

EVENTOS PLEISTOCÉNICOS EN LA PENÍNSULA DE ARAYA, SUCRE, VENEZUELA Y SU PAPEL EN LA CONFORMACIÓN DE SUS COMUNIDADES BIÓTICAS

BONILLA RIVERO, ANA* & LÓPEZ ROJAS, HÉCTOR

Laboratorio de Ictiología, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela

**Email: ana.bonilla@ciens.ucv.ve*

RESUMEN: Por su relativo aislamiento del territorio continental, las distribuciones geográficas de taxa filogenéticamente distantes en zonas peninsulares se han utilizado como modelos biogeográficos ideales para contrastar hipótesis sobre cuáles factores - ambientales, históricos, antropogénicos - explican más parsimoniosamente la distribución diferencial actual de las biotas. Este trabajo es una contribución al esclarecimiento de patrones de distribución complejos descritos para la biota de la península de Araya, en la región nororiental de Venezuela, mediante el examen de investigaciones morfométricas, genéticas y ambientales publicadas sobre especies de vertebrados terrestres de movilidad limitada (lagartos) y sobre un pez restringido a las lagunas litorales del área. Los trabajos analizados apuntan hacia la existencia de diferencias estadísticamente robustas entre características de estos grupos en poblaciones actualmente separadas de localidades de la península de Araya y a ambos lados del golfo de Cariaco. Los resultados de los trabajos analizados permiten conjeturar que la distribución geográfica actual de las especies de vertebrados consideradas responde a sucesos vicariantes asociados con eventos geológicos ocurridos en la costa nororiental de Venezuela en los últimos 18.000 años, aunque algunas características morfológicas diferenciales presentes en poblaciones de *Tropidurus hispidus* podrían ser adaptaciones a ambientes diferentes; este resultado es inconsistente con el factor geológico como preponderante en la distribución geográfica de los organismos. Dado que los patrones de distribución biogeográfica de las biotas depende de un número importante de factores, los intentos para adelantar hipótesis biogeográficas requieren una caracterización exhaustiva de la biota de una región, preferiblemente en un contexto filogeográfico.

Palabras clave: Pleistoceno, biota, península de Araya, vicarianza.

ABSTRACT: Due to their relative isolation from the continental territory, the geographical distributions of phylogenetically distant taxa in peninsular areas have been used as ideal biogeographic models to test hypotheses about which factors – environmental, historical, and anthropogenic – parsimoniously best explain the current differential distribution of biota. This study is a contribution to the explanation of complex distribution patterns described for the biota of the Araya peninsula, in northeastern Venezuela, by examining published morphometric, genetic and environmental research on species of terrestrial vertebrates of limited mobility (lizards) and on a fish restricted to coastal lagoons of the area. The evidence examined reveals the existence of statistically robust differences between characteristics of these groups in populations currently separated from localities on the Araya peninsula and on both sides of the Cariaco Gulf. Results of the examined studies allow us to deduce that the current geographical distribution of the vertebrate species considered responds to vicariate events associated with geological events that occurred on the northeast coast of Venezuela in the last 18,000 years, although some differential morphological characteristics present in populations of *Tropidurus hispidus* could be adaptations to different environments; this last outcome being inconsistent with geological factors as a dominant factor in the geographical distribution of organisms in the area. However, as the biogeographic distribution patterns of biota depend on a number of important factors, attempts to advance biogeographic hypotheses require a comprehensive characterization of the biota of a region, preferably in a phylogeographic context.

Keywords: Pleistocene, biota, peninsula of Araya, vicariance.

INTRODUCCIÓN

El empleo de las distribuciones geográficas de grupos de organismos filogenéticamente distantes ha sido una de las prácticas más recientes utilizadas por los investigadores para delimitar regiones biogeográficas. El razonamiento es como sigue: cuanto mayor sea el número de grupos compartidos por una misma región, tanto más robustos serán los patrones congruentes de distribución que delimiten zonas particulares. Un ejemplo de la

aplicación temprana de este razonamiento lo constituyen los trazos (*tracks*) mundiales propuestos por CROIZAT en 1976. Tales patrones concurrentes de los organismos han sido descritos para distintas regiones de dominio mundial y regional. La biota de la región Neotropical es ideal para este tipo de estudios debido a su riqueza y complejidad de patrones biogeográficos. Examinando patrones actuales de peces dulceacuícolas en diferentes continentes, PARENTI (1991) propuso considerar un

origen oceánico más que continental para esta fauna, y toma como ejemplo los patrones actuales de especies de peces dulceacuícolas en vertientes contrastantes de Suramérica, que sugieren un origen producto de la interrelación Pacífico/Atlántico. En este mismo orden de ideas, HUBERT & RENNO (2006) concluyeron que el establecimiento de la biota de peces dulceacuícolas de Suramérica es el resultado de diferentes procesos, entre los que destacan interacciones entre incursiones marinas, elevaciones de paleoarcos y dispersión vía conexiones históricas. Por su parte, HOORN *et al.* (2010) señalaron la elevación de los Andes como el evento crucial en la definición de los actuales patrones de biodiversidad en Suramérica. ROSEN (1976) e ITURRALDE-VINENT & MACPHEE (1999) han discutido el origen y diversificación de la biota en la región caribeña defendiendo el modelo de vicarianza estricta, o el modelo de *landspan*, que combina vicarianza y dispersión, respectivamente. Con el advenimiento de técnicas genéticas avanzadas y computadores capaces de procesar enormes cantidades de datos, la biogeografía ha entrado en una nueva etapa, la denominada Filogeografía. Esta disciplina analiza la distribución de biotas en un contexto filogenético, apoyándose en diversas fuentes de información: geología, climatología, características ambientales y principalmente información genómica (ARBOGAST & KENAGYC 2001). La biogeografía intenta desarrollar hipótesis que traten de explicar la aparición de los patrones actuales de distribución de los organismos.

Para entender los posibles procesos que han condicionado la distribución de la biota de una región en particular y proponer hipótesis plausibles acerca del efecto de los mismos, es necesario conocer los múltiples factores históricos, ecológicos y bióticos que condicionan la presencia de los organismos en el medio ambiente. Son variados los mecanismos que moldean el origen y la distribución actual de los organismos: macroprocesos históricos como la vicarianza y la dispersión, influyen en la distribución geográfica de las biotas, determinando substancialmente el nivel de congruencia entre los patrones filogenéticos y geográficos, mientras que los procesos de especiación originan un conjunto de especies en un área determinada que pueden estar filogenéticamente más cercanas que especies hermanas originadas en un área diferente. Por su parte la extinción y el desplazamiento de los organismos promueven conjuntos de especies con distribución amplia pero en forma de parches que pueden no coincidir con un patrón

filogenético dado (CRACRAFT & PRUM 1988; CRACRAFT 1994; ZINK *et al.* 2000). CRACRAFT (1994) señaló que aunque las comunidades pueden estar estructuradas por diferentes procesos histórico/ambientales, la identificación de grupos de organismos siguiendo protocolos sistemáticos indica que los mismos están más estructurados por procesos históricos que por procesos ecológicos más inmediatos. Un análisis biogeográfico debe incluir la estimación de patrones macro ecológicos, la cuantificación de las especies del área y atributos de la comunidad tales como tamaños e intervalos geográficos de los conjuntos de especies de una región y los gradientes de diversidad existentes (RIDDLE & HAFTNER 1999).

La necesidad de evaluar la relativa importancia de los aspectos ambientales y bióticos y su impacto en la distribución geográfica de los organismos es fundamental porque la composición de especies en una región puede ser más consistente con condiciones ambientales locales que con la su historia geográfica, es decir, la ambigüedad de la respuesta de los organismos al binomio ambiente/historia (ZOBEL 1992; CASAZZA *et al.* 2008; TSENG & YOSHIKAWA 2008). UTELLI *et al.* (1999), en un estudio isoenzimático del complejo de especies *Aconitum lycoctonum*, morfológicamente muy disimiles y distribuidas en Europa austral y central, encontraron que los patrones genéticos del complejo eran más consistentes con la historia filogeográfica de los bosques europeos que con eventos de hibridación anteriormente postulados. También se encuentran referencias a patrones bióticos condicionados mayormente por las condiciones ambientales. En este sentido, BONADA *et al.* (2005) destacaron que a pesar de la importancia de los eventos macroevolutivos, la distribución de un grupo de tricópteros ibéricos está mejor explicada por variables ecológicas. Igualmente, ROY *et al.* (1996), refiriéndose a las respuestas bióticas a las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno debido a los ciclos glaciares-interglaciares, encontraron que la distribución de la biota no responde a estos procesos macroevolutivos sino más bien a cambios mediados ecológicamente.

Otro factor condicionante de la respuesta biótica a cambios macroevolutivos o ecológicos, es el grado de variabilidad genética dentro de las poblaciones de cada especie; tal variabilidad, operacionalmente, presenta dudas al momento de definir las unidades bióticas con las cuales establecer patrones biogeográficos, bien sea por las limitaciones que se presentan con la identificación de las especies como unidades evolutivas o biológicas, o

por el tipo de carácter (morfológico o genético) utilizado para realizar el análisis (RIDDLE & HAFTNER 1999). Cuantificar la variabilidad morfológica y genética de las poblaciones conespecíficas o entre especies relacionadas filogenéticamente, representa un enfoque que indudablemente aporta resultados complementarios que contribuyen en gran medida al planteamiento de hipótesis biogeográficas adecuadamente sustentadas.

Ya hace casi medio siglo que CROIZAT (1964) consideraba esencial la necesidad de incorporar el conocimiento geológico de la región en los estudios biogeográficos, por su estrecha correlación con la historia de la biota que la habita. La evolución geológica reciente de la península de Araya en el nororiente de Venezuela, muestra una historia compleja de tectonismo y fluctuaciones del nivel del mar asociados con cambios en el ambiente al menos desde hace 18.000 años (DE MIRÓ ORELL 1971). Como consecuencia de estos cambios, BONILLA *et al.* (2010) sugirieron que la biota peninsular actual del área Araya-Paria y sus alrededores, ha debido ser fuertemente afectada por esta complicada historia geológica. Una revisión de la literatura del área mostró una carencia de estudios que plantearan analizar, a través de patrones de distribución compartidos, la distribución de la biota de la península de Araya, no obstante la presencia en ella de una serie de trabajos con grupos de animales terrestres de pequeño tamaño y baja movilidad, y que son analizados más adelante, que constituyen grupos ideales para el estudio de la dualidad historia biótica/historia geológica. El propósito del trabajo fue examinar los posibles procesos históricos y biológicos que han modelado los patrones de distribución de la biota presente en la región oriental del país, específicamente en la Península de Araya, mediante la revisión y evaluación integral, en un contexto geológico, de diversos trabajos con enfoques genéticos, ecológicos y morfológicos realizados en distintos grupos de organismos de la zona, para evaluar, primero si la estructuración biogeográfica de los grupos escogidos respondía a condiciones ecológicas equivalentes o a procesos macroevolutivos, y segundo, describir un posible escenario de los patrones y potenciales procesos asociados a estos cambios.

Por su condición de aislamiento del espacio continental, los patrones de distribución de las biotas en las zonas peninsulares se han utilizado como modelos biogeográficos ideales para estudiar la influencia de los factores geológico - históricos y los cambios ambientales a largo plazo en la distribución diferencial

de los organismos. Resultaría muy extensa la cantidad de trabajos que podrían citarse a este respecto, por lo que se seleccionaron algunos ejemplos que son relevantes para señalar las dificultades que presenta el enfoque de la dualidad ambiente/historia al ensayar hipótesis sobre cuál de estos factores explica más parsimoniosamente la distribución diferencial actual de las biotas. Estos ejemplos detallan estudios en la península de Baja California, México y en la península Ibérica.

La península de Baja California en México, proporciona un ejemplo destacado de la preponderancia que el conocimiento de la historia geológica de una zona tiene en la formulación de hipótesis biogeográficas. En una serie de investigaciones filogeográficas en varios grupos de vertebrados terrestres, RIDDLE *et al.* (2000), GRIMMER (2000) y LINDELL *et al.* (2005, 2006), exponen evidencias que indican que los eventos geológicos pleistocénicos en Baja California, en particular una canal marítimo transpeninsular, jugaron un rol preponderante en la evolución de esta biota. Puntualizan los autores que el evento vicariante que esta fractura produjo, ocasionó un profundo efecto en la evolución, en la estructura genómica y en la distribución diferencial de las poblaciones.

El estudio de los patrones de distribución de grupos endémicos de peces dulceacuícolas y anfibios de la península Ibérica (VARGAS *et al.* 2006), ilustra la dificultades que se encuentran al analizar los patrones de distribución geográfica de los organismos. Los autores fueron previsivos al diseñar su trabajo tratando de aislar los posibles efectos diferenciales causados por factores ecológicos, históricos y antropogénicos, estos últimos como resultado de introducciones de especies a las diferentes áreas estudiadas. Al evaluar los posibles efectos, la distribución de cada grupo por separado parece indicar la influencia predominante del componente ambiental; predeciblemente, las condiciones propias de las cuencas hidrográficas para los peces y las condiciones de humedad ambiental para los anfibios. Sin embargo, al analizar conjuntamente las distribuciones de los dos grupos escogidos, el consenso entre los patrones biogeográficos de ambos se explicó mejor por medio de la historia geológica de las cuencas, aunque los autores son cautos al señalar que los factores ecológicos probablemente hayan contribuido también a la distribución diferencial de los grupos.

Por último se menciona el estudio de poblaciones morfológicamente disímiles de la especie *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae) en Europa central y

austral; UTELLI *et al.* (1999), pudieron constatar mediante estudios isoenzimáticos que la historia geológica de la zona jugó un papel más importante que la hibridación en la conformación genética de las poblaciones de la especie, destacando así como más preponderante el papel histórico en la conformación de los patrones genéticos en la especie.

El propósito principal de este trabajo fue encontrar una respuesta a la pregunta: ¿La distribución geográfica actual de algunas especies de la biota peninsular de Araya responde a procesos macroevolutivos o más bien a condiciones ecológicas equivalentes?

MATERIALES Y MÉTODOS

Para lograr el objetivo de este trabajo se recurrió a la revisión de trabajos orientados a la caracterización genética y morfológica de vertebrados terrestres de distribución restringida, con una capacidad de desplazamiento limitada, como es el caso de los lagartos de las especies *Tropidurus hispidus*, *Cnemidophorus lemniscatus* y *Anolis onca*, y del pez *Cyprinodon dearborni*. Estas especies fueron estudiadas en poblaciones de localidades en la península de Araya y a ambos lados del golfo de Cariaco. Es importante tener presente, no obstante, que los patrones actuales de distribución geográfica de las biotas dependen de un número importante de factores, que deben ser tomados en consideración antes de adelantar hipótesis biogeográficas. A este respecto se debe señalar que los trabajos analizados no realizaron una caracterización ambiental lo suficientemente exhaustiva como para ser más conclusivos sobre su influencia en las distribuciones actuales. La importancia de la intervención antropogénica en la forma de introducciones fue descartada debido a que las especies en discusión no poseen valor comercial, turístico o cinegético alguno, que ameritara mayor atención a las poblaciones del área.

En virtud del enfoque de este trabajo, es importante conocer el área seleccionada para este estudio y describir diferentes aspectos de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela, como escenario geomorfológico y biótico, así como la ubicación geográfica de la biota analizada. La península de Araya, considerada por diferentes autores como una prolongación oriental de la Cordillera de la Costa (ERLICH & BARRETT 1990; AGUERREVERE & ZULOAGA 2003), está localizada en la región noroccidental del estado Sucre, entre las coordenadas 63°32'-64°21'O y 10°30'-10°40'N, con

alrededor de 84 km de longitud y un ancho variable entre 4 y 20 km. La franja norte-costera que forma parte de la serranía Araya-Paria está caracterizada por un paisaje de colinas de rocas metamórficas, alcanzando su máxima elevación en el Cerro Grande de Chacopata (596 mts). En la costa norte de Araya, más transicional y de relieve bajo, resalta la presencia de playas de extensión. En la costa norte se encuentran el Morro de Chacopata y las albuferas de Bocaripo y Chacopata, la costa oeste se caracteriza por una llanura plana sometida a frecuentes incursiones marinas y que forma las extensas salinas de Araya. En la costa sur se encuentran las bahías de Laguna Chica y Laguna Grande, bordeadas de manglares y con presencia de avifauna marino-costera. Hacia el sur, pasadas las colinas de Araya-Paria, se encuentra la fosa tectónica de Cariaco-Casanay, donde el relieve se atenúa dando paso a una amplia planicie cubierta con sedimentos recientes (gran explayamiento del río Carinicuao) y a las planicies inundadas de las lagunas de Campoma y Buena Vista. La máxima elevación es el Cerro Grande de Chacopata (596 msnm). El eje de esta fosa es la falla de El Pilar, orientada en dirección este-oeste (PÉREZ GÓMEZ 2006).

El clima de la península de Araya es cálido y semiárido en la franja costera (27°C; precipitación 400 mm) y ha sido caracterizado como subhúmedo hacia la zona sur (27°C; precipitación 900 mm), con lluvias de junio a noviembre (PÉREZ GÓMEZ 2006), megatérmico, con dos épocas climáticas: la época seca de enero a abril determinada por la disminución de la humedad relativa y escasas precipitaciones y el período lluvioso comprendido entre mayo y diciembre, definido por el aumento de nubosidad y de precipitaciones (TEREJOVA *et al.* 1998). La geomorfología y el clima regional condicionan una vegetación de tipo xeromorfa y representada principalmente por cactáceas y leguminosas armadas, de fenología caducifolia (HUBER & ALARCÓN 1988). En las lagunas costeras domina el mangle, siendo la especie más común el mangle negro (*Avicennia germinans*) localizada en las lagunas hipersalinas de Bocaripo y Chacopata (CUMANA 1999).

Los diferentes atributos climáticos y edáficos reportados por QUINTERO *et al.* (2005), tales como lomeríos, valles, planicies y paisajes costeros de acantilados, lagunas, playas, cabos, flechas litorales, conos aluviales, deltas, llanuras de fango, ensenadas y manglares, proporcionan una imagen de la diversidad ambiental que ha permitido el establecimiento de

diversas comunidades animales y vegetales en ecosistemas modelados no sólo por la geomorfología y el clima, sino también por la actividad humana (CUMANA 1999). Así, en la Península de Araya se reconocen comunidades vegetales y animales muy particulares, que responden no sólo a las condiciones mencionadas, sino también a su situación de semi-aislamiento geográfico. CUMANA (1999) estableció que el biotipo dominante de la península es la vegetación herbácea, con formaciones particulares correspondientes a herbazales halófilos, psamófilos y acuáticos, manglares costeros, sabanas y arbustales xerófilos. También señaló que la vegetación se ajusta a un gradiente de aridez en dirección del eje oeste-este, desde una vegetación extremadamente pobre hasta una de mayor complejidad.

La fauna de vertebrados correspondiente a la ictiofauna y a la herpetofauna de la Península de Araya se caracteriza por un bajo número de especies. BONILLA *et al.* (2010) señalaron una baja diversidad de la ictiofauna continental (6 spp.), así como la presencia de 13 especies de anfibios y 32 especies de reptiles, al evaluar sólo las adyacencias de los sistemas lagunares de Campoma-Buena Vista y Chacopata-Bocaripo,

ubicados en el extremo oriental de la península. Por su parte, GONZÁLEZ *et al.* (2004) reportaron 34 especies de reptiles al inventariar siete diferentes ecosistemas de toda la península, con una mayor abundancia hacia la región oriental donde se extiende un bosque tropófilo y un matorral xerofítico. En cuanto a la composición de especies de aves de la península y áreas adyacentes, con pocos representantes y ningún endemismo, es muy parecida a la de otras regiones xerofíticas del Caribe. Las lagunas situadas a lo largo de la Península de Araya constituyen refugios para muchas especies de aves y, en el extremo de la península, la presencia de especies en peligro de extinción que requieren medidas de protección sus ecosistemas (LENTINO & BRUNI 1994; WEDE & LONG 1995).

Los eventos geomorfológicos que han ocurrido en la Península de Araya y sus alrededores han alterado la línea de costa (Fig. 1), debido a procesos que han sido descritos por DE MIRÓ ORELL (1971). Sucintamente, hace aproximadamente 18.000 años la región centro oriental del país constituía una cuenca semicerrada denominada La Depresión de Coche, delimitada al sur por la región centro norte del país, la isla de La Tortuga al norte y

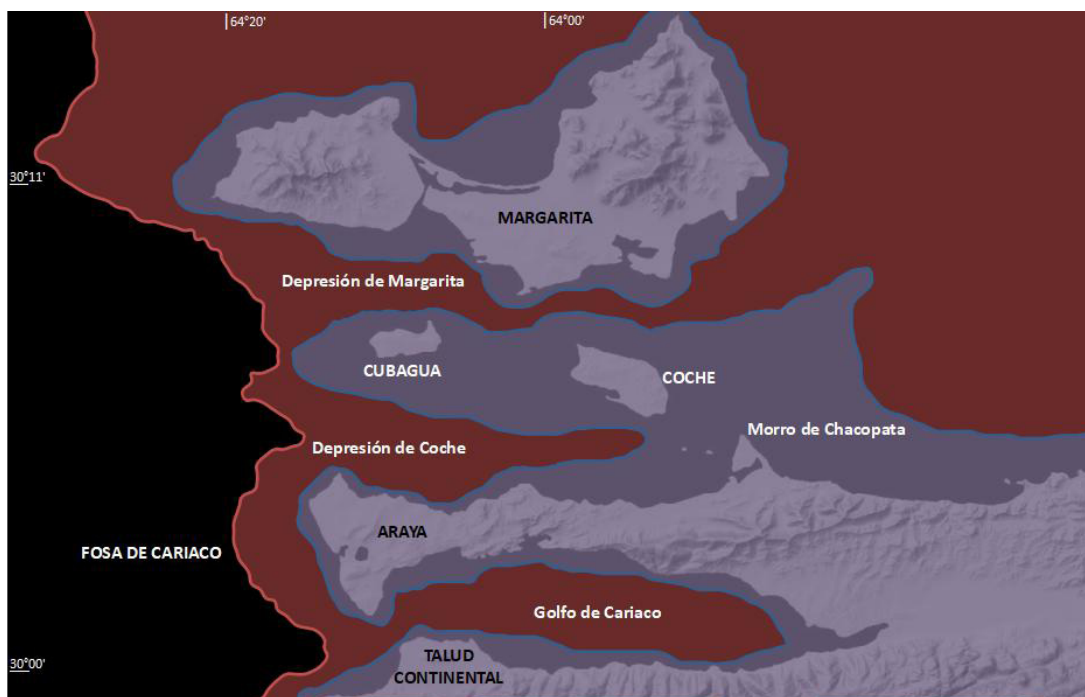


Fig. 1. Reconstrucción de la línea de costa hace 18.000 años (sombreado en rojo, cota de -100 m) y 8.000 años (sombreado en azul, cota de -20 m) realizada según DE MIRÓ ORELL (1971).

por las antiguas configuraciones correspondientes a las actuales península de Araya e isla de Margarita, al este. Se estima que hace 11.000 años comenzó la apertura de esta cuenca debido a un ascenso del nivel del mar, lo que produjo cambios en la configuración de este golfo semicerrado. Como consecuencia de estas modificaciones, ocurrieron importantes variaciones en las condiciones ambientales dentro del área, entre otras, la transformación de la fosa de Cariaco de aeróbica a anóxica y el inicio de los procesos de surgencia característicos del área. Como ejemplo de estos cambios, los moluscos fósiles estudiados por MACSOTAY (1965) sugieren que la zona presentaba aguas más frías que las actuales.

En este extraordinariamente breve tiempo geológico, la zona de la península de Araya ha sufrido una transformación geológica y ambiental compleja. La península que vemos hoy estuvo conectada con el actual estado Sucre, experimentando en tan corto período una serie de cambios; partes de ella se han separado y han quedado expuestas al retirarse el nivel de mar. Hoy en día, los geólogos pueden identificar fragmentos de la antigua formación extendidos en las islas que la rodean; por ejemplo, según DE MIRÓ ORELL (1971), la actual isla de Coche estaba unida a la península de Araya por el morro de Chacopata formando una unidad con el nororiente de Venezuela hace aproximadamente

8.000 años. Posteriormente, la isla Coche se separó del actual estado Sucre, quedando como remanente de esta unión el actual morro de Chacopata. Otro ejemplo de esta historia compleja la constituye la denominada formación Barrigón, afloramientos geológicos que han sido registrados en el extremo occidental de la península de Araya y la de Macanao en la isla de Margarita, así como en la isla de Cubagua y en la costa noroccidental de Paraguaichoa en la isla de Margarita (MACSOTAY & MOORE 1974). El origen de la península de Araya se encuentra así estrechamente relacionado con el continente a través de la Cordillera de la Costa, como se evidencia por las semejanzas en las rocas metamórficas, metasedimentarias y metavolcánicas de ambas regiones, en un bloque denominado Bloque de Margarita que engloba diversas zonas de Tobago, Margarita, Araya-Paria y Trinidad (ERLICH & BARRETT 1990). Toda esta complicada historia ha estado acompañada de cambios ambientales concomitantes, que probablemente han tenido un efecto profundo en la evolución, distribución y estructura genética de las poblaciones de los varios organismos que la habitaron.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Un análisis morfológico y genético realizado por ALFONSI & LÓPEZ-ROJAS (2008) en poblaciones de *Cyprinodon dearborni* (Cyprinodontiformes:

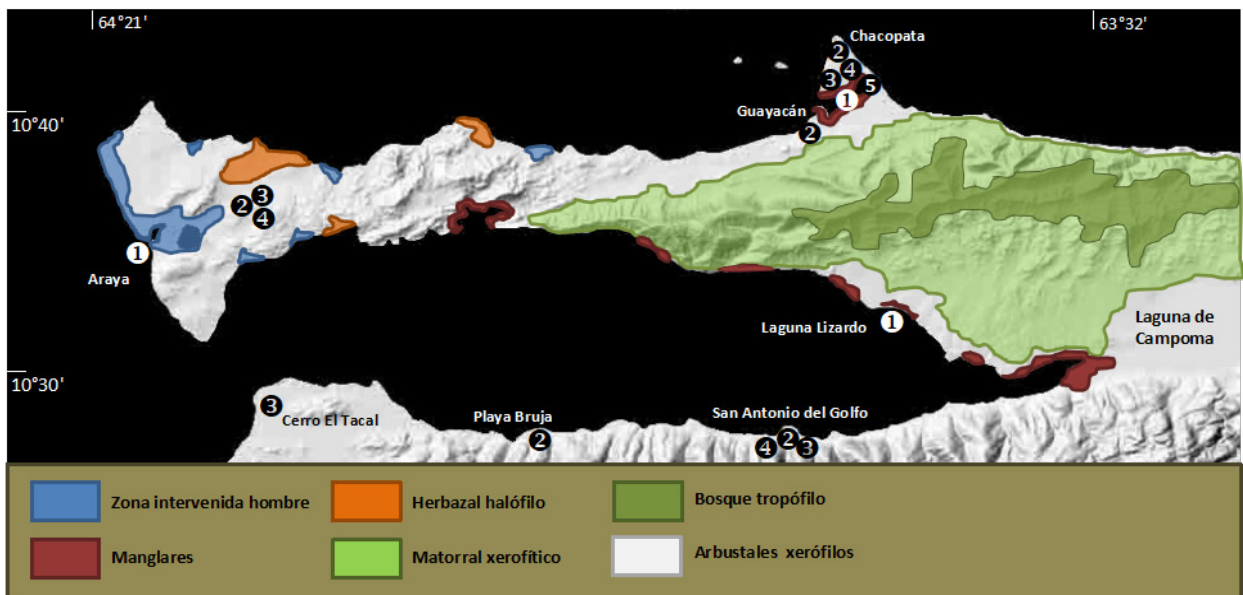


Fig. 2. Mapa de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela, mostrando la ubicación de las poblaciones estudiadas por: (1) ALFONSI & LÓPEZ-ROJAS 2008, (2) SANTAELLA *et al.* 2008; (3) GONZÁLEZ *et al.* 2011c; (4) GONZÁLEZ *et al.* 2011a y b; (5) TEJADA *et al.* 2013. Igualmente, se delimita el patrón de vegetación (modificado de CUMANA, 1999).

Cyprinodontidae), peces pequeños, no migratorios que habitan las lagunas costeras que bordean la Península de Araya (Fig. 2), mostró diferencias morfológicas significativas entre poblaciones, particularmente en ejemplares machos de la laguna de Chacopata, aunque no encontraron un patrón morfométrico correlacionado con las distancias geográficas que separan los sitios de muestreo. Las semejanzas genéticas halladas entre los individuos de las lagunas de Chacopata y Araya podrían ser resultado de que ambas formaban parte de la Depresión de Coche, el golfo que hace 11.000 años presentaba características similares al actual golfo de Cariaco. Los autores hipotetizaron una población ancestral de *C. dearborni* ocupando los ambientes marino-estuarinos de los bordes del golfo semicerrado de la Depresión de Coche descrito por DE MIRÓ ORELL (1971), que pudo haber evolucionado a medida que el golfo se cerraba y las condiciones ambientales cambiaban en un período estimado de 10.000 años. Los organismos que habitan actualmente la laguna de Lizardo y posiblemente otras en el golfo de Cariaco, pueden haber llegado allí a partir de la laguna de los Patos al inundarse el golfo de Cariaco hace unos 5.000 – 8.000 años.

Los reptiles, organismos de movimientos limitados y de distribución restringida, constituyen un grupo ideal para ilustrar los cambios ocurridos en la biota como consecuencia de las transformaciones geológicas postuladas para el área en estudio. SANTAELLA *et al.* (2008) estudiaron poblaciones de lagartos de la especie *Cnemidophorus lemniscatus* (Squamata: Teiidae) en la costa norte (Araya, Guayacán, Chacopata y Campoma) y sur del Golfo de Cariaco (San Antonio del Golfo y Playa Bruja) (Fig. 2), y encontraron diferencias morfológicas, de coloración y morfométricas entre las localidades. Los autores proponen eventos vicariantes ocurridos en el Golfo de Cariaco como una explicación posible para tales diferencias; los individuos de una hipotética población ancestral de lagartos, originalmente en conjunción, fueron divididos (en tiempo geológico) por la apertura del Golfo, resultando así grupos disjuntos separados geográficamente en la actualidad. Argumentan los autores que las poblaciones con más separación geográfica entre sí, Araya en el extremo oeste de la península y las poblaciones del sur del Golfo en el continente, son las que presentan mayores diferencias, mientras que los individuos de la población de Campoma a una distancia intermedia entre estas dos, presentaron coloraciones y morfología intermedias entre las de Araya y el sur del Golfo.

En otra especie de lagartos, *Tropidurus hispidus*, GONZÁLEZ *et al.* (2011c) encontraron que poblaciones de la península en Araya y Chacopata, se diferencian morfológicamente con respecto a las poblaciones de tierra firme (San Antonio del Golfo y El Tacal) (Fig. 2); sin embargo, no detectaron diferencias significativas entre las poblaciones peninsulares (Araya y Chacopata). En el aspecto genético, los patrones isoenzimáticos (GONZÁLEZ *et al.* 2011a) y cariológicos (GONZÁLEZ *et al.* 2011b) estudiados en poblaciones de *Tropidurus hispidus* de la península de Araya y zonas adyacentes, incluyendo las islas, sugiriendo un modelo de especiación vicariante para dichas poblaciones, donde Araya y Chacopata (península) resultaron las más cercanamente relacionadas entre sí, y más cercanas a San Antonio del Golfo en la costa oriental, con respecto a las poblaciones insulares de Coche y Cubagua. Si bien los resultados genéticos de estos estudios podrían reflejar una preponderancia del factor geológico-histórico sobre el ambiental, visto el aislamiento actual de las poblaciones por eventos vicariantes producidos en la Depresión de Coche y la formación del Golfo de Cariaco, algunos resultados morfométricos muestran contradicciones para evaluar la dualidad historia geológica/ambiente en la determinación de la distribución de esta especie. GONZÁLEZ *et al.* (2011c) encontraron que los individuos de la población de la localidad el cerro El Tacal en Sucre presentaban la cabeza más alargada, mientras que los de la población de la península de Araya tenía la cabeza más ancha. Los autores sugirieron que esta diferencia muy bien podría deberse a que la población del cerro el Tacal ocupa ambientes rocosos, mientras que la de Araya estaba presente en ambientes de vegetación; ésta sería una clara demostración de que al menos en esas poblaciones el factor ambiental pudo haber prevalecido sobre el histórico.

Explorando un modelo de aislamiento por distancia en poblaciones del lagarto *Anolis onca* de la península de Chacopata (Fig. 2), TEJADA *et al.* (2013) concluyeron que los patrones genéticos determinados y la distribución de las subpoblaciones de la especie parecen ser consistentes con una sucesión de eventos geomorfológicos para esta región centro-norte de la península de Araya, lo cual sugiere que las subpoblaciones están actualmente conectadas pero moldeadas por procesos evolutivos independientes, aunque no descartan que la acción de otros factores selectivos podría estar alterando la estructuración teórica esperada según el modelo de aislamiento por distancia.

CONCLUSIONES

Los intentos por hipotetizar los eventos que han dado origen a la presente distribución de la biota en la península de Araya, deben ser corroborados (falsificados, *sensu* POPPER 1965) examinando patrones de distribución congruentes, en un contexto filogenético, de las historias evolutivas, la biogeografía y la caracterización ambiental exhaustiva de tantos grupos disímiles como sea posible. Pero los casos analizados de patrones genéticos y morfológicos de representantes de la fauna terrestre y una especie marina de la península de Araya, indican relaciones compartidas más recientemente entre las zona de tierra firme que con las áreas insulares actuales (Margarita, Coche, Cubagua), apuntando a la existencia de una historia en común de la biota de la región.

REFERENCIAS

- AGUERREVERE, S. & G. ZULOAGA. 2003. Observaciones geológicas en la parte central de la Cordillera de la Costa, Venezuela. Academia Nacional de la Ingeniería y el Hábitat, Boletín No. 6:155-168.
- ALFONSI, C. & H. LÓPEZ-ROJAS. 2008. Análisis morfométrico y genético comparativo de *Cyprinodon dearborni* (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae) de seis lagunas costeras del área nororiental de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 47(2):129-139.
- ARBOGAST, B.S. & G.J. KENAGY. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *J. Biogeogr.* 28: 819-825.
- BONADA, N., C. ZAMORA-MUÑOZ, M. RIERA DE VALL & N. PRAT. 2005. Ecological and historical filters constraining spatial caddis fly distribution in Mediterranean rivers. *Freshw. Biol.* 50:781-797.
- BONILLA, A., H. LÓPEZ-ROJAS, L. A. GONZÁLEZ, A. MACHADO-ALLISON, E. INFANTE & J. VELÁSQUEZ. 2010. Ictiofauna y Herpetofauna de los sistemas lagunares Chacopata-Bocaripo y Campoma-Buena Vista, de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 30(1-2):35-50.
- CASAZZA, G., E. ZAPPA, M. G. MARIOTTI, F. MÉDAIL & L. MINUTO. 2008. Ecological and historical factors affecting distribution pattern and richness of endemic plant species: the case of the Maritime and Ligurian Alps hotspot. *Divers. Distrib.* 14: 47-58.
- CRACRAFT, J. 1994. Species diversity, biogeography and the evolution of biotas. *Amer. Zool.* 34:33-47.
- CRACRAFT, J. & R.O. PRUM. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42:603-620.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, Time, Form: the Biological Synthesis*. Publicado por el autor, Caracas, Venezuela. 676 pp.
- CROIZAT, L. 1976. *Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de Las Américas*. Tomos I y II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XV y XVI. Caracas. 890 pp.
- CUMANA, L.J. 1999. Caracterización de las formaciones vegetales de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *SABER* 11(1):7-16.
- DE MIRÓ ORELL, M. 1971. Morfología submarina y sedimentos marinos recientes del margen continental del nororiente de Venezuela. *Acta Geol. Hisp.* VI, 1:24-31.
- ERLICH, R. & S. BARRETT. 1990. Cenozoic plate tectonic history of the northern Venezuela-Trinidad area. *Tectonics* 9 (1): 161-184.
- GONZÁLEZ S., L.A., A. BONILLA, H. LÓPEZ & J. VELÁSQUEZ. 2011a. Variación genética en poblaciones del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el Oriente de Venezuela. *Bol. Acad. C. Fís., Mat. y Nat.* LXXI (4):47-62.
- GONZÁLEZ S., L.A., A. BONILLA & J. VELÁSQUEZ. 2011b. Cariotipo del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) en el oriente de Venezuela. *Acta Biol. Colomb.* 16(2):121-134.
- GONZÁLEZ S., L.A., H. LÓPEZ, A. BONILLA & J. VELÁSQUEZ. 2011c. Variación morfológica de la región cefálica del lagarto *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) de la península de Araya y costa sur del golfo de Cariaco, estado Sucre, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 31(1-2):37-44.
- GONZÁLEZ, L.A., A. PRIETO, C. MOLINA & J. VELÁSQUEZ. 2004. Los reptiles de la Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela. *Interciencia* 29(8):428-434.
- GRIMMER, L.L. 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *PNAS* 97 (26):14017-14018.

- HOORN, C., F.P. WESSELINGH, H. TER STEEGE, M.A. BERMUDEZ, A. MORA, J. SEVINK, I. SANMARTÍN, A. SANCHEZ-MESEGUER, C.L. ANDERSON, J.P. FIGUEIREDO, C. JARAMILLO, D. RIFF, F.R. NEGRI, H. HOOGHIEMSTRA, J. LUNDBERG, T. STADLER, T. SÄRKINEN & A. ANTONELLI. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science* 330(6006):927-931.
- HUBER, O. & C. ALARCÓN. 1988. *Mapa de la Vegetación de Venezuela*. M.A.R.N.R. – BIOMA –The Nature Conservancy. Todtmann Editores. Caracas.
- HUBERT, N. & J. F. RENNO. 2006. Historical biogeography of South America freshwater fishes. *J. Biogeogr.* 33:1414-1436.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & R.D.E MACPHEE. 1999. Paleogeography of the Caribbean Region: Implications for Cenozoic Biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 238:3-95.
- LENTINO, M. & A.R. BRUNI. 1994. *Humedales Costeros de Venezuela: Situación Ambiental*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas. 188 pp.
- LINDELL, J., F.R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ & R.W. MURPHY. 2005. Deep genealogical history without population differentiation: Discordance between mtDNA and allozyme divergence in the zebra-tailed lizard (*Callisaurus draconoides*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 36:682-694.
- LINDELL, J., A. NGO & R.W. MURPHY. 2006. Deep genealogies and the mid-peninsula seaway of Baja California. *J. Biogeogr.* (33): 1327–1331.
- MACSOTAY, O. & W. MOORE. 1974. *Cronoestratigrafía de algunas terrazas cuaternarias marinas del nororiente de Venezuela*. Cuadernos Azules. Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. 63 pp.
- MACSOTAY, O. 1965. Carta faunal de macrofósiles correspondientes a las formaciones cenozoicas de la Península de Araya, Estado Sucre. *Geos* 13: 37-49.
- PARENTI, L.R. 1991. Ocean basins and the biogeography of freshwater fishes. *Aust. Syst. Bot.* 4:137-149.
- PÉREZ GÓMEZ, L.G. 2006. *Síntesis Corográfica Municipal del estado Sucre*. Gobernación del Estado Sucre, Gobierno Bolivariano de Venezuela. Manuscrito. 27 pp.
- POPPER, K. R. 1965. *The Logic of Scientific Discovery*. Harper Torchbooks, New York.
- QUINTERO, A., G. TEREJOVA & J. BONILLA. 2005. Morfología costera del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 44 (2):133-142.
- RIDDLE, B.R. & D.J. HAFNER. 1999. Species as units of analysis in ecology and biogeography: time to take the blinders off. *Global Ecol. Biogeogr.* 8: 433–441.
- RIDDLE, B.R. D.J. HAFNER, L.F. ALEXANDER & J.R. JAEGER. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *PNAS* 97 (26): 14438-14443.
- ROSEN, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24:431-464.
- ROY, K., J.W. VALENTINE, D. JABLONSKI & S.M. KIDWELL. 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *TREE* 11:458-463.
- SANTAELLA, C., H. LÓPEZ & L.A. GONZÁLEZ. 2008. Comparación morfométrica cuantitativa de poblaciones de *Cnemidophorus lemniscatus* (Squamata: Teiidae) del noroeste del estado Sucre, Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 28(2):71-83.
- TEJADA, A., A. BONILLA RIVERO, L.A. GONZÁLEZ S., J. VELÁSQUEZ & H. LÓPEZ ROJAS. 2013. Aislamiento por distancia y selección en poblaciones de *Anolis onca* al noreste de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. *SABER* 25(1):46-56.
- TEREJOVA, G., A. QUINTERO & A. PIÑERO. 1998. Descripción de las características climáticas de Carúpano, Estado Sucre (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela* 37(1-2):43-52.
- TSENG, V. & H. YOSHIKAWA. 2008. Reconceptualizing Acculturation: Ecological processes, historical contexts, and power inequities. *Am. J. Community Psychol.* 42:355–358.
- UTELLI, A.B., B.A. ROY & M. BALTISBERGER. 1999. History can be more important than “pollination syndrome” in determining the genetic structure of plant populations: the case of *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae). *Heredity* 82:574-584.
- VARGAS, M.J., R. REAL & J.C. GUERRERO. 2006. Biogeographical regions of the Iberian peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography* 21:371-382.

- WEDE, D.C. & A.J. LONG. 1995. *Key areas for threatened birds in the neotropics*. Bird conservation series no. 5. Birdlife international. Cambridge, U. K. 311 pp.
- ZINK, R.M., R.C. BLACKWELL-RAGO & F. RONQUIST. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267:497-503.
- ZOBEL, M. 1992. Plant species coexistence-the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65:314-320.

RECIBIDO: ABRIL 2020

ACEPTADO: JULIO 2019