los huevos, padeciendo de un dolor insoportable e inmensas dificultades para caminar.

Una mujer taurepang de veintisiete años de edad de la comunidad de Apoipó, fue llevada al hospital de Santa Elena de Uairén, la cual aparentemente sufrió un aborto por una caída ocurrida en el río Surukún, llevaba dos meses de embarazo. Un niño de la comunidad del Pílon llevaba una semana sin ingerir algún tipo de alimento, «todo lo vomita, no sé qué hacer», decía su madre, «mañana (2 abril 1987), lo llevan al



FIGURA 14. Niños taurepang entre seis y diez años de edad. Comunidad del Roraima, foto tomada por Koch-Grünberg en (1917) (izq.); comunidad de Apoipó, al sur de la Gran Sabana, foto tomada por el autor en 1987 (der.).

Hospital de Santa Elena de Uairén». Una mujer de más de sesenta años de edad tiene anemia perniciosa. Otra mujer de cincuenta y nueve años tiene los pies infectados sin poder caminar. Estas personas ya habían sido llevadas a consultas por sus propios parientes al hospital, pero aparentemente no querían seguir el tratamiento indicado. La farmacopea tribal había desaparecido en los años de mi visita a la región (1987-1989), abolida principalmente por los misioneros adventistas. En las comunidades de Wonkén, Paramán, Apoipó, El Pílon y Yuruaní era casi desconocida. La misma observación fue hecha por nosotros entre los arekuna del río Cuyuni, Karuai, Kavanayén y Chinaday.

La asistencia médica y social que reciben en la actualidad estas comunidades es insuficiente, que debiera ser recíproca y proporcional a la intención del Estado venezolano de otorgarles un status de «ciudadanos» y emplearlos para trabajos forzados en las minas (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020), y de los misioneros cristianos y adventistas de integrarlos a un sistema extraño de costumbres y creencias que han atentado en contra de su potencial de supervivencia, logrado desde hace siglos por adaptación al ambiente guayanés (Sanoja y Vargas 2005; Gutiérrez, 2006a y b; Angosto, 2006, 2009). Debido a los problemas que atraviesa Venezuela en cuanto a escasez de combustible y a la agudización de la crisis alimentaria y de salud, las condiciones de asistencia social son aún más limitadas que las apreciadas décadas atrás.

La deforestación y deterioro del suelo, producidos por la minería y el fuego en la Gran Sabana (Kingsbury, 2001), han propiciado la aparición de hábitats para la proliferación de mosquitos vectores de la malaria (Navarro *et al.*, 2010; Berti *et al.*, 2016). La malaria en esta región constituye una enfermedad de prevalencia casi exclusiva en las personas relacionadas a la explotación del oro, la cual constituye una amenaza que está diezmando la población indígena que trabaja en los centros mineros y que hace vida en dicha región (Berti *et al.*, 2016). Esta situación requiere de un urgente seguimiento epidemiológico y la atención y control de parte del Estado venezolano.

Las condiciones de salud en la actualidad vienen a agravarse aún más con la afectación de la pandemia del COVID y la desatención de parte del Estado. Esta situación pone en riesgo la sobrevivencia de las etnias, para lo cual muchos expertos han considerado que podrían llegar a desaparecer si no se detienen las actividades extractivistas que aumentan los riesgos de contagio (Ávila y Guereña, 2020; CERLAS, 2020).

4. CAMBIOS EN LOS USOS DE VESTIMENTA Y ADORNOS

Durante mis viajes a la región entre 1987-2009, observamos en casi todas las aldeas que los arekuna y taurepang portaban ropa moderna: faldas y blusas las mujeres, algunas desdoblando la ropa interior; pantalones, franelas, camisas y chaquetas los hombres, con motivos comerciales símbolos de un mundo globalizado. Se observó que no dan importancia al uso de medias y no usan ropa interior. El uso de calzado es general, a excepción de las personas de mayor edad. Excepciones fueron apreciadas a finales de los ochenta en casas (*maloka*) aisladas y alejadas de las aldeas, en las cuales mujeres adultas de mayor edad carecían de blusas en su parte superior exhibiendo libremente los pechos. De igual manera, reconocimos en los hombres el uso solo de una faja o tela que aseguraba los genitales. Esto fue registrado hacia el sureste de Chimantá y hacia el oeste del Chirikayén tepui en Sabana Larga.

En ninguna aldea, casa o comunidad reconocimos el uso de atavíos, coronas o aros con plumas o elementos naturales. De igual manera, no se pudo registrar el uso de pinturas faciales, corporales o tatuajes como descritos en épocas atrás (Koch-Grünberg (1924b, III: 40-54), los cuales fueron prohibidos y erradicados de la cultura espiritual por los misioneros capuchinos y adventistas, desde mediados del siglo pasado (Thomas, 1983). Sin embargo, sí observamos por los taurepang la confección y uso de una faja de tela usada para soportar los niños recién nacidos sobre el cuerpo llamada *uené*. De tal manera, es fácil entender que si en 1987, estos grupos humanos habían prescindido de es-

tas costumbres por imposición de los misioneros adventistas y capuchinos, es difícil aceptar por tanto que el uso moderno de coronas de plumas, por algunos miembros de estas comunidades, sea una costumbre que haya sobrevivido desde hace siglos atrás con las mismas características, diseños y con las mismas *funciones* culturales, como pretenden hacernos ver erróneamente algunos autores (Hernández, 2008). Las representaciones de tales adornos exuberantes en la actualidad por lo general carecen de cualquier significado que se remonte al pasado cultural; representan *disfraces políticos* en el contexto de un gobierno socialista que ha presidido la nación por más de veinte años y que ha sabido utilizar y explotar convenientemente a los indígenas con intereses extractivistas en sus propios territorios (e.g. Arco Minero) (Terán-Mantovani, 2016; CERLAS, 2020; ver capítulo 7).

5. MODOS DE SUBSISTENCIA Y DESARROLLO PRODUCTIVO

Cuando Im Thurn (1883: 85) hizo contacto con los arekuna en el Roraima, descubrió una cultura que, aunque no se encontraba precisamente en la edad de piedra, sí empleaban en oportunidades utensilios como hachas, cuchillos y otras puntas de lanza elaborados en piedra. Im Thurn resaltó que los arekuna usaban por lo general el hierro para propósitos manuales:

Para los etnólogos la región provee de observaciones muy interesantes, como son aquellas que provienen de costumbres muy remotas y poco exploradas de los indios Arekuna, quienes habitan principalmente ese lugar, los cuales se encuentran en una condición muy poco usualmente primitiva, por ejemplo, ellos usan piedra solo algunas veces en vez de hierro, para propósitos manuales en la elaboración de hachas, cuchillos; y además, el carácter extraño del cerro Roraima parece haber impresionado profundamente en las mentes de estos indios, que han elaborado sus pensamientos en base a ello, lo cual se refleja en el folklore de una manera poco usual.

Sin embargo, el Dr. Schomburgk (1840b, 1841d), al igual que el profesor Koch-Grünberg (1924b), no encontraron en ninguna casa hachas de piedra para talar el bosque o cortar madera. Los taurepang, así como sus vecinos —comenta Koch-Grünberg (1924b, III: 64)—, empleaban comúnmente instrumentos europeos en sus faenas de campo, incluyendo el uso de escopetas o báculos en las actividades de caza.

Durante mis primeras visitas a diferentes aldeas adventistas como no adventistas percibimos que tanto el taurepang como el arekuna consumían más productos de carácter vegetal que animal. Estas observaciones fueron registradas de manera similar por Schomburgk (1840b, 1841d), Im Thurn (1883) y Koch-Grünberg (1917, 1924b), lo cual revela la supervivencia durante más de cien años de esta dieta alimenticia, la cual fue calificada por muchos exploradores como *vegetariana*.

La yuca amarga (*Manihot utilissima*) es reconocida como la planta más importante cultivada por estos grupos humanos y lo ha sido desde la época de los primeros exploradores (Schomburgk, 1840b, 1841d; Im Thurn, 1883; Koch-Grünberg, 1924b). Esta especie se diferencia de la yuca dulce (*Manihot esculenta*) por presentar cantidades fisiológicamente nocivas de ácido cianhídrico, lo que requiere del empleo de determinadas técnicas para la extracción del veneno y convertirla en apta para el consumo humano.

La siembra de la yuca amarga empieza con la tala de una sección del bosque de galería. Al dejar transcurrir unos meses, al secarse la madera, se inicia la quema, logrando así contribuir con el enriquecimiento mineral del suelo, el cual es pobre en nutrientes y con una extremadamente delgada capa vegetal (Dzetzze y Folster, 1994) (figura 15). Ambas actividades de tala y quema son realizadas por los hombres. Posteriormente, se lleva a cabo la siembra y la cosecha, que son elaboradas por las mujeres (figura 16). Este ciclo se repite indefinidamente en el bosque de galería a lo largo del tiempo, contribuyendo así con su reducción y el incremento de la sabana (ver capítulo 7).



FIGURA 15.
Plantación de yuca
amarga en suelos
arenosos
oligotróficos al sur
del Caroní. Foto
tomada por el
autor en 1987.



FIGURA 16. Mujer taurepang regresando a la vivienda luego de cosechar los tubérculos de yuca amarga que son transportados en su espalda en un *guayare*, en una distancia entre tres cientos a ochocientos metros. Se estimó el peso de esta carga entre treinta y treinta y cinco kilos. Foto tomada por el autor en vivienda ubicada en la comunidad de Apoipó, en 1987 al sur del Caroní, en la aldea Paramán.

Las faenas de trabajo en el conuco comienzan para el hombre desde las seis de la mañana hasta las tres a cuatro de la tarde, en compañía de su mujer e hijos. El trabajo es arduo en las plantaciones de yuca, caña de azúcar, cambur y otros cultígenos, y en las actividades de tala y quema para ampliar el conuco. La escasez de la caza y la pesca hace que el hombre taurepang y arekuna se vea obligado a asumir las tareas de la agricultura y la recolección, las cuales son roles exclusivos de la mujer en otras sociedades donde la caza y la pesca abundan.

El producto alimenticio más importante en la dieta alimenticia obtenido de la yuca amarga (*mandioka*) fue el *casabe*, que nunca observé que se comiese, salvo contadas excepciones (e.g. con *menasakabá*), sin dejar de impregnarse en esas preparaciones conocidas como *aurósá* y *kumache*. El *aurósá* es una salsa elaborada con gusanos de la palma de moriche (*Mauritia flexuosa*; *cuayk* en taurepang) y hojas de *Capsicum*, mientras el *kumache* es una preparación viscosa, de color marrón, en base a bachacos y hojas de *Capsicum* que, al igual que el *aurósá*, son fuertemente picantes y su consumo se mantiene hasta nuestros días.

Para la elaboración del *casabe* lo primero es la obtención de la harina de yuca, a partir de un rayo cóncavo elaborado con madera y piedras incrustadas. Luego se cierne, utilizando un colador rectangular (*panká*), 85 x 45 cm, elaborado con fibras de *cuayk*. Posteriormente se introduce en una estructura cilíndrica de hasta dos metros de altura por treinta centímetros de ancho conocida como *sebucán*, la cual cumple la función de exprimir por torsión la harina para extraer un jugo contentivo de ácido cianhídrico, que es recogido en un envase colocado en la parte basal del *sebucán* y es utilizado luego para la fabricación de la *farinha* (figura 17). La harina contenida en el *sebucán* es extraída y utilizada para la elaboración de tortas que son inicialmente secadas al sol y luego calentadas en planchas u hornos de arcilla y hierro.

Otros productos derivados de la yuca amarga son el *katá*, sopa caliente de harina de yuca con sal y espesa como una crema; sopa fría de harina de yuca (*kikumasá*) y agua (*tuná*) y azúcar (*kaibarakun yeku*). Aún se continúa elabo-

rando el *kashiri* y el *parakari*, bebidas conocidas desde las épocas de Im Thurn y Koch-Grünberg y obtenidas a partir de la fermentación de la yuca amarga. Pude presenciar su elaboración en la aldea de Eremak, en la cual participaban la abuela y niños, quienes mascando y regurgitando indefinidas veces trozos de masa de yuca, los escupían en el interior de una canoa (*kanáu*) hasta mezclarla con agua y harina de yuca adicional y batirla empleando un remo de canoa (*kanáu parek*).



FIGURA 17. El extracto recogido a partir del prensado de la harina de yuca, contentivo de ácido cianhídrico, se aprovecha cocinándolo sobre unas enormes planchas de metal calentadas por un horno de barro. Foto tomada por el autor en la aldea de Eremak, al sur de la Gran Sabana.

Una de las pocas fuentes proteínicas de los taurepang y arekuna lo constituyen los insectos. Observé en las comunidades de Sabana Larga y Eremak, como también en Apoipó y Paramán, la ingesta de un ortóptero (langosta gregaria), llamado en taurepang *menasakabá*. Su aspecto es de color negro con manchas de color rojo naranja, y anillo y líneas blancas en la parte superior de la región torácica; desechan las patas y antenas e ingieren el resto del cuerpo. El consumo de este particular saltamontes fue reseñado por Im Thurn (1883), que sobrevivió por más de cien años en la dieta del taurepang de estas tierras, al igual que otros insectos tales como mariposas de alas amarillas, hormigas y escarabajos, que eran muy codiciadas por chicas taurepang.

De los insectos observados, bachacos y hormigas blancas (Termes), saltamontes, larvas de escarabajos y gusanos, son todos comidos por los indígenas. Cuando comienza la estación de lluvias, los individuos alados de las colonias de hormigas blancas dejan sus conchas, los indígenas hacen grandes fogatas en las tardes, y los insectos, atraídos por la luz, vuelan alrededor, quemando sus alas y cayendo como la lluvia al suelo, desde el cual ellos son capturados por los indios y comidos en cantidades. Los individuos alados de los bachacos, especialmente *Ecodema cephalotes*, son también cosechados de la misma forma (Im Thurn, 1883).

Las actividades de caza son esporádicas, debido a los pocos individuos animales (e.g. venados, lapa –*Cuniculus paca*–, acure de monte, pato real –*Cairina moschata*–, cochinos de monte, guacharacas –*Ortalis motmot*–) que se encuentran en la selva y a las aprehensiones sobre la existencia de misterios subyacentes en el interior de los bosques de galería, observación recogida también por Koch-Grünberg. En la fecha de mis observaciones, se empleaban aún cerbatanas con dardos impregnados con *kurare*; las puntas de las flechas eran de hierro o acero, y el más poderoso instrumento de caza era la báculo o escopeta, la cual fue adquirida de los colonos desde el siglo XIX. El *kurare* es un veneno que se obtiene de la corteza de la *Strychnos toxifera* (Loganiaceae; contiene distintos alcaloides del tipo estricnina) (Marcano y Hasegawa, 2002), planta que fue descubierta por Robert Schomburgk y se ha utilizado por etnias de estas regiones desde hace varios siglos para envenenar sus flechas. En la actualidad esta técnica de caza se mantiene solo entre los hombres de mayor edad. Observamos que el taurepang y el arekuna queman la sabana, para promover el crecimiento de hierbas que en su estadio joven son alimento preferido de los venados, facilitando así su cacería.

El alimento se elabora en hogueras que se construyen entre piedras en el interior de la *maloka*. Se emplean cacerolas tanto de metal como de arcilla. La mujer de mayor edad es la que se encarga siempre de preparar el alimento. Ya cuando está listo, se dispensan desde los mismos artefactos donde se cocinaron y se co-

locan en el piso del espacio destinado en la *maloka* para tal fin. Allí todos se acercan a comer. Hay mujeres *amuay* o *kobuay* que prefieren comer y preparar el alimento sentadas con las piernas cruzadas. Esta costumbre la observé en varias comunidades del sur y del norte. El agradecimiento hacia los que prepararon el alimento después de comer nunca falta (*wakipekuru-mán*).

El arekuna, así como el taurepang, ingieren pocas cantidades de alimento en lo que pudiéramos llamar *la hora de comida*. Cada uno parte un trozo de *casabe* del tamaño de una galleta pequeña y luego lo sumerge en el caldero que contiene *aurosá*. Estos trozos no superan las quince unidades durante una ingesta. Cuando no bebe *kashiri*, toma agua. Plátanos fritos o sancochados, lechosa, cambures o guama complementan la dieta. Nos decía el jefe de la aldea Eremak, Sr. Raimundo: «Nosotros los indios comemos cazabe, Aurosá, Kumache y bebemos Kashiri. No tenemos más. Es así la vida del indio, conforme y feliz».

La pesca es también pobre. Durante el tiempo de mis primeras incursiones (1987-1989), prácticamente el uso del barbasco había desaparecido. Sin embargo, solo en el río Surukún pude apreciar su aplicación por los habitantes de las aldeas cercanas. La raíz de la planta *Deguelia utilis* (\equiv *Lonchocarpus urucu*, *L. utilis*, Fabaceae) es machacada y el jugo lechoso que contiene una saponina ictiocida es vertido aguas arriba. Rápidamente los peces pequeños mueren y los más grandes quedan aturcidos, los cuales son capturados con las manos o mallas por los taurepang. Koch-Grünberg (1924b, III: 78) calificaba esta práctica como cruel, lo cual contradice el espíritu del taurepang de la Gran Sabana, quien prescinde en muchas oportunidades de la cacería y la pesca, tal como lo he podido constatar en convivencias con ellos.

Pude observar en algunos centros mineros, localizados al sur de la Gran Sabana, la presencia de personas extranjeras constituidas principalmente por brasileños, en su mayoría de Boa Vista, los cuales ejercían una profunda influencia sobre los hábitos alimenticios de los taurepang y arekuna quienes laboraban junto con

ellos en dichas minas. Esta gente no limita los recursos alimenticios animales para su supervivencia, básicamente su dieta es de carácter carnívora e impactan nocivamente con el balance de la fauna en la Gran Sabana. No consumen frutas, ni semillas u otros cultígenos, aunque en esta área son escasos. El consumo abusivo o compulsivo de bebidas de alto grado alcohólico se ha incrementado en los últimos veinte años. Esto ha traído consecuencias en su salud (Bautista, 2014), puesto que eleva la glucosa sanguínea e incrementan los riesgos de complicaciones médicas, como cetoacidosis, enfermedad vascular periférica, neuropatía, enfermedades del corazón y cerebrovasculares (Razvodovsky, 2006).

6. REDES TERRESTRES DE COMUNICACIÓN

Las rutas en las sabanas y en los bosques están perfectamente definidas, de tal manera que constituyen redes de comunicación terrestres entre comunidades, aldeas y viviendas. Estos caminos poseen de treinta a cincuenta centímetros de ancho en los bosques. A través de ellos se realiza el transporte de alimentos entre aldeas, se trasladan los individuos hacia los conucos o hacia otros sitios para realizar actividades de pesca y caza. En algunas ocasiones, tuvimos que avanzar entre los bosques a plena oscuridad en la noche, junto a los guías y sin linterna alguna, por lo que descubrimos que tanto el taurepang como el arekuna no posee temor hacia el tigre, el cual es considerado que huye ante la presencia del hombre, y además es capaz de tolerar con riesgo y con un gran sentido de alerta la presencia oportuna de alguna serpiente que pudiera ser pisada durante nuestra travesía por esos caminos. Esta experiencia la tuvimos regresando a la aldea de Eremak desde la exploración al Chirikayén tepui.

Los ríos son atravesados dependiendo de la profundidad y el ancho de ellos. También en la época de lluvias, los ríos incrementan su caudal, por lo cual es necesario utilizar puentes (*muné*) que consisten en troncos colocados por encima del río y cuerdas o bejucos que se amarran en unos árboles de las orillas para, al ca-

minar sobre el tronco, apoyarse sobre ellos y así conservar el equilibrio. La habilidad que presentan los taurepang y arekuna para caminar sobre estos puentes tan estrechos demuestra su perfecto sentido del equilibrio y óptimas condiciones motoras, que son resultado de siglos de adaptación a estos ambientes naturales (figuras 18 y 19).

7. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LAS VIVIENDAS Y UTENSILIOS DOMÉSTICOS

A finales de la década de los ochenta, pude observar que muy pocas viviendas mantenían una arquitectura basada en techos de palma de moriche (*kuayk*), como en las comunidades de Sabana Larga y Eremak. Aunque también presencié el reemplazo en algunas casas de este tipo de material por láminas de zinc (Wonkén y Yuruaní). Las paredes de las casas eran tanto de arcilla blanca o rojiza pálida (bahareque) como de madera; en este caso, se colocan palos de madera aplanados horizontales con espacios entre sí de uno a dos centímetros, permitiendo la ventilación y mirar desde adentro sin ser visto desde afuera (figuras 20 y 21).

En algunas aldeas como Eremak, donde la influencia adventista o católica era débil en los tiempos de mis primeras visitas, existía una perfecta planificación urbana, donde la distribución de las *maloka* ocurría de norte a sur en un espacio o ruta central y de este a oeste se distribuían el resto de las casas en rutas transversales (figura 22). Estos espacios, así como el frente de las viviendas, eran impecables. No estaban sucios ni había rastros de basura de ninguna índole.

Pude observar en mis visitas por las comunidades del norte y del sur de la Gran Sabana, entre 1987 a 1989, unas condiciones socioculturales alejadas del *ethos* de las naciones Taurepang y Arekuna. Pude reconocer un proceso de transculturización donde se fusionaban rasgos provenientes de la vida urbana y tecnología modernos, con rasgos característicos de las etnias taurepang y arekuna. Apreciamos viviendas que conservaban la estructura y componentes típicos, mientras en su interior poseían neveras de querosén, cocinas de gas y otros electrodo-

mésticos como radios de dos cornetas portátiles. «La planta eléctrica se encuentra dañada», nos comentó un taurepang. Por ello tenían que utilizar *la vieja cocina de leña*. Esto lo pude observar en las comunidades, con influencia ad-



FIGURA 18. Puente colgante de los indios taurepang. Dibujo de Koch-Grünberg (1924b) de puente cruzando tributario del río Kukenán.



FIGURA 19. Puente colgante de los taurepang que cruza el río Surukún, vertiente del río Caroní, en dirección a la comunidad indígena de Wonkén, el cual atravesamos en 1987 (foto del autor).

FIGURA 20. Viviendas taurepang de estructura rectangular (*maloka*), de paredes de barro y techo de hojas de moriche (*kuayk*) (izq.,) en sabana situada en la base del cerro de Chirikayén. Nótese en la FIGURA de la derecha cómo el techo ha sido reemplazado por láminas de zinc, las paredes son de barro y madera, mientras las puertas están elaboradas con materiales modernos, sur del Caroní (fotos del autor 1987).



ventista, de Wonkén, Betania y Maura. De allí que me pareció extraño el consumo (que según mis observaciones era frecuente) de Pepsicola en lata, refrescos en botella, espaguetis, adquiridos en Santa Elena de Uairén.

En algunas viviendas, en las comunidades de Apoipó, Paraman y El Pilón, se pudo reconocer el antiguo diseño, como fue descrito por Koch-Grünberg (figura 23), donde las paredes eran construidas de madera cruzada horizontalmente y separadas entre sí por una distancia de cinco centímetros de promedio, pero con techos de zinc dispuestos de manera cónica o piramidal. Más recientemente (2005-2006), aprecié la existencia de casas tradicionales con techos cónicos de moriche, pero unifamiliares, al sur del Chimantá, en Yunék y Wonkén.

En el interior de las cabañas por lo general el suelo era de tierra, muy limpio, sin restos de comida u otros objetos domésticos personales. Encontramos la utilización como asientos de taburetes de madera de doce a dieciséis metros

de alto por treinta y cinco a cuarenta y cinco metros de largo.

8. DOMESTICACIÓN DE ANIMALES

Una diferencia notable entre las etnias de la Guayana occidental visitadas, con respecto a las de sabanas en la Guayana oriental, es la variedad de animales domésticos que se encuentran en las primeras.

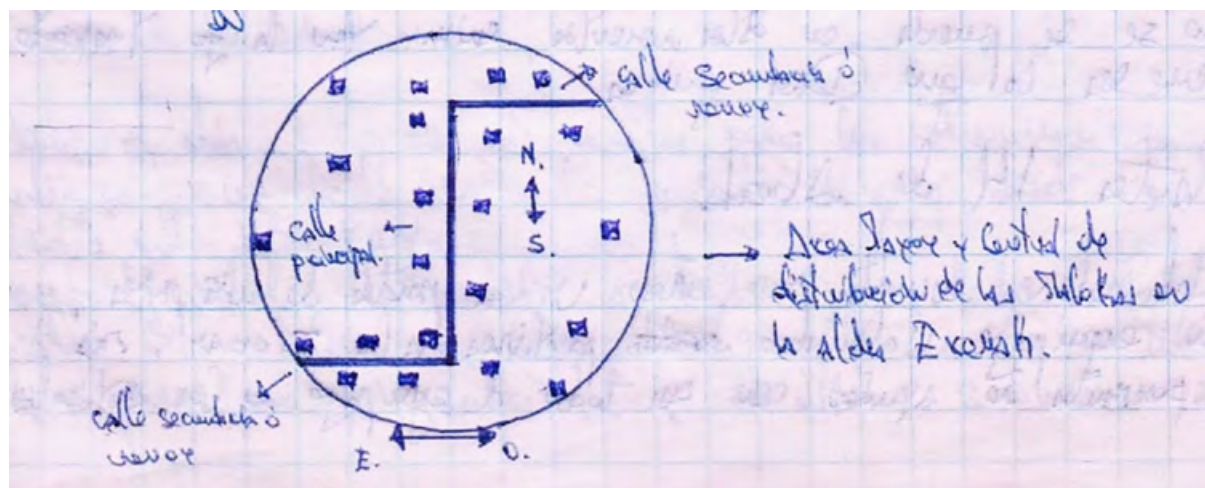
Entre los habitantes de una casa cuentan los animales domésticos, tan característicos de los pueblos indios de la Guayana que, naturalmente, son más numerosos y variados en los sitios de la región selvática que en las sabanas pobres en animales (Koch-Grünberg, 1924b: III, 81).

Aunque el profesor Koch-Grünberg no atendió con detalle las características e importancia de los perros en las funciones de caza, sí pude reconocer en muchas aldeas al sur de la Gran



FIGURA 21. Vivienda taurepang en la comunidad de El Pilón. Se observa la sustitución total de los elementos o materiales que caracterizan a la *maloka* por láminas de zinc, con las cuales construyen el techo y las paredes de la vivienda. Fotos tomadas por el autor durante expedición en el año de 1988 al sur de la Gran Sabana.

FIGURA 22. Distribución de viviendas y planificación de la aldea Taurepang Eremak, al Sur de la Gran Sabana, una consecuencia de la influencia de las misiones. Dibujo del autor.



Sabana la presencia de cuatro tipos de perros de igual estatura, sin embargo de color diferente: negro y marrón a castaño claro. Es posible que estos *Canis familiaris* sean el resultado de la hibridación entre el *Specthos venaticus* (perro de monte) e *Ictycyon venaticus* (perro de caza precolombino) (Civrieux, 1974) con el *Cerdocyon thous* (zorro de monte). Entre los taurepang de la comunidad de Eremak se empleaban comúnmente en las actividades de caza. No observé la utilización de ninguna variedad de perros como alimentos.

También observé en las comunidades de Kamarata, Yuruaní, Apoipó y Eremak la cría de gallinas y gallos, patos reales negros (*Cairina moschata*), todos con abundantes crías. Estos animales constituyen la distracción principal de los niños.

9. TRANSFORMACIÓN POR ACULTURACIÓN DE SUS ACTIVIDADES ARTESANALES

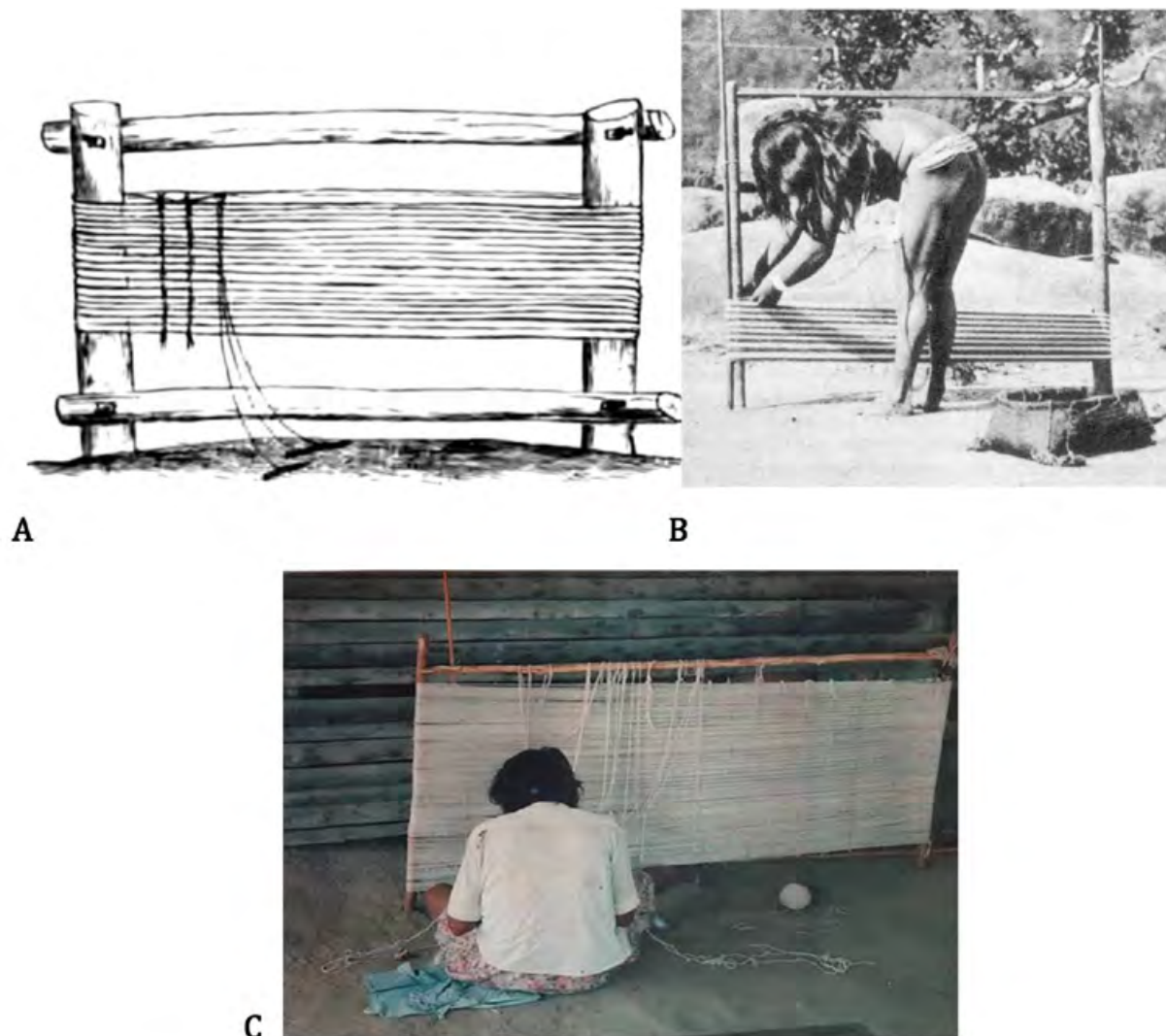
En distintas comunidades de fuerte influencia adventista y católica observé que la fabricación de cestas artesanales estaba empobrecida. De igual modo, los recipientes de arcilla o madera se habían reemplazado por platos de acero inoxidable, ollas y sartenes metálicos, a veces se utilizan recipientes plásticos. Para otras labores se emplean poncheras de plástico, cavas de anime y lavaplatos de acero inoxidable, colocados entre troncos y piedras.



FIGURA 23. Casa comunal de techo cónico de los taurepang, en proximidad al Roraima, registrada por Koch-Grünberg (1917), quien refería este tipo de arquitectura como el tipo de vivienda más antigua y original de todas las comunidades indígenas conocidas por él para la fecha de sus expediciones en la amplia región de la Guayana. Koch-Grünberg cita el nombre de *tukushipan*, para designar este tipo de vivienda, lo cual significa en lengua taurepang «nido de colibrí». La casa cuadrada de influencia europea impuesta por los misioneros, –dice Koch-Grünberg– recibía el nombre de *parapan* o *palapang*, que según Appun (1871) proviene del portugués “barraca (cabaña)”. Según mi opinión, el término *maloka*, usado para designar la vivienda cuadrada, podría derivar de este término “barraca”.

En una de las familias de la comunidad de Apoipó se empleaba aún el antiguo sistema de tejido en bastidor (*kamikastó*), como en otras comunidades donde reconocimos la presencia de este sistema, el cultivo de algodón proporcionaba la materia prima para la fabricación de chin-

FIGURA 24. Bastidores empleados por habitantes de la Guayana para la elaboración de hamacas. A. Dibujo elaborado por Im Thurn (1883) de las comunidades makushi y wapishana. B. Foto tomada por Koch Grünberg (1924b) en una aldea makushi. C. Foto tomada por el autor en una comunidad taurepang, al sur de la Gran Sabana en 1987.



chorros y hamacas (figuras 24 y 25). En otras comunidades como el Pilón, Uonken y Betania, vimos el uso para tal fin de máquinas de coser.

Se mantienen aún en la actualidad en muy pocas comunidades algunas técnicas y herra-

mientas para la confección de fajas de algodón para cargar al lactante (*uené*), así como también el morral de moriche (*akaik*), cernidor de harina de yuca (*panka*), nasa para peces (*pentó*), que en algunas comunidades se ha sustituido la materia prima por nylon, cestas grandes *wuikarapo* y otros artículos de uso doméstico elaborados a partir de fibras del alma de moriche (*Mauritia flexuosa*).

FIGURA 25. Hamaca confeccionada por los taurepang, al sur de la Gran Sabana, a partir de hilo de algodón y teñida con pigmentos naturales. Foto tomada por el autor en 1988.



10. FUNDAMENTOS PSICOLÓGICOS DE SU PERSONALIDAD

El taurepang, así como el arekuna, se esfuerzan poco por clasificar el espacio y el tiempo en

gradientes. Sin embargo, encuentran relaciones basadas en la noción del par (*sakené*) o dualidad: hombre-mujer; vida-muerte; sol-luna, etc., lo cual advierte de una *dicotomización* de la naturaleza basada en oposiciones binarias, las cuales son de reconocimiento común entre grupos pertenecientes a ambientes de selva tropical (Lévi-Strauss, 1972; Butt-Colson y Armellada, 1985).

Según Butt-Colson, quien estudió este fenómeno de las oposiciones binarias entre los akawaio de la Guayana Esequiba (Butt-Colson, 1978), «los datos sobre los indígenas del área de la selva tropical en Sudamérica comprueban que las mayores categorías de oposición calor-frío, así como también el estado intermedio y el concepto de la norma equilibrada, se remontan a los tiempos precolombinos y por lo tanto no fueron introducidos a la América por los españoles y portugueses coloniales».

A pesar de su concepto limitado del *número*, se exigen por crear redes complejas de categorización en base al tamaño, color, olor, formas y otros patrones dimensionales, lo cual lo refleja la existencia de una *estructura de pensamiento compleja*. Su visión de la vida y la naturaleza es dinámica, de movimiento. No existe nada estático o inanimado. Por tanto, está consciente del comportamiento natural de las cosas y, sin estar aparentemente consciente de ello, actúa manteniendo siempre un control de la entropía en la búsqueda de la continuidad de su existencia. Su agilidad mental es muy diferente a la del hombre moderno (= globalizado). Al hacérsele una pregunta, se toma su tiempo a fin de evitar que la respuesta no lo conduzca a una posición comprometedora que vaya en perjuicio de sí mismo y de los suyos. De esta manera, ratifica su poder de supervivencia.

El taurepang es silencioso y reservado, le gusta poco conversar tal como se hace en la cultura moderna. Mucho menos gusta del *chisme*. Durante mi estancia en las distintas comunidades, nunca llegué a presenciar una discusión, riña o malas palabras entre ellos. Nunca percibí burlas o risas despectivas hacia ninguna persona, incluyéndome a mí, ante caídas, rasgos torpes, el desconocimiento de algo en particular o

ante la negación de una comida o situación en particular. Siempre observé el mayor respeto con gran seriedad. Durante una conversación con el jefe de la aldea Eremak, el Sr. Raimundo, me decía: «Yo escucho sus comentarios y palabras las cuales todas admiro. Yo debo escuchar primero y luego hablar. No se debe interrumpir al que tiene la palabra».

Uno de los rasgos de su personalidad que más me llamó la atención fue su *control y balance en la utilización de la energía*. Durante sus actividades de caza y pesca nunca vimos que se excediera; se proveía de lo necesario. Igualmente, al adentrarse al bosque en la búsqueda de recursos madereros, no sacaba provecho en demasía, sino solo lo suficiente para resolver el ahora.

Durante los años de mis primeros encuentros, pude observar que para que un hombre taurepang pueda contraer matrimonio, tenía que pedir permiso al padre de la novia. Si este aceptaba, entonces el futuro esposo debía hacer conuco por orden del padre de la mujer; además, debía construir casa, sembrar yuca, banana y demás cultígenos, no rastrear alimentos en la casa de sus suegros durante un año y compartir el alimento que produjera con ellos. Esto lo exigía el jefe (capitán) de la comunidad de Apoipó, el Sr. Marcelino.

Pude reconocer la existencia de casos de poligamia (poliginia) entre los taurepang de Sabana Larga, cerca del Chirikayén tepui. A quinientos metros de la aldea vivía un taurepang que había contraído matrimonio con una mujer viuda de treinta y cinco años de edad y otra mujer, mucho más joven, hija del Sr. Emilio Vázquez quien vivía en la propia aldea. Koch-Grünberg (1924b, III: 97-98) registró este tipo de matrimonios (poliginia), incluyendo a viudas entre los taurepang y arekuna. «Una viuda puede volver a casarse después de una semana, cuando la busca un hombre, pero espera siempre una semana».

Una observación interesante fue encontrar las preferencias de los taurepang o arekuna a casarse con los miembros de la misma aldea o nación. Mis informantes me señalaban el rechazo que sus hijas contrajeran matrimonio con grupos humanos criollos o de otras naciones indígenas, puesto que temían perderlas y no dis-

poner de sus nietos para mejorar el trabajo y la producción de alimento en la aldea. Sin embargo, conocí en la aldea el Pilón que el Sr. Lorenzo, capitán de esta aldea, había dado consentimiento para que su hija, llamada Margarita, se casara con un brasileño quien trabajaba en las minas junto a ella. En la comunidad, su marido se ocupaba de preparar la comida, contar las gallinas en la noche, dar de comer a aves que mantenía en cautiverio (dos turpiales machos pequeños), mientras Margarita se ocupaba de atender a su hijo de un año de edad.

Por lo general, las madres adultas taurepang y arekuna que conocí poseían todos los dones que pueda dar la naturaleza para ejercer su rol en la familia: paciencia, severidad, amor, dulzura, equilibrio, compasión y nobleza. El cuidado de los niños más pequeños recae, en ausencia de su madre, en las hermanas mayores. Esto lo vimos en la aldea de Apoipó donde *Neya*, taurepang de diecisiete años de edad, se encargaba de sus hermanitos más pequeños cuando sus padres debían viajar a Santa Elena de Uairén a procurar algún tipo de alimento o medicina. La falta de paciencia se reflejaba en los incessantes gritos, manotazos y regaños que soportaban los pequeños cuando no cumplían sus órdenes. No obstante, ella se encargaba de alimentarlos.

Una de las observaciones más gratas fue descubrir la existencia de juegos entre los niños. Uno de ellos, *el juego del gavilán (kónkoté)*, se remonta a la época de las exploraciones de Koch-Grünberg (1924). Describiré el juego tal como lo he visto:

Todos los niños hacen una hilera. Los mayores se colocan adelante, mientras lo más pequeños se sitúan atrás de la hilera. Un niño hace el papel del gavilán. El último niño de la hilera se coloca en un punto lejano y luego va al ataque del gavilán diciendo: «*Kónkoté, Kónkoté, Kónkoté*». En otro juego, uno de los niños hace el papel de *Kanaima* mientras otro de *Ekatón*. Todos los niños se colocan en una fila frente a *Kanaima* y *Ekatón* que se ubican juntos, unos al lado del otro. Un voluntario recibe el color, el cual no debe ser visto por *Kanaima* y *Ekatón*. Dice *Ekatón*, «buenos días», responde el voluntario «buenos días ¿qué se le ofrece?» «Ando en busca de un color», dice

Ekatón. «Cuál color», pregunta el voluntario. Tiene tres oportunidades para responder. «Azul» dice *Ekatón*. Si hay alguien con ese color en la fila de participantes, se lo lleva con él al cielo. Luego le toca a *Kanaima* preguntar y se repite el mismo procedimiento.

Los adolescentes eran tímidos y nerviosos. Tuve la oportunidad de entrevistar a varios adolescentes de ambos sexos de las comunidades de Apoipó y Paraman. Durante mis conversaciones con ellos, pude notar su dificultad para responder a ciertas preguntas básicas sobre su entorno y cultura que luego descubrí que conocían perfectamente la respuesta: les temblaban las manos, estaban muy inquietos y tenían dificultad para respirar.

Las comunidades taurepang y arekuna se ayudaban entre sí. Compartían sus recursos económicos derivados de la caza, pesca, siembra y recolección, sea en calidad de compraventa, trueque u obsequio. Lo observamos entre las comunidades de Campo Grande y Eremak; Apoipó y El Pilón; Wonkén y Apoipó.

El 12 de marzo de 1987 llegué al río Cuyuni, y visité las poblaciones Arekuna ubicadas en el Dorado y el kilómetro 88 y sus alrededores. Estos son lugares donde la atención es mejor que la comida y nadie confía en nadie y como en el *Viejo Oeste*, todos andaban armados, exhibiendo sus revólveres como parte de su hombría. La economía está basada en la compra y venta de oro que llega día a día y hora tras hora desde mineros formales e informales. La participación de los arekuna en las actividades de la extracción y venta de oro en esta región es notable, la cual forma parte de su modo de subsistencia. El tema de conversación principal con todo visitante que llegaba a estas localidades era la construcción de la carretera, para facilitar así la penetración y explotación de la Gran Sabana, desde la Escalera pasando por Luepa, hasta Santa Elena. Es lamentable para el habitante de estas tierras que en su pasado reconociera el valor y la belleza de las regiones naturales, específicamente de esta zona, verlo cómo se transformó gradualmente por la mano devastadora del hombre moderno. En la actualidad, esta zona forma parte del Área 4 del Plan de Explotación Nacional de Minería conocido como

Arco Minero y compromete tanto la biodiversidad como la estabilidad social y salud de los habitantes indígenas de esta región. La esclavitud, maltrato infantil, prostitución obligada, narcotráfico se hacen sentir como algunas de las más comunes violaciones a la integridad del ser humano en esta región de la Guayana (Huber, 1995e; Kingsbury, 2001; Huber y Foster, 2003; Lasso *et al.*, 2009; Farina *et al.*, 2009; Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020).

Entre algunos habitantes arekuna del norte, así como también en algunas aldeas del sur ubicadas desde Santa Elena hasta Ikabarú, vinculados con la industria de la minería, el consumo de cerveza goza de una gran demanda. Los brasileños y criollos que están vinculados a estas aldeas consumen adicionalmente otras bebidas con mayor contenido de alcohol como ron, sin embargo menosprecian el *kashiri*, el cual paradójicamente fue negado por los misioneros a los taurepang y arekuna.

La convivencia con los brasileños en las minas y en el comercio trajo consigo la adopción del portugués como lengua y de las costumbres de esta gente, representando un agente de aculturización adicional al criollo y al misionero. En muchos territorios, el trabajo en las minas complementa en gran parte las necesidades económicas del taurepang y arekuna. Mientras que en otros territorios reconocimos taurepang y arekuna que abandonaron por completo la siembra, la caza y la pesca por la búsqueda de oro y diamante en las minas. También observé entre algunos taurepang y arekuna que una buena parte del dinero, obtenido con la venta del oro y diamantes, lo gastaban en alcohol. En la actualidad, esta situación ha empeorado significativamente (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020).

Los taurepang y arekuna que convivían y trabajaban en las minas con los criollos y brasileños mostraron cuadros de alteración de la salud muy particulares. Observé repetidos casos de diarrea, pérdida de la vista, baja de tensión arterial, desarreglos digestivos, vómitos, mareos y debilidad en miembros de estas etnias que laboraban en las minas de La Hoyada, Ikabarú, el Pilón, Santa Elena y otras, lo cual ha

sido descrito por otros observadores (Red ARA, 2013; CERLAS, 2020). De acuerdo a mi experiencia y estudios sobre los efectos del mercurio (Marcano y Troconis, 2001), encontramos que estos síntomas son característicos de personas que han estado sometidas a vapores de mercurio que se generan al calentar la amalgama en los respectivos crisoles para recuperar el oro. El mercurio volatilizado es absorbido por el cabello, piel y pulmones y de allí pasa a la red de vasos sanguíneos y al sistema nervioso, donde se une con los lípidos de los axones generando trastornos de conducta (*síndrome del sombrero loco*) y motores. Adicionalmente, se suma a esta condición la ingesta de pescado contaminado por el mercurio dispersado en los ríos donde se realizan las actividades de minería (Farina *et al.*, 2009; Trujillo *et al.*, 2010).

En mis reflexiones acerca de la autonomía de las naciones Taurepang y Arekuna, siempre tuve el conflicto de entender la contradicción que el Estado venezolano mostró durante sus distintos gobiernos sobre el reconocimiento de independencia de estos pueblos. Si eran *naciones* indígenas, con rasgos, elementos, complejos e instituciones, costumbres y tradiciones, lenguajes y rasgos físicos propios, ¿por qué *otra nación* como la nuestra debía integrarlos al censo nacional y obligarlos a llamarse venezolanos? Muy probablemente por los acuerdos e intereses que han existido entre los gobiernos de turno y las misiones religiosas, y además por el control sobre una región con un inmenso potencial de riquezas que aseguraba el falso *bienestar* de la nación (ver capítulo 12). A partir de la expedición de Elías Toro en 1915, se comprendió perfectamente que era necesario sacrificar la autonomía y bienestar de las etnias indígenas para conservar la soberanía sobre la Guayana venezolana. ¿Acaso esto no es un acto de etnocidio promovido por el propio Estado venezolano en base a la arbitraria legalidad? (Jaulin 1970; Reichel-Dolmatoff, 1976; Jaulin, 1976; Coppens, 1981; Angosto, 2006; Ávila y Guereña, 2020). El propio Cesáreo de Armellada (1988), quien representó un factor de aculturización y transformación de los taurepang y arekuna al constituir un misionero capuchino, decía: «Afirmar que los indios pemones son venezolanos

	Guturales	Dentales	Labiales	Palatales	Sibilantes
Sordas	<i>Ka</i>	<i>Da</i>	<i>Pa</i>	<i>Cha</i>	<i>Sa</i>
Sonantes	—	<i>Ta</i>	<i>Ba</i>	<i>Ya</i>	<i>Sha</i>
Nasales	—	<i>Na</i>	<i>Ma</i>	—	—

puede parecer una perogrullada». «Nunca se oían —entre ellos— las palabras Venezuela y venezolanos».

11. ETNOBIOLOGÍA Y LENGUAJE

Mis informantes, por lo general, fueron del sexo masculino. Aunque tuve la oportunidad de entrevistar a algunas mujeres y otras de bastante edad. Mi acercamiento hacia ellos fue gradual y paciente, dado que tuve que familiarizarme en sus comunidades durante muchas semanas de visitas continuas, aprendiendo su dialecto y ampliando el conocimiento de vocabularios a partir de entrevistas, hasta que logré adquirir su confianza. Por ejemplo, un rasgo notable de las mujeres taurepang fue evitar a toda costa que grabara sus voces o tomara fotos de ellas. Les intimidaba la presencia de la cámara. Cuando se reían, lo hacían con inmensas ganas. Cuando no sabían algo que se les preguntaba, se apenaban y se ponían muy nerviosos. Mi experiencia, obtenida de la interacción con grupos indígenas de la Guayana (e.g. arekuna, taurepang, *so'to*, sanema-yanomamo) cuando estos presentaban verdaderas barreras socio-culturales para *compartir* de manera *recíproca* costumbres y actitudes culturales diferentes entre ambos, me lleva a cuestionar la utilidad de métodos que muchos antropólogos proponen como eficaces para abordar el estudio de problemas y aspectos sobre la cultura de estas etnias basados en estas interrelaciones (Latour, 1994; Kirsch, 2006; Cayón, 2017).

Me he dado cuenta de que un rasgo peculiar del habla taurepang y arekuna es la rapidez con la que pronuncian las palabras. Durante mis entrevistas etnolingüísticas pude reconocer, con certeza, diferencias dialectales entre el taurepang y el arekuna, las cuales en oportunidades comentaban que impedían la comunicación entre ellos mismos cuando ambos pertenecían a

distintas etnias. Por ejemplo, en el empleo de algunos términos de parentesco, encontramos para *suegro* la expresión *akoi punu* en arekuna y *umuy* en taurepang. De igual manera, para *suegra* tenemos la expresión *yawo po* en arekuna y *guane* en taurepang. Sin embargo, para referir plantas como el bejuco cadena, emplean voces de muy ligera variación fonética: *guada mori engupa* en taurepang y *mada mori engupe* en arekuna. Finalmente, encontramos la misma voz entre ambos dialectos para designar *cabeza* (*upay*).

Cuando se analiza la voz *tuuaripeerai*, ser pobre, encontramos que no existe una palabra antónima, equivalente a ser rico en taurepang, a pesar de las oposiciones binarias en los conceptos y definiciones reflejados en el lenguaje (*sakenê*).

En cuanto a la fonética, se observa una tendencia a la acentuación de las palabras en la última sílaba (agudas, e.g. *nunqué*, *apaná*). También tenemos palabras con doble acentuación, en la última y en la penúltima (e.g. *tepurópó*, *surará*) o en la primera y en las dos últimas sílabas (e.g. *yébotólí*). El uso de consonantes guturales (e.g. *kamikastó*), labiales (e.g. *kambiúpiú*) y dentales (e.g. *itérutú*) es bastante frecuente, sean sordas, sonantes o nasales. Le siguen en frecuencia, sonidos palatales, sordos (e.g. *chirokovichí*) y sonantes (e.g. *yenu*). También encontramos el uso de sibilantes sordas (e.g. *arakabusá*, *sauraray*) y raras veces, aspiradas (e.g. *paipaisho*)

Entre las vocales la *a* y la *u* son las que presentan la mayor frecuencia para iniciar palabras. Las vocales largas (e.g. *apoonok*, *wuumá*, *peeyai*) y diptongos (e.g. *patáétutúki*, *eupadaré*, *yui*) son de uso regular. La *w* puede ser asumida como una semivocal labial, equivalente a la *vu*, de tal manera *wa* = *vua*, *we* = *vue*, y así sucesivamente.

El pobre desarrollo de categorías correspondientes a especies vegetales comestibles — lo cual es apreciado en las pocas voces en el lenguaje para designar dichas especies—, hace su-

poner la ausencia de una clasificación del recurso vegetal como fuente de alimentos, contrariamente como es apreciada en el caso de la fauna comestible. Este hecho podría encontrar una explicación en las características fitoquímicas de las especies vegetales silvestres, las cuales al desarrollarse en suelos oligotróficos carentes de nutrientes y altamente tóxicos (Medina *et al.*, 1990; Dezzeo y Folster, 1994; Fölster y Hernández, 1994), no ofrecen frutos diversos, de abundancia, palatables y de alto valor nutricional. Esto podría ser contradictorio al hecho discutido antes en este capítulo, sobre el carácter mayormente vegetariano de su dieta. No obstante, pienso que lo anterior es más bien un argumento sobre la baja diversidad del recurso vegetal para integrar su dieta de hecho algo deficiente.

1) Aspectos gramaticales y vocabulario arekuna

Conjugaciones de verbos:

Ounun senátéh: yo voy a cazar
Ounun senautéh: tú vas a cazar
Ounun senaiteipáh: él va a cazar
Ounun senatótepáh: ellos van a cazar
Ounun senatótepáh: nosotros vamos a cazar
Turetá sanitainá: yo voy a quemar el monte
Chimé turetá apóretá: ¡ve tú a quemar el monte!
Atokáimayukapúi: ¿amaneciste bien?

Partes del cuerpo:

Arichí: pantorrilla
Apuedá: talón
Ástá: dedos
Adénatá: muslo
Adeeban: barriga
Chipó: pelo
Puyí: vagina
Umié puah: cuello
Umotade puah: espalda superior
Umpacuntá: espalda inferior
Untá: boca
Upaná: oreja
Úpay: cabeza
Upaichipó: cabello de la cabeza
Yemú: pene

Yenú: ojo
Yeuná: nariz

Términos de parentesco:

Abo: tío
Akoi punu: suegro
Yebotóli: padre
Pamúh: hermano(a) de abuelo
Puári: nietos
Puétoy: amigo
Puétoy tenengadakó: amigo mío
Umú: hijo
Ukuiipunú: tío
Uno: abuela
Úpá: nieto(a)
Uparushí: hermana menor
Usau: madre
Upeetoy: hermano
Utamú: abuelo
Ware: tía
Wuánú: tía
Yakon: hermana
Yawo pó: suegra
Yenarú: hermana mayor

Sustantivos:

Awashikárú: caña de azúcar blanca
Kaibanó: venus (estrella que sale en la madrugada)
Karakará: hongo blanco (poliporal)
Mada Mori Engupe: bejuco cadena
Paneurái: champú en base a lirio

2) Aspectos gramaticales y vocabulario taurepang

Conjugaciones de verbos:

Yuré: yo soy
Amoré: tú eres
Mureré: él es
Iná: nosotros somos
Mu namoré: ellos son
Kó wandai: yo estoy vivo
Kó wamú: tú estás vivo
Kó wamí: él está vivo
Kó winokón: nosotros estamos vivos
Tokó wamú: ellos están vivos
Senékamá: yo trabajo
Aye senékamá: tú trabajas
Ye senékamá: él trabaja

Yo senékamá: nosotros trabajamos
Miyamoné senékamá: ellos trabajan
Auchin peeyai: yo estoy feliz
Wakupekowandai: tú estás feliz
Auchinpíndú: él está feliz
Dúhra: yo tejo
Epó amore shí: tú tejes
Moresbí monepó: ella teje
Wuenunpaishí: yo tengo sueño
Wuenunbiachí: tú tienes sueño
Wuenunbaí: él o ella tienen sueño
Airá: me voy, adiós
Airakón: buenas tardes
Ake: no
Awané peme dáih: ¡estás sucio niño!
Chirokopichí: ¡bebe tú!
Enépédáy: yo estoy enfermo
Ékuktomán: debo bañarme
Eteray: yo me voy
Inak: sí o bien
Iputepeellai: yo quiero
Kenapansakman: estoy cansado
Korikeparaeray: no tengo frío
Mereponyónató: enterrar la placenta
Nuré: despierto
Petoimó ekarí tódamán: tengo que alimentar a mi familia
Tuuaripeeyai: ser pobre
Umukutón iputodanán: debo bañar a mis hijos
Uno nun suná étadai: Yo voy a cazar
Wakípené: buenos días
Wakípekurmán: ¡gracias a ti!
Wakípededá: ¿cómo estás tú?
Wakíperedáy: yo estoy bien
Wenúna: dormir
Yareman: expresión de saludar
Yekunasa: enamoramiento
Yuanpeellai: tengo hambre

Términos de parentesco:

Abo: tío
Amai: madre
Kobauy: abuela
Mamon: hermana
Papai: padre
Pibí: hermano
Petoy: amigo
Petoy non: amigos
Pamue: abuelo
Padan: nietos
Tamó: abuelo
Umu: hijo: suegro
Umuy wané: tía
Uno puy: esposa. *Upa:* nietos

Uwí upí: hermano mayor
Yakon: hermano
Yawopú: suegra
Yerunan: cuñada
Yese: cuñado
Yon paton: buen amigo

Partes del cuerpo:

Apaná: oreja u oído propio
Areuná: nariz
Atá: pie
Atabon: dedo del pie
Ayerán: abdomen
Ayetakú: saliva
Chipó: pelo
Manatú: pezón de mujer o tetilla de hombre
Puedépa: pecho
Uichí: pantorrilla
Umue: cuello
Unda: boca
Upai: cabeza
Upaichipó: cabello
Upaná: oreja u oído del otro
Unpakunda: espalda
Ye: diente
Itéwanápué: corazón
Yena: mano
Yena pupue: uña
Yemuku: brazo
Yemukuntó: ambos brazos
Yenata: pierna
Yenatá: pierna completa
Yetó: todos los dientes
Yaní: lengua
Yebanapo: corazón
Yenu: ojo

Sustantivos:

Akaik: guayare
Anek: calor
Apo: fuego
Apoonok: silla
Arakabusá: escopeta
Asaré: Fibra de pelos vegetales que se emplean para envolver las flechas de las cerbatanas en su parte trasera
Asenatúng: espíritu del aire
Endanandok: comida para uno solo
Esebak: cuerda
Émá: camino
Epó: huesos
Ipotá: cueva
Ípuní: inteligente

Itérutú: carambola de venado
Kanaima: persona mala, que mata, asesina
Katurúk: nube
Kak: cielo
Kami: hamaca
Kamikastó: urdimbre para elaborar hamaca
Kanáu: canoa
Kurá: cerbatana
Katú: dios único
Kanáuparé: remo de canoa
Konok: lluvia
Kapuy: luna
Komiké: frío
Kónkoté: palabra que se repite en el juego del gavilán
Kunwuá: flecha de cerbatana
Kupuá: lago
Kuray: hombre
Manatá: puerta
Meré: niño o niña
Meretón: niños
Merú: salto de agua
Moyé: carcaj de flechas
Muné: puente
N"danandok: comida
Nón: piso, suelo, tierra
Ósohkó: arena
Panká: cernidor para limpiar la harina de yuca
Parai: zapato
Patáétutúki: terremoto
Pendó: ropa
Pentó: nasa para capturar peces
Peropán: cueva exógena, abrigo rocoso
Pón: placenta
Rató: espíritu del agua
Sakoropichí: odio
Tapuy: casa
Taráuk: cuarzo o cristal de roca
Tegatón: sombra
Tembuk: donde termina el tallo
Tasetún: viento, aire
Teok: piedra
Tépó: hueso
Tepurópó: cadáver, osamentas, esqueleto humano
Tok: piedra
Tuná: río, agua
Turetá: montaña
Uihrik: mujer
Wei: sol
Weinái: día
Waikárapó: cesta grande con o sin tapa
Wené: faja de algodón para cargar lactantes recién nacidos
Wuarupú: noche

Yapuédimó: manantial, riachuelo
Yaton: enemigo
Yói: madera
Yui: urdimbre; paleta de madera para mover la farina en el caldero

Sustantivos para recursos vegetales:

Aurosá: comida de sabor picante, preparada a partir de una planta del mismo nombre
Daré: hoja de yuca
Epuedek: tallo
Erúpa: banana
Eúpáh: fruto de una planta
Eupadaré: hoja de cambur
Itarikú: flor de una planta o árbol
Itenapuda: semilla
Kaibarakun: caña de azúcar
Kaibarakun yekú: azúcar
Karará: hongo blanco (poliporal)
Katá: sopa de yuca, sin terminar
Kumáchí: sopa de yuca bastante espesa
Kampái: nombre general para especies de helechos de las familias Pteridaceae y Cyathea-ceae
Kikumasá: harina de yuca
Kuayk: palma de moriche (*Mauritia flexuosa*)
Maripadá: palmera alta de hojas largas
Nakurupúdaré: hoja de ocumo
Patádarikú: flor
Parebarái: lirio
Pipuéh: corteza de planta
Pishau: harina de yuca, con agua y azúcar
Sauraray: árbol de fruto rojo comestible
Surará: pasote; planta utilizada para combatir la diarrea
Tararé narentó damuí: planta para contrarrestar el efecto de un *tareng*
Wada mori engupa: bejuco cadena
Yei: árbol
Yeyarikó: orquídea muy pequeña de flor amarilla
Yuíraka: raíz de una planta
Yoy: madera
Yúipaná: hongo marrón (poliporal)

3) Clasificación taxonómica de la fauna

Como señalamos anteriormente, el taurepang y el arekuna poseen una estructura compleja de pensamiento, lo cual se evidencia en la existencia de categorías correspondientes a una clasificación taxonómica de la fauna comestible

de su ambiente. Las categorías no solo incluyen ítems tales como peces, pájaros, insectos, serpientes u otras, sino también subdivisiones basadas en el reconocimiento de las distintas especies que corresponden a esos ítems descritos. Por otra parte, existen otros criterios de clasificación basados en la longitud o tamaño, locomoción, sonidos, colores y forma. Esta visión y pensamiento son de carácter dinámico (*tamawari*) y no constituyen, para nada, rasgos exclusivos de estas etnias, sino que son comunes y característicos del hombre en su estado natural de existencia en cualquier parte del planeta, e.g. yanomamis (Taylor, 1974). Al respecto, señalaba Lévi-Strauss (1972):

Las sociedades a las que llamamos primitivas no conciben que pueda existir un abismo entre los diversos niveles de clasificación; se los representan como las etapas o los momentos de una transición continua.

Clasificación por jerarquías superiores:

Akaré: caimán (*Alligator americanus*)
Akurí: acure de monte
Arái: arañas
Arautá: mono araguato (*Alouatta sp.*)
Arímaraká: perro
Koaré: caballo
Maikurí: danta o tapir
Maripá: alacrán negro
Marité: murciélago
Miska: hormiga
Moró: pez
Okoy: culebra
Torón: pájaro, ave
Wadámurí: morrocoy
Wakáu: mariposa
Wairá: danta o tapir
Weréiweré: mosca

Especies de aves:

Karumaiwá: guacharaca guayanesa (*Ortalis motmot*)
Kasáu: arrendajo rabadilla encarnada (*Cacicus haemerhous*)
Kiríwáy: cotorra cabeciazul (*Pionus mens-truus*)
Paipaisho: pájaro minero (*Lipaugus vociferans*)
Téosoy: especie de paraulata (*Myadestes sp.*)

Tukúí: colibrí
Wadaurá: turpial de agua o de moriche
Wuumá: diostedé (*Ramphastos vitellinus*)

Especies de culebras:

Arámari: culebra tragavenado (*Boa constrictor*)
Aurá: mapanare (*Bothrops sp.*)
Ekéi yewapué: culebra bejuca
Sakáasa: serpiente cascabel (*Crotalus sp.*)
Wadabí: serpiente coral (*Micrurus sp.*)
Wúí: anaconda

Especies de insectos:

Menasakabá: langosta gregaria
Mikadámóh: hormiga
Nunké: simúlido pequeñísimo que molesta y pica
Pirrimó: libélula
Turék: díptero de ojos verdes, grandes, que emite un fuerte sonido vibratorio con las alas.
Wakáu: mariposa
Wuán: abeja
Wueréiweré: mosca
Wuéruwué: mosca doméstica

Longitud del pico de las aves:

Kiápó: tucán de pico largo, piapoco (*Ramphastos curieri*)
Kirumá: tucán de pico corto, más pequeño

Por las características del canto:

Parántaray: pájaro campanero (*tan, tan, tán*) (*Procnias alba*)
Patay: variedad de pájaro campanero (*tan, tan, tan, tán*)

Por la velocidad del desplazamiento:

Kusarí: venado caramerudo que menos corre
Waiki: venado caramerudo que corre más rápido

Por el tamaño:

Moró: pez
Moró tanó: pez grande
Maripá: murciélago pequeño
Poterepué: murciélago grande, el más grande

Por el color de la luminiscencia:

Kambiúpiú: luciérnaga que alumbra de color rojo

Mateu: luciérnaga que alumbra de color blanco

12. VÍNCULOS COSMOLÓGICOS DE LOS SISTEMAS DE NUMERACIÓN Y CUANTIFICADORES

Durante mis exploraciones por la Gran Sabana tuve el privilegio de conocer al taurepang Emilio Vásquez, de aproximadamente sesenta años de edad, perteneciente a la aldea de Eremak. Sus padres y abuelos también vivieron en dicha aldea, lo cual hace suponer que dicha aldea pudiera tener una antigüedad superior a ciento ochenta años. Emilio me comentó que conocía desde niño un sistema de numeración de veinte cifras, el cual le fue enseñado por sus padres y que según él, «había sido el de siempre de los taurepang de esa aldea». Según Emilio, sus abuelos «si sabían contar hasta más».

Al investigar la forma como ellos *expresan* este sistema de conteo, pude descubrir el inicio de la cuenta con el pulgar de la mano izquierda, agotada la cuenta en esta se continúa con el meñique de la mano derecha, luego sigue con el meñique del pie izquierdo, hasta terminar en el meñique del pie derecho. Es realmente sorprendente el hecho de su existencia natural entre los taurepang, debido a que la literatura etnológica del siglo pasado nos revela el conocimiento de un sistema de numeración que posee valores fundamentales del 1 al 3 y extremos, muy pocas veces usados, 4 y 5 utilizando los dedos de las manos y de los pies (Armellada, 1958; Barceló, 1982). Refieren estos autores que con mayor frecuencia, para expresar otros números o cantidades, no se utilizan los números, y las palabras *usadas* son de tipo *cuantificadoras*, tales como muchos, pocos, pocos no, muchos no.

En esta sección se reporta el conjunto de términos taurepang empleados en la lengua para designar la veintena, junto a su significado y se discuten algunos aspectos relacionados al

mecanismo de las operaciones psicológicas que pudieran estar en la base de dicho sistema de numeración.

- 1 = TEUKIN o TOIKÍN: Complemento del dos, el compañero.
- 2 = SAKENÉ o SAK-NÉ: Lo que forma par, el par o la pareja.
- 3 = SEURAWANÉ o ESE URAUENÉ =Lo que excede del par.
- 4 = SAKERERÉ o SAK-RE-RÉ: Dos pares.
- 5 = MIA-TOI-KÍN: La mano como compañero y el complemento del dos.
- 6 = MIA-TEU-KÍN: La mano como compañero y el complemento de dos.
- 7 = MIA-SAKENÉ: La mano como compañero y un par.
- 8 = MIA-SEURAWANÉ: La mano como compañero y lo que excede al par.
- 9 = MIA-SAKERERÉ: La mano como compañero y dos pares.
- 10 = MIA-SAK-NÉ-MARÉ: Un par de manos compañeras.
- 11 = MIA-UTA o ATA)-TEUKÍN: Manos y el complemento del dos en el pie.
- 12 = MIA-UTA-SAKENÉ: Manos y un par en el pie.
- 13 = MIA-UTA-SEURAWANÉ: Manos y lo que excede al par en el pie.
- 14 = MIA-UTA-SAKERERÉ: Manos y dos pares en el pie.
- 15 = MIA-UTA-TOIKÍN: Manos y el pie como compañero.
- 16 = MIA-UTA-TOIKÍN-PONÁ-UTA-YÚN: Manos, el pie como compañero, y el complemento de dos.
- 17 = MIA-UTA-PONÁ-SAKENÉ: Manos, el pie como compañero y un par.
- 18 = MIA-UTA-PONÁ-SEURAWANÉ: Manos, el pie como compañero y lo que excede del par.
- 19 = MIA-UTA-PONÁ-SAKERERÉ: Manos, el pie como compañero y dos pares.
- 20 = PUTÁ-TAMANAWARÍ o TAMAWARI: El mundo o lugar del espíritu que se mueve (=hombre).

Podría parecer extraño que en este sistema de numeración los números no comiencen por el *uno*. Sin embargo, según Rosenblat (1964), el sistema de numeración de los taparita parece haber tenido también elementos de sistema par: *denvaro* «dos», *deñivaro* «cuatro, ocho». Entre los yanomami el concepto de número se

halla limitado al par o dos. Así, encontramos en el lenguaje las expresiones: *horohobi*, 'dos, o un par' (Lizot, 1975).

Mi informante me señaló que en el conteo 2 precede al 1, puesto que el par al fragmentarse se descompone en 1 y 1. El número 1, TEUKIN o TOIKIN o complemento del dos, tiene para ellos un significado de pertenencia y dependencia. El número 2, representando el *par*, la *pareja* (SAK), refleja la concepción taurepang de no existir un elemento aislado sin su *doble* o *acompañante*. De esta manera, el hombre *Curay* lleva su doble, la mujer *Uihrik*: el cuerpo mortal *Esak* tiene su doble, el alma eterna o sombra *Ekatón*; el sol *Wei* tiene como doble la luna *Kapuy*; lo largo *Nasán* tiene doble lo corto *Pue*; el cielo *Akono* tiene como doble la tierra *Noukirán*, etc. (Koch-Grünberg, 1924b; Barceló, 1982).

La existencia de los elementos u objetos de cualquier orden (e.g. animales, plantas, personas) depende de otro elemento que, sin poseer necesariamente cualidades antagónicas, se acopla con su asociado para formar una unidad, el par SAKENÉ o SAK-NÉ. Este tipo de pensamiento puede reflejar la necesidad física o psicológica en el taurepang de acompañamiento y una visión de dualidad de la naturaleza y el hombre pero no de *dualismo*, en los términos del Lucien Levy-Brühl (1974). El origen de dicha necesidad debe encontrarse, probablemente, en la creencia sobre el *Ekatón*, o sea, el alma-sombra, doble, alter ego o espíritu compañero, la cual es muy común en el indio caribano. El profesor Civríeux (1980) al respecto escribió:

La mentalidad caribana tiene un concepto del alma diferente del concepto cristiano. El alma, para el indígena, no es puramente espiritual, sino un doble invisible o una sombra corpórea que sirve de compañero al cuerpo físico durante la vida del hombre. El doble es un espíritu-guardián material, constituye una especie de cuerpo sutil, cargado de la energía vital del individuo, y posee una vida propia y eterna, como la de todos los espíritus de la naturaleza.

Esto explica por qué el taurepang ha creído que todo vahído, desmayo, enfermedad o pérdida de la conciencia en general, representa un escape de *Ekatón* (Koch-Grünberg, 1924b; Bar-

celó, 1982). De esta manera, los elementos cosmológicos del pensamiento taurepang pudieron llegar a influir sobre su organización numérica o cuantificadora y afectar principalmente la tipología sobre la que se forma la noción de número (Piaget y Szeminska, 1941).

La *noción de número* entre los taurepang, parece no hallarse definida de igual modo como lo establece Piaget y Szeminska (1941) para el hombre de nuestra sociedad moderna. En ellos existió, o probablemente puede continuar existiendo, un concepto del número menos magnificado y desarrollado. La extensión de la sucesión numérica está limitada, probablemente, por una dependencia del punto de vista *cualitativo*, el cual, dice Piaget, «es preciso superar» para avanzar hacia un período mental operatorio. Al respecto, uno de los padres de la antropología, el inglés Edward Burnett Tylor (1977) acertadamente llegó a observar:

A medida que descendemos en la escala de la cultura, encontramos que incluso donde el lenguaje corriente tiene términos para los cientos y para los millares, hay cada vez menos posibilidades de formar una clara noción de los grandes números, el que cuenta se atiene cada vez más a sus dedos, y aumenta entre los más inteligentes esa definición numérica que nosotros advertimos entre los niños, si no había mil hombres en la calle, había, seguramente ciento, y, en todo caso, había veinte.

El taurepang, a diferencia de otros grupos indígenas, llegó a alcanzar en un momento de su evolución e historia conciencia sobre la conservación de los conjuntos, la conservación de las equivalencias y la capacidad de construir los números desde un punto de vista operatorio (noción de relación entre las partes y el todo y capacidad de seriación de tamaños) (Armellada, 1958; Barceló, 1982). Estas condiciones le permitieron alcanzar la noción del número, pero una noción muy vaga y finita en su caso, tal como lo demuestra su sistema de numeración.

En el desarrollo de la estructura psicológica del individuo, el estado de *noción de número* le sigue a aquel donde no hay número, sino solo figuras prenuméricas y figuras perceptivas que no son sino anunciadoras del número. Son estas figuras las que le permiten establecer ciertas

distinciones entre los conjuntos de objetos y efectuar manipulaciones prácticas, pero no operatorias. Este nivel *prelógico o preoperatorio* al cual corresponde el período prenumérico en la génesis del número en el niño, según Piaget, pareció estar presente en la estructura mental de los ancestros de los taurepang, como también de aquellos grupos humanos con sistemas de numeración similares. Entre los tapirapé, según H. Baldus (cit. Girard, 1976), el conteo se hacía así: 1 = *um*, 2 = *mukui* o *mokui*, 3 = *e mapyt* o *mapuyd*, 4 = *e cha-irú*. Estos son los números primarios. El numeral 5 = *vuaitápe* significa muchos, todos, entero. Entre los yanomami, las expresiones cuantificadoras (aumentativos o diminutivos) usuales, ante un sistema de numeración inexistente (Lizot, 1975), son: *bruka* muchos, numerosos y *borukutawé*, un poco, algunos, una pequeña cantidad de. Rosenblat (1964) indicaba que las formas otomaco *amomia* para diez, veinte, *amotomapa* para ciento y la expresión taparita *amumeanvaro*, son sin duda *aumentativos sin un valor numérico preciso*.

El empleo regular de cuantificadores (figuras prenuméricas) en el lenguaje, tales como muchos, pocos, pocos no, muchos no, (Barceló, 1982) indica una dominante ausencia en la mentalidad taurepang de la *noción del número*, es decir, advierten de la presencia en él, como adulto, del período preoperatorio, el cual corresponde a una fase infantil en la génesis del número en el individuo. «La imagen no conduce a la operación, ella es, por el contrario, un obstáculo al pensamiento operatorio» (Piaget, 1952).

De igual manera, la dependencia del uso de los dedos de las manos y pies para la función de desarrollo secuencial del conteo, debe significar una necesidad de la *representación intuitiva*, o sea, de la *imagen* por el taurepang. El sistema de los dedos representa, por tanto, un obstáculo en la aparición del pensamiento operatorio al no permitir el desarrollo de la abstracción y las necesarias transformaciones aportadas a la *imagen* señalada por Piaget. Una observación similar tuvo el etnógrafo venezolano Julio César Salas (1908) muchos años antes, al decir:

Tal sistema de numeración primitivo en demasía, aunque natural, impide la progresión sistemática en la numeración verbal, cuya pro-

gresión no puede ir más allá de los dedos de las manos y de los pies de un individuo, sin que resulte una confusa e impronunciable algarabía.

Este sistema de conteo está ampliamente extendido a lo largo del mundo entre culturas de carácter muy simple tecnológicamente y, además, también se halla, no solo entre hombres sin instrucción de nuestra sociedad y niños, sino en personas más cultas, como *una preparación y un medio de alcanzar métodos aritméticos superiores* (Tylor, 1977). En especial referencia a los grupos humanos del norte de Sudamérica, el padre Gumilla (1741) nos dice:

Nadie entre nosotros, excepto incidentalmente, dirá, por ejemplo, «uno», «dos», etc. a la vez que dará el número con sus dedos tocándolos con la otra mano. Exactamente lo contrario ocurre en los indios. Ellos dicen, por ejemplo, «dame un par de tijeras», e inmediatamente levantan un dedo; «dame dos», y entonces levantan dos, y así sucesivamente. Nunca dicen «cinco» sin mostrar una mano, nunca dicen «diez» sin extender las dos manos, nunca dicen «veinte» sin sumar los dedos de las manos, colocándolos en oposición a los dedos de los pies. Además, el modo de mostrar los números con los dedos difiere de un pueblo a otro. Para no ser prolijo, doy como ejemplo al número «tres». Los Otomaco, para decir «tres», unen el pulgar y los dedos índice y corazón, manteniendo doblados los otros. Los Tamanacos muestran el meñique, el anular y el corazón y cierran los otros dos. Por último, los Maipure levantan el índice, el corazón y el anular, manteniendo los otros dos escondidos.

De igual manera, los tupinamba de la costa de Brasil no sabían contar directamente sino hasta cinco. Cuando debían referirse a un número mayor, contaban con los dedos de las manos y pies (Fernández, 1948). Según Lalung (1948), los caribes insulares contaban hasta diez y el número veinte lo indicaban mostrando los dedos de las manos y de los pies. Al pasar de esa cantidad colocaban frijoles en una calabaza o hacían nudos a un cordelito.

Es de interés señalar que, entre algunos pueblos indígenas de América del Sur, un *hombre* era computado por los dedos de las manos y pies hasta veinte. La veintena, por tanto, signifi-

caba su *personalidad, su representación total* como hombre o ser. El padre Gilij observó, en relación a los tamanacos del Orinoco, que el número 20 (*tevin itoto*), significaba indio. De igual modo, los tupinamba significaron indio completo, pies y manos (*alumi gallina*), con el número 20 (Girard, 1976). Los indios americanos del norte de México también significaban con el número 20 hombre completo (Hodge, 1907). Más recientemente, Civrieux (2015) comenta que para el habitante *so'to* del río *Kúnu* (*Kúnu-hana*), el hombre es definido a partir del número 20, como concepto existencial que representa la totalidad. En el sistema taurepang, la cifra 20 *Pota Tamanwarí* expresa la condición del hombre no como cuerpo mortal *Esak*, sino como espíritu en movimiento *Te-Mawarí*, más exactamente como el mundo o lugar del espíritu que se mueve. Esta concepción del hombre no es de ningún modo extraña al pensamiento taurepang, arekuna o kamaracoto. Gutiérrez (1977) al respecto ha escrito: «El Pemón es un alma *Ekatón* que vive dentro de su cuerpo, al que anima y vivifica repartido por todo él». Sin embargo, Koch-Grünberg (1924b) señala que los taurepang creen que «el hombre tiene cinco almas. Todas estas almas se asemejan a los hombres, pero no son corporales sino como sombras». Este concepto de las cinco almas es una elaboración más compleja de sus creencias animistas, fundamentadas en el *Ekatón*.

Al igual que otros sistemas de numeración indígenas, el sistema taurepang emplea los términos *dedo, manos dos manos, mano-dedo, pies*, para expresar los numerales. Los números del 6 al 9 están basados en 5 = mano. De este modo, 6 = 1 mano + 1 dedo, 7 = 1 mano + 2 dedos, 8 = 1 mano + 3 dedos, 9 = 1 mano + 4 dedos. Los números del 11 al 14 están formados añadiendo 1, 2, 3, 4 dedos a 15 = 2 manos + 1 pie. Evidentemente, el sistema taurepang es fundamentalmente quinario, como la mayor parte de los sistemas numéricos indígenas. Sin embargo, una notable diferencia es el concepto del par en la unidad = 1 dedo y del par en la quintena = mano. La idea psico-cultural taurepang del 2 en 1, o sea de lo binario en lo unitario, parece representar un rasgo especial distintivo de su mentalidad de origen caribano.

En conclusión, dada las características comunes a otros sistemas numéricos caribanos, es muy plausible que el sistema de numeración hallado entre los taurepang de la aldea Eremak se remonte a la época prehispánica o en su defecto haya sido desarrollado sin recibir influencia del hombre moderno o grupos evangelizadores. Este sistema, el cual es único y emplea fonemas que no se corresponden con aquellos referidos por Armellada (1943, 1958) —los cuales, probablemente, han sido artificializados y desprovistos de su significado mítico—, se habría mantenido preservado hasta el presente entre grupos que recibieron poco contacto con el hombre moderno y con los propios misioneros. De ser cierta esta hipótesis, el sistema de numeración descrito podría considerarse un sistema ancestral que perdió a lo largo del tiempo, probablemente durante el período posthispanico evangelizador, su propósito y significado filosófico, hasta convertirse en un sistema basado en valores reducidos, fundamentales del 1 al 3 y extremos, muy pocas veces usados, 4 y 5 (Barceló, 1982).

13. USO DE PODERES NATURALES Y CURACIÓN

Un informante de la comunidades de Apoi-pó, el taurepang Rafael, nos comentó que en las selvas próximas a Betania (comunidad adventista) habita el espíritu de *Kanaima*, que no es otro que el de cualquier hombre que busca hacer el mal, específicamente asesinar. Para la mayoría de los habitantes de estas comunidades, «*Kanaima* puede ser un hombre como tú o como yo que se dedique a hacer el mal». En la Betania, contaba Rafael:

Hace dos días un niño de dos años de nacido murió por cuenta de un *Canaima* que se vengó de tal manera del padre de la criatura. Estos *Kanaima* la mayoría de las veces son piaches malos y suelen aparecer en la selva disfrazados con piel de araguatos, tigres u otros animales. Por eso hay que cuidarse en la selva cuando uno anda solo.

Los taurepang y arekuna modernos dicen no creer en los efectos malos o buenos de la magia

del piache. Otro informante de la comunidad de Yuruaní, cerca del Roraima (Francisco), me decía:

Yo he crecido en la civilización y sé que cuando alguien le sale ronchas y llagas en la piel se debe a enfermedades que los médicos pueden controlar y curar. Hay quienes dicen que cuando uno está enfermo por una u otra causa, es un piache malo el que la ha causado. Del mismo modo, si uno llega a salvo a un lugar el cual ha destinado ir, el piache es el que lo ha querido así. Yo no creo en ello.

A pesar de lo anterior, pude percibir que aún persistía entre las comunidades no adventistas parte del legado cultural mágico-religioso. De este modo, los *Tareng* (ensalmes e invocaciones) seguían siendo consideradas palabras de fuerza. Podían causar la muerte de un individuo o su salvación, «para que el *Tareng* sirva, tenga resultados positivos (me decía mi informante) hay que cantar con fuerza (*mh, mh, mh*) se dice después de cada *Tareng*». Hay una planta llamada en lengua indígena *Apare Marentó Damui*, la cual sirve para contrarrestar los efectos nocivos del *Tareng*. Dice mi informante: «Se sancocha la planta entera y con el agua se baña la persona entera».

Existen *Tareng* para combatir la diarrea, para cuando un niño contrae el susto (Seijas, 1972), contra el catarro, para que la mujer no salga embarazada, para que el hombre no se aleje del hogar, como también para causar la muerte de una persona.

Cerca de las comunidades de Eremak y de Sabana Larga pude conocer una *cobuay* de aproximadamente noventa años de edad, con el cabello muy negro y una gran memoria, la cual me suministró algunos *Tareng*, los cuales no son mencionados por Koch-Grünberg (1924a), Armellada (1972) ni por Barceló (1982).

KUASÚN TARENG MURÚ

Tareng para combatir la diarrea (se repite 3 veces):

Manchí Guasúkató Daténbratóh
Meré Guasúkató Da-woítóh
Ití paná puépué woítóh
Kotá Páchí

Traducción literal:

A los niños para que se le corte la diarrea
Para que no les dé más diarrea
Para que se le endurezca el pupú al niño
Se hace rezo con la intervención del alma de
la raíz marga del bejuco (Kotá)

MERÉ TUNE SÁ TARENG MURÚ

Tareng para cuando un niño contrae el susto:

Manchí Reutanepiá woítóh
Tegatón Reutanepiá woítóh
Matu wuípiaté

Traducción literal:

Al niño yo le voy a traer
La sombra le voy yo a traer
Que sea como el pájaro brincón (Matu
wuípiaté) y no se asuste

ATÓN TARENG MURÚ

Tareng para combatir el catarro:

Atón kenépankapó woítóh
Parúrimodáro Atón Kené Pankapó
Atonaimá Parurí Móh Atón Kené Pankapó
woítóh
We Nun Papuó Woítóh Parurí Mdada Kené
Pankapó

Traducción literal:

Que calme la gripe
Aquel pájaro (Parurimó) ese mismo que la
cura que calme la gripe
Se está curando la gripe, el pájaro
(Parurimó) está calmando la gripe
La gripe está casi muerta pues ya está casi
calmado el niño

MERÉ DANWÁ KÓHTÓC

Tareng para no salir embarazada:

Meré San Wáikutú Da Pó Woítóh
Montaribadak Meretón Wakutú Dasekó
Moró Montariyá Meretón Akunamápiá
Meretón Teto Datón Pé Urá

Traducción literal:

*La mama del niño va cerrando el canal de
expulsión
La piña del monte (Montaribak) permita su
alma que no salgan más los niños
Se le van secando los hijos
Que más nunca los hijos puedan nacer*

URAI REUTANA TOK

*Tareng para que el hombre no se aleje del
hogar:*

*Moñerí Reutanapiá Woítóh
Yatarapasák Reutanapiá Woítóh
Yatarapasák Reutanapiásacekó*

Traducción literal:

*A ese joven que se quede tranquilo sentado
Esa cabeza que está descontrolada hay que
sentarla
A esa persona yo tengo que sentarlo*

Elena, una informante de cuarenta años de la comunidad taurepang de El Pilón, me contó el haber perdido un hijo a consecuencia de los efectos maléficos de un *Tareng*:

Una vez una mujer envidiosa tapó la boca y comenzó a recitar suavemente el *Tareng*. La fuerza mágica de las palabras impregnó la mano. Luego tomo el tetero con ella y paso la fuerza a él. Me enteré de lo que hizo después de haberle dado el tetero al niño. Ya era tarde. El niño comenzó a enflaquecerse cada vez más. Lo lleve a un médico a Santa Elena de Uairén y no le encontró nada. Al cabo de los 15 días murió.

Por otra parte, existe un conocimiento sobre farmacopea basado en el reconocimiento de propiedades mágico-curativas de ciertas plantas. Al respecto, me comentaba el Sr. Marcelino que el bejuco cadena (*Wada Morí Ngupa*), se emplea contra la diarrea y las enfermedades de los riñones. Para ello se pica la corteza o el bejuco entero a fin de extraerle el agua, la cual se toma para eliminar el mal. El jefe de la aldea Eremak, Raimundo, me decía al hablar de la medicina antigua:

El *Piache* no solo empleaba el humo del tabaco sino también, combinado, *Tareng* y plan-

ta medicinal como el *Suraká* (pasote). Con el tiempo esta gran medicina se perdió. Hoy los taurepang han olvidado por entero esa gran medicina y conocimientos.

El taurepang lleva consigo un sincretismo de ideas y creencias que aún no le permiten trazar su destino con seguridad y esperanza. Entre los taurepang que recibieron formación cristiana se encontraban casos donde persistía la creencia en *Rató*. En mis viajes por los ríos, mis guías me hablaban de *Rató*, el espíritu de las aguas. «Cuando uno va en canoa por el río, de repente sale de los remolinos una fuerza, una especie de ser que se lo traga a uno». Koch-Grünberg (1924b) también registró esta creencia.

En otra oportunidad, cuando exploré las cuevas de Chirikayén, notamos fuertes vientos en la parte alta del cerro. Mis acompañantes me decían: «Ese es *Asenatung*, el espíritu del aire. Hay que tener mucho cuidado. Tiene mucha fuerza. Puede tumbar casas y poblados enteros». También descubrimos la creencia en torno a estas cuevas, que «existen espíritus que las protegen, puesto allí moran los antiguos, los primeros pobladores y cuando uno se dirige a ellas, esos espíritus impiden a uno las visite con rayos, truenos y tempestades». Koch-Grünberg (1924b, III: 233-4) encontró la misma creencia entre los taurepang:

Desde las altas sierras, como el Roraima, Mairará, Topegking, Marutaní, etc. se oye a veces en tiempo perfectamente despejado un ruido sordo semejante al trueno, que quizá esté relacionado con el calentamiento desigual de las distintas partes de la sierra. La montaña está gruñendo porque llegan forasteros, dicen los indios y lo consideran de mal agüero. Cada vez que un blanco escala por el Roraima, reina mal tiempo, dicen los indios.

14. INFLUENCIA DE LAS MISIONES CATÓLICAS Y ADVENTISTAS

Es bien sabido el papel que jugaron los misioneros en la conquista y colonización del territorio de Venezuela y la Guayana en general.

Los primeros misioneros en arribar al Orinoco sobre la desembocadura del río Caroní fueron los jesuitas Ignacio Llauri y Julián Vergara en 1576, fundando el asentamiento de Santo Tomás de Guayana. Sin embargo, esta misión fue destruida después por los holandeses bajo el mando del capitán Adrián Jansen en 1579 (Caulin, 1779: lib. I, Cap. 2; Schomburgk, 1843a: 79). La misión fue reconstruida y reestablecida más hacia el este y luego fue tomada y quemada en 1618 por Lawrence Keymis, lugarteniente de Raleigh. Las misiones de los capuchinos catalanes se extendieron inicialmente desde la desembocadura del Caroní hasta Imataca y el río Cuyuni. Estas consistieron en 1797 de treinta y seis misiones con una población de 16 000 indígenas, esclavizados en tareas de agricultura y construcción de edificaciones militares (Schomburgk, 1843a: 79).

Dicha situación duró hasta 1817, cuando las misiones fueron expulsadas del territorio nacional apenas unos años después de proclamarse la independencia del país (Coppens, 1982). Este hecho condujo al colapso de las misiones capuchinas y el decaimiento de la influencia de los misioneros en el oeste del Roraima, con una reducción significativa del *número de indios civilizados* (Schomburgk, 1843a: 79; Thomas, 1983). La medida de expulsión permaneció casi un siglo, hasta que el Legislativo promulgó la ley de Misiones en 1915, donde delegaba todas sus responsabilidades indígenas estrictamente a las misiones católicas. La medida por el Ejecutivo Nacional se extendió hasta 1959 cuando se crea la Comisión Indigenista. De tal manera, las misiones adventistas que se encuentran en este territorio nunca tuvieron una base legal que amparara su presencia en las zonas indígenas (Coppens, 1982; Thomas, 1983).

En Venezuela, la ley de Misiones de 1915 fue usada para que órdenes religiosas tutelaran los intereses estatales y facilitaran el avance de la frontera capitalista en zonas del país generalmente fronterizas. Tras el decreto de 1921 que reglamentaba dicha ley, y un subsiguiente convenio entre el Gobierno y la orden capuchina, esta quedó encargada de lo que se denominaría la Misión del Caroní, cuya jurisdicción incluyó la región conocida actualmente como Gran Saba-

na. En la primera etapa del vicariato, los agentes religioso-estatales solo habían alcanzado los límites septentrionales de la sierra de Lema. La fundación de la primera misión capuchina en la Gran Sabana se produjo en 1931, en el lugar conocido hoy como Santa Elena de Uairén. Esta fundación fue aprobada, y de hecho promovida, desde el Ministerio de Relaciones Interiores tras el espoleo de informes de capuchinos del Vicariato Apostólico del Caroní en los que se relataba que había proselitistas protestantes en la región, los cuales acamparían por esas tierras haciendo ondear las banderas estadounidense y británica (Gutiérrez, 2006: 94-96).

Sin embargo, capuchinos y adventistas, desde 1930, se disputaron la hegemonía y control del territorio indígena de la Guayana y de la Gran Sabana. Los capuchinos se establecieron en cuatro misiones: Santa Elena de Uairén (1931), Luepa (1933) abandonada en 1942 cuando se fundó Kavanayén, Kamarata (1954) y Wonkén (1959). Los adventistas se establecieron entre 1927 y 1930 a partir de los esfuerzos de su fundador el reverendo A. W. Cott y su esposa, sobre el río Arabopo y Akurima (hoy Santa Elena), desarrollando una actividad evangelizadora por los valles de los ríos Aponwao y Karuai. A principios de 1950, los adventistas establecieron las comunidades de Apoipó, Betania, Maurak y Yuruaní (Thomas, 1983).

Todas estas misiones han desempeñado desde su fundación un papel esencial para la presencia estatal en la zona, y se han convertido en centros educacionales y en focos de transformación económica y política. Monseñor Mariano Gutiérrez (1915-1995), quien estuviera a cargo del vicariato, reconocía estas imbricadas tareas cuando comentaba sobre la labor realizada por sus colegas en la región guayanesa durante el siglo xx:

La obra de los misioneros no solo afincaba los grupos indígenas a la tierra de la que aprendían a subsistir con un trabajo metódico, nuevos cultivos y medios más apropiados para ello. Se les iba creando la conciencia de la nacionalidad patria (Gutiérrez 2006, pág. 20).

Es fácil entender por qué en 1972 Rafael Caldera, quien fuera presidente de Venezuela,

afirmaba ante los críticos de la gestión misional que «con todo, los misioneros católicos son los empleados del Gobierno más baratos, más efectivos y menos problemáticos; les falta publicidad» (Gutiérrez 2006: 188).

En mi primera incursión a la región, descubrí en las distintas aldeas del Pilon, Apoipó, Paramán, Yuruaní y Wonkén que los adventistas y católicos capuchinos habían prohibido terminantemente el consumo del *kashiri*. Este hecho ya había sido reportado por Thomas (1983). Me decía mi informante, el Sr. Emilio Vásquez de la comunidad de Eremak bajo protesta, que los misioneros adventistas:

Han echado a perder el modo de ser del indio. Nos prohibieron en todas partes los cantos, impartir la tradición oral de nuestros mitos e historias, los juegos, formas de matrimonio con varias mujeres (poligamia) y la caza nativa.

La comunidad de Apoipó y Wonkén que visité eran estrictamente adventistas. Los líderes religiosos prohibieron el uso de collares y pinturas faciales en mujeres, no solo propios de su cultura indígena sino también de origen moderno, «ellos no dejan que nosotros usemos collares, se molestan y hasta nos castigan».

FIGURA 26. Durante mis incursiones al sur de la Gran Sabana en 1987 conocí acerca de la existencia de Marcelino, quien junto a su padre, taurepang rebeldes, vivían retirados de la comunidad de Apoipó y rechazaron aceptar las creencias e imposiciones de las corrientes religiosas adventistas. Foto del autor en la selva al sur del Caroní.



En mis entrevistas con los indígenas de la aldea Eremak descubrí que cerca vivían unos taurepang que no eran adventistas y que eran considerados rebeldes (figura 26).

Viajé en compañía de un guía hacia el sitio de su vivienda. Marcelino y su padre Pablo que era un anciano, me recibieron muy amistosamente. Su padre me mostró en una fosa cubierta por troncos y ramas de moriche, un número de utensilios etnológicos fabricados por ellos de origen antiguo, tales como cestas, guayares, arcos con flechas, que según dice el anciano eran suyas cuando joven y ahora no puede usarlo, *porque si lo descubren los hombres blancos adventistas me lo quitan, lo queman y me castigan*. Pude lograr que Pablo me las cediera después de visitarlo durante más de dos semanas y ganara su confianza y amistad, le prometí que nunca serían incineradas y que serían preservadas como un testimonio de la grandeza de su pasado indígena. Las colecciones fueron donadas al Museo de Ciencias Naturales de Caracas.

En mis conversaciones con Marcelino y su padre me afirmaban que, a pesar de no ser adventistas, desconocían mucho de sus antiguas creencias y tradiciones; los misioneros han borrado por completo el significado que tenían sobre voces que referían a los espíritus de la naturaleza o de las aguas y si tienen algún significado, «los adventistas han procurado otorgarle el calificativo de payasos o demonios».

La realidad que pude identificar durante mis estudios de campo reveló que las niñas, principalmente, eran entregadas a las misiones para ser educadas durante su adolescencia. Conocí varios casos de mujeres que estuvieron internadas con las monjas en la Misión de Santa Elena de Uairén entre sus diez a veinte años edad (figura 27). Referían mis informantes que las enseñanzas no eran de su agrado. La Sra. Elena de Apoipó me comentaba que:

Tenía ganas de jugar y pasear, no obstante pasaba los días internada en la misión y privada de libertad. Nos enseñaban a barrer, lavar, cocinar, pero no nos enseñaban nada sobre nuestro origen y nuestra cultura, desde que tengo memoria siempre ha sido así.



La vivienda plurifamiliar, la cual conoció Koch-Grünberg (1924b), había desaparecido por completo, principalmente en las comunidades de influencia adventista y católica durante los años de mis exploraciones. Este tipo de vivienda era el escenario para el desarrollo de la familia extensiva, la poligamia y el encuentro permanente de los indígenas, necesaria para el intercambio, preservación y valoración de los elementos de su cultura basados en sus mitos, historias, cantos y *Tareng*. No hay duda del rol de las misiones en la ocurrencia de este hecho. Comentaba Armellada (1988) al respecto:

El abandono de aquel estilo y la sustitución por la casa unifamiliar, se debe en muy alto porcentaje al mensaje de «Paz y Bien», que les llevamos los misioneros y a su aceptación (mejor dicho «imposición», comentario del autor) de la religión cristiana. Y continúa diciendo: Por todo ello, los Misioneros Capuchinos nos felicitamos sin ningún género de jactancia, por los éxitos logrados en la culturización de los indios pemones.

Según Jaulin (1970), hay etnocidio o muerte cultural «cuando la relación específica y lentamente establecida a lo largo de los años de un grupo humano en un medio geográfico se encuentra negada y apremiada por otra relación, otro sistema, por gente venida de otros lugares». Esta negación no difiere, por naturaleza, del genocidio. Tiene muchas veces como consecuencia la muerte física de los miembros de otra cultura. Dice Jaulin que cuando en nombre de la civilización, miembros de la cultura occidental, como es caso de los católicos capuchi-

nos y adventistas, obligaron a los indios de América del Sur a habitar casas unifamiliares, cuadradas y a veces de cemento hay un etnocidio: es negada por los blancos o colonizadores la relación específica que los indios lentamente habían establecido con su medio geográfico (la casa colectiva). ¿Cuáles son las consecuencias? pregunta Jaulin, responde:

El paso de la casa colectiva de follaje o madera, fresca, limpia, protegida de mosquitos y concebida para sostener la estructura viviente del grupo, a la casa europea, sofocadora por su chapa ondulada, difícil de mantenerla limpia, a causa del suelo de cemento, abierta a los mosquitos, a causa de las amplias ventanas y que por su arquitectura, priva al grupo de apoyo a la vida social, acarrea la desorientación del grupo y la pérdida de las razones de vivir.

En Venezuela, la ley ha sido permisiva con la actividad y función de las misiones, cuyo efecto ha reafirmado su rol de colonización y etnocidio de las etnias de esta región. El antropólogo Coppens (1981) señalaba al respecto:

Es fundamental destacar que no existe sociedad indígena tradicional que no tenga religión propia, definida esta desde el punto de vista antropológico como un sistema de creencias en uno o varios seres sobrenaturales con los cuales el individuo y/o el grupo mantienen relaciones por medio de actos de culto, paralelamente a la vigencia de un código moral definido. De tal manera, la cosmovisión indígena, la cual para los miembros de una sociedad tribal es tan única y verdadera como lo es la cosmovisión cristiana para el

FIGURA 27. Dos épocas, dos generaciones; el grupo étnico-racial atraviesa los cambios y las transformaciones que surgen por la influencia de factores externos a su sistema. En este caso, la aculturización niega las posibilidades de aprovechar las ganancias cognitivas y culturales adquiridas por las etnias desde sus orígenes y potencializarlas con los nuevos rasgos adquiridos de la cultura occidental para así elevar los niveles de información y de supervivencia colectiva (ver capítulo 12). Arriba, a la izquierda, mujeres taurepang en una aldea cercana al cerro Roraima, en la época de Koch-Grünberg, 1917 (Koch-Grünberg, 1924b); a la derecha, mujeres taurepang, de la misión de Santa Elena de Uairén, en la época de Thomas, 1970 (Thomas, 1983).

misionero, no puede ser relegada a la categoría inferior de mitos y supersticiones.

Sin embargo, a pesar de haberse consagrado en las leyes de Venezuela desde el siglo pasado la libertad de expresión y religión, estas han sido violadas sistemáticamente desde siempre por los misioneros y el propio Estado venezolano.

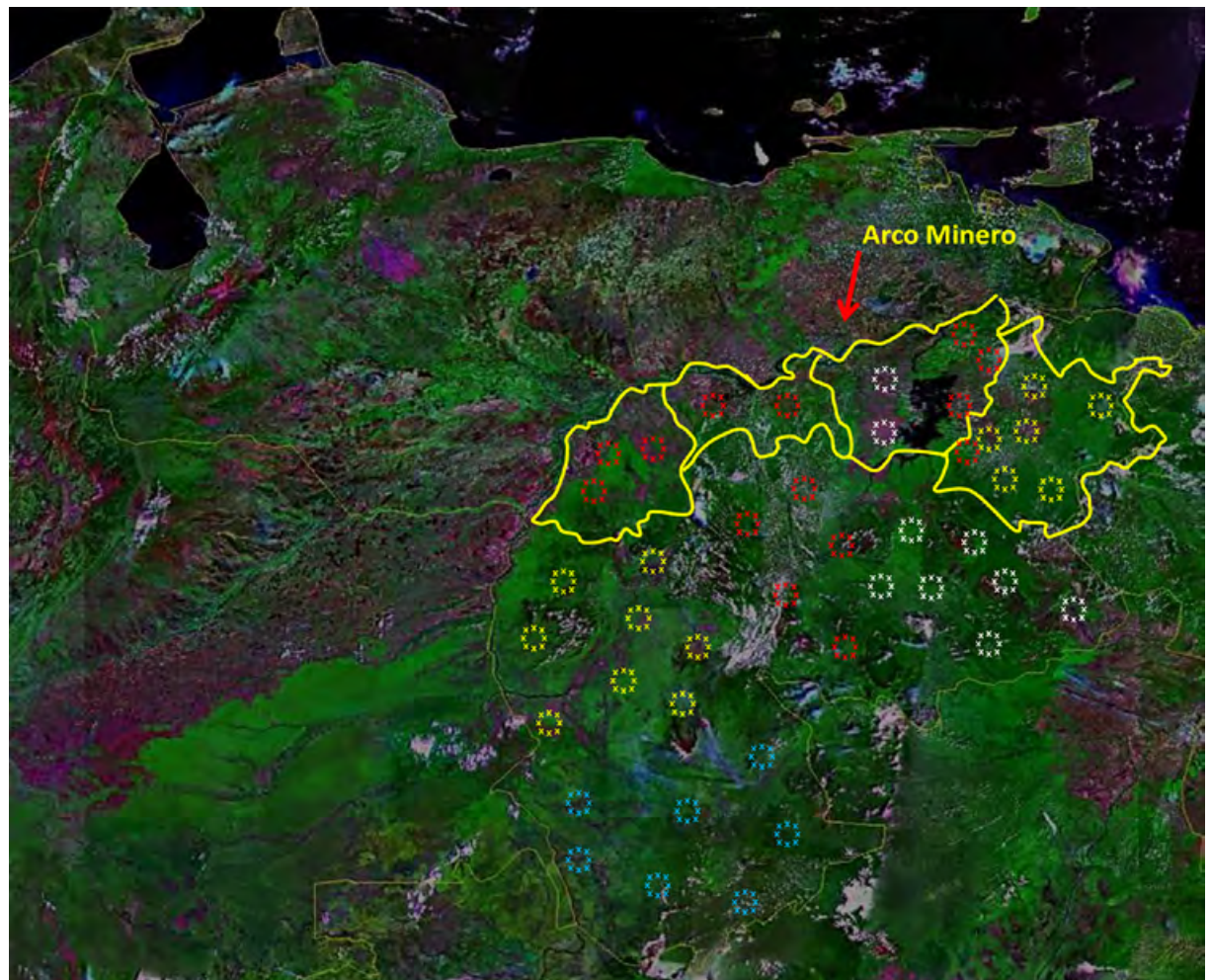
Reichel-Dolmatoff (1976) definía al misionero como alguien que no solo llevaba la palabra de Cristo, sino que transmitía una cultura:

Se convierte en un agente de nuestra cultura, en un agente de cambio, no solo en el terreno religioso. ¿Cuál es entonces su actitud frente a la otra cultura, frente a lo que aquellos indios han creado a través de sus experiencias milenarias? Obviamente, el misionero quiere introducir un cambio en la vida del indígena, quiere modificarla y esta modifica-

ción intencional abarca todo un complejo cultural que incluye la vivienda, la economía, la estructura de la familia, la salud, el comercio, el vestido, las herramientas, etc. Se trata pues, de lo que llamamos técnicamente un cambio cultural dirigido.

Etnocidio es lo que hemos podido reconocer durante todos los años de estudio y convivencia con los taurepang y arekuna de las distintas comunidades y aldeas de la Gran Sabana. Durante mis expediciones desde 1987 hasta el 2008, incluyendo la actualidad, pude confirmar que los taurepang y los arekuna, desde el norte hasta el sur, constituyen un triste testimonio de la influencia aculturizante que los distintos grupos religiosos, con el amparo y complicidad de los gobiernos, han venido cumpliendo desde tiempos inmemorables sobre el acervo cultural indígena, con el único objetivo de conquistar, domi-

FIGURA 28. Mapa de El Nuevo Dorado (imagen LANDSAT). En la Guayana venezolana del siglo XXI el industrialismo extractivista se cierne como la mayor amenaza que socava las garantías de supervivencia de las etnias indígenas, a partir de su forzada inserción en modos de producción basados en la extracción de minerales a través de la explotación y todas las formas de esclavismo que sobre ellos ejercen el Estado venezolano, sindicatos conformados por grupos civiles, militares y paramilitares en la región: Disidentes FARC (azul); ELN/FARC sindicatos (amarillo); ELN (rojo), y sindicatos criollos (blanco) ([https://www.minerven.gob.ve/Report_73/Latín América & Caribbean, Bruselas, 28 february 2019](https://www.minerven.gob.ve/Report_73/Latín_América_y_Caribbean_Bruselas_28_february_2019); <https://www.crisisgroup.org/es/latin-america-caribbeanPORT>).



nar y esclavizar. El profesor Jaulin (1970, 1976) reconocía el etnocidio como un síntoma de la enfermedad de la civilización, «la voluntad de la semejanza universal, que acarrea como consecuencia la negación de las diferencias del otro, cuando la cultura de este se encuentra desprovista de poder».

Adicionalmente, en tiempos modernos se impone sobre los taurepang y arekuna otra fuerza de exterminio y disolución étnico-cultural tan poderosa como la aculturización religiosa o aún mayor, esta es, la minería, la cual no es extraña considerando la visión occidental que desde la época de Raleigh se le impuso a la Guayana con el mito de El Dorado (figura 28).

15. EL NUEVO DORADO

En el siglo XXI, la minería en la cuenca del Caroní ha escalado a niveles de anarquía con consecuencias inestimables (figura 29), que probablemente superan en creces aquellas generadas durante la época de los aventureros del oro de la Guayana (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020). Al respecto, el profesor Miguel Ángel Perera señalaba en su libro *Oro y hambre: La Guayana del siglo XVI* (2000):

La Guayana nació al mundo moderno estigmatizada por sus enormes riquezas mineras. Una razón de existir impuesta que ahora algunos ilustrados apologetas del industrialismo extractivista, argumentan bajo la falacia de una supuesta «vocación minera» de sus pobladores. La historia, malabarismo intelectual que pretende dar sentido a los inescrutables movimientos pendulares de los pueblos y culturas, vuelve a ponernos el pasado en el presente... Hoy como ayer el oro y el hambre de quienes lo apetece traerán tristeza, dolor y muerte.

A cinco años de haber sido promulgado el Decreto 2248, que contempla la propuesta de creación del proyecto denominado Zona de Desarrollo Estratégico Nacional Arco Minero del Orinoco, (AMO), cada vez son más frecuentes y preocupantes las denuncias realizadas por distintas organizaciones en materia de ambiente,

derechos humanos y organizaciones indígenas, pues cada vez son más visibles los efectos devastadores que tienen lugar en las poblaciones y comunidades indígenas que forman parte de los estados que comprenden la extensión del Arco Minero (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé, 2020; CERLAS, 2020).

La principal característica que exhibe el Arco Minero desde su creación ha sido su condición de ilegalidad, pues en este sentido es ampliamente conocido el hecho de que gran parte del oro extraído de los estados del sur es ilegal. Esta cantidad de oro, difícil de cuantificar precisamente por la condición ya señalada es sacada del país a través del contrabando (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé, 2020; CERLAS, 2020). Si bien, parte del oro producido se vende al Banco Central de Venezuela, (BCV), fuentes como Transparencia Venezuela (2018) señalan que por cada cargamento que el Ministerio del Poder Popular de Minas (MPPDME) entrega al BCV, por concepto de contrabando, sale del país hasta tres y cuatro veces la carga, la cual tiene como destinos Curazao, Aruba, Colombia, Brasil, Surinam, Arabia Saudita, Turquía, entre otros.

En el caso del coltán, denominado también *oro azul*, representa un mineral de alto valor comercial y de gran demanda en la industria tecnológica por sus propiedades (Primer Informe, 2020). Sus principales minas se encuentran en

FIGURA 29. El Gobierno de Venezuela participa activamente favoreciendo la minería a través de mecanismos donde los militares, grupos paramilitares y civiles explotan esclavizando a los indígenas para la realización de las tareas de extracción del oro y diamantes (Report 73/Latín America & Caribbean, Bruselas, 28 February 2019, <https://www.crisisgroup.org/es/latin-america-caribbeanPORT>).

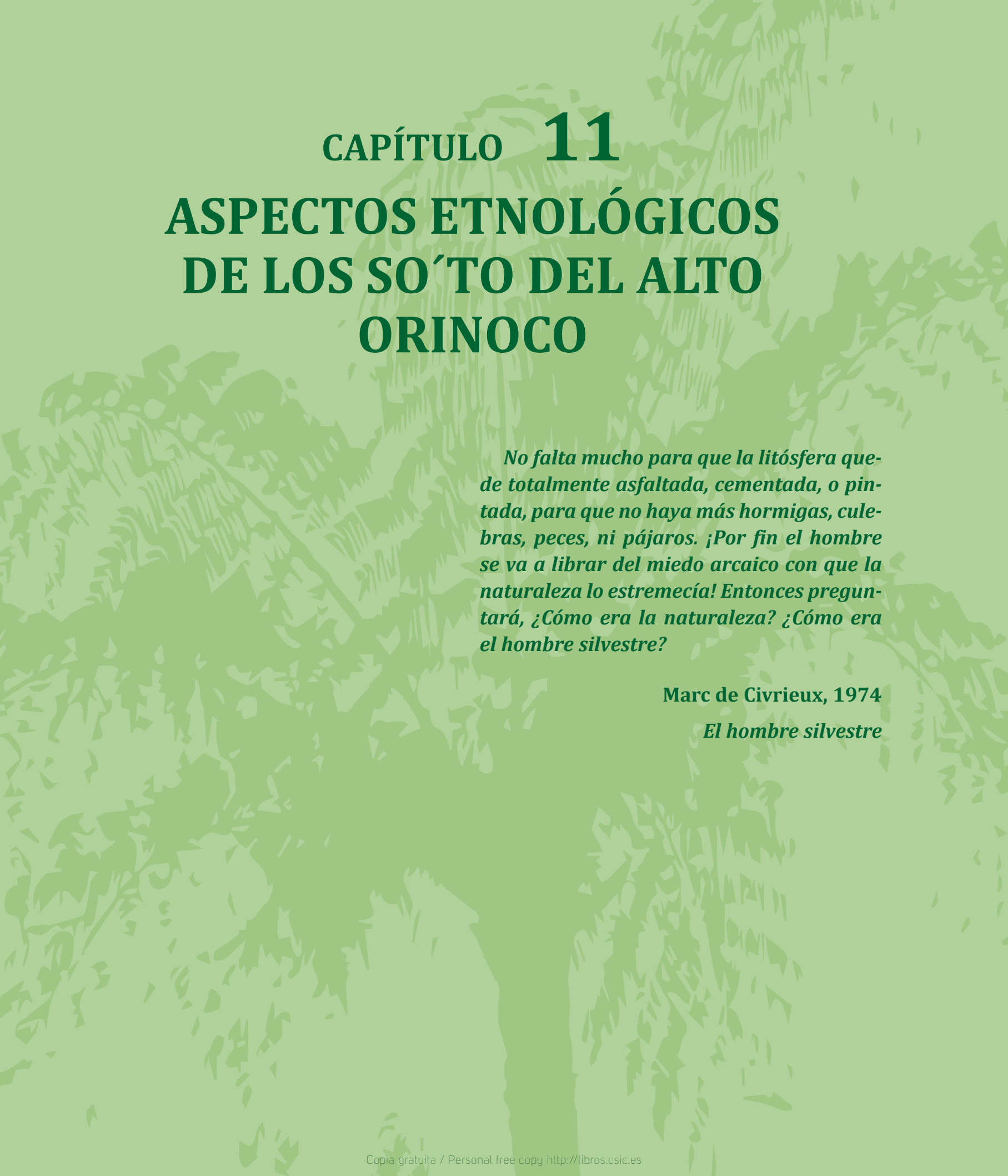


Parguaza, al sur del municipio Cedeño, en el estado Bolívar. Al respecto, la Organización SOS del Orinoco ha denunciado el avance que está teniendo su explotación y su consecuente contrabando, el cual finaliza en países como Estados Unidos, Tailandia, Corea del Sur, Colombia, Brasil y Mercados del Medio Oriente (Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé, 2020; CERLAS, 2020).

El incremento desmedido del contrabando en el Arco Minero es producto de la conformación progresiva de prácticas delincuenciales, en las que distintos actores participan, pues manejar cuantiosas cantidades de oro, coltán, diamantes y otros minerales de modo ilegal, solo es posible a partir de la complicidad que el Estado ha tenido y tiene con distintos grupos, entre los que se encuentran: sindicatos, disidentes de las Fuerzas Armadas Revolucionarias de Colombia (FARC), del Ejército de Liberación Nacional (ELN), Fuerzas Armadas del país y altos funcionarios del gobierno (Bejarano, 2020; Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020).

Es importante acotar que, entre las comunidades indígenas más afectadas, se encuentran las que habitan en los municipios Sucre y Gran Sabana del estado Bolívar, región donde habitan aproximadamente ciento noventa y ocho comunidades indígenas, (Efectos de la minería ilegal en comunidades indígenas, 2019). Específicamente, el municipio Gran Sabana, donde se encuentra el eje Santa Elena de Uairén-Ikabarú, ha sido foco de permanente tensión por conflictos de ocupación de tierras por grupos armados. Así mismo, las zonas mineras del Callao, Tumeremo, Upata y Guasipati, no escapan de la violencia que imponen los grupos que detentan el control minero.

Los trabajadores de las minas están permanentemente expuestos al mercurio que utilizan para extraer el oro, el cual es letal para la salud pues su presencia, aún en pequeñas cantidades, puede provocar problemas de salud y toxicidad irreversibles en el sistema nervioso, digestivo, inmunológico, así como daños en los pulmones, riñones, piel entre otros, lo cual ya reseñamos en el capítulo 3 de esta obra.



CAPÍTULO 11

ASPECTOS ETNOLÓGICOS DE LOS SO'TO DEL ALTO ORINOCO

No falta mucho para que la litósfera quede totalmente asfaltada, cementada, o pintada, para que no haya más hormigas, culebras, peces, ni pájaros. ¡Por fin el hombre se va a librar del miedo arcaico con que la naturaleza lo estremecía! Entonces preguntará, ¿Cómo era la naturaleza? ¿Cómo era el hombre silvestre?

Marc de Civrieux, 1974

El hombre silvestre

1. GENERALIDADES

El Alto Orinoco ha llamado la atención de exploradores y científicos desde hace más de tres siglos, no solo por lo peculiar de su flora y de su fauna sino también por la existencia de comunidades indígenas, particularmente las etnias *so'to* (maquiritare) y *sanema-yanoama*, (yanomami) de lengua caribe, las cuales revelaron modos de vida y costumbres que se acercaban a las condiciones más básicas de la especie humana (Spruce, 1908, I; Schomburgk, 1840c, 1841d; Koch-Grünberg, 1917, 1924a, b; Civrieux, 1959; Wilbert, 1963; Lizot, 1981, 1985; Chagnon, 1967, 1968, 1992, 1997).

La larga convivencia lograda por el antropólogo francés Dr. Jacques Lizot en la etnia yanomami, no tiene parangón en la historia de la antropología moderna. Durante veinticuatro años (1968-1992) Lizot (1981, 1985), como discípulo de Lévi-Strauss, en la búsqueda del reconocimiento de la identidad real de su cultura, aplicó a cabalidad la metodología de su maestro: «Llegó a aceptarse en los otros rechazándose en sí mismo». Este hecho le otorga el mayor mérito y elogio como uno de los más grandes naturalistas y exploradores de todos los tiempos.

La evolución a lo largo de cientos de años de estos grupos humanos, junto a los distintos elementos biológicos y físicos que conforman estos ambientes, los convierten en actores inseparables del ecosistema guayanés. Cada grupo humano representa un factor decisivo en la conformación de las nuevas estructuras de vida que han surgido en esta región, a partir de su influencia directa sobre el ambiente en la búsqueda de una reafirmación permanente de su necesidad de lograr la supervivencia y control de la energía dS (entropía), tanto en términos individuales como del colectivo (etnia) que representan (Taylor, 1974; Araujo y Becerra, 2007).

Los *so'to* lograron alcanzar una complejidad en la concepción cosmogónica sin parangón alguno entre las culturas selváticas amazónicas. Esta complejidad incluyó apreciaciones muy elaboradas sobre el significado y utilidad de animales, plantas, minerales y sobre el papel de

los astros en los fenómenos relacionados con los cambios de la naturaleza a lo largo del año, lo que los llevó a desarrollar una cronología basada en la existencia de ciclos o eras (Koch-Grünberg, 1924a; Severi, 2012; Civrieux, 1974, 2015), todo ello sintetizado e implícito en el concepto de la tradición mítica de *Watunna* (Civrieux, 1992, 1998) (figura 1). Estos hechos pu-



FIGURA 1. Probablemente nadie en la historia de las investigaciones de la cultura caribe y de la etnia *so'to* (makiritare) ha profundizado tanto en el estudio y comprensión de su pensamiento como el profesor Marc de Civrieux. Nacido en Niza, Francia (1919), dedicó toda su vida a demostrar la riqueza y desarrollo literario que existía en cada etnia y, sobre todo, la especial conexión del habitante de la selva amazónica con su entorno. Murió (2003) en La Mucuy, Mérida, Venezuela. Su laboratorio de estudios etnológicos, hoy día, se ha convertido en un museo abierto al público en general (foto cortesía Gisela Barrios).

dieran desmitificar las creencias sobre las condiciones *salvajes* que desde hace siglos se les ha atribuido a numerosas etnias amazónico-guayanasas en el desconocimiento de su desarrollo cultural real, lo cual se aprecia con frecuencia en relatos aislados y fragmentados de viajeros aficionados y en textos modernos.

En tiempo reciente, el avance de la civilización y la imposición de políticas integradoras por los gobiernos de turno han afectado su estilo de vida, mediante elementos y prácticas etnocidas que vulneran sus derechos fundamentales (Bello y Tillet, 2015; Bello y Mirabal, 2017). Las dimensiones de la cultura *so'to* están siendo estrechadas con la imposición de costumbres y modos de vida correspondientes a la era moderna y, sobre todo, por las prácticas de explotación irracional del bosque y de los recursos minerales que promueve el Gobierno de Venezuela (CERLAS, 2020). A pesar de los reconocimientos de autonomía y soberanía otorgados por las leyes venezolanas (Ley Orgánica de Pueblos y Comunidades Indígenas, 2005), los *so'to* atraviesan uno de los peores capítulos de violación de derechos humanos de toda su historia (Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé, 2020), probablemente superando a los vistos durante la época de la llegada de los primeros europeos a la región. Sin representar elementos que contribuyan con la evolución desde un estado fundamental, supone la adquisición de una nueva estructura bajo condiciones impuestas por factores que los conduce gradualmente a su total negación o aniquilación (ver capítulo 12).

2. ORIGEN DEL HABITANTE AMAZÓNICO

El origen de la ocupación de estas regiones es difícil de determinar, debido a la existencia de oleadas de poblaciones que provenían de distintas direcciones a través del río Orinoco, e.g. Llanos, Guyana, Amazonia, región del Caribe (Boomert, 2000; Gassón 2002; Zucchi, 2002, 2010; Hornborg 2005; Rostain 2014). La ocupación en distintas épocas de los mismos sitios o localidades complica el fechamiento. Muchos raudales en el Orinoco Medio presentan cerámica representativa de series correspondientes

a los estilos Saladoide-Barrancoide (4500–1600 AP), Ronquin, Arauquinoide (AP 500–1500) y Valloide (Osgood y Howard, 1943; Cruxent y Rouse, 1982; Lozada Mendieta *et al.*, 2016). El fechamiento más antiguo conocido para un lugar de ocupación en el Orinoco corresponde a un componente precerámico asociado a carbón vegetal y es de 8532–7836 años AP (Barse, 1989; Bronk Ramsey, 2009; Reimer *et al.*, 2013).

Tanto Humboldt, Crevaux y Marcano ya habían notado que muchos de los restos encontrados en la cuevas de los raudales del Orinoco Medio correspondían a distintos períodos o fases en la historia de la ocupación de esos sitios. Este hecho fue también destacado por Osgood y Howard (1943). Dichos autores habían notado que la cestería no se correspondía con la antigüedad de los esqueletos. Humboldt llegó a considerar que la marcada presencia de cráneos braquicéfalos en esos enterramientos, podría corresponder a portugueses, los cuales habrían visitado la región desde Río Negro antes de la llegada de los jesuitas.

En el caso del Alto Orinoco, a pesar de haberse realizado en el pasado excavaciones en las estaciones de La Esmeralda y en raudales próximos a la cabecera del Orinoco y a lo largo de los ríos Casiquiare y Atabapo (Cruxent y Rouse, 1982), no se conocen registros de fechamientos y material lítico o cerámico. Meggers (1981: 59) ha señalado algunas razones, las cuales podrían explicar el porqué acerca de la dificultad de encontrar emplazamientos arqueológicos en la selva amazónica,

Primero, la falta de piedras adecuadas hace probable que las armas y herramientas se hayan fabricado con madera y otros materiales con poca posibilidad de perdurar; segundo, solo los asentamientos que han durado muchos años en el mismo lugar provocan suficientes modificaciones como para poder revelar su localización; tercero, la continua oscilación del cauce del río y la deposición anual hacen poco probable que las tierras de los márgenes de hace algunos miles de años fueran adecuadas para el asentamiento, y cuarto, la densa vegetación cubre el suelo y oculta cualquier artefacto que pueda yacer allí. No obstante, muy recientemente Brewer-Carias (Pérez-Gómez *et al.*, 2019; Brewer-Carias,



FIGURA 2. Grabado del Dr. Jules Crevaux (1883: 563) de la cueva de Cucurital en proximidad al raudal de Atures en el Orinoco, excavada en un cerro granítico. El material óseo colectado por el Dr. Crevaux (que reposa en el Museo de Historia Natural de París), representado por cráneos de hombres, mujeres y niños, fue empleado por el Dr. Gaspar Marciano para la reconstrucción de las características antropométricas de las tribus precolombinas del Orinoco (G. Marciano, 1890).

2022) ha dado a conocer un importante descubrimiento de material arqueológico en la Sierra de Unturán, con proximidad a la cuenca del río Siapa en el sureste del Amazonas venezolano. Este material consistió de «un yacimiento de trozos de cerámica y artefactos líticos, donde pudo haber estado la escombrera de un asentamiento precolombino en el que se hilaba algodón, se elaboraba cerámica con diseños diversos y poseían una tecnología que les permitía perforar rocas para hacer colla-

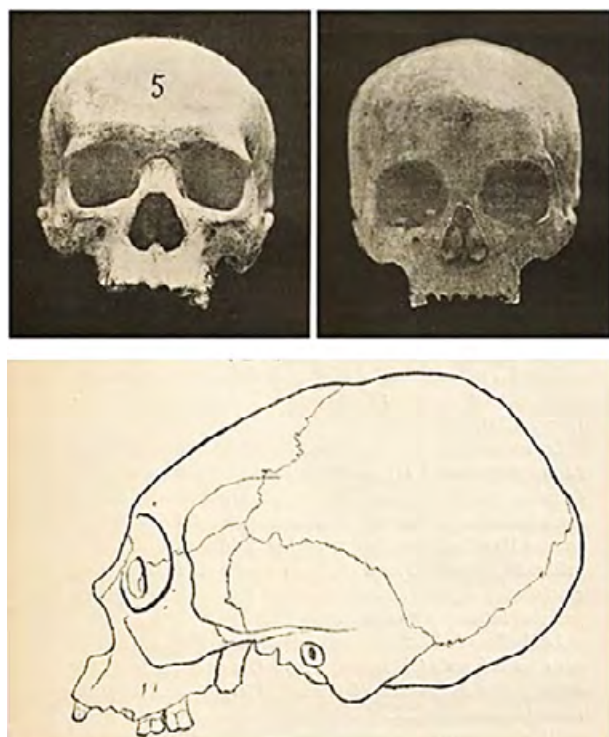
res, utilizaban morteros de roca y probablemente empleaban yunques de piedra para laminar oro» (Brewer-Carias, 2022: 89).

Las culturas que habitaron el Orinoco Medio fueron reseñadas por Humboldt, a partir de los relatos de los padres Gumilla (1741), Caulin (1779) y Gilij (1780) y estaban representadas principalmente por los maipures y atures, quienes constituyen los ancestros de los actuales piaroas, sáliva y guahibos (Zent, 1992). En la región de los raudales del Orinoco Medio, las fuentes históricas registran la existencia de los *adoles* (Gumilla, 1745; Gilij, 1782; del Rey Fajardo, 1966, 1974), los cuales representarían los antepasados de los *sáliva* y de la cual voz provendría el topónimo de Atures.

Humboldt supo de la existencia de las cuevas en los cerros graníticos cercanos a los raudales de Atures y Maipures (*Quituna* y *Mapara*, en lengua indígena, según Humboldt, V: 11), que albergaban los restos de los indios atures. Relató haber descubierto un cementerio en la cueva de Atarupe:

En esta tumba de toda una población extinguida, contamos en poco tiempo cerca de 600 esqueletos bien conservados, y colocados tan

FIGURA 3. Material óseo y cerámico descubierto por V. Marciano durante expedición de 1887 al Medio Orinoco en la Guayana occidental, el cual fue enviado a Gaspar Marciano en París, donde fue estudiado identificando las características de la población que habitó esa región en tiempos precolombinos. Los cráneos procedentes de la gruta del cerro la Luna, cerca del raudal de Maipures, fueron mayormente dolicocefalos-braquicefalos: Un rasgo que llamó la atención fue la práctica de la deformación craneal (antero-posterior), tanto en hombres como en mujeres. A la derecha, urna cerámica donde eran depositadas las osamentas por los indígenas precolombinos (G. Marciano, 1890).



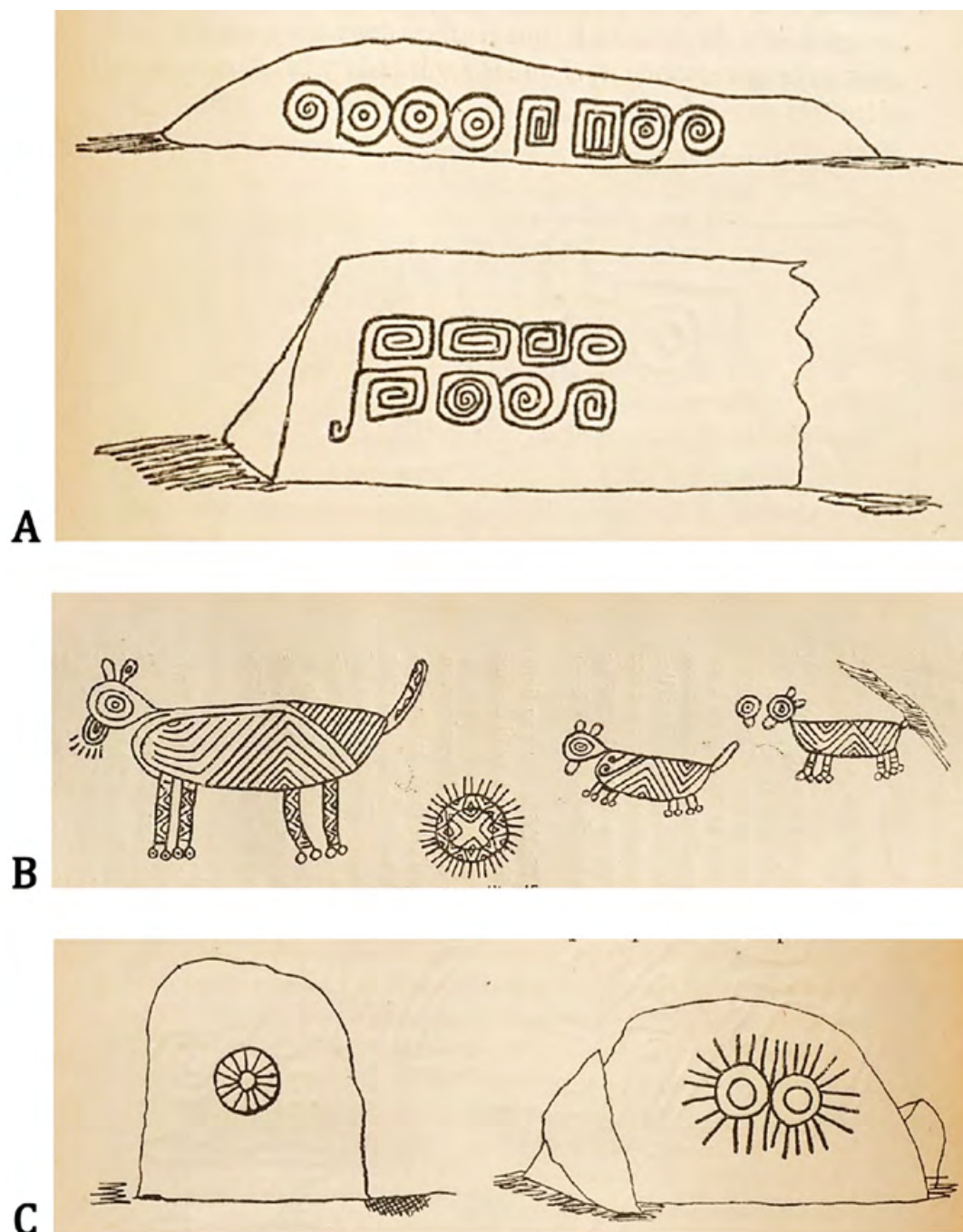


FIGURA 4. La expedición de V. Marciano en 1887 por el Orinoco logró descubrir varios grabados en las lajas graníticas, conocidos como petroglifos, los cuales presentan características comunes en cuanto a la técnica aparente de surcado de la piedra y a la naturaleza de los motivos, correspondientes a grupos de origen precolombino que habitaron la región de Guayana. En la FIGURA (A) se observa un conjunto de FIGURAS concéntricas sigmoideas, que asemejan las ondulaciones del agua, al formar remolinos en cursos de agua o raudales (Cuchivero); (B) FIGURAS de animales de distintos tamaños presumiblemente un grupo familiar de mamíferos, interpretadas por el Dr. Gaspar Marciano como jaguares (Caicara del Orinoco), y (C) FIGURAS circulares semejantes a estrellas o soles, según el Dr. G. Marciano (Cuchivero, Bajo Caura, en proximidad al Orinoco) (G. Marciano, 1890: 96-111).

regularmente que habrían sido difícil equivocarse acerca de su número» (Humboldt, 1985, IV, 418). También describe la manera como «embalsamaban» los cadáveres y dice que «era la manera usual donde no habían sabanas.»

Las tumbas localizadas en las *lajas graníticas* de los raudales del Medio Orinoco siguieron siendo objeto de atención después de las exploraciones de Humboldt (1816-1831, 1985), de-

bido a estar relacionadas con culturas precolombinas que vivieron en esa región de la Guayana —hoy extintas— (e.g. Maipures, Atures). Estos grupos humanos enterraban a sus muertos en cementerios ubicados en grutas exógenas localizadas en la base de los cerros graníticos (figuras 2 y 3) y elaboraron inscripciones (petroglifos) sobre la superficie de dichas lajas (figuras 4 y 5) (Crevaux, 1883; G. Marciano,

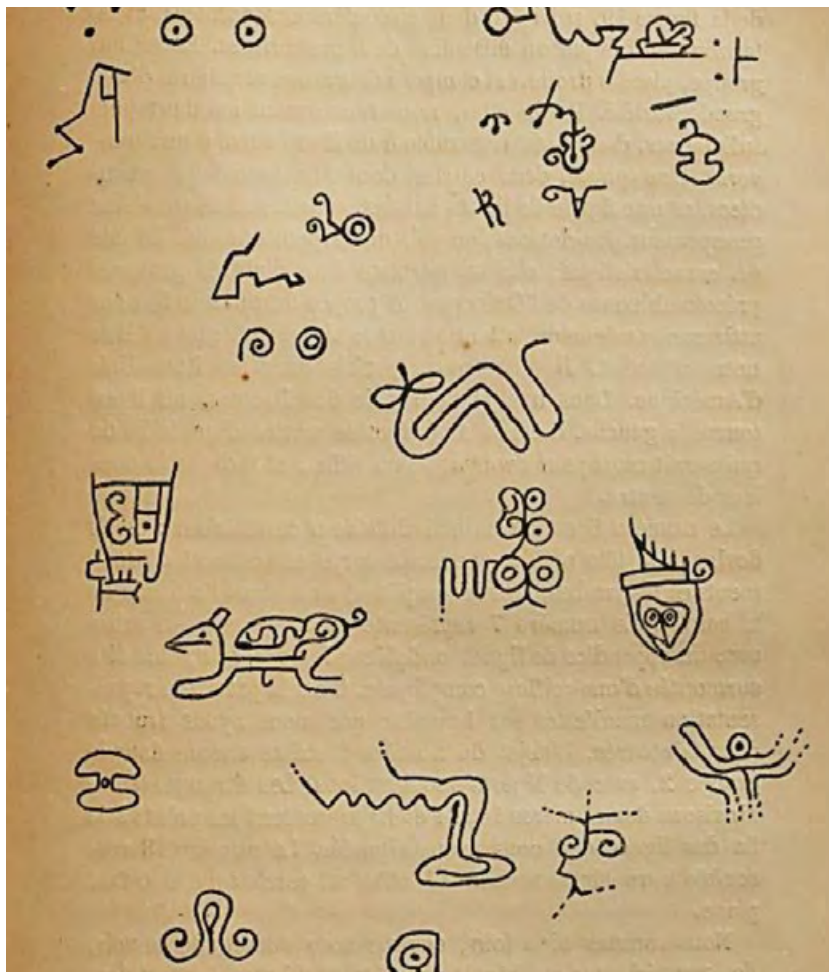


FIGURA 5. Grabados de la cueva de los raudales de Chicagua en el Orinoco Medio, representando figuras antropomórficas, zoomórficas y un número imprecisable de elementos correspondientes a la cosmogonía y mentalidad del habitante ancestral de estas tierras. Registrados durante la expedición de 1887 de V. Marcano-Echenique y publicados por el Dr. G. Marcano-Echenique (1890: 409, FIGURA 24).

1889b, 1890; Gaillard de Tiremois, 1904; Cru-
xent, 1950; Barse, 1989; Gassón, 2002; Hu-
gh-Jones, 2016; Lozada Mendieta *et al.*, 2016).

La práctica de colocar los muertos en las cuevas era costumbre antigua en la Guayana, que en los tiempos de Humboldt «según todavía realizando» (Humboldt, 1985, IV: 419). Las excavaciones y estudios antropométricos pioneros realizados por los hermanos Vicente y Gaspar Marcano de las osamentas y material cerámico, descubiertos en las cuevas de los cerros graníticos de los raudales de Atures (*Quituna*) y Maipures (*Mapara*) (e.g. Suricua-
na, Cucurital, Ipi-iboto, Shipare-iboto, cerro de Luna), confirmaron efectivamente la existencia de dichas tribus (ver prefacio) (G. Marcano, 1889b, 1890). Señala Gaspar Marcano (G. Marcano, 1890: 32) al respecto del hallazgo en esa región:

Arrivé à Atures le 8 octobre 1887, M. V. Marcano explora d'abord l'île de Tapurero,

sur la cataracte de Barradero, la montagne granitique située à 4 kilomètres d'Atures, sur le chemin de Salvajito, nommée Cerro de los Muertos, ensuite le Cerro del Sueño, Suripana qui, plein d'ossements, d'après quelques voyageurs, contenait des os si anciens, qu'ils tombèrent en poussière quand on chercha à les soulever. Au delà de Suri pana, on explora Cerro de Clavazon; ensuite Punta de Cerro, placée au commencement supérieur du raudal. Toutes les îles de ce dernier furent complètement fouillées, tout particulièrement celle de Cucurital, qui est placée à son centre. Dans ces endroits, on a trouvé des ossements divers, des poteries, mais pas assez de crânes pour former des séries suffisantes.

Recuerdo cuando niño, que mi padre conservaba parte de esas colecciones, las cuales se exhibían en exposiciones itinerantes en los distintos museos de la ciudad de Caracas. La mayor parte de la colección fue adquirida por la Sociedad Antropológica de París y reposa hoy día en el Museo del Hombre en París (antes Laboratorio Paul Broca), otra parte se encuentra en colecciones privadas. La importancia de la obra de estos autores para la arqueología de esta región fue destacada por Osgood y Howard (1943: 27), al señalar: «El trabajo de los Marcano constituye una contribución al entendimiento de la arqueología venezolana y representa para ese periodo investigaciones de altísima calidad tanto en los términos del alcance del trabajo de campo en una área muy remota y en lo detallado de los datos antropométricos obtenidos de los análisis practicados».

Sobre los estudios realizados por los hermanos Marcano-Echenique de los petroglifos descubiertos por V. Marcano en 1887, en la zona de los raudales de Atures, Cuchivero, Caicara, Caura, rápidos de Chicagua y de Boca del Infierno en el Orinoco, el Dr. Gaspar Marcano encontró una gran semejanza (G. Marcano, 189: 102-111) con los pictogramas descubiertos en la región del Es-
equibo, reportados inicialmente por Nicolas Horts-
mann en su viaje de 1739, quien comentó haber observado: «Una roca cubierta de figuras» (Harris y Villiers, 1911: 173), y descritos después por Im Thurn (1883) en mayor detalle.

Estudios en la zona de los raudales de Atures (Lozada *et al.*, 2016; Riris, 2017; Riris y Oliver, 2019), basados en técnicas modernas de observación aérea (drones) y fotográficas de alta resolución, han puesto al descubierto los

petroglifos hallados por los *primeros exploradores*. Algunos autores modernos que han abordado el estudio de estas pictografías parecen olvidar ciertos principios fundamentales de rigor en la interpretación acerca de la antigüedad y significado de los motivos que se encuentran en dichos grabados, al pretender adjudicar una cronología y autoría en base a la similitud, por ejemplo, con símbolos presentes en series cerámicas (Greer, 1995; Tarble de Scaramelli y Scaramelli, 2010, 2012).

Recuerdo en un curso de postgrado sobre clasificación de materiales arqueológicos, dictado en el Museo de Ciencias Naturales de Caracas en 1986 por los antropólogos profesores Mario Sanoja e Iraida Vargas de la Universidad Central de Venezuela, las advertencias que estos nos hacían de evitar caer en especulaciones al vincular los motivos de los petroglifos con los asentamientos encontrados en la cercanía a las piedras donde fueron grabados. Las razones que estos expertos establecían fueron, primero, que es prácticamente imposible llegar a determinar con certeza la autoría tribal de los grabados por la limitación absoluta de fechar las inscripciones en las rocas. Segundo, debido a la posibilidad de que los motivos heterogéneos de muchas de esas *piedras pintadas* pudieran ser elaborados (uno o varios) en diferentes épocas (milenios) por distintos grupos humanos, que pudieron asentarse en la cercanía a dichas piedras (Gassón, 2002; Lozada-Mendieta *et al.*, 2016), y tercero, debido a la universalidad de muchos motivos como la serpiente, el círculo, el sol y otros elementos, no se puede establecer una conexión con un grupo humano de una serie arqueológica o más reciente, simplemente por este utilizar dichos elementos en la cestería, cerámica o tatuajes corporales. Dichos motivos podrían representar símbolos arquetípicos de la especie humana, que se pueden identificar en culturas muy distantes en tiempo y espacio en el continente americano y en todo el mundo (Mallery, 1886; Koch-Grünberg, 1907; Girard, 1976; Jung, 1983; Roesler, 2012).

De cualquier forma, el propio Dr. Phillip Riris (2017) ha señalado con respecto a los trabajos que han pretendido designar autoría y antigüedad a los grabados:

Although valuable on its own merit, this work lacks chemical or radiometric verifica-

tion. Nor can it date petroglyphs by stylistic association. It is undoubtedly the work —los petroglifos— of multiple authors working in significantly different cultural milieux and conditions.

Acerca de la utilidad del conocimiento de las costumbres y símbolos de las etnias contemporáneas de la región, Riris (2017) agregó:

Aspects of certain indigenous practices documented in the Middle Orinoco can nonetheless usefully inform us about the role of engravings in these societies, even if authorship cannot be ascertained.

3. ETNOHISTORIA DE LOS SO'TO

El primer registro etnohistórico que se tiene acerca de los *so'to* del Alto Orinoco proviene de la expedición de límites en 1758 (Perera, 2015).

En julio de 1758 Josef Solano, abatido por la pérdida de gran parte de los miembros de su expedición, logra asentar un fuerte militar en lo que se llamaría San Fernando de Atabapo, considerado el pueblo español más importante del Alto. Desde San Fernando de Atabapo, Solano ordenó la exploración de distintos ríos cercanos, tales como el Guaviare, Ariari, Guayabero y Atabapo. Comentaba el profesor Perera (2015): «En diciembre de 1758 San Fernando contaba con 200 indígenas y tan fuertemente armada con la artillería y soldados traídos que Solano se sintió en condiciones para iniciar gestiones de paz secretas con los otros grandes líderes de la región: Imno e Inao, el cacique de los Manoa, quien, educado en Lisboa y al parecer con nombre cristiano, le envió una carta aceptando la paz ofrecida: Con el éxito de los acuerdos alcanzados, respaldados por la nutrida presencia española en soldados, indígenas de pelea y armamento, se produjo el acercamiento de otros grupos como los Maquiritare (Yekuanas) por quienes supieron de la existencia de cacahuales silvestres en el Alto Orinoco, lo que animó a Solano para organizar una exploración hacia las fuentes del Orinoco en busca de esos plantíos y de posibles negros cimarrones procedentes de las colonias holandesas, que se rumoraba habían podido llegar hasta allí».

En 1759 Francisco Fernández de Bobadilla logró contactar con las poblaciones *so'to* asentadas aguas arribas del Orinoco, próximas a la desembocadura del río *Kúnu* (Cunucunuma) y las regiones adyacentes al sur del cerro Duida, incluyendo el río Padamo. Además, también exploró aguas arriba los ríos Ocamo y Mavaca en territorio *yanoamo* (Ángel de Altoaguirre y Duvalé. Relaciones Geográficas de la gobernación de Venezuela 1767-68. Caracas: Ediciones de la Presidencia de la República de Venezuela, 1954, 243-288) (ver capítulo 8). Esta fue la primera penetración que realizan los exploradores españoles en territorio propiamente *so'to*. En 1760, otro oficial miembro de la expedición de límites, Apolinar Díez de la Fuente, remontó el río Padamo y el Alto Orinoco, asegurando haber encontrado el lago *Parima*. En 1767, Bobadilla realizó una segunda incursión hacia el Alto Orinoco, construyendo viviendas en La Esmeralda y penetrando nuevamente los ríos *Kúnu* (Cunucunuma) y Padamo en la búsqueda de esclavos de la etnia *so'to*. La Esmeralda constituyó durante siglos el epicentro de una lastimosa historia acerca de los intentos infructuosos de la conquista de riquezas y fortunas materiales a costa del sufrimiento y miseria de esclavos indios y negros (Ángel de Altoaguirre y Duvalé, 1767-68).

La nueva constitución de la República Bolivariana de Venezuela de 1999, y la Ley Orgánica de Pueblos y Comunidades Indígenas (LOPCI) decretada el 8 de diciembre de 2005 por la Asamblea Nacional en el capítulo III, artículo 3, abolieron la utilización de los términos *grupo étnico* o *etnia* que referían al conjunto de personas pertenecientes a una nación determinada, con condiciones de autonomía, que comparten ciertas características específicas, tales como rasgos físicos, su hábitat ancestral, sus tradiciones culturales, su organización socioeconómica y en particular su propio idioma. Una de las razones fue restarle derechos a las comunidades indígenas en la utilización de los recursos naturales, particularmente mineros, que subyacen en sus territorios, en el estado Amazonas y Bolívar donde se concentra la mayor parte del oro, diamante y coltán que extrae en la actualidad el Gobierno bajo el Programa del Arco Minero y otras iniciativas de minería donde participan sindicatos paramilitares y militares de Venezuela (Bello y Tillet,

2015; Bello y Mirabal, 2017; Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé, 2020).

En el presente siglo los *so'to* ocupan el sur del Amazonas venezolano y oeste de la Guayana, incluyendo el norte de Brasil, y están sometidos a intensas presiones por los criollos venezolanos y brasileños que desarrollan actividades de explotación del bosque y de sus recursos naturales. Según el Censo Indígena de Venezuela 2001, la población era de 6250 habitantes en Venezuela y 430 en Brasil, mientras el Censo Indígena 2011 muestra una población general de 7997, siendo 3866 hombres y 4131 mujeres (Censo Nacional de Población y Vivienda, 2011). El avance de la pandemia del COVID-19 hacia la región del Amazonas y la Guayana venezolana, desde el norte de Brasil, siembra el terror entre sus habitantes y advierte de un etnocidio para la mayor parte de las etnias que allí habitan si el Estado venezolano no asume controles en el acceso de madereros y mineros ilegales provenientes de esa región (Ávila y Guereña, 2020; CERLAS, 2020).

4. ORIGEN DEL GENTILICIO SO'TO

En la literatura se encuentra un uso generalizado del término *makiritare* para designar diversos grupos que hablan una misma lengua, pero que presentan pequeñas diferencias dialectales o fonéticas y que se extienden en el Alto Orinoco y sus cinco grandes afluentes, como son el Cunucunuma, Iguapo, Padamo, Alto Ventuari y Alto Caura. No obstante, el autogentilicio que reconocen para sí es el de *so'to*, que significa 'los hablantes de la verdadera lengua'; *so'to* significa gente, persona humana, número veinte (ver capítulo 10, sección 10.12. Sistema de numeración; Civrieux, 2015). El término *makiritare* es un gentilicio que ha sido utilizado por criollos y brasileños para designar a estos grupos de lengua *so'to*. De acuerdo a Koch-Grünberg (1917, 1924b), Wilbert (1963) y Civrieux (2015), los subgrupos locales de la tribu *so'to* serían los siguientes: *mayonkong*, habitantes del río Paragua y Caura; *yekú-hana* o *dekú-hana* (variante del nombre anterior), habitando el cerro *Dekuhana*, cuna primordial de la tribu, y la región de los ríos Erebató y Ventuari; *Ihurú-ha-*

na, ocupando las cabeceras del río Caura, y los *kúnu-hana*, quienes se hallan en la ribera del río *Kúnu* o Cunucunuma, el cual constituye el escenario cultural más importante para los *so'to*, donde se registran los acontecimientos mitológicos referentes a la lucha entre los personajes de *Wanadi* y *Máwariko* en el raudal de *Mawadi Ane Hidi* (Culebra) (Civrieux, 2015). El cerro *De-kuhana*, considerado en los mitos de origen la cuna de todos los *so'to*, está situado en *Ihuruña*, región de la cabecera de los ríos mencionados (Civrieux, 2015). Los *kúnu-hana* viven desde hace varios siglos (por referencias de los primeros viajeros) en pequeñas aldeas distribuidas a lo largo río *Kúnu*, desde su inicio en proximidad a la desembocadura en el Orinoco, hasta la región de las cabeceras, en las montañas *Faranta-hidi* y en las sabanas *Mawadi-Ane hidi*, al pie de las laderas septentrionales del macizo Duida y las del caño *Wiraki*, afluente del *Kúnu*, entre las cabeceras de este río y el cerro *Mara-huaka-Huha* (Civrieux, 2015).

Según registros históricos y estudios lingüísticos y de parentesco, las poblaciones presentes en la localidad de La Esmeralda provienen, desde tiempos históricos recientes, de las comunidades septentrionales que ocuparon las riberas del río *Kúnu* (Cunucunuma). Por ejemplo, existe un parentesco familiar entre las familias de la población de Culebra, Acanaña y La Esmeralda, que define una ascendencia con un grado de afinidad directa.

5. RASGOS FÍSICOS DE LOS SO'TO

Los primeros exploradores que describieron las características físicas y apariencias de los habitantes del río *Kúnu* fueron Humboldt (1799), Robert Schomburgk (1840b, c), Koch-Grünberg (1924b) y Marc de Civrieux (1959) (figura 6). Las referencias que hace especialmente Koch-Grünberg (1924b), acerca de las características físicas de los *so'to*, muestran grupos con pocas diferencias significativas atendiendo a sus facciones y formas corporales. La altura de los hombres fue reconocida por Koch-Grünberg entre 146.5-164.5 cm y las mujeres siendo «solo un poco más bajas» (Koch-Grünberg 1924b, III: 275). Por lo general los *so'to* presentan rasgos toscos:



FIGURA 6. Familia *kúnu-hana* en la época de la expedición al Alto *Kúnu* (Cunucunuma), en proximidad a la comunidad de *Mawádi-anehídi* (Culebra), realizada por el profesor Marc de Civrieux en 1950 (foto inédita de la colección Marc de Civrieux facilitada al autor por la Sra. Gisela Barrios).

El cuerpo es rechoncho, musculoso y generalmente bien formado. Las piernas curvadas son raras. La cabeza es redonda. La cara ancha, la frente baja. Los ojos están muy poco separados. La angosta fisura de los párpados es muchas veces rasgada al sesgo. La nariz ancha está hundida en la raíz, la punta roma, la bica grande con labios gruesos. Las fuertes prominencias supraorbitales le dan a la cara a menudo una expresión tosca. El cabello tupido, generalmente lacio, aun cuando a veces se ven cabezas rizadas. El color es de un negro profundo, pardusco en algunos jóvenes (Koch-Grünberg 1924b, III: 275).

En mis expediciones pude recorrer las poblaciones indígenas de La Esmeralda, Acanaña, *Mawadi anehídi* (Culebra) en la ribera del río *Kúnu*, caño *Wiraki*, como también las poblaciones ribereñas del Padamo, Cuntinamo y Ventuari en el sur. A partir de la comparación de rasgos somatológicos, pude constatar que existen rasgos variables e imprecisos entre dichas poblaciones, lo cual coincide con las descripciones de los primeros exploradores. Koch-Grünberg (1924b) pudo notar una diferencia entre los *yekú-hana* o *dekú-hana*, habitando la región del río Ventuari con respecto a otras comunidades. Al respecto señalaba el profesor Civrieux (1959):

Es muy probable que los actuales indios lingüísticamente Maquiritare estén étnicamente mezclados con el elemento autóctono Arawak. Eso es un fenómeno de asimilación de un grupo por otro en que predomina el lenguaje del elemento más poderoso mientras los cruces de sangre producen un tipo mezclado.

Estas observaciones sobre la heterogeneidad étnica de los *so'to* en sus orígenes son reforzadas por los registros presentados en este trabajo sobre la afinidad lingüística y biotermodinámica con los grupos caribe de la Guayana oriental (ver capítulo 12).

En cuanto a los estudios de antropología física realizados por nosotros, los *kunú-hana* presentan las siguientes características:

Acordando a la escala de Von Luschan, los *kunú-hana* presentan una coloración de piel que se ubica en el rango tipo 25-26 (= fototipo V, Escala Fitzpatrick) (figura 7; ver capítulo 10), descrita por Humboldt como *peculiarmente de color blanquecino*. La pigmentación observada entre los arekuna y taurepang presenta un grado de pigmentación ligeramente más oscuro (27, Von Luschan; fototipo V, Escala Fitzpatrick) que los *kunú-hana* (ver capítulo 10). El cabello presenta una textura gruesa, de consistencia fuerte y de color negro. Koch-Grünberg (1924b) había observado:

Es muy llamativo en muchos Yekuana el color blanco, casi blanco y que seguramente no se puede atribuir a mezcla con sangre europea, ya que los individuos en cuestión denotan, por lo demás, el tipo puramente indio. El

color de la piel se asemeja al del europeo del Sur, anémico. Un niño que vi poco después del nacimiento era perfectamente blanco o rosado.

De acuerdo a las observaciones del profesor Civrieux (1959):

Un estudio escalimétrico comparativo de la pigmentación de la piel entre las diversas tribus del Amazonas venezolano colocaría probablemente a los Makiritare entre los Guahibo generalmente más oscuros, y los Shrishana y Waika que parecen ser las comunidades menos pigmentadas en la región.



FIGURA 7. Rasgos físicos de *kúnu-hana* (*so'to*) de la localidad de *Mawádi-anehídi* (Culebra), Luis Díaz, guía colaborador de nuestra expedición de 1996 a la cumbre del Duida. Destaca la pigmentación muy clara de la piel (foto tomada por el autor).

Según la clasificación de Martin-Seller, los *so'to* presentan labios medios (tipo II) con una mucosa muy visible, más o menos hinchada. El pabellón auditivo está representado por el tipo tubérculo de Darwin, según la clasificación de Schwalbe. En cuanto a la forma de la cara en vista frontal muestran un tipo oval (tipo IV) con

grandes pómulos, según clasificación de Pösch. El índice nasal, da valores > 75 , clasificándose entre platirrino y mesorrino (figura 8). En cuanto al índice acromio-ilíaco, presentan un tronco rectangular.

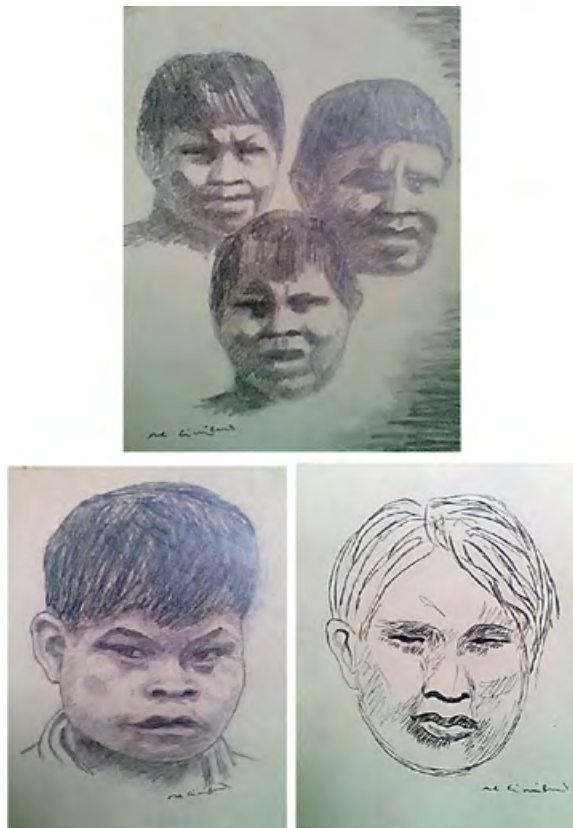


FIGURA 8. Vistas frontales de miembros pertenecientes al grupo *kunú-hana* de los *so-to*, dibujados por el profesor Marc de Civrieux durante su expedición al río Kúnu y norte del cerro Duida en 1950 (material inédito de la colección Marc de Civrieux facilitado al autor por la Sra. Gisela Barrios).

Un rasgo que pudimos observar en algunos *kunú-hana* fue la presencia de una pigmentación de color gris azulado oscuro, en la parte inferior de la espalda o tronco, conocida en la literatura antropológica como *mancha mongólica*, la cual es característica de los grupos mongoloides. Este rasgo fue señalado por el profesor Civrieux (1959) y mucho antes por el padre Gumilla quien lo describió como una «mancha ubicada hacia la parte posterior de la cintura de color oscuro» (Gumilla 1791: 82).

Otros datos antropométricos, promediados para ambos grupos de significado biotermodinámico, son: peso, $W = 64.88 \text{ kg}^{-1}$; talla, $E = 1.56 \text{ m}^{-1}$; área de superficie corporal $= 1.64 \text{ m}^{-2}$; relación de peso/área $= 39.56 \text{ kg}^{-1}/\text{m}^{-2}$; tasa de disipación de calor pasiva por área (m^2) $= 72.23 \text{ kJ}/\text{h}^{-1}$, e índice metabólico basal, $\text{IM}_b = 1549 \text{ kcal}^{-1}$ (ver capítulo 12). Estos valores son muy similares a los hallados entre los arekuna y tau-repang (ver capítulos 10 y 12).

5.1. ¿ETNOANTROPOLOGÍA FÍSICA?

Según Cayón (2017) hay que aceptar el «hecho incuestionable de que los “Otros” también hacen antropología y que sus teorías son equivalentes a las nuestras». En tal sentido, un hecho curioso de destacar es el conocimiento que desarrollaron los *so'to* para determinar a partir de técnicas rudimentarias de medición las dimensiones corporales y con ello establecer comparaciones entre miembros de diferentes grupos étnicos. Al respecto señalaba Koch-Grünberg (1924b, III: 275):

Los Ihuruana tenían una costumbre bastante extraña. Con una tira de caña midieron la anchura de nuestras cabezas, la circunferencia del cuello y del pecho, el espesor de los brazos, del vientre, de las pantorrillas, el largo de las manos, de los pies y los dedos y comparaban estas medidas con las de sus propios cuerpos.

6. LA VIVIENDA COMO CENTRO DEL COSMOS

El origen de la vivienda *so'to* viene del mito, de los orígenes. Es una semejanza de la primera casa (*atta*) que construyó *Wanadi*, el *Kusha-makari* (cerro Huachamacari) (ver capítulo 5). La casa es el modelo por excelencia de la forma en que su cultura conceptualiza el mundo (figura 9). Además de ofrecer una visualización fiel de la estructura del universo, el *atta* de los *so'to* proporciona también un patrón sobre el cual se miden los demás sistemas simbólicos. La dualidad, tan fundamental en el pensamiento de los *so'to*, se reproduce en las relaciones espacio-

FIGURA 9. Tipos de viviendas so'to (makiritare). A. *Atta*, de característica circular, representando la síntesis del universo (Foto archivo Marc de Civrieux, 1950); este tipo de vivienda de carácter comunal ha sido el centro de la cultura *kunú-hana* y es similar a la de otras etnias del grupo lingüístico caribe (e.g. *taurepang*), las cuales fueron gradualmente suprimidas por los misioneros desde tiempos históricos (ver capítulo 10). B. *Homakári*, de sección rectangular, población de *Mawádi-anehídi* (Culebra), con vista en el fondo el cerro *Kushamakari* (Huachamacari), primera casa construida (*atta*), lugar donde tuvo su origen la vida y todos los seres existentes, primigenio hogar de *Wanadi*, héroe mítico de los so'to. foto Antonio Morales, expediciones 1994-1996 (CAIAH-GTZ-PNUD).



tiempo que determinan sus vidas. Al igual que otras formas, el *atta* es el resultado de dos realidades entrelazadas: una exterior, ilusoria y material, que encierra otra interna, invisible y más poderosa. Es en esta última, en la interior, el *annaka*, donde tienen lugar todos los eventos rituales, pues se facilita la comunicación con el mundo espiritual invisible a través del vínculo directo que proporciona el poste central. Pero el *annaka* y el círculo que le rodea también reflejan la interdependencia de estas dos realidades, por lo cual son indivisibles (Guss, 1990).

Dos tipos de construcciones fueron idénticas a las observadas durante los viajes de Schomburgk (1840b, c), Koch-Grünberg (1924a), y el profesor Civrieux (1959) en su viaje de 1950 por el río *Kúnu*. La vivienda *atta*, de forma circular (figura 9A) y la *homakari*, de carácter oblongo o rectangular (figura 9B). En los tiempos de mi convivencia con los so'to pude encontrar construcciones realizadas con elementos del bosque, basados en troncos, tierra y también, alternativamente, con láminas de zinc traídas de centros poblados modernos.

7. LENGUAJE LITERARIO Y SÍMBOLOS

Quizás no haya existido una cultura selvática de mayor riqueza lingüística que los so'to. Esta apreciación se sustenta en la complejidad de su literatura que descansa en sus mitos y relatos orales (Civrieux, 2015). Si bien el pueblo so'to no desarrolló la lengua escrita, tal como la conocemos en la cultura occidental, la base de

la transmisión de su riqueza literaria ha sido la tradición oral.

La percepción que por lo general se ha difundido sobre las culturas selváticas amazónicas —y en especial sobre los así llamados por los venezolanos «maquiritares»—, es la de un pueblo indígena analfabeto, recluso en lo más inhóspito de la espesura del bosque, carente de desarrollos intelectuales como consecuencia de la falta de cultivo del pensamiento y de la reflexión humana. Una percepción similar se tuvo con el pueblo indiano, muchos siglos atrás y probablemente se conserva aún entre algunas mentes populares. Dicho pueblo durante siglos, si bien careció de escritura para sostener la transmisión de su legado cultural literario (Vedas, Brahmanas, Upanishads, Puranas) expresado en una de las lenguas más elaboradas por el hombre —el sánscrito—, fue la tradición oral el recurso que permitió sostener ese legado de generación en generación, basado en estrictas normas gramaticales y de fonética de los libros por ellos concebidos (Monier-Williams, 1979; Whitney, 1981). De una manera semejante ocurrió con el *Watunna* de los so'to (Barandiarán, 1962; Civrieux 1992, 1998).

Según Guss (1989), quien llevó a cabo dos importantes trabajos de campo en 1976 y 1984, la sociedad *yekú-hana* posee solamente dos contextos en los cuales la tradición mítica recibe una plena expresión: en las imágenes de las cestas y en las canciones. Son estas las que sustentan la tradición oral y la forma de relatar las historias. En el caso de las cesterías circulares (figura 10), el análisis del esquema gráfico de la iconografía (basado en una interrelación de formas geométricas intercambiables entre anima-



FIGURA 10. Las cestas proporcionan una expresión pictográfica y simbólica de la conceptualización del universo como soporte material donde se integran el mito y la cultura. En la imagen se aprecia la representación del murciélago *Déde* (izq.) y la rana (Kawao sensu Civrieux-Guss; Kué-kué sensu Brewer-Carias) (der.) (tomado de Brewer-Carias, 2019).

les y elementos antropomórficos) indica que los pictogramas revelan un nivel profundo, en el cual el conocimiento mítico se organiza (Severi, 2012; Brewer-Carias, 2019). Según Guss (1990), como «todas las cosas hechas» (*tidi'uma*), las cestas están destinadas a ser retratos de la sociedad. Si bien, Guss no reconoce la existencia de una narrativa de la tradición mítica en una estructura basada en un solo cuerpo organizado cumpliendo una secuencia cronológica en los eventos descritos, como bien lo registraron el profesor Civrieux (1959, 1992) y Daniel Barandiarán (1962). Es muy probable que se deba a las condiciones de transculturización que pudieron afectar la estructura del *Watunna* entre 1950 y la época de las entrevistas de Guss (Luzardo, 1981; Brewer-Carias, 2019), y también, lo cual ha sido reseñado por Civrieux, a la resistencia de los informantes *so'to* a revelar el *Watunna* abiertamente a cualquier persona extranjera (Civrieux, 2015).

Sin embargo, los *so'to* (*kunú-hana* y *yekú-hana*) conocían un lenguaje simbólico e ideográfico que les permitía definir no solo elementos aislados o ideogramas simples, sino que estructuraban con múltiples pictogramas una idea más compleja, relativa al relato o pasaje del mito que pretendían escenificar y del que buscaban una representación material cercana a lo que conocemos hoy como escritura (figura 11)

(Civrieux, 1992, 2015; Brewer-Carias, 2019). Esta habilidad y conocimiento no nos debe parecer sorprendente si recordamos los testimonios sobre la complejidad y diversidad de elementos pictográficos que las naciones indígenas, desde épocas precolombinas, ya elaboraban sobre las rocas en la región del Amazonas-Orinoco (Crevaux, 1883; G. Marcano, 1889b, 1890; Koch-Grünberg, 1907; Cruxent, 1950; Hugh-Jones, 2016; Riris 2017).

En mis encuentros y convivencias con los *kunú-hana* pude registrar tendencias en el comportamiento social y emocional que reafirman las observaciones realizadas por otros exploradores (Civrieux, 1959; Barandiarán 1962). Por lo general, el *kunú-hana* exhibe un buen humor. Sabían reconocer el buen sentido de gestos, tratos y conductas de los llamados por ellos *Yaranabi* (*Napó* en yanomami), por lo cual las risas no dejaban de expresarse en cada momento. De igual modo, la interacción social observada entre ellos, en sus momentos de descanso nocturno, alimentación o conversaciones, siempre fue sin excepción cargada de una intensidad afectiva.

Cuando reconocen cualidades especiales en un *Yaranabi*, lo llaman *Wishakono*, que aparte de significar amigo también posee un significado muy especial de hermano. El trato entre ellos como entre padres e hijos y con sus espo-

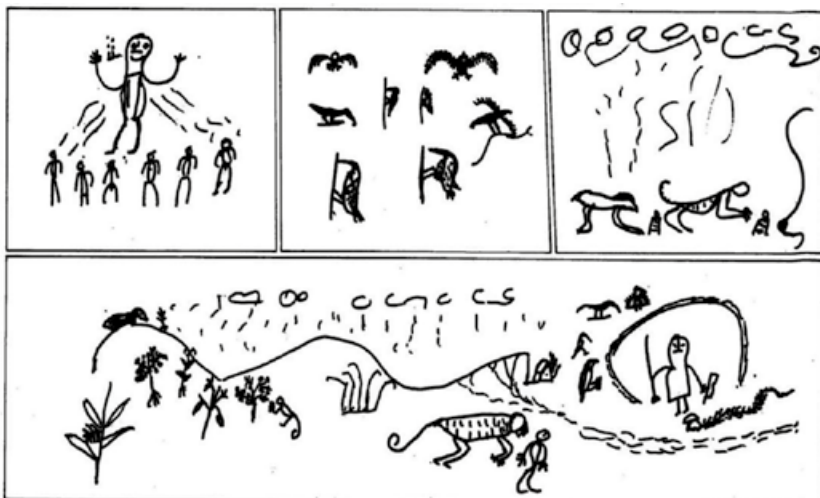


FIGURA 11.
Representación
ideográfica del pasaje
del Watunna
correspondiente al
origen de las
actividades de tala y
siembra y la aparición
del conuco, a partir del
derrumbamiento del
Gran Árbol de Vida del
Marahuaka (mito de
Semenia) (tomado de
Civrieux, 1992) (ver
capítulo 5).

sas fue realmente respetuoso y con gran significado de atención, simpatía y amor. Su carácter servicial y colaborador, a parte de su fortaleza física, fueron rasgos que explican por qué los primeros exploradores españoles se sintieron atraídos para reclutarlos como sirvientes en sus colonias y fuertes militares. Estos rasgos también fueron apreciados entre los empresarios caucheros y madereros del Alto Orinoco en el siglo xx y más recientemente entre quienes los explotan para el trabajo en las minas (ver sección 11.10) (Civrieux, 1959; Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé, 2020).

Algunos ejemplos de expresiones empleadas que reflejan su carácter jovial y sociable son dados a continuación:

Akinimana: saludo
Anaco najana: quien estuvo allí
Aqueene maaana: cómo estás
Aqueenemato: cómo están
Amiyekato: tenemos hambre
Anacematata-amado: cómo te llamas
Ashisha: muy bien
Awijena: tener hambre
Chānōguena: gracias
Daguachiri keteyi: invitación a comer
Eshamane: dónde está
Kaguanchinteyiema: invitación a comer para dos personas
Karomatoye: deliciosa comida
Katateréua: despedida hasta el día siguiente
Machemo: andemos
Machemo: ena: andemos de inmediato
Mache: andemos (dos personas)

Mamumajoje: tener aprecio a otra persona
Metanā: escuchaste ese sonido
Öönnöcösewa: yo quiero dormir
Wonina wonana: dormir
Weshieje: afecto, aprecio, amor
Wijumma: Yo deseo
Wishokona: amiga
Wishakono: amigo

La percepción y las dimensiones alcanzadas por los *so'to* se pueden reconocer por el inventario de términos empleados para identificar y catalogar todos los elementos que componen los distintos niveles taxonómicos de su cosmogonía:

Atey: banco-jaguar
Cusucusu: ardilla
Da' todo: fuerza o energía vital
Kanwa: cesta
Eneku: serpiente macaurel (*Lachesis mutus*)
Esheu: zorro
Fademo: oso hormiguero
Gori: mujer
Jarakaru: mono blanco
Jawi: paují
Jöö: cerro
Huio: dueña de las aguas, es la madre de todos los peces y representa la «Gran Serpiente»
Kadiio-ewiti: espíritu del Duida
Kajaiyú: arañas (= *Theraphosa blondi*)
Kannoto: serpiente mapanare (*Bothrops atrox*)
Karuay: guacamaya roja
Kasakeré:
Kawadhi: venado
Kawao: rana cornuda (= *Ceratoprys cornuta*)
Kayuyu: mono araña
Kuchyamare: *kajaka* hongo
Kudumu: zamuro
Kurikuri: loro
Lumi-kero: líquen del género *Cladonia* (*C. miniata*)
Madashishan: escudo-lanza para luchar contra los animales brujos
Mahuo: manatí
Makako: lagartijo
Manuwa: jaguar
Marero: guacamaya verde
Muna: tonina
Nonejena: líquen
Nunā: luna
Nañudi: perro de agua
Odonā: lapa
Orijo: hemíptera

Shajoco: tucán oscuro
Shii: sol
Tedadema: serpiente coral (*Micrurus psyche psyche*)
Tuna: agua
Turamuru: liquen del género *Cladonia*
Tuna-herone: especies de líquenes del género *Parmotrema*
Uachedi: danta o tapir
Udaya: pléyades
Wanadi Jiñamohidi: rana o sapito minero (= *Dendrobates leucomelas*)
Waraki: tucán
Washadhi: danta
Watamo: morrocoy
Wayamú: tortuga
Wönata: escorpión
Wüwajunmo: odonatas
Yadacadu: mono pequeño

8. ETNOASTROBIOLOGÍA

La astrobiología se ha definido como el estudio del origen, evolución y destino de la vida en el universo (Chela-Flores *et al.*, 2000, 2001; Palacios-Prü y Marcano, 2001). El estudio de los orígenes de la vida sobre la Tierra, del hombre y del universo no le pertenece con exclusividad al hombre moderno. Cada cultura tiene su interpretación de la creación, a través de la cual intenta explicar de dónde procede el universo y todo lo que contiene. Para las culturas mal llamadas *primitivas*, estos mitos no son simples cuentos de ancianos. Ellos relatan historias que comportan significados sociales, los cuales ubican coherentemente al individuo en el mundo donde vive.

Nuestra cultura moderna tiene una historia sobre los orígenes de la vida y el universo, sin embargo, las bases del pensamiento sobre los cuales descansan nuestras interpretaciones podrían parecer más adecuadas para la comprensión de los acontecimientos relativos al mundo físico en el que vivimos. Las interpretaciones de las culturas indígenas acerca de cómo se formó el universo y la vida, incluyen muchos elementos y razonamientos que se acercan a una *lógica* científica moderna, la cual «ha considerado su ejercicio intelectual como si fuera el único y exclusivo en toda la historia de la humanidad» (Pratt, 2011). De hecho, las concepciones míticas

que establecen los *so'to* respecto al origen de todo lo existente, incluyendo el hombre, refiere el alcance astrobiológico que logró dicho pueblo basado en su experiencia y cosmovisión: *Watunna* (Barandiarán, 1962; Civrieux, 1992, 1998).

8.1. LOS ORÍGENES

Según la mitología *so'to*, al principio de los tiempos donde no había separación entre el cielo y la tierra (*Kahuña*, el caos) antes de la creación del universo existente, solo existía *Kamuña*, el sol eterno, fuente suprema y eterna de *Do'tadi*, la fuerza y energía vital que se encuentra detrás de todo lo existente. Es en *Iadiña kuwa* donde *Kamuña* existe y el centro de ese mundo es el lago mítico *Akuéna*, custodiado por las poderosas fuerzas eléctricas de *Dinushi* (*Electrophorus electricus*). La tierra era un mundo desolado, sin sombras, sin aguas, estéril, que no representaba interés para *Kamuña* descender con el fin de crear criaturas. De tal modo, eclosionó su primera emanación vital, a quien decidió mandar a la tierra para desarrollar un proceso creativo y evolutivo: *Wanadi*. Lo creó recurriendo a un cristal de roca (cuarzo, *wiríki*), absolutamente cristalino, «limpio como el agua y brillante como la luz» (Civrieux, 2015).

Luego, fabricó un cigarro con las hojas de la planta *Kahuai* (tabaco); le prendió fuego y se lo llevó a la boca. Cogió el cristal en su mano, sopló sobre él una bocanada de humo color del cielo, y el humo envolvió el cristal. Entonces vibró el *Wiriki*, lanzó relámpagos, tronó como tempestad. Al disiparse la nube de la vida, apareció la piedra luminosa, transformada en un ser humano inmortal. Así nació *Wanadi*, el extraordinario hijo del sol. El *Wiriki* era mágico, la planta *Kahuai* también, la piedra como la hoja contenían el germen de la vida. Entre los Guarekena de filiación lingüística arawak (Anduze, 1974; González, 1980), quienes habitan en el Medio Orinoco, existe la misma interpretación acerca del poder inherente en las piedras de cuarzo, las cuales poseen la capacidad de generar descargas eléctricas y ocasionar tormentas (González, 1980: 84).

Esta concepción asume el principio de los tiempos como un mundo donde reinaba el caos, el equilibrio termodinámico (*Kahuña*). Es un concepto que aunque pareciera básico, presenta una gran profundidad en su desarrollo y en su analogía con las concepciones modernas. *Odo'sha*, es concebido como la condición opuesta, esto es, el desequilibrio termodinámico:

Es el mundo del perpetuo movimiento, de la agitación, de los cambios, el mundo de las guerras, del trabajo, de las enfermedades y de la muerte. También se llama el mundo del engaño. Todo lo que hay en él, incluso la muerte, no son más que falsedades e ilusiones... Esa percepción intuitiva de un mundo visible falso y decepcionante, no deja de presentar mucha analogía con la noción filosófica vedantina de "Maya" la ilusión cósmica (Civrieux, 1992: 23; ver capítulo 12, sección. 11.6).

En este relato sobre los orígenes, el proceso de diferenciación y ordenamiento del universo incluye elementos como la electricidad o relámpagos, el calor o fuego, el sílice o cristal, gas, torbellinos que como una *nube de vida*, darían lugar a los primeros organismos. En nuestra cultura occidental estos elementos son reconocidos interviniendo en los procesos que habrían formado a las primeras moléculas y estructuras prebióticas en la Tierra primitiva (Chela-Flores et al., 2000, 2001), lo cual fue hipotéticamente concebido inicialmente por Darwin en 1871 y llevado a la demostración experimental por primera vez por Stanley Miller en 1953 (Palacios-Prü y Marcano 2001).

Después que *Wanadi* creó su casa, el *Kushamakari*, se sintió triste y solo (ver capítulo 5) —relata el mito *so'to*—, lo cual lo llevó a desarrollar un esfuerzo estratégico para la creación a través de otros seres (sus madres) de los seres vivos que hoy pueblan la tierra (Civrieux, 1992, 2015).

Por lo menos, pensaba, si yo tuviera una madre, pudiera jugar con ella a la pelota *Kóshi*, eso sería divertido, también ella me contaría largas historias de animales. ¡Ay de mí! Es el caso que yo no tengo madre, porque mi padre decidió que yo no lo necesitaba. Eso no es justo; no puedo vivir en esta soledad, sin hablar

jamás con nadie. Yo mismo me haré una madre. Así pensaba *Wanadi*. Luego abrió una bolsa hecha con piel de mono que llevaba colgada del pecho, saco de allí unas cuantas cosas y se puso a fabricar la primera *Maraka* (figura 12) que se hizo jamás en nuestra tierra. Así cuentan. Sacó tres *Wiriki*, tres cristales de cuarzo de la bolsa secreta de piel de mono y tres hojas secas de *Kahuai*. Todo esos lo había traído del cielo, era su herencia de su padre el sol.

En posesión de esos tres sagrados atributos: las bocanadas de *Kahuai*, la *Maraka* y los *Wiriki*, *Wanadi*, dueño de la vida y de la muerte, empezó a crear de la nada seres vivos, a matar y resucitar criaturas. Para hacer la *Maraka* metió los *Wiriki* por un huequito de una tapara y lo tapó, dio forma y vida, mágicamente en la tierra a la primera mujer, llamada *Kumariawa* que reconoció como madre porque él había nacido sin madre. La madre *Kumariawa* contribuyó con la ayuda de otros personajes místicos y animales, a la fructificación del primer árbol, la madre yuca (*Manihot utilissima*) sobre la tierra. Ese árbol dio origen a todas las plantas, a todos los animales terrestres, a la primera lluvia y las fecundas aguas.

Wanadi creó una segunda mujer, *Kaweshawa*, que a su vez dio a luz a todos los animales terrestres que poblaron la tierra y se constituyeron en la primera humanidad de la tierra; creó también las aves y los peces.

8.2. CRONOLOGÍA

La noción del tiempo alcanzada por el cerebro humano, se pudiera apreciar en su habilidad de fragmentar en unidades los espacios de tiempo musical, basados en notaciones conocidas como negras, blancas, fusas, semifusas, que permiten componer con gran detalle una obra. La complejidad y armonía de dicha obra denotan la genialidad del compositor. Por analogía, la división de los acontecimientos cósmicos en distintas escalas o unidades de tiempo lograda por los *so'to* requiere de una prolongada interacción y compenetración en los ciclos y sus partes que existen en la naturaleza. A diferencia de otros grupos étnicos que habitan la selva amazónica (e.g. *sanema-yanoama*), los *so'to* adquirieron una noción muy elaborada del tiempo, la cual parte de la utilización del movimiento diurno del sol (*Shi*) para el establecimiento



FIGURA 12. Instrumento ritual (*maraka*) empleado por *Kamuña* en la creación del primer ser viviente, *Wanadi*, y por este para crear a su vez a las mujeres responsables de la creación de todo lo existente en la tierra, e.g. plantas, animales, minerales, ríos y tierras. El mango de la *Maraka* tallado en madera es una obra maestra del arte *Kunu-hana*, cuya belleza puede parangonarse con los mensajes más significativos del genio creador amerindio; la escultura evoca con poderosa expresión a los dioses *Setawa kalina*, instructores de los shamanes terrestres, en actitud de meditación, de inmovilidad (Civrieux, 2015). Colección etnológica Marc de Civrieux (foto del autor).

de su horario, de las fases de la luna (*Nuna*) para su calendario mensual y de las estrellas, y las Pléyades (*Udla'há*) y el cinturón de Orión (*Udla'há nákomo*) para su calendario anual (Civrieux, 1974, 2015).

Adicionalmente, en su cronología figura la concepción de tres ciclos o eras de vida (ver capítulo 12, sec. 11.1), en la cuales se registraron cambios referentes a la supremacía que poseían

los animales frente al hombre en la facultad de hablar y dominar la Tierra. El primer *Wanadi* que presidió en el primer ciclo fue *Seruhe Wanadi*, al cual le sucedió *Nadei' Umadi Wanadi* quien dominó en el segundo ciclo o era *Kúnu-hana*. *Nadei' Umadi* trajo *Huehanna*, una bola como de piedra, de concha gruesa con seres dentro, seres de *Kahuña* (el caos); luego sopló sobre un polvo de cuarzo y así creó a *Atta Wanadi*, el último *Damodede* de *Wanadi*. El hombre anterior era distinto al de ahora, podía adquirir formas de animales. *Atta Wanadi* rige el tercer ciclo o mundo actual: creó al hombre nuevo, al de hoy. Lo hizo con barro y creó muchos pueblos (Civrieux, 1992, 1998, 2015).

8.3. RELACIÓN HOMBRE-UNIVERSO

Los *so'to* se han distinguido de muchas otras etnias amazónicas por el conocimiento y significado que obtuvieron sobre los cuerpos celestes para definir el inicio de sus actividades de caza, pesca y siembra.

Las actividades de siembra están coordinadas con la posición en el firmamento de las Pléyades (*Udla'há*). De tal manera, dividen el año en una primera mitad donde estas estrellas se encuentran en una fase decreciente, con su ocultamiento poco antes del amanecer, llamada *Ko'nabai* (enero-junio), y otra mitad donde se halla en una fase creciente, con su aparición al amanecer hacia el este, conocida como *Wueddu* (julio-diciembre) (Fuchs, 1964; Civrieux, 1974).

Según la tradición *Watunna*, los primeros hombres, los cuales poseían la gran sabiduría, vivían en el *Kushamakari* y en ese entonces no existían estrellas en el firmamento, el cual era oscuro. Sería a través del turpial (*Ahishamá*) y la rana (una especie de *Dendrobatidae* azul y verde), que estos hombres pudieron escapar de la tierra de las amenazas de *Kuamashi* y llegar al firmamento (figura 13). El turpial (*Ahishamá*) y la rana (*Kükü'tto*) habrían construido una escalera (el bejuco cadena) a través de la cual ascenderían *Udla'há* y su tribu, para convertirse en las Pléyades (*Udla'há*) y en el cinturón de Orión (*Udla'há nákomo*), el padre de los *Udla'há*. *Kuamashi* llegó también a ascender al fir-

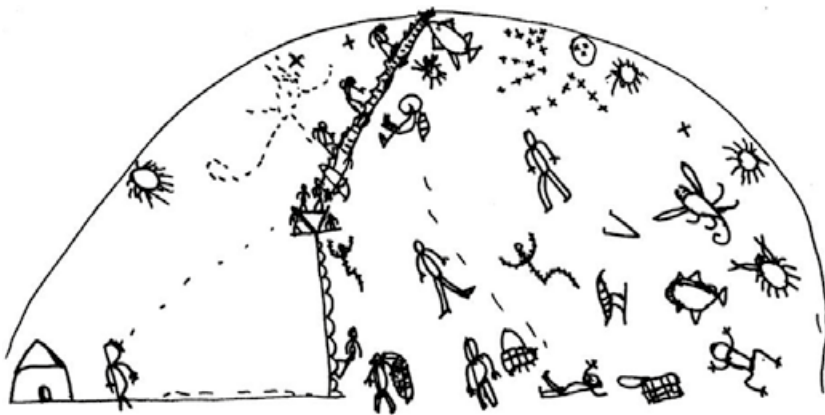


FIGURA 13. Según el profesor Civrieux (1992, 1998, 2015) la tradición oral mítica (*Watunna*) está soportada a través del desarrollo de representaciones pictográficas. En ellas, cada elemento del relato adquiere forma y encierra la idea que transcribe la historia de acontecimientos en un orden lógico y coherente. En la imagen representación pictográfica del mito del ascenso de los hombres al cielo nocturno y su transformación en estrellas (tomado de Civrieux, 1992).

mamento convirtiéndose en Venus en su condición de lucero del atardecer. El turpial (*Ahishamá*) se convirtió en Marte.

Cuentan los viejos que las primeras estrellas creían haber llegado al Cielo; lo que buscaban era el Cielo, cuando huyeron. No pudieron habían matado, habían comido carne de gente; por eso, no las dejaron. El dueño de las Tijeras, guardián de la Puerta del Cielo, no dio paso. No vieron la, luz de *Kahuña*.

Se quedaron acá, más abajo, de este lado de la Puerta. Hicieron sus casas en el país de la noche, en la negrura: allí están ahora. Allí también vive, *Nuna* la luna. Aquello no es el Cielo. Nosotros lo llamamos cielo de noche. Es un engaño, un país oscuro. Asimismo es engaño el cielo que vemos de día, donde caminan el sol, la lluvia, el trueno, los pájaros, la nube. Solo podemos ver cosas de este mundo. El verdadero Cielo es invisible. Allá no hay luceros, sino *Wanadi* alumbrando solo. No hay oscuridad, noche ni día. Luz siempre, luz nada más. Las estrellas, la luna, el sol no van a vivir siempre. Ellos van a caer cuando acabe esta Tierra; van a morir juntos con nosotros, con *Odo'sha*. Entonces *Wanadi* volverá; se podrá ver el Cielo de verdad; su luz no se apaga. Eso es todo (Civrieux, 1992).

La importancia de las estrellas que corresponden a las constelaciones de Tauro y Orión se extiende también, como vimos antes (capítulo 10), a sus vecinos los taurepang de la cuenca del río Caroní. De igual manera, se encuentra bastante extendido portando el mismo significado en la determinación de un calendario anual para la agricultura, entre otras culturas amazónicas y amerindias (Girard, 1976). Evi-

dencias arqueológicas se registran en el Orinoco Medio (figura 14) (Riris, 2017) y principalmente en la Guayana oriental, representadas por la existencia de cúpulas siguiendo el orden de las estrellas de Tauro y Orión, las cuales en el caso de miembros de la comunidad taurepang de Eremak en la época de nuestra incursión en 1987, las llenaban de agua en la época de sequía (abril) para pretender acelerar el rápido inicio de las lluvias (capítulo 10,).

La mujer *so'to* estaba en el conocimiento acerca de la influencia que ejerce la luna en el control de la actividad menstrual. Esta función tiene un ritmo de veintiocho días, cercano a las fases de la luna (27.3 días).

Según la tradición oral (*Watunna*), la cual le ha sido narrada recientemente al autor por su única intérprete sobreviviente en la cultura occidental, la Sra. Gisela Barrios (figura 15), «*Frí-mene*, la hermana de *Nuna* (el hombre Luna), protegió en su vientre el *Huehanna* (el germen de la vida) que robó *Nuna* a *Wanadi*. *Nuna*, al



FIGURA 14. Cúpulas presentes en el raudal Picture, Orinoco Medio, las cuales presentan una similitud con la organización de estrellas en el firmamento de la constelación Cruz del Sur (tomado de Riris, 2017).

darse cuenta de aquello, esperó a que su hermana durmiera e intentó sacar el *Huehanna*, maltratándola con la mano y provocándole el sangrado. Se dice que las manchas de la luna, fueron ocasionadas por *Frímene*, cuando se llenó de aceite de caruto para descubrir quien en la oscuridad la maltrataba» (Civrieux, 1992, 1998).

9. ETNOZOOLOGÍA Y MITO

Al estudiar la diversidad animal, es prácticamente imposible podernos desvincular de la relación que estos tienen con el hombre silvestre (Civrieux, 1974), quien ha influido desde tiempos atrás definiendo presiones selectivas y estructuras tróficas que lo convierten en parte inseparable del ecosistema en la selva.

Como hemos podido constatar, a partir de encuentros con las etnias del Alto Orinoco, y a



FIGURA 15. Gisela Barrios capturó la esencia de todo el conocimiento referente al *Watunna*, obtenido durante décadas por el profesor Civrieux. Siendo su compañera de vida, representó su discípula y en el presente es la única sobreviviente en el mundo occidental heredera de su legado.

partir de las referencias de otros investigadores que han registrado la cultura de los pueblos amazónicos (Taylor, 1974; Posey, 1986; Paoletti y Dufour, 2005; Naveda-Rodríguez y López, 2006; Araujo y Becerra, 2007; Civrieux, 2015; Lyra-Neves *et al.*, 2015), la etnozootología se puede definir primariamente de acuerdo al significado mítico que los animales tienen en la cultura, y secundariamente en función al uso potencial y real que el animal posee como fuente de energía o alimento, todo ello determinado por las características del ecosistema. El significado mítico del animal indudablemente ha venido condicionando desde hace mucho tiempo tanto las prohibiciones o los modos como pueden ser aprovechados los vertebrados e invertebrados para su consumo, a través de la caza, pesca o recolección, configurando de tal manera la dieta alimenticia (Taylor, 1974; Civrieux, 2015; Alves y Souto, 2015). El rol cultural de cada animal basado en el mito debe tener un origen muy remoto, que se puede perder en el pasado del grupo humano. Este origen difícilmente es capaz de reconstruirse, pero parte de su significado podría descansar en estructuras arquetípicas (Jung, 1983, 1984; Jones, 2003). Según algunos autores, estas estructuras podrían ser transmitidas más por la cultura a lo largo del tiempo que por la biología (herencia) (Roesler, 2012), mientras otros autores siguen reconociendo la base genética de su carácter funcional (Knox, 2003). En el pasado remoto, cuando el mito era *incipiente* el *instinto*, junto a la necesidad de supervivencia, pudieron gobernar sobre el hombre silvestre imponiéndose sobre el pensamiento mítico (Young, 1976).

9.1. ANIMALES DE PODER

En nuestra incursión por las laderas inferiores de la cara sur del cerro Duida en 1994, fuimos guiados por el shamán *so'to* (*kúnu-hana*) de la población de La Esmeralda, Aniseto (ver prefacio), quien nos comentó acerca de la importancia de respetar al *espíritu del Duida* (el espíritu guardián del cerro y de todas las especies, que en el pensamiento mítico *kúnu-hana* es el *Sadashe*, y el de la cumbre del Duida, es el *Sadashe Kadio-ewiti*) y de no enojarlo con nuestras

acciones. Debido a la extracción de muestras animales de parte de los zoólogos (ver capítulo 8 para una descripción de las colecciones), Aniseto manifestó una inmensa preocupación y justificaba la necesidad de implorar peticiones de perdón al espíritu del bosque por tales acciones. En una ocasión, uno de los zoólogos decidió utilizar trampas para capturar insectos empleando pescado, el cual al pasar los días y semanas fue descomponiéndose. Ante la prohibición por parte de Aniseto de utilizar este recurso e introducirlo al bosque, el zoólogo le hizo ver que había descartado la carne en descomposición antes de iniciar el viaje exploratorio. En realidad no fue así. Un día, Aniseto tuvo un sueño, en el cual el espíritu del Duida (*Kadiio-ewiti*) le advertía que se estaba introduciendo la *muerte* al bosque y que de no desistir tomaría venganza con la vida de la única mujer que nos acompañaba como parte del equipo científico de la expedición. «Vivimos la época donde los animales y las plantas disponen de poca agua, por la sequía, todos claman de sed y la caza escasea por esa razón. No debemos llevar la muerte cuando el cerro y los bosques requieren vida». Además, advertía que el zoólogo no subiría el Duida en represalia por tales acciones. Resulta que cuando iniciamos el ascenso por el costado suroeste a través de una pendiente fuertemente pronunciada, el zoólogo empezó a manifestar una debilidad y una crisis de nervios y asfixia, por lo cual tuvo que retroceder y regresar al campamento base. Aniseto dijo: «El espíritu guardián del Duida (*Suamo o Sadashe Kadiio-ewiti*) lo advirtió y el zoólogo pensó que iba a salirse con la suya. Simplemente no obedeció y cumplió su castigo». De tal manera, que los especímenes zoológicos procedentes de la cumbre y laderas de la cara sur, fueron colectados por Ligia Galíz y por el autor durante esta expedición, quienes pudieron lograr ascender a la cumbre porque el «*Sadashe Kadiio-ewiti* así lo permitió».

Como se puede apreciar a partir de este relato y experiencia en la *alteridad*, el significado mítico puede adquirir otro dominio, el cual está asociado a un escenario en el que el guardián del cerro Duida —*Sadashe*— interactúa con el animal y garantiza su preservación y existencia. En la mentalidad *so'to*, las interrelaciones entre

los seres vivos, incluyendo el hombre, adquieren una gran complejidad. No existe una distinción clara entre el hombre y el animal ya que este, según el mito de los ciclos de existencia o creaciones (ver capítulo 12; Civrieux, 1959, 2015), era superior en facultades al hombre, quien se apoderó del habla y la razón y convirtió al animal en objeto de consumo como parte de un castigo, el cual merecía por haber transgredido el *orden cósmico*.

En la mitología *kúnu-hana*, los animales (e.g. aves, lagartos, anfibios, insectos, mamíferos, serpientes) también pueden representar aliados de las dos fuerzas que rigen la vida y la muerte, a saber, *Wanadi* y *Kahú* y además tener vínculos entre ellos a pesar de representar bandos opuestos (Civrieux, 1959, 2015). Por ejemplo, lo vemos en el caso del lagartijo (*Makako*) y el loro (*Kuri-kuri*), los cuales constituyen aliados de *Kahú*:

Esta vecindad tuvo funestas consecuencias a partir del día en que *Kahú*, el más poderoso de los espíritus malignos, mató a la madre de *Wanadi*. Apenas enterrado de tan grande desgracia, *Wanadi*, usando sus poderes mágicos, ordenó que el cuerpo de su madre se levantara del lugar donde había sido enterado. *Kahú*, alerta frente a las posibles reacciones de su potente enemigo, había mandado al Loro para que vigilara el cuerpo enterrado y para que le avisara en cuanto observase algo anormal en la sepultura. Así fue que el Loro voló hacia *Kahú* para informarle que el cuerpo estaba saliendo paulatinamente de la tierra. El brujo siniestro mandó enseguida al Lagartijo a los lugares de los acontecimientos con instrucciones para que hirviera agua y la echara encima del cuerpo recién resucitado. De esta manera la madre de *Wanadi* sufrió terribles quemaduras y su cuerpo volvió a hundirse bajo los efectos del maleficio del Lagartijo (Civrieux, 1959).

En cambio en el mito etiológico, cuando *Wanadi* descendió al mundo y no había sido creado nada aún, el lagartijo lo acompañaba como su principal aliado en su andar sin rumbo (Civrieux, 2015: 22):

Wanadi no estaba solo en la tierra, un lagartijo seguía sus pasos, se detenía junto con él y dormía junto con él, sin abandonarlo jamás. El lagartijo era el otro yo de *Wanadi*, compartía

con él un mismo espíritu y era el doble, el nahual del hijo del sol, así dicen.

Este carácter ambiguo del significado mítico del animal entre los *so'to* fue reconocido también por Severi (2009, 2012), quien destaca además la visión de *cambio y transformación* y de dualidad implícita, que caracteriza a la mentalidad *so'to* (ver capítulo 12):

Como hemos podido apreciar, las dos ideas centrales de estos mitos son de oposición constituida por grupos de caracteres y un proceso constante de transformación que los afecta a ellos. Estas metamorfosis a veces toman dos formas distintas. Por una parte, están las ideas de criaturas diversas (tales como *Odosha*) quienes adoptan la forma de una serie completa de seres diferentes. Por la otra, este proceso permanente de metamorfosis (donde lo bueno es necesariamente el resultado de una transformación de lo malo), puede conducir a criaturas con una capacidad de ambigüedad constitutiva, la cual es tanto positiva como negativa.

En el caso de *Wanadi*, su identidad es más compleja, en cuanto representa una entidad mítica que abandonó su estadía o presencia en este mundo y, sin embargo, adquiere también representación permanente, a través del pájaro carpintero (*Phloeoceastes melanoleucus*) quien comparte su fuerza y poder (Civrieux, 2015).

Los animales también pueden constituirse en aliados de los hombres, como *espíritus auxiliares* o como *animales brujos*, en este caso asistiendo a los shamanes. En el caso de considerar a un animal *espíritu auxiliar*, es cuando el padre identifica a ese animal que pasará a convertirse

en el *alter ego* o alma acompañante del hijo por el resto de su vida y el cual no podrá cazar bajo ninguna circunstancia, en tanto afectaría la vida del hijo (Civrieux, 1959, 1992, 2015). Ejemplos de animales auxiliares son: la tonina (*muna*), el mono blanco (*jarakaru*), el perro de agua (*nañudi*), el zorro (*esheu*), la danta o tapir (*uachedi*), el manatí (*mahuo*), el oso hormiguero (*fade-mo*), la lapa (*odona*), entre otros. No obstante, otros individuos de las mismas especies sí pueden ser cazados cuando no cumplen dichos roles. Por ejemplo, la danta (*Tapirus terrestris*) constituye una fuente de alimento consumiendo totalmente su carne y vísceras. Las uñas se emplean para la fabricación de artesanías que luego son vendidas. Adicionalmente se emplea el hígado como un augurio para la caza (Naveda-Rodríguez y López, 2006).

Los *animales brujos* ayudan al shamán en su tránsito por otros mundos y en la búsqueda de acuerdos o contactos con espíritus de otros animales (Civrieux, 1959, 1991, 2015). El shamán puede disponer de cualquier animal del bosque para sus propósitos utilizando su fuerza o energía vital (*Da' todo*), sin embargo, es el jaguar (*Manuwa*, marido de la rana cornuda *Kawao*) el aliado más importante, puesto que posee el poder necesario para lograr su magia (figura 16). Al respecto, Koch-Grünberg (1917, I: 293) relataba una anécdota con los *so'to* donde el jaguar se convertía en shamán:

El jaguar aparentemente de edad, no se deja intimidar. Se nos acerca hasta diez pasos de distancia gruñendo furiosamente detrás de un arbusto de algodón, al lado de la entrada de la casa... Por fin la bestia salta por sobre el claro y se pierde aullando y gruñendo enojado.

FIGURA 16. Banco (*atey*) elaborado en madera sólida por los *kúnu-hana* representando la forma del jaguar (*Manuwa*, 'animal brujo'), empleado por el shamán en los ritos de iniciación. El banco es construido por los iniciados durante la noche y en la oscuridad de la vivienda (*atta*), dado que en la creencia basada en el *Watunna*, todo acto de creación y procreación requiere de la oscuridad, en tanto evoca las condiciones primigenias (caos) del universo (Civrieux, 2015). Colección etnológica Marc de Civrieux (foto del autor).



damente en la selva. *Kaikushi* sigue temblando de excitación por mucho rato, pero de ahí en adelante nosotros ponemos los rifles cargados, listos para disparar, al lado del chinchorro. Cuando yo le cuento después de algunos días nuestra aventura nocturna a *Manduca*, él dice: -No era ningún jaguar, era un piache que quería llevarse su banco. Yo le contesté: -¿Por qué no me lo dijo? Yo se lo hubiera puesto afuera.



FIGURA 17. Escudo-lanza (*madashishan*, izq.) y armas defensivas (der.) empleados por el shamán *kúnu-hana* para combatir animales brujos o espíritus enviados a él por otras fuerzas o shamanes enemigos; piezas elaboradas en madera sólida de alta densidad, colectadas por el profesor Marc de Civrieux en comunidades *so'to* del río *Kúnu* (Cunucunuma) durante su expedición de 1950. Colección etnológica Marc de Civrieux (foto del autor).

En sus desacuerdos con los espíritus de otros animales, el shamán puede recurrir a artefactos por él fabricados que representan «armas ofensivas» (especie de tridente de madera) y «armas defensivas» (*madashishan*, escudo-lanza de madera) (figura 17). Los animales brujos, según la interpretación de la me-

tamorfosis en el pensamiento *so'to* (Severi, 2009, 2012), podrían constituirse en aliados o en enemigos del shamán, si otro shamán ataca a este sirviéndose de ellos para tal fin. Los animales brujos están presentes en el bosque pero como un lugar simbólico de fuerzas oscuras, el cual se opone a la choza, conuco o poblado. Es allí donde residen esos animales que pueden adoptar cualquier forma y atributo.

Ñomo, protegida de *Odosha*, quien es inseparable de *Kahú*, la fuerza opuesta a *Wanadi*, se considera dueña de las serpientes venenosas (*Awidi*); los *kúnu-hana* incluyen dos especies de mapanare, *Eneku* (*Lachesis mutus*) y *Kannoto* (*Bothrops atrox*), y a *Tedadema* (*Micrurus psyche psyche*), hijo de *Ñomo* (Civrieux, 2015). Por otra parte, *Huio* quien constituye la dueña de las aguas, es la madre de todos los peces y representa la «Gran Serpiente», muy probablemente relacionada con la anaconda (figura 18).



FIGURA 18. Representación de la Gran Serpiente *Huio* sobre un taparrabos femenino colectado por el profesor Marc de Civrieux en comunidades *so'to* del río *Kúnu* (Cunucunuma). Colección etnológica Marc de Civrieux (foto del autor).

A la ranita *Colostethus shrevei* (Dendrobatiidae), la cual es endémica a los cerros Duida y Marahuaka (La Marca, 1996), los indígenas *so'to* le dan la denominación de *Wishi-Mama*, y a *Eleutherodactylus* sp. de *Muruju-Kudeni*; un reptil del género *Plica* sp. lo reconocen bajo el nombre de *Kasú-Furaja* (Tropiduridae) (La Marca, 1996).

La rana *Dendrobates leucomelas* juega un rol muy importante en la mitología *so'to*, donde recibe el nombre de *Wanadi Jiñamohidi* (Barrio-Amo-

rós y Brewer-Carías, 2008) o *Wanaadi Jinñamó-jödö* (La Marca, 1996) que, según datos suministrados por los informantes durante la III expedición de 1996, significa «la sombra de la mujer de *Wanaadi*» (figura 19). El mito establece que *Wanadi* (el dios principal de los *so'to*) estuvo sentado al frente de una *kanwa* (cesta) que poseía distintas ranas tejidas como figuras ornamentales. Viendo la necesidad de contar con una buena esposa, *Wanadi* le dio vida a una de las ranas dibujadas de la cesta, a fin de hacer de ella su esposa. Ella fue su cuarta esposa hasta que *Wanadi* la rechazó, debido a que ella pasaba mucho tiempo pintándose a ella misma (Civrieux, 1992). Otra versión cuenta que *Wanadi* buscaba una esposa entre todos los animales, cuando él se enamoró de una rana marrón, no obstante se escapó y desapareció entre los bosques. Esto ocurrió tres veces, hasta que *Wanadi* la pintó de negro y amarillo brillantes y la convirtió en su esposa (Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008).



FIGURA 19. Representación de *Wanadi Jinñamojidi* (= *Dendrobates leucomelas*) sobre una cesta (*kanwa*) *so'to*, de la colección personal de Charles Brewer-Carías (tomado de Barrio-Amorós y Brewer-Carías, 2008).

La observación y conocimiento de las capacidades tan especiales para la supervivencia de *D. leucomelas* (ver capítulo 4) por parte de los *so'to*, los llevó a reconocer en ella la figura mítica tan importante que representa. Aunque Civrieux (1959) señala el uso por parte de los *so'to* de su veneno en la elaboración del curare, los relatos de los exploradores y viajeros que convivieron con ellos no mencionan tales prácticas en el pasado (Humboldt, 1985; Koch-Grünberg, 1917).

Entre los *so'to*, la rana cornuda *Kawao* (= *Ceratopryx cornuta*) (figura 20), adquiere un significado mítico importante, puesto que figura como la dueña del fuego y mujer del jaguar *Ma-*

nuwa, salvadora de los huevos de la Gran Serpiente, deidad de las aguas *Hui'o*; de los huevos nacieron los gemelos *Shikie mona* y *Iuroke*. Estos, en venganza por haber participado *Kawao* junto a *Manuwa* y el resto de animales en la muerte de su madre, sacrificaron a *Kawao* y se convirtieron en los dueños del fuego (Civrieux, 2015).



FIGURA 20. Representación de *Kawao* (= *Ceratopryx cornuta*) sobre un taparrabos de uso masculino colectado por el profesor Marc de Civrieux en comunidades *so'to* del río Kunú (Cunucunuma) (foto del autor de la Colección Marc de Civrieux).

Según el *Watunna*, *Kawao*, la esposa del primer hombre que comió la primera carne (*Manuwa*), encontró dos huevos que no cayeron al mar. Ella decidió empollarlos para que nacieran, quería ser madre. Su marido la apoyó, pero sólo porque quería comérselos. *Kawao* tenía en secreto el poder del fuego en su garganta y por eso podía cocinar, preparar casabe, maíz, y podía asar carnes. Colocó los huevos en la casa y los calentó con su fuego, al romperse el cascarón, no nacieron peces, nacieron dos hombres que crecieron inmediatamente. Tenían Poderes y se podían cambiar en peces, grillos, lagartijas así como en otros animales. Eran muy alegres y enérgicos, *Kawao* los adoptó como sus hijos y les mintió diciéndoles que era su madre. Estos dos hombres se llamaban *Iureke* y *Shikiémona*, eran muy curiosos y aunque sus padres adoptivos les prohibieron bañarse para que no hablaran con los otros peces, estos pudieron hablar en sueños con *Hui'io* (Serpiente con plumas), su verdadera madre, quien les contó la verdad y les advirtió que *Manuwa* y *Kawao* los querían cocinar y convertirlos en comida. Ellos descubrieron el secreto del fuego en *Kawao* (quien

adoptaba la forma de rana) y cuando ella los quiso matar para cocinarlos, ellos lucharon con ella para robarles el fuego. Según los Yekuana, como consecuencia de esa lucha ...las ranas de ahora, que son nietas de *Kawao*, tienen espaldas arrugadas y bocas anchas. Tienen una bola en la garganta: se hincha, se deshincha (Civrieux, 1992, 1998).

Los gymnotiformes son respetados por los *kúnu-hana* y considerados peces guardianes de las aguas y lagos. *Dinushi*, el *Electrophorus electricus* o temblador (ver capítulos 4 y 8), es el custodio del lago mítico *Akuéna*, el cual se considera el lago de la inmortalidad situado en *Ia-diña kuwa*, un pueblo o región donde moran los *Attiudi hanna*, maestros celestes dueños de conocimientos shamánicos (Civrieux, 2015).

9.2. INVERTEBRADOS COMESTIBLES

A pesar de que Araujo y Becerra (2007) no reportan el consumo de arañas *monas* de parte de los *so'to* del río Padamo, en la época de mis exploraciones pude observar entre los *kúnu-hana* el consumo de arañas pertenecientes a la especie *Theraphosa blondi* (*Kajiayú*, en *so'to*), lo cual también fue reportado por Civrieux (1959) entre los *kúnu-hana*.

Tuve la oportunidad de saborear y consumir su carne, preparada por el guía y shamán Aniceto, la cual goza de un buen gusto similar al que presenta la carne de pollo o filete de pescado. Las arañas (*Kajiayú*) se extrajeron de sus madrigueras a través de hojas donde se envolvían. Luego, se preparó una fogata que al dejar expuestos solo las brasas, se colocaron en la periferia de ellas cercanas a piedras calientes, luego se extrajeron y se descartó la parte externa, dejando al descubierto una carne muy blanca consumible, correspondiente al cefalotórax, de un gusto al paladar exquisito (*Karana-joje*).

Con respecto a los invertebrados terrestres consumidos por los *so'to* del *Kúnu* (Cunucunuma) se encontró que se alimentan de termitas terrestres de la especie *Syntermes aculeosus*, lo cual fue apreciado en la comunidades de *Kasuruña* (Acanaña) y *Mawádi-anehídi* (Culebra),

así como entre los *sanema-yanoama* de Mavaca, las que comen crudas y reciben el etnonombre de *sedi*. También consumen larvas de coleópteros, *Rinchophorus palmarum* (como los *sanema-yanoama*) y *Zophobas* sp., asadas en hojas de palmas (*majadii*, en *so'to*), así como una especie no determinada de lepidóptero perteneciente a la familia Cossidae. Estas observaciones también fueron registradas por Civrieux (1959) y en tiempos más recientes por Paoletti y colaboradores (2000) y Araujo y Becerra (2007) en ambas etnias.

Los *so'to* del *Kúnu* (Cunucunuma) consumen dos especies de formícidos, como son las hormigas soldados de *Atta cephalotes* y *Ection burchelli*. Los *sanema-yanoama* de Mavaca comen las mismas especies crudas o adicionan a una salsa picante, denominada *kasakeré* (katara), una mezcla del líquido extraído de la yuca (*Manihot esculenta*) y ají (*Capsicum* sp.), la cual es de coloración marrón oscuro rojiza y presenta un ligero gusto ácido, pero muy picante, de exquisito sabor (*karana-joje*), la cual constituyó una de las salsas predilectas por el autor en su convivencia con estos indígenas. Estas observaciones fueron registradas también por Civrieux (1950), y en tiempos más recientes por Paoletti y colaboradores (2000) y Araujo y Becerra (2007) entre algunas comunidades *sanema-yanoama* de Mavaca y grupos *so'to* del Padamo.

Los *so'to* consideran a los oligoquetos (lombrices de tierra) un plato muy apetecible, principalmente la especie *Andiorrhinus motto* (Righi y Araujo, 1999). Colectan las lombrices en las orillas de los ríos, luego las colocan en agua hirviendo para matarlas y seguidamente las evisceran; también pueden ahumarlas y las comen acompañadas de ají y *casabe* (torta hecha de yuca, *Manihot esculenta*) (figura 21). Civrieux (1959) había notado que los *so'to* del norte del Duida consumían una enorme lombriz de tierra parecida a una culebra llamada por ellos *kúru*, identificada más recientemente como *Andiorrhinus kuru*, la cual puede llegar a alcanzar hasta ciento treinta centímetros de largo (Moreno y Paoletti, 2004). Esta dieta ya incluso había sido reportada en los tiempos de Chaffanjon (1889), quien observó «que los *yekuana* son golosos de grandes lombrices, de

2 cm de diámetro por 30-35 cm de largo». A pesar del alto contenido de nutrientes y proteína, esta dieta está siendo desplazada por productos comerciales traídos de los principales centros poblados, alterando la salud y acabando gradualmente con sus costumbres ancestrales alimenticias (Sánchez *et al.*, 1997; Paoletti *et al.*, 2003, 2005).

Durante el tiempo de mis expediciones, los *so'to* se alimentaban de un gran número de especies de invertebrados acuáticos, que consumían crudos: cuatro especies de larvas de Trichoptera y una especie de Megaloptera, lo cual fue observado por Civrieux (1959) y más recientemente por Araujo y Becerra (2007). También consumen en forma cruda cuatro especies diferentes de Hemíptera, que denominan *orijo*. El grupo más variado de invertebrados consumidos por los *so'to*, son los odonatas pues comen crudas diez especies de estos, las cuales reciben el mismo nombre local, *wüwajunmo*. Otros grupos de invertebrados consumidos por esta etnia indígena, son pequeños camarones y ostras (bivalvos), que comen crudos. Los indígenas de la etnia *so'to* son conocidos en la región del Alto Orinoco, como «hombres del agua», con excelentes destrezas en la navegación, debido a la proximidad de sus comunidades a ríos y caños, lo que ha contribuido con la especialización en su dieta, rica en insectos acuáticos (Araujo y Becerra, 2007).



10. VIOLACIÓN DE LOS DERECHOS Y LA MINERÍA COMO UN AGENTE ETNOCIDA

Los *so'to* que habitan las aldeas cercanas a los ríos Padamo y *Kúnu* (Cunucunuma) desarrollaron —mucho antes a la llegada de los europeos—, una dependencia por los recursos del bosque, la cual fue descrita desde la época de Humboldt, Schomburgk y Koch-Grünberg, con poca afectación de su biodiversidad (baja entropía $dS < 1$), debido a fundamentarse principalmente en la caza y en la recolección de invertebrados, frutos y semillas y una agricultura in-

FIGURA 21. Procesamiento de la harina de mandioca para la elaboración de casabe (tortas de yuca, *Manihot utilissima*) en la aldea *Kúnu-hana* (*so'to*) de *Mawádi-anehídi* (Culebra), al norte del cerro Duida. Foto Antonio Morales, expedición 1996 (CAIAH-GTZ-PNUD).

Tabla I. Algunos invertebrados consumidos por los *so'to* del Alto Orinoco registrados en las expediciones CAIAH-PNUD 1994-1996

Identidad Biológica	Fase	Nombre	Forma de consumo
<i>Theraphosa blondi</i>	Adulta	<i>Kajiayú</i>	Cocida
<i>Syntermes aculeosus</i>	Adulta	<i>Sedi</i>	Cruda
<i>Rinchophorus palmarum</i>	Larvas	<i>Majadii</i>	Asada
<i>Zophobas</i> sp.	Larvas	<i>Majadii</i>	Asada
<i>Atta cephalotes</i>	Adulta	<i>Kidakue</i>	Cruda
<i>Ection burchelli</i>	Adulta	<i>Sunamo</i>	Cruda
<i>Andiorrhinus motto</i>	Adulta	<i>Motó</i>	Cocido
Hemíptera (4 spp.)	Adulta	<i>Orijó</i>	Cruda
Odonata (10 spp.)	Adulta	<i>Wüwajunmo</i>	Cruda

ciente (Civrieux, 1959, 1974, 1992; Zent y Zent, 2002; Araujo y Becerra, 2007). Sin embargo, esta relación *extractivista*, no prescindía de un respeto (balance) y moderación basados en una moral biológica apropiada y preservada en el mito y en la tradición (*Watunna*).

Hace más de un siglo Wallace (1863: 180) describió, con elocuencia, las cualidades que conformaban el espíritu del extractivista materialista en el Amazonas venezolano (*fañuru*, en lengua *so'to*), cuya sed por el oro lo llevó, muy por el contrario al indígena, al menosprecio por el valor de la vida, la moral y del conocimiento extraíble de ella.

¿Acaso no existen confinados en nuestras pueblos

Y esparcidos sobre nuestros campos más fértiles,

Millones de hombres quienes viven una vida inferior

—Inferior en salud moral y física—

A la de los indígenas de estos derroteros silvestres?

¿No existen miles también quienes viven una vida

Más baja, por el deseo ansioso por el oro,

Cuyos pensamientos, desde la mañana a la noche, desde la noche a la mañana

Son – como tener más oro?

¿Qué saben tales hombres de los disfrutes intelectuales?

Ellos tienen sin embargo un disfrute —el disfrute por tener oro.

Lo único bello para ellos es el oro.

Pensamientos acerca de lo grandioso de lo antiguo lo cual contienen los libros,

Páginas férvidas de la historia y los poetas,

O todas las maravillas que la ciencia brinda al entendimiento

Para ellos no existen. Ellos no tienen tiempo para ocuparse

En tales entretenimientos: «Tiempo —ellos dicen— es oro».

Desde los secuestros de *so'to* entre las comunidades del río *Kúnu* (Cunucunuma) y Padama para someterlos como esclavos por Francisco Fernández de Bobadilla en 1767 (Ángel de Altoaguirre y Duvalé. Relaciones Geográficas de la gobernación de Venezuela 1767-68. Caracas: Ediciones de la Presidencia de la República de Venezuela, 1954, 243-288) hasta las actuales

políticas gubernamentales del siglo *xxi*, los *so'to* han padecido una afectación dramática de su estilo de vida, al arrebatárle sus derechos plenos a sus territorios, sustraerle las riquezas naturales de dichas tierras y —por si fuera poco—, reclutarlos contra su voluntad para el trabajo forzado en las minas con consecuencias graves en su salud. El abandono de sus modos de producción tradicional se hace notar; al participar cada vez mayores miembros de la etnia *so'to* en la extracción de oro y diamante por imposición, y bajo métodos de explotación de parte de los sindicatos que controlan la minería en la zona (Bello y Mirabal, 2017; Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé, 2020; CERLAS, 2020). La desintegración cultural del *so'to* como del *sanema-yanoamo* conlleva consecuencias importantes de orden social y psicológico, principalmente en el caso de grupos que habitan en lo más profundo de la selva, y para quienes el acceso a medicinas, alimentos y otros insumos les resulta inconveniente en momentos en el que el país —que los ha obligado a insertarlos—, atraviesa por condiciones de autoaislamiento debido al régimen totalitario que preside el Gobierno.

El llamado «Plan Minero Tricolor» del Gobierno de Venezuela, que implicaba la entrega de un yacimiento o mina a cada Gobierno regional, así como la militarización de territorios indígenas en donde existiese oro y diamantes, demostró la clara intención del Gobierno de extender e intensificar a través de la vía militar sus acciones en la explotación minera del país, obviando además los derechos de los indígenas sobre sus territorios (Observatorio de Conflictos Mineros de América Latina, 2019).

En lo que respecta a la violencia de género, según Amnistía Internacional en el Informe Mujeres al Límite 2019, la Organización de Mujeres Amazónicas Canallera señaló que en las localidades mineras la violencia hacia las mujeres tiene lugar en los bares, casas de prostitución y expendios de comida, en donde las mujeres que a menudo suelen trabajar en estos sitios terminan siendo vendidas e intercambiadas con fines de explotación sexual. En estos sitios, las mujeres son obligadas a involucrarse en actividades criminales, bien sea por los propios mineros,

militares o por grupos armados irregulares como el ELN y las FARC. Las niñas y adolescentes son utilizadas como mercancía de compra y venta con oro, tanto para el trabajo como para intercambios sexuales. Su valor oscila entre los cinco y diez gramos de oro, siendo el costo mayor a menor edad de la mujer (Amnistía Internacional, 2019).

Desde el plano laboral, los trabajadores de las minas se ven expuestos a condiciones de explotación, sometidos a jornadas de trabajo de doce horas, sin contar además con equipos de protección adecuados. Así como lo acota el Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé (2020), las compañías que operan en el Arco Minero lo hacen con tecnología y métodos obsoletos que utilizan productos químicos peligrosos, que no solo contaminan las aguas y el ambiente, además estas compañías hacen caso omiso de las normas de seguridad e higiene que deben tenerse en cuenta en la actividad minera, dejando a los mineros exentos de cualquier tipo de protección. En lo que respecta al maltrato y explotación infantil, se han reportado en las zo-

nas mineras la presencia de niños trabajando algunos desde los diez años.

Los trabajadores de las minas están permanentemente expuestos al mercurio que utilizan para extraer el oro, el cual es muy perjudicial, pues su presencia aún en pequeñas cantidades puede provocar problemas y toxicidad en el sistema nervioso, digestivo, inmunológico, así como daños en los pulmones, riñones, piel entre otros. Es importante agregar que la presencia de enfermedades en las comunidades indígenas en los últimos años ha estado íntimamente ligada a la contaminación de las aguas, producto de la explotación minera (Bello y Mirabal, 2017; Observatorio de Derecho Indígenas Kapé-Kapé, 2020; CERLAS, 2020). Es por ello, que las enfermedades de la piel, del aparato digestivo, diarreas y vómitos figuran como las principales luego de la malaria; esta última fue la enfermedad que ocupó el primer lugar con un 82.6 % en las comunidades indígenas durante el 2019 (Informe de Salud y Enfermedades Endémicas en Comunidades Indígenas, 2019).

CAPÍTULO 12

CONCEPCIÓN DE LA GUAYANA SEGÚN LA TEORÍA TERMODINÁMICA DE LOS SISTEMAS ABIERTOS NO-EQUILIBRADOS

Si la descripción fundamental del universo se hiciese en términos de leyes dinámicas estables, no tendríamos entropía, pero tampoco coherencia debido al no-equilibrio, ni posibilidad de hablar de estructuras biológicas, y por tanto tendríamos un universo del que estaría excluido el hombre

Ilya Prigogine, 1993

Les Lois du Chaos

1. FLUJOS DE ENERGÍA Y CONTROL DE LA ENTROPÍA EN EL PANTEPUI

Según la concepción clásica de la biología, la biosfera y las comunidades pueden ser vistas como una enorme población de seres encerrados dentro de una botella, en la cual el espacio y los recursos se asumen como limitados. Al aplicar las ecuaciones de crecimiento de la biología de las poblaciones, se esperaba una disminución en la especiación y un aumento en la extinción con un incremento de la biodiversidad. De esta manera, los controles de esas proporciones —que serían dependientes de la diversidad—, resultarían directamente de las interacciones ecológicas intensificadas, particularmente del incremento de la competencia, con una reducida habilidad de dispersión (MacArthur y Wilson, 1963; MacArthur, 1969; Valentine, 1973; Rosenzweig, 1975; Sepkoski, 1979; Carr y Kitchell, 1980). Los sistemas equilibrados descritos por estos autores, dada su naturaleza, serían persistentemente transformacionales. Dentro de este sistema conceptual, se elaboraron varias hipótesis que pretendían explicar las *fuerzas* que mantenían el sistema en o cerca del equilibrio o que conducían a que retornara el sistema a su equilibrio después de haber sido perturbado por alguna *fuerza* externa.

En cambio, la concepción de ausencia de equilibrio, basada en los sistemas dinámicos no lineales de las ecuaciones diferenciales, propuso una visión de la conducta de los sistemas biológicos que satisfacía las necesidades de los físicos y evolucionistas que buscaban aplicar la teoría termodinámica a la biología (figura 1) (Lotka, 1925; Schrödinger, 1944; Lurié y Wagensberg 1979a y b; Prigogine y Stengers 1984; Brooks y Wiley 1986; Ulanowicz y Hannon, 1987; Prigogine 1980a y b, 2012; Schneider y Kay, 1994a y b; Zotin y Zotin, 1996; Clément, 2000; Kleidon y Lorenz, 2005; Kleidon, 2004, 2009, 2010; Zotin, 2010; Tessera y Hoelzer, 2013). El ornitólogo Joel Cracraft, del departamento de Anatomía de la Universidad de Illinois, propuso una explicación donde la extinción sería controlada, principalmente, por los cambios temporo-espaciales en la adversidad ambiental, la cual se manifiesta en los gradien-

tes de temperatura y humedad (Cracraft, 1982, 1985a). La probabilidad de extinción sería una función de los cambios en los valores de la adversidad ambiental, a los cuales se ve expuesta una especie. Considerables datos neontológicos y paleontológicos sugerían que los cambios en la adversidad ambiental constituían el factor más importante en la formación de modelos de diversidad, a través de sus efectos sobre la proporción de extinción. Otros mecanismos causantes de extinción, como la eliminación tectónica de hábitats, podrían ser considerados de importancia para grupos específicos de organismos en localidades específicas (e.g. cerca de una erupción volcánica), sin embargo no jugaría un rol de tanta importancia como la adversidad.

Por tanto, la adversidad y los cambios en la complejidad de la litosfera (geomorfológicos; hipótesis de Wallace, 1855), que controlan la especiación, definirían el proceso de biodiversificación. Así, según Cracraft, la biósfera, las comunidades, especies y organismos individuales pudieran ser vistos cada uno como un sistema termodinámico abierto, dado a crecer en complejidad y diversidad en el tiempo como resultado del influjo de la materia y de la energía procedente del lado externo del sistema. El incremento de la complejidad o diversidad es constreñido fundamentalmente mediante factores externos (cambios físicos en la biósfera o atmósfera tal como los glaciales pleistocenos) más que por procesos intrínsecos a la biósfera en sí mismos (e.g. interacción de especies). La historia temporal de la biósfera, por consiguiente, se caracterizaría por carecer de equilibrio. Los sistemas carentes de equilibrio son inherentemente transformativos y no gradualísticos, cuando se observan macroscópicamente (Mercer, 1981; Wiley y Brooks, 1982; Zotin, 2010). Estas ideas, relativas a la ausencia de equilibrio en los sistemas biológicos, han sido aplicadas por muchos autores a cuestiones sobre el origen de la complejidad macromolecular (Boltzmann, 1886; Schrödinger, 1944; Eigen, 1971; Prigogine *et al.*, 1972a y b; Eigen y Schuster, 1977, 1978a y b; Saunders y Ho, 1981; Wicken, 1978, 1979, 1980), biología evolutiva (Lurié y Wagensberg, 1979a y b), teoría general

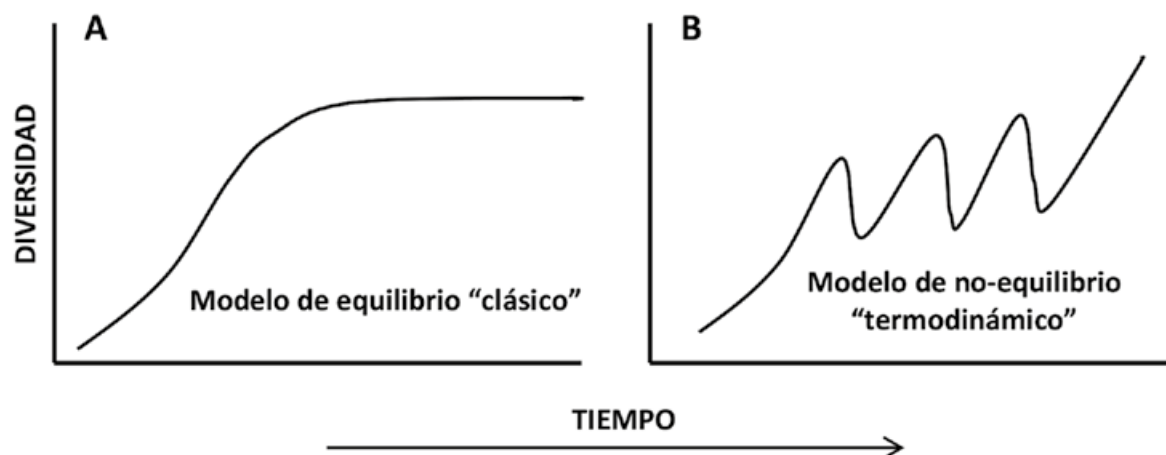


FIGURA 1. Modelos de biodiversificación. A. Perturbaciones, tales como las extinciones masivas, deprimen la curva temporalmente, sin embargo, la diversidad reposa en o cerca de un equilibrio pseudometafísico. B. Un incremento exponencial intrínseco en la diversidad es esperado, constreñido por las variaciones de un macrogradiente de pésimo/óptimo ecológico. Eventos significativos que pudieran producir extinciones masivas a partir de un incremento de la entropía habrían de resetear la curva (según Cracraft, 1985a).

evolutiva (Lotka, 1922a y b; Wiley y Brooks, 1982; Brooks y Wiley, 1986; Depew, 1986; Tessera y Hoelzer, 2013), estructura de comunidades y evolución (Ulanowicz, 1980; Phipps, 1981; Johnson, 1981; Ulanowicz y Hannon, 1987), crecimiento y desarrollo de ecosistemas (Schneider y Kay, 1994a; Kay, 2000; Jørgensen y Svirezhev, 2004; Urban *et al.* 2018) y más ampliamente, para explicar el mantenimiento de la vida sobre el planeta (e.g. biosfera) (Vernadsky, 1926; Hitchcock y Lovelock 1967; Lovelock and Margulis, 1974; Lesins, 1991; Schwartzman, 1999; Fraedrich *et al.*, 1999; Lovelock, 1965, 1975, 2003; Kleidon y Lorenz, 2005; Kleidon, 2004, 2009, 2010).

Al considerar el lado externo del sistema en términos termodinámicos, es necesario considerar no solo el papel que la adversidad ambiental o los cambios que en la litosfera han jugado en las extinciones y en la determinación de los procesos que han conducido a la aparición de nuevas especies, y de las respuestas adaptativas que conllevan esos procesos. El ser viviente no solamente vive de química, señalaba el profesor Prigogine (1980b), sino que también incorpora los resultados obtenidos en función del campo gravitacional: la gravedad es evidentemente determinante de la construcción del esqueleto y de los grupos de operaciones musculares, así como también de la masa corporal, metabolismo, crecimiento y de los cambios de presión que afectan la dinámica de los fluidos de las plantas y animales (Economos, 1979; Ballesteros *et al.*, 2018). La presión

que ella ejerce sobre la columna vertebral en la especie humana determina variaciones diurnas de la estatura, la cual puede oscilar entre 1-2.5 cm, lo cual depende de la posición horizontal o vertical que adoptemos al ser medidos (Backman, 1924; Genovés, 1966). También existen los ritmos circadianos que, de uno u otro modo, están en correspondencia con la rotación diaria de la Tierra, condicionando la secreción de melatonina y regulando nuestros ciclos de sueño/vigilia (Ward, 1977). De igual manera, las especies han estado expuestas durante su historia evolutiva a los efectos presionantes que han impuesto las tormentas solares y la emisión de rayos gamma por supernovas cercanas en la determinación de la homquiralidad biomolecular (Bonner y Rubenstein, 1990; Bonner y Bean, 2000); ciclos de Milankovitch (precesión equinoccial, oblicuidad y excentricidad orbital) (Mayle *et al.*, 2000; Hammond, 2005; Ellis y Palmer, 2016) y otros eventos como el impacto de asteroides (e.g. meteoritos de Chimantá, Chicxulub) (Keller, 2001; Brewer-Carías y Audy, 2010). La materia viviente no puede ser concebible más que abierta a un mundo casi infinito de interconexiones con cada elemento y partes del medio que le rodea.

Probablemente, la principal y más importante teoría científica desarrollada por Alexander von Humboldt fue la de concebir, interpretar y explicar que cada cosa en la naturaleza está conectada entre sí. Nadie antes, e incluso mucho tiempo después, había pensado tan seriamente acerca de cómo los regis-

tros logrados a partir de distintas disciplinas científicas pudieran ser integrados en un entendimiento holístico de nuestro planeta (Wulf y Melcher, 2019). En el siglo XX, el inglés James Lovelock abrió el debate si existían principios generales que afectarían la Tierra a escala planetaria –basados en la intervención de los organismos vivos a partir del rol que ejercen en el control de los ciclos geoquímicos (Lovelock, 1972a, b). Lovelock (1965, 1975)– y notó que la atmósfera de la Tierra es mantenida lejos del equilibrio termodinámico, en contraste a los planetas vecinos, y propuso que el desequilibrio existente es un indicador de la habitabilidad planetaria (Hitchcock y Lovelock, 1967). Esto último condujo a Lovelock (1972a, b) a desarrollar la hipótesis de Gaia, la cual establece que el estado único de la Tierra se encuentra lejos del equilibrio termodinámico y es mantenido por y mediante la vida, a partir de una conexión e interdependencia de todos los seres vivientes.

De cualquier forma, estas ideas innegablemente ya habían sido concebidas y advertidas mucho antes por Humboldt cuya principal motivación y propósito fue la de invertir todo su mayor esfuerzo en comprender los fenómenos físicos que controlaban la naturaleza, pero en una conexión general, buscando su representación «como un todo, movido y animado por fuerzas internas» (Humboldt, 1799-1804, Cartas de América). El resultado de esta extraordinaria comprensión quedó plasmada en su monumental obra *Cosmos*, escrita entre 1845-1862, que lamentablemente no pudo ser completada por su muerte, el 6 de mayo de 1859 (ver A. Abbott, 2004, *Nature* 431: 631):

Desde las nebulosas más remotas y desde las estrellas doble revoloteantes, hemos descendidos hasta los organismos más diminutos del reino animal, sea manifestados en lo profundo del océano o sobre la superficie de nuestro globo, y hasta los gérmenes vegetales delicados los cuales visten las pendientes desnudas de las cumbres montañosas cubiertas de hielo, y hasta aquí hemos sido capaces de ordenar estos fenómenos de acuerdo a leyes conocidas parcialmente. Sin embargo, otras leyes de una naturaleza aún más misteriosas controlan las esferas más elevadas del mundo orgánico (Humboldt, 1845-1862).

Humboldt estuvo ante el descubrimiento de lo que más tarde Boltzmann (1886) habría definido como la *fuerza* que controla la vida, esto es, el rol de la energía degradada y la producción de entropía asociada (Ulanowicz y Han-

non, 1987; Schneider y Kay, 1994b). Posteriormente, estas ideas acerca de la conectividad entre los seres vivos y el universo físico alcanzaron una dimensión aún mayor pero a una escala más fina, a partir del efecto no-relativista Einstein-Podolsky-Rosen (Einstein *et al.*, 1935) y el modelo cuántico-gravitatorio de objetividad reducida orquestada Penrose-Hameroff (Hameroff y Tuszynsky, 2003; Penrose y Hameroff, 2011; Hameroff y Penrose, 2014).

Al examinar la región de la Guayana a la luz de estas ideas, se descubre fácilmente que, por ejemplo, el Pantepui y las formaciones biológicas que la constituyen (e.g. ecosistemas, comunidades, especies, individuos), representan sistemas termodinámicos abiertos a la interacción con un flujo de materia y energía procedente del lado externo del sistema. Las características del lado externo del sistema, tales como condiciones: 1) físico-químicas del suelo; 2) geomorfológicas y geotectónicas de los hábitats y de la región; 3) climáticas actuales y pleistocenas, y 4) factores solares y geoespaciales, se distinguen por ser ampliamente oscilantes e irreversibles en sus transformaciones históricas. Estos factores han operado, y continúan haciéndolo con efectos determinantes de muerte o extinciones y de reproducciones o especiaciones desproporcionadas, en los niveles temporales diarios, anuales y geológicos.

Dicha condición permanentemente cambiante convierte a toda la región del Pantepui (y la Guayana) en un sistema no-equilibrado, donde cada elemento, tanto externo como interno, se encuentra en estrecha conexión y dependencia entre sí.

En base a la conducta de los sistemas abiertos no-equilibrados (Prigogine, 1962, 1978; Prigogine *et al.*, 1972a y b; Prigogine y Nicolis, 1977), se puede proponer la siguiente expresión que describe la conducta asumida por el sistema biológico del Pantepui como un todo:

$$dS_s = \sum dS_e + \sum dS_i$$

$$dS_s = (dS_{e1} + dS_{e2} + dS_{e3} + dS_{e4}) + (dS_{i1} + dS_{i2} + dS_{i3} + dS_{i4})$$

donde dS_s representa el cambio total de la entropía del sistema Pantepui, dS_e es el cambio de la entropía como resultado del flujo de energía intercambiado con el lado externo del

sistema por los bosques e_1 , arbustales e_2 , herbazales e_3 y la vegetación litófila o pionera e_4 (que incluyen comunidades humanas, animales, vegetales y bacterianas), dS_i indica los cambios en la entropía como resultado de procesos irreversibles que ocurren en el lado interno del sistema: en el bosque i_1 , arbustales i_2 , herbazales i_3 y la vegetación litófila o pionera i_4 , tales como difusión, reacciones químicas, conducción calórica, los cuales son además dependientes de la altura.

Desde el punto de vista de esta concepción termodinámica del sistema Pantepui, dado que la cantidad de energía cinética molecular en un sistema es proporcional a su temperatura absoluta, por consiguiente *el incremento térmico en el sistema Pantepui debe conducir a un aumento del desorden*. Así, la reducción de especies y la proporción de mortalidad en el sistema Pantepui, durante su historia geológica hasta el presente, por incremento de la temperatura (Rull y Vegas-Vilarrúbia, 2006; Nogué *et al.*, 2013; Bovolo *et al.*, 2018; Rull *et al.*, 2019b, c), es una medida del aumento de la entropía de ese sistema (Johnson, 1981; Schneider y Kay, 1994a).

Ciertamente de este caos microscópico puede resultar el caos macroscópico. El caos siempre es consecuencia de inestabilidades. En estos sistemas una pequeña perturbación se amplifica. La inestabilidad introduce aspectos nuevos esenciales (Prigogine, 1999: 14).

Si tenemos que en el cero absoluto ($-273,18^\circ\text{C}$) la energía cinética molecular es igual a cero y que por cada elevación de temperatura de 10°C la energía cinética aumenta a razón de $10/T$, entonces en el sistema_s (= Pantepui)

$$\frac{1}{2} M_s V_s^2 = k T_s$$

Donde M es la masa molecular, V la velocidad de las moléculas, k la constante de proporcionalidad y T la temperatura absoluta.

De esta manera:

$$\Delta(TS) = \Delta \frac{1}{2} M_s V_s^2$$

siendo $\Delta(TS)$ el incremento del producto temperatura (T) y entropía (S).

Difícilmente un sistema como el estudiado puede mantenerse constante con un aumento indefinido de la energía cinética molecular. Ello ocurriría en el caso de un sistema aislado donde $d_e S = 0$, o sea:

$$dS = d_i S \geq 0$$

Por tanto, es necesario que el sistema antes referido reciba un flujo de energía potencial externo. El sistema de hecho intercambia continuamente energía con el medio externo. Nunca logra el equilibrio con el medio y, por tanto, las reacciones no llegan al equilibrio tampoco:

$$dS = d_e S + d_i S \\ d_i S \geq 0$$

En este sistema abierto, dado que cada reacción sigue produciéndose a velocidad constante, las reacciones globales se quedan en un nivel estacionario, en el cual las cantidades y concentraciones de los distintos reactivos permanecen constantes, aun cuando las reacciones sigan teniendo lugar. De esta manera, *a pesar de que el sistema carece de equilibrio posee un estado constante*. Este estado de constancia del sistema abierto puede ser expresado así (Prigogine *et al.*, 1972a):

$$dS = 0 \\ d_e S = - d_i S \leq 0$$

Para el caso del sistema Pantepui, dicho estado de constancia del sistema (abierto) también se puede expresar de esta manera:

$$dS_s \leq 0$$

Los aumentos de entropía, cuando se observan en rangos de tiempo relativamente cortos, brindan la ilusión de no ser permanentes; los efectos de los cambios de entropía parecen modificarse espontáneamente de manera de reestablecerse las mismas proporciones de energía libre consumida. Sin embargo, en la realidad, no ocurre así (ver capítulo 7): la apoptosis celular, mortalidad y alteración de las poblaciones es una expresión de dichos cambios. En una escala de tiempo mayor (e.g. geológico), se distinguen

con gran claridad los efectos de los cambios de entropía, bien sea presionando hacia la aparición de nuevas especies (biodiversificación) y en otras ocasiones dando lugar a una desaparición masiva de especies y de sus respectivos hábitats (Brooks y Wiley, 1986).

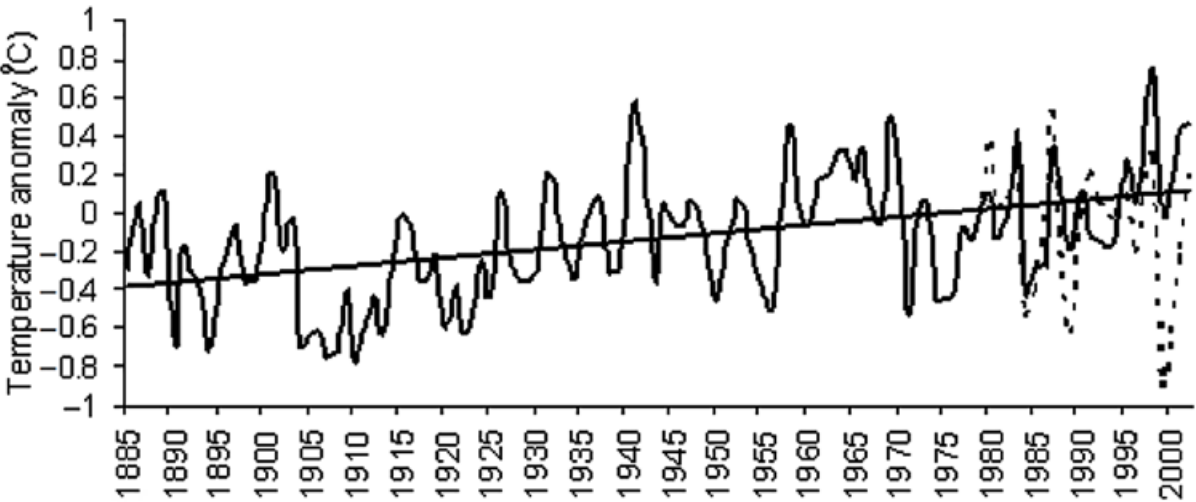
Los naturalistas de siglos pasados tenían la agudeza para percibir estos hechos, lo cual lograban a partir de su compenetración con los escenarios naturales desde sus largas estancias y convivencias. Al respecto, señalaba Henry Bates (1863, I: 261), quien permaneció durante once años explorando el norte del Amazonas: «El proceso en el que una especie se origina en la naturaleza y toma lugar sucesivamente, debe estar siempre más allá del poder humano para trazar un relato en el gran lapso de tiempo requerido».

Desde la separación de la Gondwana hasta la aparición del escudo de Guayana, los cambios climáticos han contribuido con importantes procesos de especiación como también han contraído las masas vegetales y poblaciones animales, originando grandes procesos de extinción (Cracraft, 1985a). Dichos cambios climáticos continúan ocurriendo silenciosamente en la actualidad, acelerándose en gran parte como consecuencia del calentamiento global antropogénico (figura 2) (Rull, 1991; Victoria *et al.*, 1998; Jones *et al.*, 1999; Rull *et al.*, 2005, 2009; Hammond, 2005; Lasso *et al.*, 2010; Ve-

gas-Villarrúbia *et al.*, 2012; Bovolo *et al.*, 2012, 2018; Rull *et al.*, 2019b, c).

Datos promedios procedentes de estaciones disponibles para el escudo de la Guayana indican una tendencia positiva al incremento de la temperatura (+0.33°C por siglo) entre 1880 y 2002 (Jones *et al.*, 1999). Según Victoria y colaboradores (1998) esta tendencia alcanza valores mayores (+0.56°C por siglo desde comienzo de 1900) en las áreas adyacentes a la Guayana, incluyendo el Amazonas. El IPCC calculó un aumento similar de +0.6°C en la temperatura promedio global para los últimos cien años, por lo cual ha estimado un aumento de las temperaturas medias en el norte de Sudamérica para el año 2100 entre 2 y 4°C (Houghton *et al.* 2001), lo que supone tasas mayores que las naturales para las especies de la Guayana. Bovolo y colaboradores (2018) estimaron que un reemplazo del veintiocho por ciento de los bosques actuales del escudo de Guayana por sabanas, trae consigo un aumento de 2.2°C, generando grandes consecuencias en los ciclos hidrológicos y biogeoquímicos del continente y en los ecosistemas. Además, considerando el descenso adiabático actual del área, de -0.6°C por cada cien metros de altitud (Huber, 1995a), la migración vertical ascendente de los pisos altitudinales en el Pantepui sería entre unos trescientos a setecientos metros en el futuro. Estos acontecimientos podrían traer consigo la desnaturalización de los sistemas individuales u organismos

FIGURA 2. Dinámica de la temperatura promediada desde 1880 hasta 2000 para el escudo de la Guayana y regiones adyacentes, entre los 10°N y 05°S y 50°W y 75°W (según Jones *et al.* 1999).



(e.g. proteínas, ácidos nucleicos), y la estructura podría perder su disposición ordenada durante el proceso, lo cual advierte acerca de las posibilidades de que el sistema Pantepui y sus componentes se aproximaran a alcanzar su equilibrio verdadero y, por tanto:

$$dS_s > 0$$

Según Rull y colaboradores (2005, 2019c), las consecuencias para la biota de las cimas de los tepuyes, bajo este escenario, podrían ser catastróficas, debido a la dificultad de soportar tasas de cambio tan elevadas y a la desaparición y/o fragmentación del hábitat de especies adaptadas a las mayores altitudes. Como consecuencia, existiría una amenaza evidente de reducción y pérdida de la biodiversidad que, debido al elevado endemismo, sería en parte de carácter global para la región de Pantepui (tabla I).

En tanto las características físicas de un ambiente se alejen de las condiciones óptimas para una especie, la tasa intrínseca de incremento declina y eventualmente viene a ser negativa, resultando en la extinción de las poblaciones (Cracraft, 1985a).

Esta conducta del sistema, según el profesor Prigogine (Prigogine *et al.*, 1972a), es eminentemente de *destrucción*, dado que prevalece en cercanía al equilibrio termodinámico, en contraste a la conducta de *creación*, la cual ocurre en sistemas lejos del equilibrio termodinámico y con leyes cinéticas no-lineares específicas, más allá del dominio de estabilidad de los estados que caracteriza usualmente la conducta termodinámica. Sin embargo, el comportamiento del sistema Pantepui en la actualidad, debido al cambio climático, podría ser altamente evolutivo y transformativo, donde la selección habría de actuar permanentemente aumentando la presión y modificando las especies, y regulando sus capacidades de control de la entropía.

En la mitología indígena amazónico-guayanesa existe la creencia, que es expresada con suficiente claridad, acerca de la existencia de ciclos de creaciones y destrucciones de mundos que han precedido al mundo actual (Civrieux, 1992, 1998, 2015). Estos intentos de

crear mundos *mejores* según la mitología *kúnu-hana* (subtribu *yekw'-hana*) fracasaron, en tanto no permitieron consolidar la existencia y evolución de los animales como seres que habrían alcanzado un grado evolutivo superior al que representa al hombre en la actualidad. En los *premundos míticos*, los animales figuran como seres racionales, que hablaban y poseían grandes poderes calificados como "mágicos". En esa era, el hombre aún no existía. Sin embargo, los animales habrían incurrido en faltas, acciones que habrían influido en el curso natural de la vida y por lo que desencadenaron una serie de acontecimientos que originó su transformación, la cual les habría privado de la capacidad de hablar y razonar. Al final, el hombre habría surgido con la capacidad de razonar, hablar y con la capacidad de nutrirse de ellos, como castigo por sus malas acciones, todo esto después del *diluvio mítico* (Civrieux, 2015).

La historia *evolutiva* de los *kúnu-hana* está basada en la existencia de tres ciclos de vida –equivalentes a los que conocemos a través de nuestra ciencia moderna occidental como eras geológicas–, en los que la figura mítica de *Wanadi* (ser primordial antropomorfo, fuerza vital indestructible y permanente en el cosmos) se renueva. El primer *Wanadi* que presidió en el primer ciclo fue *Seruhe Wanadi*, al cual le sucedió *Nadei' Umadi Wanadi*, quien dominó en el segundo ciclo o era *kúnu-hana*. *Atta Wanadi* rige el tercer ciclo o mundo actual. Cada ciclo culminó en catástrofes, las cuales fueron seguidas de creaciones y surgimientos de nuevos seres y condiciones de vida (Civrieux, 2015).

Según Civrieux (2015), «cuando termine el presente ciclo habrá un nuevo desastre. Comenzará entonces un cuarto mundo: un mesianismo profético de esquema cosmogónico cíclico. Creaciones y destrucciones corresponden a periodos o mundos sucesivos», como consecuencia de la eterna lucha entre dos seres míticos que representan las fuerzas de creación y destrucción del universo en la cosmogonía *kúnu-hana*: *Wanadi* y *Káhu*. Si nos atrevemos a hacer una analogía con los criterios de la termodinámica aplicados a la biología, podríamos decir entonces que *Wanadi* representa el orden cósmico, la complejidad, el desequilibrio, la vida, mientras *Káhu* sería el desorden, el equilibrio, el caos, la muerte. El universo según la mentalidad *kúnu-hana* entonces constituye un movimiento continuo, donde la entropía aumentaría y disminuiría

en rangos extremos originando cambios y transformaciones (ciclos de vida), donde nuevos seres con facultades y propiedades diferentes aparecerían (especiación) y desaparecerían (extinciones). Conscientes del cambio esperan un nuevo ciclo, a partir de la destrucción o finalización de la presente era, ¿lo cual acaso podría sugerir la advertencia intuitiva o racional de los efectos del cambio climático promovido por el mismísimo hombre? Algunos autores han advertido acerca del conocimiento de bioindicadores entre los *yekw'-hana* usados en la predicción del clima y en la advertencia sobre la existencia de cambios climáticos actuales (Bevilacqua *et al.*, 2018).

Esta concepción acerca del *desequilibrio cósmico*, basada en la existencia de ciclos de vida caracterizados por momentos iniciales de creación de especies animales y plantas —y posteriormente cataclismos (e.g. diluvios) que finalizarían cada uno de ellos con las respectivas modificaciones de cada una de esas especies—, fue observada también por antropólogos entre los akawaio de Guyana y arekuna de la Gran Sabana (Koch-Grünberg III, 1924: 225-226) y entre los sanema-yanoamo del Alto Orinoco (Cocco, 1973; Eguillor, 1984), sin embargo no es exclusiva de las etnias de la Guayana. También ha sido reportada entre otros grupos amerindios (e.g. pano, cashinawa, cashibo, chortí, quiche) y refleja la noción de un universo transformativo, del cual es consciente el hombre silvestre (Civrieux, 1974), en tanto forma parte de esos cambios que rigen y sobre los cuales ha construido su cosmogonía (Girard 1976, II: 1461-1466).

Durante los períodos históricos de fluctuante adversidad ambiental, el sistema Pantepui ha alternado en estados cercanos o alejados al equilibrio (Barron y Washington, 1982; Frakes *et al.*, 1992; Gibbs y Barron, 1993; Hammond, 2005; Rull y Vegas-Villarúbia, 2019; Rull *et al.*, 2019b). Los cambios experimentados por las comunidades del Pantepui a lo largo del tiempo geológico son irreversibles. Los organismos (o especies) que han formado parte de tales comunidades han adquirido nuevos rasgos por selección (e.g. especiación alopátrica, poliploidía), mayormente durante los momentos donde el macrosistema se encontraba cercano al equilibrio termodinámico (\approx presión selectiva > 0) (Cracraft, 1985a; Kleidon, 2010). Este hecho fa-

voreció muy probablemente el incremento de la biodiversidad. Durante los períodos de mayor adversidad, muchas especies habrían migrado y se habrían dispersado verticalmente hacia pisos climáticos donde tendrían la oportunidad de sobrevivir (microrrefugios), mientras otras, que no cambiaron de sitios, pudieron generar nuevas respuestas adaptativas ante la intensa presión selectiva a la que se vieron expuestas o alcanzaron la extinción (ver capítulo 5). De tal manera, la alternancia de estos estados cercanos o alejados al equilibrio, que caracterizó al sistema Pantepui en una escala de tiempo geológica, ha sido experimentada por todos sus componentes, pero cada uno en magnitudes y con consecuencias *específicas* diferentes dependiendo de su potencial genético y evolutivo (ver capítulo 4).

Las proporciones fenomenológicas de cada organismo o especie son descritas por las reacciones vinculadas con sus propiedades metabólicas y por su capacidad de recuperación (homeostasis), crecimiento y diferenciación (ontogenia), reproducción, replicación y mutabilidad (Eigen, 1971; O' Grady, 1982; Gillooly *et al.*, 2001). En cada organismo o especie, dichas reacciones presentan valores diferentes que dependen de las características adaptativas logradas ante un ambiente específico. En las palabras de Cracraft (1985a):

«Los organismos individuales (poblaciones y especies) poseen una capacidad fisiológica definible que les permite existir dentro de un régimen ambiental específico; ningún organismo o especie puede vivir en todos los ambientes» (Cracraft, 1985a). Esto fue ilustrado con mucha elegancia por Bates (1863, I: 264) en su estudio sobre la adaptación de especies de mariposas muy afines como *Heliconius thelixiope* y *H. melpomene*, donde «la primera se habría adaptado a las condiciones más húmedas y bajas de los bosques amazónicos, mientras la segunda lo habría logrado a las condiciones de mayor altura y más secas de la Guayana».

La posibilidad de movilidad por desplazamiento vertical en el macrosistema Pantepui (y/o horizontal en todo el macrosistema de la Guayana) de los organismos o especies que lo

componen (Rull, 2004a,b, 2019b) —con la capacidad de mantener por un lapso de tiempo definido las proporciones de sus propiedades vitales, con un mínimo de disipación energética en estados alejados del equilibrio (Principio de Producción de Energía Mínima de Prigogine, PPEM), y dependiendo de un metabolismo ($B = aM^b$) altamente eficiente (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018)—, deben verse como la clave para explicar el éxito en la continuidad histórica del sistema Pantepui y de sus comunidades animales y vegetales ante los recurrentes cambios climáticos en su pasado (Barron y Washington, 1982; Frakes *et al.*, 1992; Hammond, 2005).

En el presente siglo, debido al incremento de las temperaturas locales (Victoria *et al.* 1998; Jones *et al.*, 1999; Houghton *et al.*, 2001; Bovolo *et al.*, 2012, 2018; Rull *et al.*, 2019c), se espera que cada uno de los componentes del sistema Pantepui disipe flujos de energía cada vez mayores, dando lugar a una reducción de las poblaciones y modificaciones de las condiciones físicas de los respectivos hábitats. Como se entiende a partir de los modelos de distribución de las especies estudiadas desde finales del Pleistoceno (registro palinológico) hasta la época actual (inventarios taxonómicos y ecológicos), los organismos han recurrido a distintas estrategias fisiológicas ante las diferentes condiciones climáticas de sus hábitats (ver capítulo

Tabla I. Análisis del rango de desplazamiento altitudinal para los géneros endémicos del Pantepui, en relación con el riesgo de pérdida del hábitat por migración ascendente de las condiciones ambientales debido al calentamiento previsto para el presente siglo (según Rull *et al.*, 2005)*

Género	Familia	LAI	HPM	DPH	ΔT	Especies
<i>Saccifolium</i> *	Saccifotiaceae	2700	3014	314	1.9	1
<i>Marahuacea</i> *	Rapaleaceae	2400	2800	400	2.4	1
<i>Comoliopsis</i>	Melastomataceae	2300	3014	714	4.3	1
<i>Tyleropeppus</i> *	Asteraceae	2200	2358	158	0.9	1
<i>Neblinantha</i>	Gentianaceae	2200	3014	814	4.9	2
<i>Huberopappus</i> *	Asteraceae	2000	2400	400	2.4	1
<i>Mallophyton</i> *	Melastomataceae	2000	2650	650	3.9	1
<i>Coccochondra</i> *	Rubiaceae	2000	2400	400	2.4	1
<i>Achnopogon</i>	Asteraceae	1800	2650	850	5.2	2
<i>Pyrrothiza</i>	Haemodoraceae	1800	3014	1214	7.3	1
<i>Coryphothamnus</i>	Rubiaceae	1700	2450	750	4.5	1
<i>Achlyphilla</i>	Xyridaceae	1700	3014	1314	7.9	1
<i>Chimantaea</i>	Asteraceae	1600	2650	1050	6.3	9
<i>Glossarion</i>	Asteraceae	1600	3014	1414	8.5	2
<i>Quelchia</i>	Asteraceae	1600	2650	1050	6.3	4
<i>Rutaneblina</i>	Rutaceae	1600	3014	1414	8.5	1
<i>Brewcaria</i>	Bromeliaceae	1500	2800	1300	7.8	2
<i>Tepuia</i>	Ericaceae	1500	2650	1150	6.9	7
<i>Celiantha</i>	Gentianaceae	1500	3014	1514	9.1	3
<i>Adenarake</i>	Ochnaceae	1500	3014	1514	9.1	1
<i>Aracamunia</i> *	Orchidaceae	1500	1600	100	0.6	1
<i>Adenanthe</i>	Ochnaceae	1300	2650	1350	8.1	1

* LAI = límite altitudinal inferior; HPM = hábitat potencial máximo, DPH = desplazamiento necesario para la pérdida total del hábitat (HPM-LAI), ΔT = incremento de temperatura requerido para la pérdida total del hábitat, utilizando el descenso adiabático de temperatura de $-0.6^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ altitud. Los géneros amenazados de extinción están indicados con un asterisco (según Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2005).

Tabla II. Análisis del rango de desplazamiento altitudinal para las especies de *Bonnetia*, *Stegolepis* y *Chimantaea*. Ver tabla I para códigos y detalles. EL = endémicas locales (restringidas a un solo tepui). Las especies amenazadas de extinción por pérdida de hábitat están indicadas con un asterisco (según Rull *et al.*, 2005)

Especie	LAI	HPM	DPH	ΔT	EL
<i>Bonnetia bolivarensis</i> *	2 400	2 400	0	0.0	+
<i>B. wurdackii</i> *	2 100	2 650	550	3.3	+
<i>B. chimantensis</i> *	2 090	2 650	560	3.4	
<i>B. toronoensis</i> *	2 030	2 650	620	3.7	+
<i>B. roseifolia</i> *	1 922	2 250	328	2.0	+
<i>B. roraimae</i>	1 900	2 723	823	4.9	
<i>B. huberiana</i>	1 850	2 650	800	4.8	+
<i>B. maguireorum</i>	1 800	3 014	1 214	7.3	+
<i>B. celiae</i> *	1 800	2 400	600	3.6	+
<i>B. tepuiensis ssp. minor</i>	1 800	2 650	850	5.1	+
<i>B. duidae</i> *	1 700	2 358	658	3.9	+
<i>B. neblinae</i>	1 700	3 014	1 314	7.9	+
<i>B. multinervia</i>	1 650	2 700	1 050	6.3	
<i>B. steyermarkii</i>	1 600	2 450	850	5.1	
<i>Stegolepis terramarensis</i> *	2 600	2 800	200	1.2	+
<i>S. maguireana</i>	1 950	2 650	700	4.2	+
<i>S. vivipara</i>	1 925	2 650	725	4.4	+
<i>S. grandis ssp. jauaensis</i> *	1 900	2 250	350	2.1	+
<i>S. ligulata</i>	1 850	2 650	800	4.8	+
<i>S. pauciflora</i> *	1 820	2 358	538	3.2	+
<i>S. jauaensis</i> *	1 800	2 250	450	2.7	+
<i>S. neblinensis</i>	1 700	3 014	1 314	7.9	+
<i>S. parvipetala ssp. chimantensis</i>	1 660	2 650	990	5.9	
<i>S. wurdackii ssp. wurdackii</i>	1 600	3 014	1 414	8.5	+
<i>S. gleasoniana</i>	1 520	2 358	838	5.0	+
<i>S. cardonae</i>	1 500	2 650	1 150	6.9	
<i>S. hitchcockii ssp. hitchcockii</i>	1 500	2 200	700	4.2	+
<i>S. grandis ssp. phelpsiae</i>	1 500	2 200	700	4.2	+
<i>S. membranaceae</i>	1 500	2 800	1 300	7.8	
<i>Chimantaea lanocaulis</i> *	2 300	2 650	350	2.1	+
<i>Ch. rupicola</i> *	2 100	2 650	550	3.3	+
<i>Ch. eriocephala</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. espeletoidea</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. huberi</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. humilis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. mirabilis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. acopanensis</i>	1 900	2 650	750	4.5	+
<i>Ch. cinerea</i>	1 800	2 650	850	5.1	+

4 y la sección 12.4 de este capítulo), lo cual es el reflejo de las ventajas selectivas alcanzadas por cada una de ellas durante su historia evolutiva (O' Grady, 1982; Cracraft, 1985a). De tal manera, si la probabilidad de extinción es una función de los cambios en los valores de la adversidad ambiental (entropía), a la cual se vea expuesta una especie, ¿cuáles son los límites de estos cambios de tal manera que no pongan en riesgo la estabilidad de su hábitat?

2. LÍMITES DE PRODUCCIÓN DE ENTROPÍA EN EL PANTEPUI

Como se aprecia en la tabla I, el incremento de temperatura ($\Delta T \approx dS_s > 0$) requerido para la pérdida total del hábitat, es diferente entre cada uno de los géneros endémicos al Pantepui pertenecientes a distintas familias de plantas vasculares, variando en valores mínimos de 0.6°C (*Aracamunia*, Orchidaceae) y 0.9°C (e.g. *Tyleropappus*, Asteraceae) a un valor máximo de 9.1°C (e.g. *Celiantha*, Gentianaceae, y *Adenarake*, Ochaceae) (Rull *et al.*, 2005).

Entre las especies de cada género también se pueden apreciar diferencias similares de temperatura de las que depende la pérdida total del hábitat. Cada especie, a partir de los límites alcanzados por sus *individuos* en un rango altitudinal, presenta límites de tolerancia térmica o controles de los cambios de entropía (Gillooly *et al.*, 2001) diferentes con respecto a las demás especies dentro de un género determinado (tabla II) (O' Grady, 1982). Al examinar estos límites para cada una de las especies de los géneros de mayor dominancia en el Pantepui (*Bonnetia*, *Stegolepis* y *Chimantaea*) (Berry *et al.*, 1995; Rull *et al.*, 2005, 2019c), encontramos que cada especie presenta valores distintos de incremento de temperatura ($\Delta T \approx dS_s > 0$) requeridos para la pérdida total del hábitat que pueden oscilar entre 0-7.9°C (*Bonnetia*), 1.2-8.5°C (*Stegolepis*), y 2.1-5.1°C (*Chimantaea*). Por ejemplo, en el caso de *Chimantaea*, dos de sus especies perderían el hábitat con un incremento de 2 a 4°C, mientras que otras seis estarían muy cerca del límite. En el caso de *Stegolepis* con sus veinticinco especies endémicas al Pantepui, solo cuatro especies, endémicas locales estarían amenazadas de perder

su hábitat y un número similar se encontraría cerca del límite. En el género *Bonnetia*, con veintiséis especies, la mitad de las especies que habitan las cumbres tepuyanas, todas endémicas excepto una, están amenazadas de perder su hábitat (Rull *et al.*, 2005, 2019c).

Estos hechos revelan la importancia del *individuo*, probablemente más que la especie (Hull, 1976), en definir y fomentar la continuidad de los taxones y, por consiguiente, del macrosistema durante los cambios climáticos que podrían ocurrir en su historia evolutiva. Las habilidades de cada *individuo* para mantener la integridad del sistema ante las perturbaciones extrínsecas e intrínsecas constituyen la *homeostasis* (Hull, 1976; Watson y Lovelock, 1983; Cracraft, 1985; Kleidon, 2004), la cual presenta unos límites que son muy específicos para cada individuo, sin embargo, dentro de un cierto rango. Las condiciones fisiológicas o ambientales que son toleradas por una especie pueden no ser toleradas por otra especie a pesar de pertenecer incluso a un mismo género; del mismo modo, pueden no ser toleradas por igual entre los distintos *individuos* de una misma especie (Hull, 1976; O' Grady, 1982; Cracraft, 1985a).

Considérese el flujo de energía entre los sistemas de información de una planta, un herbívoro, un carnívoro y un coprófago. Cada uno posee mecanismos para mantenerse en un estado constante a través de rutas diferentes de procesamiento de la energía. Esto resulta en que el organismo nunca estará compuesto por las mismas moléculas dos veces, no obstante reteniendo su continuidad temporo-espacial (O' Grady, 1982).

Lo anterior lo podemos apreciar perfectamente en el caso de cuando los individuos de las distintas especies de *Bonnetia*, *Stegolepis* o *Chimantaea*, ocupan los límites (superior e inferior) en el rango de distribución altitudinal o en el respectivo nicho ecológico. Al parecer, la *homeostasis*, como factor de éxito selectivo, fue implícitamente expresada por Charles Darwin (1859), cuando afirmaba que «la lucha será siempre muy severa entre los individuos de la misma especie, pues frecuentan las mismas regiones, necesitan los mismos nutrientes y están expuestos a idénticas adversidades». Además,

si atendemos el rol de la selección natural en la escogencia del individuo con mayores ventajas para lograr la continuidad y la supervivencia de la especie: $F_i = F_i(P_1; \dots; P_n)$.

Sin caer en falsos optimismos o en posturas de apego a la permanencia de los acontecimientos, es posible que hoy —más que nunca— estemos atravesando uno de los capítulos más extraordinarios en la historia evolutiva del planeta y, particularmente, de la región de Pantepui y de la Guayana como un todo, del cual nos depararía una explosión de nuevas especies con características jamás vistas (Margulis y Sagan, 1995; Dyson, 1999; Schopf, 2000; Kleidon, 2004; Marcano *et al.*, 2002, 2006). Es probable que seamos incapaces de poder advertir este hecho y mucho menos predecir sus formas y funciones específicas. De tal manera, como se ha afirmado antes, *no hay nada permanente en el universo, lo único permanente es el cambio*, un cambio del cual siempre experimentaremos un inmenso terror, y al cual nunca nos acostumbraremos. Pero ¿hasta dónde pueden llegar esos cambios sin que conduzcan a la biosfera a alcanzar su total equilibrio termodinámico, esto es, a constituirse en un *mundo desierto*? (Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000).

3. ÓPTIMO VS. PÉSIMO ECOLÓGICO

Cuando se busca caracterizar un hábitat con base en el grado de la presión selectiva que pueda soportar, y a la capacidad de sus individuos para controlar los cambios de entropía dS como consecuencia de dicha presión, un buen criterio cualitativo podría ser el *pésimo* y *óptimo ecológico* (Cracraft, 1985a; Vareschi, 1992). En el *pésimo ecológico* $dS \geq 0$, mientras en el *óptimo ecológico* $dS \leq 0$. Si bien la intensidad de la presión selectiva impone la necesidad de recurrir a mayores habilidades para el control de la entropía, estas necesidades se minimizan ante la baja presión selectiva, lo cual se traduce a *una mínima inversión energética en la búsqueda del control de la entropía* (Lotka, 1922a, b, 1925). Al respecto señalaba Cracraft (1985a):

En áreas de adversidad baja (ceranas al óptimo), los organismos requieren menos

energía para mantener la homeostasis fisiológica relativa a su entorno en comparación con organismos que viven en ambientes más adversos (Cracraft, 1985a).

El profesor Volkmar Vareschi (1986) definió con gran exactitud estas diferencias, al abordar el análisis de la selva nublada de Rancho Grande, ubicada al norte de Venezuela:

Mientras todo ambiente pésimo conduce a la convergencia de formas, el ambiente óptimo permite cualquier divergencia. Así se llega al libre desarrollo de mutaciones espontáneas en las más diversas unidades taxonómicas. La característica decisiva de las plantas que viven en ambientes óptimos no es pues su adaptación a este ambiente, sino la realización de formas que correspondan a su tendencia genética, y quizás en cierta medida a un *ad libitum*. Estas ideas no son nuevas y ya fueron expresadas antes por el Dr. Alan Smith (1972) de la Universidad de California, parafraseando al Dr. Baker (1970), al tratar de explicar la enorme diversidad de especies de helechos existentes en los bosques tropicales: Bajo las condiciones relativamente estables que existen en muchos ecosistemas tropicales, las especies se «ajustan» a más definidos y más definidos nichos ecológicos.

En los ambientes de *pésimo* ecológico o mayor adversidad, los organismos disipan mayor energía en la ejecución de procesos internos al sistema dS , tales como homeostasis (recuperación), ontogenia (crecimiento y diferenciación), reproducción y replicación —pues los costos son más altos—, que en los ambientes de *óptimo* ecológico (O' Grady, 1982). Esta concepción dicotómica de los extremos de un gradiente ecológico, basada en la variación de la entropía ($\approx T$), fue también utilizada por Cracraft (1985a), quien destacó la importancia de la biomasa como un rasgo medible que califica los rangos de dicho gradiente (figura 3).

Los efectos combinados de la masa y la temperatura sobre la tasa metabólica dentro de un rango de temperatura relevante biológicamente, pueden ser aproximados mediante la ecuación (Gillooly *et al.*, 2001):

$$B \sim M^{3/4} e^{-E_i/kT}$$

El término $e^{-E_i/kT}$, contiene la dependencia de la temperatura dominante, que representa el factor de Boltzmann y $B \propto M^{3/4}$ es la tasa metabólica del organismo, la cual escala con la potencia $3/4$ y se incrementa exponencialmente en la ecuación con la temperatura. Esto es válido en el rango limitado de temperaturas *relevantes biológicamente*, estando entre 0° y 40°C. Dentro de este rango, los organismos operan comúnmente bajo condiciones naturales. Cerca de los 0°C, las reacciones metabólicas cesan debido a la transición de fases asociadas con el congelamiento del agua y, por tanto, debido a las bajas energías de activación; por encima de los 40°C, las tasas de las reacciones metabólicas son reducidas a partir del incremento del catabolismo (Gilloly *et al.*, 2001). Los organismos criófilos y termófilos constituyen una excepción (Marguet y Forterre, 1998; Seckbach, 1999; Russell, 2000; Marcano y Palacios-Prü, 2003). Por consiguiente, el rango de 0-40°C puede establecerse como el gradiente donde se ubica por lo general el *pésimo-óptimo ecológico*.

Entre todos los organismos vasculares y no-vasculares que se incluyen en el gradiente *óptimo-pésimo ecológico*, probablemente los he-

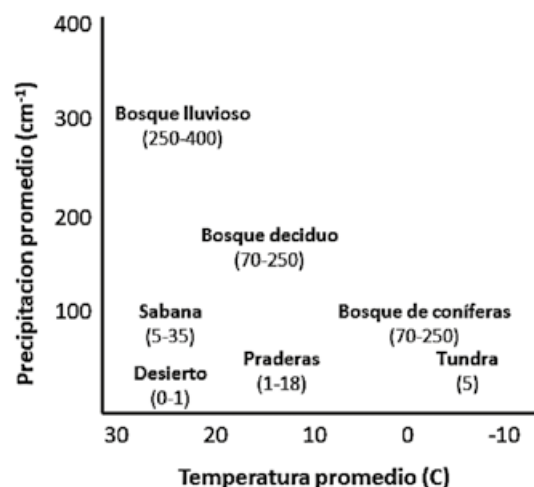


FIGURA 3. La producción de biomasa (toneladas/hectárea) de diferentes asociaciones vegetales califica los rangos de un gradiente *óptimo/pésimo ecológico*, a partir de criterios de temperatura y precipitación. Valores elevados reflejan las habilidades y ventajas selectivas para minimizar las pérdidas de energía y un mayor ingreso al lado interno del sistema de energía y materia procedente del lado externo (modificado de Cracraft, 1985a).

lechos y los líquenes representan los extremos macroscópicos. De tal manera, los helechos — en su mayoría umbrófilos e higrófilos—, están presentes allí donde las condiciones de *optimidad ecológica* son las más altas, mientras los líquenes representan los organismos mejor adaptados a enfrentar los mayores extremos ambientales que caracterizan a los hábitat con la más alta *adversidad ecológica*. Es por esta razón por la que Volkmar Vareschi escogió a estos dos organismos para entender los límites a los cuales puede llegar la vida en la región tropical (Vareschi, 1968, 1973, 1992).

El autor no pudo resistirse a la influencia del profesor Vareschi y a la tentación, tan encantadora, de escoger para su estudio estos organismos tan interesantes. Sintió la necesidad de construir una explicación acerca de los procesos que rigen el control de la energía en los ambientes extremos, contando para ello con el más fascinante modelo para su estudio (Marcano, 1994a, b y c, 1998; Marcano y Palacios, 2003; Marcano *et al.*, 2010a y b).

La más alta diversidad y frecuencia de especies de helechos sobre el planeta se encuentra en la selva nublada o bosque lluvioso tropical (Smith, 1985; Kramer y Green, 1990; Berry *et al.*, 1995; Funk *et al.*, 2007). En estas formaciones, los helechos evidencian adaptaciones o hábitos que van desde ocupar el suelo —donde crecen aprovechando la rica capa de nutrientes y materia orgánica—, o la corteza de árboles, como epífitas en el sotobosque, donde los niveles de humedad del aire y los altos contenidos de CO₂ facilitan una expresión fenotípica libre de las exigencias que imponen los excesos de luz o la falta de humedad en otros ambientes. El metabolismo dominante en los helechos es el C₃, donde alrededor de 1/3 del CO₂ consumido por fotosíntesis se libera de nuevo por fotorrespiración, contribuyendo así con el aumento de la productividad orgánica en el bosque (Medina, 1977).

La libre expresión de formas *ad libitum*, particularmente de los helechos homósporos en las selvas tropicales (Vareschi, 1986, 1992), se debe a su inmensa plasticidad genética, la cual está determinada por sus más altos niveles ploidales en comparación con las angiospermas (Klekowski y Baker, 1966; Tryon y Tryon, 1992).

FIGURA 4.
Hymenophyllum
dejecta
 (= *Hymenophyllopsis*
dejecta) (A) fue
 colectada por primera
 vez por Im Thurn en la
 cumbre del cerro
 Roraima en 1884, e
 identificada y descrita
 por Baker en la obra
 de William Hooker
Icones Plantarum
 (1886-1887), como «uno
 de los más curiosos
 helechos descubiertos
 por Im Thurn en su
 expedición al Monte
 Roraima viniendo
 desde su cumbre... Su
 mayor semejanza es
 con *H. polyanthos*...».
Hymenophyllum
polyanthos (B)
 constituye un helecho-
 film higrófilo,
 representante del
 óptimo ecológico en
 las selvas nubladas de
 Pantepui y del resto de
 la Guayana. La
 semejanza de
Hymenophyllopsis
 respecto a
Hymenophyllum es tan
 grande, que constituye
 uno de los casos más
 llamativos de
 convergencia
 morfológica adaptativa
 conocidos en la
 historia natural de esta
 región. A, dibujo
 fotografiado por Louis
 G. Marcano de la obra
 de Sir William Jackson
 Hooker, *Icones*
Plantarum or Figures
with Brief Description
Characters and
Remarks of New or
Rare Species (1841: VI,
 Tab. 1610); B, foto del
 autor.



Una de las formas biológicas desarrolladas por los helechos más representativas de una adaptación bajo condiciones de *óptimo ecológico* en el Pantepui, la constituyen los helechos-film (figura 4A). Estas plantas, representadas por la familia Hymenophyllaceae, están compuestas por los géneros *Trichomanes* e *Hymenophyllum*, y presentan una sola capa celular y la ausencia de estomas, por lo cual dependen para el control del agua en las células de respuestas poikilohídricas y de turgencia. Obviamente, es de esperarse esta respuesta morfológica, ante condiciones mayormente de saturación de humedad del aire donde no se imponen necesidades de regulación de la pérdida de agua por transpiración. El helecho endémico a Pantepui *Hymenophyllopsis* y muchos musgos, comparten esta respuesta adaptativa, lo cual constituye una convergencia morfológica ante las mismas condiciones ambientales (figura 4B) (ver capítulo 6; Longton, 1979; Proctor, 1979; Green *et al.*, 2011).

Los líquenes, por su parte, están dotados de un conjunto de respuestas específicas para enfrentar las más bajas temperaturas (e.g. -183°C), excesos de radiación (PAR, UVB y UVA), manteniendo el ficobionte su actividad asimilatoria y

respiratoria, muy a pesar de las bajas presiones parciales de O₂ (< 100 mbar) y CO₂ (< 15 x 10⁻² mbar) existentes en su hábitat (Marcano, 1994c; Kappen y Valladares, 2007; Marcano *et al.*, 2009a, 2010a y b). Su presencia en las cumbres más altas de Pantepui (e.g. *Peltula*, *Xanthoria*, *Candelariella*, *Buellia*), en la Antártida y en alturas superiores a los cinco mil metros en las altas montañas tropicales de África, India y los Andes (figura 5; ver capítulo 6), demuestra su extraordinaria capacidad de supervivencia y adaptación que los convierte en auténticos organismos extremófilos (Kappen, 1974; Marcano *et al.*, 2010a y b; Marcano, 2021a). El engrosamiento de su corteza externa, a partir de un recubrimiento de hifas cementadas por glicoproteínas y mucopolisacáridos, junto a la secreción de sustancias extracorticales UV-escudantes —como son los ácidos carboxílicos fenólicos—, no solo protegen a las células hifales, sino que aseguran las funciones de los ficobiontes (cianobacterias o algas) de producir carbohidratos bajo niveles óptimos de humedad en la médula (Marcano *et al.* 2010a y b). Estas sustancias se piensa que son responsables de la meteorización o destrucción de la cuarcita de las cumbres tepuyanas, formando estructuras líquénicas mi-

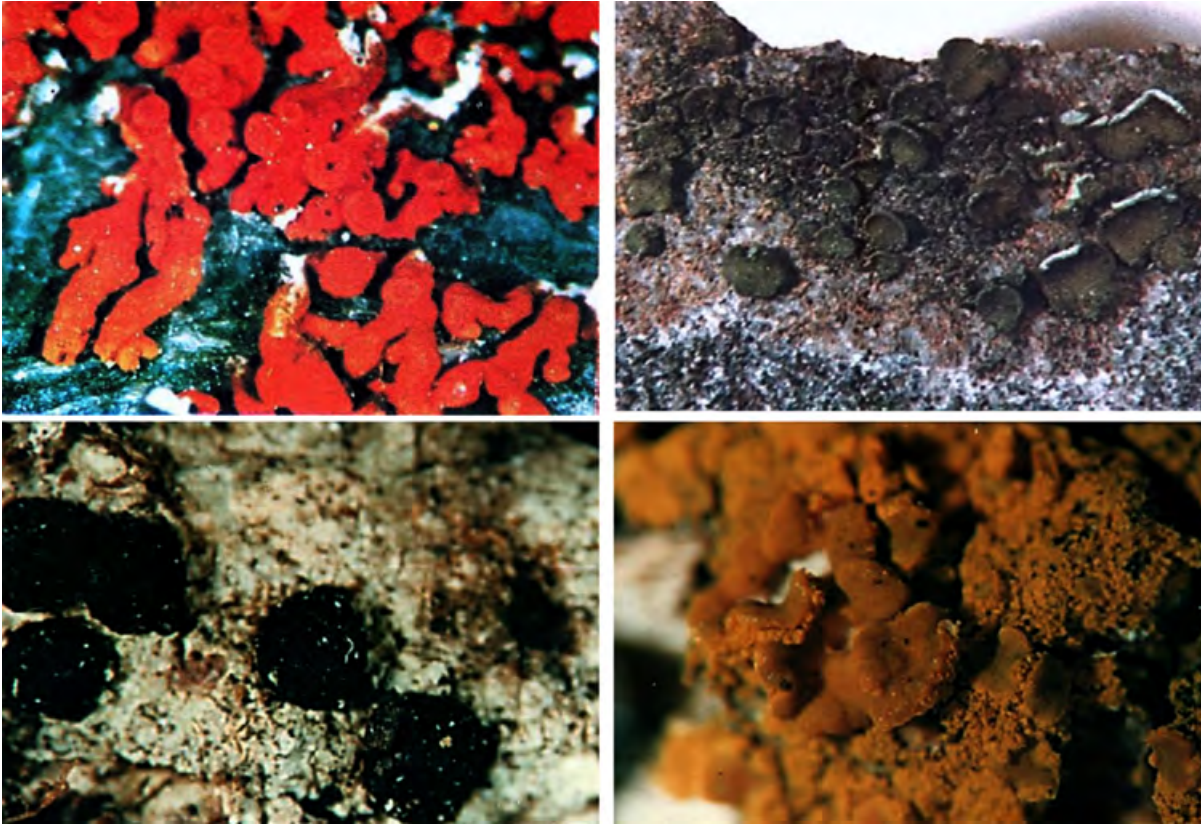


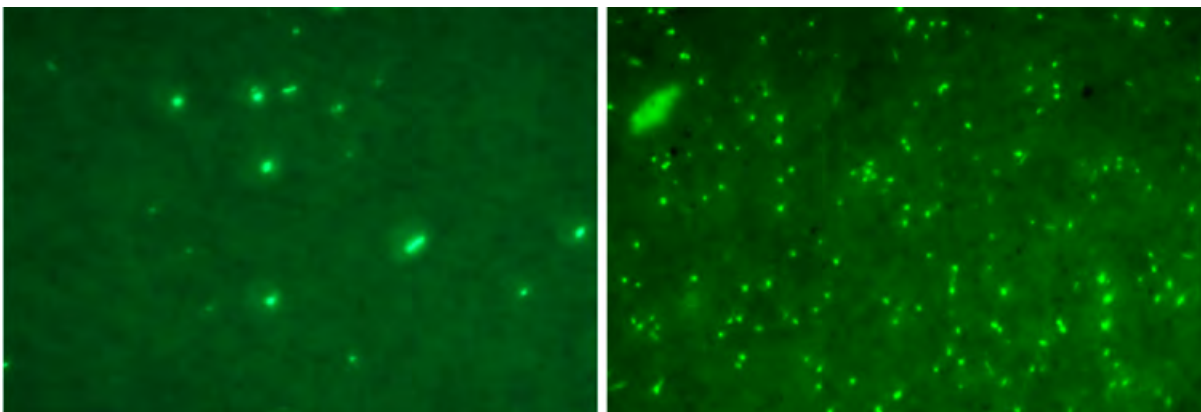
FIGURA 5. Los líquenes extremófilos que crecen sobre las rocas cuarcíticas asociadas a cianobacterias, en las cumbres tepuyanas (ver capítulo 6), también están presentes en los ambientes más hostiles del planeta, incluyendo la Antártida y la zona nival de los Andes tropicales. A. *Xanthoria*; B, *Peltula*; C, *Buellia*, D, *Candelariella* (fotos del autor).

croestromatolíticas (Gorbushina *et al.*, 1997, 2001), y además cumplen un rol biogeoquímico importantísimo en la detoxificación del aire, a partir de la formación de complejos orgánicos o quelatos (Marcano, 1994c, 2003).

En los microambientes más hostiles de Pantepui destaca la presencia de organismos microscópicos autótrofos, como por ejemplo, cianobacterias y quimiobacterias. Allí, encontramos especies de *Gloeocapsa* y *Scytonema* creciendo como costras sobre las rocas estériles

de las más altas cumbres tepuyanas ante las peores condiciones de temperaturas, radiación UV y fuertes vientos, y además cumpliendo en el ecosistema con la función de aportar a los suelos nitrógeno fijado atmosférico (Büdel, 1999; Kaštovský *et al.*, 2011; Barton *et al.*, 2014). De igual manera, hallamos organismos quimiolitautótrofos como *Nitrobacter* sp. (figura 6A), con la capacidad de aportar nitrógeno fijado atmosférico en una bioorganización polisimbiótica formando bioesplotemas estroma-

FIGURA 6. Bacterias quimiolitautótrofas procedentes de espeleotemas de ópalo-A de la cueva Charles Brewer, Churí tepui. *Nitrobacter* sp. hibridadas con NTR712 (Alexa488), por CARD-FISH (A), con capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, y *Acidithiobacillus ferrooxidans* hibridadas con THIO1 (Alexa488) por CARD-FISH (B), con la capacidad de producir ópalo-A a partir de la cuarcita; evidenciadas con microscopia de fluorescencia (Marcano *et al.*, 2019, 2020). Fotos del autor.



tolíticos —junto a *Acidithiobacillus ferroxidans*—, que arranca energía del hierro (FeHCO_3) para producir ópalo amorfo ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) a partir de la cuarcita (SiO_2) en las mayores profundidades de las cuevas tepuyanas, donde los altos niveles de CO_2 hacen intolerables las condiciones para la vida vegetal y animal aun como troglobios (figura 6B) (Marcano *et al.*, 2019, 2020).

Estas adaptaciones metabólicas no nos permiten dudar acerca de la posibilidad que tales especies ocupen las posiciones más extremas en el gradiente del *pésimo ecológico*. De tal manera, la extremofilia es una respuesta a la *adversidad ambiental* basada en controles de los cambios de energía ($dS < 0$), que otorgan unas grandes ventajas selectivas por encima de otras especies en la región de Pantepui (Kaštovský *et al.*, 2011; Barton *et al.*, 2014).

El endemismo en las cumbres tepuyanas con rangos altitudinales o locaciones muy específicas debe ser considerado, por lo general, una expresión de la altísima especialización y adaptación alcanzada por los individuos de una especie a las condiciones extremas particulares imperantes en ese ambiente, lo cual supone una gran vulnerabilidad y desventaja selectiva. En cambio, la amplia distribución de una especie —determinada por una gran cantidad de individuos ocupando rangos altitudinales y microambientes variados—, aún manteniendo el endemismo a un tepui o en toda la región de Pantepui, da cuenta de su capacidad para sobrevivir ante cualquier alteración o aumento de entropía en su respectivo hábitat —en amplios gradientes ecológicos—, a partir de disponer de una plasticidad adaptativa que descansa en una más amplia movilidad genética.

En muchos casos, una gran cantidad de individuos de la misma especie, en relación con el número de sus depredadores (factores constrictivos), es absolutamente necesaria para su conservación (Darwin, 1859).

De tal manera, como sea el caso, la extremofilia parece ser la condición dominante que califica el éxito adaptativo y evolutivo de las especies del maravilloso mundo natural de la Guayana. Además, otorga grandes posibilidades de

persistencia antes los retos que en el porvenir impone el efecto devastador del calentamiento global (Marengo *et al.*, 2009; Rull *et al.*, 2019c) y la explotación desmedida de recursos ocasionados por la especie dominante: el *Homo sapiens*.

4. CAMBIOS DE ENTROPÍA EN LA EVOLUCIÓN DE LAS ETNIAS INDÍGENAS

La transculturación se suele definir como una sucesión de eventos de cambios y desplazamientos de contenidos culturales y sociales que solían construir la identidad de un pueblo o nación (Pratt, 1992; Deagan, 1998; Davies 2000; Ortiz, 2002), los cuales usualmente conllevan a la sustitución total de una cultura por otra (Lakey, 2003). Por sus efectos, las diferencias con respecto a la globalización son difíciles de distinguir (Taylor, 2012; Stallaert, 2017). Dada sus consecuencias, tanto la transculturación como la globalización podrían constituir procesos naturales del universo físico (termodinámicos) que impulsan los cambios y transformaciones (evolución) de nuestra propia especie. Al respecto, Pratt (1992) señalaba que en determinadas circunstancias, la transculturación podría ser interpretada como un agente de crecimiento y desarrollo cultural cuando se reciben elementos *externos* que modifican, complementan y fortalecen las capacidades de producción y supervivencia (e.g. Europa en la época colonial). La globalización podría encerrar ese efecto transculturizante si aceptamos su esfuerzo por lograr una «consciencia planetaria» (Pratt, 1992) o una identidad común (*ciudadanía*) en una «Tierra Patria» (Morín, 1999) que alcance a borrar todas las diferencias étnicas e incluso físicas del hombre. Ambos procesos usualmente representan los principales vehículos que distribuyen planetariamente las acciones humanas tendentes a modificar el ambiente natural, en la actual era conocida como Antropoceno (Trischler, 2007; Cearreta, 2017), dando lugar a lo que unos han llamado la *tecnosfera* (Zalasiewicz *et al.*, 2017). Las definiciones de transculturación y globalización, sin duda, conllevan implícitamente una noción de la termodinámica de

sistemas abiertos no-equilibrados y, por tanto, de entropía.

4.1. GLOBALIZACIÓN VS RIQUEZA DE WALLACE

Podría ser difícil racionalizar y aceptar el rol de la transculturación y de la misma globalización cuando se experimenta una admiración profunda por la expresión natural de los ecosistemas y del habitante indígena, como parte inseparable de ella (especialmente aquellas en aislamiento relativo y contacto inicial; Zent y Zent, 2007; Bello y Mirabal, 2017) y tener que admitir el cambio impuesto como parte de las leyes del caos y de la termodinámica que conduce a una pérdida notoria de la diversidad (Kleidon *et al.*, 2000; Ellis *et al.*, 2010; Larson, 2018). Es probable que el choque exista al abrigar una especie de romanticismo por las expresiones puras y simples de la vida y del ser humano en su estado natural (probablemente descalificadas por algunos como emociones de tipo colonialistas) (ver capítulo 1, sección 1.7) y tener que afrontar las consecuencias de las fuerzas del cambio que devoran todo a su paso como una función aparente del tiempo, काल. Quizás contribuyan alterando nuestra percepción, una nostalgia abrumadora por el *Buen salvaje* de Jean Rousseau o por el *Paraíso perdido* de Thomas Milton. No existe mejor expresión y sentimiento que aquellos convertidos en poesía por Alfred Wallace (1853: 180), durante su estadía en la población indígena de Yavita en 1851, en Río Negro, Amazonas venezolano:

Qué delicia si yo fuera un nativo y viviese
alegremente
Pescando, cazando y remando en canoa,
Y viese crecer a mis hijos, como jóvenes e
impetuosos cervatos,
Con salud corporal y paz mental,
¡Rico en riquezas y feliz sin oro!

Si asumimos que el bosque tropical lluvioso se encuentra en el *óptimo ecológico*, equivalente a la *riqueza de Wallace*, entonces la afectación del bosque por el habitante indígena sería relativamente mínima, considerando que vive en ella bajo una *libre expresión adaptativa* (*ad libi-*

tum, *sensu* Vareschi, como la mayoría de las otras especies), con valores < 1 de presión biológica y $dS < 0$. No es así cuando el indígena proviene de regiones caracterizadas por un *pésimo ecológico*, en donde las restricciones energéticas y, por consiguiente, los aumentos de entropía del hábitat, lo convierten en un factor mayor de alteración y con un poder de impacto y depredador bastante alto en la cadena trófica, más aún cuando se encuentra afectado por un alto grado de transculturación.

Estas condiciones se pueden reconocer en las regiones oriental y occidental de la Guayana. La Gran Sabana o altiplanicie del Caroní se caracteriza por una definición aproximada a lo que llamamos *pésimo ecológico* o *ambiente de alta adversidad*, donde el contenido de nutrientes de los suelos y la disponibilidad de recursos del bosque son muy limitados y la explotación del bosque o sabanización por sus etnias locales y otros factores humanos es alta (Fölsster, 1986, 1992; Dezzeo *et al.*, 2004; Rull y Montoya, 2012). Aunque existen sectores dentro de la Reserva Biosfera Alto Orinoco-Casiquiare sometidos a una fuerte explotación minera y maderera (ver capítulos 3 y 8), por lo general, en las áreas adyacentes al cerro Duida se puede apreciar una aproximación al *óptimo ecológico* o *baja adversidad* (ver capítulos 6 y 8). En ella se podría identificar una afectación de la biodiversidad del bosque mucho menor (baja entropía $dS \leq 0$) por sus habitantes nativos (en aislamiento relativo o contacto inicial), cuando los modos de producción indígenas se fundamentan principalmente en la caza y en la recolección de invertebrados, tales como arañas, larvas de insectos y lombrices, y de frutos y semillas, los cuales presentan una alta abundancia (Civrioux, 1959; Lizot, 1977; Eguillor, 1984; Posey, 1986; Zent, 1992; DeFoliart, 1997; Paoletti *et al.*, 2000; Zent y Zent, 2002; Moreno y Paoletti, 2004; Araujo y Becerra, 2007).

Solo concibiendo a la especie humana como cazadora-recolectora se puede reconocer formando parte de la integración de los ecosistemas de selva y como una unidad trófica dentro de ese sistema natural. Un ejemplo de ello son aproximadamente el cuarenta por ciento de las comunidades *jödi* (hoti), ubicadas entre los es-

tados Bolívar y Amazonas, las cuales, en la opinión de algunos especialistas, «no han sido contactadas aún por occidental alguno» (Zent y Zent, 2007). Al respecto señalaba la Dra. Betty Meggers (1981):

El proceso de selección natural ha producido una configuración cultural única en la selva tropical de las tierras bajas que no solo presenta las satisfacción de las necesidades básicas humanas con un mínimo de esfuerzo, sino que está en armonía con el resto del ecosistema.

Según Lévi-Strauss (1991), la orientación general de las sociedades amerindias ha sido a la alteridad más que a la autoidentidad; es lo que llamó la apertura al otro, lo cual contiene un significado claramente termodinámico como sistemas abiertos no-equilibrados (Fausto y Neves, 2018). La evidencia reciente indica muy poca intensificación de la agricultura en el pasado de la región selvática amazónico-guayanesa. Otros datos sugieren una dependencia actual mínima a la agricultura (Schaan, 2008; Fausto y Neves, 2018). En todo caso, en la transición desde una condición cazadora-recolectora a la agricultura (Winterhalder y Kennett, 2006), se aprecia la explotación del cultivo de mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) y otras plantas (Rival y McKey, 2008), a partir de un proceso de *apropiación y familiarización* (\approx domesticación) que ha conllevado a una ruptura en los niveles usuales de entropía (Carneiro da Cunha, 2015; Fausto y Neves, 2018). Dicha orientación hacia la alteridad (Lévi-Strauss, 1991) ha promovido un movimiento recurrente hacia dentro y hacia afuera del sistema (no-equilibrio), en el cual la vida se ha creado a través de la incorporación y preservación de pequeñas diferencias (Carneiro da Cunha, 2015). Diferencias que presumiblemente no han introducido en tiempos históricos una alteración significativa del ecosistema y de los biomas existentes. Sin embargo, la *transculturación* y la misma globalización pueden perturbar —y han perturbado— el balance de dicho ecosistema al alterar su *modus vivendi* silvestre con consecuencias en la actualidad preocupantes (Civrieux, 1974; Bello y Tillet, 2015; Bello y Mirabal, 2017; Obser-

vatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020).

4.2. EFECTOS BIOTERMODINÁMICOS DE LAS TRANSICIONES ECOLÓGICO-CULTURALES

A parte de la transculturación, el habitante indígena amazónico-guayanes ha experimentado —y continúa experimentando— otro conjunto de limitantes de *orden natural* que constriñen permanentemente su *persistencia* y su *pervivencia* en el medio selvático determinando cambios de entropía permanentes. Entre estas limitantes, las enfermedades de la selva tropical han jugado probablemente el rol más importante, debido a la significativa fuerza selectiva que han ejercido ocasionando una hipertrofia del sistema fagocítico mononuclear (retículo-endotelial) acompañado de alteraciones de la actividad adrenocortical (Frisancho, 1979; Lerouge y Vanderleyden, 2001). Tales alteraciones han determinado diversas respuestas, que van desde un aumento de la resistencia defensiva ante la acción de parásitos, bacterias y virus tropicales hasta influir en la aparición de antígenos específicos serológicos, característicos de las poblaciones amerindias, e.g. O, Di^a, Duffy, HLA, MN (Layrisse *et al.*, 1958; Mourant *et al.*, 1958; Díaz-Ungría, 1966; Young, 1976; Lerouge y Vanderleyden, 2001; Uinok-ool *et al.*, 2002; Junqueira y Castilho, 2002; Barzuna, 2003; Bégat *et al.*, 2015). Estudios recientes revelan la alta incidencia del gen (alelo DI* A) que codifica al antígeno Di^a (Diego) entre los grupos indígenas que habitan tanto la Guayana oriental como occidental en el Amazonas venezolano y una correlación significativa con la presencia de vectores específicos que transmiten enfermedades tropicales (Béгат *et al.*, 2015).

Todos estos eventos habrían adquirido mayor fuerza selectiva después de intensificarse una *apertura* de sus sociedades (sistemas termodinámicos) a la agricultura, domesticación de animales e interacciones étnicas (Wasserman, 1975; Frisancho, 1979; Lerouge y Vanderleyden, 2001; Béгат *et al.*, 2015). También con el incremento de las poblaciones y a partir de sucesos de transculturación.

Se piensa que la deficiencia de la enzima 11 β -hidroxilasa, relacionada a una deficiencia adrenocortical, como consecuencia de dicha hipertrofia del sistema fagocítico mononuclear, habría influido en la textura y pigmentación de la piel (a parte de la exposición prolongada a la radiación solar), debido a su relación con la producción de la hormona que estimula la producción de melanocitos (Wasserman, 1975; Frisancho, 1979). Existen otras teorías que proponen que las variaciones en el color de la piel de los habitantes indígenas, habrían evolucionado como una respuesta mimética a los bosques tropicales (Cowles, 1959; Wasserman, 1975). Más recientemente, Crawford y Tishkoff (2017) demostraron a partir del análisis del genoma humano, que el locus MFS012 codifica una proteína lisosomal que afecta la melanogénesis, incluso en peces y roedores, y que las mutaciones en regiones regulatorias específicas de los melanocitos —cerca del locus DDB1/TMEM138—, se correlaciona con expresiones de genes que responden ante la radiación UV bajo presión selectiva.

El color y textura de la piel han influido ciertamente en la cantidad de calor que el indígena es capaz de absorber o disipar y representan, indiscutiblemente, respuestas adaptativas logradas durante cientos de años viviendo en el medio selvático. Sin embargo, su área superficial ha jugado un rol fundamental en la regulación de la entropía corporal. Bajo condiciones en las cuales la temperatura ambiental está por debajo de la temperatura de la piel, un área superficial grande por unidad de peso corporal puede facilitar la transferencia o pérdida de calor. En cambio, cuando la temperatura del ambiente es alta o mayor a la temperatura de la piel, dicha relación puede ser desventajosa, porque incrementa la cantidad de calor que podría ser ganada a partir de un área mayor de superficie expuesta (Mount, 1979; Frisancho, 1979; Blaxter, 1989). En todo caso, en los climas de selvas tropicales los seres humanos *nativos* se piensa que suelen ser de menor tamaño y presentan un área superficial mayor que el peso, en comparación con los de las zonas más frías (regla de Bergmann) (Scholander, 1966; Young, 1976).

A Humboldt (1985, IV: 382-386) le llamó la atención la existencia de grupos indígenas de pequeño tamaño y de piel clara en el Alto Orinoco, por lo cual desarrolló las siguientes explicaciones: «Tuve la ocasión de ver algunos de ellos en La Esmeralda y puedo afirmar que se ha exagerado la pequeñez de la talla de los Guaicas (Sanema-Yanoama) y la blancura de los Guaharibos, que el padre Caulin llama Guaribos blancos. Los Guaicas que yo he medido tenían una talla mediana de 4 pies y 7 pulgadas (139,7 cm) a 4 pies y 8 pulgadas (142,2 cm). Se asegura que toda la tribu tiene esta extrema pequeñez, pero no hay que olvidar que los que aquí se llama una tribu no constituye, para hablar propiamente, sino una familia. La exclusión de toda mezcla extranjera contribuye a perpetuar las variedades o las aberraciones de un tipo común. Después de los Guaicas, los Guainaros y los Puñavos, son los indios más pequeños. Es muy notable el hecho de que todos estos pueblos se hallen en la orilla de los Caribes, quienes son de una talla singularmente alta. Unos y otros habitan el mismo clima y se nutren con los mismos alimentos. Son unas variedades de raza que sin duda han precedido al establecimiento de esas tribus (grandes y pequeñas, blanquecinas y moreno-oscuros) en una misma región».

«Los individuos de las tribus blanquecinas que hemos podido examinar, tienen las facciones, la estatura y el pelo respectivamente chatas, derecha y negro, lo cual caracteriza a los demás indios». «Las cuatro naciones más blancas del Alto Orinoco me han parecido los Guaharibos del Río Geheta, los Guainaros del Ocamo, los Guaicas del Caño Chigüire y los Maquiritares de las fuentes del Padamo, del Jao y del Ventuari». «En la Guayana, las tribus que viven en medio de las florestas más tupidas son generalmente menos atezadas que las que viven sobre las playas del Orinoco y que se entregan a los trabajos de la pesca». «Las causas de estos fenómenos son muy antiguas y nosotros repetiremos con Tácito “est durans originis vis”».

Los grupos yanomami (schriana y waika) que encontró Koch-Grünberg (1924b, III: 252) presentaron alturas ligeramente mayores que las apreciadas por Humboldt: «eran hombres pequeños, en promedio más o menos de 1,52 metros de altura. Ninguno sobrepasaba los 1,55 metros. Las mujeres eran muchísimo más bajas... Una espesa capa de mugre casi no dejó conocer el verdadero color de la piel».

FIGURA 7. Tipos antropométricos yanomami, los cuales destacan por su baja estatura, y estrechas capacidades torácicas y menores áreas de superficie corporal, tanto en hombres (izq.; foto Taylor, 1974) como en mujeres (der.; foto Koch-Grünberg, 1917).



Acerca de los habitantes de la Guayana oriental, los relatos de Im Thurn (1883: 167-168) acerca de la talla y coloración de la piel, son más de carácter cualitativo: «Los Makushies son más oscuros que los verdaderos Caribes y Akawaio en la coloración de la piel, sin embargo son más altos, más ligeros y mejor formados; sus caracteres son más regulares y sus expresión es brillante e inteligente, no obstante algo tímidos. Los Arekuna presentan una piel más oscura que todos los demás grupos; sus cuerpos son como esos de los Makus-

hies, sin embargo más poderosos, y similarmente sus caracteres son semejantes, como su expresión, pero esta última es lejos de ser belicosa».

Al comparar datos antropométricos de los yanomami con el resto de las etnias indígenas de la región amazónico-guayanesa y de otras regiones, encontramos diferencias significativas *colectivas*, vistas en su peso y talla (Díaz-Ungría, 1966; Bloch *et al.*, 1993; Corvos-Hidalgo y



FIGURA 8. Tipos antropométricos yekuanas, los cuales destacan por su mayor robustez, estatura y amplias capacidades torácicas y áreas de superficie corporal, tanto en hombres (arriba) como en mujeres (abajo). Fotos Koch-Grünberg (1917).

Salazar, 2012; Maluenga, 2017). Estas diferencias son probablemente una consecuencia de una adaptación a las distintas características microclimáticas de sus respectivos hábitats (tabla III). La temperatura del aire promedio en los hábitats amazónicos es $> 24^{\circ}\text{C}$, entre los 200-500 m de altura, pudiendo alcanzar valores mínimos de 21°C y máximos de hasta 35°C (ver capítulo 8). En la Gran Sabana, la temperatura promedio del aire presenta un mínimo de 10°C y un máximo de 37°C entre los 500-1500 m (Marcano, 1998a; ver capítulo 7). De cualquier manera, la temperatura promedio de los respectivos hábitats se encuentra por debajo o cercana a la temperatura corporal *central* ($\lesssim 37^{\circ}\text{C}$), y por encima o cercana a la temperatura corporal *periférica* o de la piel, la cual puede oscilar para esos rangos de temperatura ambiental, entre $28\text{-}36^{\circ}\text{C}$ (Mount, 1979).

Los valores menores de área superficial (1.37 m^2) y talla del cuerpo metabólico ($18.79\text{ kg}^{0.75}$) obtenidos entre los yanomamis (figura 7) —en comparación con otros grupos humanos que habitan la región amazónico-guayanesa (tabla III; figura 8)—, revelan el ventajismo selectivo de sus condiciones corporales a la transferencia de calor o control de la entropía, particularmente cuando se carece de vestidos o cubiertas corporales (Mount, 1979; Frisancho, 1979). Estos resultados quedan corroborados al analizar sus requerimientos energéticos mínimos (1318 kcal^{-1}) y la producción de calor total (179 kJ/h^{-1}) y descubrir que son los más bajos registrados entre las etnias indígenas de la región (tabla III). De cualquier forma, las diferencias individuales (peso, $S = 3.9\text{ kg}$; talla, $S = 0.04\text{ cm}$) podrían arrojar resultados que representen los picos más altos de la ventaja selectiva alcanzada por el grupo a lo largo de muchos años.

Los yekuana (*so'to*) y pemón (*taurepang* y *arekuna*, ver capítulo 10), presentan los valores biotermodinámicos más altos (tabla III), los cuales sugieren la posibilidad de que exista una afinidad entre ellos, que coincide con su vecindad geográfica y la ocupación común de la región centro-oriental de la Guayana. Además, una gran afinidad cultural y lingüística (grupo caribe) está presente entre ambos grupos (Wilbert, 1963; Civrieux, 2015). Si bien los valores

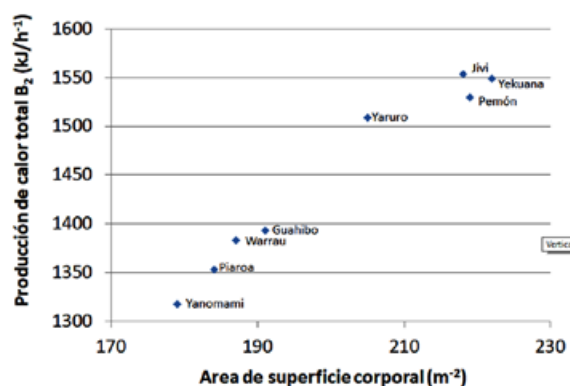


FIGURA 9. Gráfico que muestra cómo la producción de calor corporal total (kJ/h^{-1}), según la ley de Kleiber generalizada por Ballesteros y colaboradores (2018), se incrementa siguiendo una correlación lineal con el incremento del área superficial corporal total (m^2), en el caso de ocho etnias indígenas de la región amazónico-guayanesa ($r = 0.982$; $p < 0.001$). Destacan las tasas más bajas de pérdida de calor entre los yanomami y piaroa, mientras que los yekuana y pemón presentan las tasas más altas de disipación de energía calórica.

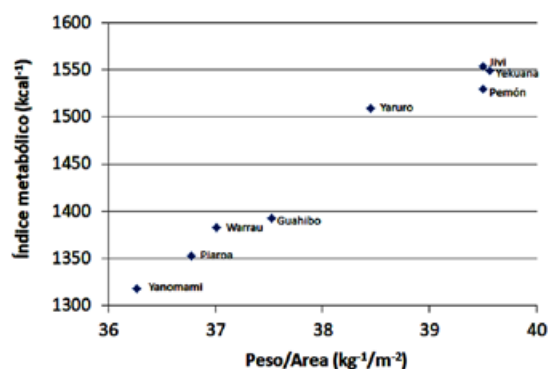


FIGURA 10. Gráfico que muestra como los requerimientos de energía IMB_1 (kcal^{-1}) están relacionados con la relación peso/área, en el caso de ocho etnias indígenas de la región amazónico-guayanesa ($r = 0.984$; $p < 0.001$). Los jiví, yekuana y pemón presentan los más altos índices metabólicos basales relacionados con el peso/área, mientras los yanomami, piaroa, warrau y guahibo presentan los índices metabólicos más bajos.

de peso son similares (yekuana, $W = 64.9$; pemón, $W = 64$), no son así los correspondientes a la talla (yekuana, $E = 1.56$; pemón, $E = 1.68$). Sin embargo, existe una proximidad en el área de superficie corporal (yekuana = 1.64 ; pemón =

Tabla III. Datos antropométricos y de control de la entropía corporal en 8 etnias indígenas de la región amazónico-guayanesa

Etnia	Talla ¹ (m ¹)	Peso ¹ (kg ⁻¹)	Área ¹ (0.1W 0.67 m ⁻²)	Peso/Área (kg ⁻¹ /m ⁻²)	IMB ₁ ² (kcal ⁻¹)	IMB ₂ ³ (kJ/h ⁻¹)		Cuerpo metabólico ¹ (W ^{0.75})	Disipación calórica (kJ/h ⁻¹) ⁴	
						B ₁	B ₂		Área (m ⁻²)	Peso (kg ⁻¹)
Yanomami	1,52	49,7	1,37	36,27	1318	166	179	18,79	72,52	2,02
Piaroa	1,54	51,5	1,40	36,78	1353	170	184	19,22	72,65	1,98
Jivi	1,62	63,20	1,60	39,5	1554	198	218	22,41	72,77	1,84
Guahibo	1,55	54,05	1,44	37,53	1393	177	191	19,93	72,93	1,94
Yekuana	1,56	64,88	1,64	39,56	1549	202	222	22,90	72,23	1,82
Yaruro	1,65	58,83	1,53	38,45	1509	188	205	21,24	72,58	1,88
Warrau	1,57	52,56	1,42	37,01	1383	173	187	19,52	72,60	1,96
Pemón	1,68	64,0	1,62	39,50	1530	200	219	22,62	72,47	1,83

¹ Datos de talla y peso fueron obtenidos de promedios dados por Diaz-Ungria (1966), Bloch y colaboradores (1993), Corvos-Hidalgo y Salazar (2012) y Maluenga (2017); el área superficial y medida del cuerpo metabólico, fueron calculados a partir de ecuaciones dadas por Mount (1979) en base a la Ley de Kleiber (1947, 1961), y la formula de Meeh.

² IMB₁= índice metabólico basal calculado a partir del índice revisado de Harris-Benedict (1918).

³ IMB₂ = índice metabólico basal calculado a partir de: B1, ley de Kleiber ajustada (Ballesteros *et al.*, 2018), B₁ = cM^a = 0,0692M^{0,72}; y B2, Ley de Kleiber generalizada por Ballesteros y colaboradores (2018), B₂ = αM + bM^{2/3} = 0,0016M + 0,079M^{2/3}.

⁴ Disipación calórica pasiva, se calculó a partir del termino alométrico: B = bM^{2/3} = 0,079M^{2/3}, y excluye la perdida de calor por actividad celular (Ballesteros *et al.*, 2018)

W en kg; M en g

1,62) y en la relación de peso/área (yekuana = 39.56; pemón = 39.5), así como en la tasa de producción de calor pasiva (yekuana, kJ/h⁻¹ kg⁻² = 1.82; pemón, kJ/h⁻¹ kg⁻² = 1.83) y en los índices metabólicos basal (yekuana, IMB₁ = 1549, IMB₂ = 222; pemón, IMB₁ = 1530, IMB₂ = 219) (tabla III; figuras 9 y 10). Todo esto podría suponer la aparición de desarrollos adaptativos convergentes en el control de la entropía corporal. No obstante, habría que considerar también la posibilidad de un parentesco muy antiguo étnico-tribal y la dispersión o diáspora desde un centro común de la Guayana, la que habría dado lugar a los actuales yekuana y pemón.

4.3. GANANCIA DE INFORMACIÓN
Y DISMINUCIÓN DE LA ENTROPÍA

Desde que el amerindio se integró a los ecosistemas de selva, los mecanismos o funciones del cerebro humano le fueron proporcionando instrucciones (representaciones codificadas binarias) acerca de cómo proceder ante situaciones específicas de presión selectiva en su medio

natural, basadas en su capacidad de aprendizaje y experiencias adquiridas (Young, 1976; Kandel *et al.*, 2001). Este hecho es común tanto para el taurepang, yekuana como para el yanomami, o para el mismo hombre moderno. Su característica esencial es que difiere de un individuo a otro, independientemente al contexto o grupo humano, habiéndose establecido no por herencia sino en la memoria del cerebro durante la vida del individuo (Jacobson, 1991; Kandel *et al.*, 2001). Tales diferencias individuales son las que han determinado los radios adaptativos y los límites en el control de la entropía de las etnias indígenas en la Guayana y Amazonas, tal como vimos anteriormente ocurre de manera similar entre las especies de animales y/o plantas de Pantepui. Desde luego, tales diferencias incluyen las habilidades para el dominio y transformación de la ecología selvática con las consecuencias acarreadas a partir del desarrollo de la cultura tecnológica (Trischler, 2007; Cearreta, 2017; Zalasiewicz *et al.*, 2017).

De acuerdo a la teoría de la información (Shannon, 1948a y b; Shannon y Wiener, 1949), la suma total de las representaciones codifica-

das del individuo contenidas en el cerebro, equivaldrían al número total de combinaciones posibles entre neuronas y sinapsis. De tal manera, si asumimos que estos códigos o información se hallan localizados en la corteza cerebral, entonces podrían ser medidos a partir del número de respuestas si (1)/no(0) posibles correspondientes a los dos estados de actividad de las sinapsis (Sagan, 1978; Kandel *et al.*, 2001; Marcano, 2005). Considerando que la corteza cerebral presenta un número cercano a 1×10^{11} neuronas y entre cada neurona existe un promedio de 1×10^4 conexiones sinápticas (que varía dependiendo de las habilidades y desarrollos individuales), entonces el número de bits de información sería equivalente a 1×10^{15} (Kandel *et al.*, 2001; Marcano, 2005).

Se estiman para el total del cerebro a nivel de neuronas y sinapsis, 10^{17} operaciones por segundo ($\approx 1 \times 10^8$ GHz) (asumiendo la existencia de 10^{11} neuronas, 10^4 sinapsis por neurona y 10^2 transmisiones por sinapsis por segundo). No obstante, el procesamiento de información basado en los microtúbulos (Hameroff y Penrose, 2014) ofrece un potencial enorme de incremento de la capacidad del cerebro. Asumiendo 10^9 tubulinas por neurona, se ha estimado la ocurrencia de 10^{15} operaciones por segundo por neurona ($\approx 1 \times 10^6$ GHz). De tal manera, la capacidad total del cerebro a este nivel de microtúbulos habría de ser potencialmente de 10^{26} operaciones por segundo.

Atendiendo al consumo de energía por la frecuencia de las operaciones (Hz) en el cerebro a nivel de las sinapsis, el consumo resultaría en: $E = 6.626 \times 10^{-34}$ (constante de Planck) $\times 10^2$ (Hz) $\times 10^{15}$ (sinapsis) = 6.62×10^{-17} J. En un contexto biológico, 6.62×10^{-17} J es el equivalente a la energía liberada por 7.95×10^2 moléculas de ATP (6×10^{23} moléculas de ATP proveen cerca de 50 kJ; Horton, 2006). Mientras si atendemos el consumo a nivel de los microtúbulos, el consumo de energía total del cerebro resultaría en: $E = 6.626 \times 10^{-34}$ (constante de Planck) $\times 10^{15}$ Hz $\times 10^{20}$ (tubulinas) = 66.26 J. En un contexto biológico, 66.6 J es el equivalente a la energía liberada por 7.95×10^{20} moléculas de ATP.

El consumo de energía por procesamiento de información binaria mediado por los microtúbulos parece ser mucho mayor al consu-

mo que demanda el cerebro basado en operaciones mediadas por neuronas y sinapsis. Se ha especulado acerca de que este sistema *primario*, podría ser el asiento de la consciencia, mientras el sistema basado en neuronas y sinapsis (*secundario*), cumpliría la actividad de un ordenador cerebral (Pokorný *et al.*, 2001; Pokorný, 2004; Penrose y Hameroff, 2011; Sahu *et al.*, 2013; Hameroff y Penrose, 2014). De tal manera, mientras mayor sea la actividad, estímulo o desarrollo en cada sistema, mayor será el nivel de orden y consumo de energía por el individuo (e.g. la concepción de *Watunna* constituiría el resultado de un importante desarrollo de ambos sistemas, primario y secundario, con los esperados aumentos del orden cerebral -información- y compensación metabólica).

Ahora bien; como la pérdida de la información constituye un valor recíproco al aumento de la entropía por el sistema, entonces $I = (I_0) e^{-S/K}$ representaría la relación matemática entre información y entropía, siendo 1 bit $\approx 9,56943281 \times 10^{-24}$ J/K la conversión de información a energía (Stonier, 1986a y b, 1996, 2007). Esto significa que el éxito o fracaso adaptativo de un individuo que depende de la cantidad y capacidad de procesamiento de información contenida en su cerebro, es una expresión del control de la entropía en el hábitat que ocupa. En tal sentido, las etnias que han sabido integrar por decisión propia (*apropiación y familiarización*) información procedente del lado externo del sistema (e.g. medicina, alimentos, tecnología), poseen mayores fortalezas para enfrentar las limitaciones de su ambiente y presentan mejores controles de la entropía (Carneiro da Cunha, 2015; Fausto y Neves, 2018) que aquellas que han sufrido procesos de transculturación y aculturización a través de métodos violentos o impositivos (e.g. misioneros, mineros, Gobierno Nacional) (Bello y Tillet, 2015; Observatorio de Derechos Indígenas Kapé-Kapé 2020; CERLAS, 2020), o que aquellas que han permanecido *intactas* en el paso del tiempo, sin experimentar intercambios o ganancias cognitivas procedentes de otras culturas (Bello y Mirabal, 2017).

Este flujo de energía procedente del lado externo del sistema constituye sin duda alguna un

conjunto de *estímulos* que, según la teoría neurocientífica moderna (Petit y Markus, 1987; Edelman y Tononi, 2000; Kandel *et al.*, 2001; Edelman, 1987, 2006), son necesarios para el incremento de la forma y medida de la inteligencia (y de la consciencia) y, por tanto, de la capacidad selectiva del ser humano. De tal manera, si la globalización representa un proceso que impulsa los cambios y transformaciones de nuestra propia especie en el Antropoceno, entonces los bajos flujos de aporte cognitivo procedentes desde el lado externo en una sociedad (sistema) advertirían acerca de su inminente aniquilación. Sin embargo, la paradoja es ¿cómo los yanomami han podido *persistir* en perfecto aislamiento en el ambiente selvático, a lo largo de cientos de años, apartados de la cultura occidental y aun en nuestros días lo siguen haciendo?

4.4. PERSISTENCIA Y EVOLUCIÓN

La *persistencia* de los yanomamis a lo largo del tiempo se podría explicar por su mayor ventaja selectiva en comparación con otros grupos humanos de la selva amazónico-guayanesa. Esta ventaja selectiva no solo descansa en sus mayores capacidades en el control de la transferencia de calor corporal (entropía), habilidades culturales y tecnológicas (que son muy básicas considerando su condición cazadora-recolectora), sino muy probablemente también en la utilización de conductas (agresividad y fiereza) que son comunes entre las especies de primates más competitivas en los ecosistemas tropicales (Johnson, 1972; Bramblett, 1984; Berkowitz, 1993; Bartlett *et al.*, 1993; Wrangham, 1999; de Waal, 2000; Jones, 2008). Dichas expresiones parece que son necesarias para asegurar la conquista de los espacios territoriales, reproductivos (mujeres) y energéticos (alimentos), como también emocionales (e.g. *híkola* o *hékura*, fuerza vital) (Barandiarán, 1967; Eguillor 1984; Lizot, 1985). Dicha interpretación sobre el origen de la violencia entre los yanomami podría ser controversial, pero ha de encontrar una explicación en el caso de otros hechos examinados más ampliamente en culturas distintas (Sussman, 1997; Sussman y Marshack, 2010).

Al respecto, señalaba Humboldt acerca de los yanomami (Humboldt, 1985, V: 253): «Las cabeceras del Orinoco parecen estar más allá al Este; pero la nación de los Guaicas (sane-ma-yanoamo), hombres muy flecheros aunque de estatura muy pequeña (los he visto de apenas cuatro pies dos pulgadas – 132 cm-) impide a los españoles subir más allá del raudal de Guaharibos, el cual se halla a unas veinticinco leguas de distancia de la Esmeralda».

Koch-Grünberg (1917, III: 266-267), describía a los yanomami (schriana y waika), como grupos humanos de gran ferocidad que vivían en permanente conflicto por la ocupación territorial. «En la época de mi viaje reinaba una enemistad mortal entre los Schriana del Uraricará y los restos de los Marakaná. Los Schriana que nos visitaron por el Salto del Urumamy tenían en sus cuerpos numerosas cicatrices de flechazos originados quizás en las luchas con los Marakaná, cuyo aniquilamiento por ellos no puede haber sucedido hace mucho tiempo. Los Waika de la Sierra Marutani y los Schriana y Waika de la Sierra Parima, se encuentran desde tiempo remoto en guerra con los Yekuana, en cuyos relatos su gran ferocidad indomable juega un gran papel. En sus viajes comerciales los Yekuana pasan por el trecho del Uraricoera en la región de la Sierra Marutani solo a medianoche y con golpes suaves de remo. La posición sobresaliente del cacique de los Schriana y la manera en que las tribus ms débiles se les subordinan, demuestra ya el carácter guerrero de este pueblo». «Ellos pertenecen sin duda a los restos más interesantes de la población original y con mucho gusto hubiera llegado a conocerlos más de cerca».

Entre los yanomami, tales expresiones de agresividad y fiereza se vuelven muy complejas y elaboradas, representadas por conductas sociales tales como infanticidios, feminicidios, peleas, robo, engaños, raptos, maltratos, intimidaciones, chantajes, amenazas, acosos y homicidios en general. Dichas conductas no son características de otros grupos humanos que en nuestro siglo pertenecen al mismo horizonte cultural (e.g. *jödi-hoti-*; Zent y Zent, 2002, 2007). Tampoco de otros grupos, hoy experimentando fuertes grados de transculturación, según las descripciones hechas por etnólogos y viajeros desde inicios del siglo XX (Koch-Grünberg, 1924a y b; Wilbert, 1963; Lévi-Strauss, 1972; Levy-Bruhl, 1972,

1974; Krickeberg, 1974; Girard, 1976; Thomas, 1983; Civrieux, 1959, 1974, 1992). Estos tipos de *violencia* pueden otorgarle a los yanomami una *mayor aptitud* para la *supervivencia y persistencia* en la selva y han sido muy bien documentados por numerosos estudiosos (e.g. antropólogos, exploradores, misioneros, médicos), quienes han convivido con ellos a lo largo de muchas décadas (Barandiarán, 1967; Chagnon, 1967, 1968, 1992; Cocco, 1973; Lizot, 1977, 1981, 1983, 1985; Eguillor, 1984). Por ejemplo, el antropólogo Nicolás Chagnon quien vivió muchos años entre los yanomami, los describía de la siguiente manera (1968):

Son gente salvaje, feroz, que combate en una beligerancia crónica, que posee una elevada capacidad para la violencia y un gran deseo de usarla para obtener los fines propios. Violencia, beligerancia, fiereza, son actitudes guerreras que están presentes y revalorizan todas las contiendas bélicas.

Daniel Barandiarán (1967) señalaba que esas conductas forman parte intrínseca de su condición humana y emocional y no obedece a puros motivos ocasionales:

La raíz y la base misma del tipo de violencia entre los Sanema-Yanoama ha de buscarse dentro de la propia psique del Sanema-Yanoama y de la cosmovisión de los mismos.

Por su parte, María Isabel Eguillor (1984), misionera salesiana, quien convivió con ellos durante casi dos décadas, comentaba:

Hemos visto a un papá flechar a su hijo de 10 años porque le estaba fastidiando; a un hombre adulto arrancar de un mordisco la yema del dedo a su esposa porque no le trajo el agua cuando se la pidió; a un esposo poco escrupuloso matar de una patada al hijo que su mujer llevaba en las entrañas.

En cercanía a Mavaca, Alto Orinoco, registré en 1994 una experiencia en la cual dos sujetos se disputaban los derechos por una mujer a quien reclamaban después de un enfrentamiento con otra comunidad de la cual habían raptado. Estas diferencias fueron resueltas a partir de un duelo a puñetazos (*pei pariki she-you*) en la zona izquierda del pecho (sobre el corazón), finalizando la contienda por quien fuese derribado primero a partir de la paraliza-

ción momentánea de la actividad del músculo cardíaco y la ralentización del transporte de oxígeno al cerebro. Cuadros como este eran frecuentes, incluso entre grupos de la propia comunidad, otorgando condiciones sociales complejas de jerarquía y poder (Eguillor, 1982).

La violencia ha constituido la conducta de su sociedad que ha sido modelada en la forma de pautas de comportamiento. Estas se han transmitido conscientemente e inconscientemente por el entorno social y han definido los patrones de vida a seguir. Tales pautas de comportamiento han garantizado, permanentemente, el éxito y *persistencia* en un mundo de escenarios poco cambiantes, pero para ellos impredecibles. La interpretación acerca de los fines de estas conductas nos podría parecer extraña o exagerada. El hecho indiscutible es que han gobernado nuestro pasado e irónicamente han construido el desarrollo de nuestra civilización. Tales conductas sobreviven en nuestra sociedad moderna irónicamente calificada como civilizada (e.g. guerras, terrorismo, feminicidios, infanticidios, genocidios, trata de esclavos). Su origen necesariamente debe hallar una explicación en la herencia de esas pautas de comportamiento selectivo que formaron parte de nuestros antepasados homínidos (Dart, 1953; Ardrey, 1961; Johnson, 1972; Bartlett, 1993; Berkowitz, 1993; Wrangham, 1999; de Waal, 2000). Además, tales conductas se integran en los cambios y transformaciones que caracterizan a los sistemas termodinámicos no-equilibrados.

De tal manera, no cabe duda acerca de las diferencias entre *persistencia* y *evolución* y esas diferencias están con claridad definidas, según como hemos visto, por la cantidad de información y energía que potencializa el aprendizaje humano a lo largo del tiempo, lo cual establece el concepto de *evolución*. Por tanto, en términos de la termodinámica aplicada a la biología humana, la conservación de una determinada estructura o grado de organización equivale entonces a la *persistencia* de un sistema en un estado estacionario. Por otro lado, la *evolución* de ese estado estacionario desde su actual configuración supone la adquisición de una nueva estructura, o si se quiere, la acomodación interna del sistema a nuevas condiciones impuestas por

el ambiente (Nicolis y Prigogine, 1977; Wagensberg, 1978; Lurié y Wagensberg, 1979a y b; Carneiro da Cunha, 2015; Fausto y Neves, 2018).

5. HACIA UNA CONCEPCIÓN UNIFICADA DE LA HETEROGENEIDAD METABÓLICA EN LA GUAYANA

Mientras la entropía (S) disminuye, la información (I) aumenta. Conforme la entropía se aproxima al infinito, la información se aproxima a cero. Por tanto, la entropía de un sistema es una medida de su estado de desorganización. A mayor organización de un sistema, mayor su contenido de información (figura 11). Según Erwin Schrödinger (1944), quien abordó por primera vez este concepto de la energía, «la entropía, considerada con signo negativo, es por sí misma una medida del orden». De esta manera, Schrödinger explicaba por qué un organismo mantiene bajos sus niveles de entropía. Lo hace «...extrayendo orden de su ambiente». Partiendo de la ecuación de Schrödinger -(Entropía) = $k \log (1/D)$, donde k es la constante de Boltzmann ($3,2983 \times 10^{-24}$ cal/° C) y D es «una medida cuantitativa del desorden atómico del cuerpo en cuestión» y es equivalente a la función de probabilidad de Boltzmann (W), tal como aparece expresada en su ecuación original $S = k \log (W)$ –, se asume que así como hay una correlación directa y lineal entre materia y masa, también existe una correlación directa y lineal entre información y organización: $I_s = c (Or)$, donde c es una constante a definir y Or es una medida del orden del sistema (el orden es el recíproco del desorden, esto es $Or = 1/D$); el desorden (D) es equivalente a la función de probabilidad de Boltzmann (W), tal como aparece expresada en su ecuación original $S = k \log (W)$. Por tanto, al considerar al orden como una función de la información, es decir: $Or = I_s/c$, lo que significa $D = 1/Or = c/I_s$, tenemos entonces que la entropía e información están inversamente relacionadas. Como $D = W$, al sustituir en la ecuación original de Boltzmann el término c/I_s se obtiene $S = k \log (c/I_s)$; al despejar I_s se obtiene $I_s = c e^{-S/k}$ (Stonier, 2007) (figura 11). Finalmente, la conversión de información a energía propuesta es de 1 bit $\approx 9.56943281 \times$

10^{-24} J/K, y por tanto, 1 J/°K $\approx 1.04494013 \times 10^{23}$ bits (Stonier, 1996), lo que sería igual a $311.39215874 \times 10^{23}$ bits ≈ 1 J a 298°K (= 25°C).

El índice de Shannon-Wiener parte de la concepción de la comunidad análoga a un sistema termodinámico abierto, en el cual existe un número finito de individuos (análogo a la cantidad de energía), que pueden ocupar un número (también finito) de categorías (especies, análogo de estados) (Shannon y Wiener, 1949). De tal manera, cada individuo equivale a un monto energético específico, que puede corresponder a una cantidad de energía determinada consumida en reposo (índice metabólico basal) equivalente, según la especie a la cual pertenezca (grupo biológico o estado), al deducido a partir de la ley de Kleiber ajustada (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018).

De esta forma, el índice de Shannon-Wiener podría expresar una *medida macroenergética acerca de la heterogeneidad metabólica de la Guayana* concebida como un macrosistema (= macrocomunidad), esto es, un *índice de heterogeneidad metabólica macropoblacional*, si se pudieran incluir todas las especies e individuos de la vasta región de la Guayana en la ecuación y convertir el resultado ($H' = \text{bits por ind}^{-1}$) en valores de energía equivalentes según la propuesta de Stonier (1996, 2007):

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

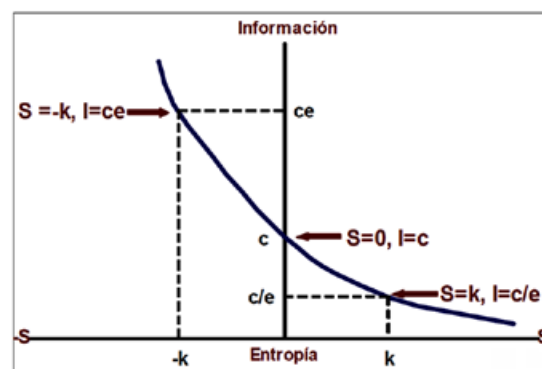


FIGURA 11. Mientras la entropía (S) aumenta, la información (I) decrece. Conforme la entropía se aproxima al infinito, la información se aproxima a cero. La curva que relaciona la información con la entropía debería caer rápidamente a cero (I) conforme uno se mueve a la derecha a lo largo del eje S, más que ser asíntota a él (según Stonier, 2007).

$$pi = ni/N$$
$$H' = (N \log_2 N \sum ni \log_2 ni) / N$$

donde *pi* es la abundancia relativa, N = total de individuos (\cong producción total de calor) y *ni* es el número de individuos por estado (especie; producción de calor por especie), correspondientes a los grupos biológicos que representan (e.g. mamíferos, insectos, bacteria, peces, plantas, aves).

La limitación en la aplicación de este índice, para determinar la entropía (termodinámica) del macrosistema, lo constituye; primero, la dificultad de conocer la cantidad total de individuos para cada estado (especie), lo cual sin duda tomaría varias generaciones; segundo, encontrar una *verdadera* equivalencia entre el valor de energía asignado a H' = bits por ind⁻¹ de

acuerdo a $Is = c e^{-S/k}$ (Stonier, 2007) y el valor de energía por individuo estimado a partir de la ley de Kleiber ajustada (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018), $B_i = \alpha M^b$, donde α y b varían según el grupo biológico (tabla IV; ver capítulo 4).

Otra alternativa más realística, no obstante sumamente tediosa, sería determinar el consumo de energía o producción de calor (*B_i*) correspondiente al número total de individuos (*ni*) por estado (especie) del macrosistema y estimar luego el nivel de información (bits) equivalente (25°C):

$$\Sigma^B = [(aM^b_1 ni) + (aM^b_2 ni) + (aM^b_3 ni) + n]$$

311,39215874 x 10²³

Las medidas o tallas corporales (incluyendo la masa o peso, *M*) constituyen uno de los

Tabla IV. Relaciones de escalamiento entre la tasa metabólica estándar y la masa corporal, normalizada en base a los principios de van't hoff (q₁₀) y Boltzmann-Arrhenius (UTD: Gillooly *et al.*, 2001) Utilizadas en esta obra en distintos grupos biológicos de la guayana*

Estados	Parámetros	Autor
Aves	0.0001M + 0.137 M ^{2/3}	Ballesteros y colaboradores (2018)
	0.1173M ^{0.644} (38°C)	White y colaboradores (2006)
	0,1227M ^{0.64} (38°C)	Glazier (2010)
Mamíferos	0.0016M + 0,079M ^{2/3}	Ballesteros y colaboradores (2018)
	0.0944M ^{0.678} (38°C)	White y colaboradores (2006)
	0.1007M ^{0.676} (38°C)	Glazier (2010)
Anfibios	0.001638M ^{0.884} (20°C)	White y colaboradores (2006)
	0.006108M ^{0.884} (38°C)	
	0.0016M ^{0.88} (20°C)	Glazier (2010)
Reptiles	0.0022M ^{0.769} (20°C)	White y colaboradores (2006)
	0.01084M ^{0.769} (38°C)	
	0.0022M ^{0.769} (20°C)	Glazier (2010)
Peces	0.00186M ^{0.879} (20°C)	White y colaboradores (2006)
	0.0043M ^{0.879} (38°C)	
	0.0018 M ^{0.88}	Glazier (2010)
Insectos	0.0046M + 0.0021M ^{2/3}	Ballesteros y colaboradores (2018)
	0.008M ^{0.662} (22°C)	Glazier (2010)
	0.0076M ^{0.717} (25°C)	
Arácnida	0.0027M ^{0.781} (22°C)	Glazier (2010)
Plantas	0.00021M + 0,0064M ^{3/4}	Ballesteros y colaboradores (2018)
	0.000091M ^{0.9} (24°C)	Glazier (2010)

* kJ h⁻¹, asumiendo que 49.44 ml O₂ h⁻¹ = 1 kJ h⁻¹

rasgos más significativos de los organismos, debido a que influyen en muchos aspectos biológicos que incluye el aprovechamiento y control de la energía (αM^b), determinante de su desarrollo, fisiología, reproducción, locomoción, conducta, hábitos alimentarios y ecología (hábitat y relaciones con otras especies) (tabla IV). La evolución a diferentes medidas o dimensiones corporales puede facilitar a las especies ocupar nuevos hábitats y promover la radiación exitosa y coexistencia con otras especies (ver capítulo 4). De este modo, la variación de las medidas corporales constituye una táctica evolutiva ampliamente extendida entre las especies, junto a los aspectos de escalamiento de los sistemas corporales esenciales, definiendo así los límites de las medidas inferiores y superiores de los organismos (Peters, 1983; Peters *et al.*, 1996; Schmidt-Nielsen, 1997; Brown *et al.*, 2004, 2005; West y Brown, 2005; Ohkubo *et al.*, 2006; Pennington y Meehan, 2007).

La conversión de información a energía a partir del índice de Shannon podría resultar adecuada, para expresar las cantidades *estadísticas* equivalentes de energía promedio correspondientes al consumo de calor por cada individuo, partiendo del conocimiento de la abundancia de sus poblaciones y de $Is = c e^{-S/k}$. Sin embargo, en términos *bioenergéticos*, es totalmente inconveniente, porque no ofrece una aproximación real (termodinámica) del total equivalente energético para todas las especies de la comunidad, que incluya las diferencias entre individuos. De igual modo, la estimación de la información (Is) a partir del cálculo de los montos energéticos de consumo de calor ($B_i = \alpha M^b$) para cada una de las especies, a partir del total de los individuos (pi), también sigue constituyendo una abstracción, en vista a la aproximación de $S = k \log (c/Is)$, aunque ofrece una mejor comprensión general acerca del grado del ordenamiento de la energía, basado en la equivalencia entre información y organización: $Is = c (Or)$.

En todo caso, al ensayar una estimación del presupuesto total energético de la macrocomunidad de la Guayana (oriental y occidental) a partir de data sets, encontramos la enorme magnitud de $2.61 \times 10^{10} \text{ J}^{-1}$ ($9.41 \times 10^{13} \text{ J h}^{-1}$).

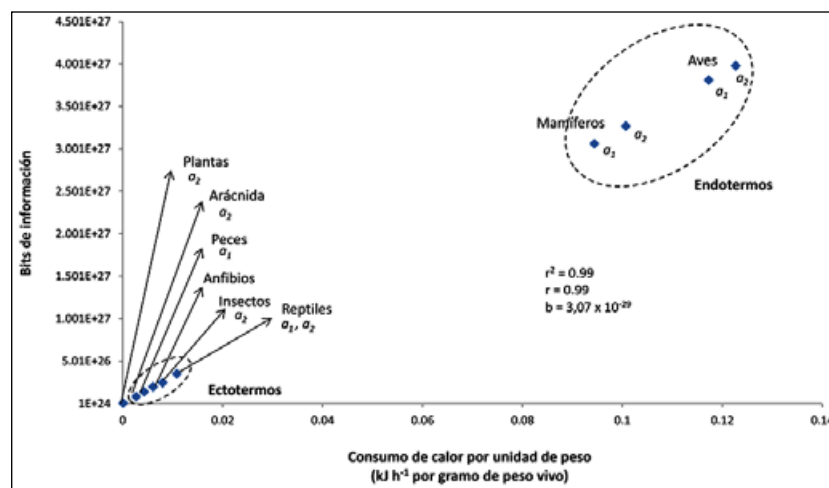
La estimación fue realizada (para 38°C , $p < 0.001$) a partir de los siguientes datos que incluyen el número de especies por grupo biológico

(Berry *et al.*, 1995; Voss y Emmons 1996; Machado-Allison 2003; Ochoa y Aguilera 2003; Forget y Hammond 2005; Berry y Riina, 2005; Lasso *et al.*, 2010; Funk *et al.*, 2017; Lentino *et al.*, 2019; Rull *et al.*, 2019), la frecuencia mínima total (ni) y el promedio de consumo de energía en reposo (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010; Ballesteros *et al.*, 2018): insectos 5000, $ni = 1 \times 10^4$, $B: X = 0.1 \text{ kJ h}^{-1}$; aves 891, $ni = 1 \times 10^3$, $B: X = 10 \text{ kJ h}^{-1}$; reptiles 250, $ni = 1 \times 10^3$, $B: X = 0.202 \text{ kJ h}^{-1}$; 120 anfibios, $ni = 1 \times 10^3$, $B: X = 0.02 \text{ kJ h}^{-1}$; flora 9411, $ni = 1 \times 10^5$, $B: X = 100 \text{ kJ h}^{-1}$; peces 450, $ni = 5 \times 10^3$, $B: X = 0.2 \text{ kJ h}^{-1}$; mamíferos 240, $ni = 1 \times 10^3$, $B: X = 100 \text{ kJ h}^{-1}$.

A pesar de que se han minimizado los valores de ni , para buscar errar por defecto más que por exceso, esta cifra resulta tan grande, que es incluso cercana a la cantidad de energía liberada por la bomba de Hiroshima ($13 \text{ kilotones} = 5.43 \times 10^{10} \text{ J}^{-1}$), y a la energía entregada por el sol al área del escudo de Guayana ($6.23 \times 10^{11} \text{ J}^{-1}$; asumiendo una constante solar de 1361 J m^{-2} y un área en sección de 458.344 km^2). Lo más importante es que una gran parte de esta cantidad de energía contribuye vitalmente con el secuestro de CO_2 de la atmósfera minimizando el calentamiento global y con la producción de oxígeno para el planeta, y su alteración puede acelerar significativamente el desbalance energético de la biosfera, incluyendo sus ciclos biogeoquímicos e hidrológicos (Bovolo *et al.*, 2018). Por otra parte, la cantidad de información equivalente estimada ($2.92 \times 10^{39} \text{ bits}$; 311°K) resulta tan compleja —y representa un nivel tan alto de ordenamiento de la energía—, que podría ser comparable solo con un número de 2.9×10^{24} cerebros humanos (individuos), cada uno poseyendo $1 \times 10^{15} \text{ bits}$ de información en su corteza cerebral. Este hecho resulta tan impactante que puede permitir replantearnos, desde un punto de vista bioenergético, la relevancia de la vida humana con respecto a la del resto de las especies que hacen vida sobre la Tierra (ver capítulo 4). En base al mismo criterio, podríamos llegar a afirmar que la desaparición de estos ecosistemas podría ser equivalente a la destrucción de miles de miles de millones de vidas humanas.

La figura 12 brinda un panorama del grado de ordenamiento entre los distintos grupos biológicos (endotermos, ectotermos, plantas) a partir de la equivalencia entre información y entropía ($1 \text{ bit} \approx 1 \times 10^{-24} \text{ J/K}$; según Stonier, 1996), basado en las diferencias de consumo de energía ($a = \text{kJ h}^{-1}$) por gramo de peso vivo. El análisis revela que las aves presentan el mayor ordenamiento ($3.81\text{-}3.98 \times 10^{27}$ bits), seguidos por los mamíferos ($3.06\text{-}3.27 \times 10^{27}$ bits), muy por debajo los insectos ($\sim 2 \times 10^{25}$ bits) seguido de los vertebrados ectotermos ($4.9\text{-}6.7 \times 10^{25}$ bits) y por último las plantas (2.8×10^{24} bits) (tabla V). El reconocimiento de las cantidades de consumo de calor mínimo de distintos grupos biológicos presentes en la Guayana, a partir de las constantes de proporcionalidad (a), puede resultar de utilidad (tabla V), para inferir las posibles consecuencias del cambio climático, debido a que este introduce alteraciones en la fisiología celular que afectan los balances de energía de los distintos nichos ecológicos, de las especies y su propio metabolismo.

Las principales fuentes de calor en el organismo de los mamíferos son la síntesis de ATP mediante la oxidación de nutrientes, y el posterior uso de este ATP como fuente de energía para otras reacciones biológicas. El ATP del animal es generado dentro de las mitocondrias principalmente vía fosforilación oxidativa, o respiración celular. Se ha estimado que esta ruta actualmente produce más del noventa por ciento del ATP. Ahora, la oxidación de la glucosa produce energía con el propósito de crear ATP a partir de ADP. La oxidación de una única molécula de glucosa requiere seis moléculas de O_2 y rinde cerca de treinta moléculas de ATP; así cinco moléculas de ATP son provistas por cada molécula de O_2 consumida (Horton, 2006; Harris y Attwell, 2012). De cualquier forma, solo cerca del cuarenta y dos por ciento de la energía almacenada en glucosa es capturada en ATP (el otro 58 % es convertido en calor). El ATP es posteriormente usado para alimentar un conjunto de reacciones biológicas. De este modo, cualquier alteración de la temperatura en las reacciones que conducen a esos procesos que sobrepase el rango de tolerancia de la especie, puede generar una reducción en la producción de ATP y, por consiguiente, una modificación de otras reacciones biológicas de las cuales depen-



de el individuo para estar vivo (Swan, 1974; Gillooly *et al.*, 2001; Frappell *et al.*, 2004).

6. CONSIDERACIONES FINALES Y ESPECULACIONES SOBRE EL FUTURO

La tendencia natural del universo es hacia un estado de máxima entropía, hacia el máximo desorden y menor complejidad, pero los seres vivos nos oponemos a esta tendencia porque somos sistemas ordenados. Los seres vivos somos la única excepción a la segunda ley de la termodinámica (Schneider y Kay, 1994b), ya que hacemos lo contrario a lo que ella predice, es decir, disminuimos el desorden y aumentamos la complejidad al crecer, reproducirnos y autorregularnos durante nuestra existencia (Wiley y Brooks, 1982). El metabolismo y la homeostasis han sido la clave de ello.

El metabolismo sostiene la vida, dándole estructura, complejidad y estableciendo un orden. Siendo el proceso por el cual la energía y los materiales son transformados dentro de un organismo e intercambiados entre los organismos y su ambiente, representa la maquinaria que controla los cambios disipativos (entropía) en los seres vivos (sistemas). La masa y la temperatura afectan primariamente la tasa metabólica, a través de diferentes mecanismos representados por distintas reacciones biológicas (Gillooly *et al.*, 2001). De este modo:

$$B = \sum R_i$$

FIGURA 12. Equivalencia entre información y entropía ($1 \text{ J/K} \approx 1.04494013 \times 10^{23} \text{ bits}$ según Stonier, 1996), entre distintos grupos biológicos (endotermos, ectotermos, plantas). Las constantes de proporcionalidad seleccionadas ($a = \text{kJ h}^{-1}$ por gramo de peso vivo, asumiendo que $49.44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$), son dadas por White y colaboradores (2006; en base a los principios de Boltzmann–Arrhenius–UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (a_1) y Glazier (2010; usando los principios de van't Hoff, Q_{10}) (a_2) y están definidas para endotermos en 38°C . En el caso de ectotermos (reptiles, anfibios y peces), las constantes a_1 y a_2 están definidas en 20°C y 38°C respectivamente; arácnida en 22°C ; en insectos en 22°C y 25°C , y en plantas en 24°C (ver tabla V).

Tabla V. Equivalencia entre información y consumo de calor (en reposo) en base a las constantes de proporcionalidad de los distintos grupos biológicos presentes en la Guayana

Grupo biológico	Constantes de proporcionalidad*		Equivalencia en bits	
	a ₁	a ₂	a ₁	a ₂
Mamíferos	0.0944	0.1007	3,06 x 10 ²⁷	3,27 x 10 ²⁷
Aves	0.1173	0.1227	3,81 x 10 ²⁷	3,98 x 10 ²⁷
Reptiles	0.0022 (0.01084)	0.0022	6,73 x 10 ²⁵ (3,52 x 10 ²⁶)	6,73 x 10 ²⁵
Anfibios	0.001638 (0.006108)	0.0016	5,01 x 10 ²⁵ (1,98 x 10 ²⁶)	4,89 x 10 ²⁵
Peces	0.00186 (0.0043)	0.0018	5,69 x 10 ²⁵ (1,39 x 10 ²⁶)	5,51 x 10 ²⁵
Insectos		0.008 (0.0076)	2,46 x 10 ²⁶ (2,36 x 10 ²⁶)	
Arácnidas		0.0027	8,32 x 10 ²⁵	
Plantas		0.000091	2,82 x 10 ²⁴	

* Las constantes de proporcionalidad seleccionadas ($a = \text{kJ h}^{-1}$ por gramo de peso vivo, asumiendo que $49,44 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} = 1 \text{ kJ h}^{-1}$), son dadas por White y colaboradores (2006; en base a los principios de Boltzmann-Arrhenius -UTD: Gillooly *et al.*, 2001) (a_1) y Glazier (2010; usando los principios de van't Hoff, Q_{10}) (a_2) y están definidas para endotermos en 38 °C. En el caso de ectotermos (reptiles, anfibios y peces), las constantes a_1 y a_2 están definidas en 20 °C (y 38 °C en paréntesis) respectivamente; arácnida en 22 °C; en insectos en 22 °C (y 25 °C en paréntesis), y en plantas en 24 °C.

Donde los R_i representan las tasas de producción de energía a través de las reacciones individuales (i) que comprenden el metabolismo. Cada tasa de reacción depende de tres principales variables: $R_i \propto$ (concentración de reactantes) (flujos de reactantes) (energía cinética del sistema). Los primeros dos términos, los cuales son controlados por las tasas de suplemento de sustratos y remoción de productos, dependen de la masa del cuerpo (M). Debido a los límites alométricos de las superficies de intercambio y a las redes de distribución, el producto de estos dos términos escala con la talla del cuerpo como $M^{3/4}$. El tercer término contiene la dependencia de la temperatura dominante, que es gobernada por el factor de Boltzmann, $e^{-E_i/kT}$ (Gillooly *et al.*, 2001).

Un modelo general reciente basado en la ley de Kleiber, presentado por Ballesteros y colaboradores (2018) y ensayado en este trabajo, intenta explicar (con gran aproximación) el escalamiento de la tasa metabólica de todos los organismos B con la masa corporal M , donde la tendencia entre la energía disipada como calor y la energía usada eficientemente por el organismo para mantenerse vivo

resulta en un modelo para una dependencia entre B y M con un término isométrico (proporcional a M) y uno alométrico (proporcional a $M^{2/3}$), balanceado respectivamente por los prefactores k (con unidades kJ/h g) y k' (con unidades $\text{kJ/h g}^{2/3}$), llamados factores de Meeh (1879), los cuales presentan un claro significado biológico y pueden, de este modo, ser estimados empíricamente (Ballesteros *et al.*, 2018). Este modelo busca recuperar la forma correcta de escalamiento en sets de datos de endotermos (mamíferos, aves) y ectotermos (insectos), y explica por qué la aparente ley de escalamiento de potencia presenta diferentes exponentes en todos estos casos (White *et al.*, 2006; Glazier, 2010), como también extendiéndose a las plantas. De este modo, el modelo termodinámico se reduce a $B = aM + bM^{2/3}$, el cual es un modelo estadístico con solo dos parámetros que pueden ser hallados en las bases de datos disponibles y encuentra la equivalencia con los resultados obtenidos a partir de $B = cM^\alpha$.

En este trabajo se ha podido demostrar cómo el éxito evolutivo en la Guayana ha dependido intrínsecamente de la capacidad y eficiencia de cada individuo, especie o comunidad (sis-

temas) para administrar y utilizar la energía, a fin de construir estrategias metabólicas y respuestas adaptativas morfológicas que les permita enfrentar las distintas condiciones fisico-químicas cambiantes (por lo general hostiles) que han prevalecido en la región. Este evento ha venido teniendo lugar desde hace millones de años y ha sido determinante de la supervivencia de las especies, como de su alta diversidad y endemismo.

Se piensa que la variación que experimentan los procesos evolutivos es un argumento que va en contra de la concepción de *leyes* en la biología en el sentido como son descritas para los aspectos de la ciencia de la física (Lawton, 1999; Hulbert, 2014). De todas formas, la física cuántica está más cercana a la biología que la relatividad o la misma mecánica clásica, puesto que el no-determinismo, el azar y la probabilidad son características comunes que ambas comparten. Ejemplos de *leyes y reglas* biológicas son: (1) «Ley de Bergman», establece que los animales de sangre caliente viviendo en climas fríos tienden a ser más grandes que esos que viven en climas calientes; (2) «Ley de Allen», establece que los miembros, orejas y colas de endotermos que viven en regiones más frías tienden a ser más pequeños que los que viven en climas moderados; (3) «Ley de Cope», propone que los animales tienden a incrementar la talla corporal en el tiempo evolutivo, y (4) la «ley de Kleiber» o la regla de « $3/4$ ». Algunos autores han opinado que estas no son leyes sino tendencias o generalizaciones y todas presentan numerosas excepciones documentadas (Lawton, 1999; Glazier, 2010; Hulbert, 2014). A pesar de las discusiones que efectivamente deben existir en torno a tales presuntas «leyes de la biología» (Brown *et al.*, 1997), estoy convencido de que una de las contribuciones más importantes de esta obra ha sido demostrar que existen los argumentos válidos para reconocer la existencia de leyes en la biología, extraíbles de la termodinámica y con base en la mecánica cuántica:

- 1.^o Ningún sistema biológico en el espacio-tiempo infinito es permanente, lo único permanente es el cambio en los arreglos de la energía.
- 2.^o Este cambio solo se puede verificar bajo condiciones de no-equilibrio y alcanza su mayor expresión cuando se lo-

gran los niveles más altos de orden energético y complejidad de la materia y, por consiguiente, una mayor producción de entropía.

- 3.^o El metabolismo y la homeostasis son los únicos encargados de perpetuar en el espacio-tiempo finito los sistemas biológicos a partir del control de la entropía.

Las dos primeras leyes pueden considerarse una consecuencia o expresión del efecto cuántico-gravitatorio (frecuencia de resonancia determinada por la energía gravitatoria que aporta la distribución de masa) de las partículas en el mundo macroscópico (Diósi, 1987, 1989, Penrose, 1993, 1996, 2000). La velocidad de desplazamiento de las partículas T_g (es decir, del movimiento de ellas, que en el mundo macroscópico condiciona la velocidad de los cambios evolutivos), presenta una relación dependiente del incremento de las distribuciones de masa E_g de los sistemas integrados.

Debido a que el desplazamiento del núcleo del átomo de carbono es mayor que su radio, la energía auto-gravitatoria E_g correspondiente a la separación de la superposición de un (1) átomo es aproximadamente dada por: $E_g = Gm^2/ac$, donde G es la constante gravitacional ($6.670 \times 10^{-11} \text{ N m}^2 / \text{kg}^2$), el cuadrado de la masa m del núcleo del átomo de carbono, siendo $3.9694983696 \times 10^{-52} \text{ kg}$, y ac es el radio de la esfera del núcleo del carbono igual a las distancias de Fermi ($2.5 \times 10^{-15} \text{ m}$). De tal manera, $E_g = 1.059 \times 10^{-47} \text{ N m}^2 / \text{kg}^2$. Por tanto, en la medida que la masa m aumente en un sistema el efecto de la energía de interacción gravitatoria (E_g) será mayor sobre la coherencia cuántica, reduciendo el tiempo de vida de las coherencias (T_g) y aumentando la frecuencia de colapso de las superposiciones. Tenemos entonces que $T_g = \hbar / E_g$ definiría el cambio en los sistemas macroscópicos. En la fórmula $T_g \approx \hbar / E_g$ ($= \hbar / 2\pi$) es la forma de Dirac de la constante de Planck \hbar y E_g es la energía auto-gravitatoria de la diferencia entre las dos distribuciones de masa (estacionaria) de la superposición. Para una superposición de la cual cada distribución de masa es una translación rígida de la otra, E_g es la energía cuyo costo habría de desplazar un componente de la superposición en el campo gravitatorio del otro, moviéndolo desde la coincidencia hasta la locación cuántica desplazada. Superposiciones cuánticas tienen lugar entre tiempos-espacios ligeramente diferentes, difiriendo entre ellos por una medida de espa-

cio-tiempo integrada, la cual se compara con la escala extremadamente minúscula de la geometría de espacio-tiempo de Planck (4-volumen) (Diósi, 1987, 1989, Penrose, 1993, 1996, 2000).

La tercera ley se fundamenta en la teoría del *darwinismo cuántico*. Según esta teoría (Zurek, 2007, 2009), el ambiente elimina de los sistemas cuánticos la inmensa mayoría de las superposiciones, dejando únicamente los *estados preferidos*, entre los cuales se escogen los que de hecho se pueden realizar en el mundo clásico. Es decir, que las propiedades (clásicas) del mundo, surgen espontáneamente por un proceso de pérdida de la superposición (decoherencia) a causa de la acción del medio ambiente. En conexión con la termodinámica, los *estados preferidos* corresponderían a los estados de mínima entropía, mientras que la habilidad del entorno para eliminar superposiciones del sistema cuántico depende de su capacidad para incrementar su entropía (Zurek, 2007, 2009; Zwolak *et al.*, 2009). Evolutivamente, el éxito de las especies está en la habilidad de limitar el incremento de entropía a expensas del aumento de la entropía disipada inducida por el entorno, es decir, eliminar los estados posibles y retener los preferidos. Las restricciones en baja entropía constituyen el fundamento de las adaptaciones a partir del metabolismo y la base de la selección natural que tiene su asiento, por tanto, en los sistemas cuánticos.

Finalmente llegamos al entendimiento de que la biodiversidad constituye una consecuencia de los desplazamientos de los estados cuánticos preferidos, los cuales son casi infinitos y no se repiten, como tampoco en el mundo macroscópico no lo hacen las formas adquiridas por las especies durante su pasado evolutivo (como se puede comprobar a partir de la evidencia fósil); entonces sobre este hecho descansaría y se originaría la biodiversidad.

Desde las bacterias, capaces de transformar la cuarcita en ópalo (*Acidithiobacillus ferrooxidans*) y construir estructuras complejas polisimbióticas de organización biomineral, como son los bioespeleotemas, pasando por las habilidades metabólicas de las cianobacterias y líquenes en las cumbres tepuyanas (diazotrofia y estrategias anti-UV); las plantas insectívoras con sus dobles estrategias metabólicas de aprovechamiento de la energía (autotrofia-hetero-

trofia); las respuestas adaptativas de las plantas altotepuyanas (*Chimantaea*); las capacidades de intercambiabilidad de las estrategias fotosintéticas de las Clusiaceae (C₃-CAM) por el mismo individuo; las estrategias metabólicas y métodos comunicacionales en ausencia de luz de los *Hydrolutos* (ortópteros); siguiendo con las habilidades de orientación por electrolocación de los peces gymnotiformes y las complejidades en la transmisión de señales de mediana frecuencia de los Caribes (*Serrasalmus* spp.); la eficiencia en la definición de los metabolismos basales para compensar los altísimos niveles de presión del sonido del canto de determinadas especies de aves (*Lipaugus*, *Procnias*); el aposematismo y eficiencia metabólica en la autoprotección contra venenos reutilizables por las Dendrobatidae, como finalmente, la complejidad de la conceptualización cosmogónica de los *so'to* y la eficiente persistencia y supervivencia de los *sanema-yanoamo* basadas en el control de la transferencia de calor corporal (entropía) y en la utilización de conductas específicas (agresividad y fiereza), en todo este amplio espectro de estructuras vemos cómo la tendencia de la energía es la de concentrarse de manera cada vez más ordenada, elevando la complejidad de cada ser viviente, a partir de metabolismos altamente eficientes que compensan la producción cada vez mayor de entropía.

El más alto grado de ordenamiento alcanzado por la energía en el universo que conocemos está representado por el cerebro humano, el cual es materia capaz de entender la materia, energía capaz de entender la energía. Muy a pesar de esta exhibición de orden elevado de la energía, observamos cómo las malas políticas y la irracionalidad de los gobernantes en las últimas décadas —y especialmente en el presente milenio—, frente a la protección de los bosques naturales de la Guayana (Huber y Foster 2003), incluyendo las áreas cercanas de la Amazonia (Spracklen y García-Carreras, 2015) y de los derechos por la auténtica autonomía de las etnias indígenas que en ellas habitan (Bello y Tillet, 2015; Bello y Mirabal, 2017), han conducido a un incremento de las presiones externas que están sofocando todos los mecanismos de recuperación (homeostasis) y control disipativo

(entropía) de los ecosistemas naturales (Larson, 2018). Resulta incomprensible que, a pesar de poseer las naciones que constituyen la Guayana y muy especialmente Venezuela, la mayor de las *riquezas de Wallace*, ignoren y menosprecien su auténtico significado y continúen explotando la energía (e.g. fósil) y sus recursos (e.g. minerales, madera) con consecuencias de autodestrucción (García-Guadilla, 2014; Terán-Mantovani, 2016; Gudynas, 2011, 2017; Marcano, 2019).

La necesidad de la especie humana de preservar los bosques, controlar la natalidad y sustituir progresivamente las energías fósiles por energías alternativas de bajo impacto ambiental, comprendida desde hace casi cinco décadas atrás y advertida con toda claridad por el Club de Roma en 1972 en su informe titulado *Los límites del crecimiento* (Oltmann, 1973), es conscientemente desatendida sin ninguna visión de futuro en esta región del planeta (La Guayana). Paradójicamente, las así llamadas *Convenciones, Declaraciones, Cumbres y Acuerdos Ambientales y Climáticos* de los siglos xx y xxi (e.g. Río 92, Paramaribo, Kioto, Paris, Bali, Glasgow) (IUCN, UNEP, WWF, 1991; Huber y Foster, 2003; REDD, 2007; Yerena, 2011; Bernard *et al.*, 2011; UN, 2017) han venido promoviendo más bien estos hechos, dado que se fundamentan en criterios falaces de desarrollo industrial extractivista (= *desarrollo sostenible*) (McAfee, 1999; Rull, 2010b). Recordemos que el propio Darwin advirtió hace más de un siglo, siguiendo principios maltusianos, que si no se controlaba el crecimiento demográfico, la humanidad carecería de los alimentos suficientes para atender la demanda, convirtiéndose en la peor de las vorágines. Hoy en día muchos expertos consideran el crecimiento ilimitado de la población y de la economía como algo utópico, lo cual habrá que parar en algún momento (Czech, 2008; Rull, 2010b; León, 2015), para lo que ya existen algunas propuestas alternativas como el *crecimiento cero* o el *decrecimiento*, basadas en criterios biológicos y de economía ecológica (Lawn, 2010; Schneider *et al.*, 2010; Martínez-Alier *et al.*, 2010). En los actuales momentos de pandemia ocasionada por el SARS-CoV-2, estas propuestas se han visto viables y benefi-

ciosas con el medio ambiente, tanto a nivel local como global (Parra-Pedraza, 2020; Agencia Espacial Europea, 2020; Moreno-García, 2020). Los valores negativos de emisión de CO₂ y metano y en la temperatura global, registrados por primera vez en tantas décadas, al parecer están abriendo el camino hacia un verdadero nuevo orden mundial y un renacimiento ecológico planetario (Ibarra, 2020).

De acuerdo a un estudio realizado por Ellis y colaboradores (2010), entre 1700 y 2000 la biosfera terrestre habría hecho una transición decisiva de un estado mayormente natural a otro principalmente antropogénico, alcanzándose el punto crítico del cincuenta por ciento en el siglo XX. En la actualidad, los biomas del planeta son predominantemente antropogénicos, tendencia que seguirá aumentando en el futuro hasta alcanzarse un empobrecimiento biótico que resultará en lo que unos ya han llamado la *sexta extinción* o la *sexta extinción del Antropoceno* (Leakey y Lewin, 1995; Thomas, 2007; Ceballos *et al.*, 2010; Kolbert, 2014; Cearreta, 2017). En la Guayana, desde el siglo xvi, se ha conformado una cultura acerca de la idea sobre la existencia de recursos infinitos que se pueden explotar (Perera, 2000), dando la falsa ilusión de un crecimiento y aumento de la población sin límites, lo cual va en contra de los principios básicos de la termodinámica (Kleidon y Lorenz, 2005; Pelletier, 2010; Larson, 2018). La disputa por la reclamación del territorio de la Guayana esequiba entre Venezuela y Guyana persigue tales propósitos. Iniciativas basadas en el desarrollo sustentable en el escudo de Guayana (*Guiana Shield Initiative 2000-2008*, y *Guiana Shield Facility 2011-2014*) presentan los mismos intereses de explotación y extracción de recursos, disfrazadas todas ellas bajo supuestas intenciones de conservación (McAfee, 1999). Al final, solo se logrará convertir una región única en el mundo por su biodiversidad e importancia hidrológica en una *gran granja* o industria, construida exclusivamente para el desarrollo humano y carente de algún vestigio de lo que en una oportunidad pudimos conocer como *mundo natural* (Rull, 2010b).

Quizás el tipo de sociedad que estamos forjando como humanidad, al suprimir cuanto hasta ahora ha formado parte esencial del contexto

de nuestras vidas, no es más que un callejón sin salida que sencillamente nos conduce a la aniquilación total, como consecuencia de enfrentar el agotamiento del potencial adaptativo y genético para disminuir el aumento del desorden (Fraedrich *et al.*, 1999; Kleidon *et al.*, 2000). Quizás no hayamos alcanzado los niveles de racionalidad que atribuyen los bioantropólogos a la especie humana, al incrementar progresivamente las tasas de consumo de energías no renovables y renovables en órdenes de magnitud que superan en creces los de nuestras propias necesidades. Quizás también la idea del desarrollo sostenible constituya una falacia o *mito*, la cual no garantiza la conservación de la naturaleza ni representa una posibilidad real para el progreso de la humanidad a mediano o largo plazo. Lo que sí es indiscutible es que, al estar sumidos en esta trampa existencial que nos afecta a todos por igual, solo el reconocimiento de la insignificancia de nuestras vidas, en el espacio-tiempo infinito, constituye el mayor de los consuelos y la mayor lección moral, puesto que nos enseña que el mundo en que vivimos es tan solo una ilusión.

En el espacio infinito ($E \infty$) —de área y volumen infinitos— con un número infinito de puntos (∞^n), nuestra existencia individual (x_i) o colectiva (x_i^n) no pueden ser mensuradas, puesto que cualquier sistema de coordenadas que se establezca, independientemente al número de dimensiones del espacio (1) (Nowinski, 1981), no nos permite referenciar un punto (x_i) en él.

$$E_{\infty} = \{(\kappa_1, \kappa_2, \dots) \mid \forall i : \kappa_i \in \mathbb{R} \lim_{N \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^N |\kappa_i|^2 < \infty\} \subsetneq \mathbb{R}^{\omega} \quad 1)$$

El filósofo y matemático francés Blaise Pascal (1671) lo explicaba de la siguiente manera:

Todo en este mundo visible no es más que un trazo imperceptible en el amplio seno de la naturaleza... Es una esfera infinita cuyo centro está en todas partes y la circunferencia en ninguna... Que el hombre viviendo así considere lo que él es en comparación de lo que es; que se mire como perdido en esta esquina extraviada de la naturaleza, el universo, y aprenda a estimar la Tierra, los países, las ciudades, los seres vivos y así mismo en su justo va-

lor. Por tanto ¿qué es el hombre en la naturaleza? Pues nada cuando se lo compara con el infinito...

Al hablar del carácter infinito del espacio, debemos apartar las definiciones basadas en geometrías euclidianas (e.g. espacios de Hilbert), no-euclidianas, minkowskianas o riemannianas; de igual manera, las concepciones teológicas y metafísicas respecto a ello. Más allá de las configuraciones que este adopte, dependiendo de cómo la materia o energía (gravedad) imprima una configuración (curvatura), el espacio carecería de límites fuera del universo que conocemos, o sea en el multiverso (Rees, 1999). Por tanto, solo podríamos hablar de un espacio geométrico y topológico (e incluso relativista) bajo condiciones finitas de área, volumen y número de puntos en el espacio (Gray, 1989). Esto fue expresado muy elocuentemente por el cosmólogo Martin Rees (1999: 191) al señalar:

El multiverso podría englobar universos gobernados por leyes y fuerzas fundamentales diferentes que contendrían distintos tipos de partículas... En algunos de ellos el espacio mismo podría tener un número distinto de dimensiones. Solo algunos universos (el nuestro entre ellos) tendrían condiciones propicias para la complejidad y la evolución. Esta visión ampliada (literalmente infinita) del cosmos es crucial para el principio antrópico.... Nuestro universo parece uniforme solo porque nuestro presente horizonte observacional es demasiado pequeño en comparación con el tamaño del cosmos. Sin embargo, quizá sea especial... Pero este carácter especial se comprende mejor cuando comprobamos que nuestro universo es solo una isla dentro del archipiélago cósmico...

En el cosmos infinito, siendo la cantidad de energía infinita, el nivel de información seguiría una secuencia binaria también infinita, tal como 10001001010101001001001001001011... $\approx 1 \times 10^{\infty}$ bits. De tal manera, nunca se alcanzaría un equilibrio absoluto. ¿Existirían niveles de orden de la energía infinitos! Solo en cada *sistema* (con un número determinado de grados de libertad) la entropía aumentaría hasta alcanzarse el equilibrio absoluto. Pero ante un número indeterminado de grados de libertad, la entropía nunca alcanzaría *un techo* (Penrose, 2007: 942-943).

La concepción sobre un espacio infinito fue concebida por primera vez en 1576 por el matemático inglés Thomas Digges (Bertola, 2001) y desarrollada, a partir de una profunda intuición y verdadera concepción cosmológica, por Giordano Bruno en 1591. De la negación del geocentrismo establecida por Copérnico, Bruno infirió la idea de que sistemas solares como el nuestro podrían repetirse innumerablemente en el espacio infinito, presentando la existencia de seres vivos e inteligentes. Además, Bruno afirmó que nuestro sistema solar no constituye el centro del universo, puesto que en el infinito no hay un arriba ni un abajo, ni tampoco un centro (Bruno, 1591).

De igual manera, en la línea del tiempo infinito ($t \rightarrow \infty$) carecemos de cualquier posibilidad de establecer un inicio y un final, sucesos y eventos, un antes y un después. Ambos hechos plantean la negación y carácter ilusorio de todo ser viviente o fenómeno físico y la mayor de las paradojas.

Por el contrario, el profesor Prigogine (1999) señalaba:

La flecha del tiempo (la que es medible) es creadora de estructuras. Solo podemos hablar de «sistema» en las situaciones de no-equilibrio. Sin las correlaciones de largo alcance debidas al no-equilibrio no habría vida, ni a fortiori, cerebro. En consecuencia, los fenómenos de no-equilibrio hacen que reaparezca la paradoja del tiempo.

La irreversibilidad de la línea del tiempo no nos otorga nuevas oportunidades. Estamos obligados a valorar y preservar cada expresión de la vida por su carácter único y exclusivo, en el tiempo y en el espacio finito. Pero, ¿podremos valorar los hechos y fenómenos presentes desde la inconsciencia colectiva que gobierna nuestra humanidad? ¿Debemos retener la permanencia de la vida aun cuando sabemos acerca de su impermanencia en la línea del tiempo infinito? Negar el presente es negar la consciencia y por tanto, la existencia y la razón de vivir. ¿Debemos entonces valorar la temporalidad a pesar de que represente solo una ilusión? Si bien es una decisión personal e individual constituye una reflexión profunda, cuya internaliza-

ción podría marcar el inicio de una serie de cambios evolutivos en la especie humana (e.g. moral biológica) que podrían superar los enunciados de la biología evolutiva y termodinámica y podrían advertirnos acerca de un auténtico *nuevo mundo*, del cual solo la irreversibilidad del tiempo y la probabilidad podrían dar cuenta de sus detalles.

El matemático Marcus Du Sautoy (2018), explicaba, «debido a que nosotros como seres humanos tenemos un principio y un final, nos resulta muy difícil concebir que cualquier otra cosa sea infinita... El infinito nos abre una puerta por la que escapar a las miserias de nuestra existencia mortal y finita. Imaginar el infinito confiere cierta sensación de trascendencia a quienes consiguen tal proeza». Giordano Bruno (1591) planteaba esta dificultad de concebir el infinito, argumentando que «no hay sentido que vea el infinito, no hay sentido de quien se pueda exigir esta conclusión, porque el infinito no puede ser objeto de los sentidos... Por eso, debe haber moderación en eso de pedir testimonio a los sentidos».

Aunque los modelos matemáticos pudieran extinguirse al asumir áreas, volúmenes y números de puntos con medidas infinitas en el espacio, los números naturales (0, 1, 2, 3, 4, 5,... n^∞) habrían de proporcionarnos un testimonio y una base racional para el entendimiento acerca de la existencia del infinito, (e.g. sucesión de Fibonacci, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34,... n^∞). De igual modo, la suma de los cuadrados o de los exponentes elevados a la n -enésima potencia de cada número sería infinita ($1^{n^\infty} + 2^{n^\infty} + 3^{n^\infty} + 4^{n^\infty} + 5^{n^\infty} + \dots n^{n^\infty}$), advirtiéndonos sobre la posibilidad de la existencia de un número ilimitado de dimensiones en el cosmos.

Albert Einstein, el representante más ilustre de la ciencia clásica, consideraba la termodinámica como «la única teoría física de contenido universal de la cual estoy convencido» (Klein, 1967); afirmaba que «para llegar a la armonía de lo eterno habría que ir más allá del mundo sensible con sus tormentos y artificios». Einstein advertía sobre la conectividad infinita y permanente de la materia y de la energía, la cual trasciende el espacio-tiempo, viola el principio de localidad y por tanto la misma relatividad (Einstein *et al.*, 1935). El solo acto de es-

tar conscientes sobre la existencia de dicha conectividad, reclamaría de nosotros el mayor compromiso de respeto y amor a la vida en todas sus formas y expresiones y la necesidad justa de devolver al universo todo lo que de él recibimos como sistemas termodinámicos abiertos que somos.

¿Acaso dicho conocimiento no podría haber constituido la verdadera riqueza escondida en la figura mítica y emblemática de la *ciudad de Manoa* de los antiguos Guayanos, la cual habría

sobrevivido en el *Watunna* de los *kúnu-hana* del Alto Orinoco y que subyace además en cada rincón y forma de vida del misterioso mundo de la Guayana? Queda en el lector la urgencia de comprobar estos presuntos hechos y de hacerlo, mantener viva la llama del conocimiento y su valoración que encendieron hace más de trescientos años los primeros exploradores, antes que el tiempo devorador y la entropía consuman este preciado legado.

BIBLIOGRAFÍA

- AB'SABER, A. N. 1957. Conhecimentos sobre as flutuações climáticas do Quaternário no Brasil. *Bol. Soc. Brasil Geologia* 6: 41-48.
- 1967. Problemas geomorfológicos de Amazonia brasileira. In H. Lent (ed.), *Atas Simposio Biota Amazonica*: 35-67, Vol. I (Geociencias).
- 1982. Paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. In G. T. Prance (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*: 41-59. Columbia Univ. Press, New York.
- ABSY, M. L. 1979. *A palynological study of Holocene sediments in the Amazon Basin*. Thesis, Amsterdam, p. 86.
- ABSY, M. L. y VAN DER HAMEN, T. 1976. Some palaeoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amazonica* 6: 293-299.
- ABSY, M. L., CLEEF, A., FOURNIER, M., MARTIN, L., SERVANT, M., SIFEDDINE, A., FERREIRA, M., SOUBIES, F., SUGUIO, K., TURQ, B y VAN DER HAMMEN, T. 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60 000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci.* II 312: 673-678.
- ADAMS, R. M. II y SMITH, G. W. 1977. An S.E.M. survey of the five carnivorous pitcher plant genera. *Am. J. Bot.* 64: 265-272.
- ADDADI, L. y WEINER, S. 2014. Biomineralization: mineral formation by organisms. *Physica Scripta* 89 (9): 1-124.
- ADDO-BEDIAKO, A., CHOWN, S. L. y GASTON, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 739-745.
- AGENCIA ESPACIAL EUROPEA, 2020. *Air pollution remains low as Europeans stay at home*. Recuperado de: https://www.esa.int/Applications/Observing_the_Earth/Copernicus/Sentinel-5P/Air_pollution_remains_low_as_Europeans_stay_at_home
- AGUERREVERE, S. E., DELGADO, C. y FREEMAN, C. A. 1939. Exploración de la Gran Sabana. *Revista de Fomento Caracas* 3 (19): 501-729.
- AGUILERA, M., A. AZOCAR y E. GONZÁLEZ J. (eds.) 2003. *Biodiversidad en Venezuela*. Tomos I y II. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- AGUIRRE, J. 2008. Diversidad y Riqueza de líquenes en Colombia. In Rangel-Ch., J. O. (ed.), *Colombia Diversidad Biótica VI Riqueza y diversidad de los musgos y líquenes en Colombia*: 1-598. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- AHTI, T. 1987. Endemism among Cladoniaceae in the table mountains of the Guayana Highland, Venezuela. *Bibliotheca Lichenologica* 25: 419-420.
- 1991. Distribution patterns of Guayana shield Cladoniaceae. *The Symposium on Nordic Botanical Research in the Neotropics*, Turku (eds. Kalle Ruokolainen and Maarit Puhakka). Abstracts: 2.
- 1992. La Flora: plantas inferiores. In Huber, O. (ed.), *El Macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: Un Ensayo Ecológico tepuyano*: 133-138. Oscar Todmann Editores, Caracas.
- 2000. Cladoniaceae. *Flora Neotropica Monograph* 78 (1): 1-363.
- AHTI, T. y SIPMAN, H. J. M. 2013a. Cladoniaceae (Lichens) includes guide to the Cladoniaceae of the Guayana Highland. In Mota de Oliveira, S. (ed.), *Flora of the Guianas*, ser. E, 3. Royal Botanic Garden Kew, p. 1-132.
- 2013b. Ten new species of *Cladonia* (Cladoniaceae, Lichenized Fungi) from the Guianas and Venezuela, South America. *Phytotaxa* 93 (1): 25-39.
- ALCALÁ, R. E. y DOMÍNGUEZ, C. A. 1997. Biología de las plantas carnívoras: aspectos ecológicos y evolutivos. *Bol. Soc. Bot. México* 60: 59-69.
- ALLORGE, L. y IKOR, O. 2003. *La fabuleuse odyssée des plantes. Les botanistes voyageurs, les Jardins des plantes*, les Herbiers. Paris: Lattès.
- ALTMANN, P. L. y DITTMER, D. S. 1966. *Environmental biology*. Prepared under auspices of the Committee on Biological Handbooks, Federation of American Societies for Experimental Biology, Maryland, I-XX1, p. 694.
- ÁLVAREZ, L. y ROJAS L. 2006. Presencia de mercurio total en habitantes de los asentamientos indígenas el Casabe, Municipio Autónomo Raúl Leoni y El Plomo, Municipio Autónomo Manuel Carlos Piar – Estado Bolívar. *Saber* 18 (2): 161-167.
- ÁLVAREZ-CORNETT, J. G. 2017. Vicente Marcano (1848-1891), redescubierto. Parte I: El perfil biográfico y la educación temprana de un científico venezolano del siglo XIX. *Revista Electrónica Latinoamericana de Estudios Sociales, Históricos y Culturales de la Ciencia y Tecnología*. No. 2. SNN 2244-7008.
- ALTOAGUIRRE y DUVALE, A. 1954. *Relaciones Geográficas de la gobernación de Venezuela 1767-68*. Ediciones de la Presidencia de la República de Venezuela, Caracas.
- ALVES, R. R. y SOUTO, W. M. 2015. Ethnozoology: A brief introduction. *Ethnobiology and Conservation* 4: 1-13.
- AMARAL-SOARES, E. A. 2007. *Depósitos pleistocenos da região de confluência dos rios Negro e Solimões, Amazonas*. Doctoral thesis, University of São Paulo, Institute of Geosciences.
- AMÉZQUITA, A., LIMA PIMENTEL, A., JEHLE, R., CASTELLANOS, L., RAMOS, Ó., CRAWFORD, A. J., GASSER, H. y HÖDL, W. 2009. Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 98: 826-838.
- AMNISTÍA INTERNACIONAL 2019. *Venezuela: Violencia criminal y de Estado contra las mujeres indígenas al*

- Sur del Orinoco. Disponible: <http://www.amnistia.org>.
- AMORES, D. A. y WARREN, L. A. 2007. «Identifying when microbes biosilicify: the interconnected requirements of acidic pH, colloidal SiO₂ and exposed microbial surface». *Chemical Geology*, 240: 298-312.
- AMORIN, D. S. 2001. Dos amazonias. In Llorente, J. y Morrone, J. J. (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*: 245-255. Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D. F.
- ANDERSON, H. M., HILLER, N. y GESS, R. W. 1995. *Archaeopteris* (Progymnospermopsida) from the Devonian of southern Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 117: 305-320.
- ANDREWS, H. N. 1961. *Studies in Palaeobotany*. John Wiley and Sons, Inc., London-New York, p. 364.
- ANDREWS, H. N., ARNOLD, C. A., BOUREAU, E., DOUBINGER, J., y LECLERCQ, C. 1967. Filicophyta. In Boureau, E. (ed.), *Traite de Paléobotanique*: 519. Mason et Cie., Paris.
- ANDUZE, P. J. 1958. *Shailili-Ko. Descubrimiento de las Fuentes del Orinoco*. Talleres Gráficos Ilustraciones, Caracas.
- 1974. "Dearuwa": *Los Dueños de la Selva*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Vol. XIII, Caracas, Venezuela.
- ÁNGEL DE ALTOAGUIRRE y DUVALE 1954. *Relaciones Geográficas de la gobernación de Venezuela 1767-68*. Caracas: Ediciones de la Presidencia de la República de Venezuela.
- ANGOSTO, L. F. 2006. *Negotiating Politics, Ethnicity and Citizenship in the Pemón Community of Tuauken: An Analysis of the Relations between the Bolivarian Revolution and Indigenous Peoples in Venezuela*. Tesis doctoral, School of Anthropological Studies, Queen's University of Belfast, Belfast.
- 2009. Donde lo pemón se torna indígena: perspectivas etnográficas para el estudio de las políticas étnicas y la conciencia colectiva. *Antropológica* 53(111-112): 13-34.
- 2013. Mundo perdido, paraíso encontrado: lugar, identidad y producción en la Gran Sabana, Venezuela. *Revista Colombiana de Antropología* vol.49 no.1, Bogotá Jan. /June, Print versión ISSN 0486-6525.
- ANÓNIMO, 1887a. Nota de prensa sobre la muerte de Bonifacio Marcano. *El Venezolano*, Puerto España, Trinidad, 22 dic. Reimpreso en: *Diario de la Guaira*, 2 ene., p. 2, 1888.
- 1887b. Exploración del Orinoco y el Amazonas. *El Archivo*, Dénia, Alicante, 2, cuaderno 4: 95.
- ANTHONY, H. E., GLEASON H. A. y R. R. PLATT. 1931. The Pacaraima-Venezuela Expedition. *The Geographical Review* 21(3): 353-362.
- AOAC, 1984. *Official Methods of Analysis*, 43.014-43.023.
- APPUN, K. F. 1871. *Unter den Tropen. Wanderungen durch Venezuela, am Orinoco, durch Britisch Guyana und am Amazonenstrome in den Jahren 1849-1868*. Band British Guyana, Jena, p. 598.
- APTROOT, A. y CÁCERES, M. E. S. 2014. A revised species concept in the tropical microlichen genus *Polymetricium* (Trypetheliaceae) doubles the number of known species, with a world key to species. *Nova Hedwigia* 98 (1): 1-29.
- APTROOT, A. y LÜCKING, R. 2016. A revision synopsis of the Trypetheliaceae (Ascomycota: Trypetheliales). *The Lichenologist* 48 (6): 763-982.
- APTROOT, A., ERTZ, D., ETAYO SALAZAR, J. A., GUEIDAN, C., MERCADO DÍAZ, J. A., SCHUMM, F. y WEERAKOON, G. 2016. Forty-six new species of Trypetheliaceae from the tropics. *The Lichenologist* 48 (6): 609-638.
- ARAUJO, Y. y BECERRA, P. 2007. Diversidad de invertebrados consumidos por las etnias Yanomami y Yekwana del Alto Orinoco, Venezuela. *Interciencia* 32(5): 1-12.
- ARDREY, A. R. 1961. *African Genesis: A personal Investigation into Animal Origins and Nature of Man*. Atheneum, New York.
- ARELLANO, F. S. 1986. *Una introducción a la Venezuela Prehispánica. Culturas de las naciones indígenas venezolanas*. Caracas: Universidad Católica Andrés Bello.
- ARISTEGUIETA, L. 1964. Compositae. En: *Flora de Venezuela*, Vol. X, Lasser, T. (ed.), 495-941. Edición Especial del Instituto Botánico, Talleres Gráficos Universitarios, Mérida, Venezuela.
- ARMAND, A. D. 1992. Sharp and gradual mountain timberlines as a result of special interaction. In Hansen, A. J., y Castri, F. (eds.) *Landscape Boundaries. Consequences for Biotic Diversity and Ecological Flows*: 360-378. Ecological Studies 92, Springer Verlag, Berlín Heidelberg New York.
- ARMELLADA, R. P. FRAY CESÁREO DE OFM CAP. 1943. *Gramática y diccionario de la lengua pemón*. Caracas: Artes Gráficas.
- ARMELLADA, C. 1958. Número, pesos y medidas de los indios Pemón. *Venezuela Misionera* 234: 118-120.
- 1960. *Por la Venezuela Indígena de Ayer y de Hoy*. Monografía Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 5: 1-250. Gráficas Romarga, España.
- 1972. *Pemonton Taremuru (Invocaciones mágicas de los Indios Pemón)*. Instituto de Investigaciones Históricas, UCAB, Caracas, p. 333.
- 1988. *Cuentos y no cuentos. Pantón, Pantón Neke-ré. Cuentos y relatos de los indios pemones (Gran Sabana, Estado Bolívar)*. Caracas: Universidad Católica Andrés Bello, p. 237.
- ARNO, S. F. y HAMMERLY, R. P. 1993. *Timberline, Mountain and Arctic Forest Frontiers*. The Mountaineers, Seattle, p. 304.
- ARUP, U., EKMAN, S., LINDBLOM, L. y MATTSO, J. E. 1993. High performance thin layer chromatography, HPTLC, an advised method for screening lichen substances. *Lichenologist* 25: 61-71.

- ASAMA, K. 1960. Evolution of the leaf forms. *Sci. Rep. To-kohu Univ., Sendai Japan* 2 Ser. (Geol.) Spec. 5: 247-273.
- 1962. Evolution of Shansi Flora and origin of simple leaf. *Sci. Rep. To-kohu Univ., Sendai Japan* 2 Ser. (Geol.) Spec. 4: 252-280.
- ATTWELL, D. y LAUGHLIN, S. B. 2001. An energy budget for signaling in the grey matter of the brain. *J. Cereb. Blood Flow Metab.* 21: 1133-1145.
- AUBRECHT R., LÁNCZOS T., ŠMÍDA B., BREWER-CARÍAS CH., MAYORAL F., SCHLÖGL J., AUDY M., VLČEK L., KOVÁČIK L. y GREGOR M., 2008a. Venezuelan sandstone caves: a new view on their genesis, hydrogeology and speleothems. *Geologia Croatica* 61: 345-362.
- AUBRECHT R., BREWER-CARÍAS CH., ŠMÍDA B., AUDY M. y KOVÁČIK L., 2008b. Anatomy of biologically mediated opal speleothems in the world's largest sandstone cave Cueva Charles Brewer, Chimantá Plateau, Venezuela. *Sedimentary Geology* 203: 181-195.
- AUBRECHT R., LÁNCZOS T., GREGOR M., SCHLÖGL J., ŠMÍDA B., LIŠČÁK P., BREWER-CARÍAS CH. y VLČEK L., 2011. Sandstone caves on Venezuelan tepuis: return to pseudokarst? *Geomorphology* 132: 351-365.
- AUBRECHT, R., BARRIO-AMORÓS, C. L., BREURE, A., BREWER-CARÍAS, C., DERKA, T., FUENTES-RAMOS, O. A., GREGOR, M., KODADA, J., KOVÁČIK, L., LÁNCZOS, T., LEE, N. M., LIŠČÁK, P., SCHLÖGL, J., ŠMÍDA, B. y VLČEK, L. 2012. *Venezuelan Tepuis, their caves and biota*. Comenius University in Bratislava, p. 168.
- AUDY, M., BREWER-CARÍAS, CH. y BOUDA, R., 2010. Tepui 2009 – Sistema Muchimuk – the longest quartzite cave of the world. *Speleofórum* 29: 42-48.
- AULER, A., 2004. Quartzite caves of South America. In: Gunn, J. (ed.), *Encyclopedia 1of cave and karst science*: 611-613. Fitzroy Dearbom, New York.
- AULITSKY, H. 1961. Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit. *Mit Forstl Bundesversuchsanst Mariabrunn* 59: 105-125.
- ÁVILA, R. y GUEREÑA, A. 2020. *Evitar el Etnocidio: Pueblos indígenas y derechos territoriales en crisis frente a la COVID-19 en América Latina*. Oxfam Internacional, www.oxfam.org
- ÁVILA-PIRES, T. C. S. 2005. Reptiles. In *Checklist of the Terrestrial Vertebrates of the Guiana Shield*, *Bulletin of the Biological Society of Washington*, no. 13.
- AYARZAGÜENA, J. y SEÑARIS, J. C. 1993. Dos nuevas especies de *Hyla* (Anura, Hylidae) para las cumbres tepuyanas del Estado Amazonas, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 53:127-146.
- AZÓCAR, A. y MONASTERIO, M. 1980. Estudio de la variabilidad meso- y microclimática en el Páramo de Mucubaji. En: Monasterio, M. (ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*: 225-262. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- BABINEAU, D., LONGTIN, A. y LEWIS, J. E. 2006. Modeling the electric field of weakly electric fish. *J. Exp. Biol.* 209: 3636-3651.
- BABY, S., JOHNSON, A. J., ZACHARIAH, E. J. y AZEEZ, A. 2017. *Nepenthes* pitchers are CO₂-enriched cavities, emit CO₂ to attract preys. *Scientific Reports* | 7: 11281 | DOI: 10.1038/s41598-017-11414-7.
- BACKMAN, G. 1924. Longueur du corps au cours de la journée. *C. R. Soc. de Biologie*, París, 90: 1118-1120.
- BAKKER, J. P. 1970. Differential tectonic movements and climatic changes in the mountain area of Surinam (Guyana) during the Quaternary period. *Acta Geogr. Loedziensia* 24: 43-60.
- BALLESTEROS, F., MARTÍNEZ, J., LUQUE, V. J., LACASA, B., VALOR L. y MOYA E. A. 2018. On the thermodynamic origin of metabolic scaling. *Scientific Reports* 8: 1448, DOI: 10.1038/s41598-018-19853-6.
- BANCROFT, E. 1769. *An Essay on the Natural History of Guiana, in South America*. Printed by T. Beckett & T. A. De Hondt in the Strand, London, p. 402.
- BARALT, R. M. 1841. *Resumen de la Historia de Venezuela*. H. Fournier, París.
- BARANDIARÁN, D. 1967. Vida y muerte entre los indios Sanema-Yanoama. *Antropológica* 21: 1-65.
- BARBER, K. E. 1981. *Peat stratigraphy and climatic change*. Balkema, Rotterdam.
- BARCELÓ-SIFONTES, L. 1982. *Pemontón Wanamari*. Monte Ávila Editores, Caracas, p. 418.
- BARNETT, A. SHAPLEY, R., BENJAMIN, P. HENRY, E. y MCGARRELL, M. 2002. Birds of the Potaro Plateau, with eight new species for Guyana. *Cotinga* 18: 19-36.
- BARRERA, R., FISH D. y MACHADO-ALLISON, C.E 1989. Ecological patterns of aquatic insects communities in two *Heliamphora* pitcher-plant species of the Venezuelan highlands. *Ecotropicos* 2: 31-44.
- BARRINGTON, D. S. 1978. A revision of the genus *Trichipteris*. *Contributions from The Gray Herbarium of Harvard University* 208: 3-93.
- BARRIO-AMORÓS, C. L. 1998. Sistemática y Biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 18: 1-93.
- 2004. Amphibians of Venezuela, systematic list, distribution and references; an update. *Revista Ecología Latino Americana* 9: 1-48.
- 2012. History of herpetological collections in the "Lost World". En: *Venezuelan tepuis: their caves and biota*, (Eds.) Aubrecht R., C.L Barrio-Amorós, A. S. H., C. Brewer-Carías, T. Derka, O. A. Fuentes-Ramos, M. Gregor, J. Kodada, L. Kováčík, T. Lánczos, N. M. Lee, P. Liščák, J. Schlögl, B. Šmída y L. Vlček, 140-149.. *Acta Geologica Slovaca – Monograph*, Comenius University, Bratislava, p.168.
- BARRIO-AMORÓS, C. L. y FUENTES, O. 1998. Distribución de *Dendrobates leucomelas* (Anura: Dendrobatidae) en Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 18: 35-41.

- BARRIO-AMORÓS, C. L. y FUENTES, O. 1999. Sinopsis de la familia Dendrobatidae (Amphibia: Anura) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuéllica* 19: 1-10.
- BARRIO-AMORÓS, C. L. y MOLINA, C. 2006. A new *Eleutherodactylus* (Anura: Brachycephalidae) from the Venezuelan Guayana, and redescription of *Eleutherodactylus vilarsi*. *Zootaxa*, 1302: 1-20.
- BARRIO-AMORÓS, C. L. y BREWER-CARÍAS, CH., 2008. Herpetological report of the 2002 expedition to Sarisariñama, a tepui in Venezuelan Guayana, with description of five new species. *Zootaxa* 1942: 1-68.
- BARRON, E. J. y WASHINGTON, W. M. 1982. Cretaceous climate: a comparison of atmospheric simulations with the geological record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 103-133.
- BARSE, W. P. 1989. *A preliminary archaeological sequence in the Upper Orinoco Valley, Territorio Federal del Amazonas*. Unpublished PhD dissertation, Catholic University of America.
- BARTLETT, T. Q., SUSSMAN, R., W. y CHEVERUD, J. M. 1993. Infant killing in primates: A review of observed cases with specific reference to the sexual selection hypothesis. *American Anthropologist* 95: 958-990.
- BARTHOLOTT, W., GROGER, A. y POREMBSKI, S. 1993. Some remarks of the vegetation of tropical inselbergs diversity and ecological differentiation. *Biogeographica* 69(3): 105-124.
- BARTON, H. A., SPEAR, J. R. y PACE, N. R., 2002. Microbial life in the underworld: evidence for biogenicity in secondary mineral formations. *J. Geomicrobiology* 18: 1-9.
- BARTON, H. A., GIARRIZZO, J. G., SUAREZ, P., ROBERTSON, C. E. y BROERING, M. J. 2014. Microbial diversity in a Venezuelan orthoquartzite cave is dominated by the *Chloroflexi* (Class Ktedonobacterales) and *Thaumarchaeota* Group I. 1c. *Frontiers in Microbiology* 5: 1-14.
- BARUCH, Z. 2005. Vegetation-environment relationships and classification of the seasonal savannas in Venezuela. *Flora* 200: 49-64.
- BARZUNA, L. 2003. Determinación de HLA en estudios de poblaciones y migraciones humanas. *Rev. Med. Hosp. Nac. Niños (Costa Rica)* 38: 1-5.
- BATES, H. W. 1862a. Contributions to an insect fauna of the Amazona valley. *Transactions of the Linnean Society* (London) 23(3): 495-566.
- 1862b. Description of a remarkable species of singing cricket (Locustariae) from the Amazons, supposed to be new to science. *Journal of entomology* 1: 474-477.
- 1863. *A naturalist on the River Amazonas, a record of adventures, habits of animals, sketches of brazilian and indian life, and aspects of nature under the equator, during eleven years of travel*. Two volumes, John Murray, Albermarle street, London.
- BATES, H. W. 1864. *A naturalist on the River Amazonas* (2nd. Edition), two volumes, John Murray, Albermarle street, London.
- BAUTISTA, F. 2014. Prevención intercultural de la diabetes tipo II en pueblo Pemón Kamarakoto. *Boletín Antropológico* (Mérida) 32(87): 28-44
- BAYLISS, L. E. 1960. *Principles of General Physiology*. Vol. II, Longmans, London, p. 848.
- BECK, E. 1994. Cold tolerance in tropical alpine plants. In Rundel P. W., Smith A. P. y Meinzer F. C. (eds.), *Tropical alpine environments*: 77-110. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BEERLING, D. J. y WOODWARD, F. I. 1997. Changes in land plant function over the Phanerozoic: reconstructions based on the fossil record. *Bot. J. Linn. Soc.* 124: 137-153.
- BEERLING, D. J., WOODWARD F. I., LOMAS M. R., WILLS, M. A., QUICK W. P. y VALDES P. J. 1998. The influence of Carboniferous palaeo-atmospheres on plant function: an experimental and modelling assessment. *Phil. Trans. R. Soc.* 353: 131-140.
- BEERLING, D. J., OSBORNE, C. P. y CHALONER, W. G. 2001. Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. *Nature* 410: 352-354.
- BÉGAT, C., BAILLY, P., CHIARONI, J. y MAZIÉRES, S. 2015. Revisiting the Diego blood group system in Amerindians: Evidence for gene-culture comigration. *PLOS One* DOI: 10.1371/journal.pone.0132211.
- BELL, M. S., THOMAS-KEPRTA, K. L., WENTWORTH, S. J. y MCKAY, D., S., 1999. Microanalysis of pyroxene, feldspar, and silica glass in ALH84001. Abstract No. 5016, *6th Annual Meteoritical Society Meeting*.
- BELLO, L. J. y TILLET, A. 2015. *Minería en la Amazonia venezolana: Derechos indígenas y Ambientales. El Caso del pueblo Yanomami*. Grupo de Trabajo Ambiental de la Amazonia WATANIBA y Red Jurídica para la Defensa de la Amazonia RAMA, Caracas, Venezuela.
- BELLO, L. J. y MIRABAL, J. G. D. 2017. Informe sobre la situación actual de los Grupos de Pueblos Indígenas en Aislamiento Relativo y Poco Contacto en Venezuela (Jodi, Uwottuja y Yanomami). WATANIBA-ORPIA, Caracas, Venezuela.
- BELLOMO, R., GORI, S., RIGAMONTI, I., TOGNINI, P., TREZZI, G. y FORTI, P., 1994. Il Sistema "Aonda Superior" dell'Auyantepui. Resoconto della spedizione speleologica italiana "Venezuela 92". *El Guácharo* 33: 1-93.
- BENNING, L. G., PHOENIX, V. R. YEE, N. y KONHAUSER, K. O. 2004. The dynamics of cyanobacterial silicification: An infrared micro-spectroscopic investigation. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68: 743-757.
- BENTHAM, G. 1840. XXV. On the *Heliophora nutans*, a new pitcher-plant from British Guiana. The Transactions of the Linnean Society of London 18(3): 429-433

- BENTRUP, F. W. 1979. Reception and transduction of electrical and mechanical stimuli. In Haupt, W. y Feinleib, M. E. (eds.), *Physiology of Movements*, 42-99. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- BERKOWITZ, L. 1993. *Agression: Its Causes, Consequences, and Control*. McGraw-Hill, New York.
- BERNARD, C., UPGREN, A. y HONZAK, M. 2011. *Review of the Shield Priority Setting Outcomes. Narrative Report Conservation International*, Georgetown, Guyana.
- BERNER, R. A. 1994. GEOCARB II. A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *Am. J. Sci.* 294: 59-91.
- BERNER, R. A. y CANFIELD, D. E. 1989. A new model for atmospheric oxygen over Phanerozoic time. *Am. J. Sci.* 289: 333-361.
- BERRA, T. 2001. *Freshwater fish distribution*. Academic Press, San Diego, California, USA, p. 604.
- BERRY, C. M., MOREL, E., MOJICA, J. y VILLAROE, C. 2000. Devonian plants from Colombia, with discussion of their geological and palaeogeographical context. *Geol. Mag.* 13: 257-268.
- BERRY, J. A., BEERLING, D. J. y FRANKS, P. J. 2010. Stomata: key players in the earth system, past and present. *Current Opinion in Plant Biology* 13: 232-239.
- BERRY, P. E., HUBER, O. y HOLST, B. K. 1995. Floristic analysis and phytogeography. In J. A. Steyermark, P. E. Berry, B. K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*: 161-191, Vols. 1. Missouri Botanical Garden and Timber Press. Portland. + 2 mapas 1: 2.000.000.
- BERRY, P. E., RIINA, R., 2005. Insights into the diversity of the Pantepui flora and the biogeographic complexity of the Guayana Shield. In Friis, I., Baslev, H. (eds.). *Plant Diversity and Complexity Patterns: Local, Regional and Global Dimensions*. Biologiske Skrifter 55: 145-167.
- BERTALANFFY, L. VON 1940. *General System Theory*. Brazillet, New York.
- BERTHELIN, J., 1988. Microbial weathering processes in natural environments. *Physical and Chemical Weathering in Geochemical Cycles*, 33-59, doi: 10.1007/978-94-009-3071-1_3.
- BERTI, J., RAMÍREZ, R. ESTRADA, Y., GUZMÁN, H. y ARIAS, L. 2016. Registros de altitud de mosquitos anofelinos (Diptera: Culicidae: Anophelinae) del Municipio Gran Sabana, estado Bolívar, Venezuela, y nuevos datos altitudinales de importancia. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental* 66 (1): 78-86.
- BERTOLA, F. 2001. The plurality of the worlds. In Chela-Flores, J. Owen, T. Raulin, F. (eds.), *First Steps in the Origin of Life in the Universe*: 401-407. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- BEVILACQUA, M., RODRÍGUEZ, R. y DOMÍNGUEZ, J. 2018. Perception of climate change among Ye'kwana people, Venezuela. *XVI Congreso de la Sociedad Internacional de Etnobiología*, Belem, Brasil 7 al 10 de Agosto.
- BEVILACQUA, M., SEÑARIS, C. y HUBER, O. 2019. Conservation of Pantepui: between complex emergency and climate change. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 389-402. Elsevier Inc., Academics Press.
- BICKFORD, D., LOHMAN, D. J., SODHI, N. S. et al., 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 148-155.
- BIDAU, C. J. 2014. The katydid that was: the tanana', stridulation, Henry Walter Bates and Charles Darwin. *Archives of natural history* 41.1: 131-140
- BIFANO, C. 2003. Vicente Marcano, Hombre de Ciencia del Siglo XIX, Volumen II, *Colección de Biografías de Personajes de la Ciencia y Tecnología de Venezuela*, Fundación Polar, Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, Caracas, p. 251.
- BIRNBAUM, S. J., y WIREMAN, J. 1984. Bacterial sulfate reduction and pH: implications for early diagenesis. *Chem. Geol.* 43: 143-149.
- BIRNBAUM, S. J., WIREMAN, J. W. y BOROWSKI, R. 1989. Silica precipitation by the anaerobic sulfate reducing bacterium *Desulfovibrio desulfuricans* effects upon cell morphology and implications for preservation. In R. E. Crick (Ed.), *Origin, Evolution and Modern Aspects of Biomineralization in Plants and Animals*: 507-516. Plenum Press, New York.
- BJERKE J. W., LERFALL K. y ELVEBAKK A. 2002. Effects of ultraviolet radiation at high altitude on the physiology and the biochemistry of a terricolous lichen (*Cetraria islandica* L.). *Symbiosis* 23 (3): 197-217.
- BJÖRKMANN, O. 1966. The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants. *Physiol. Plant* 19: 618-636.
- BLAYLOCK, B. A., y NASON, A. 1963. Electron transport systems of the chemoautotroph *Ferrobacillus ferrooxidans*. *J. Biol. Chem.* 238: 3453-3462.
- BLAXTER, K. M. 1989. *Energy metabolism in animals and man*. Cambridge University Press.
- BLOCH, K. V., COUTINHO, E. S. F., LÔBO, M. S., OLIVEIRA, J. E. y MILECH, A. 1993. Pressão Arterial, Glicemia Capilar e Medidas Antropométricas em uma População Yanomámi. *Cad. Saúde Públ., Rio de Janeiro* 9 (4): 428-438.
- BLOCH, M. E., 1782. *Allgemeine Naturgeschichte der Fische*. Berlin.
- BLUM, O. B. 1973. Water relations. En: Ahmadjian, V., y Hale, M. E. (eds.), *The Lichens*: 381-400. Academic Press, New York.
- BODDAM-WHETHAM, J. W. 1879. *Roraima and British Guiana, with a Glance at Bermuda, The West Indies, and the Spanish Main*. Hurst and Blackett. Londres, p. 364

- BODO, C., y LUNDGREN, D. G. 1974. Iron oxidation by cell envelopes of *Thiobacillus ferrooxidans*. *Can. J. Microbiol.* 20: 1647-1652.
- BOGGAN, J. FUNCK, V. y KELLOFF, C. 1997. *Checklist of the Plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana)* second edition, University of Guyana, Georgetown, p. 238.
- BOLLINO, M. y COSTA, M. 2004. A new subspecies of *Parides phosphorus* (Bates, 1861) (Lepidoptera: Papilionidae) from South-Eastern Venezuela. *Notes on Papilionidae* 2: 9-10.
- BOLTZ, D. F. y HOWELL, J. A., 1978. *Colorimetric determination of nonmetals*. Wiley Interscience, New York.
- BOLTZMANN, L. 1886. *Der zweite Hauptsatz der mechanischen Wärmetheorie*. Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien.
- BONACCORSO, E., GUAYASAMIN, J. M. 2013. On the origin of Pantepui montane biotas: a perspective based on the phylogeny of *Aulacorhynchus toucanets*. *PLoS ONE* 8: 1-10.
- BONATTO, S. L. y SALZANO, F. M. 1997. A single and early migration for the peopling of the Americas supported by mitochondrial DNA sequence data. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94(5):1866-71.
- BONNER, W. A. y RUBENSTEIN, E. 1990. Photochemical Origins of Biomolecular Chirality. En: Ponnampertuma, C. y Eirich, F. R. (eds.), *Prebiological Self Organization of Matter*: 35-50. A. Deepak Publishing Hampton, Virginia.
- BONNER, W. A. y BEAN, B. D. 2000. Asymmetric photolysis with elliptically polarized light. *Origins of Life and Evolution of the Biospheres* 30: 513-517.
- BONPLAND, J. y HUMBOLDT, A. VON y KUNTH, C. L. 1815-1825. *Nova genera et species plantarum*. Lutetiae Parisiorum, Librariae Graeco-Latino-German.
- BOOMERT, A. 2000. *Trinidad, Tobago and the Lower Orinoco interaction sphere: an archaeological/ethnohistorical study*. Alkmaar: Cairi.
- BOSTON, P. J., IVANOV, M. V. y MCKAY, C. P., 1992. On the possibility of chemosynthetic ecosystems in subsurface habitats on Mars. *Icarus* 95: 300-308.
- BOSTON, P. J., NORTHUP, D. E., SPILDE, M. N. y HOSE, L. D., 1999. Terrestrial cave microbiota: models of Martian subsurface biology. *The Fifth International Conference on Mars*, Pasadena, California, Abstract No. 6155.
- BOSTON, P. J., SPILDE, M. N., NORTHUP, D. E. y MELIM, L. A., 2001. Cave microbe-mineral suites: best model for extraterrestrial biosignatures. *LPS XXXII*, 2015.
- BOTTING, D. 1981. *Humboldt y el Cosmos*. Reseña. Ediciones del Serbal, Barcelona.
- BOUREAU, E. 1967. Sphenophyta. In Boureau, E. (ed.), *Traite de Paléobotanique*: 594. Mason et Cie., Paris.
- BOVOLO, C. I., PEREIRA, R., PARKIN, G., KILSBY, C. y WAGNER, T. 2012. Fine-scale regional climate patterns in the Guianas, Tropical South America, based on observations and reanalysis data. *Int. J. Climatol.* 32: 1664-89.
- BOVOLO, I., WAGNER, T., PARKIN, G., HEIN-GRIGGS, D., PEREIRA, R. y JONES, R. 2018. The Guiana Shield rainforests—overlooked guardians of South American climate. *Environ. Res. Lett.* 13 (2018) 074029.
- BRAMBLETT, C. A. 1984. *Patterns of Primate Behavior*. Mayfield Publishing Company, Palo Alto, California, p. 332.
- BRAUN-BLANQUETT, J. 1932. *Plant Sociology*, transl. G. D. Fuller y H. S. Conard, New York, McGrawHill.
- BRETT, W. H. 1880. *Legends and myths of the aboriginal Indians of British Guiana*. London: William Wills Gardner.
- BRETTSCHEIDER, H. 2006. *Systematics of southern African Anostomatidae (Orthoptera) based on morphological and molecular data*. Faculty of Natural and Agricultural Sciences University of Pretoria. Pretoria, p. 147.
- BREURE, A. S. H., 2009. New Orthalicidae (Mollusca, Gastropoda) from Venezuelan Guayana: unravelling secrets from the Lost World. *Zootaxa* 2065: 25-50.
- 2019. Land snails. In Rull V., Villarúbia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 247-261. Elsevier Inc., Academics Press.
- BREURE A. S. H. y SCHLÖGL J., 2010. Additional notes on Orthalicidae from the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana, with descriptions of new species of *Plekocheilus* Guilding, 1828 (Mollusca: Gastropoda). *Zootaxa* 2416: 51-60.
- BREWER-CARÍAS, CH. 1964. *Antropología Dental de los Indios Soto y otras experiencias en la Guayana Venezolana*. Imprenta Grafos C. A., Caracas, p. 118.
- 1972. Cerro Autana, Elite descubre otra maravilla del Mundo. *Revista Elite* 2457: 36-43.
- 1973a. Proyecto de la Exploración de las Mesetas de Jaua, Guanacoco y Sarisariñama. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 30(127): 1-32.
- 1973b. *Las Cuevas del Cerro Autana*. Diario El Nacional. Suplemento Séptimo Día, 25.2.1973, Caracas, p. 5.
- 1976a. Las Simas de Sarisariñama. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 32 (132-133): 549-624.
- 1976b. Cuevas del Cerro Autana. *Revista Natura* 58: 33-48.
- 1978. *La Vegetación del Mundo Perdido*. Fundación Mendoza CROMOTIP, Caracas, p. 248.
- 1988a. Roraima, la Montaña de Cristal. Editorial Arte, Caracas, p. 157.
- 1988b. *Cerro de la Neblina. Resultados de la Expedición 1983-1987*. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales FUDECI, y Editorial Sucre, Caracas, p. 922.
- 1994. *Sarisariñama*. Editorial Arte, Ediciones Fundación Explora, Caracas, p. 226.

- 2019. *Simbología de la cestería ye'kwána, portal hacia un mundo paralelo*. Juan Carlos Maldonado Arts Collection, Caracas-Miami, p. 472.
- 2022. *El descubrimiento del Lago Parima y el Dorado*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, Caracas, p. 108.
- BREWER-CARÍAS, CH., S. BLANC y J. V. NEEL. 1976. Genetic Structure of a Tribal Population. The Yanomama Indians. Dental Microdifferentiation. *American Journal of Physical Anthropology* 44(1): 5-14.
- BREWER-CARÍAS C. y M. AUDY, 2010. *Entrañas del Mundo Perdido*, Impreso por Carlos Capriles de ALTOLITHO C. A., Caracas, Venezuela, p. 290.
- BRICEÑO, H. O. y PAOLINI, J., 1992. Aspectos geoquímicos del Macizo del Chimantá. In Huber, O. (Ed.) *El Macizo del Chimantá*: 75-88, Oscar Todtmann Editores, Caracas.
- BRICEÑO, H. O. y SCHUBERT, C., 1992. Geomorfología. In Huber O. (Ed.): *Chimantá. Escudo de Guayana, Venezuela. Un Ensayo Ecológico Tepuyano*: 61-74. Oscar Todtmann Editores, Caracas.
- BRICEÑO H. O., SCHUBERT C. y PAOLINI J., 1991. Table-mountain geology and surficial geochemistry: Chimanta massif, Venezuelan Guayana Shield. *Journal of South American Earth Sciences* 3: 179-194.
- BRONK RAMSEY, C. 2009. Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon* 51: 337-60.
- BROOKS, D. R. y WILEY, E. O., 1986. *Evolution as Entropy. Toward a Unified Theory of Biology*. Chicago: The University of Chicago Press.
- BROWN J. H., ENQUIST B. J. y WEST G. B. 1997. Allometric scaling laws in biology. *Science* 278: 373.
- BROWN, J. H., GILLOOLY, J. F., ALLEN, A. P., SAVAGE, V. M. y WEST, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- BROWN J. H., WEST G. B. y ENQUIST B. J. 2005. Yes, West, Brown and Enquist's model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant. *Functional Ecology* 19: 735-738.
- BROWN, K. S. JR. 1976. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). *Journ. Ent. B* 44: 201-242.
- 1977. Centros de evolução, refúgios quaternários e conservação de patrimônios genéticos na região neotropical: padrões de diferenciação em Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Acta Amazonica* 7(1): 75-137.
- 1987. Biogeography and evolution of Neotropical butterflies. In Whitmore TC, Prance GT (eds.), *Biogeography and Quaternary history of Tropical America*: 66-104. Clarendon Press, Oxford.
- BROWN, K. S. JR. y AB'SABER, A. N. 1979. Ice-age forest refuge and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas* 5: 1-30.
- BROWN, N. E., MCCONNELL, F. V. y QUELCH, J. J. 1901. Report on two botanical collections made by Messrs. F. V. McConnell and J. J. Quelch at Mount Roraima in British Guiana. *Trans. Linn. Soc. II*, 6: 1-107, pl. 1-14.
- BRUMMER-DINGER, C. A. 1955. Notes on Guiana Droseraceae. *Acta Bot. Neerl.* 4(1): 136-138.
- BRUNO, G. 1591 (1958). *Del'infinito uniuerso e mondi*. Dialoghi italiani, 3ra ed., Firenze.
- BÜDEL, B. 1999. Ecology and diversity of rock-inhabiting cyanobacteria in tropical regions. *European Journal of Phycology* 34: 361-370.
- BÜDEL, B., LÜTTGE, U., STELZER, R., HUBER, O. y MEDINA, E. 1994. Cyanobacteria of rocks and soils of the Orinoco lowlands and the Guayana Highlands, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 107: 422-431.
- BÜDEL, B., KARSTEN, U. y GARCIA-PICHEL, F. 1997. Ultra-violet-absorbing scytonemin and mycosporine-like amino acid derivatives in exposed, rockinhabiting cyanobacterial lichens. *Oecologia* 112: 165-172.
- BÜDEL, B., SCHULTZ, M., LAKATOS, M. y WOITKE, M. 2000. Ecology of lithophytic Cyanobacteria and Cyanolichens of the Guyana Highland and the Orinoco Lowland (Venezuela). In Breckle S.-W., Schweizer B. y Arndt U. (eds.), *Results of world-wide ecological studies*: 209-217. Gunther Heimbach Publisher, Stuttgart.
- BÜDEL, B., WEBER, B., KÜHL, M., PFANZ, H., SÜLTEMEYER, D., y WESSEL, D. 2004. Reshaping of sandstone surfaces by cryptoendolithic cyanobacteria: Bioalkalization causes chemical weathering in arid landscapes. *Geobiology* 2: 261-268.
- BURNHAM, R. J. y GRAHAM, A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 546-589.
- BUSH, M. B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeogr.* 21: 5-17.
- 1996. Amazonian conservation in a changing world. *Biol. Conserv.* 76: 219-228.
- BUSH, M. B., COLINVAUX, P. A., WIEMANN, M. C., PIPERNO, D. R. y LIU, K. B. 1990. Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Res.* 34: 330-345.
- BUSH, M. B., STUTE, M., LEDRU, M.-P., *et al.*, 2001. Paleotemperature estimates for the lowland Americas between 30°S and 30°N at the Last Glacial Maximum. In Margkgraf V. (ed.), *Interhemispheric climate linkages*. Academic, San Diego, pp. 293-306.
- BUSH, M. B., MILLER, N. C., DE OLIVEIRA, P. E., y COLINVAUX, P. A. 2002. Orbital forcing signal in sediments of two Amazonian lakes. *Journal of Paleolimnology* 27: 341-352.
- BUTT-COLSON, A. J. 1973. Inter-Tribal Trade in the Guiana Highlands. *Antropológica* 34: 1-70.
- 1978. Oposiciones binarias y el tratamiento de la enfermedad entre los Akawaio. *Colección de Lenguas Indígenas de Venezuela*, Serie Menor: 2, Universidad Católica Andres Bello, Caracas, p. 41.

- 1985. Routes of Knowledge: An Aspect of Regional Integration in the Circum-Roraima Area of the Guiana Highlands. *Antropológica* 63-64: 103-149.
- 2009. *Land. The Case of the Akawaio and the Arekuna of the Upper Mazaruni District, Guyana*. Somerset: Last Refuge.
- BUTT-COLSON, A. y ARMELLADA C. 1985. El origen amerindio de la etiología de enfermedades y su tratamiento en América Latina. *Montalbán* 16: 123-176.
- CÁCERES M. E. S. y APTROOT A. 2016. First inventory of lichens from the Brazilian Amazon in Amapá State. *The Bryologist* 119 (3): 250-265.
- CAÍN, S. A. y CASTRO, G. M. DE OLIVEIRA 1959. *Manual of Vegetation Analysis*. Harper y Brothers Publishers, New York, p. 325.
- CALDWELL, M. M., ROBBERECHT, R. y BILLING, W. 1980. A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic-alpine life zone. *Ecology* 61: 600-611.
- CAMARGO, M. A. y MARENCO, R. A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 41(2): 205-212.
- CANNON, S. F. 1978. *Science in Culture. The Early Victorian Period*. New York.
- CARNEIRO DA CUNHA, M. 2015. Traditional people, collectors of diversity. Paper presented at the 'Anthropological Visions of Sustainable Futures' conference, University College London, 13 February 2015.
- CAROW, T., A. WISTUBA y P. HARBARTH 2005. *Heliampora sarracenioides*, a new species of *Heliampora* (Sarraceniaceae) from Venezuela. *Carnivorous Plant Newsletter* 34(1): 4-6.
- CARR, C. E., MALER, L. y SAS, E. 1982. Peripheral organization and central projections of the electrosensory nerves in gymnotiform fish. *J. Comp. Neurol.* 211: 139-153.
- CARR, T. R. y KITCHELL, J. A. 1980. Dynamics of taxonomic diversity. *Palaeobiology* 6: 427-443.
- CÁCERES, M. E. S., RIVAS PLATA, E. y LÜCKING, R. 2012. Malmographina, a new genus for *Graphina malmei* (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *The Lichenologist* 44 (2): 115-120.
- CASTRILLÓN, A. 1995. Alexandre de Humboldt (1769-1859), un voyageur révolutionnaire. In Yves Laissus (ed). *Les naturalistes français en Amérique du Sud (XVIe-XIXe siècles)*: 217-225. Paris.
- CATCHPOLE, C. K. 1982. The evolution of birds sounds in relation to matting and spacing behavior. In Kroodsma D. E., Miller E. y Ouellet H. (eds.), *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 1. Academic Press, Nueva York.
- CATCHPOLE, C. K. y SLATER, P. J. B. 1995. *Bird song. Biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CAULIN, FR. ANTONIO 1779. *Historia de la Nueva-Andalucía, Guayana y vertientes del río Orinoco*. Edition de Caracas, 1841.
- CAYÓN, L. 2017. Etnografía compartida: algunas reflexiones sobre el trabajo de campo con los Makuna en la Amazonia colombiana. *Anales de Antropología* 52: 35-43.
- CEARRETA, A. 2017. El antropoceno. *Grand Place* 7: 39-51.
- CEBALLOS, G., GARCÍA, A. y EHRLICH, P. R. 2010. The sixth extinction crisis: Loss of animal populations and species. *Journal of Cosmology* 8: 1821-1831.
- CENSO NACIONAL DE POBLACIÓN y VIVIENDA 2011. *Empadronamiento de la población indígena de Venezuela*. Oficina de Gestión Comunicacional del Ministerio del Poder Popular para los Pueblos Indígenas, p. 98. <http://www.minpi.gob.ve>
- CERLAS, 2017. *Informe sobre la situación de derechos humanos en el arco minero y el territorio venezolano ubicado al Sur del río Orinoco*. TraHs 7, Medio Ambiente: Desafíos Contemporáneos. URL: <https://www.unilim.fr/trahs/2210>
- CHAFFANJON, J. 1889. *L'Orenoque et le Caura*. Paris: Librairie Hachette et Cie, p. 351.
- CHAGNON, N. A. 1967. Yanomamo: The fierce people. *Natural History* 76: 22-31.
- 1968. Yanomamo Social Organization and Warfare. In Morton, F., Marvin, H. y Murphy, R. (eds.), *War: The anthropology of armed conflict and aggression*: 33-74. The Natural History Press, Garden City, New York.
- 1992. *Yanomami: The Last Days of Eden*. Harcourt Brace Jovanovich Publishers, San Diego, p 309.
- 1997. *Yanomami*. 4th Ed. Harcourt Brace College Publishers, Fort Worth, P. 280.
- CHALONER, W. G. & SHEERIN, A. 1979. *The Devonian System* (eds. House, M. R., Scrutton, C. T. y Bassett, M. G.) 145-161 (Palaeontological Society Special Paper in Palaeontology, no. 23).
- CHAPMAN, F. M. 1931. The upper zonal bird-life of Mts. Roraima and Duida. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 63: 1-135.
- CHAZDON, R. L 1978. Ecological aspects of the distribution of C₄ grasses in selected habitats of Costa Rica. *Biotropica* 10: 265-269.
- CHELA-FLORES J., LEMARCHAND, G. y ORO, J. (Eds.) 2000. *Astrobiology, Origins from the Big Bang to Civilization*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland,
- CHELA-FLORES, J. RAULIN F. y OWEN T. (Eds.) 2001. *First Steps in the Origin of Life in the Universe* (Eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- CHEN, J., BLUME, H.-P., y BEYER, L. 2000. Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review. *Catena* 39: 121-146.
- CHERUBINI, E. 2001. *El Genocidio de los Yanomamis. Verdad, Ficción, Confabulación*. Comala, Caracas. p. 258.

- CHIARUGI, A. 1960. Tavole chromosomiche delle Pteridophyta. *Caryologia* 13: 27-150.
- CHOLLET, R. y OGREN, W. 1975. Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. *Bot. Rev.* 41: 137-156.
- CHOPARD, B., HERRMANN, H. J. y VICSEK, T. 1991. Structure and growth mechanisms of mineral dendrites. *Nature* 353: 409-412.
- CIAIS, P., SABINE, C., BALA, G., BOPP, L., BROVKIN, V., CANADELL, J., CHHABRA, A., DEFRIES, R., GALLOAWAY, J., HEIMANN M. *et al.*, 2013. Carbon and other biogeochemical cycles. In Tignor M., Allen S. K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P. M. (eds.), *Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*: 465-570. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.
- CIVRIEUX, J. M. 1959. Datos antropológicos de los indios Kunu-hana. *Antropológica* 8: 85-146.
- CIVRIEUX, J. M. 1974. *El hombre silvestre ante la naturaleza*. Monte Ávila Editores, Caracas, p. 204.
- 1980. Los Cumanagotos y sus vecinos. In *Los aborígenes de Venezuela*, Vol. I, Fundación la Salle de Ciencias Naturales, Monografía No. 26: 1-239.
- 1992. *Watunna, Un ciclo de creación en el Orinoco*. Monte Ávila Editores, Caracas.
- 1998. *Watunna, An Orinoco Creation Cycle*. Texas, University of Texas, USA, Edited and Translated by David Guss.
- 2005. *El hombre silvestre ante la naturaleza*. Barcelona, Venezuela, Fondo Editorial del Caribe, p. 204.
- 2015. *Mito y Religión Kunuhana*. Fondo Editorial del Caribe, Barcelona, Venezuela, p. 143.
- CIVRIEUX, J. M. y LICHY, R. 1950. Estado actual de las coloraciones observadas en aguas ecuatoriales de Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales*, Caracas (40): 17: 20-26.
- CLARKE, H. D., V. A. FUNK, y T. HOLLOWELL. 2001. Using checklists and collections data to investigate plant diversity. I: A comparative checklist of the plant diversity of the Iwokrama Forest, Guyana. *Sida Botanical Miscellany* 21: 1-86.
- CLEAVES, H. J. y MILLER, S. L. 1998. Oceanic protection of prebiotic organic compounds from UV radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95: 7260-7263.
- CLÉMENT, P. 2000. Organización biológica y evolución. En: *Ilya Prigogine: El Tiempo y el Devenir*. (Eds.) Brans, J. P., Stengers I., Vincke P., 259-294. Ediciones Gedisa, Barcelona, España, p. 358.
- CLEMENTI, C. 1920. *Through British Guiana to the Summit of Roraima*. Fisher Unwin. Londres, p. 236.
- CLIMAP PROJECT MEMBERS 1976. The Surface of the Earth in the ice-age. *Science* 191: 1131.
- CLYMO, R. S. 1978. A model of peat growth. En: *Production ecology of British moros and grasslands*, O. W. Heal y Perkins, O. T. (eds.), Springer-Verlag, Berlin.
- COCCO, L. 1973. *Iyëweithëri*, Quince años entre los Yanomamos. E. T.P.D.B., Caracas.
- COCKELL, C. S. y KNOWLAND, J. K. 1999. Ultraviolet radiation screening compounds. *Biological Reviews* 74: 311-345.
- CODAZZI, A. 1841. *Resumen de la Geografía de Venezuela*. H. Fournier, Paris.
- COLINVAUX, P. A. 1998. A new vicariance model for Amazon endemics. *Global Ecol. Biogeogr. Let.* 7: 95-96.
- COLINVAUX, P. A. y SCHOFIELD, E. K. 1976. Historical ecology in the Galapagos islands. I. A Holocene pollen record from El Junko, Isla San Cristobal. *J. Ecol.* 64: 989-1012.
- COLÓN, C. 1995. *Textos y documentos completos* (edición de Consuelo Varela y Juan Gil). Alianza Universidad, Madrid (1era edición 1982).
- COLONNELLO, G. 1984. Contribución al conocimiento del microclima y medio físico-biótico de la cima del Tepuy Marahuaca. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 44 (122): 9-35.
- COLVÉE, P., 1972. Consideraciones Geológicas sobre el Cerro Autana. *Informe D. I.A. I-1 de la División de Investigación aplicada*, MOP-CODESUR.1972, p.12.
- 1973. Cueva en Cuarcitas en el Cerro Autana. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 4 (1): 5-13.
- CONDE-SALAZAR, L. 2009. *Félix Cardona Puig. Descubridor del salto Ángel, la Catarata de Mayor Desnivel del Mundo. Atlas de los Exploradores Españoles*. Editorial Planeta y Sociedad Geográfica Española, Barcelona, p. 320.
- CONNOR, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends Ecol. Evol.* 1: 165-168.
- COOPER, A., LALUEZA-FOX, C., ANDERSON, S., RAMBAUT, A., AUSTIN, J. y WARD, R. 2001. Complete mitochondrial genome sequences of two extinct moas clarify ratite evolution. *Nature*, 409: 704-707.
- COPELAND, E. B. 1939. Fern evolution in Antarctica. *The Phillippine Journal of Science* 70(2): 157-188.
- COPPENS, W. 1981. Algunas consideraciones legales en torno a las Misiones. In Mosonyi, E., Acosta-Saignes, M., Dominguez, R., Arvelo, N., Corradini, H., Marrero, G., Coppens, W., Luzardo, A., Rivas, S., Montiel, A., Castillo, R. y Gimenes (eds.), *El Caso Nuevas Tribus*: 141-148. Editorial Ateneo de Caracas, Caracas.
- CORVOS-HIDALGO, H. C. y SALAZAR, C. A. 2012. Composición Corporal en Indígenas Pemones de Venezuela. *Multiciencias* 12: 288-294.
- COSTA M., VILORIA A. L., HUBER O, ATTAL S. y ORELLANA A. 2003. Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica. *Entomotopica* 28(3): 193-217.
- COWAN, I. R.: 1977. Stomatal Behaviour and Environment. *Adv. Bot. Res.* 4: 117-128.
- COWAN, I. R. AND FARQUHAR, G. D. 1977. Stomatal Functioning in Relation to Leaf Metabolism and Environ-

- ment. In Jennings, D. H. (ed.), *Integration of Activity in the Higher Plants*: 471–505. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- COWLES, R. B. 1959. Some ecological factors bearing on the origin and evolution of pigment in the human skin. *Am. Naturalist* 93: 283–293.
- COWLING, S. A. y SYKES, M. T. 1999. Physiological Significance of Low Atmospheric CO₂ for Plant–Climate Interactions. *Quaternary Research* 52: 237–242.
- COZZUOL, M. A., THOISY, B., FERNÁNDEZ-FERREIRA, H., RODRÍGUEZ, F. H. G. y SANTOS, F. R. 2013. A new species of tapir from the Amazon. *Journal of Mammalogy* 94: 1331–1345.
- 2014. How much evidence is enough evidence for a new species? *Journal of Mammalogy*, 95(4): 899–905.
- CRACRAFT, J. 1982. A non-equilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary pattern. *Syst. Zool.* 31: 348–365.
- 1985a. Biological diversification and its causes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 794–822.
- 1985b. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49–84.
- CRAWFORD, N. y TISHKOFF, S. 2017. Loci associated with skin pigmentation identified in African populations. *Science* 358(6365): eaan8433, doi: 10.1126/science.aan8433.
- CRAYN, D. M., WINTER, K., SCHULTE, K. y SMITH, J. A. C. 2015. Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C₃ based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Bot. J. Linn. Soc.* 178:169–221.
- CREVAUX, J. 1883. *Voyages dans l'Amérique du Sud*. Librairie Hachette, Paris, p. 349.
- CRISTÓVÃO, F. 1999. Introdução. Para uma teoria da Literatura de Viagens. In Cristóvão, F. (ed), *Condicionaltes culturais da literatura de viagens*: 183–218. Alameda e Centro de Literaturas de Expressão Portuguesa da Universidade de Lisboa, Coimbra.
- CRUXENT, J. M. 1950. The archaeology of Cotúa Island, Amazonas Territory, Venezuela. *American Antiquity* 16: 10–16.
- 1971. Apuntes sobre arqueología venezolana. In Arroyo, M., Cruxent J. M. y Pérez Soto de Atencio, S. (eds.), *Arte Prehispánico de Venezuela*: 19–59. Fundación Eugenio Mendoza, Caracas.
- CRUXENT J. M. y ROUSE I. 1982. *Arqueología cronológica de Venezuela*. Vol. I. Ernesto Armitano Editor, Caracas, p. 1476.
- CRUZAN, M. B. y TEMPLETON, A. R. 2000. Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 491–495.
- CUATRECASAS, J. 1968. Paramo vegetation and its life forms. *Colloquium Geographicum* 9: 163–186.
- CULBERSON, C. 1969. *Chemical and Botanical Guide to Lichen Products*. The University of North Carolina Press, Chape Hill, p. 628.
- CUNILL GRAU, P. 2007. *Geohistoria de la sensibilidad en Venezuela*, T. II, Fundación Empresas Polar, Caracas.
- CZECH, B. 2008. Prospects for Reconciling the Conflict between Economic Growth and Biodiversity Conservation with Technological Progress. *Conservation Biology* 22: 1389–1398.
- ČIAMPOR, F. y KODADA, J. 1999. Description of two new species of the genus *Jolyelmis* from Mount Roraima, Venezuela (Coleoptera: Elmidae). *Entomological Problems*, 30 2: 55–60.
- DAHL, E. 1986. Zonation in arctic and alpine tundra and fellfield ecobiomes. In Polumin, N. (ed.), *Ecosystem Theory Application*: 35–62. Wiley, London.
- DALTON, L. V. 1912. *Venezuela*. The South America Series. London, p. 320.
- DALY, J. W., SECUNDA, S. I., GARRAFFO, H. M., SPANDE, T. F., WISNIESKI, A., NISHIHARA, C. y COVER, J. F. JR. 1992. Variability in alkaloid profiles in neotropical poison frogs (Dendrobatidae): genetic versus environmental determinants. *Toxicon* 30: 887–898.
- DALY J. W., GARRAFFO H. M., JARAMILLO C. y RAND A. S. 1994. Dietary source for skin alkaloids of poison frogs (Dendrobatidae)? *J. Chem. Ecol.* 20:943–955.
- DALY, J. W., GARRAFFO, H. M., SPANDE, T. F., CLARK, V. C., MA, J. Y., ZIFFER, H. y COVER, J. F. 2003. Evidence for an enantioselective pumiliotoxin 7-hydroxylase in dendrobatid poison frogs of the genus *Dendrobates*. *PNAS* 100:11092–11097.
- DALZIELL, R. 2002. The Curious Case of Sir Everard Im Thurn and Sir Arthur Conan Doyle: Exploration and the Imperial Adventure Novel, the Lost World. *English Literature in Transition 1880–1920* 45(2): 131–157.
- DAMUTH, J. E. y FAIRNBRIDGE, R. W. 1970. Equatorial Atlantic dep-sea arkosic sands and ice-age aridity in tropical South America. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 81: 189–206.
- DAMUTH, J. E. y KUMAR, N. 1975. Amazone cone: morphology, sediments, age and growth pattern. *Bulletin of the Geological Society of America* 86: 863–878.
- DANA-HURLBUT, C. S. 1960. *Manual of Mineralogy*. John Wiley y Sons, New York.
- DARST, C. R., MENÉNDEZ-GUERRERO, P. A., COLOMA, L. A. y CANNATELLA, D. C. 2005. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): a comparative analysis. *Am. Nat.* 165: 56–69.
- DART, R. 1953. The predatory transition from ape to man. *International Anthropological and Linguistic Review* 1: 201–217.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured*

- Races in the Struggle for Life*. John Murray, Albemarle Street, London (Traducción y edición al castellano, 1969, Universidad Autónoma Nacional de México, México, p. 276.
- 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London.
- 1875. *Plantas Insectívoras*. Appleton and Co., London.
- 1986. *The correspondence of Charles Darwin*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 278.
- DARWIN, C. y A. WALLACE, 1858. On the tendency of species to form varieties and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Proceeding of the Linnean Society*, vol. III: 1-53, London.
- DAVIES, C. 2000. Fernando Ortiz's Transculturation: The Postcolonial intellectual and the politics of cultural representation. In Fiddian, R. (ed.), *Postcolonial Perspective on cultures of Latin America and Lusophone Africa*. Liverpool University Press, Liverpool.
- DAVIS, T. A. W. y RICHARDS, P. W. 1933. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. I. *Journ. Ecol.* 21: 350-385.
- 1934. The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. II. *Journ. Ecol.* 22: 106-155.
- DAVISON, J. 1955. Body weight, cell surface and metabolic rate in anuran Amphibia. *Biological Bulletin* 109: 407-419.
- DAWSON, G. A. 1979. Nitrogen fixation by lightning. *Journal of the Atmospheric Sciences* 37: 174-178.
- DE LA CONDAMINE, C. M. 1778. *Relation abrégée d'un voyage fait dans l'intérieur de L'Amérique Méridionale, Depuis la Côte de la Mer du Sud, jufq'aux Côtes du Brésil y de la Guyane, en descendant la Riviere des Amazonas*. Nouvelle Édition, A Maestricht, Chez Jean-Edme Dufouy y Philippe Roux, Imprimeurs-Libraires, affociés, p. 379.
- DE VAN DONSELAAR, J. V. 1968. Phytogeographic notes on the savanna flora of Southern Surinam (South America). *Acta Bot. Neerl.* 17(5): 393-404.
- DE VIVO, A., PEZZOLATO, P., PICCINI, L., PREZIOSI, E. y SCIPIONI, P., 1997. Sima Auyan-tepui Noroeste. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 31: 64-69.
- DEL REY FAJARDO, J. 1966. *Documentos jesuíticos relativos a la Compañía de Jesús en Venezuela*, volumen 1. Caracas: Academia Nacional de la Historia.
- 1974. *Documentos jesuíticos relativos a la Compañía de Jesús en Venezuela*, volumen 2. Caracas: Academia Nacional de la Historia.
- DEAGAN, K. 1998. Transculturation and Spanish American ethnogenesis: The archaeological legacy of the quincenari. In Cusick, J. G. (ed.), *Studies in Culture Contact: Interaction, Culture Change and Archaeology*. Center for Archaeological Investigations, Southern Illinois University, Carbondale, pp. 23-43.
- DEANE, L. M., FERREIRA NIETO, J. A., DEANE, S. P. y SILVEIRA, I. P. 1970. *Anopheles (Kerteszia) cruzi*, a natural vector of the monkey malaria parasites, simium and *Plasmodium brasilianum*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 64(4): 647.
- DE FOLIART, G. R. 1997. An overview of the role of edible insects in preserving biodiversity. *Ecol. Food Nutr.* 36: 109-132.
- DELASCIO, F. 1992. Vegetación y etnobotánica del valle de Culebra, Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Termaris* 5: 1-42.
- DENNELL, R. y ROEBROEKS, W. 2005. An Asian perspective on early human dispersal from Africa. *Nature* 438: 1099-1104.
- DEPEW, D. J. 1986. Nonequilibrium thermodynamics and evolution: a philosophical perspective. *Philosophica* 37: 27-58.
- DERRICOURT, R. 2005. Getting Out of Africa: Sea crossings, land crossing and culture in the hominin migrations. *J. World Prehist.* 19: 118-132.
- DERKA, T. 2002. *Massartella devani*, a new mayfly species from Venezuela's Highlands (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae). *Aquatic Insects* 24: 309-316.
- DERKA, T. y FEDOR, P. 2010. *Hydrolutos breweri* sp. new., a new aquatic Lutosini species (Orthoptera: Anostomatidae) from Churí-tepui (Chimantá Massif, Venezuela). *Zootaxa* 2653: 51-59.
- 2012. Description of *Hydrolutos breweri* (Orthoptera: Anostomatidae) female from Chimantá Massif (Venezuela). *Zootaxa* 3247: 65-68.
- DERKA, T. y ZAMORA-MUÑOZ, C., 2012. New records of Trichoptera from the Pantepui biogeographical province. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 36: 1-2, 7-30.
- DERKA, T., SVITOK, M. y SCHLÖGL, J. 2009. *Massartella hirsuta* sp. nov. (Ephemeroptera: Leptophlebiidae: Atalophlebiinae) and new data on mayflies of Guyana Highlands. *Aquatic Insects* 31: 83-94.
- DERKA, T., NIETO, C. y SVITOK, M., 2012. Mayflies (Ephemeroptera) of the Pantepui biogeographical province. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 36(1-2): 119-135.
- DERKA, T., FEDOR, P., SVITOK, M. y TRIZNA, M. 2014. *Hydrolutos gransabanensis* sp. n. (Orthoptera: Anostomatidae), a new semiaquatic Lutosini species from Gran Sabana (Venezuela). *Zootaxa* 3682 (3): 432-440.
- DERKA, T., SVITOK, M. y FEDOR, P. 2016. *Hydrolutos piaroa* sp. n. (Orthoptera: Anostomatidae), a new semiaquatic Lutosini species from south-western Venezuelan lowland streams. *Zootaxa* 4066 (4): 485-492.
- DERKA, T., ZAMORA-MUÑOZ, C., y TIerno de FIGUEROA, M. 2019. Aquatic insects. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 167-192. Elsevier Inc., Academic Press.

- DÉSAMORÉ, A., VANDERPOORTEN, A., LAENEN, B., GRADSTEIN, S. R. y KOLK, P. J. R. 2010. Biogeography of the lost world (Pantepui region: northeastern South America): insights from Bryophytes. *Phytotaxa* 9: 254-265.
- DESCAMPS, M., GASC, J. P., LESCURE, J. y SASTRE, C. 1978. Etudes des Ecosysteme Guyanais II. Données biogéographiques sur la partie orientale des Guyanes. *C. R. Soc. Biogeogr.* 467: 55-82.
- DESCHAMPS, L. y MAROUSSY, A. 2008. *Botanistes voyageurs ou la passion des plantes*. Paris: Aubanel.
- DEYDISH, S. N. 2004. *Methylocella tundrae* sp. nov., a novel methanotrophic bacterium from acidic tundra peatlands. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54: 151-156.
- DEZZEO, N. 1994 (ed.). *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana. Scientia Guianae*, Vol. 4, Ediciones Tamandua, Caracas, p. 205.
- DEZZEO, N. y FOLSTER, H. 1994. Los suelos. In Nelda Dezzeo (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana*: 45-78. *Scientia Guianae*, Vol. 4, Ediciones Tamandua, Caracas.
- DEZZEO, N. y HUBER O. 1995. Tipos de bosque sobre el Cerro Duida, Guayana Venezolana. In Steven P. Churchill (ed.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*: 149-158. The New York Botanical Garden, New York.
- DEZZEO, N., FÖLSTER, H. y HERNANDEZ, L. 2004. El Fuego en la Gran Sabana. *INCI* 29(8): 1-5.
- DÍAZ-UNGRÍA, A. G. 1966. *Estudio Comparativo de las Características Serológicas y Morfológicas Correspondientes a las Poblaciones Guajiro, Guahibo, Guarao y Yaruro*. Ediciones Universidad Central de Venezuela, Serie 1, Laboratorio de Antropología, Caracas, p. 32.
- DIETZ, S. y HARTUNG, W. 1999. The effect of abscisic acid on chlorophyll fluorescence in lichens under extreme water regimes. *New Phytologist* 143: 495-501.
- DIÓSI, L. 1987. A universal master equation for the gravitational violation of quantum mechanics. *Physics Letters A* 120 (8): 377-381.
- DIÓSI, L. 1989. Models for universal reduction of macroscopic quantum fluctuations. *Physical Review A*, 40, 1165-74.
- DIWAKAR, S. y BALAKRISHNAN, R. 2006. Male and female stridulation in an indian weta (Orthoptera: Anostomatidae). *Journal of Animal Sound and its Recording* 16(1): 75-85.
- DIXON, J. W., PATE, J. S. y BAILEY, W. J. 1980. Nitrogen nutrition of the tuberous sundew *Drosera erythrorhiza* Lindl. with special reference to the catch of arthropoda fauna by its glandular leaves. *Australian Journal of Botany* 22: 283-297.
- DORST, J. 1972. *Antes que la Naturaleza Muera*. Publicado por la Asociación Mundial para la Defensa de la Naturaleza, WWF, Ediciones Omega, Barcelona, p. 537.
- DOYLE, A. I. C. 1912. *The Lost World*. Published by Hodder y Stoughton, London.
- DU SAUTOY, M. 2018. *Cómo contar hasta el infinito*. Blackie Books, London.
- DUGAN, P. R. y LUNDGREN, D. G. 1965. Energy supply for the chemoautroph *Ferrobacillus ferrooxidans*. *J. Bacteriol.* 89: 825-834.
- DUGOUJON, J. M., HAZOUT S., LOIRAT, F., MOURRIERAS, B., CROUAU-ROY, B. y SÁNCHEZ-MAZAS, A. 2004. GM haplotype diversity of 82 populations over the world suggests a centrifugal model of human migrations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 125(2):175-92.
- DUNCAN, T. y SMITH, R. 1978. Primary basic chromosome numbers in ferns. Facts or fantasies. *Systematic Botany* 5(1): 105-114.
- DUNO DE STEFANO, R. y A. CULHAM. 1998. Droseraceae. In Steyermark, J. A. Berry P. E. y Holst, B. K. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana* 4: 697-703. Missouri Botanical Garden, USA.
- DUNSTERVILLE, G. C. K. 1965. Auyantepui. *Bol. Soc. Ven. Ci. Nat.* 26 (109): 163-171.
- DUPUY, W. 1952. La teoría de la H. Venezuela, encrucijada en el paso de las influencias culturales pre-colombinas. *Tierra Firme* 1(2): 16-17.
- 1956-1957. Dos piezas de tipo paleolítica de la Gran Sabana. *Boletín del Museo de Ciencias Naturales*, Tomos I y II, Caracas.
- DUSENGE, M. E., DUARTE, A. G. y WAY, D. A. 2018. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist* 1-17, doi: 10.1111/nph.15283.
- DUVIOLS, J. P. 1978. *Voyageurs français en Amérique (colonies espagnoles et portugaises)*. Bordas, Paris.
- 1985 *L'Amérique espagnole vue et rêvée. Les livres de voyages de Christophe Colomb à Bougainville*. Paris: Promodis.
- 1993. Une nouvelle image de Humboldt. In Potelet, J. y Farré, J. (eds), *Mundus Novus. Nouveaux mondes (XVIe-XXe s.)*: 183-196. Indigo et Côté-femmes, Paris.
- DYSON, F. J. 1999. *The Origins of Life*. The Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge-United Kingdom, p. 88.
- ECONOMOS, A. C. 1979. Gravity, metabolic rate and body size of mammals. *Physiologist* 22, S71.
- EDELMAN, G. M. 1987. *Neural Darwinism. The Theory of Neuronal Group Selection*. Basic Books, New York, xxii + p. 371.
- EDELMAN, G. M. 2006. *Second Nature: Brain Science and Human Knowledge*. Yale University Press.
- EDELMAN, G. M. y TONONI, G. 2000. *A Universe of Consciousness: How matter Becomes Imagination*. Basic Books, New York.

- EDEN, M. J. 1970. Savanna vegetation in the Northern Rupununi, Guyana. *J. Trop. Geogr.* 50: 17-28.
- 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *J. Biogeogr.* 1: 95-109.
- EDWARDS, D. 1998. Climate signals in Palaeozoic land plants. *Phil. Trans. R. Soc.* 353, 141-157.
- EGUILLOR, M. I. 1982. *Estudio sobre los conflictos sociales y el sistema de controles que lo regulan entre los Yanomami del Alto Orinoco*. Biblioteca Salesiana, Macavaca.
- 1984. *Yopo, Shamanes y Hekura. Aspectos Fenomenológicos del Mundo Sagrado Yanomami*. Librería Editorial Salesiana, Caracas, p. 242.
- EHRlich, H. L. 1986. *Geomicrobiology*. Marcel Dekker, New York.
- EIGEN, M. 1971. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwissenschaften* 58: 465-523.
- EIGEN, M. y SCHUSTER, P. 1977. The hypercycle a principle of natural self-organization. Part A: emergence of hypercycle. *Naturwissenschaften* 64: 561-565.
- 1978a. The hypercycle a principle of natural self-organization. Part B: the abstract hypercycle. *Naturwissenschaften* 65: 7-41.
- 1978b. The hypercycle a principle of natural self-organization. Part C: the realistic hypercycle. *Naturwissenschaften* 65: 341-369.
- EIGENMANN, C. 1909. Reports om the Expedition to British Guiana. Some new genera and species from British Guiana. *Ann. Carn. Mus.* 7: 4-54.
- 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and the relation of the fauna of the Plateau to that of the Lowlands. *Mem. Carnegie Mus.* 5, p. 578 + figures and tables.
- 1915. The Serrasalminae and Mylinae. *Ann. Carnegie Mus.* 9(3-4): 262-272.
- EINSTEIN, A., PODOLSKY, B. y ROSEN, N. 1935. Can Quantum-Mechanical Description of Physical Reality Be Considered Complete? *Physical Review* 47: 777-780.
- ELIX, J. A., JOHNSON, J. y PARKER, J. L. 1987. *Mactabolites Users Manual*. Second Edition, Department of Chemistry, The Faculties, Australian National University, Camberra, p. 56.
- ELLIOT, D. G. 1910. *A Review of the Primates*, Vol. I. Published by the American Museum of the Natural History, New York, p. 317.
- ELLISON, A. M., BUTLER, E. D., HICKS, E. J., NACZI, R. F. C., CALIE, P., BELL, CH. D., y DAVIS, CH. D. 2012. Phylogeny and Biogeography of the Carnivorous Plant Family Sarraceniaceae. *PLoS ONE* 7(6): e39291. doi:10.1371/journal.pone.0039291.
- ELLIS, R. y PALMER, M. 2016. Modulation of ice ages via precession and dust-albedo. *Geoscience Frontiers* 7: 891-909.
- ELLIS, E. C., GOLDEWIJK, K. K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. y RAMANKUTTY, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecological Biogeography* 19: 589-606.
- ELMER, K. R., BONETT, R. M., WAKE, D. B., LOUGHEED, S. C. 2013. Early Miocene origin and cryptic diversification of South American salamanders. *BMC Evolutionary Biology* 13: 59
- ENDRES L. y MERCIER H. 2003. Amino acid uptake and profile in bromeliads with different habits cultivated in vitro. *Plant Physiol. Biochem.* 41: 181-187.
- ESPEJO, R. T., ESCOBAR, B. JEDLICKI, E. URIBE. P. y BALDILLA-OHLBAUM, R. 1988. Oxidation of ferrous iron and elemental sulfur by *Thiobacillus ferrooxidans*. *Applied and Environmental Microbiology* 54: 1694-1699.
- EVANS, C. y MEGGERS, B. 1960. *Archaeological Investigations in British Guiana*. Smithsonian Institution. Bureau of American Ethnology, Bulletin 117, Washington.
- EWEL, J. J. y MADRIZ, A. 1968. *Zonas de vida de Venezuela: Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. 265 pages. Caracas: Ministerio de Agricultura y Cría.
- EWEL, J. J., MADRIZ, A. y TOSI, J. A. JR. 1976. *Zonas de vida de Venezuela: Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. Second edition, p. 270. Caracas: Ministerio de Agricultura y Cría.
- FAIRHEAD, J. y LEACH, M. 1996. *Misreading the African Landscape. Society and Ecology in a Forest-savanna Mosaic*. Cambridge University Press. Cambridge, p. 354.
- FARHAN UI HAQUE, M., CROMBIE, A. T. y MURREL, J. C. 2019. Novel facultative *Methylocella* strains are active methane consumers at terrestrial natural gas steeps. *Microbiome*, 7: 134, <https://doi.org/10.1186/s40168019-0741-3>.
- FARINA, O., PISAPIA, D., GONZÁLEZ, M. y LASSO, C. 2009. Evaluación de la contaminación por mercurio en la biota acuática, agua y sedimentos de la cuenca alta del río Cuyuní, Estado Bolívar, Venezuela. Capítulo 4. In Lasso, C., Ceñaris, J., Rial, A., y A. Flores (eds) *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca Alta del Río Cuyuní, Guayana Venezolana*. Biological Assessment. Conservation International, Arlington, USA.
- FARRAR, J. F. 1973. Lichen physiology: progress and pitfalls. In B. W. Ferry, M. S. Baddeley y D. L. Hawksworth (eds), *Air Pollution and Lichens*: 237-282. The Athlone Press of the University of London, London.
- 1976a. Ecological Physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. II. Effects of wetting and drying cycles and the concept of “physiological buffering”. *New Phytologist* 77: 105-113.
- 1976b. Ecological Physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*. I. Some effects of constant water saturation. *New Phytologist* 77: 93-103.

- FARRERA, I., HARRISON S. P., PRENTICE I. C. *et al.*, 1999. Tropical climates at the last glacial maximum: a new synthesis of terrestrial paleo-climate data. I. Vegetation, lake-levels and geochemistry. *Climate Dynamics* 15: 823-856.
- FAUSTO, C. y NEVES, E. G. 2018. Neotropics? Plant familiarisation and biodiversity in the Amazon. *Antiquity* 92 366: 1604-1618.
- FEIN, J. B., DAUGHNEY, C. J. YEE, N. y DAVIS, T. A. 1997. A chemical equilibrium model for metal adsorption onto bacterial surfaces. *Geochim. Cosmochim. Acta* 61: 3319-3328.
- FEISTER, U. 1994. Model calculations and measurements of chemically and biologically effective UV-radiation reaching the ground. *Bet. Dt. Wetterd.* 190: 1-79.
- FERNÁNDEZ, F. 1948. *A organização social dos Tupinambá*. Sao Paulo, Editorial Progresso, p. 78.
- FIELD, L. H. 1993. Structure and evolution of stridulatory mechanisms in New Zealand wetas (Orthoptera: Stenopelmatidae). *International Journal of Insect Morphology and Embriology* 22(2-4): 163-183.
- 2003. Novel use of hair sensilla in acoustic stridulation by New Zealand giant wetas (Orthoptera: Anostomatidae). *Arthropod Structure and Development* 31(4): 287-296.
- FIELDING, D. J. y DEFOLIART, L. S. 2006. Relationship of metabolic rate to body size in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research*, 17(2): 301-306.
- FINK, W. L. 1993. Revision of Piranha Genus *Pygocentrus* (Teleostei, Characiformes). *Copeia* 3: 665-687.
- FLEISCHMANN, A., A. WISTUBA y J. NERZ 2009. Three new species of *Heliampora* (Sarraceniaceae) from the Guayana Highlands of Venezuela. *Willdenowia* 39(2): 273-283.
- FLEMING, C.A. 1979. *The geological history of New Zealand and its life*. Oxford University Press, Auckland, New Zealand, p. 141.
- FOLDATS, E. 1962. La concentración de oxígeno disuelto en las aguas negras. *Acta Biologica Venezuelica* 3(10): 149-159.
- FÖLSTER, H. 1986. Forest-savanna dynamics and desertification processes in the Gran Sabana. *Interciencia* 11: 311-316.
- 1992. Holocene autochthonous forest degradation in Southeast Venezuela. En: Goldammer J. G. (ed.) *Tropical Forests in Transition*. Birkhäuser: 25-44. Basilea, Suiza.
- FÖLSTER, H. y DEZZEO, N. 1994. La degradación de la vegetación. In Nelda Dezzio (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana*: 145-186. *Scientia Guianae*, Vol. 4, Ediciones Tamandua, Caracas.
- FÖLSTER, H. y HERNÁNDEZ, L. 1994. Desarrollo espacial de la degradación de la vegetación. In Nelda Dezzio (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana*: 187-190. *Scientia Guianae*, Vol. 4, Ediciones Tamandua, Caracas.
- FÖLSTER, H. y HUBER, O. 1984. *Interrelaciones suelo-vegetación en el área de Galipero, Territorio Federal Amazonas, Venezuela*. (PT) Serie Informes Técnicos y Estudios Técnicos DGSIIA/TT/144: pp. 1-260, MARNR, Caracas.
- FORBES, W. T. M. 1948. A second review of Melinaea and Mechanitis (Lepidoptera: Ithomiinae). *Journal of the New York Entomological Society* 56: 1-24.
- FORGET, P. M. y HAMMOND, D. S. 2005. Rainforest vertebrates and food plant diversity in the Guiana Shield. En: *Tropical forests of the Guiana Shield: ancient forests of the modern world* (ed. D. Hammond), 233-294. CABI Publishing, London.
- FORSMAN, A. y HAGMAN, M. 2006. Calling is an honest indicator of paternal genetic quality in poison frogs. *Evolution*, 60(10): 2148-2157.
- FORTI P., 1994. Los depósitos químicos de la Sima Aonda Superior y de otras cavidades del Auyán-Tepui, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 28: 1-4.
- 2001. Biogenic speleothems: an overview. *Int. J. Speleol.* 30 A (1/4): 39-56.
- FORTÍN, D., FERRIS, F. G. y SCOUT, S. D. 1998. Formation of Fe-silicates and Fe-oxides on bacterial surfaces in samples collected near hydrothermal vents on the Southern Explorer Ridge in the Northeast Pacific Ocean. *American Mineralogist* 38: 1399-1408.
- FOS, S., DELTORO, V. I., CALATAYUD, A. y BARRENO, E. 1999. Changes in water economy in relation to anatomical and morphological characteristics during thallus development in *Parmelia acetabulum*. *The Lichenologist* 31: 375-387.
- FOUQUET A., GILLES A., VENCES M. *et al.*, 2007a. Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE* 2: e1109.
- FOUQUET, A., VENCES, M., SALDUCCI, M. D. *et al.*, 2007b. Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 567-582.
- FOUQUET, A., NOONAN, B. P., RODRIGUES, M. T., PECH, N., GILLES, A. y GEMMELL, N. J. 2012. Multiple quaternary refugia in the eastern Guiana shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. *Syst. Biol.* 61: 461-489.
- FOUQUET, A., CASSINI, C. S., HADDAD, C. F. B., PECH, N. y RODRIGUES, M. T. 2014. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Biogeography* 41: 855-870.
- FOUQUET, A., MARTINEZ, Q., ZEIDLER, L. *et al.*, 2016. Cryptic diversity in the *Hypsiboas semilineatus* species group (Amphibia, Anura) with the description of a new species from the Eastern Guiana Shield. *Zootaxa* 4084: 70-104.

- FRAEDRICH, K., KLEIDON, A., y LUNKEIT, F.: 1999. A Green Planet Versus a Desert World: Estimating the Effect of Vegetation Extremes on the Atmosphere. *J. Clim.* 12, 3156–3163.
- FRAGA, R. 2019. Golden-tufted Grackle (*Macroagelaius imthurni*). En: del Hoyo, J. Elliot A., sargatal, J. Christie, D. A. y de Juana E. (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- FRAILEY, C. D., LAVINA, E. L., RANCY, A. y SOUZA-FILHO, J. P. 1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18: 119–143.
- FRAKES, L. A., FRANCIS, J. E. y SYKTUS J. I. 1992. *Climate Modes of the Phanerozoic: The History of the Earth's Climate over the Past 600 Million Years*. New York: Cambridge, p. 274.
- FRANK, J. H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. En J. H. Frank, L. P. Lounibos (eds.). *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*: 101–128. Plexus, Nueva Jersey, EEUU.
- FRAPPELL, P. B. y BUTLER, P. J. 2004. Minimal metabolic rate, what it is, its usefulness, and its relationship to the evolution of endothermy: a brief synopsis. *Physiol. Biochem. Zool.* 77: 865–868.
- FRISANCHO, A. R. 1979. *Human Adaptation*. The C. V. Mosby Company, St. Louis, Missouri, p.-209.
- FROST, D. B. 1968. *The Climate of the Rupununi Savannas*. McGill University, Montreal.
- FUCHS, H. 1964. El sistema de cultivo de los Deukwhuana (Makiritare) del Alto Ventuari, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *América Indígena* (México) 24(2): 24–39.
- FUNK, V. A. y P. E. BERRY. 2005. Chapter 4.3 The Guiana Shield. In *Plant Conservation: A natural history approach*: 76–79. University of Chicago Press.
- FUNK, V. A., HOLLOWELL, T. BERRY, P. KELLOFF, C. y ALEXANDER, S. N. 2007. Checklist of the Plants of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). *Contributions from the United States National Herbarium* 55: 1–584.
- FUNK, W. C., CAMINER, M. y RON, S. R. 2012. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1806–1814.
- GAILLARD DE TIREMOIS, ALBERT. 1904. Les sépultures (Cuevas) des indiens du Haut-Orénoque. *Mémoires de la Société Nationale d'Agriculture, Sciences y Arts d'Angers (Ancienne Académie d'Angers)*, Sér. 50, Tome 7: 5–21. Reproducido y con traducción al español en *Boletín de Historia de las Geociencias* en Venezuela, no. 127, 2018.
- GALÁN, C., 1982. Notas sobre la morfología de la Cueva del Autana y comentarios sobre las formas pseudocársticas desarrolladas en Cuarcitas del Grupo Roraima, Guayana Venezolana. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 10, (19): 115–128.
- GALÁN, C. 1984. *Memoria explicativa del mapa de zonas bioclimáticas de la cuenca del Río Caroní*. CVG-EDELCA C. A., División de Cuencas e Hidrología, Caracas, p. 74.
- 1988. Cavernas y formas de superficie en rocas silíceas Precámbricas del Grupo Roraima, Guayana, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 23: 1–12.
- 1992. El Clima. In Huber O. (Ed.), *Chimantá. Escudo de Guayana, Venezuela. Un Ensayo Ecológico Tepuyano*: 37–52. Oscar Todtmann Editores, Caracas.
- GALÁN C. y LAGARDE J., 1988. Morphologie et evolution des cavernes et formes superficielles dans les quartzites du Roraima. *Karstologia* 11–12: 49–60.
- GALÁN C., HERRERA F. F., CARREÑO R. y PÉREZ M. A., 2004b. Roraima Sur System, Venezuela: 10.8 km, world's longest quartzite cave. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 38: 53–60.
- GALLORI, E. y FRANCHI, M., 2001. Origin and persistence of genetic material in prebiotic habitats. The possible role of nucleic acid-clay complexes. In J. Chela-Flores, T. Owen, F. Raulin (eds.), *First Steps in the Origin of Life in the Universe*: 55–58, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- GANSSE, A. 1974. The Roraima Problem (South America). In H. Jung et al., (eds.), *Contributions Dedicated to the Geology and Paleobiology of the Caribbean and Adjacent Areas*: 1–520. The Kluger Volume 80–100, P., Verbandl. Naturf. Ges. Basilea 84 (1), Suiza.
- GARCIA-GUADILLA, M. P. 2014. Neo-extractivism, neo-rentierism and social movements in Venezuela's 21st century ecosocialism: discourses, conflicts and resistance. In Timothy Doyle, T. y MacGregor, S. (eds.) *Environmental Movements around the World Shades of Green in Politics and Culture*, Praeger, pp. 77–104.
- GARCIA-PICHEL, F. y CASTENHOLZ, R. W. 1991. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *J. Phycol.* 27: 395–409.
- GARCÍA-SÁNCHEZ, A., CONTRERAS, F., ADAMS, M. y SANTOS, F. 2006. Atmospheric mercury emissions from polluted gold mining areas (Venezuela) *Environ Geochem Health*, 28: 529–540.
- GARDNER, H. 2001. *Inteligencias múltiples. La teoría en la práctica*. Ediciones Paidós Ibérica. Buenos Aires.
- GARNER, II F. 1959. Stratigraphic-sedimentary significance of contemporary climate and relief in four regions for the Andes mountains. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 70: 1327–1368.
- 1966. Derrangement of the Rio Caroni, Venezuela. *Rev. Geomorph. Dynamique* 2: 53–80.
- GASSER, H., AMÉZQUITA, A. y HÖDL, W. 2009. Who is calling? Intraspecific call variation in the aromobatid frog *Allobates femoralis*. *Ethology* 115: 596–607.

- GASSÓN, R. A. 2002. Orinoquia: the archaeology of the Orinoco River Basin. *Journal of World Prehistory* 16: 237-311.
- GASULLA, F., DE NOVA, P. G., ESTEBAN-CARRASCO, A.; ZAPATA, J. M.; BARRENO, E. y GUÉRA, A. 2009. Dehydration rate and time of desiccation affect recovery of the lichen alga [corrected] *Trebouxia erici*: Alternative and classical protective mechanisms. *Planta* 231: 195-208.
- GATES, D. M., ALDERFER, R. y TAYLOR, S. E. 1968. Leaf temperature of desert plants. *Science* 159: 994-995.
- GATES, W. L. 1976. Modeling the ice-age climate. *Science* 191: 1138-1144.
- GELLER, G. N. y SMITH, W. K. 1982. Influence of leaf size, orientation, and arrangement on temperature *Oecologia* 53(2): 227-234.
- GENOVÉS, S. 1966. *La proporcionalidad entre los huesos largos y su relación con la estatura en restos mesoamericanos*. Instituto de Investigaciones Históricas, Serie Antropológica, Número 19, UNAM, p. 46.
- GENSEL, P. G. 1984. A new lower Devonian plant and the early evolution of leaves. *Nature* 309: 785-787.
- GEORGE, U. 1988. *Inseln in der Zeit*. Geo im Verlag, Hamburg.
- GHNEIM K., 1999. Índice general del Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología, Nos. 1 al 32, 1967 - 1998. *Boletín Informativo de la Comisión de Geoespeleología, Federación Espeleológica de América Latina y el Caribe - FEALC* 9: 1-14.
- GHOSH, S. K. 1977. Geología del Grupo Roraima en el Territorio Federal Amazonas. Cong Geol. Venez. V, Caracas, Nov. 1977, *Memorias A, Espejo y col. Eds. Min. Energía y Minas. Soc. Venez. Geol.* I: 167-193.
- 1985. Geology of the Roraima Group and its implications. *Boletín de Geología y Minas, Publicación Especial* 10: 33-50.
- GIBBS, A. K. y BARRON, C. N. 1993. *The Geology of the Guiana Shield*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- GIBBS, G. W. 1998. Why are some weta (Orthoptera Stenopelmatidae) vulnerable yet others are common? *Journal of Insect Conservation*, 2, 161-166.
- GIBBS, G. W. 2006. *Ghosts of Gondwana: the history of life in New Zealand*. Craig Potton Publishing, Auckland, New Zealand, p. 232.
- GIBSON, A. C. 1982. The anatomy of succulence. In Ting, I. P. y Gibbs, M. (eds.), *Crassulacean Acid Metabolism*: 1-17. Proceeding of the Fifth Annual Symposium in Botany (January 14-16, 1982), American Society of Plant Physiologists, Weverly Press, Baltimore, Maryland.
- GIL, J. 1989. *Mitos y utopías del Descubrimiento. 1. Colón y su tiempo*. Alianza, Madrid.
- GIL-MARTÍNEZ, F. 1995. *Elementos de Fisiología Vegetal*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, p. 1147.
- GILIJ, F. S., 1780. *Saggio di storia americana*. Per Luigi Perego, Rome, 4 vol.
- GILLOOLY J. F., BROWN J. H., WEST G. B., SAVAGE VAN M., CHARNOV E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- GIRALDO-CAÑAS, D. 2014. Riqueza y Distribución Altitudinal de Gramíneas C₃ y C₄ en la Guayana Venezolana. *Revista Ciencia en Desarrollo* 5: 77-84.
- GIRARD, R. 1976. *Historia de las Civilizaciones Antiguas de América: Desde sus Orígenes*. Tomos I-III, Ediciones Istmo, Madrid.
- GIRARD, J.-P., FREYSSINET, P. y MORILLON, A.-C. 2002. Oxygen isotope study of Cayenne duricrust paleosurfaces: implications for past climate and laterization processes over French Guiana. *Chemical Geology* 191: 329-343.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- 2015. New evidence on the origin of carnivorous plants. *PNAS* 112: 10-11.
- GIVNISH, T. J. y RENNER, S. S. 2004. Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics and transoceanic dispersal. *Int. J. Plant Sci.* 165: S1-S6.
- GIVNISH, T. J., MCDIARMID, R. W. y BUCK, W. R. 1986. Fire adaptation in *Neblinaria celiae* (Theaceae), a high-elevation rosette shrub endemic to a wet equatorial tepui. *Oecologia* 70: 481-485.
- GIVNISH, T. J., BURKHARDT, E. L., HAPPEL, R. E. y WEINTRAUB, J. D. 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta* with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *The American Naturalist* 124: 479-497.
- GIVNISH, T. J., SYTSMA, K., SMITH, J. F. *et al.*, 1997. Molecular evolution and adaptive radiation in *Brocchinia* (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) atop tepuis of the Guyana Shield. In Givnish, T. J., Sytsma, K. J. (eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 259-312.
- GIVNISH, T. J., EVANS, T. M., ZJHRA, M. L. *et al.*, 2000. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from ndhF sequences and morphology. *Evolution*, 54: 1915-1937.
- GIVNISH, T. J., MILLAM, K. C., P. E., SYTSMA, K. J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. *Aliso* 23: 3-26.
- GIVNISH, MILLAM, K. C., EVANS, T. M., HALL, J. C., PIRES, J. C., BERRY, P. E. y SYTSMA, K. J. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae. *International Journal of Plant Sciences* 165: S35-S54.
- GIVNISH T. J., BARFUSS, M, H. J., VAN EE, B., RIINA, R., *et al.*, 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical

- biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98(5): 872-895.
- GLAZIER, D. S. 2010. A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biol. Rev.*, 85: 111-138.
- GLEASON, H. A. 1929. A Collection of Plants from Mt. Duida. *Journal of the New York Botanical Garden* 30(355): 166-168.
- 1931 Botanical Results of the Tyler-Duida Expedition. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 58(5-8): 277-506.
- GLEASON, H. A. y KILLIP, E. P. 1939. The flora of Mount Auyan-tepui, Venezuela. *Brittonia* 3: 141-204.
- GLOSSNER, F. 1992. Ultraviolet patterns in the traps and flowers of some carnivorous plants. En: Abrahamson, W. G. (ed.), *Plant Animal Interactions*: 72-94. McGraw Hill Book Company, USA.
- GOEBEL, T. 1999. Pleistocene human colonization of Siberia and peopling of the Americas: an ecological approach. *Evol. Anthropol.* 8:208-227
- GOLDBLATT, P. 1993. Biological relationships between Africa and South America: an overview. In: Goldblatt P. (ed.) *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- GOLDMAN, E. y JACOBS, R. 1961. Determination of nitrates by ultraviolet absorption. *Journal of the American Water Works Association* 53: 187-191.
- GONZALES DE JUANA, C., ITURRALDE DE AROZENA, J. M. y PICARD CADILLAT, X. 1980. *Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas*. Tomo I, 1ra Edición, Editorial FONINVES, Gráficas Armitano, Caracas, p. 407.
- GONZÁLEZ, O. 1980. *Mitología Guarequena*. Monte Ávila Editores, Caracas, p. 286.
- GONZÁLES-SPONGA, M. A. 1994. Arácnidos de Venezuela. Una nueva especie del género *Tityus* y redescrición de *Tityus urbinai* Scorza, 1952 (Scorpionida, Buthidae). *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 148: 327-342.
- GONZALES-TORIL, E., LLOBET-BROSSA, E., CASAMAYOR, E. O., AMANN, R. y AMILS, R. 2003. Microbial ecology of an extreme acidic environment, the Tinto River. *Appl. Environ. Microbiol.* 69: 4853-4865.
- GONZALES-TORIL, E., MARTÍNEZ-FRÍAS, J., GÓMEZ-GÓMEZ, M. A., RULL, F. y AMILS, R. 2005. Iron meteorites can support the growth of acidophilic chemolithoautotrophic microorganisms. *Astrobiology* 5: 406-414.
- GORBUSHINA, A., KRUMBEIN, E., y VENDRELL-SAZ, M. 1997. Biogenic forsterite in silicified subaerial lichens. *Geological Society of America, Abstracts of 1997 Annual Meeting*, Vol. 29.
- GORBUSHINA, A., BOETTCHER, M., KRUMBEIN, H-J. B., y VENDRELL-SAZ, M. 2001. Biogenic forsterite and opal as a product of biodeterioration and lichen stromatolite formation in table mountain systems (Tepuis) of Venezuela. *Geomicrobiology Journal* 18, 117-132.
- GORZULA, S. 1992. La herpetofauna del macizo del Chimantá. In O. Huber (ed.), *El Macizo del Chimantá*: 267-280, 304-310. Oscar Todtmann Editores, Caracas.
- GORZULA, S. y AYARZAGÜENA, J. 1995. Dos nuevas especies del género *Thamnodynastes* (Serpentes; Colubridae) de los tepuyes de la Guayana Venezolana. *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana* 6: 1-17.
- GORZULA, S. y J. C. SEÑARIS. 1999 ["1998"]. Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. *Scientia Guianae* 8: xviii+270+32 pp.
- GRACE, J. 1977. *Plant response to wind*. Academic Pres, London.
- GRADSTEIN, S. R. 1986. Return to the lost world, Mount Roraima (Guyana). *Bryological Times* 40: 1-3.
- GRADSTEIN, S. R. y FLORSCHLITZ-DE WAARD, J. 1989. Results of a botanical expedition to Mount Roraima, Guyana. I. Bryophytes. *Tropical Bryology* 1: 25-54.
- GRADSTEIN, S. R., MONTFOORT, D. y CORNELISSEN, J. H. 1990. Phytogeography and species richness of the bryophyte flora of the Guianas, with special attention to the lowland rain forest. *Tropical Bryology* 2: 117-125.
- GRADSTEIN, S. R., CHURCHILL, S. P. y SALAZAR, A. N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86: 1-577.
- GRAFE, T. U. 1996. Energetics of vocalization in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*). *Comp. Biochem. Phys. A*. 114: 235-243.
- GRAFE, T. U. y THEIN, J. 2001. Energetics of calling and metabolic substrate use during prolonged exercise in the European treefrog *Hyla arborea*. *J. Comp. Physiol.* 171: 69-76.
- GRANT, T., FROST, D. R., CALDWELL, J. P., GAGLIARDO, R., HADDAD, C. F. B., KOK, P. J. R., MEANS, B. D., NOONAN, B. P., SCHARGEL, W. y WHEELER, W. C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 299: 1-262.
- GRANVILLE, J. J. DE 1982. Rainforest and xeric flora refuges in French Guiana. In G. T. Prance (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- GRANVILLE, J. J. y SASTRE, C. 1973. Aperçu sur la végétation des inselbergs du sud-ouest de la Guyane Française. *C. R. Soc. Biogeogr.* 439: 54-58.
- GRASSES, P. 1983. *Félix Cardona y Puig. Mito y Realidad en el corazón de la América del Sur. Ensayo de interpretación personal*. Malgrat Ayuntamiento de Malgrat. Impreso en ROMARGRAF, S. A., Hospitalet de Llobregat, Barcelona.
- GRAVES, B. M., STANLEY, K. A. y GARDNER, E. A. 2005. Correlates of vocal display in a Costa Rican population of strawberry poison-dart frogs, *Dendrobates pumilio*. *J. Herpetol.* 1: 101-107.

- GRAVESANDE, STORM VAN'S. 1897. *Mapa de la Colonia de Esequibo hecho para la Compañía de las Indias Occidentales. Año 1748*. Reproducido en: *Venezuelan Boundary Commission. Report and Accompanying Papers of the Commission appointed by the President of United States "to investigate and Report upon the True Divisional Line between the Republic of Venezuela and British Guiana"*. Vol. 4, ATLAS. Washington, Feb., (1897) C N° 60; y en Atlas British Guiana Boundary. Compiled for the purpose of illustrating the Case presented, on the part of Her Britannic Majesty's Government to the Arbitral Tribunal constituted under Article One of the Treaty between Great Britain and the United States of Venezuela respecting the Settlement of the Boundary between the Colony of British Guiana and the United States of Venezuela, ratified at Washington, June 14 th, (1897) N° 17.
- GRAY, J. 1989. *Ideas of Space: Euclidean, Non-Euclidean, and Relativistic*, 2nd edition, Clarendon Press.
- GREEN, T. G. A. y LANGE, O. L. 1994. Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. En: *Ecophysiology of Photosynthesis*, Schulze, E. D. y Caldwell, M. C. (eds.). *Ecol. Stud.* 100: 319-341.
- GREEN, T. G. A., SANCHO, L. G. y PINTADO, A. 2011. Eco-physiology of desiccation/rehydration cycles in mosses and lichens. In Lüttge, U., Beck, E. & Bartels, D. (eds.), *Plant Desiccation Tolerance*: 89-120. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- GREER, J. W. 1995. *Rock art chronology in the Orinoco Basin of southwestern Venezuela*. Unpublished PhD dissertation, University of Missouri, Columbia.
- GRÖGER, A. 1994. Análisis preliminar de la flórmula y vegetación del Monumento Natural "Piedra La Tortuga", Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 17:128-153.
- 2000. Flora and vegetation of inselbergs of Venezuelan Guayana. In S. Porembski, y Barthlott, W. (eds.), *Inselbergs – biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*: 291-314. Springer, Heidelberg.
- GRÖGER, A. y HUBER, O. 2007. Rock outcrop habitats in the Venezuelan Guayana lowlands: their main vegetation types and floristic components. *Revista Bras. Bot.*, V. 30(4): 599-609.
- GRUBE, M. y KANTVILAS, G. 2006. *Siphula* represents a remarkable case of morphological convergence in sterile lichens. *The Lichenologist* 38(3): 241-249.
- GRUPO CIENTÍFICO CHIMANTA, 1986. Reconocimiento preliminar del Macizo del Chimanta, Estado Bolívar (Venezuela). *Acta Cient. Ven.* 37 (1): 25-42.
- GUDYNAS, E. 2011. *El nuevo extractivismo progresista en América del Sur: tesis sobre un viejo problema bajo nuevas expresiones. Colonialismo del siglo XXI*. Negocios extractivos y defensa del territorio de América Latina. Icaria Editorial, Barcelona, pp. 75-92.
- 2017. Extractivismo y corrupción en América del Sur. *RevIISE* 10: 73-87.
- GUIGNION C. A. 2005. Behavioral displays, acoustic and hemosensory communication in the Middle Island tusked weta, *Motuweta isolata* (Orthoptera: Anostomatidae). University of Canterbury, New Zealand, p. 139.
- GUMILLA, JOSEPH 1741. *Histoire naturelle, civile et géographique de l'Orénoque*. Traduction sur la deuxième édition, par Eidous. Avignon, 1758 (3 vol.). La première édition est de 1741.
- GUSS, D. M. 1989. To weave and sing: Art, symbol, and narrative in the South American Rainforest. Berkeley: University of California Press.
- GUTIÉRREZ, M. 1977. *Los Pemón. Su Hábitat, Su Cultura*. Editorial Arte, UCAB, Instituto Humanístico de Investigación, Caracas, p. 62.
- 2006. *80 años sembrando evangelio: la iglesia por las tierras de la Gran Sabana, Guayana y Delta Amacuro*. Vol. 1. Caracas: Vicariato del Caroní / CVG-Edelca.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- 1974. Avian speciation in Tropical South America. *Nuttall Ornithology Club* 14: 1-390.
- 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodivers. Conserv.* 6: 451-476.
- 2001. Ciclos de tiempo e indicadores de tiempo en la historia de la Amazonia. In Llorente, J. y Morrone, J. J. (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*: 119-128. Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D. F.
- HAMEROFF, S. y TUSZYNSKY, J. 2003. Search for quantum and clasic modes of information processing in microtubules: implications for "the living state". *Energy and Information Transfer in Biological Systems*, 31-62.
- HAMEROFF, S. y PENROSE, R. 2014. Consciousness in the universe. A review of the 'Orch OR' theory. *Physics of Life Reviews* 11: 39-78.
- HAMMOND, D. S. 2005. Biophysical Features of the Guiana Shield. In Hammond, D. (ed), *Tropical forests of the Guiana Shield: ancient forests of the modern world*: 15-194. CABI Publishing, London.
- HANSEN, J., RUEDY, R., SATO, M. y LO, K. 2010. Global surface temperature change. *Reviews of Geophysics* 48: RG4004.
- HAO, S. G. y BECK, C. B. 1993. Further observations on *Eophyllophyton bellum* from the lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Palaeontographica B* 230: 27-47.
- HAO, S. G., BECK C. B. y WANG D. M. 2003. Structure of the earliest leaves: adaptations to high concentrations of atmospheric CO₂. *International Journal of Plant Sciences* 164: 71-75.

- HARRIS, A. y BENEDICT, F. G. 1918. A biometric study of human basal metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 4(12): 370-373.
- HARRIS, C. A. y VILLIERS, J. DE 1911. *Storm Van's Gravesande, The Rise of British Guiana*, Vol. I., Second Series, N° XXVI, The Hakluyt Society, London, p. 372. Incluye: *Extract from the Journal of Nicolas Hortsman, Surgeon of Hildesheim, in Westphalia, come from Rio Esquive, on the Coast of Surinam, to Para, by the Rio Negro, written in bad Portuguese, but just as he wrote it*, 1739: 167-174.
- HARRIS, J. J. y ATTWELL, D. 2012. The energetics of CNS white matter. *J. Neurosci.* 32, 356-371.
- HARRIS, R. C. 1984. The family Trypetheliaceae (Loculoascomycetes: Lichenized Melanommatales) in Amazonia Brazil. *Acta Amazonica* 14 (1): 55-80.
- 1993. A revision of *Polymeridium* (Muel. Arg.) R. C. Harris (Trypetheliaceae). *Boletim do Museu Paranaense Emilio Goeldi* 7 (2): 619-644.
- HEDBERG, O. 1951. Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk Botanisk Tidskrift* 45: 140-202.
- 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* 48: 1-144.
- HEDBERG, I. y HEDBERG, O. 1979. Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- HELFERICH, G. 2004. *Humboldt's Cosmos. Alexander von Humboldt and the Latin American Journey That Changed the Way We See the World*. Gotman Books. United States of America, p. 342.
- HENN, B. M., CAVALLI-SFORZA, L. L. y FELDMAN, M. W. 2012. The great human expansion. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 109(44): 17758-64.
- HEPHER, B. 1980. *Nutrición de peces en estanques*. Noriega Editores, México.
- HERNÁNDEZ, C. 2008. *Pueblos Indígenas de Venezuela, Pemón*. Editorial Santillana, Caracas, p. 96.
- HERNÁNDEZ, L. 1987. Degradación de los bosques de la Gran Sabana. *Pantepui* 3: 11-25.
- 1992. Gliederung, Struktur und floristische Zusammensetzung von Waldern und ihre Degradations und Regradationsphasen im Guayana Hochland, Venezuela. *Gotttinger Beitr. Land. Forstw. Tropen Subtrop.* 70: 1-227.
- 1994a. Clima, hidrografía e hidrología. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 4: 25-33.
- 1994b. Bosques. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 4: 80-94.
- (ed.). 1999. *Ecología de la altiplanicie de la Gran Sabana II. Estructura, diversidad, crecimiento y adaptación en bosques de las subcuencas de los ríos Yuruaní y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 9: 1-160.
- HERNÁNDEZ, L. y FÖLSTER, H. 1994. Vegetación en transición. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 4: 118-144.
- HERNÁNDEZ, L., DEZZEO, N., SANOJA, E., SALAZAR, L. y CASTELLANOS, H. 2012. Changes in structure and composition of evergreen forests on an altitudinal gradient in the Venezuelan Guayana Shield. *Rev. Biol. Trop.* 60 (1): 11-33.
- HERNÁNDEZ-ROSAS J. I. 2000. Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forófitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Edo. Amazonas, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 20:41-58.
- HESLOP-HARRISON, Y. 1978. Carnivorous plants. *Scientific American*, february, 104-115.
- HEW, CH. y WONG, Y. S. 1974. Photosynthesis and respiration of ferns in relation to their hábitat. *Amer. Fern Journ.* 64(2): 40-48.
- HIEZT P. y BRIONES O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114:305-316.
- HIGGINS, P. A. T. 2007. Biodiversity loss under existing land use and climate change: an illustration using northern South America. *Global Ecology and Biogeography Journal*: doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00278.x.
- HINCHA, D. H., SCHMIDT, J. E., HEBER, U. y SCHMIDT, J. M. 1984. Colligative and non-colligative freezing damage to thylakoid membrane. *Biochimica et Biophysica Acta* 769: 8-14.
- HIRMER, M. 1932. Geographie zeitliche Verbreitung der fossilen pteridophyten. En: Verdoorn, F. (ed.), *Manual of Pteridology*, 474-495.
- HITCHCOCK, D. R. y LOVELOCK, J. E. 1967. Life Detection by Atmospheric Analysis. *Icarus* 7: 149-159.
- HOBACK, W. W. y WAGNER, W. E. 1997. The energetic cost of calling in the variable field cricket, *Gryllus lineaticeps*. *Physiol. Entomol.* 22: 286-290.
- HODGE, F. W. 1907. Counting. En: *Handbook of American Indians North of Mexico*. Bureau of American Ethnology, Part I, Bulletin 30: 353-354.
- HÖDL, W. 1987. *Dendrobates femoralis* (Dendrobatidae): a Handy fellow for frog bioacoustics. In van Gelder J. J., Strijbosch H., Bergers P. (eds), *Proceedings of the 4th Ordinary General meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Nijmegen, Netherlands.
- HOFFMANN, W. A. ET AL 2012. Ecological thresholds at the savannah-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecol. Lett.* 15: 759-68.

- HOLBROOK, N. M. y PUTZ, F. E. 1996. From epiphyte to tree: Differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. *Plant. Cell. Environ.* 19: 631-42.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. Determination of world plant formation from simple climatic data. *Science* 105 (2727): 367-368.
- HOOGHIEMSTRA, H. y VAN DER HAMMEN, T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Sci. Rev.* 44: 147-183.
- HOOGMOED, M. S. 1979. The herpetofauna of the Guianan region. In W. E. Duellman (ed.), *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Monograph 7: 241-179. Univ. of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence.
- HOOKE, J. D. 1841. *Icones Plantarum or Figures with Brief Description Characters and Remarks of New or Rare Species*. Vol. I, London.
- 1860. *Flora of Tasmania*. Reeve, London.
- HOOKE, W. J. y BAKER, J. G. 1883. *Synopsis Filicum or A Synopsis of All Known Ferns*. W. H. Allen and Co., London, Second Edition, p. 559.
- HORNBERG, A. 2005. Ethnogenesis, regional integration, and ecology in prehistoric Amazonia. *Current Anthropology* 46: 589-620. <https://doi.org/10.1086/431530>.
- HORTON, H. R. 2006. *Principles of Biochemistry*, 4th edn. NJ, USA: Pearson Prentice Hall.
- HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI, X.; MASKELL, K. y JOHNSON, C. A. 2001. *Climate Change 2001: the scientific basis*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- HOWE, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In Murray, D. R. (ed.), *Seed Dispersal*: 123-189. Academic Press Australia, Sydney.
- HOWE, H. F. y SMALLWOOD, J. H. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- HUBER, O. 1976. Observaciones climatológicas sobre la región del Auyán tepui (Edo. Bolívar). *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 32 (132-133): 509-525.
- 1986. La vegetación de la Cuenca del Río Caroní. *Interciencia* 11 (6): 301-310.
- 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui* I (2): 2-10.
- 1988a. Vegetación y flora de Pantepui. Región Guayana *Acta Bot. Bras.* 1(2):41-52.
- 1989. Shrublands of the Venezuelan Guayana. In Holm-Nielsen, L. B., Nielsen, J. C. y Balstev, H. (eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*: 271-285. Academic Press, London.
- 1990. Estado actual de los conocimientos sobre la flora y la vegetación de la región Guayana, Venezuela. In F. H. Weibezahn, H. Alvarez y W. M. Lewis (eds.), *El Río Orinoco como ecosistema*: 337-386.
- CVG-EDELCA, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, CAVN, USB, Caracas.
- 1992. La Vegetación. In Huber, O. (Ed.). *El Macizo del Chimantá. Escudo de Guayana, Venezuela. Un ensayo ecológico tepuyano*: 161-178. Oscar Todtmann Editores, Caracas.
- 1994a. Recent advances in the phytogeography of the Guayana Region, South America. *Mem. Soc. Biogeogr.* 4: 53-63
- 1994b. Sabanas y herbazales de la Gran Sabana. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 4: 106-114.
- 1994c. Arbustales. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán*. *Scientia Guianae* 4: 95-105.
- 1995a. Geographical and Physical Features. In P. E. Berry, B. K. Holst y K. Yatskievych (eds), *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1, Introduction: 1-61. Missouri Botanical Garden. St. Louis. Timber Press. Portland. Oregon.
- 1995b. Vegetation. In Steyermark J., Berry, P. E. y Holst, B. K. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana 1: Introduction*: 97-160. Missouri Botanical Garden, Missouri.
- 1995c. History of botanical exploration. In Steyermark, J. A., P. E. Berry, K. Yatskievych y B. K. Holst. 1995 (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1: 63-95. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- 1995d. *Mapa de Vegetación de la Guayana Venezolana*. Escala 1:2.000.000, CVG-EDELCA, Missouri Botanical Garden.
- 1995e. Conservation of the Venezuelan Guayana. In Steyermark J., Berry, P. E. y Holst, B. K. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana 1: Introduction*: 193-218. Missouri Botanical Garden, Missouri.
- 2005. Diversity of vegetation types in the Guayana Region: An overview. *Biol. Skr.* 55:169-188.
- 2006. Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *J. Biogeogr.* 33: 464-475.
- HUBER, O. y WURDACK, J. 1984. History of Botanical Exploration in Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Botany* 56: 1-83.
- HUBER, O. y ALARCÓN C. 1988. *Mapa de Vegetación de Venezuela*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables y The Nature Conservancy. Caracas.
- HUBER, O. y FÖLSTER, H. 1994. La vegetación. In Dezzeo N. (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). I. Investigaciones Sobre la dinámica Bosque-sabana en el Sector SE: Subcuencas*

- de los ríos Yuruaní, Arabopó y Alto Kukenán. *Scientia Guianae* 4: 79-144.
- HUBER, O. y M. N. FOSTER (eds.) 2003. *Conservation Priorities for the Guayana Shield: 2002 Consensus*. Conservation International Center for Applied Biodiversity Science. Washington, DC., USA.
- HUBER, O. y RULL, V. 2019. Plant communities. In Rull, V., Villarubia, T. V., Huber, O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 149-164. Elsevier Inc., Academic Press.
- HUBER, O., GHARBARRAN, G. y FUNK, V. 1995. *Vegetation map of Guyana*. Georgetown: Centre for the Study of Biological Diversity.
- HUGH-JONES, S. 2016. Writing on stone; writing on paper: myth, history and memory in NW Amazonia. *History and Anthropology* 27: 154-82.
- HULBERT, A. J. 2014. A Sceptics View: "Kleiber's Law" or the "3/4 Rule" is neither a Law nor a Rule but Rather an Empirical Approximation. *Systems* 2(2): 186-202.
- HULL, D. L. 1976. Are species really individuals? *Syst. Zool.* 25: 174-191.
- HUMBOLDT, A. VON. 1799-1804. *Cartas de América*. Comp. Charles Minguet. Traducción Marta Traba. Biblioteca Ayacucho 1980, Caracas.
- 1804. *Atlas Géographique et Physique des Régions Équinoxiales du Nouveau Continent fondé sur des observations astronomiques, des mesures trigonométriques et des nivellements barométriques par Al de Humboldt*. Schoell, Paris.
- 1807. *Geographie der Planzen in den Tropen-Ländern*.
- [1810] 1824. *Vue des cordillères et des monumens des peuples indigènes de l'Amérique*. Naze, Paris.
- 1817. *De Distributione Geographica Plantarum Secundum Coeli Temperiem et Altitudinem Montium*. Lutetiae Parisiorum: In Libraria Graeco-Latino-Germanica, Paris.
- 1816-1831. *Le voyage aux regions equinoxiales du Nouveau Continent*, 13 volumes. Paris: Librairie Grecque-Latine-Allemande, N. Maze, Librairie, and J. Smith y Gide fils.
- HUMBOLDT, A. VON y BONPLAND, A. 1805a. *Essai sur la Géographie des Plantes; accompagné d'un Tableau Physique des régions équinoxiales*. Edition fac-similaire, 1955, IPGH, México.
- 1805b. *Recueil d'Observations de zoologie et d'anatomie comparee faites dans l'ocean Atlantique dans l'interieur du nouveau continent et dans la mer du Sud, pendant les annes 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803*, Paris, chez Levrault Schoell et Cie.
- HUMBOLDT, A. VON y VALENCIENNES, A. 1821. Reserches sur les poissons fluviatiles de L'Amérique Equinoxiale. En: *Voyage de Humboldt et Bonpland, Deuxieme partie. Observations de Zoologie et d'Anatomie comparee*, Paris, V. II: 145-216, Pls. 45-52.
- 1833. Reserches sur les poissons fluviatiles de L'Amérique Equinoxiale. *Recueil d' Observations de Zoologie et d'Anatomie Compare* 2: 167-181.
- HUMBOLDT, A. VON 1841. *Sobre algunos puntos interesantes de la geografia de la Guayana*. Disquisición critica de Humboldt insertada en el libro de Robert Schomburgk, Viajes a la Guayana y el Orinoco durante los años de 1835 a 1839. Leipzig. En: Humboldt, A. von 1985, *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente*. Tomo V: 277-205, 1ra. Edición, Monte Ávila Editores, Caracas.
- 1849. *Ansichten der Natur*. J. G. Gotta, Stuttgart.
- 1985. *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente*. Tomos I-V, 1ra. Edición, Monte Ávila Editores, Caracas.
- HUNECK, S. y YOSHIMURA, I. 1996. *Identification of lichen substances*. Springer-Verlag, Berlin.
- HUXLEY, L. 1918. *Life and Letters of Sir Joseph Dalton Hooker*. Cambridge University Press, p. 592.
- IBARRA, V. 2020. Pandemia y reseteo. Hacia un nuevo orden mundial. *Vorágine, Revista Interdisciplinaria de Humanidades y Ciencias Sociales* 2(3): 2-11.
- IDSO, S. B., JACKSON, R. D., EHLE, D. y MITCHELL, W. L. 1969. A method for determination of infrared emittance of leaves. *Ecology* 50: 899-902.
- ILER, R. K. 1979. *The chemistry of silica*. John Wiley y Sons, New York, p. 866.
- IM THURN, E. 1883. *Among the Indians of Guiana, being sketches chiefly anthropologic from the interior of British Guiana*, with 53 illustrations and a map Kegan Paul Trench, y Co., 1 Paternoster Square, London, p. 445.
- 1885. The Ascent of Mount Roraima. *Proceedings of the Royal Geographic Society* 7(8): 497-521.
- 1887. The Botany of the Roraima Expedition of 1884. *Transactions of the Linnean Society*, 2, 2: 1-293. London,
- IPÍÑA J. M., 1994. Aspectos físico-químicos de los tepuyes Acopan y Amuri. Macizo de Chimantá, Gran Sabana, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 28: 5-9.
- ISSA, S. y JAFFE, K. 1999. *Hydrolutos*: un género nuevo y cuatro especies nuevas de Lutosini Neotropicales (Orthoptera, Anostostomatidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 16 2: 111-121.
- IUCN, UNEP, WWF, 1991. *Caring for the Earth. A Strategy for Sustainable Living*. The World Conservation Union, United Nations Environmental Programme and Wide Fund for Nature, Gland, Switzerland.
- JACKSON, T. y KELLER, W. 1970. A comparative study of the role of lichens and "inorganic" processes in the chemical weathering of recent Hawaiian lava flows, *American J. Sci.* 269: 446-466.
- JACOBSON, M. 1991. *Developmental Neurobiology* (3 ed.). Plenum Press, New York.
- JAFFÉ, K., LATKE, J. y PÉREZ-HERNÁNDEZ. R. 1993. Ants on the tepuyes of the Guiana Shield: a zoogeographic study. *Ecotropicos* 6: 22-29.

- JAFFE, K., ROMERO, H. y LATTKE, J. 1989. Mirmecofauna de los tepuyes Marahuaka y Huachamacare (Territorio Federal Amazonas, Venezuela). *Acta Terramaris* 1: 33-37.
- JAFFÉ, K., BLUM, M. S. FALES, H. M. MASON, R. T. y CABREIRA, A. 1995. On insect attractants from pitcher plants of the genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae). *Journal of Chemical Ecology* 21(3): 379-384.
- JAGGER, J. 1985. *Solar UV-actions on living cells*. Praeger Scientific, New York.
- JAHN, A. 1931. Una importante contribución a la hidrografía de la Guayana Venezolana. *Revista del Colegio de Ingenieros de Venezuela* 84 (contiene el diario de viaje del Capitán Félix Cardona-Puig a la región del Merevari).
- JULIN, R. 1970. *La Paix Blanche*. Le Seul, París.
- 1976. *Le Livre Blanc de l'Ethnocide en Amérique*. Librairie Arthème Fayard, Paris, p. 365.
- JENKINS, C. N., PIMM, S. L. y JOPPA, L. N. 2013. Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110(28): E2602-E2610.
- JENSEN, AD E. 1975. *Mito y Culto entre Pueblos Primitivos*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 1-408.
- JENSEN, M., CHAKIR, S. y FEIGE, G. B. 1999. Osmotic and atmospheric dehydration effects in the lichens *Hypogymnia physodes*, *Lobaria pulmonaria*, and *Peltigera aphthosa*: an in vivo study of the chlorophyll fluorescence induction. *Photosynthetica* 37: 393-404.
- JIBAJA, S., OYOLA, V., BERASTAIN, A., RAMOS, D., RONCAL, E., MEDINA, J. C., UNTIVEROS, G., SHEER, P. y HURTADO, J. 2019. Producción de electricidad empleando *Acidithiobacillus ferrooxidans* a partir de iones tiosulfato y férrico. *Revista de la Sociedad de Química de Perú*, 85(1): 3-13.
- JOHNS, P. M. 1997. The Gondwanaland Weta: Family Anostostomatidae (formerly in Stenopelmaticidae, Henicidae or Mimnermidae): Nomenclatural problems, world checklist, new genera and species. *Journal of Orthoptera Research* 6: 125-138.
- JOLLY, D. y HAXELTIME, A. 1997. Effect of low glacial atmospheric CO₂ on tropical African montane vegetation. *Science* 276: 786-788.
- JOHNSON, L. 1981. The thermodynamic origin of ecosystems. *Canad. J. Fish Aquatic Sci.* 38: 571-590.
- JOHNSON, R. N. 1972. *Agression in Man and Animals*. Saunders, Philadelphia.
- JONES, D. 2008. Human behavior killer instincts. *Nature* 451: 512-515.
- JONES, P. D., PARKER, D. E., OSBORN, T. J., y BRIFFA, K. R. 1999. Global and hemispheric temperature anomalies – land and marine instrument records. En: Carbon dioxide information analysis center (ed.) *Trends: A compendium of data on global change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- JONES, R. A. 2003. Jung's view on myth and post/modern psychology. *Journal of Analytical Psychology* 48: 619-628.
- JØRGENSEN, P. M. 1993. *Pseudohepatica*, a remarkable new lichen genus from Venezuela. *The Bryologist* 96: 435-438.
- JØRGENSEN, P. M., JAMES, P. W. y PURVIS, C. E. 2008. Linnean lichen names and their typification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 115 (4): 261-405.
- JØRGENSEN, S. 1985. *Tree-Felling with original Neolithic Flint Axes in Draved Wood*. National Museum of Denmark, Copenhagen, p. 63.
- JØRGENSEN, S. E., SVIREZHEV, Y. M., 2004. Towards a thermodynamic theory for ecological systems. Oxford, United Kingdom: Elsevier. 366 p.
- JULIAN, D., CRAMPTON, W. G. R., WOHLGEMUTH, S. E. y ALBERT, J. S. 2003. Oxygen consumption in weakly electric neotropical fishes. *Oecologia* 137: 502-511.
- JUNG, C. G. 1983. *The Man and His Symbols*. J. G. Ferguson Publishing, Tonsa, San Sebastian, p. 320.
- 1984. *Arquetipos e inconsciente colectivo*. Ediciones Paidós Ibérica, Barcelona, p. 182.
- JUNIPER, B. E., ROBINS, R. J. y JOEL, D. M. 1989. *The Carnivorous Plants*, Academic Press, London, p. 334.
- JUNQUEIRA, P. C. y CASTILHO, L. 2002. The history of the Diego blood group. *Rev. Bras. Hematol. Hemoter.* 24(1): 15-23.
- KAISER, H. MARIA SIBYLLA MERIAN: *EINE BIOGRAPHIE*. ARTEMIS y WINKLER, DUSSELDORF.
- KAKU, M. 1998. *Visiones: Cómo la ciencia revolucionará la materia, la vida y la mente en el siglo XXI*. Editorial Debate, Madrid, p. 221.
- KANDEL, E. R., SCHWARTZ, J. H. y JESSELL, T. M. 2001. *Principios de Neurociencia* (4ed). McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid, p. 959.
- KANTVILAS, G. 2002. Studies on the lichen genus *Siphula* Fr. In: Llimona, X., Lumbsch, H. T. & Ott, S. (Eds.) *Progress and problems in lichenology at turn of the millennium. Bibliotheca Lichenologica* 82. J. Cramer, Berlin, pp. 37-53.
- KANTVILAS, G. y ELIX, J. 2002. The taxonomy, chemistry and morphology of some South American species of *Siphula*. *Herzogia* 15: 1-12.
- KAPPEN, L. 1974. Response to extreme environments. In Ahmadjian. V. y Hale, M. E. (ed.), *The lichens*: 311-380. Academic Press, New York, USA.
- KAPPEN, L. y VALLADARES, F. 2007. Opportunistic Growth and Desiccation Tolerance: The Ecological Success of Poikilohydrous Autotrophs. In Pugnaire, F. y Valladares, F. (ed.). *Functional Plant Ecology*: 7-65. Taylor y Francis, New York, USA.
- KASTBERGER, G. 1981a. Economy of sound production in piranhas (Serrasalminae, Characidae): I. Functional properties of sonic muscles. *Zool. Jb. Physiol.* 85, 113-125.

- 1981b. Economy of sound production in piranhas (Serrasalminae, Characidae): II. Functional properties of sound emitter. *Zool. Jb. Physiol.* 85, 393-411.
- KAŠTOVSKÝ, J., FUČÍKOVÁ, K. HAUER, T. y BOHUNICKÁ, M. 2011. Microvegetation on the top of Mt. Roraima, Venezuela. *Fottea* 11(1): 171-186.
- KAY, J. J., 2000. Ecosystems as self-organizing holarchic open systems: narratives and the second law of thermodynamics. In Jorgensen, S. E., Müller, F. (eds). *Handbook of ecosystem theories and management*. Boca Raton: CRC Press – Lewis Publishers, p. 135-160.
- KELLER, G. 2001. The end-cretaceous mass extinction in the marine realm: year 2000 assessment. *Planetary and Space Science* 49: 817-830.
- KELLOFF, C. L. 2003. The use of biodiversity data in developing Kaieteur National Park, Guyana for ecotourism and conservation. *Contributions to the Study of Biological Diversity* 1: 1-44. University of Guyana, Georgetown.
- KERSHAW, K. A. 1985. *Physiological Ecology of Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KEYNES, R. 1957. Electric organs. In M. Brown (ed.), *The Physiology of Fishes*, Vol. II: 323-343. Academic Press, New York, Inc.
- KINGSBURY, N. 2001. Impacts of Land Use and Cultural Change in a Fragile Environment: Indigenous Acculturation and Deforestation in Kavanayen, Gran Sabana, Venezuela. *Interciencia* 26 (8): 327-336.
- KIRSCH, S. 2006. *Reverse Anthropology: Indigenous analysis of social and environmental relations in New Guinea*. Stanford University Press, Stanford.
- KLEIBER, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-353.
- 1947. Body size and metabolism rate. *Physiological Reviews* 27: 511-541.
- 1961. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Wiley, New York.
- KLEIDON, A. 2002. Testing the Effect of Life on Earth's Functioning: How Gaian is the Earth System?. *Clim. Change* 52: 383-389.
- 2004. Beyond Gaia: Thermodynamics of life and earth system functioning. *Climatic Change* 66: 271-319.
- 2009. Nonequilibrium thermodynamics and maximum entropy production in the Earth system. *Naturwissenschaften* 96: 653-677.
- 2010. Life, hierarchy, and the thermodynamic machinery of planet Earth. *Physics of Life Reviews* 7: 424-460.
- KLEIDON, A., y LORENZ, R. D. (eds.) 2005. *Non-equilibrium thermodynamics and the production of entropy: life, Earth, and beyond*. Springer, Heidelberg.
- KLEIDON, A., FRAEDRICH, K., y HEIMANN, M. 2000. A Green Planet Versus a Desert World: Estimating the Maximum Effect of Vegetation on Land Surface Climate. *Clim. Change* 44: 471-493.
- KLEIN, M. J. 1967. Thermodynamics in Einstein's thought. *Science* 157: 509-516.
- KLEKOWSKI, E. J. y BAKER, H. G. 1966. Evolutionary significance of polyploidy in the pteridophyta. *Science* 153: 305-397.
- KLEKOWSKI, E. J. JR. 1970. The genetic of reproductive biology of ferns. In Dyer, A. F. (ed.), *The Experimental Biology of Ferns*: 133-169. Academic Press, New York.
- KLING, A., MOISSEL-EICHINGER, C., WANNER, G., ZWECK, J., HUBER, H., THOMM, M. y RACHEL, R. 2011. Analysis of the surface proteins of *Acidithiobacillus ferroxidans* strain SP5/1 and the new, pyrite-oxidizing *Acidithiobacillus* isolate HV2/2, and their possible involvement in pyrite oxidation. *Arch. Microbiol.*, 193(12): 867-882.
- KLUGE y BÜDEL, 2010. Inselbergs: vegetation, diversity and ecology. En: *Tropical Biology and Conservation Management* - Vol. IV: 1-39. Encyclopedia of Life Support Systems (UNESCO-EOLSS).
- KNOBLECH, I. 1976. Pteridophytes hybrids. *Biological Series* 5(4): 273-352.
- KNOLL, A. H. et al., 1984. Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants for use in dynamic vegetation models. *Paleobiology* 10: 34-47.
- KNOX, J. 2003. *Archetype, Attachment, Analysis. Jungian Psychology and the Emergent Mind*. Hove. Brunner. Routledge.
- KOCH-GRÜNBERG, T. 1917. *Vom Roraima zum Orinoco: Ergebnisse einer Reise in Nordbrasilien und Venezuela in den Jahren 1911-1913*, 1. Band: Schilderung der Reise. X + 406 pages. Berlin: Dietrich Reimer (Ernst Vohsen).
- KOCH-GRÜNBERG, T. 1924a. *Vom Roraima zum Orinoco: Ergebnisse einer Reise in Nordbrasilien und Venezuela in den Jahren 1911-1913*, 2. Band: Stuttgart Strecker.
- 1924b. *Vom Roraima zum Orinoco: Ergebnisse einer Reise in Nordbrasilien und Venezuela in den Jahren 1911-1913*, 3. Band: Stuttgart Strecker.
- KOCH-GRÜNBERG, T. 2010 [1907]. *Petróglifos Sul-Americanos*. Translated by J. B. Poça da Silva. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- KODADA, J. y JÄCH, M. A. 1999. Roraima carinata gen. et sp. nov. and Neblinagena doylei sp. nov., two Larainae from Mount Roraima, Venezuela (Coleoptera: Elmidae). *Entomological Problems* 30 (1): 13-29.
- KODADA, J., DERKA, T. y ČIAMPOR, F. JR. 2012. Description of Jolyelmis spangleri a new species from Churí-tepui (Chimantá Massif, Venezuela), with a description of the larva of J. spangleri and J. reitmaieri (Insecta: Coleoptera: Elmidae). *Zootaxa* 3223: 1-23.
- KOK, P. J. P., MACCULLOCH, R. D., MEANS, D. B. et al., 2012. Low genetic diversity in tepui summit vertebrates. *Curr. Biol.* 22: R589-R590.

- KOK, P. J. R., RUSSO, V. G., RATZ, S. *et al.*, (2016) Evolution in the South American 'Lost World': Insights from multilocus phylogeography of stefanias (Anura, Hemiphractidae, *Stefania*). *Journal of Biogeography* 44: 170-181.
- KOLBERT, E. 2014. *The Sixth Extinction: An Unnatural History*. Henry and Hold and Company Publishers, p. 319.
- KOMPOSCH, H. y HAFELLNER, J. 1999. List of lichenized fungi so far observed in the tropical lowland rain forest plot Surumoni (Venezuela, Estado Amazonas). *Fritschiana* 19: 1-10.
- 2000. Diversity and vertical distribution of lichens in a venezuelan tropical lowland rain forest. *Selbyana* 21: 11-24.
- 2002. Life form diversity of lichenized fungi in an Amazon lowland rainforests. *Bibliotheca Lichenologica* 82: 311-326.
- KOMPOSCH H., APTROOT A. y HAFELLNER J. 2002. New species of lichenized and non-lichenized ascomycetes from a rainforest canopy in southern Venezuela. *The Lichenologist* 34 (3): 223-235.
- KONHAUSER, K. O. y JONES, B. 2011. Microbial silicification – Bacteria (or passive). In Rechter, J. y Thiel, V. (eds.), *Encyclopedia of Geobiology. Encyclopedia of Earth Sciences Series*: 256-278. Springer, Dordrecht.
- KOOPMAN, K. F. 1981. The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 352-369.
- KÖRNER, C. 1998. A reassessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- KOVÁČ, L. 2019. Caves as oligotrophic ecosystems. En: *Cave Ecology*: 297-307, ECOLSTUD 235, Springer-Verlag, Stuttgart.
- KOWALEWSKI, M. y KIMSTIDT, J. D. 2003. Average lifetime and age spectra of detrital grains: Toward a unifying theory of sedimentary particles. *Journal of Geology* 111: 427-439.
- KRAMER, K. U. 1957. A revision of the genus *Lindsaea* in the New World. *Acta Bot. Neerl.* 6: 97-290.
- 1978. *The Pteridophytes of Suriname*. Uitgaven, Natuurwetenschappelijke Studiekering voor Suriname en de Nederlandse Antillen. Utrecht, No. 93, p. 198.
- KRAMER, K. U. y GREEN, P. S. 1990. *Pteridophytes and gymnosperms*. In Kubitzki, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*: 163-164. Springer-Verlag, Berlin.
- KRAMER, K. U. y D. B. LELLINGER. 1990. Hymenophyllopidaceae. In K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants. Vol. 1. Pteridophytes and gymnosperms* (Kramer, K. U. y Green, P. S. eds.): 163-164. Springer-Verlag, Berlin.
- KRICKEBERG, W. 1974. *Etnología de América*. Fondo de Cultura Económica, México, p. 498.
- KUHN, T. S. 1962. *La Estructura de las Revoluciones Científicas*. Fondo de Cultura Económica, México, p. 319.
- KÜHSEL, S., BRUCKNER A., SCHMELZLE S., HEETHOFF M. y BLUTHGEN N. 2016. Surface area-volume ratios in insects. *Insect Science* (2016) 00, 1-13, DOI 10.1111/1744-7917.12362
- KUMP, L. R., BRANTLEY, S. L. y ARTHURVEIZER, M. A. 2000. Chemical weathering, atmospheric CO₂, and climate. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 28: 611-667.
- KUNICKA-GOLDFINGER, W. 1982. Preliminary observations on the microbiology of karst caves of the Sarsiríname plateau in Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 19(10):133-136.
- KURY, L. 2001. *Histoire naturelle et voyages scientifiques: (1780-1830)*. L'Harmattan, París.
- LA MARCA, E. 1996. Ranas del género *Colostethus* (Amphibia: Anura, Dendrobatidae) de la Guayana Venezolana con la descripción de siete especies nuevas. *Publ. Asoc. Amigos de Doñana* 9: 1-64.
- 2003a. Anfibios. In Aguilera, M., A. Azócar y E. González J. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II: 582-595. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- 2003b. Reptiles. In Aguilera, M., A. Azócar y E. González J. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II: 596-608. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- LA MARCA E., AZEVEDO-RAMOS, C., SILVANO, D. y BARRIO-AMORÓS, C. 2004. *Ameerega trivittata*. In IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species, versión 2013.1.
- LA BARBERA, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97-117.
- LADICH, F. y BASS, A. H. 2005. Sonic motor pathways in piranhas with a reassessment of phylogenetic patterns of sonic mechanisms among teleosts. *Brain Behav. Evol.* 66: 167-176.
- LAFFER, L., 1973. La Cueva de Conejero. *El Guácharo* 16: 31-34.
- LAKEY, P. N. 2003. Acculturation: a review of the literature. *Intercultural Communication Studies* 12(2): 23-54.
- LALUNG, H. DE 1948. *Les Caraïbes*. París, p. 70.
- LANGE, O. 1980. Moisture content and CO₂ exchange of lichens I. Influence of temperature on moisture-dependent net photosynthesis and dark respiration in *Ramalina maciformis*. *Oecologia*, 45: 82-87.
- 2002. Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation I. Dependence of photosynthesis on water content, light, temperature, and CO₂ concentration from laboratory measurements. *Flora*, 197 233-249.
- LANGE, O. L., KILIAN, E. y ZIEGLER, H. 1986. Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance

- differences in species with green and blue green algae as phycobionts. *Oecologia* 71: 104–110.
- LANGE, O. L., BÜDEL, B., MEYER, A. y KILIAN, E. 1993a. Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *Lichenologist* 25: 175–189.
- LANGE, O. L., BÜDEL, B., HEBER, U., MEYER, A., ZELLNER, H. y GREEN, T. G. A. 1993b. Temperate rainforest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange. *Oecologia* 95: 303–313.
- LANGE, O. L., BÜDEL, B., ZELLNER, H., ZOTZ, G. y MEYER, A. 1994. Field measurements of water relations and CO₂ exchange of the tropical, cyanobacterial basidiolichen *Dictyonema glabratum* in a Panamanian rainforest. *Bot. Acta* 107: 279–290.
- LANGLEBERT, J. 1905. *Physique*. Librairie de la Vde de Ch. Bouret, Paris, p. 799.
- LARCHER, W. 1994. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- 2003. Gas exchange in plants. In Larcher, W. (ed.), *Physiological ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*: 91–139. 4th edn. Springer, Berlin.
- LARSON, B. M. H. 2018. Entropy and the conceit of biodiversity management. *Global Ecology and Biogeography* 27: 642–646.
- LASO, C., MESA, L., MOJICA, J., LASO-ALCALÁ, O., MARCANO, A., GIRALDO, A., PISAPIA, D., FARINA, O., MACHADO-ALLISON, A., PROVENZANO, F. y GONZÁLEZ-OROPEZA, K. 2009. Peces de los ríos Cuyuní y Uey, cuenca del Cuyuní, Estado Bolívar (Venezuela): inventario, distribución, conservación y algunos aspectos ecológicos. Capítulo 6. En: C. A. Lasso, C. A., J. C. Señaris, A. L. Flores y A. Rial (Ed.). *Evaluación Rápida de la Biodiversidad de los Ecosistemas Acuáticos del Alto Río Cuyuní, Estado Bolívar, Venezuela*. RAP Bulletin of the Biological Assessment. Conservation International, Arlington, USA.
- LASSO, C. A., USMA, J. S., TRUJILLO, F. y RIAL, A. (EDITORES) 2010. *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco: bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle e Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia). Bogotá, D. C., Colombia, p. 609.
- LATOUR, B. 1994. *Jamais fomos modernos*. Ed. 34, Rio de Janeiro.
- LAUGHLIN, S. B., DE RUYTER VAN STEVENINCK, R. R. y ANDERSON, J. C. 1998. The metabolic cost of neural information. *Nat. Neurosci.* 1: 36–41.
- LAWN, P. 2010. Facilitating the transition to a steady-state economy: some macroeconomic fundamentals. *Ecol. Econ.* 69: 931–936.
- LAWTON, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177–192.
- LAYRISSÉ, M. ARENDS, T. y WILBERT, J. 1958. Peculiar distribution of the Diego factor among the Warrau. *Nature* 181: 118–119.
- LEAKEY, R. y LEWIN, R. 1995. *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*. Phoenix Publishers, New York, p. 271.
- LEIGHTON, W. A. 1866. Lichenes Amazonici et Andini lecti a Domino Spruce. *Transactions of the Linnean Society of London* 25 (3): 433–460.
- LELLINGER, D. B. 1967. *Pterozonium* (Filicales: Polypodiaceae), *Mem. New York Bot. Gard.* 17(1): 1–23.
- 1984. Hymenophyllopsidaceae (Filicales). En: B. Maguire and collaborators (eds.), *The Botany of the Guayana Highland. Part XII. Memoirs of the New York Botanical Gardens*. 38: 2–9.
- 1991. Hymenophyllopsidaceae. En A. R. A. Görts-van Rijn, *Flora of the Guianas* (series B) 4: 82–86.
- 1995a. *Pterozonium*. In Berry, P. E., Holst, B. K. y Yatskievych, K. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana 2, Pteridophytes, Spermatophytes: Acanthaceae-Araceae*: 280–286. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- 1995b. Hymenophyllopsidaceae. In J. Steyermark, P. E. Berry, B. K. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*, Volume 2: 186–188. Missouri Botanical Gardens and Timber Press.
- LENNIE, P. 2003. The cost of cortical computation. *Curr. Biol.* 13: 493–497.
- LENTINO, M. 2003. Biodiversidad de las Aves en Venezuela. In Aguilera, M., A. Azócar y E. González J. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II: 610–648. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- LENTINO, M., SALCEDO, M. y MALAVÉ, V. 2018. Aves del Escudo Guayanés de Venezuela. In Lasso, C. A. y J. C. Señaris (eds.), Volumen VI: 283–343. *Fauna Silvestre del Escudo Guayanés (Colombia-Venezuela)*. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- LENTON, T., CROUCH, M., JOHNSON, M., PIRES, N., y DOLAN, L. 2012. First plants cooled the Ordovician, *Nature Geosci.* 86–89.
- LEON, V. 2015. ¿Fin del ciclo progresista? América Latina en Movimiento. Edición Digital, Agencia Latinoamericana de Información.
- LEÓN, Y., USSHER, M. S., ROJAS, C., y DELADO, J. F. 2015. Musgos de Venezuela: Una base de datos para conocer y conservar la diversidad. *Acta Botánica Venezuelica* 38: 169–179.
- LEROUGE, I. y VANDERLEYDEN, J. 2001. O-antigen structural variation: mechanisms and possible roles in animal/plant-microbe interactions. *FEMS Microbiology Reviews* 26: 17–47.

- LESINS, G. B. 1991. 'Radiative Entropy as a Measure of Complexity'. In Schneider, S. H., Boston, P. J. (eds.), *Scientists on Gaia*, MIT Press, Cambridge, MA, pp. 121-127.
- LEVAILLANT, F. 1801. *Histoire Naturelle de'une partie d'oiseaux nouveaux et rares d l'Amerique et des indes*, Chez J. E. Gabrieii Dufour, libraie rue de Tournon, Paris, p. 112, láminas 49.
- LÉVI-STRAUSS, C. 1972. *El Pensamiento Salvaje*. Fondo de Cultura Económica, México D. F., p. 413.
- 1984. *Antropología Estructural II*. Siglo Veintiuno Editores, México, p. 352.
- 1991. *Histoire de Lynx*. Paris: Plon.
- LEVY, M. y MILLER, S. L., 1998. The stability of the RNA bases: Implications for the origin of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 7933-7938.
- LEVY-BRUHL, L. 1972. *La Mentalité Primitive*. Librairie Félix Alcan, Paris, p. 395.
- 1974. *El Alma Primitiva*. Ediciones Península, Barcelona, España, p. 202.
- LEW, D. y LIM, B. K. 2019. Mammals. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 333-371. Elsevier Inc., Academic Press.
- LIDÉN, M., JONSSON C'ABRAJIC', A., OTTOSSON-LÖFVENIUS, M., PALMQVIST, K., y LUNDMARK, T. 2010. Species-specific activation time-lags can explain habitat restrictions in hydrophilic lichens. *Plant, Cell and Environment* 33: 851-862.
- LIM, B. K. 2008. Historical biogeography of New World emballonurid bats (tribe Diclidurini): taxón pulse diversification. *Journal of Biogeography* 35: 1385-1401.
- LINDEMAN, J. C. y MORI S. A. 1989. The Guianas. In D. G. Campbell y H. D. Hammond (eds.), *Floristic Inventory of Tropical Countries*: 375-391. New York Botanical Garden, New York.
- LINDORF, H. 2006. La expedición universitaria a la meseta Auyán-tepui, abril 1956. *Acta Botánica Venezuelica* 29 (1) ISSN 0084-5906.
- LIST, R. J. 1971. *Smithsonian Meteorological Tables*, 6 edition, Washington, DC, Smithsonian Institution Press.
- LIU, K. B. y COLINVAUX, P. A. 1985. Forest changes in the Amazon basin during the last glacial maximum. *Nature* 318: 556-557.
- LIU, S. y SMITH, S. D. 2021. Phylogeny and biogeography of South America marsh pitcher plant genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae) endemic to the Guiana Highlands. *Molecular and Phylogenetics and Evolution* 154: 106961.
- LIVINGSTONE, D. A. 1975. Late Quaternary climatic changes in Africa. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 249-280.
- LIZOT, J. 1975. *Diccionario Yanomami-Español*. UCV-FACES, División de Publicaciones, Caracas, p. 104.
- 1977. *Economie primitive et subsistance*. Tayari, Paris.
- 1981. *Circles of Fire: Deeds and Tales of the Yanomami Indians*. Edición original 1976, Collection Recherches Anthropologiques, Paris.
- 1983. *Organización Social y Economía*. Iglesia en Amazonas, No. 15, p. 15.
- 1985. *Tales of the Yanomami: Daily Life in the Venezuelan Forest*. Cambridge University Press and Maison des Sciences del'Homme, Paris.
- LLOYD, F. E. 1942. *Carnivorous Plants*. Waltham Mass. Chronica Botanica, London.
- LLOYD, R. M. y KLEKOWSKI, E. J. 1970. Spore germination and viability in pteridophyte: Evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica* 2(2): 429-437.
- LOCZY, L. DE 1970. Role of transcurring faulting in South America tectonic framework. *Amer. Assoc. Petr. Geol. Bull.* 54 (11): 2111-2119.
- LODDERS, K., 1998. A survey of shergottite, nakhlite and chassigny meteorites whole-rock compositions. *Meteoritics and Planetary Science* 33: A183-A190.
- LODISH, H. F. et al., 2000. *Molecular Cell Biology*. W. H. Freeman.
- LONGTON, R. E. 1979. Climatic adaptation of Bryophytes in relation to systematics. In Clarke, G. C. S. y Buckett, J. G. (eds.), *Bryophyte Systematics*: 511-531. Academic Press, London New York.
- LÓPEZ, J. y CARBALLEIRA, A. 1989. A comparative study of pigment contents and response to stress in five species of aquatic bryophytes. *Lindbergia* 15: 188-194.
- LORENZO, N., MANTUANO, D. G. y MANTOVANI, A. 2010. Comparative leaf ecophysiology and anatomy of seedlings, young and adult individuals of the epiphytic aroid *Anthurium scandens* (Aubl.) Engl. *Environ. Exp. Bot.* 68: 314-322.
- LORETO, C., ROSALES, W., BERMÚDEZ, J. y MORALES, E., 2003. Pigment and protein production of the cyanobacterium *Anabaena* PCC 7120 in relation to nitrogen concentration and irradiance. *Gayana Bot.* 60: 83-89.
- LOTKA, A. J. 1922a. Contribution to the Energetics of Evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.A.* 8: 147-151.
- 1922b. Natural Selection as a Physical Principle. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.A.* 8: 151-154.
- 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- LÖTTERS, S., VAN DER MEIJDEN, A., RÖDDER D. et al., (2010) Reinforcing and expanding the predictions of the disturbance vicariance hypothesis in Amazonian harlequin frogs: a molecular phylogenetic and climate envelope modelling approach. *Biodiversity Conservation* 19: 2125-2146.
- LOVELOCK, J. E. 1965. A Physical Basis for Life Detection Experiments. *Nature* 207: 568-570.
- 1972a. Gaia as Seen Through the Atmosphere. *Atmos. Environ.* 6: 579-580.
- 1972b. *Gaia: A New Look at Life on Earth*. Oxford University Press, Oxford.
- 1975. Thermodynamics and the recognition of alien biospheres. *Proc. R. Soc. Lond. B* 189:167-181.

- LOVELOCK, J. E. 2003. The living Earth. *Nature* 426:769–770.
- LOVELOCK, J. E. y MARGULIS, L. 1974., Atmospheric Homeostasis by and for the Biosphere: The Gaia Hypothesis. *Tellus* 26: 2–10.
- LOVEGROVE, B. G. 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. *J. Comp. Physiol. B* 173, 87–112.
- LOWENSTAM, H. y WEINER, S. 1989. *On Biomineralization*. Oxford University Press, p. 336.
- LOZADA-MENDIETA, N., J. OLIVER y P. RIRIS. 2016. Archaeology in the Atures Rapids of the Middle Orinoco, Venezuela. *Archaeology International* 19: 73–78.
- LÜCKING R., ARCHER A. W. y APTROOT A. 2009. A worldwide key to the genus *Graphis* (Ostropales: Graphidaceae). *The Lichenologist* 41(4): 363–452.
- LÜCKING R., HODKINSON B. P. y LEAVITT S. D. 2016a. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *The Bryologist* 119: 361–416.
- LÜCKING R., MANGOLD A. y LUMBSCH H. T. 2016b. A worldwide key to species of the genera *Myriotrema* and *Glaucotrema* (lichenized Ascomycota: Graphidaceae), with a nomenclatural checklist of species published in *Myriotrema*. *Herzogia* 29: 493–513.
- LÜTTGE, U. 2007. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Springer Verlag, Heidelberg Berlin.
- LUDLOW, C. J. y WOLF, F. T. 1975. Photosynthesis and respiration rates of ferns. *Amer. Fern Journ.* 60(2): 43–48.
- LUNDBERG J., BREWER-CARÍAS CH. y MCFARLANE D. A., 2010. Preliminary results from U–Th dating of glacial–interglacial deposition cycles in a silica speleothem from Venezuela. *Quaternary Research* 74: 113–120.
- LURIÉ, D. y WAGENSBERG, J. 1979a. Non-equilibrium thermodynamics and biological growth and development. *J. Theor. Biol.* 78: 241–250.
- 1979b. Entropy balance in biological development and heat dissipation in embryogenesis. *Journal of Non-Equilibrium Thermodynamics* 4: 120–132.
- LUZARDO, A. 1981. Ecocidio y etnocidio en la Amazonia. *Nueva Sociedad* 53: 51–64.
- LYNNE, B. Y. y CAMPBELL, K. A. 2004. Morphologic and mineralogic transitions from opal-A to opal-CT in low temperature siliceous sinter diagenesis, Taupo volcanic zone, New Zealand. *Journal of Sedimentary Research* 74: 561–579.
- LYRA-NEVES, R. M., SANTOS, E. M., MEDEIROS, P. M., ALVES, R. R. y ALBUQUERQUE, U. P. 2015. Ethnozoology in Brazil: analysis of the methodological risks in published studies. *Braz. J. Biol.* 75: S184–S191.
- MACCULLOCH, R. D., LATHROP A., REYNOLDS R. P., SEÑARIS, C. y SCHNEIDER, G. E. 2007. Herpetofauna of Mount Roraima, Guiana Shield Region, Northeastern South America. *Herpetological Review* 38(1): 24–30.
- MACKINTOSH, M. E. 1978. Nitrogen fixation by *Thiobacillus ferrooxidans*. *J. Gen. Microbiol.* 105: 215–218.
- MACHADO-ALLISON, A. 2003. Peces de agua dulce. In Aguilera, M., A. Azócar y E. González J. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II: 562–581. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- 2005. Factores que afectan la ictiofauna continental venezolana. Las sabanas inundables del Río Orinoco como ejemplo. In *Los Peces del Llano de Venezuela: un ensayo sobre su Historia Natural*: 113–148. CD-CHT, UCV, Editorial Torino, Caracas.
- MACHADO-ALLISON, A. y FINK, W. L. 1991. Notas sobre la sistemática del género *Serrasalmus* y géneros relacionados. Parte II: El género *Pygocentrus* en Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 13: 109–135.
- 1996. Los Peces Caribes de Venezuela. Diagnosis, Claves, Aspectos Ecológicos y Evolutivos, pp. 38–42.
- MADI, I. 1998. *Conspiración al Sur del Orinoco*, Caracas. p. 153.
- MÄGDEFRAU, K. 1956. *Paläobiologie der pflanzen*. Mit 367 abbildungen im text. Ver Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 443.
- 1958. Kurzer Bericht Über die “Humboldt-Gedächtnis-Expedition.” *Naturwissenschaftliche Rundschau* 11: 376–377.
- MAGUIRE, B. 1955. Cerro de la Neblina, Amazonas, Venezuela: A Newly Discovered Sandstone Mountain. *The Geographical Review* 45(1):27–51.
- 1957. Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 1. Una nueva especie de la familia Cyperaceae. *Acta Biol. Venez.* 2 (6): 43–45.
- 1964. Two decades of exploration in the American Tropics. *The Garden Journal* 14 (4): 124–134.
- 1967. The Botany of the Guayana Highland-Part VII. *Pterozonium* (Filicales, Polypodiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 17(1):17–23.
- 1970. On the flora of the Guayana Highland. *Biotropica* 2: 85–100.
- 1971. Phytothelmata biota and community structure determination in plant-held waters. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 439–464.
- 1972a. Guayana As a Floristic Province: Its Relationship within the Neotropics and to the Paleotropics. In *I Congreso Latinoamericano V Mexicano de Botánica*, Resúmenes: 55–56. Sociedad Botánica de México, México.
- 1972b. Bonnetiaceae. In *The Botany of the Guayana Highland* 9. *Mem. N. Y. Bot. Gard* 23: 131–165.
- 1978. Sarraceniaceae (*Heliamphora*). The Botany of the Guyana Highland Part–X. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 29: 36–61.
- 1979. Guayana, Region of the Roraima Sandstone Formation. In K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen, (eds.),

- Tropical Botany*: 223-238. London, New York, Toronto, Sydney, and San Francisco: Academic Press.
- MAGUIRE, B. y J. J. WURDACK. 1957. Droseraceae. In B. Maguire, J. J. Wurdack, y collaborators (eds.), *Botany of the Guayana Highland* part 2. *Mem. New York Bot. Gard.* 9(3): 331-336.
- MAGUIRE, y WURDACK, 1959. The Position of Cerro de la Neblina, Venezuela. *The Geographical Review*, 49(4):566-569.
- MAGUIRE y WURDACK, 1960. La posición del Cerro de la Neblina, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 2 1(96):234-239.
- MALINOWSKI, B. 1982. *Estudios de Psicología Primitiva*. Ediciones Paidós, Barcelona, p. 218.
- MALLERY, G. 1860. On the Pictographs or the Northern American Indians. *Fourth Annual Report of the Bureau of Ethnology to the Secretary Smithsonian Institution*, 1882- 1883. Washington, 1886.
- MALUENGA, M. 2017. *Comparación desde el punto de vista antropométrico de cuatro pueblos indígenas del territorio venezolano aplicando metodologías del análisis multivariante*. Tesis Universidad Central de Venezuela Facultad de Agronomía, Comisión de Estudios de Postgrado, p. 201
- MANCINELLI, R. L., 2000. Accessing the Martian deep subsurface to search for life. *Planetary and Space Science* 48: 1035-1042.
- MANCINELLI, R. L. y KLOVSTAD, M., 2000. Martian soil and UV radiation: Microbial viability assessment on spacecraft surfaces. *Planetary and Space Science* 48: 1093-1097.
- MANRIQUE, E. F., REDONDO, L. E. y SERIÑA IZCO J. 1989. Estimation of chlorophyll degradation into phaeophytin in *Anaptychia ciliaris* as a method to detect air pollution. *Lazaroa* 11: 141-148.
- MAPPES, J., MARPLES, N. y ENDLER, J. A. 2005. The complex business of survival by aposematism. *Trends Ecol. Evol.* 20: 598-603.
- MALYSHEV, L. 1993. Levels of the upper forest boundary in northern Asia. *Vegetatio* 109: 175-186.
- MARCANO, D. y HASEGAWA, M. 2002. *Fitoquímica Orgánica*. CCDCH, Universidad Central de Venezuela, Caracas, p. 588.
- MARCANO-ECHENIQUE, G., 1889a. *Etnographie precolombienne du Venezuela: valles d' Aragua et de Caracas*, Mémoires D' Anthropologie, Typ. A. Hennuyer, Paris.
- MARCANO-ECHENIQUE, G., 1889b. *Etnographie précolombienne du Venezuela (région des Raudals de l'Orénoque)*. *Bulletins de la Société d'anthropologie de Paris*, III^e Série. Tome 12. pp. 391-402.
- MARCANO-ECHENIQUE G., 1890 *Etnographie precolombienne du Venezuela: Region des Raudals de l' Orenoque*, Mémoires D' Anthropologie, T. IV, 2e Série, LILBRAIRIE CH. CHADENAT, Paris, pp. 1-123.
- MARCANO-ECHENIQUE G., 1891. *Etnographie precolombienne du Venezuela: Indiens Piaroas, Guahibos, Guahibos, Cuicas et Timotes*, Mémoires D' Anthropologie, Typ. A. Hennuyer, París.
- 1893. *Biografía de Vicente Marcano*. Imprenta de J. Montorier, París.
- MARCANO-ECHENIQUE, V. 1881. *Elementos de Filosofía Química Según la Teoría Atómica*, Publicaciones de la Unión Médica, Caracas.
- 1883. Observations et experiences sur la circulation de la seve des vegetaux sous le tropiques. *Comptes Rendus* 97 (5): 340-242.
- 1884. Recherches sur la transpiration des vegetaux sous les tropique. *Comptes Rendus* 99 (1): 53-55.
- 1888. Sur le Yaraque boisson fermentee des tribus sauvages de haut Orinoco. *Comptes Rendus* 107 (19): 743-745.
- 1889. Sur le fermentation alcoolique du vesou de la canne de sucre. *Comptes Rendus*, 7 may, 108 (18): 955-957.
- 1890. Sur la métallurgie précolombienne au Venezuela, *Bulletin de l'Académie des Sciencies de Paris*, TI.
- 1891. Precolombian metallurgy in Venezuela, *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 20: 220-221.
- MARCANO, V. 1989a. Novedades pteridofíticas Neotropicales, Parte I. *Acta Botánica Venezuelica* 15: 119-130.
- 1989b. Novedades pteridofíticas Neotropicales, Parte II. Lindsaeaceae de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 146: 241-270.
- 1990. Un nuevo registro infraespecífico en la categoría *Lindsaea lancea* Bedd. para Venezuela. *Biollania* 7: 9-13.
- 1994a. Estudios Pteridofíticos, Parte I: Nueva técnica para calcular el número total de estomas en pteridofitos con comentarios sobre el significado ecofisiológico y genético de la frecuencia estomática. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 148: 387-452.
- 1994b. Clasificación de los microhábitats pteridofíticos en Venezuela, principalmente en base a condiciones de luz y humedad. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 148: 453-456.
- MARCANO V. 1994c. *Introduction to the study of the lichens from the venezuelan Andes*. Koeltz Scientific Books, Stuttgart, Germany, p. 338.
- 1998a. Caracterización de los microrefugios de la Gran Sabana, Estado Bolívar, a partir del estudio ecofísico de sus comunidades de plantas inferiores y hongos. *Rev. Latinoam. Ecol.* 5: 1-29.
- 1998b. Biomedical applications of lichen substances from Neotropical lichens. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 68: 251-274.
- 2003. Líquenes. In Aguilera M., A. Azócar y E. G. Jimenez (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*: 104-

120. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas, Tomo I.
- 2005. Barreras socioculturales en el tercer mundo para el desarrollo de las nuevas ciencias emergentes. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela* 64 (3-4): 53-62.
- 2019. El Escudo de Guayana: Alimento para hoy, hambre para mañana. Consecuencias del Industrialismo Extractivista y el Cambio Climático. *III Congreso Interdisciplinario Comunicación y Acción Frente al Cambio Climático*, 2 al 15 de diciembre, Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 1-12.
- 2021a. The genus *Siphula* Fr. (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi) in Venezuela. *Phytotaxa* 439(1): 10-26.
- 2021b. Seven new species of lichenized Basidiomycota in the genera *Acantholichen* P. M. Jørg., *Cyphelostereum* D. A. Reid and *Dictyonema* C. Agardh ex Kunth (Agaricales: Hygrophoraceae) from Northern South America. *Phytotaxa* (in press).
- 2021c. *Siphula paramensis* V. Marcano & L. Castillo (Icmadophilaceae, Lichenized Fungi), a new species from the high paramo in Venezuela. *Phytotaxa* 512(13): 169-178.
- MARCANO, V. y CASTILLO, L. 2020. Diversidad de líquenes de los páramos Batallón y La Negra, Parque Nacional General Juan Pablo Peñaloza, Andes venezolanos. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 77(1): e096 <https://doi.org/10.3989/ajbm.2549>
- MARCANO, V. y MORALES, A. 1994a. El género *Alectoria* Ach. (Ascomycetes liquenizados) en los Andes venezolanos. *Ernstia* 4: 89-100.
- 1994b. Revisión del género *Umbilicaria* (Ascomycetes Liquenizados) en Venezuela. *Ernstia* 4: 21-35.
- 1994c. New species of *Ramalina* from Venezuela. *The Bryologist* 97: 26-33.
- 1994d. *Ramalina africana* (B. Stein) Dodge in Venezuela. *The Bryologist* 97: 190-192.
- 1994e. El grupo de *Ramalina cochlearis* Zahlbr. en el Trópico Americano. *Tropical Bryology* 9: 187-199.
- MARCANO V. y PALACIOS E. 2003. Respuestas adaptativas de eucariotas inferiores a condiciones extremas y sus implicaciones astrobiológicas. In Palacios, E. y Marcano, V. (eds.), *Astrobiología: Desde las primeras moléculas hasta la aparición de la sinapsis*: 93-116. Consejo de Publicaciones de la Universidad de Los Andes, Talleres Gráficos Universitarios, Mérida, Venezuela.
- MARCANO, V. y SIPMAN H. J. M. 2021. Diversidad y distribución de líquenes del Cerro Duida y sus áreas adyacentes, Alto Orinoco, Amazonas venezolano. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 78(2): e114. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2566>.
- MARCANO, V. y TROCONIS, A. R. 2001. Evaluación del contenido de mercurio en el pescado expendido en la ciudad de Mérida, Venezuela. *Rev. Latinoam. Ecol.* 8(2): 15-24.
- MARCANO, V., MORALES, A. y PALACIOS-PRÜ, E. 2021. The genus *Ramalina* Ach. (Ascomycota, Lecanoromycetes, Ramalinaceae) in northern South America. *Phytotaxa* 504(1): 1-77.
- MARCANO, V., NAVARRO-GONZALES, R. y MCKAY, C. 2022. *Altitudinal tree limits in the Sierra Nevada de Merida from the Venezuelan Andes*. Special Publications NASA Ames Research Center, Moffett Field, CA, pp. 1-51.
- MARCANO, V., MORALES, A., MOHALI, S., GALIZ, L., y PALACIOS-PRÜ, E. 1995a. El género *Coccocarpia* (Ascomycetes liquenizados) en Venezuela. *Tropical Bryology* 10: 215-227.
- MARCANO, V., GALIZ, L., PALACIOS-PRÜ, E., MOHALI, S. y MORALES, A. 1995b. *Stereocaulon follmannii* Marcano, Morales et Galiz (Stereocaulaceae, Lecanorales), a new species from the Venezuelan Amazonas. In Daniels, F. J. A. Schulz, M. y Peine, J. (eds.), *Flechten Follmann. Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann*: 273-280. Cologne: Published by the Geobotanical and Phytotaxonomical study group, Botanical Institute, University of Cologne.
- MARCANO, V., MORALES, A., SIPMAN, H. y CALDERÓN, L. 1996a. A first checklist of the lichen forming fungi of the Venezuelan Andes. *Tropical Bryology* 12: 193-235.
- MARCANO, V., MOHALI, S., PALACIOS-PRÜ, E. y MORALES, A. 1996b. The lichen genus *Bulbothricella*, a new segregate in the Parmeliaceae from the Venezuelan Amazonas. *Lichenologist* 25: 421-430.
- MARCANO, V., RODRÍGUEZ-ALCOCER, V. y MORALES, A. 1996c. Utilización de líquenes para la medición de la contaminación del aire por metales pesados en sectores urbanos de América Latina y su relación con la salud pública. *Ernstia* 6: 3-40.
- MARCANO, V., GALIZ, L., MOHALI, S., MORALES, A. y PALACIOS-PRÜ, E. 1997. Revisión del género *Leprocaulon* Nyl. ex Lamy (Lichenes Imperfecti) en Venezuela. *Tropical Bryology* 13: 47-56.
- MARCANO V., MORALES, A. y RODRÍGUEZ, V. 1999. Occurrence of usnic acid in *Usnea laevis* Nylander (Lichenized Ascomycetes) from the Venezuelan Andes. *Journal of Ethnopharmacology* 66: 343-346.
- MARCANO, V., PALACIOS-PRÜ, E. y MORALES A. 2000. *Pseudohepatica duidensis*, a new lichen from the Venezuelan Amazonas. *Tropical Bryology* 18: 203-212.
- MARCANO, V., BENÍTEZ P. y PALACIOS, E. 2001a. Stability of ribonucleic acid in protective environments of alkanes $\geq n-C_{18}$ - Results from experiments in laboratory. In Chela-Flores, J. Owen, T. Raulin, F. (eds.), *First Steps in the Origin of Life in the Universe*: 99-102, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- 2001b. An experimental approach to production of peptide-like compounds in the early terrestrial planets. *Planetary and Space Science* 49: 617-632.

- 2002. Growth of a lower eukaryote in non-aromatic hydrocarbon media > C₁₂ and its exobiological significance. *Planetary and Space Science* 50: 693-709.
- 2003. Acyclic hydrocarbon environments > n-C₁₈ on the early terrestrial planets. *Planetary and Space Science* 51: 159-166.
- 2006. UV-Resistance of a lower eukaryote grown in hydrocarbon media to ultraviolet radiation. *Origins of Life and Evolution of the Biospheres* 36: 65-84.
- MARCANO, V., BENÍTEZ, P., CAMPINS, MATHEUS, J. P., CEDEÑO, C., FALCÓN N. y PALACIOS, E. 2004. Pyrolysis of phosphorylated molecules and survivability limits during the atmospheric passage in Earth-like planets. *Planetary and Space Science* 52: 613-621.
- MARCANO, V., BALZA, A., GARCÍA, N., NAVARRO-GONZÁLEZ, R., MCKAY, C., DAVIS, W., MENDOZA, R. y PALACIOS, E. 2009a. Tropical andean ecosystems as models for understanding of complex photoautotrophic life in Earth-like planetary hábitats. *Rev. Ecol. Lat.* 14 (1-2): 1-13.
- 2009b. Elevation effects on the nitrate and ammonium availability in the Sierra Nevada de Mérida, Venezuelan Andes. *Rev. Ecol. Lat.* 14 (3): 1-15.
- MARCANO, V., ROJAS, A., BALZA, A., DÍAZ, R. y PÉREZ, R. 2010a. Pigmentation as an UV-screening strategy of lichenized fungi from the tropical Andes and its possible role on planetary surfaces. In Columbus, F. (ed.), *Photobiology: Principles, Effects and Applications*: 159-178. Nova Science Publishers, New York.
- 2010b. Pigmentation as an UV-screening strategy of lichenized fungi from the tropical Andes and its possible role on the early Earth. *Ernstia* 20(1): 21-46.
- MARCANO, V., DÍAZ, E., GONZALES-TORIL, E., AMILS, R., CEDEÑO, C. y BREWER-CARIAS, C. 2019. Bioestructuras estromatolíticas de ópalo en cuevas de cuarcita de la Guayana venezolana. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* (en prensa).
- MARCANO, V., DÍAZ, E., GONZALES-TORIL, E., CEDEÑO, C., AMILS, R. y BREWER-CARIAS, C. 2020. Microbiology of opal formations in quartzite caves from the Venezuelan Guayana. *Revista de la Sociedad Española de Espeleología y Ciencias del Karst* 15: 89-110.
- MARCHANT, R. y HOOGHMESTRA, H. 2004. Rapid environmental change in African and South American tropics around 4000 years before present: a review. *Earth-Sci. Rev.* 66: 217-260.
- MARENGO, J. A., LIEBMANN, B. y GRIMM, A. M. 2012. Review-Recent developments on the South American monsoon system. *Int. J. Climatol.* 21: 1-21.
- MARENGO, J. A., SOARES, W. R., SAULO, C. y NICOLINI, M. 2004. Climatology of the low-level jet east of the Andes as derived from the NCEP-NCAR reanalysis-characteristics and temporal variability. *J. Clim.* 17: 2261-80.
- MARENGO, J. A., JONES, R. G., ALVES, L. M. y VALVERDE, M. C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *Int. J. Climatol.* 29: 1-29.
- MARGULIS, L. y SAGAN, D. 1995. *¿Qué es es la Vida?*. Metatemas 45, Museu de la Ciència de la Fundació "La Caixa", Tusquets Editores, Barcelona, p. 207.
- MARKHAM, M. R., KACZMAREK, L. K. y ZAKON, H. H. 2013. A sodium-activated potassium channel supports high-frequency firing and reduces energetic costs during rapid modulations of action potential amplitude. *J. Neurophysiol.* 109: 1713-1723.
- MARKL, H. 1971. Sound production in Piranhas (Serrasalminae, Characidae). *Z. Vgl. Physiol.* 74: 39-56.
- MARROIG, G. y CERQUEIRA, R. 1997. Pliopleistocene South America history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *Journal of Comparative Biology* 2: 103-119.
- MARTIN, E. G. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. *Bot. Rev.* 60: 1-82.
- MARTIN, H. 1968. A critical review of the evidence for a former direct connection of South America with Africa. In Fittkau E. J., Illies J., Klings H., Sschwabe G. H. y Sioli H. (eds.), *Biogeography and Ecology in South America*, Vol. I: 25-53. Monographie Biologicae, Vol. 18, Dr. W. Junk, N. V. Publishers, The Hague.
- MARTIN, L., BERTAUX, J., CORREGE, T., LEDRU, M.-P., MOURGUIART, P., SIFEDDINE, A., SOUBIES, F., WIRMAN, D., SUGUIO, K. y TURCQ, B. 1997. Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in tropical South America between 12,400 and 8800 cal yr BP. *Quaternary Research* 47: 117-122.
- MARTINIÈRE, G. y LALANDE, T. 2010. Aime Bonpland, naturaliste rochelais aux Amériques (1773-1858): De l'orchidée à la yerba mate. Editorial: Les Indes savantes, Paris.
- MATHEWS, J. S. A. 2019. Climate Change and Stomatal Physiology. *Annual Plant Reviews Online*, Issue 3, doi.org/10.1002/9781119312994.apr0667.
- MAYLE, F. E.; BURBRIDGE, R. y KILLEEN, T. J. 2000. Millennial-scale dynamics of southern amazonian rain forest. *Science*, 290: 2291-2294.
- MAYR, E. y PHELPS JR., W. H. 1955. Origin of the bird fauna of Pantepui. In A. Portman y E. Sutter (eds.), *Acta XI Congressus Internationalis Ornithologici*: 399-400, Basel.
- MAYR, E. y PHELPS, W. H. 1967. The origin of the bird fauna of the southern Venezuelan highlands. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 136: 269-328.
- McAFEE, K. 1999. Selling Nature to Save It? Biodiversity and the Rise of Green Developmentalism. *Environment and Planning D: Society and Space* 17: 133-154.
- MCDIARMID, R. W., y M. A. DONNELLY. 2005. The herpetofauna of the Guayana Highlands: amphibians and reptiles of the Lost World. In M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake, y M. E. White (eds.),

- Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective*: 461-560. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- MACARTHUR, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 19-30.
- MACARTHUR, R. H. y WILSON, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MARENGO, J. A., JONES, R. G., ALVES, L. M. y VALVERDE, M. C. 2009. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. *Int. J. Climatol.* 29: 1-29.
- MARGUET, E. y FORTERRE, P. 1998. Protection of DNA by salts against thermodegradation at temperatures typical for hyperthermophiles. *Extremophiles* 2: 115-122.
- MARTINEZ-ALIER, J., PASCUAL, U., VIVIEN, F.-D. y ZACCAI, E. 2010. Sustainable de-growth: mapping the context, criticisms and future prospects of an emergent paradigm. *Ecol. Econ.* 69: 1741-1747.
- MAYLE, F. E., BURBRIDGE, R. y KILLEN, T. J. 2000. Millennial scale-dynamics of southern Amazonia rain forests. *Science* 290: 2291-2294.
- MCLEWAIN, J. C. y CHALONER, W. G. 1995. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. *Ann. Bot.* 76: 389-395.
- MCKECHNIE, A. E. y SWANSON, D. L. 2010. Sources and significance of variation in basal, summit and maximal metabolic rates in birds. *Current Zool.*, 56: 741-758.
- MCKINNEY, G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *Journal of Biological Chemistry* 140: 315-322.
- MEADOWS, M. E. 1988. Late Quaternary peat accumulation in southern Africa. *Catena* 15: 459-472.
- MECCHIA M. y PICCINI L., 1999. Hydrogeology and SiO₂ Geochemistry of the Aonda Cave System (Auyán-Tepui, Bolívar, Venezuela). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 33: 1-18.
- MECCHIA, M., SAURO, F., CORONGIU, C. y CROBU, V., 2009. Speleological explorations in the Chimanta massif quartzites (Gran Sabana, Venezuela). *Supplement to Kur Magazine* 12: 1-16.
- MEDINA, E. 1969. Expedición AsoVAC al Alto Orinoco. *Acta Científica Venezolana* 20(1/2): 9-13.
- 1977. *Introducción a la Ecofisiología Vegetal*. Organización de Estados Americanos, Washington, D. C., p. 102.
- MEDINA, E., GARCIA, V. y CUEVAS, E. 1990. Sclerophylly and oligotrophic environments: relationships between leaf structure, mineral nutrient content, and drought resistance in tropical rain forests of the upper Rio Negro region. *Biotropica* 22: 51-64.
- MEEH, K. 1879. Oberflächenmessungen des menschlichen Körpers. *Zeitschrift für Biologie* 15: 425-458.
- MEGGERS, B. 1981. *Amazonia, un paraíso ilusorio*. Siglo XXI, México, p. 223.
- MEGGERS, B. J. 1994. Archaeological evidence for the impact of mega-Nino events on Amazonia during the past two millennia. *Climatic Change* 28: 321-338.
- MEGGERS, B. J. y EVANS, C. 1973. A reconstrução da pré-história amazônica. Algumas considerações teóricas. En: *O Museu Goeldi no Ano o Sesquicentário*. Publ. Av. Mus. Pa. Emilio Goeldi, Belém, 20: 51-69.
- MEINZER, F. C., GOLDSTEIN, G. y RUNDEL, P. W. 1994. Comparative water relations of tropical alpine plants. En: *Tropical alpine environments* (Eds.) Rundel P. W., Smith A. P. y Meinzer F. C., 61-76. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MENDOZA, V. 1977. Evolución tectónica del escudo de Guayana. *Boletín de Geología* (Publicación Especial) 7: 2237-2270.
- 1980. Petrotectonic provinces of the Amazonas territory, Guiana Shield, Venezuela. En: *26th International Geological Congress*. IGC, París, p. 99.
- MENDOZA, V., BENAÏM, N. y SOSA, C. 1974. Grupo Roraima: Una revisión. In *Símpoio sobre la Geología del Escudo de Guayana*, Direcc. Geología, Min. Energía y Minas, Upata, p. 9.
- MERCER, E. H. 1981. *The Foundations of Biological Theory*. John Wiley y Sons, New York.
- MERIAN, M. S. 1705. *Metamorphosis Insectorum Surinamensium of the Verandering der Surinaamsche*. Amsterdam. Uitgeverij Lannoo nv, Tiel, België & Koninklijke Bibliotheek, Nationale bibliotheek van Nederland, 2016.
- MESCHKAT, A. 1957. Von den stimmen der fische im Amazonas. *Fischwirt* 7: 67-68.
- MICHALSKI, J. R., KRAFT, M. D., DIEDRICH, T., SHARP, T. G. y CHRISTENSEN, P. R., 2003. Thermal Emission Spectroscopy of the silica polymorphs and considerations for remote sensing of Mars. *Geophysical Research Letters* 30: 19-PLA 2-1-4.
- MICKEL, J. T. 1985a. *Elaphoglossum*. In Smith, A. R. (ed.), *Pteridophytes of Venezuela, an annotated list*: 78-107. University of Berkeley, CA.
- 1985b. The proliferous species of *Elaphoglossum* (Elaphoglossaceae) and their relatives. *Brittonia* 37: 261-278.
- 1987. New species of *Elaphoglossum* (Elaphoglossaceae) from Northern South America. *Brittonia* 39: 313-339.
- MILLER, G. A. 1994. Functional significance of inflorescence pubescence in tropical alpine species of *Puya*. In Rundel, P. W., Smith, A. P. y Meinzer, F. C. (eds.), *Tropical alpine environments*: 195-214. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MILLER, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical realm. In Schmithiisen, J. (ed.), *Biogeographica* 2: vi + 244 p. W. Junk B. V. The Hague.

- MILLER, L. E. 1919. *In the wilds of South America*. New York, p. 219.
- MILLOT, S., VANDEWALLE, P. y PARMENTIER, E. 2011. Sound production in red-bellied piranhas (*Pygocentrus nattereri*, Kner): an acoustical, behavioural and morphofunctional study. *The Journal of Experimental Biology* 214:3613-3618.
- MINGUET, C. 1969. *Alexandre de Humboldt. Historien et géographie de l'Amérique espagnole (1799-1804)*. París: Maspero.
- MINK, J. W., BLUMENSCHINE, R. J. y ADAMS, D. B. 1981. Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: its constancy and functional basis. *Am. J. Physiol.* 241: R203-R212.
- MITTEN, W. 1869. Musci Austro-Americani, sive enumeratio muscorum ómnium Austro-Americanorum mihi hucusque cognitorum, eorum praecipue in terris Amazonicis Andinisque a Ricardo Spruceo lectorum. *The Journal of the Linnean Society* 12: I-XII, 1-632.
- 1887. Musci of Roraima Expedition of 184. *Trans. Linn. Soc. ser. 2, Bot. II*: 296-297.
- MITTERMEIER, R. A.; MYERS, N.; THOMSEN, J. B.; FONSECA, G. A. B. y OLIVIERI, S. 1998. Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conserv. Biol.* 12: 516-520.
- MOJICA, J. y VILLARROEL, C. 1984. Contribución al conocimiento de las unidades Paleozóicas del área de Floresta (Cordillera Oriental Colombiana; Departamento de Boyacá) y en especial al de la Formación Cuiche. *Geología Colombiana* 13: 55-80.
- 1990. Sobre la distribución y facies del Paleozoico Inferior sedimentario en el extremo NW de Suramérica. *Geología Colombiana* 17: 219-226.
- MOLDENKE, H. N. 1957. Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 2. Three new species of the family Eriocaulaceae. *Acta Biol. Venez.* 2 (7): 47-50.
- MOLLER, P. 1995. *Electric fishes history and behavior*. Fish and Fisheries Series 17. Chapman y Hall, London.
- MONASTERIO, M. 1970. Ecología de las sabanas de América Tropical II. Caracterización ecológica del clima en los Llanos de Calabozo, Venezuela. *Rev. Geog.* 9: 5-38.
- MONGOE, C. y LEÓN-VELARDE, F. 1981. Physiological adaptation to high altitude: oxygen transport in mammals and birds. *Physiological Reviews* 71: 1125-1172.
- MONIER-WILLIAMS, M. 1979. *A Sanskrit-English Dictionary with special reference to cognate Indoeuropean languages*, Oxford University Press, Oxford, p. 1333.
- MONTOYA, E., RULL, V., NOGUÉ, S. y DÍAZ, W. A. 2009. Paleoeología del Holoceno en la Gran Sabana, SE Venezuela: Análisis preliminar de polen y microcarbones en la Laguna Encantada. *Collectanea Botanica* 28: 65-79.
- MORA, C. I., DRIESE, S. G. y COLARUSSO, L. A. 1996. Middle to late Paleozoic atmospheric CO₂ levels from soil carbonate and organic matter. *Science* 271: 1105-1107.
- MORALES, A. y MARCANO, V. 1992. Chemical compounds of *Ramalina* from Western Venezuela. *Second International Lichenological Symposium IAL 2*: 61-62, Båstad, Sweden.
- MORALES, A., MARCANO, V., GALIZ, L., MOHALI, S., y PALACIOS-PRÜ, E. 1995. *Bulbothrix amazonensis* sp. nov., a new species of Parmeliaceae (Lecanorales) from the Venezuelan Amazonia. In Daniels, F. J. A. Schulz, M. y Peine, J. (eds.), *Flechten Follmann. Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann*: 282-286. Geobotanical and Phytotaxonomical study group, Botanical Institute, University of Cologne, Cologne.
- MOREL, E., CINGOLANI, C., VARELA, R. y ZUNIGA, A. 1993. Devonian and Lower Carboniferous plant remains from the northern Precordillera, La Rioja Province, Argentina. *XII Congrès International de la Stratigraphie et Géologie du Carbonifère et Permien*, Buenos Aires, 1991. *Comptes Rendus* 2: 127-140.
- MORENO, A. G. y PAOLETTI, M. G. 2004. *Andiorrhinus* (*Andiorrhinus*) *kuru* sp. nov. (Oligochaeta: Glossoscolecidae), a giant earthworm as food resource for Makiritare Indians of the Alto Rio Padamo, Amazonas, Venezuela. *Can. J. Zool.* 82: 1000-1004.
- MORENO-GARCÍA, H. 2020. La emisión de gases de efecto invernadero en tiempos de COVID-19. *Universitarios Potosinos* 251:16-21.
- MORILLO, G., BRICEÑO, B. y OLIVA ESTEVA, F. 2009. Bromeliaceae de los páramos y subpáramos andinos venezolanos. *Acta Bot. Venez.* 32 (1): 179-224. 2009
- MORIN, E. 1999. *Los Siete Saberes Necesarios para la Educación del Futuro*. UNESCO, Ediciones Nueva Visión, Buenos Aires.
- MORLEY, T. 1975. The South American distribution of the *Memecylaea* (Melastomataceae) in relation to the Guiana area and to the question of forest refuges in Amazonia. *Phytologia* 31: 270-296.
- MORTON, C. V. 1932. Goebel's Roraima ferns. *American Fern Journal* 22: 19-23.
- MOUNT, L. E. 1979. *Adaptation to thermal environment*. Edward Arnold Publishers, London, p. 333.
- MOURANT, A. E., KOPEC, A. C. y DOMANIEWSKA-SOBCZAK, K. 1958. *The ABO blood groups: Comprehensive tables and maps of world distribution*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 276.
- MPPRE, 2021. *Comunicado del Ministerio del Poder Popular de la República Bolivariana de Venezuela sobre la reclamación de la Guayana Esequiba*. <http://www.mppre.gob.ve/comunicado/legitima-reclamacion-de-venezuela-sobre-la-guayana-essequiba/>

- MÜLLER ARGОВIENSIS J. 1892. Lichenes Epiphylli Spruceani, a cl. Spruce in regione Rio Negro lecti. *Linnean Society Journal of Botany* 29: 322-333.
- MULLER, P. 1972. Centres of dispersal and evolution in the Neotropical region. *Stud. Neotrop. Fauna* 7: 173-185.
- 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical region. *Biogeographica* 2: 10-198.
- MUNTZ, A. y MARCANO-ECHENIQUE, V. 1885. Sur la formation de terres nitrees dans la regions tropicale. *Comptes Rendus*, 6 jul, 101 (1): 65-68.
- 1888. Sur le eaux noires des regions equatoriales, *Comptes Rendus*, 3 dic, 107 (23): 908-909.
- 1889. Sur la proportion de nitrates contenus dans le pluies des regions tropicales, *Comptes Rendus*, 29 de mayo, 108 (20): 1062-1064.
- 1891. L' ammonique dans l' atmosphere et dans les pluies d' une region tropicale, *Comptes Rendus*, 30 nov, 113 (22): 779-781.
- MYERS, A. A. y DE GRAVES, S. 2000. Endemism. Origins and implications. *Vieet Milieu*, 50: 195-204.
- MYERS, C. W., 1997. Preliminary remarks on the summit herpetofauna of Auyantepui, eastern Venezuela. *Acta Terramaris* 10: 1-8.
- MYERS, C. W., y DONNELLY M. A. 1996. A new herpetofauna from Cerro Yaví, Venezuela: first results of the Robert G. Goelet American Museum -Terramar expedition to the northwestern tepuis. *Amer. Mus. Novit.* 3172: 1-56.
- 1997. A tepui herpetofauna on a granitic mountain (Tamacuari) in the borderland between Venezuela and Brazil: report from the Phipps Tapirapeco expedition. *Amer. Mus. Novit.* 3213: 1-71.
- MYERS, C. W., y DONNELLY, M. A. 2001. Herpetofauna of the Yutajé-Corocoro massif, Venezuela: second report from the Robert G. Goelet American Museum - Terramar expedition to the northwestern tepuis. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 261: 1-85.
- MYERS, C. W., DALY, J. W. y MALKIN, B. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Embera Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 161: 307-366.
- NAKA, L. N. 2011. Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography* 38: 681-696
- NARINS P. M., HÖDL W. y GRABUL D. S. 2003. Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100:577-580.
- NARINS, P. M., GRABUL, D. S., SOMA, K. K., GAUCHER, P. y HÖDL, W. 2005. Crossmodal integration in a dart-poison frog. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 2425-2429.
- NASH III, T. H. 1996. Photosynthesis, respiration, productivity and growth. En: *Lichen Biology*, Nash III T. H. (ed.), 88-119. Cambridge University Press, Cambridge.
- NAVARRO, J. C., INGUNZA, J. FERNÁNDEZ, Z. Y. BARRERA, R. 1995. Mosquitoes and bromeliads: species-specific selectivity patterns on the northern coast and southern Guiana Shields in Venezuela. *J. Am. Mosq. Control Assoc.* 11: 345-346.
- NAVARRO, J. C., DEL VENTURA, F., ZORRILLA, A. y LIRIA, J. 2010. Registros de mayor altitud para mosquitos (Diptera: Culicidae) en Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 58 (1): 245-254.
- NAVEDA-RODRÍGUEZ, A. y LÓPEZ, A. 2006. Etnozoología de la Danta (*Tapirus terrestris*) en Venezuela. *Tapir Conservation* 15: 36-38.
- NEBEL, G. 1964. *María Sibylla Merian: Metamorphosis Insectorum Surinamensium*. Merian Bibliothek in Hoffmann und Campe Verlag, Hamburg.
- NEILD, A. F. E. 2008. The Butterflies of Venezuela. Part 2: Nymphalidae II (Acraeinae, Libytheinae, Nymphalinae, Ithomiinae, Morphinae). A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Meridian Publications, Greenwich, London, p. 275.
- NEMETH, E. 2004. Measuring the sound pressure level of the song of the screaming *Piha Lipaugus vociferans*: One of the loudest birds in the world? *Bioacoustics* 14(3): 225-228.
- NERZ, J. 2004. *Heliamphora elongata* (Sarracenaceae), a new species from Ilú-Tepui. *Carnivorous Plant Newsletter* 33(4): 111-116.
- NERZ, J. y A. WISTUBA 2006. *Heliamphora exappendiculata*, a clearly distinct species with unique characteristics. *Carnivorous Plant Newsletter* 35(2): 43-51.
- NERZ, J., A. WISTUBA y G. HOOGENSTRIJD 2006. *Heliamphora glabra* (Sarracenaceae), eine eindrucksvolle *Heliamphora* Art aus dem westlichen Teil des Guayana Schildes. *Das Taublatt* 54: 58-70.
- NICOLIS, G. y PRIGOGINE, I., 1977. *Self-organization in non-equilibrium systems*. New York: Wiley Interscience.
- NILSSON, G. 1996. Brain and body oxygen requirements of *Gnathonemus petersii*, a fish with an exceptionally large brain. *J. Exp. Biol.* 199: 603-607.
- NOGUÉ, S., RULL, V., y VEGAS-VILARRUBIA, T. 2013. Elevational gradients in the neotropical table mountains: patterns of endemism and implications for conservation. *Diversity and Distributions, (Diversity Distrib.)* 19: 676-687.
- NOONAN, B. P. y GAUCHER, P. 2005. Phylogeography and demography of Guianan harlequin toads (*Atelopus*): diversification within a refuge. *Molecular Ecology* 14: 3017-3031.
- NORES, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *J. Biogeogr.* 26: 475-485.

- 2000. Species richness in the amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu*, 100: 419-430.
- NORMAN, R. J. y STUCKI, J. W. 1981. The determination of nitrate and nitrite in soil extracts by ultraviolet spectrophotometry. *Soil Science Society of America Journal* 45: 347-353.
- NORTHUP, D. E. y LAVOIE, K. H. 2001. Geomicrobiology of caves: a review. *Geomicrobiology Journal* 18: 199-222.
- NORTHUP, D. E., REYSENBACH, A-L. y PACE, N. R., 1997. Microorganisms and speleothems. In Hill, C. A. y Forti, P. (eds.), *Cave Minerals of the World*: 261-266. Huntsville, National Speleological Society.
- NORTHUP, D. E., DAHM, C. N., MELIM, L. A., SPILDE, M. N., CROSSEY, L. J., LAVOIE, K. H., MALLORY, L. M., BOSTON, P. J., CUNNINGHAM, K. I. y BARNES, S. M. 2000. Evidence for geomicrobiological interactions in Guadalupe caves. *J. Cave Karst Stud.* 62: 80-90.
- NOTT D., 1975. *Into the Lost World*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, p. 186.
- NOWINSKI, J. L. 1981. Infinite-Dimensional Euclidean Spaces. In *Applications of Functional Analysis in Engineering*, pp. 45-57. Springer, United States.
- NOXON, J. F. 1976. Atmospheric nitrogen fixation. *Geophysical Research Letters* 3: 463-465.
- O' GRADY, 1982. Nonequilibrium evolution and ontogeny. *Syst. Zool.* 31(4): 500-511.
- OBSERVATORIO DE DERECHOS INDÍGENAS KAPÉ-KAPÉ 2020. *Informe sobre Minería Ilegal en Comunidades Indígenas 2020*. Asociación Civil Kapé-Kapé, Venezuela: 1-51. <http://www.kape.org>.
- OBSERVATORIO DE DERECHOS HUMANOS DE LOS PUEBLOS INDÍGENAS. (2019, Agosto). *Informe de Salud y Enfermedades Endémicas en Comunidades Indígenas 2019*. Estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro. Disponible: <http://www.kape.org>.
- OCHOA, J. y AGUILERA, M. 2003. Mamíferos. In Aguilera, M., A. Azócar y E. González J. (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II: 650-672. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología y Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, Caracas.
- OGAWA, Y. y KAWATA, T. 1998. Preservation of biogenic Opal-A in earliest cretaceous radiolarian claystone from the Western Pacific. *Journal of Sedimentary Research* 68: 435-439.
- OHKUBO, T., SUKUMAR, R., SUN, I. F., NUR SUPARDI, M. N., TAN, S., THOMPSON, J., VALENCIA, R., MUÑOZ, G. V., WILLS, C., YAMAKURA, T., CHUYONG, G., DATTA RAJA, H. S., ESUFALI, S., HALL, P., HERNÁNDEZ, C., KENFACK, D., KIRATIPRAYOON, S., SURESH, H. S., THOMAS, D., VALLEJO, M. I. y ASHTON, P., 2006. Testing metabolic ecology theory for allometric scaling of tree size, growth and mortality in tropical forests. *Ecology Letters* 9: 575-588.
- OHSAWA, M. 1990. An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South- and East-Asian mountains. *J. Ecol.* 78: 326-339.
- OJER, P. 1960. *Don Antonio de Berrío, Gobernador de El Dorado*. Caracas: Universidad Católica Andrés Bello.
- 1962. *El Mapa de Guayana del P. Bernardo Rotella*, S. J. Revista SIC, 25, N° 250, Caracas, p. 491.
- 1969. *Robert Schomburgk, Explorador de Guayana y sus Líneas de Frontera*. Instituto de Estudios Hispanoamericanos, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Central de Venezuela, Caracas, p. 122.
- OLSSON, D. M.; DINERSTEIN, E.; ABELL, R.; ALNUTT, T.; CARPENTER, CH.; MCCLENACHAN, L.; D'AMICO, J.; HURLEY, P.; KASSEM, K.; STRAND, H.; TAYE, M. y THIEME, M. 2000. *The Global 2000: a representation approach to conserving Earth's distinctive ecoregions*. World Wildlife Fund, Washington.
- OLTSMANN, W. L. 1973. *On Growth. The Crisis of Exploding Population and Resource Depletion*. A. W. Bruna y Zoon, Utrecht, Holanda, p. 551.
- ORELLANA, A M. 2010. Pyrrhopyginae de Venezuela (Lepidoptera: Hesperioidea: HesperIIDae). *Entomotropica* 23(3): 177-291.
- ORT, P. 1965. The Expedition of the Brazilian-Venezuelan Boundary Commission to Cerro de la Neblina. *The Garden Journal*, 15(5):199-203.
- ORTIZ, F. 2002. *Contrapunteo cubano del tabaco y el azúcar*. Catedra, Madrid.
- OSBORNE C. P., BEERLING D. J., LOMAX B. H. y CHALONER W. G. 2004. Biophysical constraints on the origin of leaves inferred from the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 10360-1036.
- OSGOOD C. y HOWARD G. D. 1943. An archaeology survey of Venezuela. *Yale University Publications in Anthropology* 27: 1-153. Yale University Press, New Haven.
- OTTE, D., EADES, D. C. y NASKRECKI, P. 2005. *Orthoptera Species File Online*. Version 2.2. <<http://osf2.orthoptera.org>>.
- OVIDO, G. F. 1851-1855. *Historia General y Natural de las Indias, Islas y Tierra Firme del Mar Océano*. Tomos I-IV, Real Academia de la Historia, Madrid.
- OWEN, R., 1978. *The eye of the Gods*. E. P. Dutton, New York, p. 204.
- PALACIOS, E. y MARCANO V. (eds.), 2003. *Astrobiología: Desde las primeras moléculas hasta la aparición de la sinapsis*, Consejo de Publicaciones de la Universidad de Los Andes, Talleres Gráficos Universitarios, Mérida, Venezuela, p. 176.
- PAOLETTI, M., DUFOUR, D., CERDA, H. TORRES, F., PIZZOFERRATO, L. y PIMENTEL, D. 2000. The importance of leaf and litter-feeding invertebrates as sources of animal protein for the Amazonian Amerindians. *Proc. Royal Soc. Lond. B.* 267: 2247-2252.
- PAOLETTI, M., BUSCARDO, E., VANDERJAGT, D., PASTUSZYN, A., PIZZOFERRATO, L., HUANG, Y-S., CHUANG, L-T,

- MILLSON, M., CERDA, H., TORRES, F. y GLEW, R. 2003. Nutrient content of earthworms consumed by Ye'kuana Amerindians of the Alto Orinoco of Venezuela. *Proc. Royal Soc. Lond. B*: 270: 249-257.
- PAOLETTI, M. y DUFOUR, D. L. 2005. Edible invertebrates among Amazonian Indians: A critical review of disappearing knowledge. In Paoletti M (ed.), *Ecological Implications of Minilivestock*: 293-342. Science Publishers. Enfield.
- PARAVISI-GEERT, L. 2017. Maria Sibylla Merian: the dawn of field ecology in the forests of Suriname 1699-1701. *Review Literature and Arts of the Americas* 45: 10-20.
- PARKHURST, D. F. y LOUCKS, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *J. Ecol.* 60:505-537.
- PARRA-PEDRAZA, M. 2020. COVID-19 ¿Un alivio temporal para el ambiente? *CienciaAmérica* 9(2) DOI <http://dx.doi.org/10.33210/ca.v9i2.318>
- PASCAL, B. 1671 (2004). *Pensamientos*. Traducción Xavier Zubiri, Alianza Editorial, España.
- PATÍÑO, Y. M. 1985. Historia de la botánica y de las ciencias afines en Colombia. In *Historia extensa de Colombia*, Vol. XVI, Academia Colombiana de Historia, Bogotá.
- PEARCY W. y EHLERINGER, J. 1984. Comparative eco-physiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell and Environment* 7: 1-13.
- PEDREIRA, A. J., LOPES, R. C. y VASCONCELOS, A. M. 2003. Bacias Sedimentares Paleozóicas e Meso-Cenozoicas interiores. In Bizzi, A., Schobbenhaus, C., Vidotie, R. M. y Gonçalves, J. H. (Eds.) *Geologia Tectônica e Recursos Minerais de Brasil*, CPRM, Brasília.
- PELAYO, F. y PUIG-SAMPER, M. A. 1991. *La obra científica de Löffling en Venezuela*. Caracas: Cuadernos Lago-vén.
- 1993. Las actividades científicas de Joseph de Jussieu en América del Sur. In Marie-Cécile Bénacy y Jean-Pierre Clément (eds.), *Nouveau Monde et renouveau de l'histoire naturelle* II: 67-85. Paris.
- PELLETIER, N. 2010. Of laws and limits: an ecological economic perspective on redressing the failure of contemporary global environmental governance. *Global Environm. Change* 20: 220-228.
- PELZELN, A. VON. 1871. *Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835*. 1. Abtheilung. Pichler's Witwe und Sohn, Vienna, p. 462.
- PENNINGTON, L. A. y MEEHAN, T. D. 2007. Influence of body size and environmental temperature on carbon dioxide production by forest centipedes from southwestern North America. *Environmental Entomology* 36: 673-680.
- PENROSE, R. 1993. Gravity and quantum mechanics. In *General Relativity and Gravitation* 13. Part 1: Plenary Lectures 1992. *Proceedings of the Thirteenth International Conference on General Relativity and Gravitation* held at Cordoba, Argentina, 28 June - 4 July 1992. In R. J. Gleiser, C. N. Kozameh y O. M. Moreschi (eds.) (Inst. of Phys. Publ. Bristol and Philadelphia), p. 179-89.
- 1996. On gravity's role in quantum state reduction. *General Relativity and Gravitation* 28: 581-600.
- 2000. Wavefunction collapse as a real gravitational effect. In *Mathematical Physics 2000*. In A. Fokas, T. W. B. Kibble, A. Grigoriou, y B. Zegarlinski (eds.), Imperial College Press, London, p. 266-282.
- 2007. *El Camino a la Realidad*. Random House Mondadori, México, D. F., p. 1471.
- PENROSE, R. y HAMEROFF, S. 2011. Consciousness in the universe: Neuroscience, Quantum Space-Time Geometry and Orch OR Theory. *Journal of Cosmology* 14: 1-25.
- PEREIRA, J. F. 1977. Revisao taxonômica do genero *Tas-sadia* Decaisne (Asclepiadaceae). *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 21: 235-392.
- PERERA, M. A. 2000. *Oro y hambre: La Guayana del Siglo XVI*. Caracas: Universidad Central de Venezuela / Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, p. 232.
- 2003. *La provincia fantasma Guayana siglo XVII. Antropología histórica y ecología cultural de una rapiña. 1598-1704*. Universidad Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Caracas.
- 2015. La expedición de límites de 1750 en la Guayana española: los logros de una tarea que nunca comenzó. *Revista Ecuatoriana de Historia*, 41: 35-61.
- PÉREZ-EMÁN, J. L., LENTINO, M. y BONACCORSO, E. 2019. Birds. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 299-332. Elsevier Inc., Academics Press.
- PÉREZ-GÓMEZ, J. M., BREWER-CARÍAS, CH., ANTCZAK, A. T., ANTCZAK, M. M., MARCHISIO, G., BUSCHE, T., CHUMACEIRO, A., YAMMINE, S., MAYORAL, F., BREWER-CAPRI-LES, CH. y TREVISI, R. 2019. *Remote Sensing Archaeology: Searching for Lake Parime from Space. Paper presented at the: Terra SAR-X/TanDEM-X*, Science Team Meeting. DLR Oberpfaffenhofen, Germany. Oct. 21-24, 2019.
- PÉREZ LA RIVA, W. 1976. Ascenso al Cerro Autana, Territorio Amazonas. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7 (13): 114-116.
- PÉREZ LA RIVA, W. y REYES, C., 1976. Cueva del Cerro Autana. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7 (13): 81-85.
- PÉREZ MEJÍA, Á. 2007. Sutilezas de la producción cartográfica en el mapa del Orinoco de Humboldt. *Revista da Rede Brasileira de História da Geografia e Geografia Histórica*. DOI: 10.4000/terrabrasilis.411, ISSN: 2316-7793.
- PÉREZ-RAMÍREZ, P. 1991. Breve reseña histórica de las expediciones al Sur del Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 147(64): 205-217.

- PERKINS, H. 1885. Notes on a Journey to Mount Roraima, British Guiana. *Proceedings of the Royal Geographic Society* 7(8): 522-536.
- PETERS, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PETERS, R. H., CABANA, G., CHOULIK, O., COHEN, T., GRIESBACH, S. y MCCANNY, S. J. 1996. General models for trophic fluxes in animals based on their body size. *Ecoscience* 3: 365-377.
- PETIT, T. L. y MARKUS, E. J. 1987. *The cellular basis of learning and memory*. Alan R. Lis Inc., New York.
- PIAGET, J. 1952. *La Genèse du nombre chez l'enfant*. Cahier de Pedagogie Moderne. Ed. Bourrelrier, París.
- PIAGET, J. y SZEMINSKA, A. 1941. *La Genèse du nombre chez l'enfant*. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchatel, París.
- PICCINI, L., 1995. Karst in Siliceous Rock: Karst landforms and Caves in the Auyan-tepuy (Est. Bolivar, Venezuela). *International Journal of Speleology* 24: 41-54.
- 2006. Karst and caves in the quartzite of Auyan-tepui. En: *Supplement to KUR Magazine*. Vol. 6. pp. 1-8.
- PICCINI, L. y MECCHIA, M., 2009. Solution weathering rate and origin of karst landforms and caves in the quartzite of Auyan-tepui (Gran Sabana, Venezuela). *Geomorphology* 106: 15-25.
- PHELPS, W. H. 1938. La expedición del American Museum of Natural History al Monte Auyantepui. *Bol. Soc. Ven. Ci. Nat.* 4 (32): 251-265.
- PHELPS, W. H. y MEYER DE SCHAUENSEE, R. 1978. *A guide to the birds of Venezuela*. Princeton, NJ: Princeton University Press, p. 484.
- PHIPPS, M. 1981. Entropy and communities pattern analysis. *J. Theor. Biol.* 93: 253-273.
- PIMENTEL, J. 2003. *Testigos del mundo: ciencia, literatura y viajes en la Ilustración*. Madrid: Marcial Pons.
- PIPERNO, D. R. y JONES, J. G. 2003. Paleocological and archaeological implications of a late Pleistocene/Early Holocene record of vegetation and climate from the Pacific coastal plain of Panama. *Quaternary Research* 59: 79-87.
- PIPERNO, D. R., BUSH, M. B. y COLINVAUX, P. A. 1990. Paleoenvironments and human occupation in late-glacial Panama. *Quaternary Research* 33: 108-116.
- PITTIER, H. 1939. *Suplemento a las plantas usuales de Venezuela*. Editorial Élite. Caracas.
- PLACHNO, B. J., ŚWIĄTEK, B. J., y WISTUBA, A. 2007. The giant extra-floral nectaries of carnivorous *Heliamphora* folliculata: architecture and ultrastructure. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 49/2: 91-104.
- POKORNÝ, J., HASEK, J., JELÍNEK, F., SAROCH, J. PALAN, B. 2001. Electromagnetic activity of yeast cells in the M phase. *Electro. Magnetobiol.* 20: 321-326.
- POKORNÝ, J. 2004. Excitation of vibration in microtubules in living cells. *Bioelectrochem.* 63: 321-326.
- POKORNÝ, P. 1996. Tepui. Stolové hory venezuelské Guyanyaneb život ve druhém patře [Tepui. Table Mountains of the Venezuelan Guyana alias life in the second floor]. *Vesmír* 75: 557-564.
- POLYAK, V. J. y COKENDOLPHER, J. C. 1992. Recovery of microfossils from carbonate speleothems. *NSS Bull.* 54: 66-68.
- PONS, T. L., ALEXANDER, E. E., HOUTER, N. C., ROSE, S. A. y RIJKERS, T. 2005. Ecophysiological patterns in Guianan forest plants. In Hammond, D. (ed.), *Tropical forests of the Guiana Shield: ancient forests of the modern world*: 195-232. CABI Publishing, London.
- PORADA, P. WEBER, B., ELBERT, W., PÖSCHL, U. y KLEIDON, A. 2013. Estimating global carbon uptake by lichens and bryophytes with a process-based model. *Bio-geosciences* 10: 6989-7033.
- POREMSKI, S. 2011. Evolution, diversity, and habitats of poikilohydrous vascular plants. In Lüttge, U., Beck, E. & Bartels, D. (eds.), *Plant Desiccation Tolerance*: 139-156. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- PORRO, J. M. 2013. Un mito geográfico de larga tradición: la perduración cartográfica de la Laguna Parime. *Revista Bibliográfica de Geografía y Ciencias Sociales* Vol. 43, no. 1032.
- PORTER, W. P. y GATES, D. M. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39, 227-244.
- POSEY, D. A. 1986. Topics and issues in ethnoentomology with some suggestions for the development of hypothesis-generation and testing in ethnobiology. *J. Ethnobiology* 6: 99-120.
- POTELET, J. y FARRÉ, J. (EDS) 1993. *Mundus Novus – Nouveaux Mondes (XVIe-XXe s.). Hommage à Charles Minguet*. Nanterre: ALLCA XX, col. Archivos.
- POTTER, R. M. y ROSSMAN, G. R. 1979. Mineralogy of manganese dendrites and coatings. *American Mineralogist* 64: 1219-1226.
- POULIN, B., LEFEBVRE, G., IBÁÑEZ, R., JARAMILLO, C., HERNÁNDEZ, C. y RAND, A. S. 2001. Avian predation upon lizards and frogs in a neotropical forest understorey. *J. Trop Ecol* 17: 21-40.
- POVEDA, G., WAYLEN, P. R. y PULWARTY, R. S. 2006. Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 234: 3-27.
- POVEDA G., JARAMILLO, L. y VALLEJO, L. F. 2014. Seasonal precipitation patterns along pathways of South American low-level-jets and Aerial Rivers. *Water Resour. Res.* 50: 98-118.
- POWDER DIFFRACTION FILE. 1999. International Center for Diffraction Data (ICDD), 12 Campus, Boulevard, Newtown Square, PA, USA.
- PRANCE, F. T. 1978. The origin and evolution of the amazon flora. *Interciencia*, 3: 207-222.
- PRANCE, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest in the Amazon Basin,

- base on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3: 5-28.
- PRANCE, G. T. (ED.) 1982a. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PRANCE, G. T. 1982b. A review of the phytogeographic evidences for pleistocene climate changes in the neotropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69: 594-624.
- PRASAD, G. 1983. A review of the early Tertiary bauxite event in South America, Africa and India. *Journal of African Earth Sciences* 1: 305-313.
- PRATT, M. L. 1992. *Imperial Eyes: Travel Writing and Transculturation*. Routledge, London and New York.
- 2011. La antropología y la desmonopolización del pensamiento social. In Grimson, A. y Merenson, S. y Noel, G. (eds.), *Antropología Ahora. Debates sobre Alteridad*: 49-59. Siglo Veintiuno, Buenos Aires.
- PRESCOTT, W. H. 1847. *History of the Conquest of México and History of the Conquest of Perú*. Boston, pp. 1-1288. Reeditado por The Modern Library, Random House of Canada Limited, Toronto.
- PRESTWICH, K. N. 1994. The energetics of acoustic signalling in anurans and insects. *Am. Zool.* 34: 625-643.
- PRIGOGINE, I. 1962. *Introduction to Non-Equilibrium Thermodynamics*. Wiley/Interscience, New York.
- 1978. Time, structure and fluctuations. *Science* 201: 777-785.
- 1980a. *From being to becoming*. W. H. Freeman y Co., San Francisco, p. 272.
- 1980b. ¿Un siglo de esperanza? In Brans, J. P., Stengers I. y Vincke P. (eds.), *Ilya Prigogine: El Tiempo y el Devenir*: 163-191. Ediciones Gedisa, Barcelona, España.
- 1999. *Las leyes del Caos*. Romanya, Valls, Capellades, Barcelona, p. 156.
- 2012. *El nacimiento del tiempo*. Buenos Aires, Fábula Tusquets editores.
- PRIGOGINE, I. y NICOLIS, G. 1977. *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems*. Wiley.
- PRIGOGINE, I. y STENGERS, I. 1984. *Order out of chaos. Man's new dialogue with Nature*. Bantam Books, New York.
- PRIGOGINE, I., NICOLIS, G. y BABLOYANTZ, A. 1972a. Thermodynamics of evolution. *Physics Today* 25: 23-28.
- PRIGOGINE, I., NICOLIS, G. y BABLOYANTZ, A. 1972b. Thermodynamics of evolution. *Physics Today* 25: 38-44.
- PROCTOR, M. C. F. 1979. Structure and ecophysiological adaptation in Bryophytes. In Clarke, G. C. S. y Buckett, J. G. (eds.), *Bryophyte Systematics*: 479-509. Academic Press, London New York.
- PROTEAU, P. J., GERWICK, W. H., GARCIA-PICHEL, F. y CASTENHOLZ, R. 1993. The structure of scytonemin, an ultraviolet sunscreen pigment from the sheaths of cyanobacteria. *Experientia* 49: 825-829.
- PURVIS, O. W., COPPINS, B. J., HAWKSWORTH, D. L., JAMES, P. W. y MOORE, D. M. 1992. *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland*. Natural History Museum Publications, in association with The British Lichen Society, London, p. 710.
- RALEIGH, W. 1596. *Discovery of the Large, Rich, and Beautiful Empire of Guiana with a relation of the great and Golden City of Manoa*, commented by Robert Schomburgk. Imprinted at London by Robert Roberson, p. 240.
- RAMÍREZ, N. y BRICEÑO, H. 2015. Tipos de rutas fotosintéticas en comunidades herbáceo-arbustivas de la alta Guayana venezolana. *Acta Biol. Venez.* 35(1): 89-127.
- RAMÓN, J. C., SZOU, L. I., HUGHES, W. B., y HOLBA, A. G. 2001. Evolution of the Cretaceous organic facies in Colombia: implications for oil composition. *Journal of South America Earth Sciences* 14: 31-50.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford, Clarendon Press.
- RAZVODOVSKY, Y. U. 2006. El efecto de agregación entre consumo alcohólico y la tasa de mortalidad por diabetes mellitus. *Adicciones (Facultad de medicina del Estado de Grodno, Bielorusia)* 18: 275-282.
- REICHEL-DOLMATOFF, G. 1976. El misionero ante las culturas indígenas. In Jaulin, R. (ed.), *Le Livre Blanc de l'Ethnocide en Amérique*: 290-302. Librairie Arthème Fayard, Paris.
- RED ARA. 2013. *La contaminación por mercurio en la Guayana venezolana: Una propuesta de diálogo para la acción*. Caracas, p. 40.
- REDD, 2007. Report of the Conference of the Parties on Its Thirteenth Session, Held in Bali from 3 to 15 December. Addendum Part Two: Action Taken By the Conference of the Parties at Its Thirteenth Session. Decision 2/CP.13 *Reducing Emissions from Deforestation in Developing Countries: Approaches to Stimulate Action; United Nations Frame Convention on Climate Change*: Nueva York, 2007. <http://unfccc.int/resource/docs/2007/cop13/eng/06a01.pdf>
- REES, M. 1999. *Antes del principio. El cosmos y otros universos*. Museu de la Ciència de la Fundació "La Caixa", Barcelona, España, p. 308.
- REID A. R., 1972: Stratigraphy of the type area of the Roraima Group, Venezuela. *Boletín de Geología, Publicación Especial* 6: 343-353.
- 1974. Stratigraphy of the type area of the Roraima Group, Venezuela. Conf. Geol. Inter-Guayanas IX, Ciudad Guayana, Venezuela, Mayo 1972. *Memoria, Bol. Geol. Caracas, Publ. Esp.* 6: 343-353.
- REIMER, P. J., E. BARD, A. BAYLISS, J. W. BECK, P. G. BLACKWELL, C. BRONK RAMSEY, C. E. BUCK, H. CHENG, R. L. EDWARDS, M. FRIEDRICH, P. M. GROOTES, T. P. GILDERSON, H. HAFLIDASON, I. HAJDAS, C. HATTÉ, T. J. HEATON, D. L. HOFFMANN, A. G. HOGG, K. A. HUGHEN, K. F. KAISER, B. KROMER, S. W. MANNING, M. NIU, R. W. REIMER, D. A. RICHARDS, E. M. SCOTT, J. R. SOUTHON, R. A. STAFF, C. S. M. TURNER y J. VAN DER PLICHT. 2013. IntCal¹³ and Marine¹³ radiocarbon age cali-

- bration curves 0–50,000 years cal BP. *Radiocarbon* 55: 1869–87.
- REINHOLD, K. 1999. Energetically costly behavior and the evolution of resting metabolic rate in insects. *Funct. Ecol.* 13:217–224.
- REINHOLD, K., GREENFIELD, M. D., YANG, Y. W. y BROCE, A. 1998. Energetic costs of sexual attractiveness: ultrasonic advertisement in wax moths. *Anim. Behav.* 55:905–913.
- REIS N. J. y YÁNEZ G., 2001. O Supergrupo Roraima ao longo da Faixa Fronteira entre Brasil e Venezuela (Santa Elena de Uairén – Monte Roraima). In Reis N. J. y Monteiro M. A. S. (eds.), *Contribuições à Geologia da Amazônia*, vol. 2.: 115-147.SBG/Núcleo Norte, Manaus, Brasil.
- REISCHSTENIN, T. 1981. Hybrids in European Asplenaceae (Pteridophyta). *Bot. Helvetica* 91: 89-139.
- REMSEN, C. C. y LUNDGREN, D. G. 1966. Electron microscopy of the cell envelope of *Ferrobacillus ferrooxidans* prepared by freeze-etching and chemical fixation techniques. *Journal of Bacteriology* 92: 1765-1771.
- RICARDI-BRANCO, F. 2008. Venezuelan paleoflora of the Pennsylvanian-Early Permian: Paleobiogeographical relationships to central and western equatorial Pangea. *Gondwana Research* 14: 297-305.
- RICHARDS, P. W. 1996. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2nd Edition, University Press, Cambridge.
- RICHARDSON, A. D. y FRIEDLAND, A. J. 2007. A review of the theories to explain Arctic and alpine treelines around the world. *Journal of Sustainable Forestry* 25 (1-2): 1-25.
- RICHTER, D. D. y BABBAR, L. I. 1991. Soil diversity in the tropics. *Advances in Ecological Research* 21: 369-389.
- RIGHI, G. y ARAUJO, Y. 1999. *Andiorrhinus* (*Amazonidrilus*) *motto* n. sp. and *Rhinodrilus appuni* n. subsp. (Oligochaeta, Glossoscolecidae) from the Venezuelan Amazonia. *Misc. Zool.* 22: 93-100.
- RIINA, R. y HUBER, O. 2003. Ecosistemas Exclusivos de la Guayana. In Aguilera M., A. Azócar y E. G. Jimenez (eds.), *Biodiversidad en Venezuela*: 28-861. Fundación Polar-FONACIT, Editorial ExLibris, Caracas, Tomo II.
- RIINA, R., BERRY, P.E., HUBER, O., MICHELANGELI, F. A. 2019. Vascular Plants and Bryophytes. In Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., Huber, O., Señaris, J. (eds.), *Biodiversity of Pantepui: The Pristine Lost World of the Neotropical Guiana Highlands*, 121-147. Academic Press.
- RIIS-JOHANNESSEN, T. 2001. *The ElectricEel* (On line). <http://www.chm.bris.ac.uk/webprojects2001/riis/electricEels.htm>.
- RINGLER, M., URSPRUNG, E., HÖDL, W. 2009. Site fidelity and patterns of short and long-term movement in the brilliant-thighed poison frog *Allobates femoralis* (Aromobatidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1281–1293.
- RINGLER, M., SZIPL, G., HÖDL, W., KHIL, L., KOFLER, B., LONAUER M., PROVIN, C. y RINGLER, E. 2017. Acoustic ranging in poison frogs—it is not about signal amplitude alone. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71: 114 (1-17).
- RÍOS, M. D. 1987. *Evolución histórica de la cartografía en Guayana y su significado en los derechos venezolanos sobre el Esequibo*. Biblioteca de la Academia Nacional de la Historia 191. Caracas, p. 487.
- 2015. El aporte jesuítico a las ideas geográficas de Venezuela. *Montalbán: Revista de Humanidades y Educación* 46: 106-160.
- RIRIS, P. 2017. On confluence and contestation in the Orinoco interaction sphere: the engraved rock art of the Atures Rapids. *Antiquity* 91 (360): 1603-1619.
- RIRIS, P. y OLIVER, J. 2019. Patterns of Style, Diversity, and Similarity in Middle Orinoco Rock Art Assemblages. *Arts* 8: 48-59.
- RÍSQUEZ-IRIBARREN, F. 1962. *Donde Nace el Orinoco*. Ediciones Grecco, Caracas.
- RIVAS PLATA E., LÜCKING R. y LUMBSCH H. T. 2012. Molecular phylogeny and systematics of the *Ocellularia* clade (Ascomycota: Ostropales: Graphidaceae). *Taxon* 61: 1161–1179.
- RIVET, P. 1943. *Orígenes del Hombre Americano*, Fondo de Cultura Económica, México.
- RIVERO, J. 1961. Salientia of Venezuela. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 126: 1–207.
- RIVERO, J. A. 1966. Notes on the genus *Cryptobatrachus* (Amphibia: Salientia) with the description of a new race and four new species of a new genus of hylid frogs. *Caribbean Journal of Science* 6: 137–149.
- 1971. Notas sobre los anfibios de Venezuela I. Sobre los hylidos de la Guayana Venezolana. *Caribbean Journal of Science* 2: 181–193.
- ROBINSON, M. 1989. Comentarios sobre una colección de anfibios y reptiles hecha en los alrededores del río Cunucunuma al norte del Cerro Duida y en la cima del Cerro Marahuaca, Territorio Federal Amazonas. *Acta Terramaris* 1: 59–64.
- RÖDDER, D., SCHLÜTER, A., LÖTTERS, S. 2009. Is the 'Lost World' lost? High endemism of South American tepuis in a changing climate, In Habel J., Assmann T. (eds.), *Relict Species. Phylogeography and conservation biology*, pp. 401-416.
- RODRÍGUEZ, I. 2004. Conocimiento indígena vs científico: el conflicto por el uso del fuego en el Parque Nacional Canaima, Venezuela”, *Interciencia* 29(3): 121-129.
- RODRÍGUEZ, J. P. y ROJAS-SUÁREZ, F. 1995–1999. *El Libro Rojo de la fauna Venezolana*. PROVITA, Fundación Polar, Wildlife Cons. Soc., PROFAUNA-MARNR, UICN, p. 444.
- RODRÍGUEZ, M. F., CORTEZ, A., REY, J. C., LOBO, D., PARRA, R. M., GONZÁLEZ, W., OVALLES, F. y GABRIELS, D. 2011. *Análisis de la agresividad y concentración de las pre-*

- cipitaciones en Venezuela. III. Región sur-este (Guayana y Delta. *Bioagro* v. 23 n. 2 ISSN 1316-3361.
- ROESLER, CH. 2012. Are the archetypes transmitted more by culture than biology? Questions arising from conceptualization of the archetype. *Journal of Analytical Psychology* 57: 224-247.
- ROGERS W. 1990. Ecological strategies of lichens. *The Lichenologist* 22 (2): 149-162.
- ROITHMAIR, M. E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology* 92: 331-343.
- 1994. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1: 107-115.
- ROJAS A., BALZA A., MARCANO V., ANDREA, R., DÁVILA, D., DÍAZ R. y PÉREZ R. 2008. Metabolitos secundarios de líquenes de la zona nival de la Sierra Nevada de Mérida-Venezuela y su papel en la absorción de la radiación ultravioleta. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 65(1): 59-72.
- ROJAS, M. 2010. Exposición ambiental y humana al mercurio en Venezuela: 2004-2008. *Salud Revista de la Facultad de Ciencias de la Salud. Universidad de Carabobo*, 14 (2): 33-40.
- ROMERO, A., FUENTES, N., y SCHRESTHA, K. 1987. Concentraciones de mercurio y sintomatología gastrointestinal en pacientes mineros del Estado Bolívar. *GEN* 41(2): 41-47.
- ROMERO, G. Q. 2010. Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia* 162: 941-949.
- ROSENBLAT, A. 1964. Los Otomacos y Taparitas de los llanos de Venezuela. *Anuario del Instituto Antrop. Hist.*, Tomo II 227-377.
- ROSENZWEIG, M. 1975. On continental steady states of species diversity. In Cody, M. L. y Diamond, J. (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*: 121-140. Harvard University Press, Cambridge.
- ROSTAIN, S. 2014. Islands in the rainforest: landscape management in pre-Columbian Amazonia. Walnut Creek (CA): Left Coast.
- ROTH, I. y MÉRIDA, T. 1979. Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a Venezuelan cloud forest. II. Stomata density and stomatal patterns. *Acta Biologica Venezuelica* 10(1): 69-107.
- ROTH, W. 1915. *The Animism and Folklore of the Guiana Indians*. With an Introduction by Janette Bulkan, Published by The Caribbean Press for the Government of Guyana (2011), The Guyana Classics Library, Peepal Tree Press (Leeds) and the Lord Gaveron Trust, p. 414.
- 1930. *A preliminary study of certain prehistoric potteryware from the North-Western District of British Guiana*. Bureau of American Ethnology Archives, MS No. 3184. In Manuscript 3184, Smithsonian Institution National Anthropological Archives.
- ROZENDAAL, D. M. A., HURTADO, V. H. y POORTER, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- RUBIN, A. E., WARREN, P. H., GREENWOOD, J. P., VERISH, R. S., LESHIN, L. A., HERVIG, R. L., CLAYTON, R. N. y MAYEDA, T. K., 2000. Los Angeles: The most differentiated basaltic Martian meteorite. *Geology* 28: 1011-1014.
- RULL, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana), clima, biogeografía y ecología. *Scientia Guianae* 2: 1-133, REFOLIT, Caracas.
- 2004a. Biogeografía histórica de las Tierras Altas de Guayana y origen de la biodiversidad neotropical. *Orsis* 19: 37-48.
- 2004b. An evaluation of the Lost World and Vertical Displacement hypotheses in the Chimanta Massif, Venezuela Guayana. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13: 141-148.
- 2004c. Is the Lost World really lost? Palaeoecological insights into the origin of the peculiar flora of the Guyana Highlands. *Naturwissenschaften* 91: 139-142.
- 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, 17, 2722-2729.
- 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* 36: 481-484.
- 2010a. On microrefugia and cryptic refugia. *Journal of Biogeography* 37: 1623-1627.
- 2010b. El mito del desarrollo sostenible. *Collectanea Botanica (Barcelona)* 29: 103-109.
- 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 508-513.
- 2019. Origin and evolution of the Pantepui flora. En: *Biodiversity in Pantepui*, (eds.) Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C, 69-91, Elsevier Inc., Academics Press, 470 p.
- RULL, V., VEGAS-VILARRÚBIA, T. 2006. Unexpected biodiversity loss under global warming in the Neotropical Guayana Highlands: a preliminary appraisal. *Global Change Biology* 12: 1-9.
- 2019. Pantepui as a dynamic biogeographical concept. En: *Biodiversity in Pantepui*, (eds.) Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C, 55-68, Elsevier Inc., Academics Press.
- 2020. The Pantepui "Lost World". Towards a Biogeographical, Ecological and Evolutionary Synthesis of a Pristine Neotropical Sky-Island Archipiélago. In Rull, V., Caranaval, E. (eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, 369-413. Fascinating Life Sciences, Soringer, Cham.
- RULL, V. y MONTTOYA, E. 2012. El origen de la Gran Sabana: pistas del pasado. In Sánchez-Villagra, M. R. (ed.), *Venezuela Paleontológica: Evolución de la bio-*

- diversidad en el pasado geológico: 335–346. Zürich: Universität Zürich.
- RULL, V. y NOGUÉ, S. 2007. Potential migration routes and barriers for vascular plants of the Neotropical Guyana Highlands during the Quaternary. *Journal of Biogeography* 34: 1327–1341.
- RULL, V.; SCHUBERT, C. y ARAVENA, R. 1988. Palynological studies in the Venezuelan Guayana Shield: preliminary results. *Curr. Res. Pleistocene* 5: 54–56.
- RULL, V., MONTOYA, E., NOGUÉ, S. y HUBER, O. 2011. Preliminary palynological analysis of a Holocene peat bog from Apakará-tepui (Chimantá Massif, Venezuelan Guayana). *Collectanea Botanica* 30: 79–88.
- RULL, V., VEGAS-VILARRÚBIA, T., NOGUÉ, S. 2005. Cambio climático y diversidad de la flora vascular en las montañas tabulares de Guayana. *Orsis* 20: 61–71.
- RULL, V., VEGAS-VILARRUBIA, T., NOGUÉ, S. y HUBER, O. 2009. Conservation of the unique Neotropical vascular flora of the Guayana Highlands in the face of global warming. *Conservation Biology* 23(5): 1323–1327.
- RULL V., VILLARUBIA T. V., HUBER O., SEÑARIS, C. (eds.). 2019a. *Biodiversity in Pantepui*, Elsevier Inc., Academics Press, p. 470.
- RULL, V., MONTOYA, E., NOGUE, S., SAPONT, E. y VEGAS-VILARUBIA, T. 2019b. Climatic and ecological history of Pantepui and surrounding areas. En: *Biodiversity in Pantepui*, (eds.) Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C., 33–54, Elsevier Inc., Academics Press.
- RULL, V., NOGUE, S., SAPONT, E. y VEGAS-VILLARUBIA, T. 2019c. Pantepui and global warming. En: *Biodiversity in Pantepui*, (eds.) Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. 403–418, Elsevier Inc., Academics Press.
- RULL, V., HUBER, O., VEGAS-VILLARUBIA, T. y SEÑARIS, C. 2019d. Definition and characterization of the Pantepui biogeographical province. En: *Biodiversity in Pantepui*, (eds.) Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. 3–32, Elsevier Inc., Academics Press.
- RULL, V., CARANAVAL, E. (eds.) 2020. *Neotropical Diversification: Patterns and Processes*, 369–413. Fascinating Life Sciences, Soringer, Cham.
- RUNDEL P. W. 1978. The ecological role of secondary lichen substances. *Biochemical Systematic and Ecology* 6 (2): 157–170.
- 1994. Tropical alpine environments. In Rundel P. W., Smith A. P. y Meinzer F. C. (eds.), *Tropical alpine environments*: 21–44. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- RUSSELL, N. J. 2000. Toward a molecular understanding of cold activity of enzymes from psychrophiles. *Extremophiles* 4: 83–90.
- SACHS, K. 1879. *Aus den Llanos. Schilderungen einer naturwissenschaftlichen Reise nach Venezuela*. Verlag von Veit y Comp., Leipzig.
- SACHS, K. y BOIS-REYMOND, E. 1881. *Untersuchungen am Zitteraal Gymnotus Electricus*. Verlag von Veit y Comp. Leipzig.
- SAGE, R. F. 2002. How terrestrial organisms sense, signal, and respond to carbon dioxide. *Integr. Comp. Biol.* 42, 469–480.
- SAHU, S., GHOSH, S., HIRATA, K., FUJITA, D. y BANDYOPADHYAY, A. 2013. Multi-level memory-switching properties of a single brain microtubule. *Appl. Phys. Lett.* 102: 123701.
- SALAS, J. C. 1908. *Tierra Firme (Venezuela y Colombia). Estudios sobre etnología e historia*. Tipografía de Paz y Trabajo, Mérida, p. 350.
- SALAZAR-QUIJADA, A. 1970. *Onomástica indígena actual de Venezuela. Grupos indígenas actuales de Venezuela, su filiación lingüística, algunas de las variantes ortográficas usadas en la literatura y otros nombres con que son conocidos*. Serie Lenguas Indígenas de Venezuela, Universidad Católica Andres Bello, Caracas, p. 78.
- SALAZAR, L. F. y NOBRE, C. A. 2010. Climate change and thresholds of biome shifts in Amazonia. *Geophys. Res. Lett.* 37, L17706.
- SALAZAR, V. L., KRAHE, R., y LEWIS, J. E. 2013. The energetics of electric organ discharge generation in gymnotiform weakly electric fish. *The Journal of Experimental Biology* 216: 2459–2468.
- SALDARRIAGA, J. G. y WEST, D. C. 1986. Holocene fires in the northern Amazon basin. *Quaternary Research* 26: 358–366.
- SALERNO, P. E., RON, S. R., SEÑARIS, J. C., ROJAS-RUNJAIC, F. J. M., NOONAN, B. P., CANNATELLA, D. C. 2012. Ancient Tepui summits harbor young rather than old lineages of endemic frogs. *Evolution*, 66: 3000–3013.
- SALERNO, P. E., SENARIS, J. C., ROJAS-RUNJAIC, F. J., CANNATELLA, D. C. 2015. Recent evolutionary history of Lost World endemics: population genetics, species delimitation, and phylogeography of skyisland treefrogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82: 314–323.
- SALGADO-LABORIAU, M. L. 1980. A pollen diagram of the Pleistocene-Holocene boundary of Lake Valencia, Venezuela. *Review of Palaeobotany and Palynology* 30: 297–312.
- SALISBURY, F. B. y ROSS, C. W. 1992. *Plant Physiology*. Wadsworth, Belmont, CA.
- SAMBROOK, J., FRITSCH, F. J. y MANIATIS, T. 1989. *Molecular cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- SARBU, S. M., KANE, T. C. y KINKLE, B. K. 1996. A chemototrophically based cave ecosystem. *Science*, 272: 1953–1955.
- SÁNCHEZ, P., JAFFE, K. y HEVIA, P. 1997. Consumo de insectos: alternativa proteica del Neotrópico. *Bol. Entomol. Venez.* 12: 125–127.

- SANOJA, M. y VARGAS, I. 1978. *Antiguas Formaciones y Modos de Producción Venezolanos*. Monte Ávila Editores, Caracas, p. 289.
- 2005. *Las edades de Guayana: arqueología de una quimera. Santo Tomé y las misiones capuchinas católicas 1595-1817*. Caracas: Monte Ávila.
- SANTANA, A. 1991. *La cuestión científica y tecnológica en el Amazonas*. Cendes, Universidad Central de Venezuela, Caracas, p. 391.
- SANTOS J. C. y CANNATELLA, D. C. 2011. Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs. *PNAS* 108: 6175–6180.
- SANTOS J. C., COLOMA, L. A. y CANNATELLA, D. C. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *PNAS* 100:12792–12797.
- SANTOS, J. C., COLOMA, L. A., SUMMERS, K., CALDWELL, J. P., REE, R. y CANNATELLA, D. C. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biol* 7, e56. doi: 10.1371/journal.pbio.1000056.
- SANTOS, J. C., TARVIN, R. D., y O'CONNELL, L. A. 2016. A Review of Chemical Defense in Poison Frogs (Dendrobatidae): Ecology, Pharmacokinetics, and Autoreistance. En: B. A. Schulte *et al.*, (eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*, 305-337. Springer International Publishing Switzerland.
- SANTOS, J. C. ATLAS OF THE CALLS OF POISON FROGS – ST JOHN'S UNIVERSITY, [HTTP://WWW. JCSANTOSRESEARCH.ORG/DATA_WEB](http://www.jcsantosresearch.org/data_web), p. 100.
- SANTOS, J. O. S., POTTER, P. E., REIS, N. J., HARTMANN, L. A., FLETCHER, I. R. y MCNAUGHTON, N. J., 2003. Age, source, and regional stratigraphy of the Roraima Supergroup and Roraima-like outliers in northern South America based on U-Pb geochronology. *Geological Society of America Bulletin*, 115: 331-348.
- SAPORITO, R. A., GARRAFFO, H. M., DONNELLY, M. A., EDWARDS, A. L., LONGINO, J. T. y DALY, J. W. 2004. Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *PNAS* 101: 8045–8050.
- SAPORITO, R. A., ISOLA, M., MACCACHERO, V. C., CONDON, K. y DONNELLY, M. A. 2010. Ontogenetic scaling of poison glands in a dendrobatid poison frog. *Journal of Zoology* 282: 238–245.
- SAPORITO, R. A., DONNELLY, M. A., SPANDE, T. F., GARRAFFO, H. M. 2012. A review of chemical ecology in poison frogs. *Chemoecology* 22: 159–168.
- SARMIENTO, G. 1990. *Las Sabanas Americanas: Aspecto de su biogeografía, ecología y utilización*. CIELAT, Universidad de Los Andes, Mérida.
- SASTRE, C. 1977. Considérations phytogéographiques sur les formations ouvertes guyanaises. *Actes coll. Biogeogr. Amer. Latine E. N.S.* 1976: 67-74.
- 1980. Fragilité des écosystèmes guyanais: quelques exemples. *Adansonia*, série 2, 19: 435-449.
- 1982. Notion de climax en régions néotropicales: quelques exemples. *Adansonia*, série 2, 19: 117-123.
- 1984. Essai sur l'origine de quelques espèces synanthropiques de Guyane et des Antilles. *C. R. Soc. Biogeogr.* 60: 125-129.
- 1987. Studies on the flora of the Guianas 30. Considérations phytogéographiques sur les Ochnácees guyanaises. *C. R. Soc. Biogeogr.* 67 (3): 89-97.
- SASTRE, C. y GRANVILLE, J. J. 1975. Observations phytogéographique sur les inselbergs du Bassin supérieur du Maroni. *C. R. Soc. Biogeogr.* 444: 7-15.
- SAUNDERS, P. T. y HO, M. W. 1981. On the increase in complexity in evolution II. The relativity of complexity and the principle of maximum of increase. *J. Theor. Biol.* 90: 515-530.
- SAURO, F., DE VIVO, A., PICCINI, L. y VERGARA, F., 2014. Nelle case degli dei, le grotte dell'Auyan Tepui. *Speleologia* 71: 40–48.
- SAURO, F., CAPPELLETTI, M., GHEZZI, D., COLUMBU, A., PEIYING, H., ZOWAWI, H. M., CARBONE, C., PICCINI, L., VERGARA, F., ZANNONI D. y DE WAELE, J. 2018. Microbial diversity and biosignatures of amorphous silica deposits in orthoquartzite caves. *Scientific Reports* 8: 17569.
- SAVITZKY, A. H., MORI, A., HUTCHINSON, D. A., SAPORITO, R. A., BURGHARDT, G. M., LILLYWHITE, H. B. y MEINWALD, J. 2012. Sequestered defensive toxins in tetrapod vertebrates: principles, patterns, and prospects for future studies. *Chemoecology* 22: 141–158.
- SHETLER, S. G. 1974. Sarraceniales. *Encyclopaedia Britannica*, 15th Ed. London.
- SCHIMPER, A. F. W. 1935. *Phytogeography upon a physiological basis*. Third revised and enlarged edition edited by Dr. F. C. von Faber, Gustav Fischer, Jena, 1: xx, p. 588.
- SCHNEIDER, E. D. y KAY, J. J. 1994a. Complexity and thermodynamics: Towards a new ecology. *Futures* 26: 626-647.
- 1994b. Life As A Manifestation of the Second Law of Thermodynamics. *Math. Comput. Model.* 19: 25–48.
- SCURA, A. y BARREAT, F. 1994. Características del paisaje. In Nelda Dezzio (ed.), *Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana*: 5-25. *Scientia Guianae*, Vol. 4, Ediciones Tamandua, Caracas.
- SCHAAN, D. P. 2008. The nonagricultural chiefdoms of Marajó Island. In H. Silverman, W. Isbell (ed.), *The handbook of South American archaeology*: 339–57. New York: Springer.
- SCHMIDT, A. M. 2006. *Fray Cesáreo de Armellada OFM Cap. und die Pemón-Sprache Ein Beitrag zur Missionslinguistik in Venezuela*. Inauguraldissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktor der Philosophie (Dr. phil.), UNIVERSITÄT Trier FACHBEREICH II Sprach- und Literaturwissenschaft, p. 206.

- SCHMIDT-NIELSEN K. 1997. *Animal Physiology: adaptation and environment*. 5th ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SCHNEIDER, E. D. y KAY, J. J. 1994a. Complexity and thermodynamics: Towards a new ecology. *Futures* 26: 626-647.
- 1994b. Life As A Manifestation of the Second Law of Thermodynamics. *Math. Comput. Model.* 19: 25-48.
- SCHNEIDER, F., KALLIS, G. y MARTINEZ-ALIER, J. 2010. Crisis or opportunity? Economic degrowth for social equity and ecological sustainability. *J. Clean Prod.* 18: 511-518.
- SCHNUCKER, T. H. y LINNEMANN, G. 1959. Carnivorie. In Ruhland, W. (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie 11: Heterotrophie*: 253-263. Berlin, Giittingen, Heidelberg.
- SCHOLANDER, P. F. 1966. Evolution of climatic adaptation in homoiotherms. In Bresler, J. B. (ed.), *Human Ecology*: 15-26. Addison-Wesley, Massachusetts.
- SCHOMBURGK, R. H. 1840a. Report of the Third Expedition into the interior of Guayana, comprising the journey to the sources of the Esequibo, to the Caruma Mountain and to Fort San Joaquín, on the Rio Branco, in 1837-1838. *The Journal of the Royal Geographical Society of London* 10(2): 157-190.
- 1840b. Journey from Fort San Joaquim, on the Rio Branco, to Roraima, and thence by the Rivers Parima and Merewari to Esmeralda, on the Orinoco, in 1838-9. *The Journal of the Royal Geographical Society of London* 10 (2): 191-247.
- 1840c. Journey from Esmeralda, on the Orinoco, to San Carlos and Moura on the Rio Negro, and thence by Fort San Joaquim to Demerara, in the Spring of 1839. *The Journal of the Royal Geographical Society of London* 10 (2):248-267.
- 1840d. *A description of British Guiana, Geographical and Statistical*. Simpkin, Marshall and Co., London, p. 155.
- 1841a. Memoir of Robert Hermann Schomburgk. In *The Naturalist's Library*, Vol. III: 17-80, W. H. Lizars, 3, St. James' Square, Edinburgh; Highley, 32, Fleet Street, London, con 30 láminas.
- 1841b. *Twelve views of the interior of Guiana from Drawings Executed by Charles Bentley, after sketches taken during the expedition carried on in the years 1835 to 1839, under the direction of the Royal Geographical Society of London*. Ackermann and Co., London.
- 1841c. *The Natural History of the Fishes of Guiana Part I*. En: *The Naturalist's Library*, Vol. III: 81-263, W. H. Lizars, 3, St. James' Square, Edinburgh; Highley, 32, Fleet Street, London, con 30 láminas.
- 1841d. *Robert Hermann Schomburgk's Travels in Guiana and on the Orinoco during the years 1835-1839*. Edited by Otto A. Schomburgk. With a preface by Alexander von Humboldt together with his Essay on some important astronomical positions in Guiana. Published by Georg Wigand, Leipzig,. Georgetown: The Argosy Company.
- 1843a. Notas explicativas al texto de *Discovery of the Large, Rich, and Beautiful Empire of Guiana* por Sir W. Raleigh. Impreso por Hakluyt Society, London, p. 240.
- 1843b. *Journal of an Expedition from Pirara to the upper Corentyne and from thence to Demerara, executed by order of her Majesty's Government and under the command of Robert Schomburgk*. Manuscrito depositado en el British Museum, Ms. 34.205 b. 27, p. 146.
- SCHOMBURGK, RICHARD 1848. *Travels in British Guiana during the year 1840-1844, Carried out under the Commission of his Majesty the King of Prusia*, Leipzig, 2 Vols.
- SCHOPE, J. W. 2000. *Cradle of Life. The Discovery of Earth's Earliest Fossils*. Princenton University Press, p. 365.
- SCHOPP, J. M. 1970. Relation of floras of the Southern Hemisphere to continental drift. *Taxon* 19: 657-674.
- SCHRÖDINGER, E. 1945. *What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell*. The University Press, Cambridge, UK.
- SCHUBERT, C. y BRICEÑO, H. O. 1987. Origen de la topografía tepuyana: una hipótesis. *Pantepui* 2: 11-14.
- SCHUBERT, C. y FRITZ, P. 1985. Radiocarbon ages of peat, Guayana Highlands Venezuela. *Naturwissenschaften* 72: 427-429.
- SCHUBERT, C. y O. HUBER. 1989. *La Gran Sabana. Panorámica de una región*. Cuadernos Lagoven. Caracas, p. 107.
- SCHUBERT, C.; BRICEÑO, H. O. y FRITZ, P. 1986. Paleoenvironmental aspects of the Caroní-Paragua river basin southeastern Venezuela. *Interciencia* 11: 278-289.
- SCHULTZ, M., POREMSKI, S. y BUDEL, B. 2000. Diversity of rock-inhabiting cyanobacterial lichens: studies on granite Inselbergs along the Orinoco and in Guyana. *Plant Biol.* 2: 482-495.
- SCHUSTER, R. M. 2002. Austral Hepaticae II. *Nova Hedwigia Beiheft* 119: 1-606.
- SCHWARTZ, I. R., PAPPAS, G. D. y BENNETT, M. V. 1975. The fine structure of electrocytes in weakly electric teleosts. *J. Neurocytol.* 4: 87-114.
- SCHWARTZMAN, D. W. 1999. *Life, Temperature, and the Earth: The Self-Organizing Biosphere*. Columbia University Press, New York.
- SCHWARTZMAN, D. W. y VOLK, T., 1989 Biotic enhancement of weathering and the habitability of Earth, *Nature* 340: 457-460.
- SCOTSE, C. R., 2001. *Atlas of Earth History*. PALEOMAP Project, Arlington, Texas, p. 52.
- SECKBACH, J. 1999 (ed.). *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- SEIJAS, H. 1972. El susto como categoría etiológica. *Acta Científica Venezolana* 22(3): 176-178.
- SEÑARIS, J. C., MACCULLOCH, R. 2005. Reptiles. In *Checklist of the Terrestrial Vertebrates of the Guiana Shield*, Hollowell, T. y Reynolds, R. P. (eds). *Bulletin of the Biological Society of Washington*, no. 13.
- SEÑARIS, J. C., AYARZAGÜENA, J. y GORZULA, S. 1996. Revisión taxonómica del género *Stefania* (Anura; Hylidae) en Venezuela, con la descripción de cinco nuevas especies. *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana* 7: 1-55.
- SEÑARIS, J. C. y ROJAS-RUNJAIC, F. J. M. 2019. Amphibians and reptiles. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris, C. (eds.), *Biodiversity in Pantepui*: 263-298. Elsevier Inc., Academics Press.
- SEPKOSKI, J. J. JR. 1979. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Palaeobiology* 5: 223-251.
- SEVERI, C. 2009. L'univers des arts de la mémoire: Anthropologie d'un artefact mental. *Annales, Histoire, Sciences Sociales* 64 (2): 463-497.
- 2012. The arts of memory: Comparative perspectives on a mental artifact. *Journal of Ethnographic Theory* 2 (2): 451-85.
- SHANNON, C. E. 1948a. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27(3): 379-423.
- 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27(4): 623-656.
- SHANNON, C. y WIENER, N. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois, Urbana, III, pp. 1-215.
- SHI, H., QI, X., ZHONG, H., PENG, Y., ZHANG, X., MA, R. Z., et al., 2013. Genetic evidence of an East Asian origin and paleolithic northward migration of Y-chromosome haplogroup N. *PLoS One* 8(6):e66102. doi: 10.1371/journal.pone.0066102 PONE-D-13-08975 [pii]. PMID: 23840409.
- SILVA, M., ARREDONDO, I., ARRIJOA, S., CHADI, N., LORETO, A. y MOLINA, E. 2004. Determinación de factores epidemiológicos clínicos en personas expuestas al mercurio en dos poblaciones del Bajo Caroní, Estado Bolívar, Venezuela (2000-2001). *Geominas* 32(34):19-22.
- SILVERA, K. y LASSO, E. 2016. Ecophysiology and Crassulacean Acid Metabolism of Tropical Epiphytes. In G. Goldstein y L. S. Santiago (eds.), *Tropical Tree Physiology*: 25-43. Springer International Publishing Switzerland.
- SILVERSTONE, P. A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County Science*, p. 55.
- SIMONE, L. R. L., 2010. A new genus and species of caenid from the Amazon rainforest, Brazil (Pulmonata: Helicoidea). *Journal of Conchology*, 40: 149-161.
- SIMPSON, B. B. 1978. Quaternary biogeography of the high montane areas of South America. In Duellman, W. E. (ed.), *The South America Herpetofauna. Its Origins, Evolution and Dispersal*. University Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- SIMPSON, B. B. y HAFFER, J. 1978. Speciation patterns in the amazonian forest biota. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 497-518.
- SINNOTT, E. y BAILEY, I. 1915. Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany* 2(1): 1-26.
- SIPMAN, H. J. M. 1992. Results of lichenological and bryological exploration of Cerro Guaiquinima (Guayana Highland, Venezuela). *Tropical Bryology* 6: 1-31.
- 2002. The significance of the Northern Andes for lichens. *The Botanical Review* 68 (1): 88-99.
- SIPMAN, H. J. M. y AUBEL, R. J. M. VAN. 1992. New Parmeliaceae (Lichenes) from the Guianas and surrounding. *Mycotaxon* 44: 1-12.
- SIPMAN, H. J. M. y APTROOT, A. 1992. Results of a botanical expedition to Mount Roraima, Guyana II: Lichens. *Tropical Bryology* 5: 79-107.
- SIPMAN, H. J. M. y HARRIS R. C. 1989. Lichens. In Lieth, H. y M. J. A. Werger (eds), *Tropical rain forest ecosystems*: 302-308. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- SIPMAN, H. J. M., HEKKING, W. y AGUIRRE-C., J. 2008. *Checklist of lichenized and lichenicolous fungi from Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales-Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Biblioteca José Jerónimo Triana No. 20, Bogotá.
- SKOG, J. E., ZIMMER, E. y MICKEL, J. T. 2002. Additional support for two subgenera of *Anemia* (Schizaeaceae) from data for the chloroplast intergenic spacer region trnL-F and morphology. *Amer. Fern J.* 92: 119-130.
- SMITH, A. P. 1994. Introduction to Tropical alpine environments. In Rundel P. W., Smith A. P. y Meinzer F. C. (eds.), *Tropical alpine environments*: 1-20. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SMITH, A. R. 1972. Comparison of fern and flowering plant distribution with some evolutionary interpretations for ferns. *Biotropica* 4(1): 4-9.
- SMITH, A. R. 1985. *Pteridophytes of Venezuela, an annotated list*. University of California, Berkeley, p. 254.
- SMITH, A. R., PRYER K. M., SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., SCHNEIDER, H. y WOLF P. G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55 (3): 705-731.
- SMITH, D. C. 1962. The biology of lichen thalli. *Biological Review* 37: 537-570.
- SMITH, L. B. 1986. Revision of the Guayana Highland Bromeliaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73(4): 689-721.
- SMITH, N. P. 2002. Lentibulariaceae. En Mori, S. A., G. Cremers, C. Gracie, J. J. de Granville, S. V. Heald, M. Hoff, y J. D. Mitchell (eds.). *Guide to the vascular*

- plants of central French Guiana: Part 2. Dicotyledons. *Mem. New York Bot. Gard.* 76 (2): 397-398.
- SMITH W. K. y GELLER G. N. 1980. Leaf and environmental parameters influencing transpiration: theory and field measurements. *Oecologia* (Berl) 46: 308-313.
- SNOW, B. K. 1972. A field study of the calbird *Perissocephalus tricolor*. *Ibis* 114: 139-162.
- SNOW, D. W. 1961. Notes on the behavior of three Cotinidae. *Auk* 78: 153-157.
- 1981. Tropical frugivorous birds and their food plant: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- SNOW, D. W. 1982. *The Cotingas*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- 2019. Rose-collared Piha (*Lipaugus streptophorus*). En: del Hoyo, J. Elliot A., sargatal, J. Christie, D. A. y de Juana E. (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- SNYDER, A. M. 2018. *Biodiversity and Evolution in The Guiana Shield, South America*. PhD Electronic Theses and Dissertations. 911. University of Mississippi. <https://egrove.olemiss.edu/etd/911>
- SOCIEDAD VENEZOLANA DE ESPELEOLOGÍA (1970), (Vol. III, No. 1; MI 15-25).
- SOTA, E. R. DE LA 1966. Revision de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L. *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 10: 69-186.
- SPANGLER, P. J. y FAITOUTE, R. A., 1991. A new genus and species of Neotropical water beetle, Jolyelmis auyana from a Venezuelan Tepui (Coleoptera, Elmidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104(2): 322-327.
- SPAZSSKY, B., RICHMOND, R. C., PEREZ-SALAS, S., PAVLOSKY, O., MOURÃO, C. A., HUNTER, A. S., HOENIGSBERG, H., DOBZHANSKY T. y AYALA, J. A. 1971. Geography of the sibling species relatd to *Drosophila willistoni*, and of the semispecies of the *Drosophila paulistorum* complex. *Evolution* 25: 129-143.
- SPRACKLEN, D. V., ARNOLD, S. R. y TAYLOR, C. M. 2012. Observations of increased tropical rainfall preceded by air passage over forests. *Nature* 89: 282-5.
- SPRACKLEN, D. V. y GARCIA-CARRERAS, L. 2015. The impact of Amazonian deforestation on Amazon basin rainfall *Geophys. Res. Lett.* 42 21.
- SPRUCE, R. 1908. *Notes a Botanist on the Amazon and Andes*. Edited and condensed by A. R. Wallace, 2 volumes, lii + 518, xii + 542 pages. London: MacMillan and Co., Limited.
- STABENTHEINER, A., 1988. Correlations between hearing and sound production in piranhas. *Journal of Comparative Physiology A* 162: 67-76.
- STAINFORTH, R. M. 1966. Occurrence of pollen and spores in the Roraima Formation of Venezuela and British Guiana. *Nature* 210: 292-294.
- STALLAERT, CH. 2017. Transculturación, transmodernidad y traducción. Una mirada latinoamericana sobre la Europa del siglo XXI. *Cuadernos de Literatura* 21: 131-152.
- STEEGE, H., LILWAH, R., EK, R., VAN DER HOUT, P., THOMAS, R., VAN ESSEN, J. y JETTEN, V. 1999. *Composition and diversity of the rain forest in Central Guyana*. Tropenbos Guyana, Reports 99-2: 1-51.
- STEVEN, E. D., y R. K. JOSEPHSON. 1977. Metabolic-rate and body temperatura in singing katydids. *Physiol. Zool.* 50: 31-42.
- STEWART, J. R., LISTER, A. M., BARNES, I. y DALÉN, L. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 661-671.
- STEYERMARK, J. 1966. Contribuciones a la flora de Venezuela, parte 5, 1: Notas sobre la Flora del Roraima; 2: Notas sobre la Flora del Monte Duida; 3: Flora del Ptari tepuy. "Acta Botánica Venezolana, 1(3/4):1-104.
- 1967. Flora del Auyan-tepui. *Acta Botánica Venezolana*. 2 (5-8): 5-370.
- 1974. The Summit Vegetation of Cerro Autana. *Biotropica* 6(1):7-13.
- 1975. Informe sobre la flora del Cerro Autana. *Acta Botanica Venezolana* 10(1- 4): 219 -233.
- 1979a. Flora of Guayana Highland: Endemicity of the Generic Flora of the Summits of the Venezuela Tepuis. *Taxon* 28(1, 2/3):45-54.
- 1979b. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. In K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*: 115-221. Academic Press London, New York, Toronto.
- 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. In G. T . Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*: 182-220. Columbia University Press, New York.
- 1983. Félix Cardona Puig. *Natura* 74: 35-36.
- 1984. Flora of the Venezuelan Guayana. Part I. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 297-340.
- 1986. Speciation and endemism in the flora of the Venezuelan tepuis. In F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical biogeography*: 317-373. Oxford Univ. Press, New York.
- STEYERMARK, J. y BREWER-CARÍAS, CH. 1976. La vegetación del Macizo de la cima de Jaua. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 32(132-133): 179-405.
- STEYERMARK, J. A. y DUNSTERVILLE, G. C. K. 1980. The lowland floral element of the summit of Cerro Guaiquinima and other cerros of the Guayana Highlands of Venezuela. *J. Biogeogr.* 7: 285-303.
- STEYERMARK, J. A. y HOLST, B. K. 1989. Flora of the Venezuelan Guayana VII. Contribution to the Flora of the Cerro Aracamuni, Venezuela. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 945-992.
- STEYERMARK, J. A. y B. MAGUIRE. 1984a. Informe Preliminar sobre la Flora del Cerro Marutani. *Acta Botánica Venezolana* 14(3): 91-117.

- STEYERMARK, J. y MAGUIRE, B. 1984b. Flora de la Guayana venezolana. *Acta Botánica Venezuelica*, 14(3): 3, 5-89, 91-117.
- STEYERMARK, J. A., BERRY, P. E. y HOLST, B. K. (eds.) 1995-2005. *Flora of the Venezuelan Guayana* (9 vols.). Missouri Botanical Garden Press. St. Louis.
- STONIER, T. 1986a. Towards a new theory of information. *Telecom. Policy* 10(4): 278-281.
- 1986b. What is information? In M. A. Bramer (ed.), *Research and Development in Expert Systems III*: 217-230, Cambridge University Press.
- 1996. Information as a basic property of the universe. *Biosystems* 38: 135-140.
- 2007. Information and Entropy. *Geothermia* 20(1): 54-64.
- STOTZKY, G., GALLORI, E. y KHANNA, M., 1996. Transformation in soil. In A. D. L. Akkermans, J. D. Van Elsas, F. J. De Bruijn (eds.), *Molecular Microbial Ecology Manual*: 1-28. Kluwer Academia Publishers, Dordrecht.
- STREET-PERROTT, F. A., HUANG, Y., PERROTT, R. A., EGLINTON, G., BARKER, P., BEN KHELIFA, L., HARKNESS, D. A. y OLAGO, D. 1997. Impact lower atmospheric CO₂ on tropical mountain ecosystems: carbón-isotope evidence. *Science* 278: 1422-1466.
- STUMM, W. 1992. *The Chemistry of the Solid-Water Interface*. John Wiley y Sons, New York.
- SUMMERS K. y CLOUGH M. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *PNAS* 98: 6227-6232.
- SUNDBERG, B. EKBLAD, A. NÄSHOLM, T. y PALMQVIST, K. 1999. Lichen respiration in relation to active time, temperature, nitrogen and ergosterol concentrations. *Functional Ecology* 13: 119-125.
- SUNDUE, M., VASCO, A., y MORAN, R. 2011. Cryptochlorophyllous spores in ferns: Nongreen spores that contain chlorophyll. *International J. of Plant Sciences* 172: 1110-1119.
- SUSSMAN, R. W. (ed.) 1997. *The Biological Basis of Human Behavior*. Simon and Schuster, Boston.
- SUSSMAN, R. W. y MARSHACK, J. L. 2010. Are humans inherently killers? *Global Nonkilling Working Papers* 1: 7-28.
- SVE, 1976a. Catastro Espeleológico de Venezuela, AM-11, Cueva del Cerro Autana. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7(13): 81-85.
- SVE, 1976b. Ascenso al Cerro Autana, Territorio Amazonas. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7(13): 114-116.
- 1976c. Catastro Espeleológico de Venezuela, BO-1, Sima Mayor de Sarisariñama; BO-2, Sima Menor de Sarisariñama, y BO-3, Sima de la Lluvia de Sarisariñama. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7(13): 86-100.
- SWAIN, T. 1978. Plant-animal coevolution: a synoptic view of the Paleozoic and Mesozoic. In Harborne, J. B. (ed.), *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*: 3-19. Academic Press, London New York San Francisco.
- SWAN, H. 1974. *Thermoregulation and bioenergetics: patterns for vertebrate survival*. American Elsevier.
- SYDENHAM, P. H. y FINDLAY, G. P. 1973. The rapid movement of the bladder of the *Utricularia* sp. *Australian Journal of Biological Sciences* 26: 115-1126.
- SZCZERBAN, E. y GAMBA, J., 1973. Cuevas y simas en areniscas Precámbricas de la Formación Roraima, Territorio Federal Amazonas y Estado Bolívar, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 4(2): 226.
- SZCZERBAN, E. y URBANI, F. 1974. Carsos de Venezuela. Parte 4. Formas cársicas en areniscas precámbricas del Territorio Federal Amazonas y Estado Bolívar. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 5: 27-54.
- ŠMÍDA, B., AUDY, M., MAYORAL, F. y CARNICERO, L. A., 2004. Chimantá 2004 Expedition, or discovering of the Cueva Charles Brewer – the largest quartzite cave in the world. *Spravodaj Slovenskej speleologickej spoločnosti* 35(2): 3-14.
- ŠMÍDA, B., AUDY, M. y MAYORAL, F., 2005a. Cueva Charles Brewer – la plus importante grotte du monde creusée dans les quartzites (massif du Chimantá, Venezuela). *Spelunca* 97: 27-35.
- 2005b. Cueva Charles Brewer: Largest quartzite cave in the world. *NSS News*, 13-31.
- ŠMÍDA, B., BREWER-CARÍAS, CH. y AUDY, M. 2005. Speleexpedície do vnútra masívu Chimantá (Venezuela) v roku 2004. Cueva Charles Brewer – Najväčšia kvarcitová jaskyňa sveta. *Bulletin of the Slovak Speleological Society* 2: 1-190.
- ŠMÍDA, B., BREWER-CARÍAS, CH., AUDY, M., MAYORAL, F., VLČEK, L., AUBRECHT, R., LÁNCZOS, T. y SCHLÖGL, J., 2008. The longest quartzite caves of the world: Cueva Ojos de Cristal (16.1 km) and Cueva Charles Brewer (4.8 km) and other giant caves on Venezuela table-mountains tepuy Roraima and Chimantá discovered by our 7 expeditions in 2002 – 2007. In *Spelunca Mémoires, Vercors 2008 Proceedings, IVth European Speleological Congress, Fédération française de spéléologie* 33: 239-243.
- ŠMÍDA, B., BREWER-CARÍAS, CH., AUDY, M., MAYORAL, F., VLČEK, L., BAKŠIĆ, D. y STANKOVIČ, J., 2009. About the Charles Brewer Cave System (Venezuela) – the second largest quartz cave in the world, Cueva Muchimuk-Colibri. *Jaskinie*, 57 (4): 12-16.
- ŠMÍDA, B., BREWER-CARÍAS, CH., AUDY, M., MAYORAL, F., BAKŠIĆ, D., VLČEK, L. y STANKOVIČ, J., 2010. Churi-Tepui Cave System: Inside the second largest quartzite cave in the world. *National Speleological Society News* 68: 16-23.
- TAKAHASHI, K. 1944. Die Baum- und Waldgrenze im Hida-Gebirge (Japanische Nordalpen). Ein Beitrag zur Baum-und Waldgtrenze Ostasiens. *Jpn. J. Bot.* 13: 269-343.

- TAKAHASHI, M. 1944. Studies on the system of plant-ecology based on field investigations made in Northern East-Asia. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo*, Section III, Botany 5(5), p. 427.
- TARBLE DE SCARAMELLI, K. y SCARAMELLI F. 2010. El arte rupestre y su contexto arqueológico en el Orinoco Medio, Venezuela. In E. Pereira y V. Guapindaía (eds.), *Arqueología Amazónica*: 285-315. Belém: Museo Paraense Emilio Goeldi.
- TARBLE DE SCARAMELLI, K. y SCARAMELLI F. 2012. Recent rock art research in Venezuela. In P. Bahn, N. Franklin y M. Strecker (eds.), *Rock art studies: news of the world IV*: 329-37. Oxford: Oxbow.
- TARBUCK, E. J. y LUTGENS, F. K. 2003. *Earth. An Introduction to Physical Geology*. 6th ed., Prentice Hall, Inc., Madrid, p. 540.
- TARDY, C., KOBILSEK, B., ROQUIN, C., y PAQUET, H. 1990. Influence of peri-Atlantic climates and paleoclimats on the distribution and mineralogical composition of bauxites and ferricretes. In *Geochemistry of the Earth's Surface and of Mineral Formation*: 179-182, 2nd International Symposium. CNRS/ORSTOM, Provence, France.
- TARDY, Y. 1992. Geochemistry and evolution of lateric landscapes. In Chesworth, W. (ed.), *Weathering Soils and Paleosols*: 408-443. Elsevier, London.
- TATE, G. H. H. 1930. Notes on the Mount Roraima Region. *Geogr. Rev.* 21: 53-68.
- 1932a. Life zones at Mount Roraima. *Ecol.* 13: 235-257.
- 1932b. A new 'lost world'. *Nat. Hist.* 2: 107-120.
- 1939a. The Mammals of the Guiana Region. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 76: 151-229.
- 1939b. Auyantepui. Notas sobre la expedición Phelps. *Bol. Soc. Ven. Ci. Nat.* 5 (36): 96-125.
- TATE, G. H. H. y HITCHCOCK C. B. 1930. The Cerro Duida Region of Venezuela. *The Geographical Review* 20 (1) 3: 1-52.
- TAVERA-ACOSTA, B. 1905. *Anales de Guayana*. Volumen I, Ciudad Bolívar. Tipografía La Empresa.
- TAYLOR, D. 2012. Transculturating transculturation. *Performing Arts Journal* 13(2): 90-104.
- TAYLOR, K. I. 1974. *Sanuma Fauna Prohibitions and Classifications*. Monografía No. 18, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, p. 138.
- TAYLOR, P. 1967. Lentibulariaceae. En B. Maguire y colaboradores, The Botany of the Guayana Highland part 7. *Mem. New York Bot. Gard.* 17(1): 1-439.
- 1989. The genus *Utricularia* - a taxonomic monograph. *Kew Bull. Add. Ser. XIV*: 1-724.
- 1999. Lentibulariaceae. In Steyermark, J. A. Berry, P. E., Yatskievych, K. y Holst, B. K. (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana* 5: 782-803.
- TAYLOR, S. E. 1975. Optimal leaf form. En aates, D. M. y Schmerl, R. B. (eds.), *Perspectives in Biophysical Ecology, GEcological Studies* 12: 73-86. Springer-Verlag, Berlin, p. 609.
- TAYLOR, T. N., TAYLOR, E. L. y KRINGS, M. 2009. *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*, Amsterdam, Academic Press, p. 895.
- TEMPLE, K. L. y COLMER, A. R.. 1951. The autotrophic oxidation of iron by a new bacterium: *Thiobacillus ferrooxidans*. *Journal of Bacteriology* 62: 605-611.
- TERÁN-MANTOVANI, E. 2016. Extractivismo, desarrollo y cambio climático, ¿hacia dónde marcha la Revolución Bolivariana en plena crisis ambiental global? En Griffon-Briceno, D. (ed.), *Narrativas contrahegemónicas de la crisis climática*. Amalivaca Editores. Fundación de Educación Ambiental, Caracas, Venezuela., pp. 87-129.
- TESSERA, M. y HOELZER, G. A. 2013. On the thermodynamics of multilevel evolution. *Biosystems* 113: 140-143.
- THOMAS, C. F. 2007. A sixth mass extinction? *Nature* 450: 349.
- THOMAS, D. J. 1983. Los Pemón. En: *Los Aborígenes de Venezuela*, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Monografía 29: 303-379. Caracas.
- THOMAS, R. J. 2002. The costs of singing in nightingales. *Anim. Behav.* 63: 959-966.
- THOMPSON, F. G., 2008. The clausiliid landsnail genus Columbinia in Venezuela, and the description of a new species (Gastropoda: Pulmonata: Stylommato-phora: Clausiliidae: Neniinae). *Archiv für Molluskenkunde* 137: 127-132.
- THOMPSON, S, P. 1898. *D'Electricité Magnetisme*. J. Fritsch Editeur, Librairie Industrielle, Paris, p. 695.
- TING, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 36: 595-622.
- TOPORSKI, J. K. W., STEELE, A., WESTALL, F., THOMAS-KEPRTA, K., L. y MCKAY, D. 2002. The simulated silicification of bacteria - New clues to the modes and timing of bacterial preservation and implications for the search for extraterrestrial microfossils. *Astrobiology* 2: 1-26.
- TORO E. 1905. *Delimitación de Venezuela con Guayana Británica: Por las selvas de Guayana desde el Atlántico hasta la Sierra de Parima*. Tipografía Herrera Iriyoyén & Ca., p. 289.
- TRESGUERRES, M., BUCK, J. y LEVIN, L. R. 2010. Physiological carbon dioxide, bicarbonate, and pH sensing. *Pflügers. Arch.* 460: 953-964.
- TRISCHLER, H. 2007. El antropoceno, ¿un concepto geológico o cultural, o ambos? *Desacatos* 54: 40-57.
- TROLL, C. 1968. The cordilleras of the Tropical Americas: aspects of climatic, phytogeographic and agrarian ecology. In Troll, C. (ed.), *Geo-ecology of the Mountainous Regions of the Tropical Americas*: 15-56. Bonn, Dummlers.
- 1973. The upper timberline in different climatic zones. *Arctic and Alpine Research* 5: A-3-A18.

- TRUJILLO F., PORTOCARRERO, M. y GÓMEZ, C. (eds.). 2008. *Plan de Manejo y Conservación de Especies Amenazadas en la Reserva de Biosfera El Tuparro: Delfines de Río, Manatíes, Nutrias, Jaguares y Tortugas del género Podocnemis*. Proyecto Pijiwi Orinoco (Fundación Omacha – Fundación Horizonte Verde), Forest Conservation Agreement, Bogotá, Colombia. 143 pp.
- TRUJILLO, F., LASSO, C., DIAZGRANADOS, M. C., FARINA, O., PÉREZ, L., BARBARINO, A., GONZÁLEZ, M. y USMA, J. 2010. Evaluación de la contaminación por mercurio en peces de interés comercial y de la concentración de organoclorados y organofosforados en el agua y sedimentos de la Orinoquia. In Lasso, C., Usma, J., Trujillo, F. y Rial, A. (eds.), *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco, bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*. 339-355. Bogotá: Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, WWF Colombia, Fundación Omacha, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Instituto de Estudios de la Orinoquia (Universidad Nacional de Colombia).
- TRYON, A. F. 1970. A monograph of the fern genus *Eriosorus*. *Contrib. Gray Herb. Harv.* 200: 54-174.
- TRYON, A. F. y B. LUGARDON. 1990. *Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies*. Springer-Verlag, New York.
- TRYON, R. M. 1972. Endemic areas and geographic speciation in tropical Americas ferns. *Biotropica* 4: 121-135.
- 1986. The biogeography of species, with special reference to ferns. *The Botanical Review* 52(2): 117-156.
- TRYON, R. M. y TRYON, A. F. 2012. *Ferns and Allied Plants: With Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York.
- TSCHUDY, R. H. y TSCHUDY, B. D. 1965. Modern fern spores of Rancho Grande, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 1(1): 9-72.
- TUBA, Z., CINTALAN, Z. y PROCTOR, M. C. F. 1996. Photosynthetic response of a moss, *Tortula ruralis*, ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration. *New Phytologist* 133: 353-361.
- TURKINGTON, A. V. y PARADISE, T. R., 2005. Sandstone weathering: a century of research and innovation. *Geomorphology* 67: 229-253.
- TWOMEY, E., MORALE, V. y SUMMERS, K. 2008. Evaluating condition-specific and asymmetric competition in a species-distribution context. *Oikos* 117(8): 1175-1184.
- TYLOR, E. B. 1977. *Cultura Primitiva, I. Los Orígenes de la Cultura*. Editorial Ayuso, Madrid, España, p. 387.
- UICN - THE WORLD CONSERVATION UNION, THE INTERNATIONAL WATER MANAGEMENT INSTITUTE (IWMI), THE RAMSAR CONVENTION BUREAU, THE WORLD RESOURCES INSTITUTE (WRI). 2003. *Watersheds of the World*. CD.
- UINOK-OOL, T., TAKEZAKI, N., SUKERNIK, R. I., NAGL, S. y KLEIN, J. 2002. Origin and affinities of indigenous Siberian populations as revealed by HLA class II gene frequencies. *Hum. Genet.* 110: 209-226.
- ULANOWICZ, R. E. 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *J. Theor. Biol.* 85: 223-245.
- ULANOWICZ, R. E. y HANNON, B. M. 1987. Life and the production of entropy. *Proc. R. Soc. Lond. B* 232: 181-192.
- UN, 2017. *The Sustainable Development Goals Report 2017*. <http://sdgactioncampaign.org/wp-content/uploads/2017/07/SustainableDevelopmentGoalsReport2017.pdf>
- URBAN, P., SABO, P., PLESNÍK, J., 2018. Non-equilibrium thermodynamics and development cycles of temperate natural forest ecosystems. *Folia Oecologica* 45: 61-71.
- URBANI, F. 1976a. Comentarios generales y estado actual de los estudios de las formas cársicas de las cuarcitas del Grupo Roraima. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 7 14: 289-293.
- 1976b. Ópalo, calcedonia y calcita en la cueva del Cerro Autana (Am.11), Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7(14): 129-145.
- 1996. Espeleotemas de ópalo de origen biogénico en cavidades desarrolladas en rocas silíceas. Bolívar y Apure (abs). 46° Conv. Ann. AsoVAC, Barquisimeto, *Act. Cient. Venez.* 47, supl. I.
- URBANI, F. y SZCZERBAN, E. 1974. Venezuelan caves in non-carbonate rocks: a new field in karst research. *National Speleological Society News* 12 (32): 233-235.
- URBANI, F. y PÉREZ-MARCHELLI, H. 1992. Bibliografía de Vicente Marcano. (1848 -1891). *Boletín de la Academia Nacional de Historia* 299: 196 -207.
- 2019. Vicente Marcano (1848-1891). Su vida y sus obras en las Ciencias de la Tierra. *Boletín de la Academia Nacional de la Ingeniería y el Hábitat* 43: 219-419.
- URBANI, F., COMPÈRE PH. y WILLEMS L., 2005. Opal-a speleothems of Wei-Assipu-Tepui, Roraima Province, Brazil. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 39: 21-26.
- VAL, A. L. y ALMEIDA-VAL, V. M. F. DE 2001. *Fishes of the Amazon and their environment physiological and biochemical aspect*. Berlin-New York, Springer, xi, p. 224.
- VALENTINE, J. W. 1973. *Evolutionary palaeocology of the marine biosphere*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

- VAN DER ENT, R. 2010. Origin and fate of atmospheric moisture over continents. *Water Resour. Res.* 46 W09525.
- VAN DER HAMMEN, T. 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding áreas during the Pleistocene. *Geol. Mijbouwks.* 51: 641-643.
- 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- 1982. Paleocology of tropical South America. En: Prance, G. T. (ed.) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- VAN DER HAMMEN, T. y ABSY, M. L. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 247-261.
- VAN DER HAMMEN, T. y HOOGHIESTR, H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Sci. Rev.* 19: 725-742.
- VAN GEEL, B. y VAN DER HAMMEN, T. 1973. Upper Quaternary vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 3-26.
- VANDENDRIESSCHE, T. ABDEL-MOTTALEB, Y., MAERTENS, C., CUYPERS, E., SUDAU, A., NUBBEMEYER, U., MEBS, D. y TYTGAT, J. 2008. Modulation of voltage-gated Na⁺ and K⁺ channels by pumiliotoxin 251D: a "joint venture" alkaloid from arthropods and amphibians. *Toxicon*. 51(3): 334-44.
- VANZOLINI, P. E. 2001. Paleoclimas y especiación en animales en América del Sur tropical. In *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, metodos aplicaciones*: 111-118. Instituto de Ecología Ecosur, UNAM. México, D. F.
- VANZOLINI, P. E. y WILLIAMS, E. E. 1970. South Smerica anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysrolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. São Paulo* 19: 1-298.
- VARESCHI, V. 1958. Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 3. *Hymenophyllopsis universitatis*, a new species endemic to Guayana and its relatives. *Acta Biol. Venez.* 2 (15): 151-162.
- 1968. *Helechos*. En: Flora de Venezuela, Vol. I, Lasser T. (ed.), págs. 473-1033. Edición Especial del Instituto Botánico, Talleres Gráficos Universitarios, Mérida, Venezuela.
- 1973. Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela. Núm. 3 Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 8: 177-245.
- 1986. Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. In Huber, O. (ed.), *La Selva Nubla de Rancho Grande*: 171-187. Acta Científica Venezolana, Caracas.
- 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas, p. 306.
- VARGAS-RAMÍREZ, M., MARAN, J., FRITZ, U. 2010. Red- and yellow-footed tortoises, *Chelonoidis carbonaria* and *C. denticulata* (Reptilia: Testudines: Testudinidae), in South American savannahs and forests: do their phylogeographies reflect distinct habitats? *Organisms Diversity and Evolution* 10: 161-172.
- VEGAS-VILARRUBIA, T., NOGUÉ, S. y RULL, V. 2012. Global warming, habitat shifts and potential refugia for biodiversity conservation in the neotropical Guayana Highlands. *Biological Conservation* 152: 159-168.
- VEGAS-VILLARUBIA, T., PAOLINI, J. E. y GARCIA-MIRAGAYA, J. 1988. Differentiation of some Venezuelan black-water rivers based upon physicol-chemical properties of their humic substances. *Biogeochemistry* 6: 59-77.
- VEILLON, J. P. 1989. *Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El Medio Ambiente*. Oscar Todmann Editores, Caracas, p. 118.
- VEIZER, J., GODDERIS, Y. y FRANÇOIS, L. M. 2000. Evidence for decoupling of atmospheric CO₂ and global climate during the Phanerozoic eon. *Nature* 408: 698-701.
- VENCES, M., KOSUCH, J., BOISTEL, R., HADDAD, C. F. B., LA MARCA, E., LÖTTERS, S. y VEITH, M. 2003. Convergent evolution of aposematic coloration in neotropical poison frogs: a molecular phylogenetic perspective. *Organ. Div. Evol.* 3: 215-226.
- VENTURA, A. 2016. Viajeros y naturalistas (s. XV-XIX, Europa-América) o cómo viajar sin precauciones por un tema torrentoso. *ELOHI Peuples indigènes et environnement* 9: 9-72.
- VERNADSKY, V. I. 1926. '*Biosfera [The biosphere]*' *Leninograd: Nauka*', traducido y reeimpreso en 1998, Springer Verlag, New York.
- VICENTINI, A., BARBER, J. C., ALISCIONI, S. S., GIUSSANI, L. M. y KELLOGG, E. A. 2008. The age of the grasses and clusters of origins of C₄ phothosynthesis. *Global Change Biology* 14: 2963-2977.
- VICTORIA, R. L., MARTINELLI, L. A., MORAES, J. M., BALLESTER, M. V., KRUCHE, A. V., PELLEGRINO, G., ALMEIDA, R. M. B. y RICHEY, J. E. 1998. Surface air temperatura variations in the Amazon region and its borders during this century. *Journal of Climate* 11: 1105-1110.
- VILORIA, A, L. y COSTA, M. 2019. Butterflies. In Rull V., Villarubia T. V., Huber O., Señaris (eds.), *C.Biodiversity in Pantepui*: 193-222. Elsevier Inc., Academics Press.
- VLASCENAU, L., SARBU, S. M., ENGEL, A. S. y KINKLE, B. K. 2000. Acidic cave-wall biofilms located in the Frasassi Gorge, Italy. *Geomicrobiol. J.* 17: 125-139.
- VLČEK L. 2010. Actual list of the longest quartzite caves in the world (25 longer than 1 km) (January, 2010). En: Simmert H. (ed.): *11th Symposium on Pseudokarst, Saupsdorf*, Germany, Book of Abstracts, pp. 43-44.

- VOICU, G., BARDOUX, M. y STEVENSON, R., 2001. Lithostratigraphy, geochronology and gold metallogeny in the northern Guiana Shield, South America: a review. *Ore Geology Reviews*, 18, 211-236.
- VON LUSCHAN, F. (1927). Voelker, Rassen, Sprachen: Anthropologische Betrachtungen. Deutsche Buchgemeinschaft, Berlin.
- VON RÜCKERT, G. y GIANI, A. 2004. Effect of nitrate and ammonium on the growth and protein concentration of *Microcystis viridis* Lemmermann (Cyanobacteria). *Revista Brasil. Bot.*, 27: 325-331.
- VOSS, R. S. y EMMONS, L. H. 1996. Mammalian diversity in neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 230: 1-230.
- WADLEY, L., ESTEBAN, I., DE LA PEÑA, P. y WOJCIEZAK, M. 2000. Fire and grass-bedding construction 200 thousand years ago at Border cave, South Africa. *Science* 369: 863-866.
- WAGENSBERG, J. 1978. A cooperative effect with significance in biological evolution. *Lectures Notes in Physics* 84: 350-361.
- WAGNER, F., BELOW, R., DE KLERK, P., DILCHER, D. L. y JOOSTEN, H. 1996. A natural experiment on plant acclimation: Lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO₂ increase. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11705-11708.
- WAGNER, W. H. JR. 1979. Reticulate veins in the systematics of modern ferns. *Taxon* 28: 87-95.
- WALL, F. B. M. DE 2000. Primates - A natural heritage of conflict resolution. *Science* 289: 585-590.
- WALLACE A. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.
- 1853. *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro*, First edition. London, New York, and Melbourne: Ward, Lock and Go. [Second edition, 1889, xv + p. 363].
- 1855. On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species. *Annals and Magazine of Natural History*, Volume 16 (2nd Series): 184-196.
- 1858. *On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type*. Ternate, February. In Messrs. C. Darwin and A. Wallace on the Tendency of species to Form Varieties: 53-62. London.
- WALTER, T. G. 1979. The cytogenetic of ferns. In Dyer, A. F. (ed.), *The Experimental Biology of Ferns*: 87-132. Academic Press, New York.
- WANG, D.-M., XU, H.-H., XUE, J.-Z., WANG, Q. y LIU, L. 2015. Leaf evolution in early-diverging ferns: insights from a new fern-like plant from the Late Devonian of China. *Ann Bot.* 115(7): 1133-1148.
- WARD, R. R. 1977. *The Living Clocks*. Alfred A. Knopf Inc., New York, p. 368.
- WARDLE, P. 1971. An explanation for alpine timberline. *NZ J. Bot.* 9: 371-402.
- WARMING, E. 1895. *Plantensamfund* (Geografía ecológica de las plantas). Copenhagen.
- WARREN, A. 1973. *Report of the 1971 British Expedition to Mount Roraima in Guyana, South America*. Oxford, Seacourt Press, p. 152.
- WASSERMAN, H. P. 1975. Human pigmentation and environmental adaptation. *Arch. Environ. Health* 11: 691-694.
- WATSON, A. J. y LOVELOCK, J. E. 1983. Biological Homeostasis of the Global Environment: The Parable of Daisyworld. *Tellus* 35B, 284-289.
- WEBER, B., SCHERR, C., BICKER, F., FRIEDL, T., y BÜDEL, B. 2011. Respiration-induced weathering patterns of two endolithically growing lichens. *Geobiology* 9: 34-43.
- WEINBAUER, M. G., BECKMANN C. y HOFLE, M. G., 1998. Utility of green fluorescent nucleic acid dyes and aluminum oxide membrane filters for rapid epifluorescence enumeration of soil and sediment bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 64, 5000-5003.
- WELCH, A. M., SEMLITSCH R. D., y GERHARDT H. C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928-1930.
- WELDON, P. J., KRAMER, M., GORDON, S., SPANDE, T. F. y DALY J. W. 2006. A common pumiliotoxin from poison frogs exhibits enantioselective toxicity against mosquitoes. *PNAS* 103: 17818-17821.
- WEST, G. B. y BROWN, J. H. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *Journal of Experimental Biology* 208: 1575-1592.
- WHITE, C. R., PHILLIPS, N. F. y SEYMOUR, R. S. 2006. The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. *Biol. Lett.* 2: 125-127.
- WHITE, F. J. y JAMES, P. W. 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57 (Suppl.): 1-41.
- WHITE, R. A. y TURNER, M. D. 2017. The Comparative Anatomy of *Hymenophyllopsis* and *Cyathea* (Cyatheaceae): a Striking Case of Heterochrony in Fern Evolution. *American Fern Journal* 107: 30-57.
- WHITLEY, H. 1884. Explorations in the Neighbourhood of Mounts Roraima and Kukenaam in British Guiana. *Proc. Roy. Geog. Soc.* 2 August: 452-463.
- WHITMORE, T. C. y PRANCE, G. T. 1987. *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford.
- WHITNEY, W. D. 1981. *Sanskrit Grammar, including both the classical language, and the older dialects, of veda and brahmana*. Harvard University Press, 15th edition, Cambridge, Massachusetts, p. 551.
- WICKEN, J. S. 1978. Information transformations in molecular evolution. *J. Theor. Biol.* 72: 191-204.

- 1979. The generation of complexity in evolution: a thermodynamic and information-theoretical discussion. *J. Theor. Biol.* 77: 349-365.
- 1980. A thermodynamic theory of evolution. *J. Theor. Biol.* 87: 9-23.
- WIKSTRÖM, N., KENRICK, P. y VOGEL, J. C. 2002. Schizaeaceae: a phylogenetic approach. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119: 35-50.
- WILBERT, J. 1963. *Los Makiritare: Indios de la región Orinoco-Ventuari*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas.
- WILEY, E. O., y BROOKS, D. R. 1982. Victims of history - a nonequilibrium approach to evolution. *Syst. Zool.* 31: 1-24.
- WILKERSON, C. y PEYTON, E. L. 1991. The Brazilian malaria vector *Anopheles (Kerteszia) cruzi*: life stages and biology (Diptera: Culicidae). *Mosquito Systematic* 23(2): 110-122.
- WILLIAMS, L. A., PARKS, G. A. Y. CRERAR, D. A. 1985. Silica diagenesis, I. Solubility controls. *Journal of Sedimentary Petrography* 55: 301-311.
- WILLIAMS, T. y FLANAGAN, L. 1998. Measuring and modelling environmental influences on photosynthetic gas exchange in *Sphagnum* and *Pleurozium*. *Plant, Cell Environ.* 21: 555-564.
- WILLIS, K. J. y WHITTAKER, R. J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- WINTERHALDER, B. y D. KENNETT. 2006. Behavioral ecology and the transition from hunting and gathering to agriculture. In D. Kennett y B. Winterhalder (ed.) *Behavior ecology and the transition to agriculture*: 1-21. Berkeley: University of California Press.
- WISTUBA, A., P. HARBARTH y T. CAROW 2001. *Heliamphora folliculata*, a new species of Heliamphora (Sarraceniaceae) from the 'Los Testigos' table mountains in the south of Venezuela. *Carnivorous Plant Newsletter* 30(4): 120-125.
- WISTUBA, A., T. CAROW y P. HARBARTH 2002. *Heliamphora chimantensis*, a new species of Heliamphora (Sarraceniaceae) from the 'Macizo de Chimanta' in the south of Venezuela. *Carnivorous Plant Newsletter* 31(3): 78-82.
- WISTUBA, A., T. CAROW, P. HARBARTH, y J. NERZ 2005. *Heliamphora pulchella*, eine neue mit Heliamphora minor (Sarraceniaceae) verwandte Art aus der Chimanta Region in Venezuela. *Das Taublatt* 53(3): 42-50.
- WOLF J. H. D. 1993a. *Ecology of epiphytes and epiphyte communities in montane rain forests, Colombia*. Trabajo de Grado, University of Amsterdam.
- WOLF J. H. D. 1993b. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 (4): 923-960.
- WOLF, P. G., SIPES, S. D. WHITE, M. R., MARTINES, M. L. PRYER, K. M. SMITHAND, A. R. y UEDA, K. 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic fern families Hymenophyllopsidaceae and Lophosoriaceae: Evidence from rbcL nucleotide sequences. *Plant Systematics and Evolution* 219:263-270.
- WOLFGANG-HAGEN, H. 1985 (ed.). *Alexander von Humboldt. Leben und Werk*, C. H. Boehringer Sohn, Ingelheim am Rhein.
- WOODWARD, F. I. 1987. Stomatal numbers are sensitive to CO₂ increases from pre-industrial levels. *Nature* 327: 617-618.
- WOODWARD, F. I. y KELLY, C. K. 1995. The influence of CO₂ concentration on stomatal density. *New Phytologist* 131: 311-327.
- WRANGHAM, R. W. 1999. Evolution of coalitionaty killing. *Yearbook of Physical Anthropology* 42(1): 1-30.
- WRAY, R. A. L. 1999. Opal and chalcedony speleothems on sandstones in the Sydney region, Southeastern Australia. *Australian Journal of Earth Sciences* 46: 623-631.
- WRAY, R. A. L. y SAURO, F. 2017. An updated global review of solutinal weathering processes and forms in quartz sandstones and quartzites. *Earth-Science Reviews* 171: 520-557.
- WULF, A. 2015. *The Invention of Nature: The Adventures of Alexander von Humboldt, the Lost Hero of Science*. Londres: John Murray, p. 473.
- WULF, A. y MELCHER, L. 2019. *The Adventures of Alexander von Humboldt*. Pantheon Graphic Library, New York, p. 272.
- WYMSTRA, T. A. y VAN DER HAMMEN, T. 1966. Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. *Leidse Geologische Mededelingen* 38: 71-90.
- YERENA, E. 2011. La Guayana Venezolana: sostenibilidad ambiental incierta. *Mundo Nuevo* 6: 339-357.
- YOUNG, J. Z. 1976. *An introduction to study of man*. Oxford University Press, p. 886.
- YOUNG, R. W., WRAY, R. A. L. y YOUNG, A. R. M., 2009. *Sandstone landforms*. Cambridge University Press, p. 304.
- ZALASIEWICZ, J., WILLIAMS, M., WATERS, C., BARNOSKY, T., PALMESINO, J., et al., 2017. Scale and diversity of the physical technosphere: A geological perspective. *The Anthropocene Review* 4: 9-22.
- ZAWIDZKI P., URBANI F. y KOISAR B., 1976. Preliminary notes on the geology of the Sarisariñama Plateau, Venezuela, and the origin of its caves. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 7: 29-37.
- ZENT, S. 1992. *Historical and Ethnographic Ecology of the Upper Cuao River Votiha: Clues for an Interpretation of Native Guianese Social Organization*. Tesis Doctoral. Columbia University. Nueva York, EEUU, p. 478.
- ZENT, E. y ZENT, S. 2002. Impactos ambientales generadores de biodiversidad: conductas ecológicas de los Hoti de la Sierra Migualida, Amazonas Venezolano. *Interciencia* 27: 9-20.

- 2007. Los Jödi (Hoti). En *Salud Indígena en Venezuela*, Volumen I. Dirección General de Salud Indígena del Ministerio del Poder Popular para la Salud, Caracas, p. 81.
- ZIEGLER, H. y LÜTTGE, U. 1998. Carbon isotope discrimination in cyanobacteria of rocks of inselbergs and soils of savannas in the neotropics. *Bot. Acta* 111: 212-215.
- ZIMMERMANN, E. y RAHMANN, H. 1987. Acoustic communication in the poison-arrow frog *Phylllobates tricolor*: advertisement calls and their effects on behavior and metabolic brain activity of recipients. *J. Comp. Physiol. A* 160: 693-702.
- ZIMMERMANN, W. 1976. *Geschichte der Pflanzen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, p. 176.
- 1979. *Die Phylogenie der Pflanzen*. Jena, Fischer.
- ZOTIN, A. I. 2010. *Thermodynamic Bases of Biological Processes*. Cambridge Univ. Press.
- ZOTIN, A. I. y ZOTIN, L. H. 1996. Thermodynamic basis of developmental processes. *J. Non-Equilib. Thermodyn.* 21: 307-320.
- ZOTZ, G. 2004. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia* 138:184-192.
- ZUCCHI, A. 2002. A new model of the northern Arawakan expansion. En: J. D. Hill y F. Santos-Granero (eds.) *Comparative Arawakan histories: rethinking language family and culture area in Amazonia*: 199-222. Chicago: University of Illinois Press.
- 2010. Antiguas migraciones Maipures y Caribes: dos áreas ancestrales y diferentes rutas. In E. Pereira y V. Guapindaía (eds.), *Arqueología Amazónica*: 111-35. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- ZUREK, W. H. 2007. *Relative states and the environment: Einselection, envariance, quantum darwinism, and the existential interpretation*, arXiv: 0707.2382.
- 2009. *Quantum Darwinism*. Cornell University Library, arXiv: 0903.5082.
- ZWOLAK, M., QUAN, H. T. y ZUREK, W. H. 2009. Quantum Darwinism in a mixed environment. *Physical Review Letters*. 103.110402.

