

**Academia de
Ciencias Físicas,
Matemáticas y Naturales de
Venezuela**

**BOLETIN
Vol. LXXII
No. 1**

2012

**Academia de
Ciencias
Físicas, Matemáticas y Naturales
de Venezuela**

Junta de Directores 2007-2009

Presidente:	Caludio Bifano
Primer Vicepresidente:	Gioconda Cunto de San Blas
Segundo Vicepresidente:	Carlo Caputo
Secretario:	Antonio Machado-Allison
Tesorero:	José Luis Paz
Bibliotecario:	Vidal Rodríguez Lemoine

Comisión Editora del Boletín:
Editor Jefe: Antonio Machado Allison

Comisión Editora:
Blas Bruni Celli, , Deanna de Marcano, Vidal Rodríguez Lemoine,
Carlos A. Di Prisco y Gioconda Cunto de San Blas

Este número ha sido diseñado, revisado y corregido por Vidal Rodríguez Lemoine, Gioconda San Blas y Antonio Machado-Allison

Publicado trimestralmente por la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Palacio de las Academias. Av. Universidad, Apartado de Correo 1421. Caracas, 1010-A. Venezuela. Depósito Legal pp. 76-0905

Los Artículos publicados en el Boletín podrán ser reproducidos, en todo o en parte, siempre y cuando se indique la fuente. Las opiniones expresadas en los artículos firmados son de la exclusiva responsabilidad de los autores.

Individuos de Número

I.	Luis Báez Duarte
II.	Arnoldo José Gabaldón
III.	Antonio Machado Allison
IV.	Claudio Bifano
V.	Pedro Pablo Azpúrua
VI.	Roberto Callarotti
VII.	Vidal Rodríguez Lemoine
VIII.	Carlo Caputo F.
IX.	Wolfgang Scherer Gruber
X.	Fernando Cervigón
XI.	Blas Bruni Celli
XII.	Carlos Machado Allison
XIII.	Francisco Kerdel Vegas
XIV.	Benjamín Scharifker
XV.	José Grases Galofré
XVI.	Roberto Sánchez Delgado
XVII.	Ignacio L. Iribarren
XVIII.	Gabriel Chuchani
XIX.	Federico Pannier
XX.	Gioconda Cunto de San Blas
XXI.	Mireya Rincón de Goldwasser (electo)
XXII.	Gustavo Rivas Mijares
XXIII.	Vacante
XXIV.	Pedro Cunill Grau
XXV.	Leandro Aristeguieta
XXVI.	Jaime Requena
XXVII.	Carlos A. Di Prisco
XXVIII.	Vacante
XXIX.	José Luis Paz
XXX.	Luis Manuel Carbonell

Miembros Correspondientes Nacionales:

Jorge Baralt Torrijos
Pedro Berrizbeitia
Eduardo Buroz
Deanna de la Casa de Marcano
Pedro Durant
Liliana López

Zoraida Luces de Febres
Jorge Mostany
Miguel Octavio Vegas
Enrique Planchart
Franco Urbani
Pedro José Urriola Muñoz

Miembros Correspondientes Extranjeros:

Argentina:

Roberto Diego Cotta, Jorge Rabinovich

Armenia:

Gurgen P. Tamrazyan.

Colombia:

Luis E. Mora-Osejo, Jorge Arboleda Valencia.

Ecuador:

Luis A. Romo Saltos.

España

Juan José Alzugaray Aguirre, Rigoberto Díaz Cadavieco, Rafael Heras Rodríguez, Ramón Martín Mateo, Ángel Martín Municio, Marco Aurelio Vila.

Estados Unidos de Norte América:

Martín M. Cummings, Melvin S. Day, Shirley Ann Jackson, Edward H. Levi, Chen Ning Yang.

Francia:

Jean Dercourt, Francois Gros, Pierre Léna

Italia:

Julián Chela Flores.

México:

Luis Esteva Maraboto.

Reino Unido:

Sir Ernest Ronald Oxburgh, Sir Michael Atiyab, Stephen L. Bragg, Sir John Meurig Thomas, Nicholas J. Young, Audrey Butt Colson.

Perú

Guillermo Whitembury

Trinidad & Tobago

Harold Ramkinsoon

Comisiones Permanentes:

- 1** *De Matemáticas Puras:*
Carlos Di Prisco (Director), Luis Báez Duarte, Ignacio Iribarren y Pedro Berrizbeitia.
- 2** *De Matemáticas Aplicadas:*
Paúl Lustgarten(Director), Ignacio Iribarren y Marco Falcón Ascanio.
- 3** *De Astronomía. Geografía, Hidrología y Náutica:*
Pedro Cunill Grau (Director), Marco Falcón Ascanio y Fernando Cervigón.
- 4** *De Ciencias Físicas y sus Aplicaciones:*
Paúl Lustgarten (Director) y Roberto Callarotti.
- 5** *De Química y sus Aplicaciones:*
Gabriel Chuchani (Director), Claudio Bifano, Benjamín Scharifker, Jose L. Paz y Mireya de Goldwasser.
- 6** *De Ciencias Naturales y sus aplicaciones al estudio de las riquezas naturales del país:*
Leandro Aristeguieta (Director), M. A. González-Sponga, Antonio Machado-Allison, Gioconda Cunto de San Blas y Carlos Machado-Allison.
- 7** *De Estudio de Obras de Enseñanza:*
Blas Bruni Celli (Director), Gustavo Rivas Mijares, y Vidal Rodríguez Lemoine.
- 8** *De Geología y Minería:*
Wolfgang Scherer Gruber (Director), José Grases Galofré y Franco Urbani.
- 9** *De Agronomía:*
Leandro Aristeguieta (Director), Federico Pannier y Carlos Machado-Allison.
- 10** *De Meteorología:*
Pedro Cunill Grau (Director), Adolfo C. Romero y Pedro Pablo Azpúrua.
- 11** *De Cuentas:*
Wolfgang Scherer (Director) y Antonio Machado-Allison
- 12** *De Becas y Subsidios:*
Blas Bruni Celli (Director), Jaime Requena y Vidal Rodríguez Lemoine
- 13** *De Presupuesto:*
Wolfgang Scherer (Director), Claudio Bifano y Antonio Machado-Allison
- 14** *Comisión Editora del Boletín:*
Antonio Machado-Allison (Editor-Jefe), Blas Bruni Celli, Gustavo Rivas Mijares, Claudio Bifano, Vidal Rocríguez Lemoine, Carlos Di Prisco y Gioconda Cunto de San Blas.

Contenido

EDITORIAL

VII

Comparación entre las comunidades de peces en dos tipos de ríos en la región oriental de Venezuela.

Mirlay Herrera, Samuel Segnini y Antonio Machado Allison

9

Termorregulación, dieta y variación morfológica de la región cefálica del lagarto *Plica plica* (Linnaeus, 1758) (Sauria:Tropiduridae) en Venezuela.

Luis A. González S., Jenniffer Velásquez, Hernán Ferrer y Gamaliel Castañeda

31

Análisis panbiogeográfico de los lagartos en Venezuela.

Jenniffer Velásquez, Luis A. González S., Ana Bonilla-Rivero y Héctor López-Rojas

45

EDITORIAL

URGENCIA EN PROMOVER CAPACIDADES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS EN AMÉRICA LATINA

Antonio Machado-Allison

Los países latinos que integran nuestro continente americano se enfrentan a grandes retos en el nuevo milenio. Por una parte, la necesidad de resolver grandes y graves problemas económicos y sociales (empleo, salud, seguridad, ambiente y mejoras en la calidad de vida) por un lado, y la necesidad cada vez más evidente, de invertir suficientes recursos dedicados a la educación (elemental, diversificada y superior) y a la formación de recursos humanos aptos capaces de resolver las ingentes necesidades de la población.

Nuestros países (Venezuela no escapa de esta caracterización), han sido generalmente suplidores de materia prima (mineral u orgánica) que es beneficiada y transformada con valor agregado en y por otros países fuera del continente. Es de muy reciente data el desarrollo de grandes procesadores e industrias manufactureras en algunos países como Brasil, Argentina y México, los demás se encuentran altamente rezagados incluyendo Venezuela. Este último caso es más grave, dado a que nuestro país había alcanzado un aceptable desarrollo al menos en el área de hidrocarburos, siderúrgica (metalmecánica) y procesamiento de alimentos. Errados procesos de transformación, falta de mantenimiento, modernización y eliminación de mano de obra calificada tecnológicamente, han producido un alto deterioro y estas han desaparecido o su producción es mucho menor y de dudosa calidad.

No es un secreto, que los ejemplos mundiales de desarrollo tanto en los países que históricamente han estado en el tope de la tabla, como en aquellos que ahora forman parte de los llamados "países emergentes" entre los cuales se encuentran ejemplos latinoamericanos, lo han conseguido tomando como base la implementación de acertadas políticas de desarrollo científico y tecnológico, de garantizar suficientes recursos humanos capaces de competir y resolver situaciones en las diferentes aspectos de la vida (producción de alimento, ambiente, desarrollo minero, manufacturas, diversión, arte, etc. etc.). Hoy, se discute la lucha del poder no sólo basado en la fortaleza económica o militar, sino más bien en la lucha por obtener, comercializar y acumular conocimientos que permitan movilizar las sociedades hacia un nivel superior de vida, que garantice no solamente sus necesidades básicas, sino más bien la sostenibilidad de la familia y la sociedad futuras.

Los países que han alcanzado este nivel, han entendido que es necesario desarrollos científicos y tecnológicos apropiados y apropiables por la sociedad; que resuelvan sus necesidad críticas y que mediante su difusión permitan que amplios sectores sociales intervengan en el proceso. Para esto es necesario igualmente entender que la necesidad de expandir los recursos debe hacerse bajo las premisas de: 1. Ser el resultado de un proceso obtenido por una alta calidad educativa; 2. La atracción de mantener los talentos producidos mediante adecuadas instituciones, empresas y universidades que garanticen continuar con el desarrollo y salarios que garanticen un nivel de vida adecuado; 3. El desarrollo de centros de información (bibliotecas) que permitan la difusión del conocimiento; 4. La creación de centros autónomos, universidades fuertes y la construcción de redes de conocimiento.

Además, es necesario establecer relaciones y nexos permanentes entre los diversos componentes de la sociedad: universidades, sector empresarial y el estado deben participar en el diseño y establecimiento de políticas dirigidas al fortalecimiento en áreas en las cuales nuestros países muestran fortalezas históricas. Todo esto enmarcado por un grupo de leyes transparentes y la dedicación de fondos suficientes para la investigación y el entrenamiento.

Como ha sido discutido recientemente, las academias en nuestros países tienen un rol fundamental en lograr estos objetivos. Estas lo deben hacer por un lado mediante: 1. Promoción de reuniones entre diferentes actores públicos dentro del sistema científico nacional como los núcleos de los Consejos de Desarrollo Científico y Humanístico de las Universidades y de los Postgrados con el fin de discutir políticas, inversión y estado en que se encuentra el sistema; 2. Realización de reuniones con actores directos (investigadores) a través de sus asociaciones: Asociación para el Avance de las Ciencias, Asociación de Investigadores y Sociedades Científicas particulares con la finalidad de establecer sinergia en las propuestas de nuevas políticas que fortalezcan el sistema nacional de C & T; 3. Fomentar los simposios y talleres sobre problemas particulares que afectan el desarrollo nacional; y 4. La normal asesoría a los entes del estado (Secretarías o Ministerios, Asamblea Nacional, Gobernaciones y Alcaldías) sobre desarrollo educativos y la formación de talento humanos nacional y regional. Pero también, deben involucrarse directamente en el desarrollo de planes y proyectos educativos y de investigación que les permita conocer en forma directa cuales son los problemas de desarrollo más graves y urgentes y las vías para resolverlos. Sólo así, las academias, como es el caso en muchos otros países, serían vistas como centros de referencia nacional e internacional en materia de desarrollo de Ciencia y Tecnología y Educación.

COMPARACIÓN ENTRE LAS COMUNIDADES DE PECES EN DOS TIPOS DE RÍOS EN LA REGIÓN ORIENTAL DE VENEZUELA

COMPARISON BETWEEN THE FISH COMMUNITIES IN TWO RIVER TYPES IN THE EASTERN REGION OF VENEZUELA

Mirlay Herrera^{1,2}, Samuel Segnini¹ y Antonio Machado Allison³

RESUMEN

Con el propósito de comparar las estructuras comunitarias de peces en ríos tropicales se estudió la composición taxonómica, abundancia relativa y frecuencia de aparición de las especies en ríos de morichal y un río llanero de aguas blancas. Estos ecosistemas presentan características particulares que los diferencian en cuanto a factores bióticos, abióticos, y dinámica hídrica entre otros. Los ríos de morichal presentan una mayor riqueza en peces en comparación con el río llanero en áreas geográficas cercanas; los primeros se caracterizan por presentar especies constantes y poco abundantes, mientras que para el río llanero las especies raras alcanzan un 66% del total. La familia Characidae resultó la más diversa y abundante para ambos ambientes. La importancia de la conservación de estos ríos es discutida

ABSTRACT

Aspects of the fish community such as: composition, relative abundance frequency, structure and taxonomic composition were studied from samples taken in two different river types from the eastern region of Venezuela: the morichal and llanos rivers have their own particular biotic, abiotic and hydrological characteristics. The "morichal" rivers were characterized by a greater richness and constancy in comparison with llanos river from similar geographical location, while llanos rivers are characterized by species rarity (66%). The family Characidae is well represented in both systems. A discussion of the importance of conservation of these rivers is presented

Palabras clave: Morichales y ríos llaneros, ictiología, comunidades.

Keywords: Morichals, llanos rivers, ichthyology, communities.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la composición y estructura de las comunidades en un área determinada es de considerable importancia en el aporte de los datos necesarios para el establecimiento de programas dirigidos a la protección de la biodiversidad o al manejo sostenible de los organismos. Esto es

particularmente fundamental en áreas acuáticas que potencialmente pueden ser afectadas por actividades domésticas, agrícolas o industriales (Machado-Allison, 1994; Machado-Allison *et al.*, 2011). Los morichales representan comunidades especiales y frágiles dada su estructura tanto de organismos terrestres como de fuente permanente de suministro de agua de gran calidad tanto para el mantenimiento de la vida silvestre (refugio), como de soporte de las comunidades humanas (González, 1986; González y Rial, 2011; Marrero *et al.*, 1999; Ojasti, 1987).

Las comunidades como sistemas de poblaciones de especies que interactúan entre sí, se en-

1. ICAE. Inst. de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Laboratorio de Ecología de Insectos. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, segninis@ula.ve; 2. PDVSA Dirección Ejecutiva de Ambiente, Gerencia de Ambiente PDVSA-Gas; 3. Postgrado de Ecología, Facultad de Ciencias, UCV. Individuo de Número. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.

cuentran organizadas en el tiempo y en el espacio (Guiller, 1992). La estructura de una comunidad biológica puede ser descrita por la posición de las especies que la conforman a lo largo de los ejes en un espacio ecológico (Goulding *et al.*, 1988). Muchos autores han realizado estudios en comunidades ícticas en cuerpos de agua del Neotrópico en general y de nuestro país en particular (Chernoff *et al.*, 2004a, b; Goulding, 1980; Lasso, 1988a,b, 1992; Lasso *et al.*, 1999, 2003a, b, 2004; Machado-Allison, 1990, 1994, 2005; Machado-Allison *et al.*, 1993, 2005; Marcano *et al.*, 2008; Mago-Leccia, 1967; 1970a,b, 1978, Nakamura, 2000; Nico y Thomerson, 1990; Novoa, 1982; Ortaz *et al.*, 2007; Pérez, 1993; Ponte *et al.*, 1999; Taphorn, 1992; Vispo *et al.*, 2003; Welcomme, 1979; Winemiller, 1995) durante las últimas tres décadas principalmente, pero todo este esfuerzo no ha sido suficiente para conocer integralmente su ecología, diversidad, composición y estructura. Además, esta información es necesaria dado al grado de amenazas a los ecosistemas por el desarrollo industrial y agrícola que se está desarrollando en el Continente (González y Rial, 2011; Machado *et al.*, 2011).

Por tanto, con el propósito de incrementar el conocimiento ecológico en estas comunidades de peces, se efectuó un estudio en los Llanos Orientales de Venezuela, en el cual se compara la organización y estructura de dos comunidades ícticas presentes en ambientes particularmente diferentes. Bajo estas premisas en este estudio nos planteamos lo siguiente: 1) elaborar un listado de las especies en cada unidad estudiada; 2) comparar la composición en las diferentes localidades mediante la aplicación de parámetros como las abundancias relativas, número, tipos de asociación y la constancia de las especies; 3) evaluar comparativamente los ríos en función de los factores bióticos (vegetación acuática, estado sucesional del morichal, substratos presentes en el cauce del río y tipos de refugio para los peces) y de los factores fisicoquímicos como pH, oxígeno disuelto, conductividad y transparencia y; 4) relacionar la estructura de las comunidades con las variables ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

Se escogieron cuatro ríos: tres ríos de morichal: Moquete, Caris y Morichal Largo, y un río llanero: el Pao; ubicados al Noroeste de Venezuela en los estados Anzoátegui y Monagas en los Llanos Orientales (Figura, 1).

Los ríos de morichal (Caris, Moquete y Morichal Largo) presentan características particulares como son la presencia de substratos edáficos ácidos mal drenados, los cuales soportan una lámina de agua permanente de profundidad poco variable durante todo el año por lo cual no se ven afectados por la estacionalidad climática; sus suelos son ricos en materia orgánica pero sus aguas son pobres en cuanto a nutrientes y sustancias químicas en solución (Mora *et al.*, 2008; Pérez-Hernández, 1983; Vegas-Vilarrubia y Herrera, 1988). Por otro lado, son de aguas frescas (23 a 25 °C), muy claras o transparentes, oxigenadas, de baja conductividad y ácidas; los fondos generalmente arenosos y en ocasiones cubiertos con abundante hojarasca en áreas someras. La vegetación de los morichales se caracteriza por la dominancia de un bosque denso o semidenso donde destaca fisionómicamente la “palma moriche” (*Mauritia flexuosa*) acompañada de otros elementos arbóreos como: “peramán” (*Symphonia globulifera*), “chaguaramos” (*Roystonea oleracea*), y “ceiba” (*Ceiba petandra*), entre otros; además de herbazales con abundantes cyperaceas (juncos) asociadas a las orillas o ecotono con el ambiente acuático. El Morichal puede clasificarse a partir de la densidad o dominancia de la palma moriche dado a la presencia de una expresión de complejos procesos sucesionales (González, 1987; González y Rial, 2011; Marrero *et al.*, 1997).

Los ríos típicos llaneros como es el río Pao, se caracterizan por ser de aguas con temperaturas relativamente tibias (25 a 33°C), con abundante material en suspensión (turbias), pobremente oxigenadas, principalmente, durante la estación seca; abundantes nutrientes y generalmen-

te neutras (pH 7,0). Los fondos mayormente fangosos/arenosos y con abundante hojarasca y alta variabilidad estacional; durante la época de lluvias se suceden extensas inundaciones ribereñas periódicas que pueden afectar la fauna en diversas maneras (Machado-Allison 1992; 2005). La vegetación que acompaña a estos ríos es de bosques riparinos o siempreverde o también conocidos como selvas de galerías, presentan suelos de buen drenaje pero anegadizos durante la estación lluviosa (Colonello *et al.*, 1986).

Obtención de Muestras

Este estudio se realizó tomando como base las colecciones de peces depositadas y catalogadas en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela sección V (Ictiología). Las capturas se llevaron a cabo mensualmente entre octubre y febrero de los años 1982, 1983 y 1984.

Los dos primeros meses (octubre y noviembre) se corresponden con el final de la época de lluvia y los dos últimos (enero y febrero) con los primeros meses de la estación de sequía. La ubicación relativa de las estaciones de colecta se señala en la Figura 1.

Artes de Pesca

La captura de los ejemplares se realizó utilizando artes de pesca convencionales: el chinchorro y redes de mano. El empleo de estos métodos obedeció a que no todas las estaciones objeto de muestreos presentaron condiciones similares de profundidad, velocidad de corriente y topografía en las orillas. El método más empleado fue el chinchorro. Los peces después de la captura fueron colocados inmediatamente en bolsas plásticas y preservados en una solución de formol al 10%, para su posterior análisis en el laboratorio.

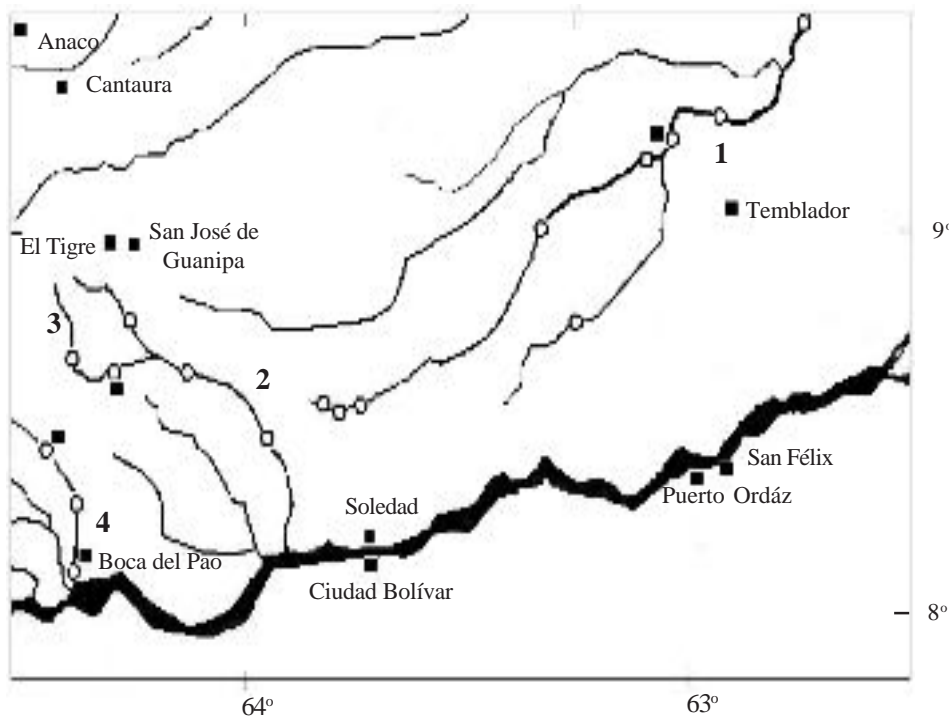


Figura 1. Esquema que ilustra los sitios de muestreo (O): 1. Morichal Largo; 2. Río Caris; 3. Río Moquete; 4. Río Pao.

Parámetros para la caracterización del medio acuático

La caracterización biótica y abiótica de los diferentes ambientes se obtuvo de los datos referidos por Marrero *et al.*, (1997) y González (1987) para los ríos Moquete, Caris y Pao. Para la localidad de Morichal Largo, empleamos los datos de Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2004) los cuales se corresponden con los muestreos realizados en esta localidad. Los parámetros bióticos considerados para la caracterización en cada una de las estaciones de las distintas localidades fueron: cobertura vegetal, tipo de morichal, formas de vida acuática vegetales. Los abióticos fueron: tipo de substrato, tipos y números de refugios donde se colectaron los peces, es decir, el microhábitat donde fueron capturadas (truncos, márgenes, canal principal, el sitios de corrientes, en la vegetación de orilla, entre otros).

Análisis de las Comunidades

Composición y estructura de las comunidades ícticas

La Composición de cada comunidad se describe a través del inventario de especies con sus abundancias relativas en función del número total de individuos, así como, el número de familias, géneros y especies presentes para cada localidad.

Asociaciones de las comunidades de peces

Abundancias relativas

En cada localidad se calculó la abundancia relativa de cada especie dividiendo el número de cada una entre el total de individuos de todas las especies. Establecimos tres clases de abundancia de acuerdo a Soares *et al.*, 1986: 1. poco abundantes (A1): $A < 1\%$; 2. abundantes (A2): $1 \leq A \leq 5\%$; 3. muy abundantes (A3): $A > 5\%$

Constancia de las especies

Determinamos la constancia de las especies según la fórmula:

$$C = (x/n) \times 100$$

Donde x: es el número de veces que aparece una especie en un hábitat determinado,

n: es el número total de muestras.

Según Belaud *et al.*, (1990), se reconocen tres categorías: 1. especies accidentales o raras (C1): $C < 25\%$; 2. especies accesorias (C2): $25\% \leq C \leq 50\%$; 3. especies constantes (C3): $C > 50\%$.

Las asociaciones de peces pueden caracterizarse tanto desde un punto de vista cualitativo (presencia y ausencia de especies), como cuantitativo (abundancia). Si bien la segunda aproximación nos da una información más completa de la estructura y estacionalidad de la comunidad, el primer análisis es de gran utilidad cuando se comparan hábitat cuyos datos resultan de diferentes unidades de esfuerzo de pesca (Lasso, 1996) tal como el estudio que estamos tratando en este trabajo, donde la heterogeneidad de los ambientes dulceacuícolas tropicales condiciona este tipo de enfoque.

Con la finalidad de estudiar la estructura de las comunidades en función de las variables ambientales el conjunto de datos fue procesado con la técnica de análisis indirecto de gradientes, basada en un método lineal de ordenamiento: Análisis de Componentes Principales (ACP), El segundo análisis utilizado es el Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), como técnica estadística multivariada de análisis directo de gradientes, para relacionar la composición de las comunidades con las variables ambientales conocidas (pH, temperatura, oxígeno disuelto y conductividad). Los análisis se realizaron utilizando una matriz de datos de presencia y ausencia de especies.

RESULTADOS

Caracterización Abiótica y Biótica de los Ecosistemas

Caracterización Abiótica.

Los datos fisicoquímicos se resumen en la Tabla 1, señalados en los trabajos de Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987) para

Tabla 1. Valores de algunas características fisicoquímicas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. **Fuentes:** Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987), Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001); Vegas-Vilarrubia *et al.*, 1988.

Localidades	Profundidad (cm)	Transparencia (cm)	Oxígeno (mg/l)	Acidez (pH)	Conductividad (mmh)	Temperatura °C
Moquete	165-180	30-165	5,6-5,7	6,4	40	27
Caris	110-190	55-65	5,3-5,9	5,5-5,8	30-80	27
Morichal Largo	20-150	10-15	4,8-5,0	6,9-7,0	29	28

* **Metros**

Tabla 2. Algunas características bióticas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. **Fuentes:** Marrero *et al.*, (1997), Machado-Allison *et al.*, (1987), Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001); Vegas-Vilarrubia *et al.*, 1988.

Características	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
Vegetación Acuática	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Flotantes libres Emergentes arraigadas Sumergidas	Sin vegetación superior algas
Tipo Sustrato	Arena y hojarasca	Arena	Arena y hojarasca	Fango y arena
No. Refugios peces	4	3	4	2
Tipo de Morichal o bosque asociado (González, 1987)	Cerrado	Transicional	Cerrado	Siempreverde

las localidades de Moquete, Caris y Pao, y los datos reportados por Antonio (1987) y Antonio y Lasso (2001), para la localidad de Morichal Largo.

Caracterización Biótica.

Los datos de las características bióticas para los ecosistemas se resumen en la Tabla 2. Estos

datos fueron tomados en las mismas localidades de muestreo y durante las mismas épocas.

Composición y estructura de las comunidades ícticas

El listado de las especies presentes en todas las comunidades se presenta en la Tabla 3. La

Tabla 3.- Número total de géneros y especies por familia para las cuatro localidades

Familias	Géneros	Especies
Characidae	33	43
Cichlidae	13	15
Loricariidae	10	12
Pimelodidae	5	7
Curimatidae	4	5
Anostomidae	4	4
Trichomycteridae	3	3
Sternopygidae	3	4
Lebiasinidae	3	3
Apteronotidae	3	4
Erythrinidae	2	2
Auchenipteridae	2	4
Symbranchidae	1	1
Sciaenidae	1	1
Rivulidae	1	1
Poeciliidae	1	1
Parodontidae	1	1
Hypopomidae	1	1
Gymnotidae	2	2
Gasteropelecidae	1	1
Engraulidae	1	1
Crenuchidae	1	1
Cetopsidae	1	1
Callichthyidae	1	1
Belonidae	1	1
Aspredinidae	1	1
Totales	100	121

Familia Characidae es la que está mejor representada dado a su elevado número de especies (43) mientras que las familias Cichlidae (15) y Loricariidae (12) le siguen en diversidad. Las sumatoria de especies de estas tres familias constituyen el 51% de todas las especies identificadas en el estudio; con respecto a los géneros la Familia Characidae tiene 33 quienes junto a las familias Cichlidae (13) y Loricariidae (10) representaron el 56,% de todos los géneros determinados. El 49% de las especies y el 44% de los géneros restantes están repartidos entre las otras 23 familias que completan estas estructuras comunitarias.

Composición taxonómica de la comunidad de peces del río Llanero: El río Pao

En cuanto a diversidad identificamos 15 familias 43 géneros y 46 especies (Tabla 4). La familia Characidae representó el 37% del total de especies identificadas para el área. Le siguen en importancia la familia Loricariidae con 7 especies (15,2%), Pimelodidae (5, 10,9), Cichlidae (4, 8,7%) y Anostomidae (3, 6,5%). El resto de las familias poseen una sólo especie excepto Apterontidae con 2. La familia Curimatidae con una sola especie *Steindachnerina argentea* resalta por su abundancia relativa. Le sigue en riqueza la familia Loricariidae con 7 especies, 6 géneros y 100 individuos colectados. La familia Cichlidae solo se colectaron 4 especies que representan el 1,28%.

Tomando en cuenta la abundancia se determinaron 1.942 individuos, que representan el 10,6% del total de las capturas de los cuatro ambientes. La Familia Characidae resultó la más abundante con 1387 individuos lo que representa el 71,4% del total colectado. Dentro de esta familia las especies más constantes son: *Cyphocharax spilurus*, *Aphyocharax erythrurus* y *Cheirodon pulcher*, mientras que las más abundantes son: *Astyanax bimaculatus*, *Knodus cf breviceps* y *Gephyrocharax valencia*. Le siguen en importancia las familias Curimatidae (257 ind., 13,2%), Loricariidae (100 ind., 6,7%) y Pimelodidae (55 ind., 2,8%), Characidiidae (54 ind., 2,7%). Las demás familias se encuentran pobremente representadas con pocos individuos.

Composición taxonómica de la comunidad de peces de ríos de morichal:

1. Río Moquete

La diversidad en este río está representada por 16 familias 43 géneros y 45 especies (Tabla 4). La familia Characidae con 15 especies representó el 33,3% del total de especies identificadas para el área. Le siguen en importancia la familia Cichlidae (7, 15,5%) y Apterontidae, Curimatidae y Loricariidae con 3 especies (6,6%), El resto de las familias poseen una o dos especies.

Tabla 4. Composición taxonómica, abundancias relativas por familia de las comunidades de peces estudiadas

Familias	Pao		Moquete		Caris		Morichal Largo	
	Gen./esp.	Abd.relat. Familia	Gen./esp.	Abd.relat. Familia	Gen./esp.	Ab.relat. Familia	Gen./esp.	Ab.relat. Familia
Characidae	14/17	1387(71,4)*	14/15	4701(86,77)*	16/20	2435(80,87)*	18/24	6708(84,65)*
Cichlidae	4/4	25(1,28)	5/7	108(1,99)	6/6	264(8,77)	11/12	441(5,57)
Loricariidae	6/7	100(5,15)	3/3	4(0,07)	3/3	17(0,56)	7/9	70(0,88)
Pimelodidae	5/5	55(2,83)	1/1	2(0,04)	3/3	22(0,73)	2/3	73(0,92)
Curimatidae	1/1	257(13,23) ¹	3/3	110(2,03)	3/3	58(1,93)	3/5	175(2,21)
Anostomidae	3/3	4(0,21)	1/1	1(0,02)				
Trichomycteridae	1/1	1(0,05)					2/2	6(0,08)
Sternopygidae			2/2	51(0,94)	1/1	2(0,07)	2/3	147(1,86)
Lebiasinidae	1/1	6(0,31)	2/2	164(3,03)	2/2	91(3,02)	2/2	133(1,68)
Apterontidae	1/2	2(0,10)	3/3	3(0,06)			2/2	30(0,38)
Erythrinidae	1/1	7(0,36)	2/2	15(0,28)	2/2	12(0,40)	2/2	16(0,20)
Auchenipteridae					1/1	9(0,30)	2/5	20(0,25)
Symbranchidae					1/1	1(0,03)		
Sciaenidae							1/1	3(0,04)
Rivulidae			1/1	36(0,66)			1/	3(0,04)
Poeciliidae	1/1	15(0,77)	1/1	141(2,60)	1/1	50(1,66)	1/1	14(0,18)
Parodontidae	1/1	1(0,05)	1/1	1(0,02)				
Hypopomidae			1/1	7(0,13)			1/1	26(0,33)
Gymnotidae			1/1	8(0,15)	1/1	22(0,73)	2/2	7(0,09)
Gasteropelecidae							1/1	1(0,01)
Engraulidae	1/1	2(0,10)						
Crenuchidae	1/1	54(2,78)	1/1	66(1,22)	1/1	28(0,93)	1/1	15(0,19)
Cetopsidae							1/1	1(0,01)
Callichthyidae							1/1	3(0,24)
Belonidae							1/1	5(0,06)
Aspredinidae	1/1	26(1,34)						
Nandidae							1/1	24(0,30)
Totales	43/46	1492(100)	43/45	5458(100)	42/46	3011(100)	66/81	7924(100)

* Individuos y Porcentaje;

¹Una sola especie (*Steindachnerina argentea*)

Tomando en cuenta la abundancia se determinaron 5.458 individuos, que representan el 29,7% del total de las capturas de los cuatro ambientes. La familia Characidae resultó la mejor representada con 4.701 individuos lo que equivale al 86,77% del total colectado. Las especies con la mayor abundancia relativa así como con mayor constancia fueron *H. rodwayi*, *H. mininums*, *C. pulcra*, y *M. copei*. Estas cuatro especies pertenecen a la familia Characidae y representan el 74,97% de todas las especies que componen esta

estructura comunitaria. De las siete especies identificadas para familia Cichlidae, *Apistogramma hongsloui* y *Cichlasoma orinocense* presentan un número bajo de individuos pero importantes dentro del grupo y *Crenicichla saxatilis* destaca por su frecuencia de aparición.

Las familias Curimatidae, Lebiasinidae y Poeciliidae con pocas especies resaltan por el número de individuos colectados con 110, 164 y 141 individuos respectivamente. De estas desta-

can por su abundancia *Copella nattereri* (Lebiasiniidae) y *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) con 157 y 141 individuos respectivamente.

2. Río Caris

En el río Caris se identificó un total de 13 familias 42 géneros y 46 especies (Tabla 4). Para esta comunidad la familia Characidae es la que presenta mayor número de especies con 20 especies (43,5%), le sigue en importancia la familia Cichlidae con 6 especies (13,3%) y las familias Curimatidae, Loricariidae y Pimelodidae con 3 (6,6%) especies cada una. Las otras familias solamente están representadas por una especie excepto Erythrinidae y Lebiasinidae con 2.

En el Caris se obtuvo un total de 3.011 individuos, los cuales representan el 16,4% de todas las capturas realizadas en los cuatro ambientes. En cuanto al grupo mejor representado por su abundancia recayó en la familia Characidae con 2.435 individuos lo que representa un 80,9% de todas las capturas para esta localidad, le siguen en importancia la familia Cichlidae (264 ind., 8,8%), Lebiasinidae (91 ind., 3%), Curimatidae (58 ind., 1,9%) y Poeciliidae (50 ind., 1,6%) el resto de las familias está pobremente representada. Las especies con mayor abundancia relativa y mayor constancia son: *Hemigrammus rodwayi*, *Hyphessobrycon minimus*, *Cheirodon pulcher* y *Moenkhausia copei* las cuales representan un 68,81% de las especies que conforman la estructura de la comunidad.

Dentro de la familia Cichlidae, *Satanoperca mapiritensis* es la especie que está mejor representada. Dentro del grupo de los curimátidos *Cyphocharax spilurus*, el poecílido *Lebistes reticulata* y el lebiasinido *Copella nattereri* se encuentran bien representados, (Tabla 4).

Río Morichal Largo

Esta comunidad presentó la mayor riqueza de especies. Se identificaron un total de 23 familias 66 géneros y 81 especies (Tabla 4). En este

ecosistema también la Familia Characidae se destaca por su diversidad con 24 especies lo que representa un 29,6 % de las especies reportadas para este río. Le siguen en importancia la familia Cichlidae (12, 14,8%), Loricariidae (9, 11%), Curimatidae y Auchenipteridae (5, 6,2%) respectivamente. El resto de las 18 familias tienen pocas especies.

Se capturaron 7.924 individuos lo que representa un 43,2% de las capturas totales. Al igual que en los anteriores se destaca la familia Characidae con 6.708 individuos lo que representa un 84,6% de todas las capturas en este ambiente. Dentro de éste grupo, las especies *Bryconops giacopinii*, *Hyphessobrycon minimus*, *Hemigrammus micropterus*, *Moenkhausia copei* y *Pristella maxillaris* representan el 74,20% de todos los individuos colectados en este ecosistema. La familia Cichlidae le sigue en importancia con 441 individuos (5,6%). Las familias Curimatidae (175 ind., 2,2%) por *Cyphocharax spilura* y la Sternopigidae (147 ind., 1,8%) por *Eigenmannia virescens* Lebiasinidae (133 ind., 1,7%) representada por *Pyrrhulina brevis*, están bien representadas. El resto de las 18 familias tienen pocos individuos colectados comparativamente.

Constancia de las especies en ambientes de morichal y llanero

Para los ambientes de morichal la categoría de especies constantes es 6,4 veces mayor que en el ambiente llanero (Tabla 5). Por otra parte, en el río llanero la categoría de especies raras es el doble que para los ecosistemas de morichal, en cambio se mantiene similar la proporción de las especies que conforman la categoría de especies accesorias.

Entre las especies constantes *Cheirodon pulcher* se encuentra presente en las cuatro localidades, mientras que *Hemigrammus rodwayi* e *Hyphessobrycon minimus* sólo en los ambientes de morichal. En el río llanero las especies constantes más importantes son *Aphyocharax erythrurus* y *Ctenobrycon spilurus*.

Tabla 5. Categorías según la frecuencia de aparición de las especies y sus porcentajes (raras, accesorias y constantes) en cada uno de los ecosistemas

Localidades	C ₁ (raras)	%	C ₂ (accesorias)	%	C ₃ (constantes)	%
Moquete	14	29,2	22	45,8	12	25,0
Caris	6	13,0	4	8,7	36	78,3
Morichal Largo	30	37,1	24	29,6	27	33,3
Total morichales	50	28,6	50	28,6	75	42,8
Pao	30	66,7	12	26,7	3	6,7

Entre las especies accesorias destaca *Cichlasoma orinocense* para los tres morichales, *Steindachnerina argentea*, *Ctenobrycon spilurus*, *Rivulus deltaphilus* y *Characidium zebra* para Moquete y Morichal Largo, *Ctenobrycon spilurus* y *Satanoperca mapiritensis* en el Caris y para el río Pao las especies accesorias más importantes son *Knodus breviceps*, *Creagrutus bolivari*, *Characidium zebra* e *Hypostomus plecostomus*.

Abundancia relativa de las especies en ambientes de morichal y río llanero

La Tabla 6 presenta las tres categorías de las abundancias relativas de las especies y el porcentaje que representa cada grupo en los diferentes ambientes. La categoría de especies poco abundantes (A1) es la mejor representada tanto en los ambientes de morichal como en el río llanero. Le siguen en importancia el grupo de las especies abundantes (A2), y de las muy abundantes (A3). Dentro de este último grupo (A3), *Hyphessobrycon minimus* y *Moenkhausia copei* están presentes en los tres morichales, mientras que *Hemigrammus rodwayi* y *Cheirodon pulcher* se encuentran tanto en Moquete como en Caris. Por otra parte, las especies *Bryconops giacopinii*, *Hemigrammus micropterus* y *Pristella maxillaris* sólo aparecen en Morichal Largo. Para el río llanero las especies *Astyanax bimaculatus*, *Steindachnerina*

argentea, *Cheirodon pulcher*, *Knodus breviceps* y *Gephyrocharax valencia* son muy abundantes.

Al comparar las abundancias relativas en las comunidades observamos que el río Pao se caracteriza por que el 64,4% de sus especies está dentro de la categoría A1 (poco abundantes) con abundancias relativas menor que 1%. En cuanto a sus frecuencias el 67% de las especies se clasifican como C1 (accidentales o raras), lo que implica que 30 de las 45 especies tienen una frecuencia menor del 25% (apéndice 1). El río Moquete se caracteriza por presentar una combinación de especies accesorias (46), y abundantes (75%), mientras que la comunidad del río Caris se caracteriza por una asociación de especies constantes y especies poco abundantes. Las especies del río Morichal Largo presentan una asociación que se caracteriza porque predominan las especies accesorias y poco abundantes.

Composición taxonómica

En cuanto a la composición taxonómica para los cuatro ecosistemas, la mayor proporción de especies identificadas corresponde a los siguientes órdenes: Characiformes (52,4%), Siluriformes (27,4%), Perciformes (15,48%) y Gymnotiformes (7,14%). Si bajamos en la categoría taxonómica tenemos que la familia Characidae es la dominante, con un 37% de las especies identificadas,

Tabla 6. Categorías según las abundancias relativas de las especies (poco abundantes, abundantes y muy abundantes) y el porcentaje que representan en cada uno de los ecosistemas.

Localidades	A ₁ (poco abundantes)		A ₂ (Abundantes)		A ₃ (muy abundantes)	
		%		%		%
Moquete	36	75	7	15,5	5	10,4
Caris	34	74	7	15	5	11
Morichal Largo	67	83	10	12,3	4	5
Total morichales	137	78,3	24	13,7	14	8
Pao	29	64,4	11	24,4	5	11,1

le sigue la familia Cichlidae con 13%, Loricariidae con 10,26% y el 40% restante está repartido entre las otras 20 familias. De los 84 géneros identificados el 66,79% pertenecen a las tres familias dominantes.

Análisis de datos por Componentes Principales

Los resultados del análisis de componentes principales (Figura 2), señalan la separación entre las comunidades ícticas de Morichal y el río Llanero, debido a diferencias en los patrones de distribución de las especies en estos ambientes. Se separan en 13 grupos: el cuadrante I, muestra tres grupos (1, 2 y 3) ubicados cerca del eje uno y constituidos por especies que comparten el Moquete y Caris (p.e. #24= *Brachichalcinus guianensis*, y # 35= *Copella natereri*). Existe un cuarto grupo formado por dos especies que se ubican cerca del eje dos, las cuales son comunes para los ríos Moquete y Pao. En el cuadrante II se distinguen dos grupos, el grupo 5, con tres especies compartidas por el Caris y el Pao y el grupo 6 formado por especies únicas del río Pao. En el cuadrante III el grupo 10 formado por sólo especies del río Morichal Largo; el grupo 9 formado por especies presentes en los ríos Moquete, Morichal Largo y Pao; el grupo 8 cuyas especies son compartidas por el Caris Morichal Largo y Pao y el grupo 7 formado por

dos especies compartidas por el Morichal Largo y Pao. Las especies que forman los grupos del último cuadrante (IV), están distribuidas en los tres morichales. Podemos observar también que los vectores correspondientes al río Pao y al Morichal Largo, tienen muy pocas especies en común.

La varianza total retenida por el sistema entre los dos primeros ejes es de 82,5% y para el tercer eje es de 99,98%, lo que nos indica que con este análisis se ha logrado una buena resolución al separa las faunas que caracterizan a cada ambiente en particular, así como aquellas que se comparten en dos o más ambientes.

En la Figura 3 se muestran los resultados del Análisis de Correspondencia Canónica donde se relacionan las variables ambientales con la composición de las especies en cada localidad. En este resultado la longitud y orientación de las flechas nos indica cuan correlacionadas están las variables con los ejes de ordenación y con cuál de ellos están asociadas. Se distinguen tres grupos: un primer grupo, donde la composición íctica de Morichal Largo está altamente correlacionadas con la variable conductividad. Resaltan en esta agrupación la familia Aspredinidae, con las especies *Bunocephalus amaurus*, *Tatia galaxias*, *Tatia* sp. y *Parauchenipterus galeatus*. Entre los carácidos están: *Acestrorhynchus microlepis*,

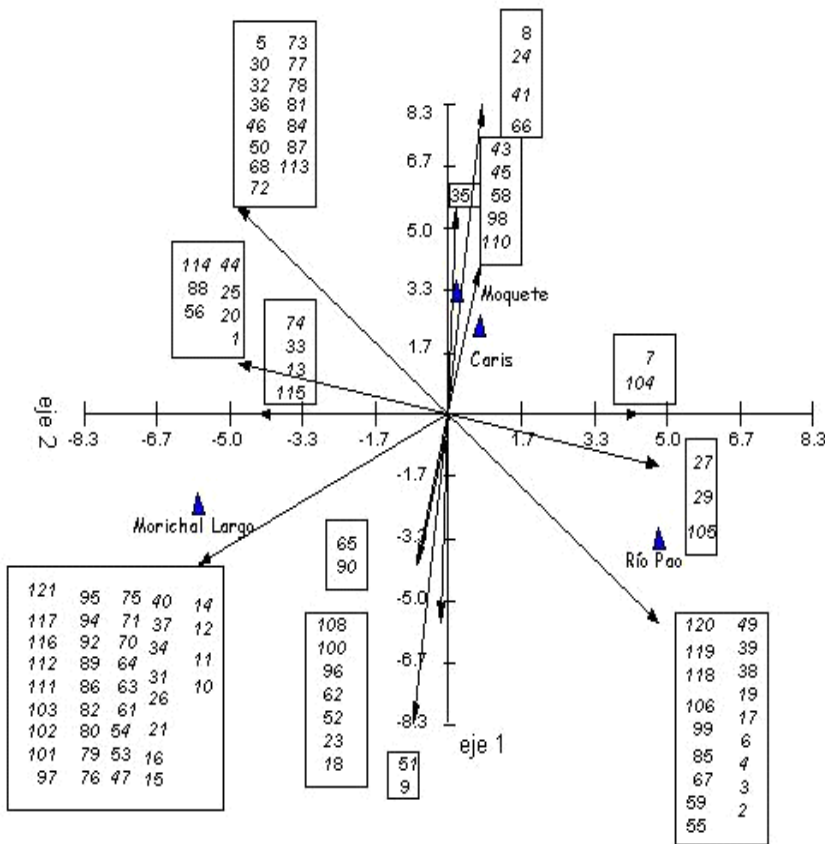


Figura 2. Análisis de Componentes Principales de las comunidades ícticas de los ríos Moquete, Caris, Morichal Largo y Pao. Los vectores y números corresponden a la ubicación de las especies y los triángulos con los ríos. Los diferentes grupos de especies se muestran dentro de los recuadros (1 al 13).

Bryconops giacopinii, *Gnatocharax steindachneri*, *Hyphessobrycon minimus*, *Roeboides dientonito*, *Pristella maxillaris*, *Iguanodectes spilurus*. Entre los cíclidos: *Satanoperca mapiricensis*, *Cichlasoma orinocense*, *Apistogramma hongsloui*, *Heros severus*, *Nannacara* sp. Entre los loricáridos se encuentran *Aphanotorulus watawata*, *Hypostomus surinamensis* y *Ancistrus* sp.

Un segundo grupo donde la composición de peces del río Pao está altamente correlacionada con la variable pH e inversamente correlacionada con la variable transparencia. En este grupo resaltan las especies de la familia Anostomidae como son: *Abramites hypselonotus*, *Leporinus arcus*, *Schizodon scotorhabdotus*. Entre las es-

pecies de la familia Characidae están: *Knodus* cf. *breviceps* y *Knodus* cf. *meridae*, *Ctenobrycon spilurs*, *Aphyocharax alburnus*, *Cheirodon pulcher*. Entre los loricáridos encontramos a *Farlowella acus* y *F. vittata*, *Hypostomus plecostomus* y *Rineloricaria* sp. También, aparecen *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) y *Parodon apolinari* (Parodontidae).

Un último grupo, con una nube de puntos un poco más dispersa que las dos anteriores, donde las comunidades de peces de los ríos Moquete y Caris están más relacionadas con las variables oxígeno y temperatura e inversamente con la variable conductividad. Entre las especies que conforman estas comunidades se pueden mencionar

a los carácidos: *Serrasalmus rhombeus*, *Tetragonopterus chalceus*, *Moenkhausia lepidura*, *M. dichroua*, *Astyanax macrolepis*, *Brachichalcinus guianensis*; *Gephyrocharax valencia*; entre los cíclidos están: *Apistogramma ortmani*, *Geophagus* sp. y *Caquetaia kraussii*; entre los curimatidos está *Curimatella immaculata*, de la familia Pimelodidae está *Rhamdia quelen* y de la familia Poeciliidae, *Poecilia reticulata*, entre otras. Se puede interpretar que los ríos están distribuidos a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales. Así tenemos que los ríos colocados en los cuadrantes I y II tienen alta transparencia, pH más ácidos y mayor conductividad, mientras que los que están en los cuadrantes III y IV, es de esperar que sus aguas sean más turbias (menos transparentes), pH con

tendencia a la alcalinidad y con menor conductividad. Así, de este gráfico, podemos considerar que son causas importantes de la distribución de las especies las variables conductividad, oxígeno, temperatura y pH. En la Tabla 7 se presentan de datos para los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes del ACC, así, como los valores de los *autovalores* para los ejes de ordenación de las especies y variables ambientales.

El grado de correlación entre las variables y los ejes de ordenación miden la contribución de dichas variables en el ordenamiento de los sitios de muestreo y la distribución de las especies. Para el caso particular que estamos tratando, los valores mayores de 2,2 indican que la variable contribuye significativamente al ordenamiento de los sitios.

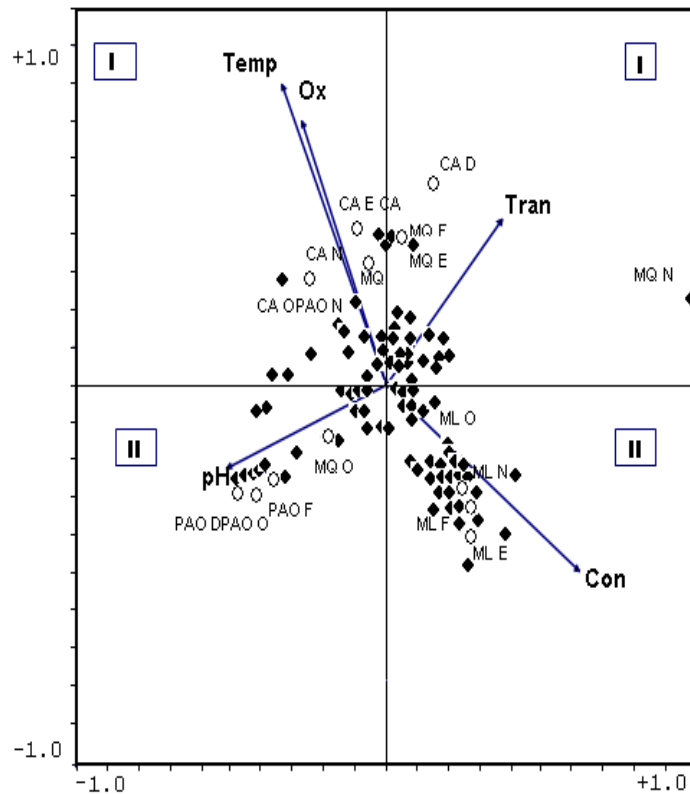


Figura 3. Ordenación de sitios de muestreo en función de las variables ambientales y la abundancia de especies, Los círculos representan las localidades estudiadas en cada río, los rombos rellenos las especies y las flechas indican los vectores de las variables ambientales: conductividad (con); ácida (pH); transparencia (Tran); temperatura (Temp) y oxígeno (Oxi).

Tabla 7. Valores del correlación entre las variables ambientales y los coeficientes canónicos

	Nombre	AX1	AX2	AX3	AX4
	FR EXPLAINED	0,3176	0,2362	0,1922	0,1404
1	Temperatura	1,9138	6,6006*	4,2964*	-2,1555*
2	PH	-5,8311*	-2,2322*	-7,7418*	-3,1226*
3	Oxígeno Disuelto	1,2978	4,5545*	-10,0495*	0,5306
4	Conductividad	4,0262*	3,4671*	-5,8259*	-1,1943
5	Transparencia	-0,6647	-1,6494	1,8486	-0,9523

* p<0,05

Los resultados obtenidos para esta prueba indican que las variables pH y conductividad tienen una mayor influencia sobre el primer eje, las variables temperatura y oxígeno en el segundo. La variable transparencia no es estadísticamente significativa en ninguno de los cuatro ejes.

DISCUSIÓN

Uno de los aspectos más importantes en cuanto a la composición y estructura de las comunidades de peces en los ríos de morichal y llanero es el alto porcentaje de géneros y especies pertenecientes al orden Characiformes, principalmente la Familia Characidae con más de un 40% en la mayoría de los casos. Esta gran representación puede ser atribuida a la alta diversificación morfológica y plasticidad fenotípica y ontogenética así como, a la gran variedad de hábitos alimentarios que han desarrollado estas especies desde su origen (Lundberg, 1998; Lowe-McConnell, 1987; Lasso, 1996; Machado-Allison, 1990, 1992, 2005; Machado-Allison y García, 1986).

La caracterización de estas comunidades basada en los cálculos de constancia y abundancia de las especies nos revela dos tendencias importantes: la primera, que los ecosistemas de morichal se caracterizan por un mayor porcentaje

de especies constantes y poco abundantes, es decir, son comunidades conformadas por poblaciones de especies que presentan un bajo número de individuos, pero que los mismos se mantienen a lo largo de todo el año. Por consiguiente estas especies se pueden considerar como eurícoras. Tal predominancia de especies eurícoras probablemente sea debida a la estabilidad ambiental que brindan estos ecosistemas durante todo el año en términos de disponibilidad de alimento, mantenimiento del curso del agua y la poca variabilidad de los parámetros fisicoquímicos, además de la riqueza en microhábitats potencialmente explotables para las diferentes especies.

La otra tendencia, se refiere al río llanero, que se caracteriza por presentar una asociación de peces determinadas en el estudio como raras y poco abundantes (C1 – A1), es decir, que no permanecen durante todo el año en este ambiente y la mayoría de las poblaciones presentan pocos individuos. La mayoría de las especies en estos ambientes pueden ser consideradas como estenocoras, debido, probablemente, a las grandes variaciones tanto temporales como espaciales a las que están sometidas a lo largo del ciclo anual.

Estos importantes cambios en la dinámica fluvial, así como en la disponibilidad del recurso ali-

menticio, áreas de refugio, reproducción y en los parámetros fisicoquímicos de las aguas afectan de manera directa la abundancia y distribución de las especies de peces que habitan éstos cuerpos de agua. Estos cambios pueden estar siendo regulados por efectos estocásticos y/o determinísticos que tienen que ver principalmente con los procesos interanuales que desencadena la variación de la precipitación (Arrington y Winemiller, 2006; Lasso, 1996; Machado-Allison, 1990, 1992, 1994, 2005; Mago-Leccia 1969, entre otros).

La movilidad de las especies también puede ser otro factor importante, puesto que algunos de estos grupos se mueven constantemente con la subida y bajada de aguas estacionalmente o migran a aguas más profundas de los canales principales de los grandes ríos de acuerdo con su crecimiento y ciclo de vida (Lasso, 1996; Lowe-McConnell, 1987; Machado-Allison, 2005).

Estos resultados concuerdan con los presentados por Nakamura (2000), en un estudio de la diversidad íctica de los morichales de la cuenca baja del río Caura, en el cual se reporta que más del 70% de las especies registradas se consideran eurícoras por estar presentes en las diferentes épocas del año. Esta autora señala también que hay una baja diferencia estacional con respecto a la composición íctica, que sugiere que estos ríos presentan algunos factores físicos y/o químicos muy estables en su ciclo anual, como son la temperatura, la conductividad y el nivel del agua. Por otro lado, Lasso (1996), reporta para el bajo llano inundable que estos ambientes se caracterizan por un dominio de especies raras y poco abundantes.

Al evaluar la distribución espacial de las especies de los diferentes ecosistemas a través del análisis de componentes principales obtenemos que efectivamente hay un agrupamiento que revela la existencia de un patrón de distribución de las especies características de morichal y de las especies de río llanero, así como un grupo de especies que se mueve entre estos dos ambientes. Los resultados del análisis directo de gradientes demostró que tanto el pH y la conductividad son variables ambientales que originan un importante gradiente diferencial de condi-

ciones entre los ríos de morichal y llanero. En los ambientes de morichal hay una combinación de alta conductividad y mayor acidez. Contrariamente, las especies de ambiente de aguas blancas de río llanero se encuentran asociadas a aguas neutras o ligeramente alcalinas y baja o moderada conductividad. Por supuesto en ambos casos hay una aparente barrera que impide a muchas especies distribuirse en ambos ecosistemas a pesar de la cercanía y/o conectividad entre estos sistemas. Esta limitación, convierte a los morichales en “islas” biogeográficas, frágiles y particularmente diferenciadas del resto de ambientes acuáticos de los llanos del país (Machado *et al.*, 1986, 2011; Marrero *et al.*, 1999).

Por otra parte, los carácidos junto con los siluroideos fueron los grupos que presentaron las abundancias más altas, la distribución geográfica más amplia y la mayor diversidad. Estos resultados son consistentes con los reportes de otros ecosistemas dulceacuícolas de Venezuela y del Neotrópico (Lowe-McConnell, 1987; Wikramanayake, 1990; Vari y Malabarba 1998; Lasso, 1996; Lasso *et al.*, 2003, 2004; Machado-Allison 2005).

Importancia de los morichales

Los morichales representan ecosistemas acuáticos particularmente importantes tanto desde el punto de vista biótico como de su potencial uso por las comunidades humanas. Caracterizaciones de estos importantes cuerpos de agua han sido realizadas por Antonio y Lasso (2006), González (1986, 1987), Machado-Allison *et al.*, (1987), Machado-Allison (1987), Mago-Leccia (1978), Marrero *et al.*, (1997), Ojasti (1987), y más recientemente; González y Rial, (2011), Machado-Allison *et al.*, (2010, 2011), Marcano *et al.*, (2008); Todos estos trabajos muestran la importancia biológica (alimentaria, refugio, reproducción, etc.) que estos sistemas poseen, sino también su importancia utilitaria para beneficio humano; desde obtener agua limpia de alta calidad para el consumo doméstico, plantas que le sirven para la obtención de fibra para fabricación de techos, muebles, cestería, chinchorros, etc., y frutos comestibles tanto para el hombre como para los animales domésticos y silvestres. Ade-

más son sitios de gran belleza escénica que le aportan medios de esparcimiento. Marrero *et al.*, (1997) muestran datos de investigaciones en morichales del oriente de Venezuela que indican que 57% del material consumido por los peces (principalmente artrópodos, frutas y semillas) proviene del ecosistema terrestre (origen alóctono). Andrade y Machado-Allison (2009) demostraron y corroboraron con el estudio de cuatro especies de bagres auqueniptéridos la importancia de los bosques de galería y los morichales para el aporte de material alimentario para las especies acuáticas.

Por otro lado este trabajo muestra comparativamente la gran diversidad de especies que se encuentran en los morichales y muchas de ellas restringidas a esos ambientes como por ejemplo muchas especies de Characidae incluidas en los géneros *Bryconops*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon* y *Moenkhausia*, los lebiasínidos *Pyrhulina* y *Copella*, auqueniptéridos como *Tatia*, peces eléctricos (*Adontosternarchus* e *Hypopomus*) y finalmente un gran número de especies de cíclidos entre ellos *Apistogramma guttata* y *Satanoperca mapiritensis* (endémicas), *Heros severum*, *Mesonauta*, *Cichlasoma*, *Nannacara* y otros, de gran importancia en la acuariofilia nacional e internacional.

A pesar de esta gran riqueza en especies y estabilidad biológica, los morichales son ecosistemas sumamente frágiles debido principalmente a su poca capacidad amortiguadora. Cualquier alteración de su ciclo hídrico, cambio en la fisicoquímica de sus aguas, aumento de temperatura, sedimentación o pH contaminación doméstica, agrícola o industrial coloca en grave riesgo las comunidades vegetales, de peces y otros animales silvestres. Por otro lado, su ubicación en las mesas orientales y proximidad al Delta del Orinoco sobre capas de extraordinaria riqueza y potencial de hidrocarburos pesados amenazan la estabilidad y equilibrio de estos sistemas. Todo lo anterior nos permite sugerir que estos ecosistemas deben ser protegidos dado su riqueza biológica, su fragilidad estructural y su utilización humana y silvestre.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a los laboratorios de Ecología de Insectos (ULA) e Ictiología (IZET-UCV), los Postgrados de Ecología (ULA y UCV) y al Museo de Biología de la UCV por la ayuda prestada para la realización del presente trabajo.

LITERATURA CITADA

ANDRADE-LÓPEZ, J. YA. MACHADO-ALLISON.

2009. Aspectos morfológicos y ecológicos de las especies de Heptapteridae y Auchenipteridae presentes en el Morichal Nicolasito (Río Aguaro, Venezuela). *Bol. Acad. Ciens. Fis. Mat. y Nat.* 2009. LXIX(3): 35-59.

ANTONIO, M. E.

1985. Inventario preliminar de la ictiofauna del Río Morichal Largo, Estados Anzoátegui y Monagas, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 115 p.

ANTONIO, M. E. Y C. LASSO

2003 (2001). Los peces del río Morichal Largo, estados Monagas y Anzoátegui, Cuenca del río Orinoco, Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 156:5-118.

ARRINGTON, D. A. Y K. O. WINEMILLER

2006. Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 126-141.

- BELAUD, A., D. BENGEN Y P. LIM**
 1990. Approche de la structure du peuplement ichtyologique de six bras mort de la garone. *Annals Limnologie*, 26(1):81-90.
- BARRY CHERNOFF, PHILIP W. WILLINK Y ANTONIO MACHADO-ALLISON**
 2004. Spatial partitioning of fishes in the Río Paraguay, Paraguay. *Interciencia*, 29(4):183-192.
- BARRY CHERNOFF, PHILIP W. WILLINK, ANTONIO MACHADO-ALLISON, MARIA FÁTIMA MERELES, CÉLIO MAGALHÃES, FRANCISCO ANTONIO R. BARBOSA, Y MARCOS CALLISTO**
 2004. Distributional congruence among aquatic plants, invertebrates and fishes within the Rio Paraguay Basin. *Interciencia*, 29(4):199-206
- COLONELLO, G., S. CASTROVIEJO Y G. LÓPEZ**
 1986. Comunidades vegetales asociadas al Río Orinoco en el sur de Monagas y Anzoátegui (Venezuela). *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, XLVI(125-126): 127-166.
- GONZÁLEZ, V.**
 1987. Los morichales de los llanos orientales. Un enfoque ecológico. Ediciones Cropoven, Caracas, Venezuela. 56 p.
- GONZÁLEZ, V. Y A. RIAL**
 2011. Las comunidades de morichal en los llanos orientales de Venezuela, Colombia y el Delta del Orinoco: Impactos de la actividad humana sobre su integridad y funcionamiento (125-145). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible* (Lasso et al., eds). Instituto Alexander Von Humboldt, MAVDT, WWF, FLSCN, UNC. Bogotá, Colombia. 304p.
- GOULDING, M.**
 1980. *The Fishes and the Forest, explorations in Amazonian Natural History*. Univ. California Press. 280 p.
- GOULDING, M., M. L. CARVALHO, Y E. G. FERRERIRA**
 1988. *Rio Negro, rich life in poor water*. SPB Academic Publishing, The Hague. 200p.
- GUILLER, P. S.**
 1982. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, 150 p.
- LASSO, C.**
 1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela. Parte I: Batoidei-Clupeomorpha-Ostariophysi (Characiformes). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, XLVIII (130): 121-141.
- LASSO, C.**
 1988. Inventario de la ictiofauna de nueve lagunas de inundación del bajo Orinoco, Venezuela. Parte II: (Siluriformes, Gymnotiformes, Acanthopteri). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Suplemento 2*: 355-385.
1990. Los peces de la Gran Sabana, Alto Caroní, Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, L(133-134): 209-285.
1992. Composición y aspectos ecológicos de la ictiofauna del Bajo Río Suapure, Serranía de los Pijiguaos (Escudo de Guayana), Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, LII (138):5-56
1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral Univ. De Sevilla, Facultad de Biología, Sevilla, 688 p.
- LASSO, C. A. MACHADO-ALLISON Y R. PÉREZ-HERNÁNDEZ**
 1990. Consideraciones Zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroní) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, IL(131-132):109-129.
- LASSO, C., A. RIAL Y O. LASSO-ALCALÁ**
 1999. Composición y variabilidad espacio-temporal de las comunidades de peces en ambientes inundables de los llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 19(2):1-28.
- LASSO, C., A. MACHADO-ALLISON, D. TAPHORN, D. RODRÍGUEZ-OLARTE, C. VISPO, B. CHERNOFF, F. PROVENZANO, O. LASSO-ALCALÁ, A. CERVO, K. NAKAMURA, N. GONZÁLEZ, J. MERI, C. SILVERA, A. BONILLA, H. LÓPEZ Y D. MACHADO-ARANDA**
 2003. The Fishes of the Caura River Basin, Orinoco Drainage, Venezuela: Annotated Checklist. *Scientia Guaianae*, 12:223-245.
- LASSO, C., D. LEW, D. TAPHORN, C. DO NACIMENTO, O. LASSO, F. PROVENZANO, YA. MACHADO-ALLISON**
 2004(2003). Biodiversidad Ictícola Continental de Venezuela. Lista de Especies y Distribución por cuencas. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 159-160: 105-195.
- LASSO, C., J. MOJICA, J. S. USMA, J. MALDONADO-OCAMPO, C. DONASCIMIENTO, D. TAPHORN, F. PROVENZANO, Ó. LASSO-ALCALÁ, G. GALVIS, L. VÁSQUEZ, M. LUGO, A. MACHADO-ALLISON, R. ROYERO, C. SUÁREZ Y A. ORTEGA-LARA**
 2004. Peces de la cuenca del Río Orinoco. Parte I. Lista y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*, 5(2):95-118.

LOWE-McCONNELL, R.

1975. *Ecology of Fishes in Tropical Freshwaters; their distribution, ecology and evolution*. Longman, London, 337p.

1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge Univ. Press, London, 382 p.

LUNDBERG, J.

1998. Temporal context of the diversification of Neotropical Fishes (50-68) En: Malabarba *et al.* (eds): *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre. Brasil.

MACHADO-ALLISON, A.

1987. *Los Peces de los ríos Caris y Pao. Edo. Anzoátegui. Clave Ilustrada para su identificación*. Ediciones Corpoven, Caracas. 66 p.

1990. Ecología de los peces de las aguas inundables de los Llanos de Venezuela. *Interciencia* 15(6):411-423.

1992. Larval Ecology of fish of the Orinoco Basin (45-59). En: W. Hamlett Editor. *Reproductive Biology in South American Vertebrates*. Chapter 3. Springer-Verlag.

1994. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 15(2):59-75.

MACHADO-ALLISON, A. O. BRULL Y C. MARRERO

1987. Informe final Proyecto MENEVEN-CAR33. Fauna Acuática (Coordinador). Responsable de la Sección de Peces. (Mimeo) IZT-Corpoven. 50 p.

MACHADO-ALLISON, A. Y C. GARCÍA

1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin species of the venezuelan floodplains. *Copeia*, 1(1):123-126.

MACHADO-ALLISON, A., C. LASSO Y R. ROYERO

1993. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro y Guariquito (Parque Nacional) estado Guárico, Venezuela. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 53 (139): 55-80.

MACHADO-ALLISON, A. F. MAGO-LECCIA, O. CASTILLO, C. MARRERO, C. LASSO Y F. PROVENZANO

2005. Lista de especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los bajos llanos de Venezuela (191-200). En: *Los Peces de los llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su historia natural*. Colección Estudios. CDCH-UCV. 222 p.

MACHADO-ALLISON, A., A. RIAL Y C. LASSO

2011. Amenazas e impactos sobre la biodiversidad y ecosistemas acuáticos de la orinoquia venezolana (63-86). En: *Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco II. Áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible* (Lasso *et al.*, eds). Instituto Alexander Von Humboldt, MAVDT, WWF, FLSCN, UNC. Bogotá Colombia. 304p.

MAGO-LECCIA, F.

1967. Notas preliminares sobre los Peces de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 27(112): 237-263.

1970a. Estudios preliminares sobre la Ecología de los Peces de los Llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 7(1):71-102.

1970. Lista de los Peces de Venezuela: incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Ministerio de Agricultura y Cría. Oficina Nacional de Pesca, Caracas, 283p.

1978. *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, 35 p.

MARCANO, A., L. MESA, J. PAZ YA. MACHADO-ALLISON

2007. Adiciones al conocimiento y conservación de los peces del Sistema Aguaro-Guariquito y Río Manapire, cuenca del Río Orinoco, estado Guárico, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 27(1):36-49.

MARRERO, C., A. MACHADO-ALLISON, V. GONZÁLEZ Y J. VELÁSQUEZ

1997. Ecología y Distribución de los Peces de los Morichales de los Llanos Orientales de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 17(4): 65-79.

MORA P., A., L. SÁNCHEZ, C. MAC-QUHAE, F. VISÁEZ Y M. CALZADILLA

2008. Geoquímica de los ríos morichales de los llanos orientales venezolanos. *Interciencia*, 33(10):707-724.

NAKAMURA, K.

2000. Comparación preliminar de la diversidad íctica en tres morichales con distintos niveles de intervención humana, cuenca baja del río Caura, Estado Bolívar, Venezuela. Tesis de Licenciatura. Esc. de Biología Univ. Central de Venezuela. Caracas. 100p.

NICO, L. Y J. THOMERSON

1990. Ecología, Hábitos Alimentarios e Interacciones Espaciales en Peces Anuales del Orinoco. *Acta Biologica Venezuelica*, 12(3-4): 106-120.

NOVOA, D. (ED).

1982. *Los Recursos Pesqueros del Río Orinoco y su Explotación*. CVG. 386 p.

- OJASTI, J.
1987. *Fauna del sur de Anzoátegui*. Corpoven, 38p.
- ORTAZ, M., A. MACHADO-ALLISON Y V. CARRILLO
2007. Evaluación ecológica rápida de la ictiofauna en cinco localidades del Delta del Río Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 32: 601-609.
- PÉREZ, L.
1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales de La Salle*, 44:143-162.
- PÉREZ-HERNÁNDEZ, D.
1983. Comportamiento hidrológico y sensibilidad ambiental de los morichales como sistemas fluviales. *Marne Informe Técnico DGSIIA IT 127 Caracas*, 80 p.
- PONTE, V., A. MACHADO-ALLISON Y C. LASSO
1999. Los Peces del Delta de Orinoco. Una aproximación a su estructura y dinámica. *Acta Biologica Venezuelica*, 19(2): 25-46.
- SOARES, M., R. ALEMIDA Y W. JUNK
1982. The trophic status of the fish fauna in Lago Camaleao, a macrophyte dominated floodplain lake in the middle Amazon. *Amazoniana*, 9(4): 511-526
- TAPHORN, D.C.
1992. The characiform fishes of the Apure river drainage. Venezuela. *Biollania*, (Ed. Esp.) 4:1-537
- VEGAS-VILARRUBIA, T. Y R. HERRERA
1988. A physco-chemical survey of blackwater rivers from the Orinoco and the Amazon basins in Venezuela. *Arch. hydrobiol.*, 111(4):491-506.
- VARI, R. P. Y L. R. MALABARBA
1998. Neotropical Ichthyology Overview (1-11). En: Malabarba, Reis, Vari & Lucena (eds). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs Porto Alegre, Brasil.
- VISPO, C., C. LASSO, O. LASSO-ALCALÁ Y N. GONZÁLEZ
2003. Geographical and temporal variation in fish communities of the floodplain lakes of the lower Caura drainage in the Venezuelan guayana. *Scientia Guianae*, 12: 297-327.
- WELCOMME, R. L.
1979. *Fisheries Ecology of Floodplain Rivers*. Logman, London 317 p.
- WINEMILLER, K. O.
1995. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain foodwebs (298-312). En: *Foodwebs: Integration of Patterns and Dynamics* (G. A. Polis and K. O. Winemiller eds) Chapman & Hall NY.
- WIKRAMANAYAKE, E. D.
1990. Ecomorphology and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology*, 71(5): 1756-1764.

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao	
Anostomidae	<i>Leporinus</i>	<i>friderici</i>	X	-	-	-	
	<i>Abramites</i>	<i>hypselonotus</i>	-	-	-	X	
	<i>Leporinus</i>	<i>arcus</i>	-	-	-	X	
	<i>Schizodon</i>	<i>scotorhabdotus</i>	-	-	-	X	
Apteronotidae	<i>Adontosternachus</i>	<i>devenanzi</i>	X	X	X	-	
	<i>Apteronotus</i>	<i>albifrons</i>	X	-	X	-	
	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>curvirostris</i>	X	-	-	X	
	<i>Sternarchorhynchus</i>	<i>macrostomus</i>	-	-	-	X	
Aspredinidae	<i>Bunocephalus</i>	<i>amaurus</i>	-	-	-	X	
Auchenipteridae	<i>Parauchenipterus</i>	<i>galeatus</i>	-	-	X	-	
	<i>Tatia</i>	<i>galaxias</i>	-	-	X	-	
	<i>Tatia</i>	<i>romani</i>	-	X	X	-	
	<i>Tatia</i>	sp.	-	-	X	-	
Belonidae	<i>Potamorrhaphis</i>	<i>guianensis</i>	-	-	X	-	
Callichthyidae	<i>Corydoras</i>	<i>wotroi</i>	-	-	X	-	
Cichlidae	<i>Acaronia</i>	<i>vultuosa</i>	-	-	X	-	
	<i>Aequidens</i>	sp.	-	X	X	X	
	<i>Apistogramma</i>	<i>guttata</i>	-	-	X	-	
	<i>Apistogramma</i>	<i>hongloi</i>	X	-	X	X	
	<i>Apistogramma</i>	<i>ortmani</i>	X	-	-	-	
	<i>Astronotus</i>	<i>ocellatus</i>	-	-	X	-	
	<i>Caquetaia</i>	<i>kraussii</i>	X	-	-	X	
	<i>Cichla</i>	<i>orinocensis</i>	-	-	X	-	
	<i>Cichlasoma</i>	<i>orinocense</i>	X	X	X	-	
	<i>Crenicichla</i>	<i>saxatilis</i>	X	X	X	X	
	<i>Geophagus</i>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Heros</i>	<i>severus</i>	-	-	X	-	
	<i>Mesonauta</i>	<i>insignis</i>	X	X	X	-	
	<i>Nannacara</i>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Satanoperca</i>	<i>mapiritensis</i>	X	X	X	-	
	Curimatidae	<i>Curimatella</i>	<i>dorsalis</i>	-	-	X	-
		<i>Curimatella</i>	<i>inmaculata</i>	X	X	X	-
<i>Curimatopsis</i>		<i>macrolepis</i>	-	-	X	-	
<i>Cyphocharax</i>		<i>spilura</i>	X	X	X	-	
<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i>	X	X	X	X		
Crenuchidae	<i>Characidium</i>	<i>zebra</i>	X	X	X	X	
Characidae	<i>Acestrocephalus</i>	sp	-	-	-	X	
	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	X	-	X	-	
	<i>Acestrorhynchus</i>	<i>microlepis</i>	-	-	X	-	
	<i>Aphyocharax</i>	<i>alburnus</i>	-	-	-	X	
	<i>Aphyocharax</i>	<i>erythrurus</i>	-	X	X	X	
	<i>Astyanax</i>	<i>bimaculatus</i>	X	X	-	X	
	<i>Astyanax</i>	<i>microlepis</i>	-	X	X	X	
	<i>Brachichalcinus</i>	<i>guianensis</i>	X	X	-	-	
	<i>Bryconops</i>	<i>giacopinnii</i>	-	-	X	-	
	<i>Bryconops</i>	<i>magoi</i>	X	-	X	-	

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas (cont.)

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao	
Characidae	<i>Creagrutus</i>	<i>bolivari</i>	-	X	-	X	
	<i>Ctenobrycon</i>	<i>spilurus</i>	X	X	X	X	
	<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i>	-	X	-	X	
	<i>Gnatocharax</i>	<i>steindachneri</i>	-	-	X	-	
	<i>Gymnocorymbus</i>	<i>thayeri</i>	X	X	X	-	
	<i>Hemigramus</i>	<i>micropterus</i>	-	X	X	-	
	<i>Hemigramus</i>	<i>rodwayi</i>	X	X	X	-	
	<i>Heterocharax</i>	<i>macrolepis</i>	-	-	X	-	
	<i>Hyphessobrycon</i>	<i>minimus</i>	X	X	X	-	
	<i>Hyphessobrycon</i>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Iguanodectes</i>	<i>spilurus</i>	-	-	X	-	
	<i>Knodus</i>	cf. <i>breviceps</i>	-	-	-	X	
	<i>Knodus</i>	cf. <i>meridae</i>	-	-	-	X	
	<i>Metynnis</i>	<i>argenteus</i>	-	-	X	-	
	<i>Myleus</i>	sp.	X	-	-	-	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>copei</i>	X	X	X	X	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>dichroura</i>	-	X	-	-	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>lepidura</i>	X	-	X	-	
	<i>Moenkhausia</i>	<i>oligolepis</i>	-	X	-	-	
	<i>Myleus</i>	<i>rubripinnis</i>	-	-	X	-	
	<i>Myleus</i>	<i>torquatus</i>	X	X	X	-	
	<i>Cheirodon</i>	<i>pulcher</i>	X	X	X	X	
	<i>Paragoniates</i>	<i>alburnus</i>	-	-	-	X	
	<i>Brachychalcinus</i>	<i>orbicularis</i>	-	-	X	X	
	<i>Pristella</i>	<i>maxillaris</i>	X	X	X	-	
	<i>Pristobrycon</i>	<i>striolatus</i>	-	-	X	-	
	<i>Roeboides</i>	<i>dientonito</i>	-	X	X	X	
	<i>Schizodon</i>	<i>isognatum</i>	-	-	-	X	
	<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>	X	-	X	-	
	<i>Tetragonopterus</i>	<i>chalceus</i>	-	X	-	-	
	<i>Xenagoniates</i>	<i>bondi</i>	-	-	-	X	
	Engraulidae	<i>Engraulisoma</i>	<i>taeniatum</i>	-	-	-	X
	Gasteropelcidae	<i>Gasteropelecus</i>	<i>orbicularis</i>	-	-	X	-
Gymnotidae	<i>Gymnotus</i>	<i>carapo</i>	X	X	X	-	
	<i>Electrophorus</i>	<i>electricus</i>	-	-	X	-	
Cetopsidae	<i>Helogenes</i>	sp.	-	-	X	-	
Erythrinidae	<i>Hoplerythirus</i>	<i>unitaniatus</i>	X	X	X	-	
	<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	X	X	X	-	
Hypopomidae	<i>Microsternarchus</i>	<i>bilineatus</i>	X	-	X	-	
Lebiasinidae	<i>Copella</i>	<i>nattereri</i>	X	X	-	-	
	<i>Nannostomus</i>	<i>eques</i>	-	-	X	-	
	<i>Pyrrhulina</i>	<i>brevis</i>	X	X	X	X	
Loricariidae	<i>Ancistrus</i>	sp.	-	-	X	-	
	<i>Aphanotorulus</i>	<i>amnophilus</i>	-	-	X	-	
	<i>Farlowella</i>	<i>acus</i>	X	X	X	X	
	<i>Farlowella</i>	<i>vittata</i>	-	X	X	X	
	<i>Hypoptopoma</i>	<i>thoracatum</i>	-	-	-	X	

Apéndice 1. Lista de especies presentes en las localidades muestreadas (cont.)

Familia	Género	Especie	Moquete	Caris	M. Largo	Pao
Loricariidae	<i>Hypostomus</i>	<i>plecostomus</i>	X	-	X	X
	<i>Hypostomus</i>	<i>surinamensis</i>	-	-	X	-
	<i>Lasiancistrus</i>	sp.	-	-	X	-
	<i>Loricaria</i>	<i>cataphracta</i>	-	-	X	-
	<i>Loricariichthys</i>	<i>brunneus</i>	-	-	X	-
	<i>Panaque</i>	<i>nigrolineatus</i>	-	-	-	X
	<i>Rineloricaria</i>	sp.	-	X	X	X
	Nandidae	<i>Polycentrus</i>	<i>schomburgki</i>	-	-	X
Parodontidae	<i>Parodon</i>	<i>apolinari</i>	X	-	-	X
Pimelodiadae	<i>Pimelodus</i>	<i>blochii</i>	-	-	-	X
	<i>Imparfinis</i>	sp.	-	-	-	X
	<i>Microglanis</i>	<i>poecilus</i>	-	X	-	X
	<i>Pimelodella</i>	<i>gracilis</i>	X	X	X	X
	<i>Rhamdia</i>	<i>sebae</i>	-	-	X	-
	<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	-	X	X	X
	Poeciliidae	<i>Poecilia</i>	<i>reticulata</i>	X	X	X
Rivulidae	<i>Rivulus</i>	<i>deltaphilus</i>	X	X	X	-
Scianidae	<i>Plagioscion</i>	<i>squamosissimus</i>	-	-	X	-
Sternopygidae	<i>Eigenmania</i>	<i>macrops</i>	-	-	X	-
	<i>Eigenmania</i>	<i>virescens</i>	X	-	X	-
	<i>Sternopygus</i>	<i>macrurus</i>	X	X	X	-
	<i>Symbranchus</i>	<i>marmoratus</i>	-	X	X	-
Trichomycteridae	<i>Acantopoma</i>	<i>bondi</i>	-	-	-	X
	<i>Ochmacantus</i>	<i>orinoco</i>	-	-	X	-
	<i>Paravandellia</i>	sp.	-	-	X	-

**TERMORREGULACIÓN, DIETA Y VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA
REGIÓN CEFÁLICA DEL LAGARTO *PLICA PLICA* (LINNAEUS, 1758)
(SAURIA: TROPIDURIDAE) EN VENEZUELA**

**THERMOREGULATION, DIET AND MORPHOLOGICAL VARIATION OF
THE CEPHALIC REGION OF THE LIZARD *PLICA PLICA* (LINNAEUS, 1758)
(SAURIA: TROPIDURIDAE) IN VENEZUELA**

Luis A. González S¹., Jenniffer Velásquez¹, Hernán Ferrer² y Gamaliel Castañeda G.³

RESUMEN

Se estudió la termorregulación, dieta y variación morfológica cefálica interpoblacional en el lagarto *Plica plica*. La captura de los individuos se realizó en los alrededores de la quebrada Onda, municipio Zamora del estado Miranda y en el río Casanay, municipio Ribero en el estado Sucre, Venezuela. Para el estudio de la termorregulación y la dieta solamente se utilizaron individuos de río Casanay, la temperatura media corporal fue de $29,04 \pm 2,34^{\circ}\text{C}$. Las presas más frecuentes fueron Hymenoptera, Coleoptera y Heteroptera y el mayor valor de dominancia fue para Hymenoptera (80,59%), seguido de Coleoptera (9,41%), considerándose a la especie como insectívora. Se realizó una comparación morfométrica de las placas dorsales de la cabeza, entre los individuos de quebrada Onda y río Casanay, utilizando el método de las cerchas y se obtuvo una variación morfométrica, donde los individuos de río Casanay presentan 5 placas supraoculares, mientras que los de quebrada Onda sólo 3. Los resultados morfométricos y el análisis geomorfológico concuerdan con un evento de especiación alopatrico del tipo vicariante.

SUMMARY

We studied thermoregulation, diet, and interpopulation morphological variation in the lizard *Plica plica*. Individuals were captured in two localities: Onda creek, Zamora Municipality, Miranda State and the Casanay River, Ribero Municipality, Sucre State, Venezuela. For the thermoregulation and diet studies only individuals from the Casanay River were used. The average body temperature was $29,04 \pm 2,34^{\circ}\text{C}$. The most frequent prey items belonged to the orders Hymenoptera, Coleoptera, and Heteroptera. The highest dominance value was for Hymenoptera (80.59%), followed by Coleoptera (9.41%); these results clearly characterize the species as insectivorous. Morphometric comparison of the dorsal plates of the head was carried between individuals of Onda Creek and Casanay River. Casanay River individuals have 5 supraocular plates whereas those of Onda Creek have 3 plates. The results of morphometric and geomorphological analysis are consistent with an allopatric vicariant speciation event.

Palabras clave: *Plica plica*, termorregulación, alimentación, morfometría, Venezuela.

Key words: *Plica plica*, thermoregulation, feeding, morphometry, Venezuela.

¹Postgrado en Zoología e Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas. plica4@yahoo.com.; ²Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser" (UCV), Caracas; ³Escuela Superior de Biología, Universidad Juárez del Estado de Durango, México.

INTRODUCCIÓN

El lagarto *Plica plica* (Figura 1) se distribuye en Colombia, Venezuela Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Brasil, Bolivia, Perú, Ecuador, Trinidad y Tobago (Avila-Pires, 1985). En nues-

tro país, puede ser ubicado en el bosque tropófilo y ombrófilo de los estados: Carabobo, Aragua, Miranda, Anzoátegui, Sucre, Monagas, Guárico, Bolívar y Delta Amacuro. El objetivo del presente estudio fue evaluar la termorregulación y dieta del lagarto *P. plica* en la región oriental de Venezuela, además de comparar la zona dorsal de la cabeza entre individuos ubicados en la región oriental y central de Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La zona de captura utilizada para el estudio de termorregulación y dieta se ubicó en el río Casanay (10° 30' 42" N; 63° 20' 53" O), municipio Ribero, estado Sucre, Venezuela. Mientras que la comparación morfométrica se realizó entre individuos del río Casanay y de quebrada Onda (10° 30' 19" N; 66° 25' 53" O), municipio Zamora, estado Miranda, Venezuela (Figura 2). La zona del río Casanay se caracteriza por presentar precipitaciones anuales de entre 600 y 900 mm, con dos periodos de pluviosidad, donde la precipitación tiende a ser mayor en el segundo semestre del año; sin embargo no guarda un patrón definido. Se observa un bosque de galería, con árboles que pueden alcanzar hasta 10 m de altura, rodeado de un bosque tropófilo macrotérmico cuya temperatura ambiental promedio anual varía entre 25 y 30 °C. La zona de quebrada Onda se caracteriza por presentar precipitaciones anuales entre 1100 y 2200 mm, distribuidos en dos periodos marcados de pluviosidad (uno menor, de enero a abril, y otro mayor, de mayo a diciembre), siendo abril el mes de menor precipitación y julio el más lluvioso. Esta zona presenta un bosque húmedo tropical, con árboles que pueden alcanzar 30 metros de altura y una temperatura ambiental promedio anual entre 18 y 30 °C (Ewel y Madriz, 1976; Foghin-Pillin, 2002).

Trabajo de campo. Los lagartos se capturaron con la ayuda de gomeras en dos salidas de campo. Inmediatamente, se tomó la temperatura corporal (T_c) empleando un termómetro digital rectal de lectura rápida, marca Omron (0,1°C), la

temperatura del aire (T_a) a dos metros de altura en el sitio de captura y la temperatura del sustrato (T_s), utilizando un termómetro ambiental digital, marca Precision (0,5°C). Durante la captura se trató de no realizar búsquedas continuas, ya que después de avistar el ejemplar y fallar en el primer intento, la temperatura corporal podría ser alterada. Se calculó el diámetro de cada árbol, en donde se realizaba la captura y a cada individuo se le asignó una etiqueta de identificación con el número de colección y sexo.

Trabajo de Laboratorio. Los lagartos capturados se trasladaron al laboratorio para ser pesados (con una balanza digital US-1000XR de 1000 g \pm 0,1 g), medidos (longitud hocico-cloaca, empleando un vernier digital Silvac de 150 mm \pm 0,1 mm) y sexados. Se fijaron en formalina al 10% y preservaron en etanol al 70%. La asociación entre la temperatura del cuerpo (T_c) y la temperatura del ambiente (T_a) y el sustrato (T_s), se realizó mediante un análisis de regresión (Hammer *et al.*, 2001). El contenido estomacal se obtuvo extrayendo el estómago por medio de una incisión en la región ventral. Posteriormente, se vació para calcular el volumen ingerido, por el método de la exclusión, el cual consiste en desplazar una columna de agua de volumen inicial conocido dentro de un cilindro graduado de 10 ml de capacidad. Dicho contenido se colocó en un colador, se lavó con agua corriente y vertió en una cápsula de Petri, previamente llena de etanol al 70%. El material fue observado a través de un microscopio estereoscópico con un aumento máximo de 50X (Korschgen, 1980).

Cada ítem o presa encontrada fue identificada hasta la categoría de orden con la ayuda de bibliografía puntual (Borrór y Delong, 1966; Borrór y White, 1970; Richards y Davies, 1984; Barnes y Ruppert, 1996; Castner, 2006). La dieta de *P. plica* se determinó calculando: 1) frecuencia de aparición $F.A. = NE/NT$, donde NE es el número de estómagos con determinados ítems y NT el número total de estómagos estudiados y 2) dominancia trófica $D = NI/NT$, donde NI es el número total de individuos de un determinado ítem y



Figura 1. Lagarto *Plica plica* de los alrededores del río Casanay en el estado Sucre, Venezuela.



Figura 2. Ubicación del área de estudio. Los círculos negros corresponde a las dos zonas de muestreo.

NT número total de individuos de todos los ítems encontrados. Ambos métodos son de uso generalizado en el estudio de la dieta de lagartos (González *et al.*, 2001).

Para el análisis morfológico interpoblacional entre 14 individuos de quebrada Onda y 15 de río Casanay, se tomaron fotos de la parte dorsal de la cabeza de cada lagarto, con una cámara digital (HP R707) instalada sobre un trípode. Las fotografías fueron editadas en un computador y guardadas en formato Tiff. Con el programa Scion Image versión Beta 4.0.2 (Scion Corporation), se ubicaron sobre las fotografías de cada lagarto hitos morfológicos homólogos y sus coordenadas cartesianas, entre la unión de algunas placas dérmicas de la parte dorsal de la cabeza, formando una cercha (Box truss) (Figura 3), indicando 11 hitos homólogos y 23 variables o distancias entre los puntos (Tabla 1) (Bookstein, 1982). Finalmente, la comparación de la variación morfológica entre los ejemplares, se realizó por medio de un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando el programa estadístico Past versión 1.34 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Talla, peso, volumen de contenido estomacal y microhábitat ocupado. La mayor longitud alcanzada por un macho fue de 113,58 mm y un peso de 38,50 g, mientras que la hembra más grande midió 110,57 mm y la más pesada 40,10 g. El mayor volumen estomacal lo presentó un macho con un valor de 3,2 mm³, seguido de una hembra ovada con un valor de 3 mm³ (Tabla 2). El lagarto *P. plica* fue observado durante el día, sobre troncos de árboles caídos, en el suelo arenoso del río, pero principalmente sobre árboles, alcanzando el mayor de estos un diámetro de 1,91 m. Algunos individuos pueden estar activos a alturas de hasta 7 m sobre el árbol ocupado. González *et al.*, (2001) señalan características similares de talla y peso para *P. plica* de quebrada Onda en Venezuela, donde la mayor longitud alcanzada por un macho fue 115,91 mm, con

54,20 g de peso y la hembra más grande midió 113,91 mm, con 49,00 g de peso.

Termorregulación. El lagarto *P. plica* mantiene una temperatura media corporal de 29,04 ± 2,34 °C, mientras que la temperatura media del ambiente fue de 27,15 ± 1,90 °C y la temperatura media del sustrato de 25,90 ± 1,35 °C. Al comparar la Tc con la Ta, no se encontraron diferencias significativas (F = 0,347; df = 1,8; P = 0,572, r = 0,20; R = 0,041). Al relacionar la Tc con la Ts, tampoco se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas (F = 0,0012; df = 1,8; P = 0,972, r = 0,012; R = 0,00016) (Figura 4). En ambos casos, el valor de regresión (r) es muy bajo y no es significativo, por lo tanto, es posible decir que los organismos tienden a termorregular más que a termoconformar en el entorno donde se observaron (Velásquez y González, 2010; Velásquez *et al.*, 2011).

La Tc siempre se mantuvo por encima de la Ts, con una variación máxima diaria de 9 °C (Figura 5). Vitt (1991) señala para *P. plica* de la Amazonia en Brasil, una temperatura corporal similar de 30,67 ± 0,87 °C, con una temperatura media del ambiente de 27,43 ± 1,73 °C y una temperatura media del suelo de 27,67 ± 1,77 °C. Velásquez y González (2010) también señalan características termorreguladoras para el lagarto *Tropidurus hispidus*, otro miembro de la familia Tropiduridae en el oriente de Venezuela e indican una temperatura corporal media de 35,68 °C con ausencia de relación entre Tc con la Ta y Ts. Señalaron además que los individuos quizás han desarrollado mecanismos de comportamiento para controlar su temperatura corporal.

Dieta. El análisis de 10 estómagos de *P. plica* establece que su dieta se compone de al menos 10 grupos de artrópodos, para un total de 170 presas consumidas. Se destaca la presencia constante de especies de los órdenes Hymenoptera y Coleoptera, aunque de forma numérica los Hymenoptera aparecen como las presas más consumidas (Tabla 3), por lo que resulta, con base en su frecuencia y dominancia registrada,

Tabla 1. Descripción de las variables morfométricas en la región cefálica del lagarto *Plica plica*.

Variables	Descripción
1-2	Placa rostral - Orificio nasal derecho
2-3	Orificio nasal derecho - Preocular derecha
3-4	Preocular derecha - Principio de la 1 ^{era} placa supraocular derecha
4-5	Principio de la 1 ^{era} placa supraocular derecha - Final última placa supraocular derecha
5-6	Final última placa supraocular derecha - Extremo derecho de la placa interparietal
6-7	Extremo derecho de la placa interparietal - Extremo izquierdo de la placa interparietal
7-8	Extremo izquierdo de la placa interparietal - Final última placa supraocular izquierda
8-9	Final última placa supraocular izquierda - Principio de la 1 ^{era} placa supraocular izquierda
9-10	Principio de la 1 ^{era} placa supraocular izquierda - Preocular izquierda
10-11	Preocular izquierda - Orificio nasal izquierdo
11-1	Orificio nasal izquierdo-Placa rostral
11-2	Orificio nasal izquierdo - Orificio nasal derecho
10-3	Preocular izquierda - Preocular derecha
9-4	Principio de la 1 ^{era} placa supraocular izquierda - Principio de la 1 ^{era} placa supraocular derecha
8-5	Final última placa supraocular izquierda - Final última placa supraocular derecha
11-3	Orificio nasal izquierdo - Preocular derecha
10-2	Preocular izquierda - Orificio nasal derecho
10-4	Preocular izquierda - Principio de la 1 ^{era} placa supraocular derecha
9-3	Principio de la 1 ^{era} placa supraocular izquierda - Preocular derecha
8-4	Final última placa supraocular izquierda - Principio de la 1 ^{era} placa supraocular derecha
9-5	Principio de la 1 ^{era} placa supraocular izquierda - Final última placa supraocular derecha
8-6	Final última placa supraocular izquierda - Extremo derecho de la placa interparietal
7-5	Extremo izquierdo de la placa interparietal - Final última placa supraocular derecha

como la categoría con mayor importancia. González *et al.*, (2001) realizaron un estudio sobre los hábitos alimentarios del lagarto *P. plica* en quebrada Onda y encontraron que las presas más frecuentes y dominantes también pertenecie-

ron a los Hymenoptera y Coleoptera. La predominancia de estos grupos de insectos también fue encontrada en un estudio de *P. plica* llevado a cabo por Vitt (1991).

Tabla 2. Talla, peso y volumen estomacal en individuos del lagarto *Plica plica* colectados en río Casanay. N = Tamaño de la muestra, P = Promedio y V = Varianza.

	N	Intervalos	P	V
Hembras				
Talla (mm)	5	87,41 - 110,57	98,56	78,0
Peso (g)	5	17,45 - 40,10	29,79	89,42
Volumen estomacal (mm ³)	5	1,20 - 3,00	1,72	0,57
Machos				
Talla (mm)	3	61,87 - 113,58	79,19	886,85
Peso (g)	3	7,00 - 38,50	17,50	330,54
Volumen estomacal (mm ³)	3	0,70 - 3,20	1,63	1,86
Juveniles				
Talla (mm)	2	55,23 - 56,18	55,71	0,45
Peso (g)	2	5,15 - 6,21	5,68	0,56
Volumen estomacal (mm ³)	2	0,20 - 0,30	0,25	0,005

Tabla 3. Composición de la dieta de *Plicaplica* en los alrededores del río Casanay, estado Sucre, Venezuela. N = Tamaño de la muestra, FA = Frecuencia de aparición y D = Dominancia trófica.

Orden	N	FA%	D%
Orthoptera	2	20	1,18
Hymenoptera	137	100	80,59
Coleoptera	16	60	9,41
Heteroptera	5	40	2,94
Aranea	1	10	0,59
Dictyoptera	1	10	0,59
Homoptera	1	10	0,59
Phthiraptera	1	10	0,59
Diptera	2	10	1,18
Lepidoptera	1	10	0,59
Restos de flor	1	10	0,59
Dedo de reptil	1	10	0,59
Larva digerida	1	10	0,59
	170		100

Otros grupos ingeridos fueron reptiles (dígito de reptil) y material vegetal. Su baja frecuencia y dominancia en los contenidos revisados sólo permiten considerarlos como elementos alimentarios accidentales u ocasionales. Sin embargo, puede sugerir dos aspectos en la biología de la especie; el primero es que se trate de una especie depredadora de otros reptiles, o bien, indicar una posible competencia entre individuos por la defensa del territorio o búsqueda de pareja, donde accidentalmente pueden cortar e ingerir apéndices. El evento de mordidas sobre los dedos ha sido observado en especies como *Gerrhonotus infernalis* en Nuevo León, México, en donde se han observado individuos en despliegues agonísticos con lesiones en falanges al grado de producir la pérdida de uno o más dedos de varios apéndices en un mismo individuo (Gamaliel, comunicación personal). Asimismo, la presencia de categorías vegetales en la dieta de *P. plica* puede significar una ingesta accidental, ya que los himenópteros son organismos que frecuentan constantemente flores de distintas plantas y dado su abundancia en este estudio, es posible concluir que la presencia del tejido vegetal en uno de los diez estómagos analizados, se debe a una posible



Figura 3. Cercha (*Box truss*) y ubicación de los 11 hitos homólogos y las 23 variables o distancias en la región dorsal de la cabeza de *Plica plica*.

ingesta accidental, cuando estos lagartos están capturando estos invertebrados.

La baja presencia de algunos grupos puede ser el resultado del grado de maceración que presentaron los contenidos estomacales, por lo que es difícil determinar si algunas presas son poco consumidas por la especie, o si su alta digestibilidad los hace poco detectables en los contenidos. Por estas razones, es difícil establecer si presas de los grupos como los Phtiraptera o Diptera cuyos valores de importancia fueron reducidos, son presas ocasionales o accidentales. Por lo tanto, no se puede señalar un consumo selectivo de representantes de Hymenoptera y Coleoptera por *P. plica*, ya que

estos organismos son abundantes y dominantes en casi cualquier hábitat tropical, se necesita una evaluación más rigurosa para determinar la disponibilidad y abundancia de los artrópodos en el área a estudiar y poder comparar con las presas consumidas (Peñuela *et al.*, 2009).

Por otra parte, se destaca la presencia de nematodos en una baja abundancia numérica (37 individuos en 10 estómagos estudiados). El grado de infestación por nematodos en algunos saurios de la zona tropical han sido evaluados en cierto detalle sin definir el nivel del parasitismo. Bursey y Brooks (2010) mencionan que la carga parasitaria por nematodos en diversas especies de

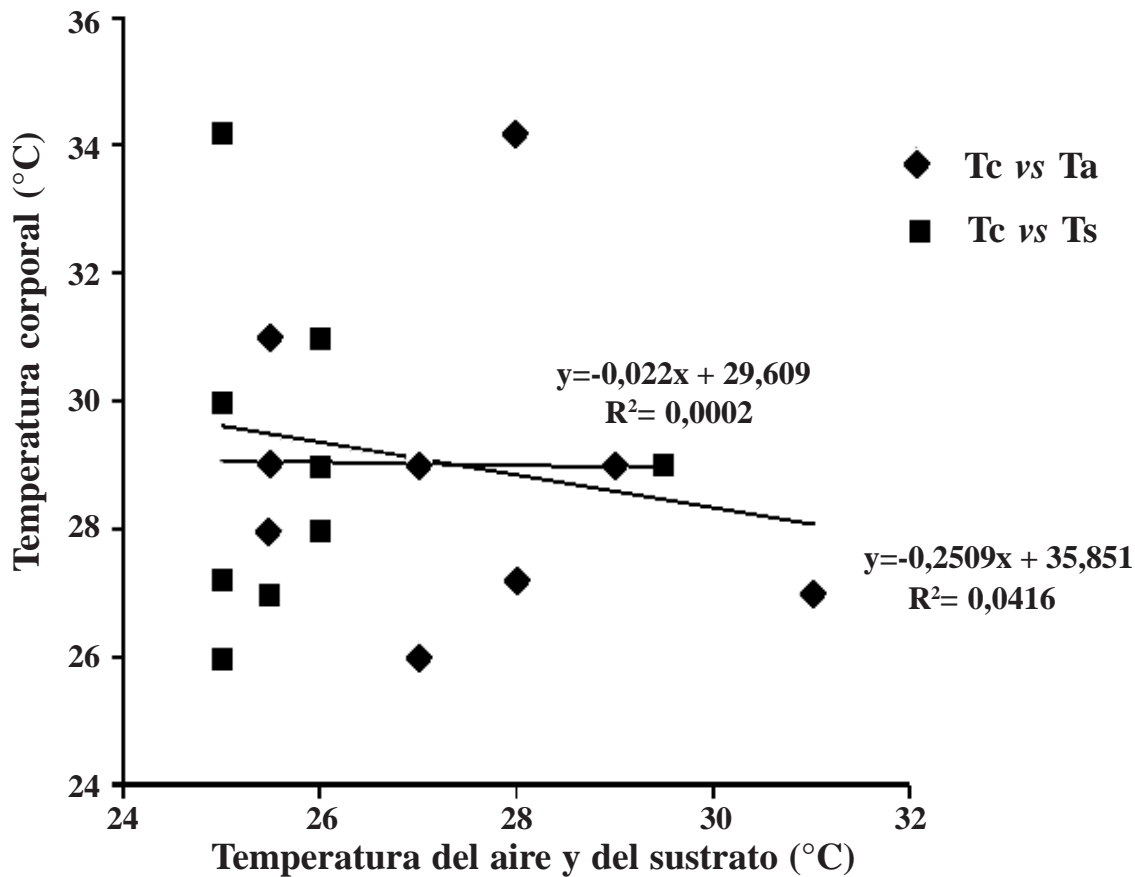


Figura 4. Análisis de la regresión entre: Ta = Temperatura ambiental, Ts = Temperatura en la superficie del suelo. Tc = Temperatura corporal.

saurios de la zona ecuatorial, llegan a presentar un promedio de 51.3 ± 181.8 ind/por hospedero. La presencia de nematodos en los estómagos de *P. plica* sugiere la posibilidad de un parasitismo parcial, ya que sólo se encontraron tres lagartos con infestaciones parasitarias, donde la mayor cantidad de nematodos por individuo fue de 18 y la menor cantidad fue tres.

Variación morfológica. Se evidenció una clara separación entre los individuos del río Casanay y quebrada Onda, expresado en el ACP efectuado con las distancias interhitos homólogos establecidos en la región dorsal de la cabeza mostrado en el morfoespacio definido por CP2 y CP3 (Figura 6) (Tabla 4), atribuible a la variación relacionada entre el principio de la 1^{era} placa supraocular derecha y final de la última placa

supraocular derecha (4-5) y entre el final de la última placa supraocular izquierda y el principio de la 1^{era} placa supraocular izquierda (8-9), observándose una mayor distancia entre esas variables en los lagartos del río Casanay, mientras que esa misma distancia es menor en los lagartos de quebrada Onda, presentando una cabeza alargada. Otra diferencia en la forma se aprecia entre el final de la última placa supraocular derecha y el extremo derecho de la placa interparietal (5-6) y entre el extremo izquierdo de la placa interparietal y el final de la última placa supraocular izquierda (7-8) y finalmente entre el extremo derecho de la placa interparietal y el extremo izquierdo de la placa interparietal, presentando los individuos del río Casanay la cabeza y la placa interparietal más ancha que los de quebrada Onda (Figuras 7A y 7B).

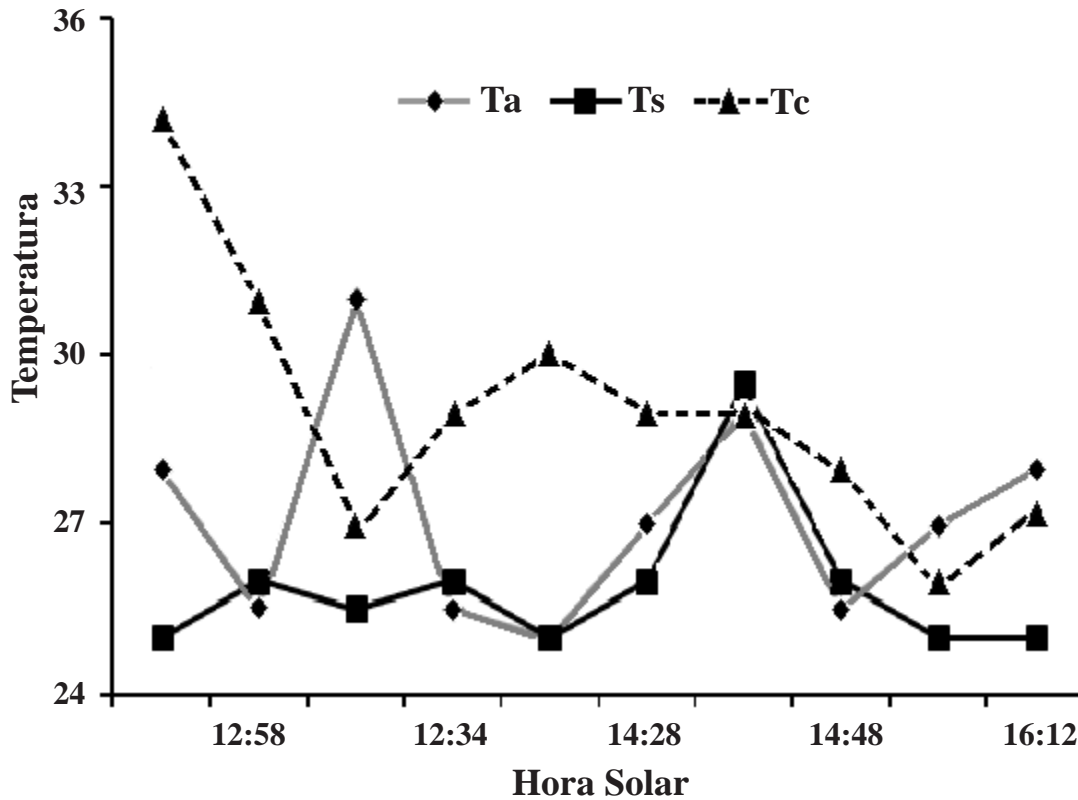


Figura 5. Variación diaria de la temperatura corporal (Tc) del lagarto *Plica plica*, con respecto a la temperatura del ambiente (Ta) y del sustrato (Ts).

Las variables de la región dorsal de la cabeza de *P. plica*, indican dos formas morfológicas; una presente en el río Casanay, la cual concuerda con la descrita por Avila-Pires (1985) en Brasil y otra ubicada en quebrada Onda pudiendo ser una morfología modificada, cuando estas dos áreas geográficas quedaron separadas. En el patrón observado en Casanay se observa cinco placas supraoculares transversales (Figura 8A) y el patrón de quebrada Onda es completamente diferente con dos escamas supraoculares transversales (Figura 8B). Al respecto, Cei (2007) señala que la lepidosis supraocular ayuda a tomar decisiones sobre la sistemática del grupo en estudio y expresa que esos inconfundibles patrones de escamas supraoculares en las diferentes familias de lagartos puede llevar a postular pasados acontecimientos paleogeográficos, los cuales estarían involucrados en la diferenciación morfológica entre especies.

En efecto, la afinidad entre la fauna de dos o más zonas de clima subtropical, propone la existencia en el pasado de una conexión montañosa que ofrecía un hábitat relativamente continuo para la dispersión de los organismos. La posterior desaparición de esta unión explicaría la existencia de dos o más distribuciones de grupos taxonómicos relacionados, separados entre sí (Freeman y Herron, 2002). Finalmente, y en función a esta teoría se podría postular que el patrón de distribución actual de *P. plica* es debido a la separación que se produjo en la cordillera de la Costa en su porción central con la oriental debido a procesos de origen tectónico, originando la formación de la depresión de Unare en el cuaternario (MacSotay y Wesselingh, 2004). Quedando la especie aislada una de otra, lo cual se podría considerar como un ejemplo de especiación alopátrica del tipo vicariante (Machado-Allison *et al.*, 2009).

Tabla 4. Porcentaje de variación acumulada y cargas de variables en los Componentes Principales 1,2 y 3. Los valores en negrita indican distancias que evidencian variación.

Variables	CP1	CP2	CP3
1-2	0,0675	0,0445	0,1054
1-11	0,0848	0,1019	0,0808
2-3	0,0544	-0,0866	0,2438
2-10	0,2703	-0,0074	0,2284
2-11	0,1476	0,1430	0,1750
3-4	0,0982	-0,0595	-0,1710
3-9	0,3475	-0,2222	-0,1596
3-10	0,3133	-0,1442	0,3101
3-11	0,1972	-0,0020	0,3462
4-5	0,0402	0,4144	-0,1133
4-8	0,2933	0,2327	-0,2845
4-9	0,2979	-0,1512	-0,0755
4-10	0,2926	-0,0737	0,3190
5-6	0,0946	0,4069	0,1986
5-7	0,1544	0,0163	-0,2178
5-8	0,3266	-0,0012	-0,2874
5-9	0,2908	0,0372	-0,1452
6-7	0,0835	-0,3413	-0,2762
6-8	0,2800	0,0045	-0,1827
7-8	0,1632	0,3824	0,1014
8-9	0,0222	0,4375	-0,1936
9-10	0,0943	0,0077	0,0974
10-11	0,1250	-0,1019	0,1031
% de variación acumulada	74,57	82,95	88,98
Cargas	0,0143	0,0016	0,0011

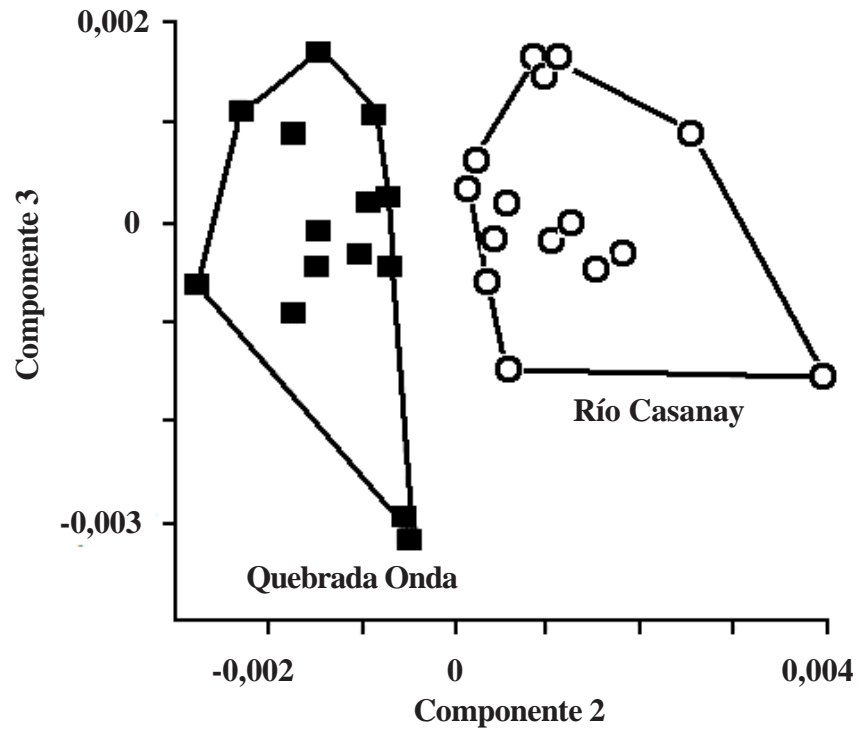
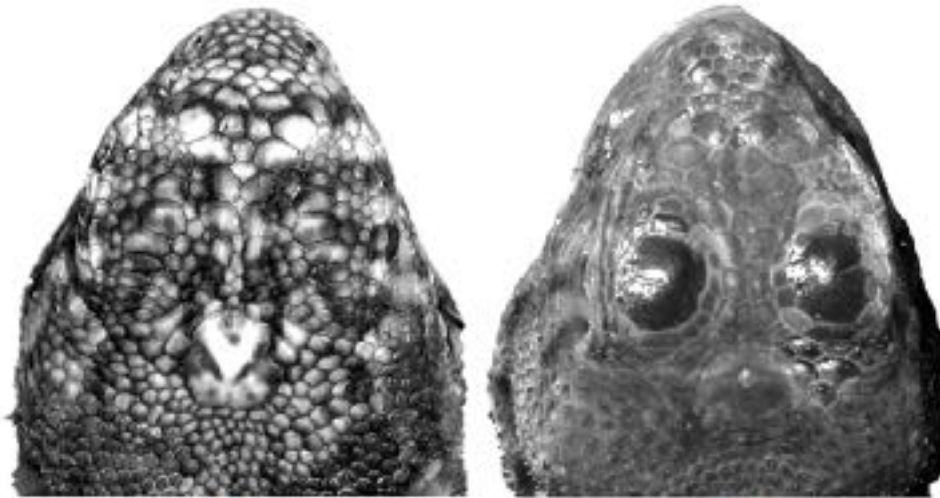


Figura 6. Variación morfológica interpoblacional en la región cefálica dorsal en el lagarto *Plica plica*.



A

B

Figura 7. Vista dorsal de la cabeza de *Plica plica*, mostrando los dos patrones morfológicos: (A) Río Casanay y (B) Quebrada Onda

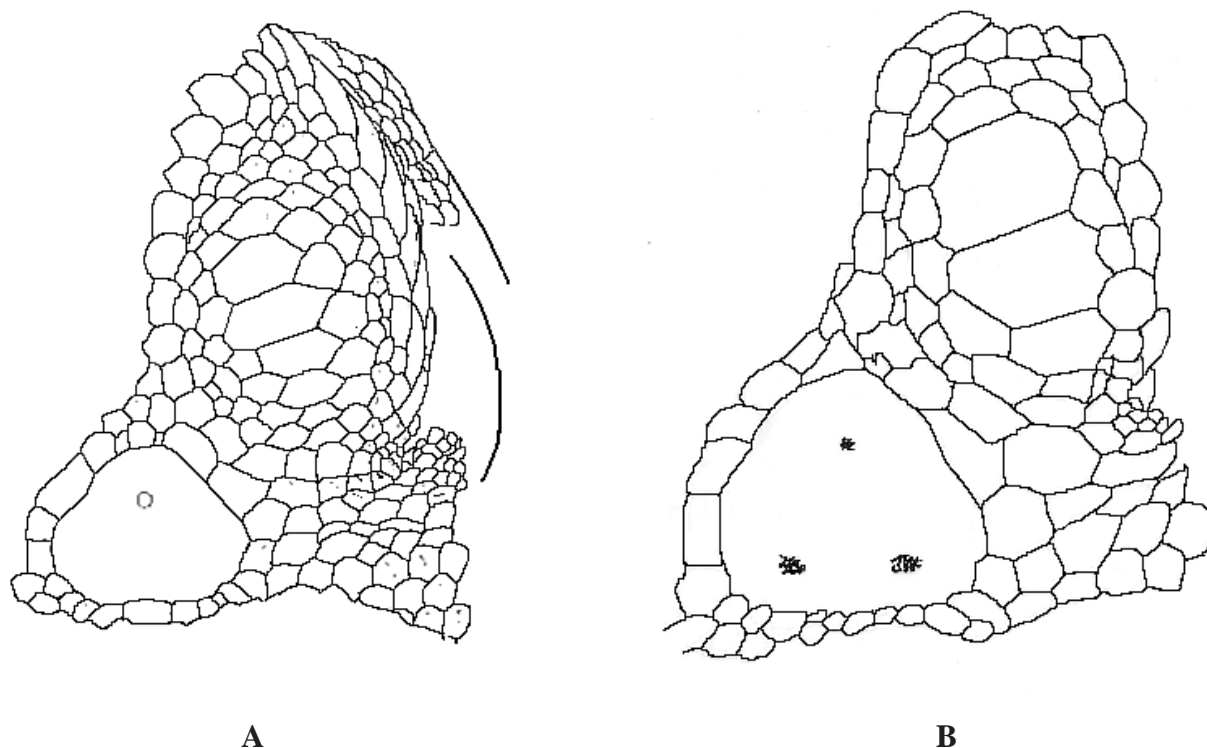


Figura 8. Patrón de las escamas supraoculares: (A) según Avila-Pires (1985); (B) y el encontrado en Quebrada Onda, Venezuela.

LITERATURA CITADA

ÁVILA-PIRÉS, T.

1985. Lizard of Brazilian Amazonia (Reptilia; Squamata). *Zoology Verhand. Leiden*. 299:1-706.

BARNES, R. Y E. RUPPERT

1996. *Zoología de Invertebrados*. Sexta Edición. MacGraw. Hill Interamericana. 1114 p.

BOOKSTEIN, F.

1982. Foundations of morphometric. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 451-470.

BORROR, D. Y D. DELONG

1966. *An introduction to the study of insects*. Second edition. McGraw-Hill. N.Y., U.S.A. 564 p.

BORROR, D. Y R. WHITE

1970. *The Peterson Field Guide Series. A field guide to the insects of America and North of Mexico*. 5a Ed. United States. 404 p.

BURSEY, C. R. Y D. R. BROOKS

2010. Nematodes parasites of 16 lizard species from the Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Comparative Parasitology*. 77(2):232-235.

CASTNER, J.

2006. *Photographic Atlas of Entomology and Guide to insect identification*. Feline Press. Florida, USA. 174 p.

CEI, J.

2007. Comparative studies of supraocular lepidosis in Squamata (Reptilia) and its relationships with an evolutionary taxonomy. *Multequina*, 16:1-52.

EWEL J. YA. MADRIZ

1976. *Zonas de vida en Venezuela*. M. A. C. Dirección de Investigaciones. FONAIAP, Caracas, 270 p.

FOGHIN-PILLIN, S.

2002. *Tiempo y clima en Venezuela*. Universidad Pedagógica Libertador, Caracas. 159 p.

FREEMAN, S. Y S. HERRON

2002. *Análisis evolutivo*. Pearson Educación, S. A., Madrid. 720 p.

GONZÁLEZ, L., A. PRIETO Y R. CANDIA

2001. Notas sobre los hábitos alimentarios del lagarto *Plica plica* (Linnaeus, 1758), en un bosque húmedo del estado Miranda, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 21(3): 51-56.

HAMMER, O., D. HARPER Y P. RYAN

2001. Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4(1): 1-9.

KORSCHGEN, L.

1980. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios (119-134). En: *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. R. Rodríguez, (ed.) Wildlife Society, U.S.A.

MACHADO-ALLISON, C., A. MACHADO-ALLISON, D. RODRÍGUEZ Y Y. RANGEL

2009. *Principios de evolución*. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Colección Estudios, Caracas. 231 p.

MACSOTAY, O. Y F. WESSELINGH

2004. Malacofauna de edad Mioceno temprano en las formaciones Quebradon y Chaguaramas, de la subcuenca de Guarico, Venezuela. *Boletín de Geología*. 20(33): 73-90.

PEÑUELA, J., J. VELÁSQUEZ, G. OJEDA, L. GONZÁLEZ Y H. FERRER

2009. Hábitos alimentarios del lagarto *Gonatodes vittatus* (Lichtenstein, 1856) (Sauria: Gekkonidae) en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*. 29(1-2): 61-67.

RICHARDS, O. Y R. DAVIES

1984. *Tratado de Entomología Clasificación y Biología*. Ediciones Omega. España. 998 p.

VELÁSQUEZ, J. Y L. GONZÁLEZ

2010 Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Acta Biológica Colombiana*. 15(2): 25-36.

VELÁSQUEZ, J., L. GONZÁLEZ Y A. PRIETO

2011. Ecología térmica y patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* (Squamata: Polychrotidae) en la Península de Araya, Venezuela. *Saber*. 23(1): 5-12

VITT, L.

1991. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. *Canadian Journal Zoology*. 69:504-511.

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE LOS LAGARTOS EN VENEZUELA

PANBIOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF LIZARDS IN VENEZUELA

Jenniffer Velásquez, Luis Alejandro González S., Ana Bonilla-Rivero y Héctor López-Rojas

RESUMEN

Se realizó un análisis panbiogeográfico de la biota de los lagartos en Venezuela, con el fin de determinar sus relaciones biogeográficas, basado en la información de distribución disponible en el país. En esta investigación se empleó la aproximación panbiogeográfica mediante el análisis de trazos y un análisis de parsimonia de endemismo (PAE), en función a la distribución de 59 especies. El área de estudio fue dividida en provincias biogeográficas: islas, cordilleras andina y de la Costa (central y oriental), provincias Maracaibo y Guayana, llanos occidentales, centrales y orientales y planicie deltaica. Se obtuvieron siete trazos generalizados y siete nodos. Se obtuvo un cladograma que sugiere la existencia de dos áreas de endemismo; el clado A integrado por las regiones de la cordillera de la costa central y la provincia de Maracaibo; el clado B conformado por la cordillera de la costa oriental, planicie deltaica, llanos orientales y provincia de Guayana. Los resultados sugieren que la distribución de lagartos en Venezuela ocurrió a partir de procesos de dispersión, a través de tres vías, la cual denominamos la *Distribución de Croizat* en honor al trabajo de León Croizat: la primera desde la provincia de Guayana, la segunda se ubica en áreas de la costa caribeña (cordillera de la costa oriental y central), hasta una altitud máxima de 2700 m.s.n.m. y la tercera por el occidente, antes de la elevación de la cordillera andina venezolana. Los distintos eventos geomorfológicos ocurridos en el país han provocado eventos vicariantes que han aislado las diferentes poblaciones de saurios presentes en el territorio venezolano.

SUMMARY

Using information on the distribution of Venezuelan lizards a panbiogeographical analysis was carried out to determine their biogeographical relationships. Track analysis deltaica and Parsimony Analysis of Endemism (PAE) were performed on the distribution of 59 lizard species. The study area was divided into biogeographic provinces: Islands, Andean and Coastal ranges (central and eastern), Maracaibo and Guayana provinces, western, eastern, and central plains, and the Orinoco delta plain. Seven generalized tracks and seven nodes were obtained. A cladogram suggesting the existence of two areas of endemism was obtained: clade A comprising the regions of the Coastal range central and the Maracaibo province, and clade B consisting of the Coastal range eastern, Orinoco delta plain, eastern plains and the Guayana province. Our study suggest that the distribution of lizards in Venezuela was the outcome of dispersion processes through three routes, which we will call the Croizat Distribution to honor León Croizat's work: the first dispersion route from the Guyana province, the second in areas of the Caribbean coast to a maximum altitude of 2700 m. and the third in the west before the uplifting of the Venezuelan Andes. Various geomorphological events have produced vicariance events that isolated different lizards populations present in Venezuela.

Palabras clave: Análisis de trazos, PAE, bioregiones, conservación.

Key words: Trace analysis, PAE, bioregions, conservation.

Postgrado en Zoología y Laboratorio y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
j_v_mendoza@yahoo.es

INTRODUCCIÓN

Los métodos de la biogeografía histórica permiten analizar e interpretar los patrones de distribución de los seres vivos. Dentro de este método esta la panbiogeografía, propuesta originalmente por León Croizat en 1958, quien intenta reintroducir y enfatizar la importancia de las dimensiones geográficas y espaciales de la diversidad de los seres vivos, para el entendimiento de los procesos y patrones evolutivos (Ochoa *et al.*, 2003). Croizat plantea que las barreras geográficas evolucionan juntos con las biotas, lo que se resume en la idea que “tierra y vida evolucionaron juntas” (Morrone, 2000).

Croizat (1958, 1964) con la panbiogeografía presentó una alternativa a las ideas dispersalistas, distinguiendo dos fases en la evolución de la distribución espacial de los seres vivos: 1. los organismos son móviles y se expanden activamente para ocupar el mayor espacio geográfico posible y 2. su distribución se estabiliza, por lo que si surgen barreras a la dispersión, la distribución se fragmenta, fenómeno conocido como especiación alopatrica del tipo vicarianza, afectando a varios organismos a la vez, originando patrones de distribución repetitivos y no únicos (Morrone, 2000). Mientras que la biogeografía cladística, asume una relación entre el parentesco de taxa y las áreas que ellos ocupan, las comparaciones filogenéticas entre varios taxa no relacionados sistemáticamente que ocupan una región en estudio pueden elucidar un patrón general de relaciones históricas de áreas (Roig, 1994).

Un análisis biogeográfico cladístico permite comparar cladogramas taxonómicos de áreas, donde se reemplazan los taxa terminales por las áreas que ellos habitan (Morrone, 2007). Para obtener un cladograma general de áreas, se puede emplear el análisis de parsimonia de endemismo (PAE), que permite agrupar áreas basándose en una analogía con la sistemática filogenética, de acuerdo con sus taxa compartidos, empleando un algoritmo de parsimonia. Este consiste en la

construcción de matrices de área por especies y de cladogramas de área, en las cuales las dicotomías terminales representan dos áreas donde han ocurrido los intercambios bióticos más recientes (Morrone y Crisci, 1995; Martínez-Aquino *et al.*, 2007).

Según Morrone y Crisci (1995) los métodos panbiogeográficos y biogeográficos cladísticos se pueden aplicar en etapas sucesivas en un mismo análisis, ya que ambos se complementan. La panbiogeografía permite identificar conjuntos de taxa de acuerdo con su distribución, delineándose trazos individuales, a partir de las localidades de distribución de dos o más taxa diferentes que al superponerse permiten detectar trazos generalizados. Luego, la biogeografía cladística permite determinar la relación entre las áreas que integran los trazos generalizados identificados en la primera etapa. Los distintos eventos geológicos y climáticos han determinado la estructura y distribución de las comunidades en el continente suramericano, atribuyéndoseles un papel causal en lo que se refiere a extinción, diferenciación y cambios en la distribución geográfica de la biota (Mihoc *et al.*, 2006).

Venezuela, alberga un extraordinario mosaico de paisajes y ecosistemas que van desde playas, montañas, extensas sabanas, bosques amazónicos y tepuyes de la Guayana; este conjunto de ambientes, condiciona la existencia de una gran variedad de lagartos y especies endémicas (La Marca & Soriano, 2004). Los antecedentes disponibles de la historia biogeográfica de la biota de lagartos en Venezuela son escasos, contándose sólo con algunas aproximaciones que mencionan el tema de manera superficial o anecdótica. En el presente trabajo se utiliza el método panbiogeográfico y PAE como herramienta para responder las siguientes interrogantes: ¿Qué regiones o provincias de Venezuela se pueden considerar áreas endémicas de acuerdo con la distribución de las especies de lagartos presentes en el país? ¿Los patrones de distribución de estas especies apoyan alguna hipótesis biogeográfica en particular?

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuente de los datos. Con el fin de construir una base de datos, se revisó la distribución geográfica de los lagartos en Venezuela obtenidos de distintas fuentes como son: Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (M.B. U.C.V.), Museo Estación Biológica de Rancho Grande (M.E.B.R.G.), revisión bibliográfica de Avila-Pires (1995), Bisbal (2001), Markezich (2002), La Marca (1997), La Marca y Soriano (2004), Bisbal (2008) entre otros y el Sistema de Información de Colecciones Zoológicas de Venezuela (www.simcoz.org.ve). También, se realizó un mapa de las regiones biogeográficas de acuerdo a las propuestas por Morrone (2001) y modificadas para el presente estudio (Figura 1).

Análisis biogeográfico. El método panbiogeográfico consiste básicamente en marcar los puntos de distribución de cada taxón en un mapa y conectar estos puntos con una línea que representa la distancia mínima entre ellos, lo cual da lugar a un trazo individual. Una vez obtenido los trazos es posible orientarlos, empleando los criterios de línea base, centro de masa e información filogenética, en el presente estudio sólo se trabajó con trazos no orientados. Cuando varios trazos individuales coinciden se considera la existencia de un trazo generalizado. Este proporciona una hipótesis de homología primaria, que permite sostener la existencia de una biota ancestral ampliamente distribuida y fragmentada por algún evento geomorfológico con un efecto vicariante. Los trazos generalizados planteados en este trabajo consideran, además de la coincidencia total, la coincidencia parcial de los trazos individuales para establecer un trazo generalizado. Cuando dos o más trazos generalizados se interceptan se define un nodo y estos implican un origen biótico múltiple y en ocasiones se interpretan como zonas de convergencia tectónica, donde fragmentos de dos o más regiones bióticas y geológicas entran en contacto y se combinan. Respecto a la determinación de los nodos, es importante señalar que no todas las especies pertenecientes a un trazo generalizado están presentes en los nodos,

ya que algunos trazos individuales no forman parte de toda la longitud del trazo generalizado. Los nodos se representaron por medio del símbolo ⊗ (Croizat, 1958; Morrone, 2004).

El PAE es un método para realizar análisis panbiogeográficos, donde los clados obtenidos son considerados como trazos generalizados (Morrone y Márquez, 2001). Para el análisis de parsimonia (PAE) se realizó una matriz de datos de áreas por especies, donde los taxa se codificaron con cero (0) cuando estaban ausentes y uno (1) cuando estaban presentes en cada región biogeográfica. El PAE se ejecutó con una búsqueda heurística mediante el programa Past 2.07. Con la finalidad de enraizar el cladograma se incluyó un área hipotética codificada con cero. Los cladogramas resultantes de un PAE representan una jerarquía de las áreas analizadas, donde los clados de áreas pueden ser interpretados como trazos generalizados (Morrone, 2004; Mihoc *et al.*, 2006).

RESULTADOS

Trazos individuales. Se obtuvieron 789 registros pertenecientes a 126 especies de lagartos de los cuales, 59 se utilizaron para construir los trazos individuales. Las especies restantes no fueron consideradas para el análisis panbiogeográfico, ya que no se disponía de al menos tres localidades geográficas en su distribución, número mínimo de localidades necesario para establecer un trazo individual informativo.

Trazos generalizados. Se obtuvieron al sobreponer los 59 trazos individuales, trazándose donde coincidían dos o más trazos individuales; esto permitió dibujar siete trazos generalizados parciales (Figura 2 A-G) y los generalizados (Figura 3), las especies involucradas se detallan en la Tabla 1.

Trazo generalizado I: Integrado por la provincia insular, se extiende desde el Archipiélago las Aves atravesando, el Archipiélago Los Ro-

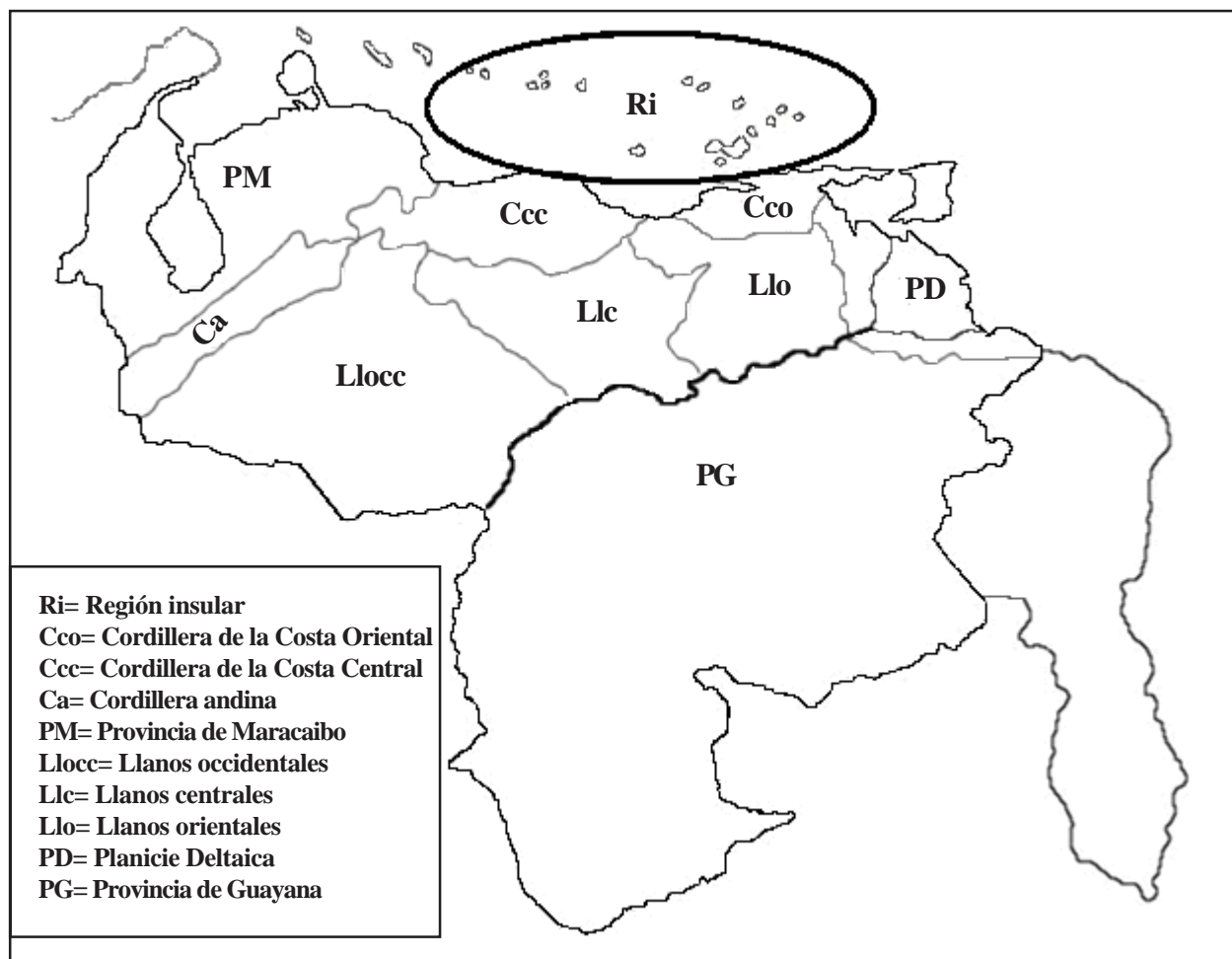


Figura 1. Ubicación geográfica de las provincias biogeográficas en Venezuela utilizadas en el presente estudio (modificado de Morrone, 2001).

ques y la isla La Orchila, continuando hasta la isla La Blanquilla y el Archipiélago Los Hermanos. En este punto se observa una bifurcación, un ramal se dirige hacia la isla La Tortuga, otro hacía el Archipiélago Los Testigos y otro hacia la isla de Margarita y continuando hacia la isla de Coche. En este punto este trazo generalizado se conecta con la Península de Araya en el estado Sucre (Figura 2A).

Trazo generalizado II: Integrado por la cordillera de la Costa, (la cual se encuentra conformada por la Cordillera de la Costa Oriental y Central) y la provincia de Maracaibo. El trazo se

inicia en la Península de Paria, dividiéndose en dos ramas; una hacia Irapa y otra hasta la Península de Araya, atravesando el Istmo de Sucre. El trazo de Irapa se bifurca hacia la zona de Turuepano, ambas ramificaciones llegan a las inmediaciones del río Guarapiche. En la localidad de Campoma en el Municipio Rivero se ubica un trazo que se dirige hacia la costa oeste del estado Sucre extendiéndose hasta la depresión de Unare, con dos ramales: El primero atravesando la Serranía del Interior llegando hasta Caripe en el estado Monagas. Mientras que, el otro trazo llega hasta la Serranía de Turimiquire en el estado Sucre. Por otra parte, el trazo de la depresión

Tabla 1. Composición de los elementos encontrados en el análisis de trazos

Trazo General.	Provincia Biogeográfica	Taxa que lo definen
I	Región insular	<i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Cnemidophorus nigricolor</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Tretioscincus bifasciatus</i> , <i>Gymnophthalmus speciosus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Phyllodactylus ruttleri</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Gonatodes taniae</i> , <i>Gonatodes antillensis</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Tropidurus hispidus</i> .
II	Cordillera de la Costa (Central y Oriental)	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Riama achlyens</i> , <i>Anolis fuscoauratus</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Tecadactylus rapicaudus</i> , <i>Mabuya falconensis</i> , <i>Anolis squamulatus</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Neusticurus racenisis</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Proctoporus cephalolineatus</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Basiliscus basiliscus</i> , <i>Anolis tigrinus</i> y <i>Hemidactylus palaichthus</i> .
III	Cordillera de los Andes	<i>Bachia heteropa</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Anolis fuscoauratus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> y <i>Tropidurus hispidus</i>
IV	Maracaibo	<i>Anadia bitaeniata</i> , <i>Anadia chrysolepis</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Anolis fuscoauratus</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Anolis squamulatus</i> , <i>Anolis tropidogaster</i> , <i>Anolis tigrinus</i> , <i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Basiliscus basiliscus</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Gymnophthalmus speciosus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Tretioscincus bifasciatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabouia falconensis</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Pseudogonatodes lunulatus</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Riama achlyens</i> y <i>Sphaerodactylus molei</i> .
V	Guayana	<i>Anolis fuscoauratus</i> , <i>Cercosaura ocellata</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia guianensis</i> , <i>Riama achlyens</i> , <i>Uracentron azurem</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Kentropyx altamazonica</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Plica umbra</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> , <i>Neusticurus racenisi</i> , <i>Neusticurus rudis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Tropidurus bogerti</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Anolis annectens</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Leposoma percarinatum</i> , <i>Pseudogonatodes guianensis</i> , <i>Anadia bitaeniata</i> y <i>Tupinambis teguixin</i> .
VI	Planicie deltaica	<i>Kentropyx striata</i> , <i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Anolis nitens</i> , <i>Anolis chrysolepis</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Mabouia nigropunctata</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> y <i>Bachia heteropa</i> .
VII	Llanos orientales	<i>Kentropyx calcarata</i> , <i>Kentropyx striata</i> , <i>Anolis auratus</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Plica plica</i> , <i>Plica umbra</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> , <i>Uranoscodon superciliosus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Sphaerodactylus molei</i> y <i>Cnemidophorus lemniscatus</i>

de Unare continua a través de las lagunas de: Piritu, Unare y Tacarigua; pasando por las elevaciones más altas de la Cordillera de la Costa, ubicadas en el Pico Naiguatá y la Silla de Caracas. En este punto el trazo sufre una división: La primera hasta las cabeceras del río Tuy y la segunda culmina en las inmediaciones del río Morón, en este punto se observa cuatro particiones: 1) pasa cercano al pueblo de Boca de Yaracuy continuando hacia la Serranía de San Luis, Coro, istmo de Paraguaná hasta llegar a la Península de Paraguaná en el estado Falcón. 2) desde el Parque Nacional Yurubí, en la Serranía de Aroa, siguiendo hacia la Sierra de Baragua finalizando en el Cerro la Muralla en el estado Falcón; 3) desde la depresión de Yaracuy hasta las inmediaciones de Barquisimeto (Cabudare) y 4) dirigida al macizo de Nirgua (río Nirgua) (Figura 2B).

Trazo generalizado III: Constituido por la Cordillera Andina y se inicia en el límite de los estados Lara y Yaracuy y abarca la Cordillera de Mérida que se inicia en la depresión del Táchira siguiendo hasta la depresión de Barquisimeto-Acarigua en los estados Lara y Cojedes, respectivamente (Figura 2C).

Trazo generalizado IV: Integrado por la provincia de Maracaibo, originándose en Santa Cruz de Mora en el estado Mérida, en este punto se presenta una bifurcación del trazo: uno se dirige hacia el sur del Lago de Maracaibo y el otro hacia la cabecera del río Catatumbo, continuando por la Serranía de Perijá hasta el embalse de Tulé y otro trazo que llega hasta las inmediaciones de la ciudad de Maracaibo (Figura 2D).

Trazo generalizado V: Conformado por la provincia de Guayana y se inicia en el estado Amazonas en la localidad de Puerto Ayacucho en el Municipio Autana y se extiende hacia el sur en los límites del Municipio Atabapo. Este trazo sufre una división en la población de San Fernando de Atabapo continuando hasta la penillanura del río Casiquiare y desviándose hacia el sur hasta las adyacencias del río Siapa. Entre San Fernando de Atabapo y la penillanura del

Casiquiare se puede ubicar un trazo que se dirige hacia la Serranía de Maigualida hasta la cercanía del río Cuyuní en la frontera con Guyana y desde aquí el trazo sufre una desviación hacia el norte llegando hasta el Río Orinoco, cerca de Ciudad Guayana en el estado Bolívar (Figura 2E).

Trazo generalizado VI: Se ubica en el sistema deltaico, desde el límite del estado Bolívar con el estado Delta Amacuro en el Municipio Antonio Díaz, continuando por el Municipio Casacoima hasta llegar a los límites del Municipio Pedernales en el Caño Mánamo, cerca de la isla Güinamorená (Figura 2F).

Trazo generalizado VII: Se encuentra en los llanos orientales en el estado Monagas, desde Pueblo Nuevo en el municipio Uraoa hasta Maturín, desde aquí el trazo sufre una bifurcación, uno hacia el noroeste pasando por San Antonio en el Municipio Acosta y conectándose con el Cerro Turimiquire en el estado Sucre y el otro hacia el noreste por la localidad de Caripito en el Municipio Bolívar llegando a las inmediaciones del río Guarapiche (Figura 2G).

Nodos. Se determinó la presencia de siete nodos (Figura 4 A-G y Figura 5) (Tabla 2).

Análisis de parsimonia de endemismo. El análisis de la matriz de datos (Tabla 3) permitió obtener un único cladograma, con 97 pasos de longitud y un índice de consistencia de 0,5361 (Figura 6). El análisis produjo un cladograma con pocas especies exclusivas (sinapomorfías) que sustenten las agrupaciones. Dentro del cladograma, se observan dos clados principales. Un clado A que incluye las áreas naturales de la provincia de Maracaibo y la Cordillera de la Costa Central a partir de la distribución de las especies *Pseudogonatodes lunulatus* (12) y *Ptychoglossus kugleri* (27). Mientras que el Clado B incluye las regiones de la Cordillera de la Costa Oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana, estando sustentada por las especies *Kentropyx calcarata* (44), *Plica umbra* (50) y *Uranoscodon superciliosus* (52).

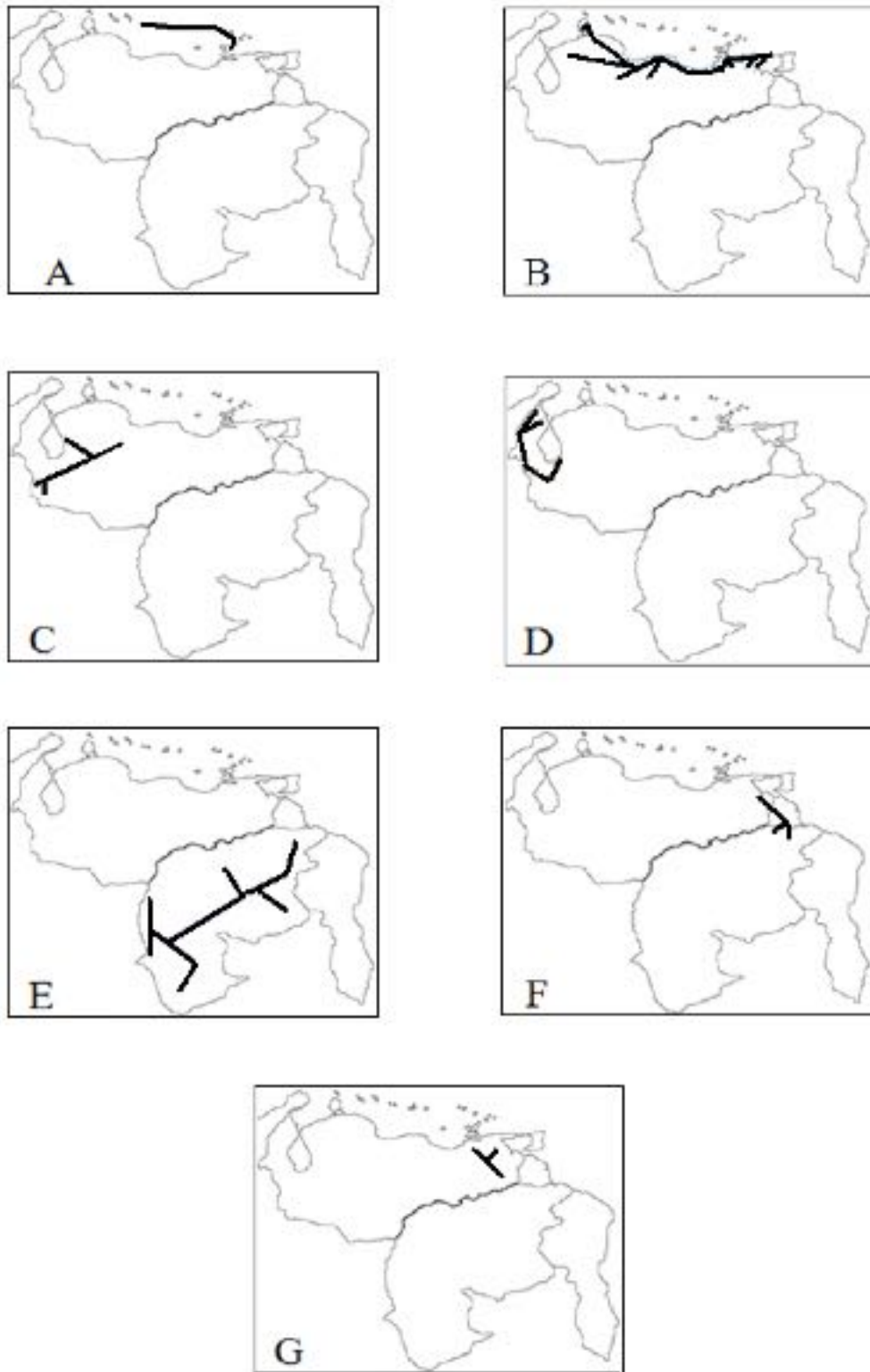


Figura 2. Trazos generalizados parciales: A) I, B) II, C) III, D) IV, E) V, F) VI y G) VII.

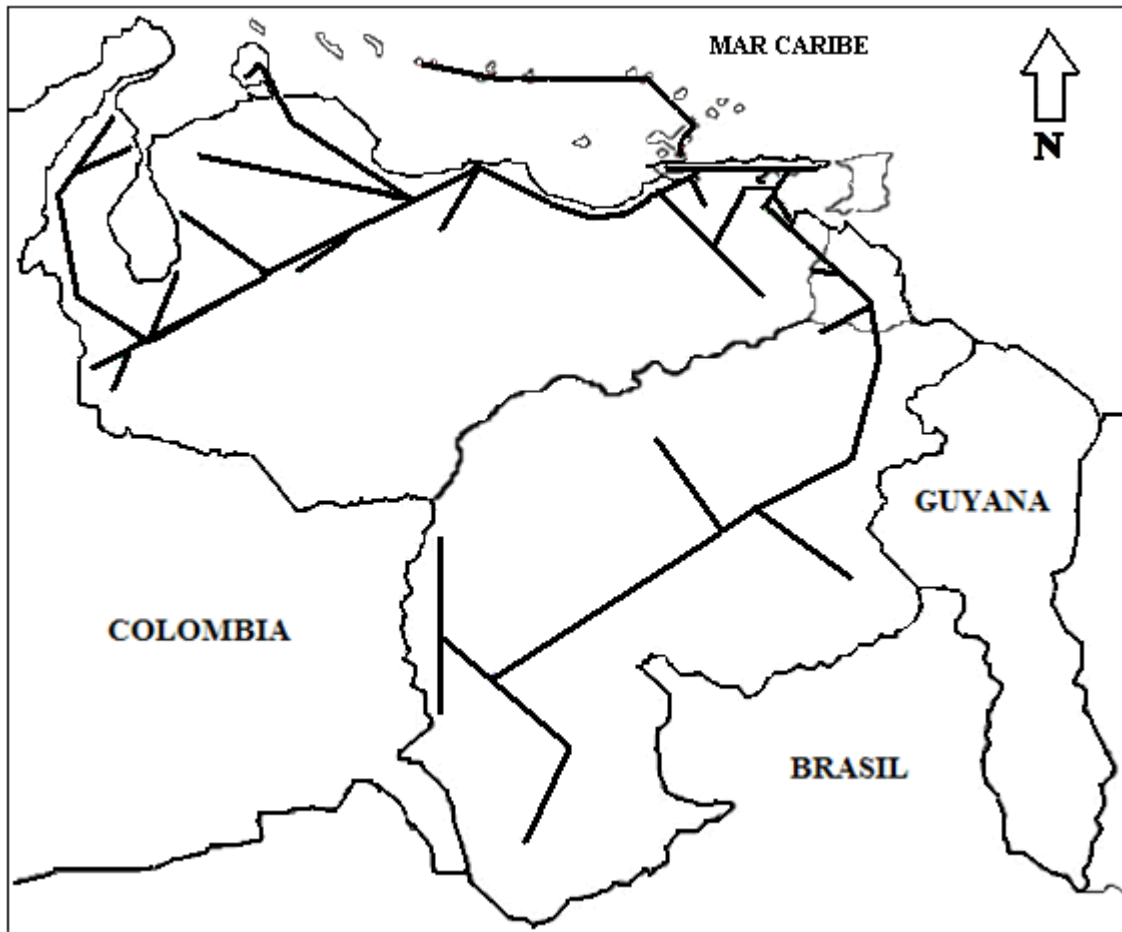


Figura 3. Diagrama de los trazos generalizados en Venezuela, sugeridos a partir del análisis de distribución de lagartos.

DISCUSIÓN

La hipótesis inicial que se postula a continuación puede ser considerada como una primera fase de análisis biogeográfico para estos reptiles en nuestro país, donde el proceso de dispersión fue seguido por la aparición de barreras geográficas en un tiempo geológico mayor, pudiendo ser la causa de la especiación por vicarianza (Torres y Luna, 2006), siendo este el eje principal de la biogeografía histórica, logrando explicar la distribución de los lagartos en el territorio venezolano.

Los trazos generalizados obtenidos en el presente estudio representan siete patrones espaciales de homología biogeográfica primaria, que

incluyen taxa lejanamente relacionados y con diferentes capacidades de dispersión, que comparten la misma distribución. Ello indica una causalidad debida a procesos históricos y ecológicos, e implica una evolución conjunta en espacio y tiempo (Morrone, 2004). Mientras que, los nodos al ser áreas de intersección de trazos generalizados, son centros donde están presentes componentes bióticos de distintas afinidades y, representan zonas de contacto de dos o más eventos geológicos ocurridos en Venezuela, como son: fallas tectónicas, levantamientos y hundimientos de porciones de tierra y formaciones de islas.

Los patrones coincidentes de los trazos individuales de la mayoría de las especies analizadas

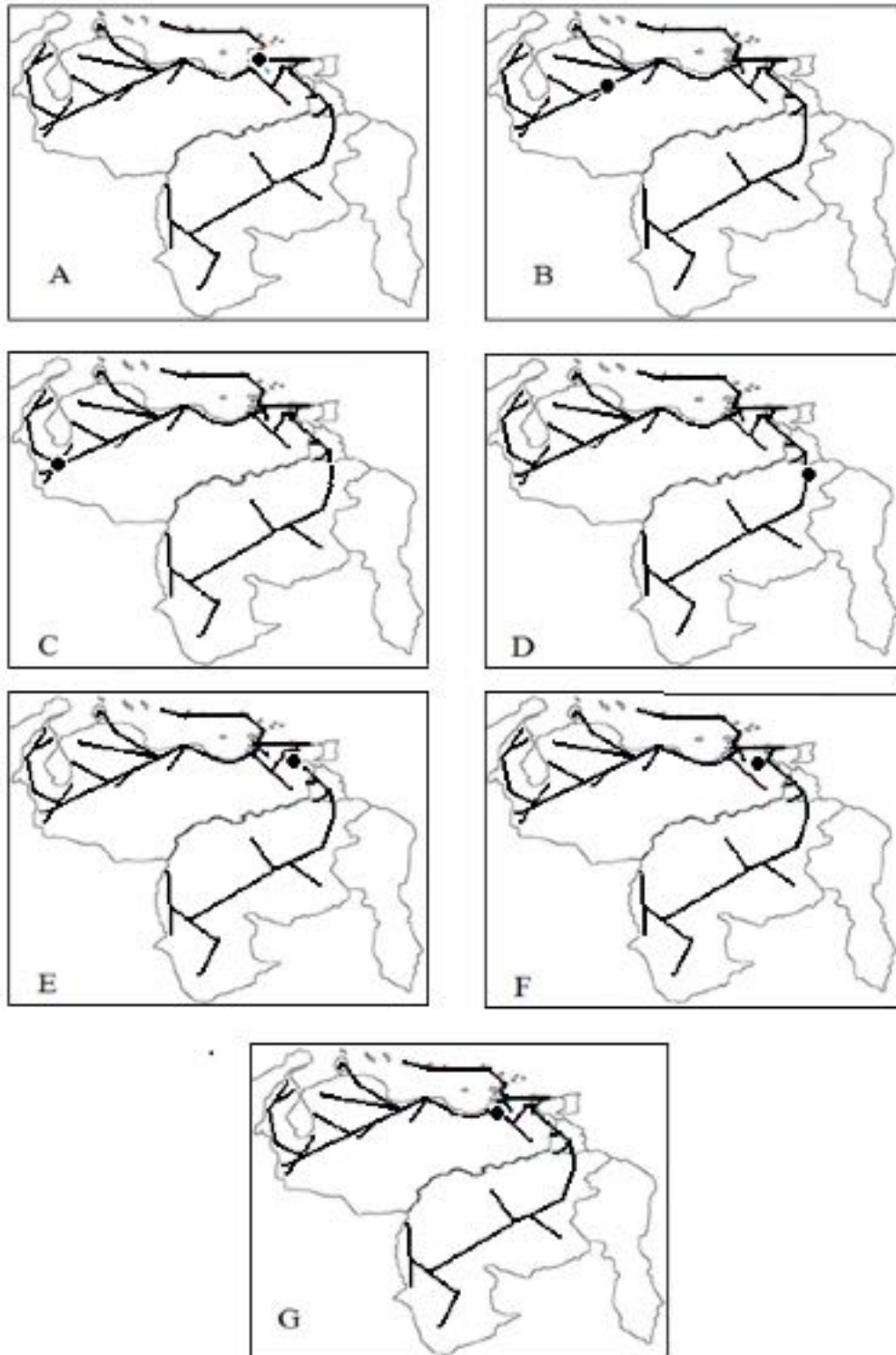


Figura 4. Nodos obtenidos: A) I, B) II, C) III, D) IV, E) V, F) VI y G) VII

Tabla 2. Composición de los elementos encontrados en el análisis de los nodos.

NODO	UBICACIÓN	PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS	TRAZO GENERALIZADO	TAXA INVOLUCRADOS
I	Este del estado Sucre	Región insular y Cordillera de la Costa Oriental	I y II	<i>Ameiva bifrontata</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Tropidurus hispidus</i> .
II	Oeste del estado Carabobo	Cordillera de la Costa Central y Cordillera Andina	II y III	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Phyllodactylus ventralis</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Gonatodes vittatus</i> , <i>Tecadactylus rapicaudus</i> , <i>Gonatodes taniae</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Pseudogonatodes lunulatus</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Anadia marmorata</i> , <i>Euspondylus acutirostris</i> y <i>Anolis auratus</i> .
III	Oeste del estado Mérida	Cordillera Andina y Provincia de Maracaibo	III y IV	<i>Tupinambis teguixin</i> , <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> , <i>Neusticurus rudis</i> , <i>Polychrus marmoratus</i> , <i>Hemidactylus mabouia</i> , <i>Hemidactylus palaichthus</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Mabuya nigropunctata</i> y <i>Anolis tropidogaster</i> .
IV	Sur del estado Delta Amacuro	Guayana y Planicie Deltaica	V y VI	<i>Iguana iguana</i> y <i>Polychrus marmoratus</i> .
V	Norte del estado Monagas	Planicie Deltaica y Cordillera Central Oriental	VI y II	<i>Ameiva ameiva</i> , <i>Bachia heteropa</i> , <i>Thecadactylus rapicaudus</i> , <i>Gonatodes humeralis</i> y <i>Uranoscodon superciliosus</i> .
VI	Río Guarapiche	Llanos Orientales y Cordillera de la Costa Oriental	VII y II	<i>Plica umbra</i> , <i>Tropidurus hispidus</i> , <i>Bachia heteropa</i> y <i>Ameiva ameiva</i> .
VII	Cerro Turimiquire	Llanos Orientales y Cordillera de la Costa Oriental	VII y II	<i>Anolis onca</i> , <i>Iguana iguana</i> , <i>Tupinambis teguixin</i> y <i>Cnemidophorus lemniscatus</i> .

permiten plantear que la distribución de los lagartos habría estado determinada por los siguientes eventos: El desarrollo de la Cordillera de los Andes y la Sierra de Perijá, la formación de las diferentes islas frente a la costa caribeña, el cambio del flujo direccional del río Orinoco hacia el este (dejando de drenar hacia el mar Caribe) provocando la acumulación de sedimentos y la posterior formación de un delta y el surgimiento de la Serranía del Interior y la aparición de las penínsulas Araya y Paria. Todos estos eventos representan entidades biológicas-geomorfológicas integradas, que responden en su conjunto a procesos históricos, fisiográficos y ecológicos propios (Schubert, 1972; Machado-Allison, 2007; Mihoc *et al.*, 2006; González, 2011; González *et al.*, 2011a; González *et al.*, 2011b).

Posiblemente, la mayoría de las familias de lagartos analizadas en este trabajo siguen tres pa-

trones de distribución en Venezuela, la cual denominamos la *Distribución de Croizat* en honor al trabajo de León Croizat: el primero por la selva amazónica, ligada estrechamente al bosque húmedo tropical, coincidiendo con la provincia de Guayana (Figura 2E y 2F), el segundo se ubica principalmente en las áreas de la costa caribeña (Cordillera de la Costa Oriental y Central), hasta una altitud máxima de 2700 m.s.n.m. (Figura 2B) y el tercero en la Cordillera Andina con una altura máxima de hasta 5000 m.s.n.m. y la Sierra de Perijá (Figura 2C y 2D); donde la fauna forma un mosaico de elementos tanto antiguos como recientes (Ochoa *et al.*, 2003). Mientras que, los siete nodos hallados representan zonas donde confluyen elementos taxonómicos con diferentes historias biogeográficas: uno ubicado en el sistema deltaico, tres en los llanos orientales, dos en la Cordillera de la Costa (Central y Oriental) y uno en la Cordillera de los Andes.

Tabla 3. Matriz de especies sometidas al análisis de parsimonia de endemismo.

Provincias	Especies																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PM	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Ccc	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Cco	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0
CA	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
Llocc	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Llc	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Llo	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PD	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PG	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1
Ri	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Especies: 1: *Basiliscus basiliscus*, 2: *Thecadactylus rapicaudus*, 3: *Gonatodes taniae*, 4: *G. vittatus*, 5: *G. humeralis*, 6: *G. annularis*, 7: *G. albogularis*, 8: *Phyllodactylus ventralis*, 9: *Hemidactylus mabouia*, 10: *H. palaichthus*, 11: *Sphaerodactylus molei*, 12: *Pseudogonatodes lunulatus*, 13: *P. guianensis*, 14: *Riama achlyens*, 15: *Gymnophthalmus speciosus*, 16: *Leposoma percarinatum*, 17: *Neusticurus racenisi*, 18: *N. rudis*, 19: *Anadia marmorata*, 20: *A. bitaeniata*, 21: *Bachia guianensis*, 22: *B. heteropa*, 23: *Euspondylus acutirostris*, 24: *Arthrosaura reticulata*, 25: *Cercosaura phelporum*, 26: *C. ocellata*. **Provincias naturales:** PM: Provincia de Maracaibo, Ccc: Cordillera costa central, Cco: Cordillera costa oriental, CA: Cordillera Andina, Llocc: Llanos occidentales, Llc: Llanos centrales, Llo: Llanos orientales, PD: Planicie deltaica, PG: Provincia de Guayana, Ri: Región insular.

Provincias	Especies																										
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PM	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Ccc	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
Cco	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
CA	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Llocc	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
Llc	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0
Llo	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
PD	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
PG	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ri	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0

27: *Ptychoglossus kugleri*, 28: *Anolis nitens*, 29: *A. auratus*, 30: *A. chrysolepis*, 31: *A. fuscoauratus* 32: *A. onca*, 33: *A. tropidogaster*, 34: *A. squamulatus*, 35: *A. tigrinus*, 36: *Norops annectens*, 37: *Polychrus marmoratus*, 38: *Mabuya nigropunctata*, 39: *M. falconensis*, 40: *Ameiva bifrontata*, 41: *A. ameiva*, 42: *Tupinambis teguixin*, 43: *Kentropyx striata*, 44: *K. calcarata*, 45: *K. altamazonica*, 46: *Cnemidophorus lemniscatus*, 47: *Tropidurus hispidus*, 48: *T. bogerti*, 49: *Plica plica*, 50: *P. umbra*, 51: *Uracentron azureum*, 52: *Uranoscodon superciliosus*. **Provincias naturales:** PM: Provincia de Maracaibo, Ccc: Cordillera costa central, Cco: Cordillera costa oriental, CA: Cordillera Andina, Llocc: Llanos occidentales, Llc: Llanos centrales, Llo: Llanos orientales, PD: Planicie deltaica, PG: Provincia de Guayana, Ri: Región insular.

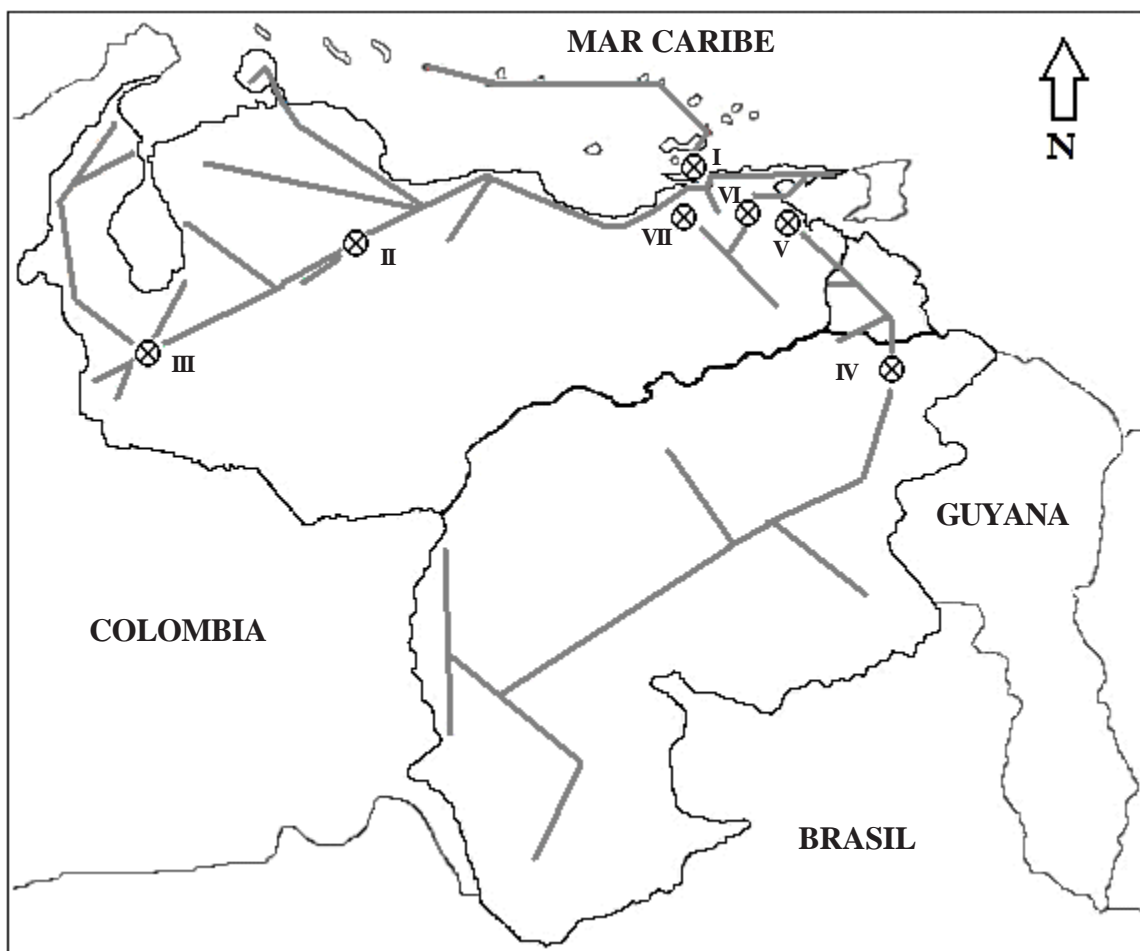


Figura 5. Diagrama de los siete nodos en Venezuela, sugeridos a partir del análisis de distribución de lagartos.

Es conocido que la mayor parte de la biota de lagartos de América del Sur tiene un origen en el supercontinente Gondwana (hace más de 230 millones de años) el cual se fragmenta debido a la deriva continental, hasta el punto en que la masa oceánica que se abría paso entre los continentes recién formados llegó a constituirse en una auténtica barrera para el desplazamiento de la biota terrestre, de esta forma se pierde cualquier punto de unión entre América del Sur y África, este evento tuvo lugar hace 92 millones de años, a mediados del período Cretácico, y un ejemplo es la familia Gekkonidae, cuyos descendientes están presentes en Venezuela (King y Horner, 1993).

Otros eventos que han ejercido influencia en la dirección del curso evolutivo de la biota suramericana y con ella la venezolana son la orogenia y el clima:

Orogenia. Durante la era Mesozoica el relieve continental era esencialmente plano, pero el levantamiento andino que inició su desarrollo en el Cretácico (135-65 m.a.) elevó las cordilleras hasta los 1000 m. a medida que transcurría el Eoceno (55-38 m.a.). Este proceso ha continuado desde entonces con una velocidad mayor, dado que a finales del Mioceno (algo más de 6 millones de años) su altura llega a los 2000 m. y

durante el Plioceno-Pleistoceno (2-2.5 millones de años) alcanza su nivel actual. Estas características favorecen la especiación vicariante y altos niveles de endemismo, ya que produjo la división del continente en dos áreas: una occidental, con taxa usualmente asignados a trazos generalizados que conectan esta área con Australia y Nueva Zelanda y otra oriental, con taxa relacionados con los trópicos del Viejo Mundo (Morrone, 2001; Castellano y Chamarravi, 2000) lo cual confiere un gran interés taxonómico, evolutivo y biogeográfico a la región de los Andes.

En Venezuela, el levantamiento de la Cordillera Andina produjo una barrera que originó dos zonas: una hacia al noroeste (flanco andino lacustre) y otra al sureste (flanco andino llanero) provocando un aislamiento de la biota entre ambas vertientes. Por ejemplo, la distribución de dos subespecies de roedores del género *Hydrochaeris*, así como también la actual distribución del género *Pseudoeryx* (Colubridae) soportan una conexión pasada entre las tierras bajas de la

cuenca amazónica y las tierras bajas de la provincia de Maracaibo (Gámez, 2010).

Clima. A comienzos del Mioceno (26 millones de años) imperaban ambientes cálidos y húmedos, lo cual favoreció el desarrollo de extensos bosques tropicales. Sin embargo, un cambio drástico en el clima provocó que el planeta se fuera enfriando y tornándose a la vez más seco; en consecuencia se disminuyó drásticamente la proporción de bosques y se aumentaron las zonas áridas y de sabana, modificando seriamente la vegetación correspondiente a las diferentes regiones del planeta.

Este cambio influyó de forma tal, que algunos taxa de lagartos se adaptaran a las nuevas condiciones ambientales, y un ejemplo de esto lo representa los ancestros de *Tropidurus hispidus* los cuales se encuentran distribuidos al norte y sur del río Amazonas y en la costa Atlántica de Brasil y posiblemente la especie se extendió hacia Venezuela por el estado de Roraima en Bra-

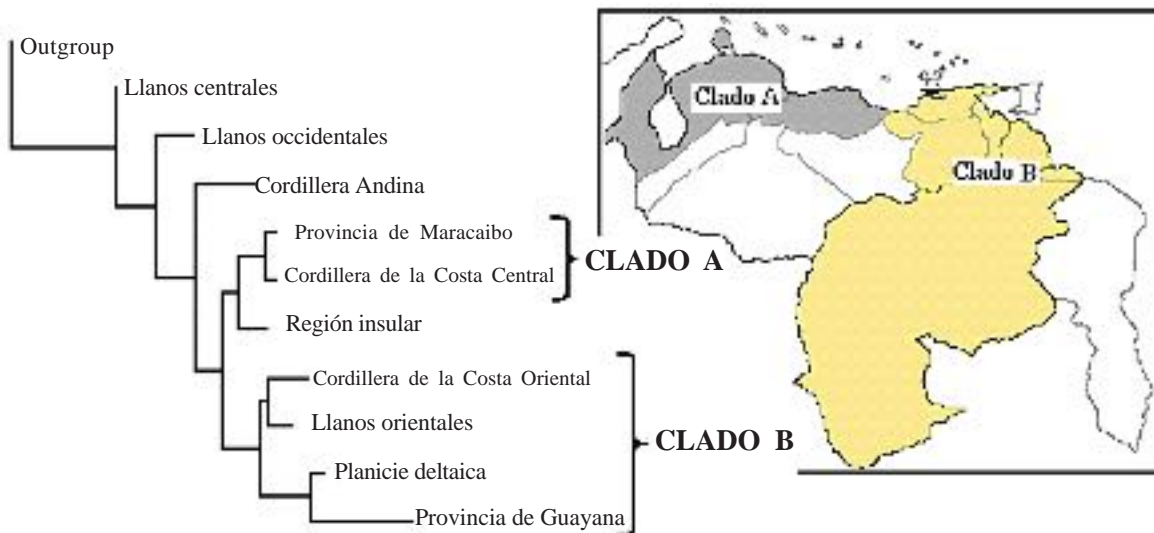


Figura 6. Cladograma obtenido con el PAE y mapa con la localización espacial de las áreas de endemismo obtenidas.

sil y Guyana, dispersándose por sabanas costeras hacia el este durante períodos de bajo nivel del mar (Avila-Pires, 1995; Vitt *et al.*, 1997).

En efecto, el origen de algunas poblaciones de especies continentales está dentro del modelo “invasión-radiación”, en el cual un área continental es colonizada por uno o varios linajes ancestrales, que han sufrido “radiación adaptativa” dentro de zonas adaptativas vacías, conllevando a la sustitución de una biota adaptativamente inferior por otra superior (Cracraft, 1986). La biota continental presenta ciclos de vicarianza en aquellas especies ampliamente distribuidas, seguidas por endemismos locales, con una posterior dispersión de las poblaciones de especies descendientes (Roig, 1994). Esto conlleva a la aparición de formas nuevas con una amplia distribución, seguidas de nuevas vicarianzas (Lomolino *et al.*, 2006). Posiblemente, el elevado número de especies con un sólo registro geográfico se debe a que estas se encuentran pasando por dicho proceso de invasión-radiación o que posiblemente se encuentren aisladas geográficamente.

Teorías de distribución: Desde comienzos del siglo XX, diversas teorías han sido formuladas a partir de la distribución de los vertebrados, para explicar su origen en los diversos continentes, estas teorías han sido resumidas y discutidas por algunos autores, intentando contrastar las diferentes propuestas en busca de una versión más aproximada de la realidad biogeográfica, pudiendo aplicarse en el origen de la biota venezolana (Pérez-Hernández y Lew, 2001); entre estas teorías se pueden mencionar tres:

Teoría del Puente Montañoso: Explica las afinidades florísticas y faunísticas de los ambientes subtropicales, ubicados en pisos altitudinales elevados y aislados entre sí (asemejándose a islas), entre los que se encuentran las cimas de los tepuyes y laderas montañosas de los Andes venezolanos. Varios autores han explicado la afinidad entre la fauna de dos o más “islas de clima subtropical”, proponiendo la existencia en el pasado de una conexión montañosa que ofrecería un hábitat relativamente continuo para la dispersión

de los organismos. La posterior desaparición de esta unión explicaría la existencia de dos o más distribuciones de grupos taxonómicos relacionados, separados entre sí. En función a esta teoría se podría postular que el patrón de distribución actual de *Plica plica* es debido a la separación que se produjo en la Cordillera de la Costa en su porción central con la oriental a consecuencia de procesos de origen tectónico, originando la formación de la depresión de Unare durante el cuaternario (MacSotay y Wesselingh, 2004), trayendo como consecuencia que la especie quedara aislada una de la otra y podría ser considerado como un ejemplo de especiación vicariante (González *et al.*, 2012).

Teoría de la Meseta: Se basa en el supuesto de la existencia original de una amplia meseta única, que como resultado de un largo proceso de erosión fue fragmentada, dando origen a “trozos” aislados de formaciones erosionales elevadas que existen actualmente. Tate (1938) postuló que el desarrollo de especies diferenciadas y endémicas, pudo haber ocurrido *in situ*, a través de sucesivas etapas de adaptación a los cambios ambientales, inducidos por el levantamiento paulatino del relieve. Esta teoría podría explicar la distribución actual de *Tropidurus bogerti* y *Plica panstictus* en los tepuyes del estado Amazonas, suponiendo que los ancestros de esta especie presentaban una amplia distribución en toda la extensión de una antigua meseta que fue erosionándose dando origen a los actuales tepuyes y con ellas quedando aisladas estos ancestros en su cima. Esta teoría representa un claro ejemplo de una propuesta vicariante para entender la distribución de la fauna altitepuyana, siendo una explicación satisfactoria de la distribución de los endemismos en los tepuyes.

Teoría Modificada del Clima Fresco: Haffer (1974) propone que muchas especies ampliaron sus áreas de distribución conforme a los cambios en la distribución de los ambientes “subtropicales”. Antes este nuevo escenario, algunas de ellas fueron capaces de dispersarse a través de ambientes subóptimos, hasta alcanzar nueva-

mente hábitats adecuados al otro lado de lo que anteriormente había representado una amplia y extensa barrera infranqueable. Esta teoría podría explicar la amplia distribución de algunos lagartos en Venezuela como: *Iguana iguana*, *Tropidurus hispidus*, *Ameiva ameiva*, *Tupinambis teguixin*, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Anolis aeneus*.

Las propuestas existentes carecen de las limitaciones que impone la información disponible, muchas veces insuficiente, incompleta y fragmentada. Así como, la falta de fundamentos taxonómicos empleados para la identificación de los organismos. Ninguna de las teorías expuestas parece ser suficiente por sí sola para explicar el origen y distribución de la fauna de lagartos en el país. Más aún, si se toman en cuenta los diferentes procesos históricos y evolutivos, y las características ecológicas, fisiológicas, entre otras, de las diferentes familias de lagartos, resultando difícil de formular una alternativa única para intentar reconstruir este proceso. Es muy probable que el conjunto de varias hipótesis, formuladas por los especialistas del área, sea lo que permitirá ir formulando una respuesta más ajustada a la realidad actual.

De las teorías examinadas podemos señalar que para llegar a formular una explicación satisfactoria, se deben de recurrir a propuestas tanto vicariantes como dispersionistas ya que no son mutuamente excluyentes, como muchos investigadores sostienen. Por ejemplo, de la teoría propuesta por Brown (1957, 1958) deriva el modelo de especiación centrifuga la cual plantea un probable proceso de especiación a partir de una dilatada área de dispersión de la población ancestral. Fases de contracción seguidas de fases de expansión de la población, asociándose con una previsible acumulación de diferencias genéticas entre poblaciones aisladas en reductos periféricos y una extensa área central de radiación evolutiva. Dichas diferencias podrían alcanzar a veces un verdadero nivel de aislamiento reproductivo. Una nueva fase de expansión subsiguiente, podrá restablecer por ende los contactos geográficos que se necesitan para confirmar o no el nivel específico de las diferencias adquiridas (Scolaro *et al.*, 2003).

Análisis de parsimonia de endemismo. El cladograma obtenido presenta dos clados que agrupa las regiones de acuerdo con las condiciones de diversidad ambiental. El clado A contiene dos regiones naturales que se ubican prácticamente adyacentes en una franja orientada de este a oeste a lo largo de la zona costa-montaña hasta la sierra de Perijá en el estado Zulia. En este clado se observa una alta diversidad ambiental debido al gradiente altitudinal, condicionando el esquema de precipitaciones, temperatura, así como también la variabilidad en la vegetación. Por ejemplo, el esquema de precipitaciones para la Cordillera de la Costa Central está estrechamente vinculado con el efecto marítimo, la elevación del terreno sobre el nivel del mar y la presencia de cadenas montañosas que actúan como barreras, promoviendo que los sistemas nubosos descarguen la humedad a Barlovento. Esto permite el desarrollo de diversos tipos de vegetación, cuya estructura y composición es compleja, incluye principalmente bosques húmedos, bosques mesófilos de montañas y selvas medianas (Huber, 1986). Esta heterogeneidad posibilita la disponibilidad de hábitats y microhábitats que ocupa una fauna de lagartos muy diversa. Además, la Serranía de Perijá alcanza altitudes de más de 3600 m.s.n.m. y constituye el ramal más septentrional de la Cordillera Andina, donde los bosques montanos y paramos de la sierra de Perijá proporcionan ambientes idóneos para el desarrollo de ciertas especies de lagartos (Alemán, 1953).

En el caso, de la sierra de San Luis y cerro Santa Ana, estos dos relieves ubicados aisladamente en el estado Falcón y en la Península de Paraguaná, respectivamente; constituyen una unidad de superficie reducida pero importante desde el punto de vista vegetacional y florístico. La sierra de San Luis, alcanza una altitud de aproximadamente 1300 m.s.n.m., mientras que el cerro Santa Ana apenas alcanza los 900 m.s.n.m. y debido a sus condiciones climáticas locales, ambas zonas presentan en sus cumbres pequeñas manchas de una vegetación y flora altimontana (Huber, 1986), actuando como refugio de una gran variedad de especies de lagartos.

El clado B, agrupa la Cordillera de la Costa Oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana, siendo esta zona importante en la distribución y conexión entre los lagartos. La Cordillera de la Costa Oriental se extiende en dirección oeste-este desde la depresión de Unare hasta la punta oriental de la Península de Paria, alcanzando una altitud máxima de aproximadamente 2400 m.s.n.m. en el cerro Turimiquire. La vegetación está compuesta esencialmente por bosque submontano y subparamos en las cumbres más elevadas. Mientras que, los llanos orientales o llanos altos no inundables se caracterizan por ser altiplanicies, cuya vegetación natural está constituida por un mosaico de sabanas y bosques estacionalmente secos (Huber y Alarcón, 1988). Ese mosaico ha sido considerado de gran interés biogeográfico, no sólo debido a su historia fluctuante a través de muchos cambios climáticos del pasado sino también porque representa dos sistemas florísticos con alto grado de diferenciación taxonómica y morfológica (Prance, 2006).

La planicie deltaica está situada al este de los llanos orientales, limitando al norte por la Cordillera de la Costa y al sur por la Guayana venezolana. En 600 km de costa, abarca las desembocaduras del río Orinoco y otros ríos corriendo en dirección oriental. Se encuentra dominado por bosques siempreverdes inundados o de pantanos. En el delta del Orinoco se pueden distinguir varios paisajes locales tomando en consideración el grado y tipo de inundación: Delta superior (estacionalmente inundado), delta medio (inundación temporalmente prolongada) y delta inferior (inundaciones permanentes) caracterizado por presentar extensos manglares (Huber, 1986; Lasso *et al.*, 2004; Molina *et al.*, 2004; Lasso y Señaris, 2008).

La provincia de Guayana cubre cerca de la mitad del territorio nacional, con cerca de 35,6 millones de hectáreas de bosques húmedos y esta subdividida en: a) *provincia Guayana baja*, formada por especies de los bosques siempre verdes de las zonas bajas, excepto algunas de Amazonas central y de la cuenca del río Cuyuní; b)

provincia Guayana del Pantepuy, restringida a los bosques húmedos altimontanos y bosques tepuyanos de zonas montañosas altas y a las cumbres de los tepuyes; c) *provincia Guayana Amazónica*, restringida a los bosques siempreverdes de las penillanuras del Orinoco, Casiquiare, Ventuari y; d) *provincia Guayana oriental*, restringida a los bosques siempreverdes de la cuenca del río Cuyuní y delta del río Orinoco (Linares, 1998).

Los lagartos presentes en este clado B muestran una distribución heterogénea y esto se debe a factores climatológicos imperantes en las diferentes zonas descritas anteriormente, a la diversidad y densidad de la vegetación, condiciones de humedad, riqueza hídrica y al escarpado relieve; todo esto conforma una mayor variedad de refugios para los lagartos. Ocurriendo lo mismo en las zonas de vegetación xerofíticas, donde la ausencia de una vegetación más densa y humedad, constituye un factor importante en la alta cantidad de lagartos presentes en estas áreas (González *et al.*, 2004).

Según los resultados obtenidos con el análisis de parsimonia de endemismo y a pesar de las distancias relativamente equidistantes, la sierra de San Luis parece haber tenido una relación biogeográfica más estrecha con la cordillera de la Costa que con los Andes (Steyermark, 1979). Las afinidades biogeográficas del conjunto Sierra de San Luis y Cordillera de la Costa pueden clasificarse en un patrón disyunto con poblaciones de la región guyano-amazónica. Ejemplo de ello son, la lagartija *Plica plica* y *Gonatodes humeralis* que tiene una distribución predominantemente amazónica, extendiendo su área de distribución hasta la porción central de la Cordillera de la Costa (Rivero-Blanco, 1979).

Bisbal (1998) comenta que algunas especies de la fauna de vertebrados amazónica-guayanesa está presente en la Península de Paria, así como también de la Cordillera de la Costa y los llanos, lo cual indica una antigua conexión en tiempo geológico entre estas regiones y la Península de Paria. La relación entre dicha península y la re-

gión guayano-amazónica puede ser explicada por la hipótesis propuesta por Rood (1981) de una salida al mar del río Orinoco a nivel del estado Falcón, pasando por la depresión de Chivacoa entre Lara y Yaracuy, esta hipótesis está apoyada por los hallazgos paleontológicos en la población de Urumaco, estado Falcón (Lundberg *et al.*, 1998). De acuerdo a esto, el río Orinoco ha cambiado su curso en dirección hacia el este; de tal forma que entre el Mioceno y el presente pudo salir al mar a nivel de las tierras bajas de la cuenca de Paria. Este evento posiblemente permite una dispersión de los vertebrados guayano-amazónico hacia la región de la Península de Paria, donde probablemente ya existían especies provenientes de la Cordillera de la Costa.

Estas distribuciones y afinidades indican una conexión remota entre las biotas de la Cordillera de la Costa con la del sur de Venezuela. Ésta se estableció presumiblemente (Steyermark, 1979) durante una de las fases húmedas del Pleistoceno, a través de “lenguas” y remanentes de selvas de galería, persistentes en sectores no inundados de los Llanos y/o el drenaje de los ríos Orinoco y Negro. Según este autor, durante los estadios interglaciares más cálidos, la biota de tierras bajas emigraría hacia las tierras altas, encontrando ambientes más fríos y húmedos en las cumbres con selvas nubladas de la Cordillera de la Costa. No descartando la posibilidad que la conexión entre la Cordillera de la Costa con el sur de Venezuela se haya dado de acuerdo a la *Distribución de Croizat*, a través de las zonas boscosas del delta del Orinoco. En el presente estudio, se puede apreciar esta conexión entre la provincia de Guayana y las cordilleras de la costa oriental y central, a través de la planicie deltaica del Orinoco, demostrada entre los nodos IV y V (Figura 5). Este vínculo también fue encontrado por Bonilla (2011) en un estudio de biogeografía de los peces del orden Characiformes de Venezuela, entre los nodos 1 y 2 en ese estudio.

De acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo se puede inferir que la formación de la planicie deltaica y los llanos orientales

juegan un papel primordial en el proceso de dispersión de los lagartos, ya que estas zonas actuarían como un corredor faunístico entre la región guayano-amazónica, la Península de Paria y la Cordillera de la Costa Oriental. En efecto, posiblemente *Tropidurus hispidus* el cual presentó una dispersión al norte del Amazonas a través de las sabanas costeras, las cuales se formaron cuando los niveles del mar bajaron producto de la glaciación, pudiendo llegar a la provincia de Guayana y a la Cordillera de la Costa Oriental a través de la planicie deltaica (González, 2011).

A lo largo del Cuaternario, la zoogeografía de la herpetofauna Sudamericana se vio influenciada por los distintos cambios climáticos ocurridos durante las alternaciones repetitivas de los glaciares e interglaciares que bajaron y elevaron las zonas climáticas hasta por 2000 m, razón por la cual las áreas de distribución de las diferentes formaciones vegetacionales variaban considerablemente (Haffer, 1979; Simpson, 1979). Durante este tiempo existían corredores faunísticos entre regiones hoy largamente separadas, como muestran los resultados florísticos de Steyermark (1974) y Meier (2005). Además de elementos autóctonos y andinos, ambos autores encontraron varios elementos amazónico-guayanese en los bosques nublados de la Cordillera de la Costa, que en la actualidad se encuentran insolarizados efectivamente.

Así, por ciertos períodos las especies restringidas a ambientes húmedos encontraban corredores aptos para su difusión, que después eran fragmentados nuevamente para reducirse a refugios, fomentando procesos de especiación alopátrica. Análogamente, las fluctuaciones climáticas repercutían en especies de ambientes secos y de tierras altas. De estos repetitivos cambios de condiciones aptas para eventos de dispersión y vicarianza han resultado los patrones de distribución de la herpetofauna que observamos en la actualidad (Lotzkat, 2007).

Conservación de áreas endémicas. Dentro del cladograma de área generada por el PAE, los

patrones de áreas anidadas en las ramas terminales del cladograma son importantes para la determinación de áreas prioritarias para la conservación, en ellas se concentra el mayor número de especies, las que a su vez, se encuentran presentes en el resto de las áreas que conforman el clado (Cavieres *et al.*, 2001).

Las diferentes regiones utilizadas en este estudio presentan una particular confluencia de factores que permiten esperar patrones de endemismo contrastantes entre los sectores interior y costero. Según los resultados obtenidos las áreas importantes para realizar acciones de conservación a pesar de haber encontrado poca cantidad de endemismo, están ubicadas una al este de Vene-

zuela (Cordillera de la Costa Oriental, llanos orientales, planicie deltaica y provincia de Guayana) y otra entre la costa central y el oeste del país (Cordillera de la Costa Central y provincia de Maracaibo). Según Posada (1996) sólo las áreas adyacentes pueden ser sugeridas prioritarias para la conservación. Finalmente, la utilización de aproximaciones de biogeografía histórica, como el análisis de parsimonia de endemismo (PAE), permiten determinar áreas que además de contener muchas especies, contiene una gran cantidad de endemismo (Morrone y Crisci, 1995). Proporcionando una nueva herramienta para la conservación de áreas geográficas prioritarias y sus especies, las cuales podrán ser utilizadas y disfrutadas por las generaciones futuras.

LITERATURA CITADA

ALEMÁN, C.

1953. Contribución al estudio de los reptiles y batracios de la sierra de Perijá. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 13(35): 205-225.

AVILA-PIRES, T.

1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen*, 299: 1-706.

BISBAL, F.

1998. Los mamíferos de la Península de Paria, estado Sucre, Venezuela y sus relaciones biogeográficas. *Interciencia*, 23(3): 176-181.
2001. Estudio preliminar de los vertebrados del refugio de Boca de Caño, Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 19: 1-17.
2008. Los vertebrados terrestres de las Dependencias Federales de Venezuela. *Interciencia*, 33(2): 103-111.

BONILLA, A.

2011. *Biogeografía de los peces del orden Characiformes de Venezuela*. Trabajo de ascenso para optar a la categoría de profesor titular. Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 94 p.

BROWN, W.

1957. Centrifugal speciation. *The Quarterly Review Biology*, 32(3): 247-277.

BROWN, W.

1958. Speciation: The center and the periphery. *Proceeding Tenth International Congress of Entomology*, 1: 89-100.

CASTELLANO, C. Y N. CHAMARRAVI

2000. Colombia: estación biogeográfica en el origen de su diversidad biótica. *Revista Luna Azul*, 9-10: 1-3.

CAVIARES, L., M. MIHOC, A. MARTICORENA, L. MARTICORENA, O. MATTHEI Y F. SQUEO

2001. Determinación de áreas prioritarias para la conservación: Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) en la flora de la IV Región de Coquimbo. (159-170). En: F. Squeo, A.G. Arancio y J.R. Gutiérrez (eds.). *Libro Rojo de la Flora Nativa y de los Sitios Prioritarios para su Conservación: Región de Coquimbo*. Ediciones Universidad de La Serena, Chile.

CRACRAFT, J.

1986. Origin and evolution of continental biotas: speciation and historical congruence within the Australian avifauna. *Evolution*, 40:977-996.

CROIZAT, L.

1958. *Panbiogeography*. Vol. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas. 1731 p.
1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas. 881 p.

GÁMEZ, J.

2010. Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Phanaeini* y Coleoptera: Silphidae: *Nicrophorinae* y *Silphinae*) de la Cordillera de los Andes, depresión de Maracaibo y llanos de Venezuela. *Kempffiana*, 6(2): 15-19.

GONZÁLEZ, L., A. PRIETO, C. MOLINA Y J. VELÁSQUEZ

2004. Los reptiles de la Península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Interciencia*, 29(8):428-434.

GONZÁLEZ, L.

2011. *Variación morfométrica y genética en poblaciones del lagarto Tropidurus hispidus (Spix 1825) (Sauria: Tropiduridae) en regiones xerofíticas del estado Sucre, Venezuela*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología y Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central De Venezuela. 100 p.

GONZÁLEZ, L., A. BONILLA Y J. VELÁSQUEZ

2011a. Cariotipo del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Acta Biológica Colombiana*, 16(2):121-134.

GONZÁLEZ, L., A. BONILLA, H. LOPEZ Y J. VELÁSQUEZ

2011b. Variación genética en poblaciones del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*, 71(4): 47-62.

GONZÁLEZ, L., J. VELÁSQUEZ, H. FERRER Y G. CASTAÑEDA

2012. Termorregulación, dieta y variación morfológica de la región cefálica del lagarto *plica plica* (Linnaeus, 1758) (Sauria: Tropiduridae) en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*, 72(1): 31-43.

HAFER, J.

1974. Avian speciation in tropical South American. With a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 14: 1-390.

1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. (107-140). In: W. E. Duellman (ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*: Museum of Natural History of the University of Kansas, USA.

HUBER, O.

1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: Observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. (131-170). En: O. Huber (ed.). *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.

HUBER, O. Y C. ALARCÓN

1988. *Mapa de Vegetación de Venezuela*. 1:2000000. MARNR-The Nature Conservancy. Caracas, Venezuela.

KING, M. Y P. HORNER

1993. Family Gekkonidae. (1-32). En: C. Glasby, G. Ross y P. Beesley (eds.). *Fauna of Australia*. Vol.2. AGPS, Canberra.

LA MARCA, E.

1997. Lista actualizada de los reptiles de Venezuela. (103-120). En: E. La Marca (ed.). *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*: Museo de Ciencia y Tecnología de la Universidad de los Andes, Mérida.

LA MARCA, E. Y P. SORIANO

2004. *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite, BIOGEOS. Mérida, 173 p.

LASSO, C., L. ALONSO, A. FLORES Y G. LOVE

2004. *Evaluación rápida de la biodiversidad y aspectos sociales de los ecosistemas acuáticos del delta del río Orinoco y golfo de Paria, Venezuela*. Boletín RAP de Evaluación Biológica 37. Conservation International. Washington DC, USA. 358 p.

LASSO, C., Y J. SEÑARIS

2008. *Biodiversidad animal del caño Macareo, Punta Pescador y áreas adyacentes, delta del Orinoco*. StatoilHydro Venezuela AS-Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela. 223 p.

LINARES, O.

1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela y British Petroleum. Caracas, 691 p.

LOMOLINO, M., B. RIDDLE Y J. BROWN

2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, 845 p.

LOTZKAT, S.

2007. *Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del macizo de Nirgua, Venezuela*. Tesis de Grado. Universidad Johann Wolfgang Goethe, Departamento de Ciencias Biológicas. Frankfurt am Main, 161 pp.

LUNDBERG, J., L. MARSHALL, J. GUERRERO, B.

HORTON, M. MALABARBA Y F. WESSELINGH

1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. (13-48). In: Malabarba, L., R. Reis, R. Vari, Z. Lucena y C. Lucena (eds.). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*: Museu de Ciências e Tecnologia, Pucrs, Porto alegre.

MACHADO-ALLISON, A.

2007. Sobre el origen del río Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y la conservación de hábitat acuáticos: una revisión basada en la información íctica. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela*, 57(3-4): 25-64.

MACSOTAY, O Y F. WESSELINGH

2004. Malacofauna de edad Mioceno temprano en las formaciones Quebradon y Chaguaramas, de las sub-cuenca de Guárico, Venezuela. *Boletín de Geología*, 20(33): 73-90.

MARKEZICH, A.

2002. New distribution records of Reptiles from western Venezuela. *Herpetological Review*, 33(1): 69-74.

MARTÍNEZ-AQUINO, A., R. AGUILAR-AGUILAR, H. SANTA ANNA DEL CONDE-JUÁREZ Y R. CONTRERAS-MEDINA

2007. Empleo de herramientas panbiogeográficas para detectar áreas para conservar: Un ejemplo con taxones dulceacuícolas. (449- 460). En: I. Luna, J. Morrone y D. Espinosa (eds.), *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

MEIER, W.

2005. *Relaciones fitogeográficas del cerro La Chapa y los alrededores (estado: Yaracuy, Cordillera de la Costa de Venezuela)*. XVI Congreso Venezolano de Botánica. Maturín. 1 p.

MIHOC, M., J. MORRONE, M. NEGRITTO Y L. CAVIERES

2006. Evolución de la serie *Microphyllae* (*Adesmia*, Fabaceae) en la Cordillera de los Andes: una perspectiva biogeográfica. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 389-404.

MOLINA, C., C. SEÑARIS Y G. RIVAS

- 2004 (2003). Los reptiles del delta del Orinoco, Venezuela. *Memoria Fundación La Salle de Ciencias Naturales*. 63(159-160): 235-264.

MORRONE, J. Y J. CRISCI

1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Reviews Ecology Systematic*, 26: 373-401.

MORRONE, J.

2000. Entre el escarnio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 25(1): 41-47.
2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA 3, Zaragoza. 148 p.
2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zona de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48(2): 149-162.
2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 509-520.

MORRONE, J. Y J. MÁRQUEZ

2001. Halfpter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650.

OCHOA L., B. CRUZ, G. GARCÍA Y A. MARTÍNEZ.

2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: Los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Lienix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). *Folia Entomológica Mexicana*, 42(1): 65-77.

PÉREZ HERNÁNDEZ, R. Y D. LEW

2001. Las clasificaciones e hipótesis biogeográficas para la Guayana venezolana. *Interciencia*, 26(9): 373-382.

POSADA, P.

1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism. *Biogeographica*, 72: 161-177.

PRANCE, G.

2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *Journal of Biogeography*, 33: 385-386.

RIVERO-BLANCO, C.

1979. *The neotropical lizards genus Gonatodes (Sauria: Sphaerodactylinae)*. Tesis Doctoral. Texas A. & M. University, Station College. 233 p.

ROOD, E.

1981. Note on the shifting course of the ancient río Orinoco from Late Cretaceous to Oligocene time. *Geos*, 26:54-56.

ROIG, S.

1994. Historia biogeográfica de América del Sur Austral. *Multequina*, 3: 167-203.

SCHUBERT, C.

1972. Geología de la Península de Araya, estado Sucre. *Boletín de Geología*, Monografía 5: 1686-1823.

SCOLARO, J., F. VIDELA Y J. CEI

2003. Algunos modelos de especiación geográfica que interpretan aspectos de la diversidad herpetológica andino-patagónica. *Historia Natural*, 2(9): 73-83.

SIMPSON, B.

1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. (157-188). In: W. E. Duellman (ed.). *The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. Museum of Natural History of the University of Kansas, USA.

STEYERMARK, J.

1974. Relación Florística entre la Cordillera de la Costa y la zona de Guayana y Amazonas. *Acta Botánica Venezuelica*, 9 (1-4): 245-252.

1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. (185-221). In: K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.). *Tropical Botany*. Academy Londres.

TATE, G.

1938. Auyán-tepui. Notes on the Phelps Venezuela Expedition. *Geographical Review*, 28: 452-474.

TORRES, A. Y I. LUNA

2006. Análisis de trazos para establecer áreas de conservación en la Faja Volcánica Transmexicana. *Interciencia*, 31: 849-855.

VITT, L., J. CALDWELL, P. ZANI Y T. TITUS.

1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *PNAS, USA*, 94:3828-3832.

REGLAMENTO DEL BOLETÍN DE LA ACADEMIA DE CIENCIAS FÍSICAS MATEMÁTICAS Y NATURALES.

A tenor de lo dispuesto en los artículos 40 y 41 del Reglamento de esta Corporación, se dicta el siguiente Reglamento del Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales.

1.- El Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales es el órgano oficial de la Corporación y estará bajo la supervisión de la Comisión de Política Editorial de la Academia, a través de su Comité Ejecutivo.

La Comisión de Política estará conformada por ocho Individuos de Número de la Academia y su responsabilidad será dar las orientaciones de política editorial, de fomento y de desarrollo del Boletín; por su parte, el Comité estará integrado por seis individuos de Número o Miembros Correspondientes y será responsable de la edición y administración.

Los miembros de ambas Comisiones serán elegidos cada dos años en una sesión ordinaria de la Academia que se celebre durante la primera quincena del mes de Julio.

2.- En el Boletín tendrán cabida artículos sobre temas que atañen a la Academia. Se dará preferencia a artículos de revisión donde se presente un tema de forma general, no especializada y que constituyan una visión actualizada y bien documentada del tema tratado. Así mismo se destinará una sección especial para las actividades institucionales, señaladas en la Guía para Autores.

3.- El autor o autores dirigirán sus artículos a la Academia siguiendo, en todo, lo establecido en la Guía para los autores, contenidas en el Boletín.

4.- Cuando el autor del artículo remitido sea un Miembro de la Academia, deberá presentar el tema de estudio y el enfoque que le ha dado en una sesión ordinaria de la Corporación, oportunidad en la que se decidirá si el artículo puede ser sometido a la consideración del Comité Ejecutivo del Boletín. Este decidirá sobre su publicación tomando en consideración los méritos y rigor científico del artículo y a tal fin, se asesorará con los Comités de Asesoría Técnica de la Academia o con especialistas en el tema tratado. Las decisiones que en este sentido adopte el Comité serán inapelables.

5.- Cuando el autor no sea miembro de la Academia el artículo será patrocinado por un Miembro de la Academia. Luego de lo cual deberá seguirse el procedimiento señalado en el aparte anterior.

6.- La Comisión establecerá el orden en que serán publicados los artículos aceptados, pudiendo darle prioridad a aquellos escritos por Miembros de la Academia.

7.- Los autores de los artículos publicados recibirán diez (10) ejemplares del número correspondiente. Las separatas que pudieran requerir deberán ser costeadas por los autores.

8.- Deberá llevarse un registro computarizado de los suscriptores del Boletín y de aquellas Instituciones con las que se mantiene canje. El Comité Ejecutivo cuidará de que dicho registro se mantenga debidamente actualizado.

9.- La Comisión de Política Editorial informará trimestralmente de las actividades a la Academia.

GUIA PARA LOS AUTORES

El Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales es una revista multidisciplinaria, arbitrada, cuyos temas prioritarios son aquellos de la competencia de la Academia. El Boletín publica preferentemente Artículos de Revisión, Ensayos, Trabajos de Incorporación, Discursos, Resultados de Foros y Noticias auspiciados por la Corporación. Trabajos de investigación originales, podrían ser incorporados después de una evaluación y si el tema es de competencia de la Corporación.

El contenido de las contribuciones es de la entera responsabilidad del (de los) autor (es) y de ninguna manera de la revista o de las entidades para las cuales trabajan el o los autor(es). Se entiende que el material enviado al Boletín de la Academia no ha sido publicado, ni enviado a otros órganos de difusión cualesquiera sean su tipo.

Artículos de Revisión. Son trabajos exhaustivos sobre un tema (campo del conocimiento, línea de investigación, etc.) particular. Se recomienda que los mismos puedan dar una visión integradora del tema, actualizando la información proveniente de diferentes autores y fuentes y colocándola en un lenguaje accesible a públicos cultos aunque no necesariamente especialistas en el campo.

Ensayos. Son trabajos similares a los anteriores donde el mayor peso lo tienen las opiniones que el autor pueda desarrollar sobre ese tema de actualidad y de prioritario interés para la Corporación, incluyendo la posibilidad de infor-

mación original, producto de sus propias investigaciones y que podrían enriquecer la información actual.

Trabajos de Incorporación. Como su nombre lo indica son los Trabajos sometidos a la Corporación con la finalidad de ser aceptado como Miembro Correspondiente o Individuo de Número. Se dará prioridad a aquellos trabajos que por sus méritos, la Corporación recomiende su publicación.

Discursos. Se incorporarán los discursos realizados por las autoridades de la Corporación o cualquier otro miembro de la Academia, dando prioridad aquellos que traten temas objeto de la Academia.

Resultados de Foros. La revista publicará en forma regular los resultados parciales (Resúmenes) o en *extenso* de Foros, organizados por la Academia. En el caso de aceptarse la publicación de los resultados (*in extenso*), el número (normal o extraordinario) de la revista podría dedicarse enteramente al mismo. Para cumplir con este objetivo, se nombrará un Editor Asociado que tendrá la responsabilidad de la labor editorial de ese número.

Noticias. La revista incorporará noticias de interés para la Academia. Se dará prioridad a las noticias producto de las actividades normales de la Corporación. Sin embargo, se aceptan y se publicarán noticias de interés académico, eventos, revisiones de libros, promoción de foros y reuniones, obituarios, etc.

GUIA PARA LA PRESENTACIÓN DE LOS TRABAJOS SOMETIDOS A PUBLICACION

Los trabajos (Artículos y Ensayos) que sean sometidos al Boletín de la Academia deberán cumplir con la normativa básica editorial aceptadas modernamente como son:

1. La identificación clara del Título del Trabajo (Español e Inglés). El mismo deberá corresponder con el tema tratado.

2. La incorporación de breves resúmenes (máximo 200 palabras) del trabajo en Español e Inglés.

3. Se debe suministrar un máximo de cinco Palabras Clave (Keywords) (Español e Inglés).

4. Los trabajos deben tener un máximo de 20 páginas (cuartillas) escritas a espacio y medio, con tamaño fuente (12). Las tablas y/o figuras deberán ser parte del texto.

5. Las tablas y figuras deberán ser numeradas e insertadas en el orden en que aparezca su citación en el texto. Las mismas deberán estar claramente identificadas con su título y contenidos. Su formato deberá adecuarse al tamaño del Boletín, ser legibles, concisas y claras. No se aceptarán tablas en forma de encartes o que, por su tamaño, ocupen varias páginas.

6. Las citas bibliográficas seguirán los patrones establecidos internacionalmente. Las mismas deben hacerse señalando en el texto el apellido del primer (o único) autor seguido por *et al.* (cuando sean varios) y el año de publicación. Por ejemplo (Olivares, 1998; u Olivares *et al.*, 1999). En el caso de ser sólo dos autores se debe citar de la siguiente manera: Sánchez

Delgado y Pérez, 1960. Las referencias serán listadas al final del artículo en orden alfabético. Estas deberán incluir: Autores con su apellido e inicial del nombre, fecha, título del artículo, revista donde fue publicado, volumen, número y páginas. Ejemplos a continuación:

RAMIREZ, A.

1995. Los elementos contaminantes identificados en la Cuenca del Río Tuy. *Revista Venezolana de Contaminación*, Vol. 1(3):23-55. (Caso de Revista).

BIFANO, C. y G. PEREZ

1997. Caracterización fisico-química de los efluentes que afectan las comunidades bióticas. En: *El Río Tuy y su Futuro*. Fondo Editorial Universidad Central de Venezuela, Caracas, pp. 45-58. (Caso de capítulo de libro).

MOGOLLON, J.L.

1990. *Contaminación química y sus peligros*. Consejo de Desarrollo Científico y Humánico (UCV), Caracas, 125 pp. (Caso de libro).

Todos los artículos y ensayos serán recibidos y enviados a árbitros (evaluadores) que deberán revisar el trabajo y recomendar (si fuera el caso) modificaciones de forma y/o fondo. Los autores tomarán en cuenta esas sugerencias a instancias del Editor del Boletín y la publicación del trabajo se producirá en el momento en que, a juicio del Editor, se hayan satisfecho los comentarios de los árbitros.

Los artículos deberán ser enviados por triplicado y acompañados por un texto en diskette (Word para Windows 6.0) o versión electrónica via email a: amachado@strix.ciens.ucv.ve