

COMPARACIÓN MORFOMÉTRICA CUANTITATIVA DE POBLACIONES DE *Cnemidophorus lemniscatus* (SQUAMATA: TEIIDAE) DEL NOROESTE DEL ESTADO SUCRE, VENEZUELA

CUANTITATIVE MORPHOMETRIC COMPARISON OF *Cnemidophorus lemniscatus* (SQUAMATA: TEIIDAE) POPULATIONS FROM NORTHWESTERN SUCRE STATE, VENEZUELA

Carmen Victoria Santaella¹, Héctor López-Rojas¹ y Luis Alejandro González S.^{1,2}

1- Instituto de Zoología Tropical, Postgrado en Zoología, Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 2- Escuela de Ciencias, Departamento de Biología, Laboratorio de Ecología animal, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

RESUMEN

Las lagartijas del género *Cnemidophorus* constituyen un grupo problemático por su variabilidad morfológica, genética y ecológica y la presencia de un complejo sistema de reproducción. Para cuantificar las variaciones intra e interpopulacionales de lagartijas pertenecientes al complejo de especies *Cnemidophorus lemniscatus* de noroeste del estado Sucre, se seleccionaron 50 ejemplares en seis áreas de captura: Playa Bruja y San Antonio del Golfo (costa sur del golfo de Cariaco), Araya, Guayacán y Chacopata (península de Araya) y Campoma (saco del golfo de Cariaco). Mediante el método de cerchas se establecieron hitos anatómicos homólogos sobre fotografías digitales en los contornos ventral y dorsal cefálicos de estos animales y se determinaron las coordenadas cartesianas de los hitos. Para analizar los patrones de configuraciones de hitos homólogos, se utilizaron métodos morfométricos multivariados: análisis de componentes principales y métodos geométricos (Procrustes). Se encontró una moderada diferenciación morfométrica, merística y de coloración en las poblaciones de la península de Araya, en la costa norte del Golfo, San Antonio del Golfo en la costa sur y Campoma, una localidad intermedia entre las dos anteriores. Estos resultados permiten plantear dos hipótesis de separación de los distintos grupos: Especiación vicariante o diferenciación ecológica. La implementación de futuros estudios genéticos, morfométricos, merísticos y ecológicos de las poblaciones de este grupo en esta zona, nos permitirán establecer más firmemente la validez de las hipótesis planteadas.

ABSTRACT

Lizards of the genus *Cnemidophorus* comprise a problematic group for their morphological, ecological, and genetic variability as well as the presence of a complex reproductive system. To quantify intra-and interpopulation variations the *Cnemidophorus lemniscatus* complex in northwestern Sucre State, we selected 50 individuals in six areas: Playa Bruja and San Antonio del Golfo (Cariaco Gulf south coast), Araya, Guayacán and Chacopata (Araya Peninsula) and Campoma (extreme eastern end – sack– of the Cariaco Gulf). Using the truss method homologous anatomical landmarks and their corresponding Cartesian coordinates were established on digital photographs of the cranial dorsal and ventral contours of the specimens. To analyze the patterns of configurations of homologous landmarks, multivariate morphometric methods were used: principal component analysis and geometric methods (Procrustes). We found moderate meristic, color pattern, and morphometric differentiation in populations of the peninsula of Araya on the northern coast of the Gulf, in San Antonio del Golfo on the south coast, and in Campoma, a locality situated between the previous two. These results raise two possibilities for explaining the separation of the groups studied: vicariant speciation or ecological differentiation. The implementation of future genetic, morphometric, meristic and ecological studies of additional populations of this group in this area will enable us to establish more firmly the validity of the assumptions made.

Palabras Clave: Teiidae, *Cnemidophorus*, cerchas, morfometría, Sucre, Venezuela

Key Words: Teiidae, *Cnemidophorus*, Truss, morphometry, Sucre, Venezuela

INTRODUCCIÓN

El género *Cnemidophorus* y el complejo de especies *Cnemidophorus lemniscatus* son un grupo de lagartijas de la Familia Teiidae, un grupo más o menos diversa con 9 géneros y 105 especies de tamaño pequeña a moderadamente grande (Pough y col, 1998), cuya distribución se restringe al Hemisferio Occidental. Existen por lo menos 50 especies conocidas del género *Cnemidophorus*, casi un tercio de las cuales son unisexuales (sólo hembras) (Wright, 1993 en Reeder y col., 2002). Debido a su variabilidad morfológica, genética y ecológica, y de la presencia de un complejo sistema de reproducción, las lagartijas del género *Cnemidophorus* son uno de los grupos que más problemas han presentado a los herpetólogos. En lo que se relaciona con la complejidad taxonómica del género, el estatus de las especies es incierto. En Venezuela, el complejo *C. lemniscatus* está representado por *C. lemniscatus lemniscatus*, *C. lemniscatus splendidus*, *C. gramivagus*, *C. arenivagus* (bisexuales) y *C. cryptus* (unisexuales) (Reeder y col., 2002; Avila-Pires 1995).

El análisis de patrones morfológicos frecuentemente se utiliza para la descripción de cambios ontogenéticos y evolutivos, discriminación entre sexos o especies y descripción de la variación morfológica entre poblaciones (Bookstein y col, 1985). Los métodos actuales que se utilizan para comparar formas biológicas establecen un conjunto de distancias medidas entre puntos identificables sobre los organismos. Estos puntos, llamados hitos anatómicos homólogos (landmarks), deben ser fácilmente identificables y seguir las reglas de la homología biológica.

En el país se han realizado estudios taxonómicos importantes, pero puntuales, de poblaciones de diferentes especies del

género *Cnemidophorus* (Cole y Dessauer, 1993; Markezich y col., 1997; Walker y Rhoads, 2003 y McCrystal y Dixon, 1987). En el oriente de Venezuela, donde es posible identificar individuos con diferentes patrones de coloración, León y Cova (1973) y Marín (1971) han realizado una descripción morfológica sucinta de ejemplares capturados en Cumaná. El presente estudio plantea la realización de una evaluación uni y multivariada de las características morfológicas y merísticas del complejo de especies *Cnemidophorus lemniscatus* en el noroeste del estado Sucre, con el fin de determinar si existen o no otras características morfológicas que los diferencien las poblaciones de esta área.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 50 ejemplares colectados entre los meses de abril y mayo del 2004 en el estado Sucre (Fig. 1) de los cuales 18 eran de Campoma (**CAMP**); 21 de San Antonio del golfo (**SAG**); 2 de Playa Bruja (**PBRU**) y 9 de la península de Araya (**PA**). En la península de Araya se incluyen 5 ejemplares de Chacopata (**CHACO**), 3 de Araya (**ARAYA**) y 1 de Guayacán (**GUAYA**); las lagartijas de estas tres últimas localidades se analizaron en conjunto debido a su cercanía geográfica y a la similitud de los ambientes en los cuales se encontraron.

Las características morfológicas y merísticas utilizadas tradicionalmente para la identificación de las especies del complejo se determinaron en los ejemplares capturados: Longitud total (LT) medida desde la punta del hocico hasta la punta de la cola; longitud del cuerpo (LHC) medida desde la punta del hocico hasta el margen anterior de la cloaca; relación LHC / LT; longitud de la cabeza (LC) medida desde la punta del hocico hasta la parte posterior del oído; relación LC / LHC; arreglo de las escamas preanales (EPA); posición de las narinas con respecto a la sutura nasal (N); poros femorales combinados (suma de ambas piernas) PFC; escamas supraoculares combinadas (suma del lado izquierdo más el lado derecho) ESOC; escamas parietales EP; lamelas del dedo más largo del miembro posterior izquierdo (4to

dedo) LDI; hileras de escamas anterior al borde del pliegue posterior gular. (Burt, 1931). El sexo se determinó por la

presencia en los machos de los espolones preanales.



Figura 1. Mapa de la región nororiental del estado Sucre, señalando los sitios de captura

Hitos morfológicos homólogos.

Con el propósito de examinar las diferencias morfológicas entre los individuos, se utilizó el método de las Cerchas (Strauss y Bookstein, 1982). Este método logra una reconstrucción exhaustiva de la forma a partir de las distancias entre los hitos anatómicos

homólogos (landmarks). En este sistema los hitos homólogos se ubican en el contorno externo de los individuos. Las distancias que conectan estos hitos homólogos forman una serie de cuadriláteros continuos con sus respectivas diagonales internas (Figs. 2 y 3), lo cual permite detectar diferencias en la forma en las direcciones vertical, horizontal y oblicua.

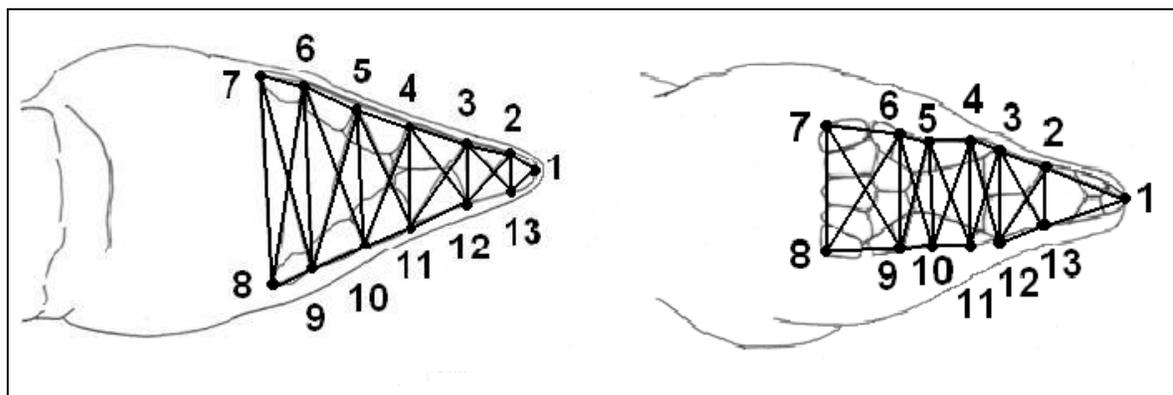


Figura 2. Configuración de hitos morfológicos homólogos construida sobre la cercha en la región ventral de la cabeza (izquierda) y la cercha construida en el contorno externo dorsal (derecha).

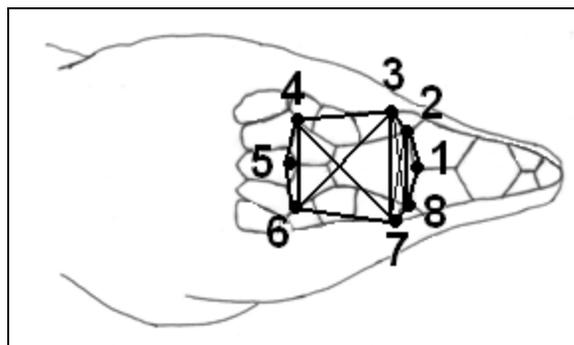


Figura 3. Configuración de hitos morfológicos homólogos construida sobre la cercha en el contorno interno dorsal.

Los hitos morfológicos homólogos (Tablas 2, 3 y 4; Figuras 2 y 3) se establecieron en el contorno externo de la región cefálica de los individuos, a partir de fotos digitales. Estas fotos fueron tomadas dorsal y ventralmente, teniendo como referencia una regla milimetrada, colocada paralela al eje longitudinal del

cuerpo, que posteriormente nos permite calibrar las distancias y llevar las unidades de pantalla o píxeles a milímetros. Con la ayuda del programa Scion Image, versión 1.6 (Scion Corporation) se determinaron las coordenadas cartesianas de todos los puntos homólogos establecidos en las fotografías digitales.

Tabla 2. Hitos morfológicos homólogos de la región cefálica dorsal (Contorno externo)

Número	Localización
1	Punta del hocico
2	Sutura distal entre las escamas PF izq y la FN
3	Extremo más anterior de la 1ra escama SO izq
4	Sutura distal entre la 1ra y 2da SO izq
5	Sutura distal entre la 2da y 3ra SO izq
6	Sutura distal entre la 3ra y 4ta SO izq
7	Punto medio en la extrema izquierda del 2do P izq
8	Punto medio en la extrema derecha del 2do P der
9	Sutura distal entre la 4ta y 3ra SO der
10	Sutura distal entre la 3ra y 2da SO der
11	Sutura distal entre la 2da y 1ra SO der
12	Extremo más anterior de la 1ra escama SO der
13	Sutura distal entre las escamas PF der y la FN

(PF: Prefrontal, FN: frontonasal, SO: supraocular, P: Parietal, der: derecho, izq: izquierdo.)

Con el propósito de detectar posibles diferencias entre grupos se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), calculados a partir de una matriz de covarianza de las distancias interhitos

transformadas logarítmicamente. En el morfoespacio se representa la dispersión de los individuos en el plano formado por los componentes II y III considerados como vectores de forma (Blackith y Reyment, 1971).

Tabla 3. Hitos morfológicos homólogos de la región cefálica dorsal (contorno interno)

Número	Localización
1	Sutura posterior entre las escamas PF
2	Sutura distal entre la PF izq y la F
3	Sutura distal entre la 2da y 1ra SO izq
4	Punto a la extrema izquierda del FP izq
5	Sutura posterior entre los FP
6	Punto a la extrema derecha del FP der
7	Sutura distal entre la 2da y 1ra SO der
8	Sutura distal entre el PF der y el F

(PF: Prefrontal, SO: supraocular, F: frontal, FP: Frontoparietal, der: derecho, izq: izquierdo)

Tabla 4. Hitos morfológicos homólogos de la región cefálica ventral

Número	Localización
1	Punta de la escama mental
2	Extremo anterior derecho de la PM
3	Sutura distal entre la PM y la 1ra Ch der.
4	Sutura distal entre la 1ra y 2da Ch der.
5	Sutura distal entre la 2da y 3ra Ch der.
6	Sutura distal entre la 3ra y 4ta Ch der.
7	Extremo posterior de la 4ta Ch der.
8	Extremo posterior de la 4ta Ch izq.
9	Sutura distal entre la 4ta y 3ra Ch izq.
10	Sutura distal entre la 3ra y 2da Ch izq.
11	Sutura distal entre la 2da y 1ra Ch izq.
12	Sutura distal entre la 1ra Ch izq. y la PM
13	Extremo anterior izquierdo de la PM

(PM: Postmental, Ch: Placas del mentón “Chinshields”, der: derecho, izq: izquierdo).

Análisis Geométrico

Otra manera de evidenciar las variaciones morfológicas inter e intra poblacionales es

mediante el Análisis de Procrustes (Gower, 1975; Rolf y Slice, 1990; Goodall, 1991). En este método las configuraciones de una serie

de ejemplares, dadas por las coordenadas de los hitos homólogos, son trasladadas, rotadas y escaladas y llevadas a un sistema de coordenadas único, mediante el criterio de los mínimos cuadrados. De esta manera todas las configuraciones están dispuestas en una línea de referencia única. El Análisis de Procrustes se llevo a cabo con la ayuda del programa Past (Hammer y col, 2003).

Las variaciones en la forma también se pueden representar mediante un simple diagrama, como una deformación. El método empleado para este fin es el ideado por Bookstein (1989) llamado “Thin Plate Splines”, en donde son comparadas las configuraciones de los hitos homólogos de diferentes ejemplares con una configuración de referencia. La deformación en las cuadrículas, viene dada por las diferencias que existen entre las formas.

RESULTADOS

Coloración

En San Antonio del Golfo se capturaron sólo hembras de coloración marrón (n=9) con 9-10 rayas claras longitudinales dorsales;

numerosas y conspicuas manchas blanquecinas dorsales en los miembros posteriores y manchas en los costados ausentes o inconspicuas. En Campoma se encontraron 4 hembras de color marrón semejantes a las anteriores y 4 hembras de coloración verde con flancos verdes sin ocelos y 3 rayas claras bien definidas en la región vertebral y paravertebral, todas tienen 4 rayas (2 a cada lado) claras laterales delgadas y difusas, menos una, la cual prácticamente no presenta estas rayas difusas; todas presentan una coloración marrón oscuro en el dorso; los miembros posteriores con los laterales verdes y con numerosas manchas claras conspicuas dorsales. En Araya conseguimos 1 hembra de coloración verdosa sin rayas claras en el dorso, con manchas claras en los miembros posteriores bastante inconspicuas.

La diferencia más resaltante entre los machos adultos es que todos los ejemplares de la costa sur del golfo de Cariaco (Playa Bruja + San Antonio del Golfo) tenían ocelos amarillos en los costados en cambio en Campoma, Chacopata y Araya se encontraron solo machos con ocelos en los costados blancos (Tabla 5).

Tabla 5. Coloración de los machos adultos. Donde: N= número de ejemplares, RCD= rayas claras dorsales y LHC= Longitud del cuerpo

Localidad	N	Flancos	Ocelos	Núm. RCD	LHC (mm)	Cola
PB	1	Rojizos	Amarillos	5	78	Marrón
SAG	9	6 Rojizos 3 verde-amarillo	Amarillos	Todos 5 (excepto uno)	72-89	Marrón, la mayoría con una leve coloración verdosa en los laterales
CAMP	8	Verdosos	Blancos	Todos 3 (excepto uno)	73-93	Gris con laterales verdes
CHACO	2	Verdosos	Blancos	3	79-84	Gris con laterales verdes
ARAYA	1	Verdosos	Blancos	0	90	Cola totalmente

						verde
--	--	--	--	--	--	-------

Merística

En Campoma y la península de Araya las 26 lagartijas encontradas tenían escamas pre-anales en un arreglo regular: una escama pre-anal central superior y dos laterales, una a cada lado (3 escamas expandidas en total). En cambio en la costa sur del Golfo, 10 ejemplares tenían un arreglo regular y 13 tenían un arreglo irregular (4 a 5 escamas

expandidas, sin una disposición fija). Al mismo tiempo se encontró cierta variación en la proporción de lagartijas con escamas supraoculares (ESO) adicionales (más de 4 en uno u otro lado) por zona: en San Antonio del Golfo el 36,8% de los ejemplares tenía ESO adicionales, en Campoma el 5,6 % y en la península de Araya el 22,2 %. El resto de los caracteres merísticos no exhibían mayores diferencias interpoblacionales (Tabla 6).

Tabla 6. Caracteres merísticos y medidas longitudinales de las lagartijas del estado Sucre. El significado de las abreviaturas se encuentra en la tabla 1.

	Carácter	Media	Intervalo	N	DS
SAG	PFC	47,7	43-54	17	3,5
	EM	12,7	10-19	21	2,0
	P	5,1	5-6	20	0,2
	LDI	35,7	30-38	14	2,3
	SOC	8,6	8-10	19	0,9
	LHC (mm)	65,2	40-89	21	13,3
	LC/LHC	0,3	-	21	0
	LHC/LT	0,3	0,3-0,4	16	0,05
CAMP	PFC	46,4	40-51	17	3,6
	EM	13	10-17	18	2,1
	P	5,8	5-7	16	1
	LDI	36,7	30-41	15	2,8
	SOC	8,1	8-9	18	0,2
	LHC (mm)	73,8	64-93	18	7,9
	LC/LHC	0,3	-	18	0
	LHC/LT	0,3	0,3-0,4	14	0,04
PA	PFC	46,9	41-51	9	3,1
	EM	11,6	10-12	9	0,7
	P	6	5-7	9	0,9
	LDI	35,2	31-39	9	2,7
	SOC	8,2	7-10	9	0,8
	LHC (mm)	73	50-90	9	13
	LC/LHC	0,3	-	9	0
	LHC/LT	0,3	-	4	0
PBRU	PFC	47	46-48	2	-

	EM	11,5	11-12	2	-
	P	5	-	2	-
	LDI	37,5	35-40	2	-
	SOC	8	-	2	-
	LHC (mm)	75	72-78	2	-
	LC/LHC	0,3	-	2	-
	LHC/LT	0,4	-	2	-

Análisis multivariado

Contorno ventral CAMP-SAG

El Análisis de Componentes Principales de las medidas del contorno cefálico ventral de los ejemplares de Campoma y San Antonio del Golfo revela una moderada diferenciación de los ejemplares de estas dos poblaciones. Las variaciones de mayor importancia ocurren en el hocico de estas lagartijas. La interpretación de los resultados parecen indicar que las lagartijas de Campoma tienen el hocico más alargado que las de San Antonio del Golfo.

Contorno dorsal SAG-CAMP-PA

El análisis de componentes principales de 28 variables morfológicas en el contorno cefálico dorsal de los ejemplares de San Antonio del Golfo, Campoma y la península de Araya indica que el CP1 explica el 83,8% de la variación total. La

gráfica de dispersión de los ejemplares en el espacio morfológico definido por los componentes 2 y 3 muestra que no existe diferenciación en el contorno externo dorsal en estas tres poblaciones.

Contorno interno dorsal SAG-CAMP-PA

La dispersión de los ejemplares en el espacio morfológico definido por los Componentes 2 y 3, muestra cierta diferenciación en las poblaciones de la península de Araya y San Antonio del Golfo (Fig. 4). Las variables que contribuyen casi exclusivamente a la variación son las distancias entre los hitos homólogos 2-3 y 7-8, que corresponden a la distancia que existe entre la sutura distal entre las escamas prefrontal y frontal y la sutura distal entre el 1er y 2da supraocular (Fig. 3). Las lagartijas de la península de Araya tienen esta región relativamente más larga que las de San Antonio del Golfo; las lagartijas de Campoma tienen características intermedias.

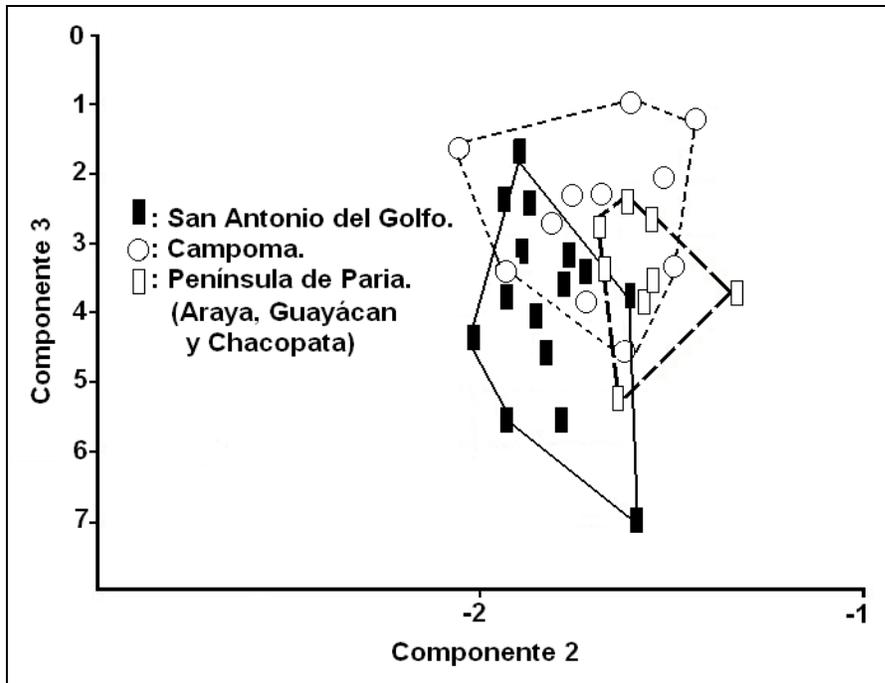


Figura 4. Morfoespacio definido por CP2 y CP3, en 15 variables (**cercha interna dorsal**) de 43 ejemplares de *C. lemniscatus*.

Contorno dorsal hembras y machos de CAMP.

La Figura 5 muestra la dispersión de los ejemplares en el espacio morfológico definido por los componentes 2 y 3. En ella puede observarse una diferenciación entre machos y hembras. La interpretación de los resultados parecen indicar que las hembras tienen la región delimitada por los hitos

homólogos 6-5-9-10 menos contraída que los machos y la región delimitada por los hitos homólogos 2-3-12-13 más expandida que los machos. La comparación entre machos y hembras en el resto de las poblaciones con las otras cerchas no parece mostrar evidencias de diferencias entre sexos.

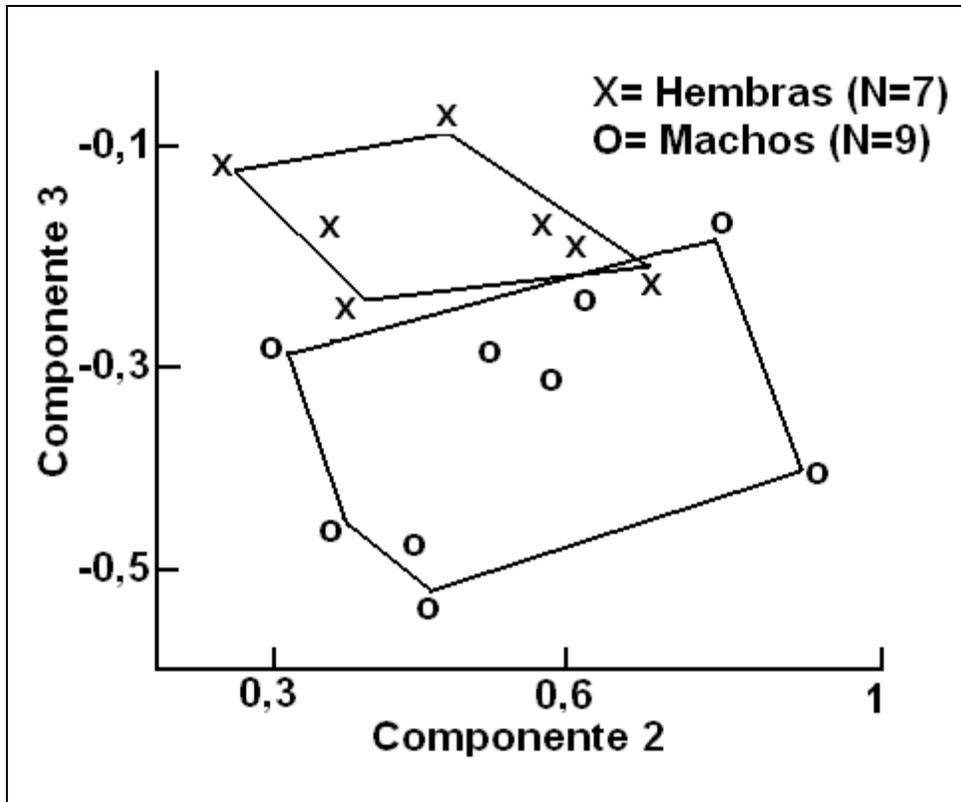


Figura 5. Morfoespacio definido por CP2 y CP3 en 28 variables (**contorno externo dorsal**) de 16 individuos de *C. lemniscatus* de la población de Campoma.

Análisis Geométrico (Procrustes)

Una comparación geométrica de las coordenadas cartesianas de la configuración de hitos homólogos en el contorno externo dorsal (Figura 6, diagrama de la izquierda) entre el ejemplar juvenil de menor tamaño y el adulto de mayor tamaño de SAG, muestra que en este último existe una expansión preponderante con respecto al juvenil más pequeño (que es nuestra referencia) en la cercha definida por los hitos 2-3-12 y 13 en la región anterior de la cabeza correspondiente a la región del hocico. La intensidad del color verde en esta gráfica

y las subsiguientes indica el grado de la expansión, la del color morado indica el grado de la contracción de la zona respectiva.

Un análisis similar en el contorno interno dorsal (Figura 6, diagrama de la derecha) muestra una expansión de la región anterior de este contorno y este cambio ocurre entre los hitos 1-2-8. Finalmente en el contorno ventral (Figura 7) el cambio más importante entre el juvenil y el adulto es una contracción de la cercha 2-3-12-13, correspondiente a la región de la escama postmental. En la población de la península de Araya se encontraron similares patrones de deformación en cada uno de los análisis nombrados anteriormente. En este último caso el contorno ventral no se estudió porque en la

mayoría de los ejemplares de la península

no se pudieron determinar los hitos homólogos.

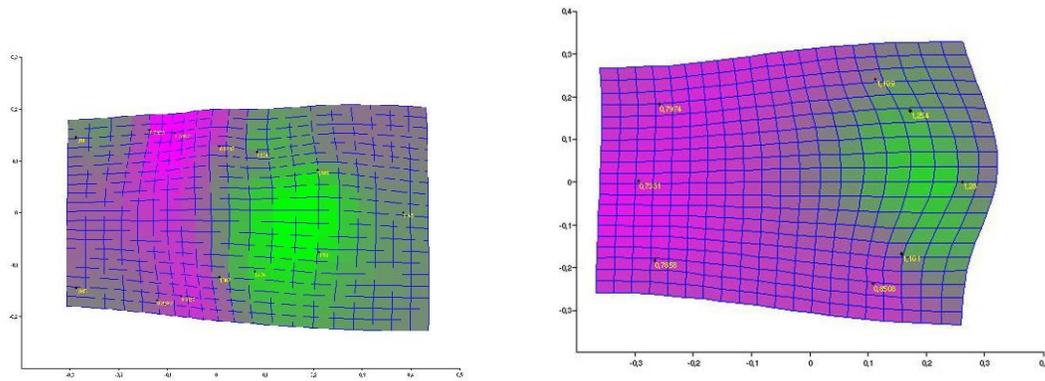


Figura 6. Comparación de las configuraciones de los hitos homólogos del contorno externo dorsal (diagrama de la derecha) y del contorno interno dorsal (diagrama de la izquierda) del ejemplar más pequeño (LHC= 40 mm) con el ejemplar más grande (LHC= 89 mm) de SAG. **Verde:** expansión relativa. **Morado:** contracción relativa.

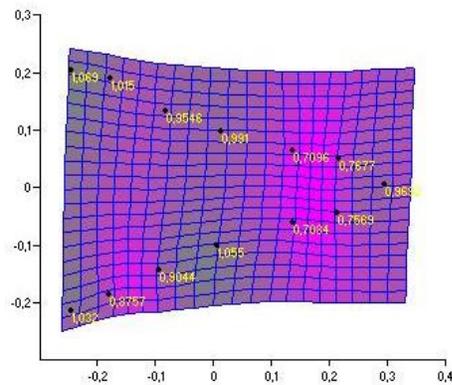


Figura 7. Comparación de las configuraciones de los hitos homólogos del contorno ventral del ejemplar más pequeño con el ejemplar más grande de SAG. Verde: Expansión relativa. Morado: Contracción relativa

DISCUSIÓN

Comúnmente el macho adulto de *C. lemniscatus* es más colorido que la hembra. El dimorfismo sexual en el patrón de coloración de los adultos se expresa en el número de rayas claras dorsales; las hembras poseen numerosas rayas, mientras que en los machos éstas pueden llegar a desaparecer. En la serie de San Antonio del Golfo todas las hembras presentaban un fondo de color

marrón oscuro, con numerosas rayas claras dorsales, similares a las hembras de Cumaná descritas por León y Cova (1973). Contrastando con estos sitios con lo dicho anteriormente, en Campoma y en Araya estaban presentes algunas hembras de coloración verde con un número reducido de rayas claras dorsales; inclusive la hembra de Araya no presentaba ninguna raya dorsal. Markezich y col. (1997) notaron también una pigmentación verde en algunas hembras en poblaciones de *C. arenivagus* del estado Falcón.

Fueron evidentes las variaciones en la coloración de los machos adultos. Los de Campoma y Chacopata, casi indistinguibles unos de otros, tenían flancos verdes con ocelos blancos, a diferencia de los de la costa sur del golfo de Cariaco, de flancos rojizos con ocelos amarillos. Ejemplares machos con una coloración similar a los de la costa sur del Golfo fueron registrados en Cumaná y Guiria de la Playa en el estado Sucre, Porlamar y otras zonas del país (León y Cova, 1973; Marin 1971; McCrystal; Dixon, 1987). Estos autores hacen referencia a unos machos con laterales anaranjado brillante, con manchas blanquecinas o amarillas.

En la serie San Antonio del golfo el 57% de las lagartijas tenían escamas preanales con un arreglo irregular; en cambio en Campoma o en la península de Araya, ninguna lagartija presentaba este arreglo. Otra importante diferencia entre las zonas estudiadas fue evidente en el porcentaje de lagartijas con escamas supraoculares adicionales en las distintas poblaciones, El resto de los caracteres merísticos no exhiben mayores diferencias entre las distintas poblaciones del estado Sucre (Tabla 6); a este respecto se ha encontrado que formas estrechamente relacionadas frecuentemente tienen conteos de escamas similares o solapados, aún siendo especies diferentes (McCrystal y Dixon, 1987; Burt, 1931).

El análisis morfométrico de las poblaciones del estado Sucre muestra diferencias moderadas entre ellas; tales diferencias fueron detectadas en las poblaciones de San Antonio del Golfo y Campoma en el contorno ventral y en las del Golfo, sobrevino una separación de grupos de la población ancestral por distancia. Según esta hipótesis las lagartijas

poblaciones de San Antonio del Golfo, Campoma y la península de Araya en el contorno interno dorsal. Ninguna diferencia interpoblacional fue observada en las poblaciones en relación al contorno externo dorsal. Las regiones que más presentaron variación fueron la región anterior de la cercha ventral y la región anterior de la cercha interna dorsal. Las poblaciones que más se diferenciaron morfométricamente en la cercha interna dorsal fueron la de San Antonio del Golfo y la península de Araya. La población de Campoma parece ser intermedia entre las dos anteriores. Únicamente en la población de Campoma fueron considerables las diferencias morfométricas entre machos y hembras, éstas se apreciaron en el contorno externo dorsal.

Los cambios morfométricos que experimentan estas lagartijas en su desarrollo no se pudo cuantificar en todos los casos, debido a que para ello se necesitan en cada población series ontogenéticas completas, representadas por un número significativo de individuos en los distintos estadíos. Pese a no disponer de tales muestras se realizó un análisis comparativo (Análisis geométrico) entre los adultos y los juveniles en las series de San Antonio del Golfo y de la península de Araya, encontrándose que en ambos casos los patrones de deformación son similares.

Una manera de abordar una posible explicación de las diferencias merísticas, de coloración y morfométricas observadas en las poblaciones estudiadas a ambos lados del golfo de Cariaco, es plantear una hipótesis de diferenciación morfológica por vicarianza. Para esto debe postularse, antes de la formación del Golfo de Cariaco hace aproximadamente un millón de años (Caraballo, 1982), una población ancestral de *Cnemidophorus lemniscatus*, que se separó y se fue diferenciando. Después de la formación

que en un principio estaban en conjunción, actualmente están en sitios distintos separadas por el Golfo. Según este

postulado, las poblaciones más distintas estarían en los sitios separados por mayor distancia terrestre: extremo oeste de la península de Araya y las cercanías de Cumaná, en la costa sur del golfo. Nuestros resultados parecen confirmar esta suposición, pues hemos encontrado que los ejemplares de la península de Araya son diferentes de los de San Antonio del Golfo. Los ejemplares de la población de Campoma, situadas a una distancia intermedia entre los extremos mencionados parecen ser morfológicamente intermedios. La distribución de color de los ejemplares en estas poblaciones parece confirmar las variaciones morfológicas.

La variabilidad morfológica del género *Cnemidophorus*, es bien conocida. Burt, (1931) señaló que dentro de los límites genéricos notablemente estrechos de los *Cnemidophorus*, existe una asombrosa cantidad de variación; su distribución inusualmente extensa conlleva a una gran variedad de condiciones de hábitat a las cuales estas formas parecen estar constantemente adaptándose a través de su aparente tendencia natural para variar. De manera que una explicación alternativa que pudiera generar la variación morfológica observada, que no necesariamente excluye a la primera, es la diferenciación adaptativa de los diferentes grupos. Los distintos ambientes de la zona noroeste del estado Sucre bien pudieran justificar una gran variedad de formas biológicas. En la península de Araya la vegetación dominante es el espinar, en la costa sur del Golfo predomina el matorral y en Campoma el bosque tropófilo. Considerando esta variable ambiental, estos animales pueden tener formas diferentes en respuesta a diferentes exigencias ambientales

población ancestral, por la formación del golfo de Cariaco o diferenciación ecológica por utilización de ambientes diferentes en la

CONCLUSIONES

El empleo de herramientas morfométricas modernas nos permitió una separación más clara de los grupos considerados, en relación con las medidas morfométricas tradicionales. Esto constituye un avance importante en lo que se refiere al entendimiento del complejo de especies *Cnemidophorus lemniscatus*, pues plantea un protocolo de estudio que puede ser implementado con muestras más grandes.

Las variaciones de coloración y merísticas, junto con las diferencias morfométricas establecidas con la ayuda del análisis de componentes principales, confirman la diferenciación morfológica de las distintas poblaciones de *Cnemidophorus lemniscatus* estudiadas en el estado Sucre.

Estas lagartijas experimentan cambios morfométricos durante el desarrollo ontogenético, como se pudo apreciar en las poblaciones de San Antonio del Golfo y la península de Araya. Estas variaciones se concentran en la región anterior de la cabeza.

Las variables (medidas) que más contribuyeron en las variaciones observadas se concentraron en la región anterior de la cercha ventral y en la región anterior de la cercha interna dorsal de la cabeza de los ejemplares.

Se plantean dos posibles explicaciones para las diferencias observadas entre los ejemplares de las diferentes poblaciones: separación vicariante de grupos de una

zona. La implementación de futuros estudios genéticos, morfométricos, merísticos y ecológicos de las poblaciones de la especie

en esta zona, nos permitirán establecer la validez de las hipótesis planteadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Prof. Mercedes Salazar del Museo de Biología de la UCV y a Celsa Señaris de la Fundación la Salle por prestarnos algunos especímenes de referencia. También al personal del Centro de Investigaciones Ecológicas Guayacán de la Universidad de Oriente y a su Director José Andrade.

REFERENCIAS

- Avila-Pires, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia. *Zool. Verhandelingen* 299: 1-706.
- Blackith, R. E y R. A. Reyment. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press INC. London, Great Britain. 412 pp.
- Bookstein, F. L., B. Chernoff, R. L. Elder, J. M. Humphries, G. R. Smith, R. E. Strauss. 1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Michigan. 277 pp.
- Bookstein, F. L. 1989. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. I. E. E. E. *Trans. Pattern Anal. Mach. Intelligence*. 11, 567-585.
- Burt, C. E. 1931. A study of the teiid lizards of the genus *Cnemidophorus* with special reference to their phylogenetic relationships. *U.S. National Museum Bulletin* 154: 1- 286.
- Caraballo M., 1982. El golfo de Cariaco. Parte IV. Los cambios del nivel del mar. La actividad tectónica y el origen del golfo. Tipo de costas. Perspectivas de hidrocarburos. *Bol. Inst. Oceanog. Venez. Univ. Oriente*, 21 (1-2): 85-99
- Cole, C. J. y H. C. Dessauer. 1993. Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* Complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana region, South America, with descriptions of new species. *American Museum Novitates* 3081: 1-30.
- Goodall, C. R. 1991. Procrustes methods and the statistical analysis of shape (with discussion). *J. Royal Statistical Soc. B*, 53: 285-340.
- Gower, J. C. 1975. Generalised Procrustes analysis. *Psychometrika* 40: 33-50
- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. Past: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1-9.
- León, J. R. y L. J. Cova. 1973. Reproducción de *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) en Cumaná, Venezuela. *Caribbean Journal of Science* 13 (1-2): 63- 73.
- Marin, D. 1971. Variaciones intraespecíficas en tres poblaciones de lagartos *Cnemidophorus lemniscatus* (Linneaus, 1758). Trabajo de Ascenso. Universidad de Oriente. Cumaná.
- Markezich, A. L., C. J. Cole, y H. C. Dessauer. 1997. The blue and green whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Cnemidophorus*) of the Península de Paraguana, Venezuela: systematics, ecology, descriptions of the new taxa, and relationships to the whiptails of the Guianas. *American Museum Novitates* 3207: 1-60.
- McCrystal, H. K. y J. R. Dixon. 1987. A new species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae) from the Llanos of Colombia and Venezuela. *Journal of Herpetology* 21: 245-254.
- Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. 577pp.
- Reeder, T. W., C. J. Cole y H. C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the Genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and

review of hybrid origins. American Museum Novitates 3365: 1-61.

Rohlf, F. J y D. Slice. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Zoology 39: 40-59.

Strauss, R. E. y F. L. Bookstein. 1982. The Truss: Body form reconstructions in

morphometrics. Systematic Zoology 31(2): 113- 135.

Walker, J. M. y D. D. Rhoads. 2003. The black racerunner (*Cnemidophorus nigricolor* Peters, 1873) in Los Roques Archipelago, Venezuela. Herpetological Review 34 (2): 105-109.