

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.

ON THE ORIGIN OF THE ORINOCO RIVER, ITS RELATIONSHIP WITH NEIGHBOURING BASINS, BIOLOGICAL-PALEONTOLOGICAL EVIDENCES, AND CONSERVATION OF AQUATIC HABITAT: AN ICHTHYOLOGICAL DATA BASED REVIEW

*Antonio Machado-Allison**

RESUMEN

Este trabajo presenta una revisión y discusión de la información geológica, paleobiológica y biogeográfica sobre la cuenca del Río Orinoco y sus cuencas vecinas, los eventos geológicos más importantes que afectaron al continente y que modificaron su hidrología, incluyendo la formación de las mayores cuencas hidrográficas, son comentados. Se discute información disponible sobre fósiles, su interpretación y la valiosa información que podría derivarse en cuanto al origen de los principales grupos de peces, su contribución para explicar las diferentes hipótesis sobre el origen y distribución actual de la ictiofauna suramericana. Finalmente, se discuten aspectos sobre la conservación de la cuenca del Río Orinoco.

ABSTRACT

This review analyses geological, palaeobiological and biogeographical information on the Orinoco River Basin and neighbouring watersheds. The most important geological events that affected the continent and modified its hydrology, including the formation of major basins are commented. A discussion of current information on fossils, their interpretation, as well as valuable data for explaining the origin of the main groups of freshwater fishes is given. We present some of the main hypotheses that contribute to explain the current distribution of the South American fish fauna. Finally, some ideas on conservation of the Orinoco river basin are forwarded.

Palabras clave: Biogeografía, paleobiología, peces, Amazonas, Orinoco

Keywords: Biogeography, palaeobiology, fish, Amazonas, Orinoco

INTRODUCCIÓN

El origen, movimiento y evolución de las grandes cuencas hidrográficas en América del Sur han sido temas de amplia discusión en los estudios geológicos en general y de tectónica de placas en particular. Las del Río Amazonas y Orinoco y su relación con el desarrollo y forma-

ción de Los Andes y sus ramales del norte: Cordilleras Este, Oeste y Central en Colombia, Serranía de los Andes, Cordillera Central y de La Costa en Venezuela, junto con el origen de los Llanos orientales en Colombia y de Venezuela, han sido especial objeto de estudio. Las investigaciones geológicas han sido asociadas a la prospección de riquezas mineras (petróleo, diamantes, oro, bauxita, etc.) y su posible explotación en nuestro país. Más recientemente, su importancia es compartida con elementos biogeográficas, de

* Individuo de Número. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Instituto de Zoología Tropical, UCV.

desarrollo humano sostenible y conservación de la biodiversidad. (Andriessen *et al.*,1994; Díaz de Gamero 1993, 1996; Frailey *et al.*,1988; González de Juana *et al.*,1980; Hoorn *et al.*,1995; Lundberg *et al.*,1998; Machado-Allison, 2002, 2005).

Desde el punto de vista estrictamente biológico (p.e. descubrimiento de la biodiversidad y su potencial) el reto es inmenso, debido a que la información sobre organismos acuáticos neotropicales, su evolución y el establecimiento de hipótesis filogenéticas e hipótesis biogeográficas sobre patrones de distribución recientes e históricos, es generalmente incompleta, contradictoria o cuando mucho, parcialmente congruente. Lundberg (1998), señala la heterogeneidad de familias de peces reconocidas para la región neotropical y el valor intrínseco de cada una de ellas desde el punto de vista filogenético. Así, podemos encontrar cualquier combinación de asociaciones: monofilético (**m**) vs no monofilético (**nm**); endémico (**e**) vs no endémico (**ne**). Por ejemplo: la familia Diplomystidae (**m + e**), mientras que la subfamilia Hypostominae (**nm + e**), la subfamilia Heterotidinae (**m + ne**) y la familia Characidae (**nm + ne**). El problema también es particularmente cierto para la proposición de hipótesis biogeográficas en varios grupos de peces de aguas continentales neotropicales, provenientes de estudios filogenéticos de componentes de ictiofaunas de las principales cuencas cis-andinas (Vari y Malabarba, 1998) o clados (grupos monofiléticos) que poseen sus más cercanos relativos (grupos hermano) fuera del neotrópico. Por ejemplo: el clado conformado por los bagres “doradiodeos” (familias Doradidae, Centromochlidae y Auchenipteridae) son monofiléticos y endémicos. Sin embargo, estas tres familias juntas forman un grupo más inclusivo y ancestral cuyo grupo hermano putativo no pertenece a la biota neotropical (p.e la familia Mochokidae, habitante africano). El ensamblaje monofilético en cuestión es importante ya que suministra una forma clara de datos del posible origen del grupo y lo posiciona cerca del momento de la separación de ambos continentes (África y América).

Todo lo anteriormente indicado es debido, entre otros aspectos, a la gran complejidad histórico-geológica, miles de circunstancias particulares, fuera de nuestro alcance, que han actuado en la formación de nuevas especies, la antigüedad y diversificación de numerosos componentes de nuestra fauna y muchos otros procesos que han oscurecido la comprensión de los patrones de distribución actuales e históricos y las relaciones genealógicas de estos grupos de organismos (Hubert y Renno, 2006; Horn, 1994b; Horn *et al.*, 1995; Lundberg, 1998, Lundberg, *et al.*,1998; Malabarba, 1998; Vari y Weitzman, 1990).

Por ejemplo, para ilustrar esta problemática escogimos estas tres posiciones controversiales:

1. Lundberg (1998, p.51) indica:

*“Placing the 13.5 Ma Middle Miocene La Venta Ichthyofauna from central Colombia into its phylogenetic, temporal and spatial frameworks, demonstrates that **Pleistocene refuge hypothesis** is much too young to provide an adequate explanation for modern South American fish diversity.”*

2. Mientras que Hubert y Renno (2006, p. 1428) sugieren:

“The levels of endemisms found in 11 areas of endemism described here suggested that the 100 m. marine highstand that occurred c. 5 Ma, deeply influenced the distribution of fish species...”. “...the tropical lowlands act as ‘museums’ where large number of species accumulate (Museum Hypothesis, Nores, 1999). This hypothesis identifies marine incursions as major vicariant events promoting divergence...”

3. Lundberg (2007. Com. pers.) indica:

“I will say that I have examine 1000’s of fossil fish from the Orinoco, Amazon and adjacent areas — I have never identified a species or genus that is a definite indicator of marine conditions in the interior of western Amazonia. There are many misidentifications by others. Even if marine conditions extended to the south of Colombia and into Peru and Brazil, freshwater was massively the dominant aquatic habitat.”

Además, dada la magnitud de los bosques, las cuencas continentales y sus humedales en la re-

gión neotropical, hace de esta tarea una empresa gigantesca, porque estas regiones albergan una de las mayores diversidades orgánicas y biomasa vegetal del mundo, incluyendo un gran número de especies endémicas y muchas todavía por ser descubiertas (Aguilera *et al.*, 2000; Chernoff *et al.*, 2003; Machado-Allison, 2002; Mittermeier *et al.*, 1997, 1998).

Si lo anteriormente expuesto es importante, lo es más, cuando consideramos que en la actualidad, la mayoría de nuestros ambientes acuáticos están sufriendo alteraciones por actividades antrópicas tales como: deforestación, aumento de sedimentación en los ríos, contaminación agrícola, doméstica e industrial, pérdida de calidad de agua, con consecuencias deletéreas para los organismos que habitan esas zonas entre ellas la afectación de los humedales (esteros) continentales de Venezuela (Machado-Allison, 1992, 1993, 1994a y b), riesgo de perderlos en un futuro muy cercano y aumento del número de especies en peligro de extinción a nivel continental (Chernoff *et al.*, 2000, 2001, 2003; Lovejoy, 1980, 1981; Lugo, 1994; Machado-Allison, 1994; Machado-Allison *et al.*, 2000, 2002; Rodríguez y Rojas-Suárez, 1995, 1999).

Datos recientes muestran la pérdida de biodiversidad en cifras alarmantes. Raven (1986), predice que de continuar con las actividades de explotación de bosques tropicales, éstos desaparecerán y con ellos se extinguirá la mitad de las especies que allí se albergan. Miles de hectáreas de bosques al norte del río Amazonas (Brasil) y en zonas cercanas al Orinoco (Estado Bolívar, Venezuela) son taladas con fines madereros, mineros o agrícolas, colocando en peligro valiosos ecosistemas terrestres y acuáticos (Bevilaqua y Ochoa, 2001; Bryant *et al.*, 1997; Machado-Allison *et al.*, 2000; Miranda *et al.*, 1998). Igualmente, áreas boscosas al norte de afluentes del río Orinoco (p.e. Barinas; Veillon, 1981) han sido completamente depauperadas, desconociéndose el efecto (pérdida) sobre composición de las comunidades vegetales y animales terrestres y acuáticos que vivían en esta vasta zona de bosque

húmedo tropical. Hoy día, su restauración, de ser posible, costaría miles de millones de dólares, como ha sido evidenciado con el desarrollo de estos programas en Europa y Estados Unidos.

Este trabajo de recopilación informática y revisión bibliográfica pretende sintetizar e integrar la información más importante existente sobre aspectos histórico-geológico-faunísticos y florísticos relacionados con la evolución de la cuenca del Río Orinoco y sus cuencas vecinas, con la finalidad de aportar datos que amplíen el conocimiento de estos temas, su importancia biológica, productiva y escénica y permitir el desarrollo de planes de conservación y desarrollo sustentable.

RESULTADOS

América del Sur está constituida por una vasta red hidrográfica (Fig. 1) surgida de numerosos eventos geológicos e hidrodinámicos desde su separación en el Cretáceo.

1. Aspectos geológicos. Existen numerosas evidencias de grandes movimientos histórico-geológicos en la formación de la cuenca del Río Orinoco y sus cuencas vecinas (Amazonas, Magdalena y Maracaibo) al norte de América del Sur. Lundberg *et al.*, (1998), presenta un trabajo exhaustivo de recopilación histórica y nos proporciona numerosos mapas en los cuales plasma los eventos que influyeron en la conformación de las cuencas y cómo éstas pudieron afectar los patrones de distribución de la ictiofauna neotropical (Figs 2-7). Entre estos eventos hay varios importantes para explicar el origen de la cuenca del Río Orinoco y su biota:

1) **La formación de un paleo-Amazons-Orinoco en el Eoceno Medio y el Oligoceno Temprano (43-30 Ma, Fig. 3).** Este drenaba la sección norte del arco y escudos Amazónico y de Guayana (dirección de aguas Oeste-Noroeste), de los primigenios Andes de Colombia-Ecuador (dirección de aguas Este-Noreste) y en cuya base se situaba un inmenso lago denominado

“Lago Pozo” que ocupaba áreas cercanas a la frontera actual Ecuador-Perú hasta las estribaciones de los Llanos Orientales de Colombia. La boca de drenaje de este gran “lago” y cuenca se conocen con el nombre de **Paleo-Amazonas-Orinoco** y su salida al mar ocurría en la cercanía de El Vigía y Sur del Lago de Maracaibo

(Hoorn *et al.*, 1995; Lundberg *et al.*, 1998; Ortega *et al.*, 1987). En este período se ha demostrado la presencia de otras dos cuencas una al este de Venezuela (Orinoco Oriental) y otra en Brasil (Amazonas Oriental), ambas drenando al Atlántico (Lundberg *et al.*, 1998).

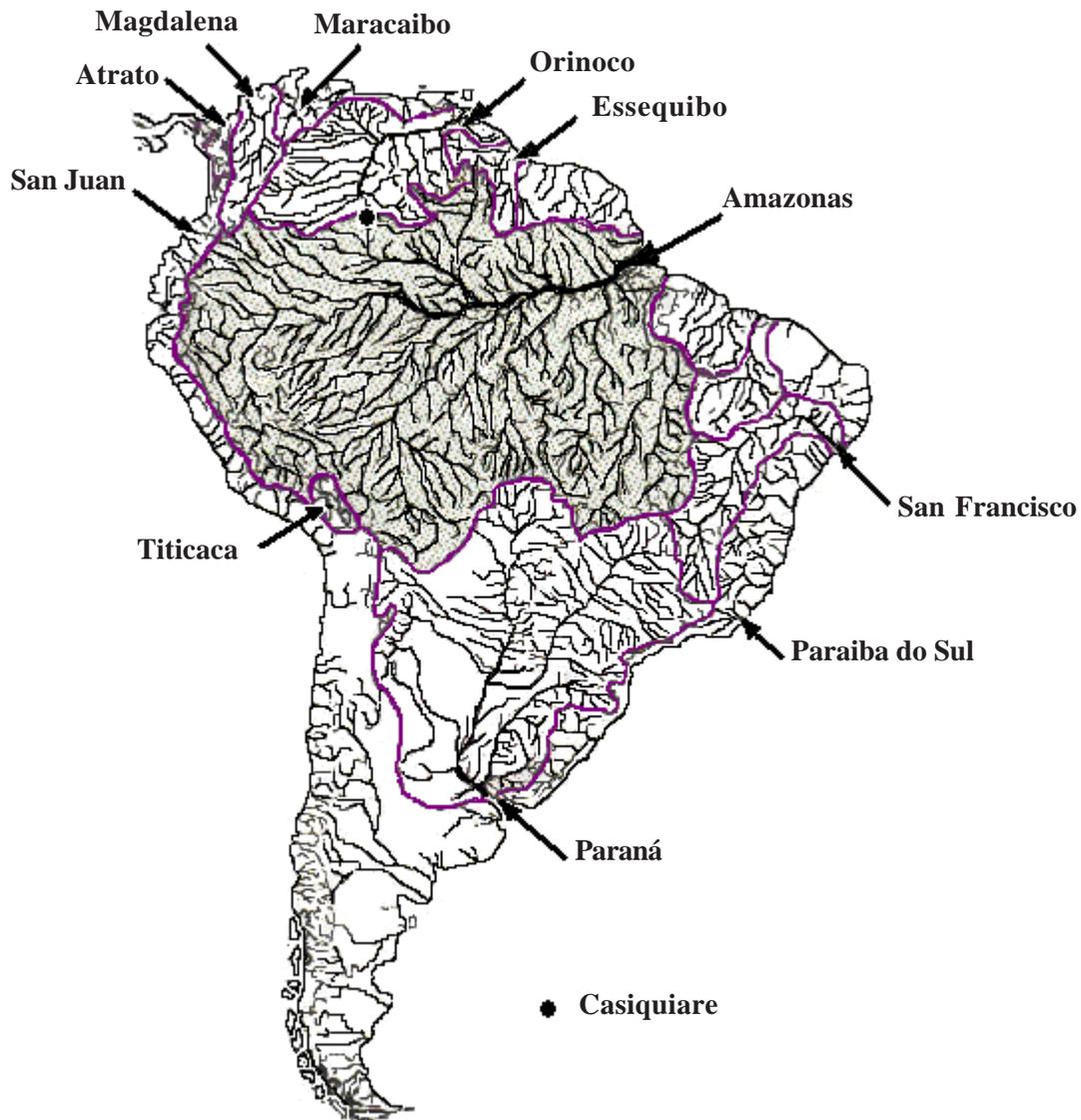


Figura 1. Las principales cuencas de América del Sur. Tomado y modificado de Lundberg *et al.* (1998).

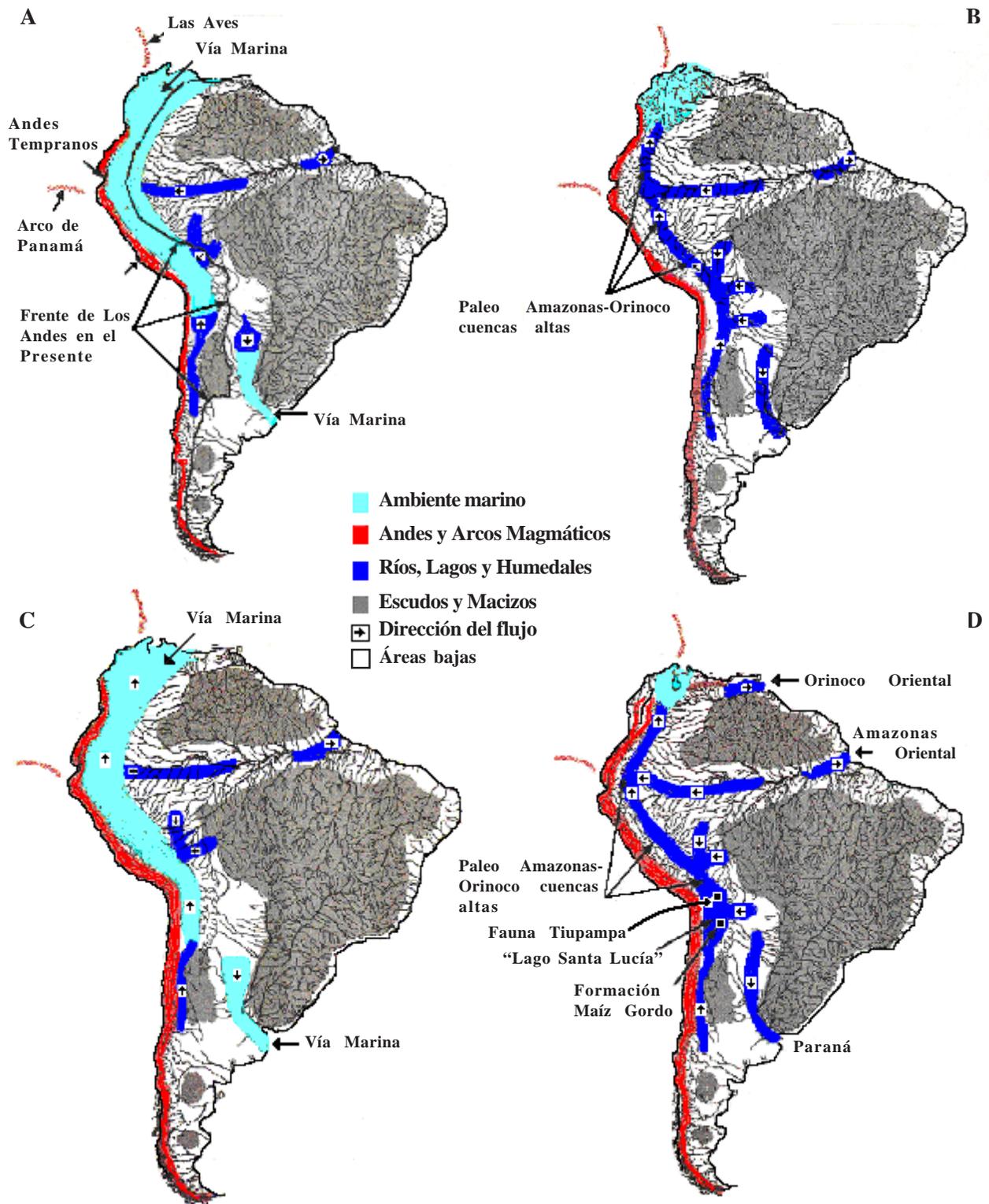


Figura 2. Paleografía y drenajes: **A.** Cretáceo Tardío (83-67) Ma (Campaniano a Maastrichiano); **B.** Cretáceo Tardío a Terciario Temprano (67-61) Ma (Maastrichiano Tardío- Paleoceno Temprano); **C.** Paleoceno Temprano a Medio (61-60) Ma. **D.** Paleoceno Tardío a Eoceno Medio (60-43) Ma. Tomado y modificado de Gayet *et al.*, (1993); Pindell & Tabbutt, (1995) y Lundberg *et al.* (1998).

2) **La reducción de la cuenca del Paleamazonas-Orinoco en el Mioceno Temprano-Tardío (20-11.8 Ma, Fig. 4B)**, debido a una gran intrusión marina en dirección norte-sur que ocupaba la región noroccidental de las estribaciones de Los Andes desde Maracaibo hasta un área cercana a la cuenca del río Putumayo (Ecuador), la formación de un “nuevo” lago, (“Lago Pebas” o “Lago Amazonas”) que drenaba al norte las aguas de los escudos y de los Andes y la casi completa desaparición de las cuencas aisladas que drenaban hacia el Atlántico (Amazonas y Orinoco Occidentales) (Campbell *et al.*, 1985; Frailey *et al.*, 1988; Hoorn, 1993; Lundberg *et al.*, 1998).

3) **El avance y posterior retiro de las intrusiones marinas debido al levantamiento de los Andes colombianos (Cordilleras Oriental y Occidental) y de Venezuela (Andes y Serranías del Interior y de la Costa) durante el Mioceno (10-8 Ma, Fig. 6)**. Estos movimientos causaron la separación de la cuenca del Río Magdalena al nor-oeste, la desaparición de los “lagos” al sur de Colombia y Ecuador, el aislamiento de ríos (refugios) separados por “lenguas” marinas y finalmente la formación de una gran cuenca fluvial (Amazonas-Orinoco) que drenaba al norte y tenía su boca en lo que corresponde en la actualidad los Estados Zulia y Falcón. Este gran río es responsable directo de los depósitos de la Formación Urumaco (Falcón), que representa el mayor constituyente de fauna y flora fósil en Venezuela (Aguilera, 1994; Díaz de Gamero y Linares, 1989; Lundberg *et al.*, 1996). Las secciones occidentales de los ríos Amazonas y Orinoco se reconstituyen drenando hacia el Atlántico y se constituye igualmente la protocuenca del Río Paraná debido a la desaparición del “mar interno” que cubría el suroeste de Brasil, Argentina Uruguay y Paraguay actuales (Albert *et al.*, 2006; Boltovskoy, 1991; Cooper *et al.*, 1995; Díaz de Gamero 1996; Doming, 1982; Guerrero, 1993, 1997; Hubert y Renno, 2006; Hoorn, 1994; Lovejoy *et al.*, 2006; Lundberg, 1998; Marshall y Sempere, 1993; Marshall y Lundberg, 1996; Marshall *et al.*, 1993).

4) **La separación, división y desarrollo del drenaje de las cuencas del Amazonas, Magdalena, Maracaibo y Orinoco (Mioceno Tardío al Presente, 8 Ma-presente, Fig. 7)**. La separación de las cuencas de Maracaibo-Falcón y del Orinoco se establece debido al continuo elevamiento de las secciones Central y Oeste de los Andes de Mérida. La separación posterior de esta cuenca del Magdalena ocurre más recientemente por la elevación de la Serranía de Perijá y la Cordillera Este de Colombia. (Hoorn, 1993; Hoorn *et al.*, 1995; Díaz de Gamero, 1996). Un período de drenaje endorreico pudo haber ocurrido en la base de los Andes en el norte de Colombia y Venezuela.

La posterior elevación del área andina y la elevación del sector nororiental de la Serranía de la Costa en Venezuela, resultó en el llenado y subsiguiente rompimiento del Arco de El Baúl permitiendo el desarrollo de la sección occidental del Orinoco que drena aguas provenientes de los Andes y de la sección suroccidental del Escudo de Guayana. Este proceso estableció el drenaje transcontinental oeste-este del Orinoco moderno. Más aún, el delta del Orinoco aparece cerca Maturín al final del Mioceno Tardío (Lundberg *et al.*, 1998). Esto ocurre simultáneamente con el abandono del Mar Caribe del área correspondiente a la cuenca de Maracaibo/Falcón, dejando atrás una gran zona de sedimentación generada por la salida de grandes masas de agua dulce provenientes del sur. Esta información coincide con los datos aportados por Díaz de Gamero (1996) y Rod (1981) acerca del cambio del flujo direccional del Orinoco hacia el este dejando de drenar hacia el Caribe. Un proceso similar ocurre en el Amazonas con el rompimiento del Arco Purus (oeste de Manaus) y la conexión oeste-este del río (Bemerguy y Sena Costa, 1991). Eventos posteriores condujeron al llenado de la cuenca del Orinoco por sedimentos provenientes de la erosión de Los Andes y serranías al Norte de Venezuela, “arrimando” al Orinoco en dirección este-sur este hacia el Escudo de Guayana donde se encuentra en la actualidad y la “migración” hacia el este del delta de río debido a grandes depósitos sedimentarios ganando terreno al mar.

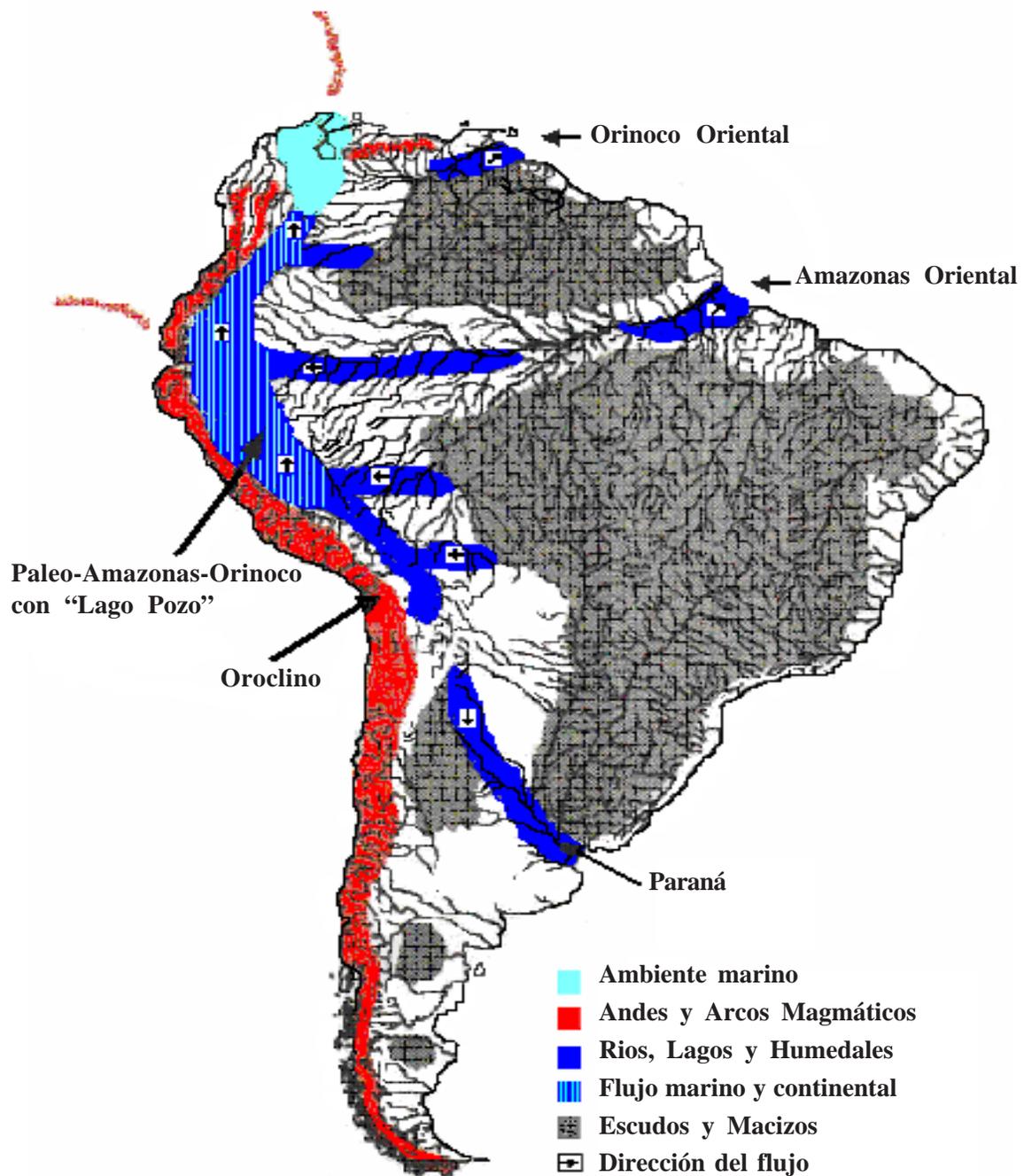


Figura 3. Paleografía y drenajes en el Terciario (43-30) Ma (Eoceno Medio a Oligoceno Temprano). Tomado y modificado de Lundberg *et al.*, (1998).

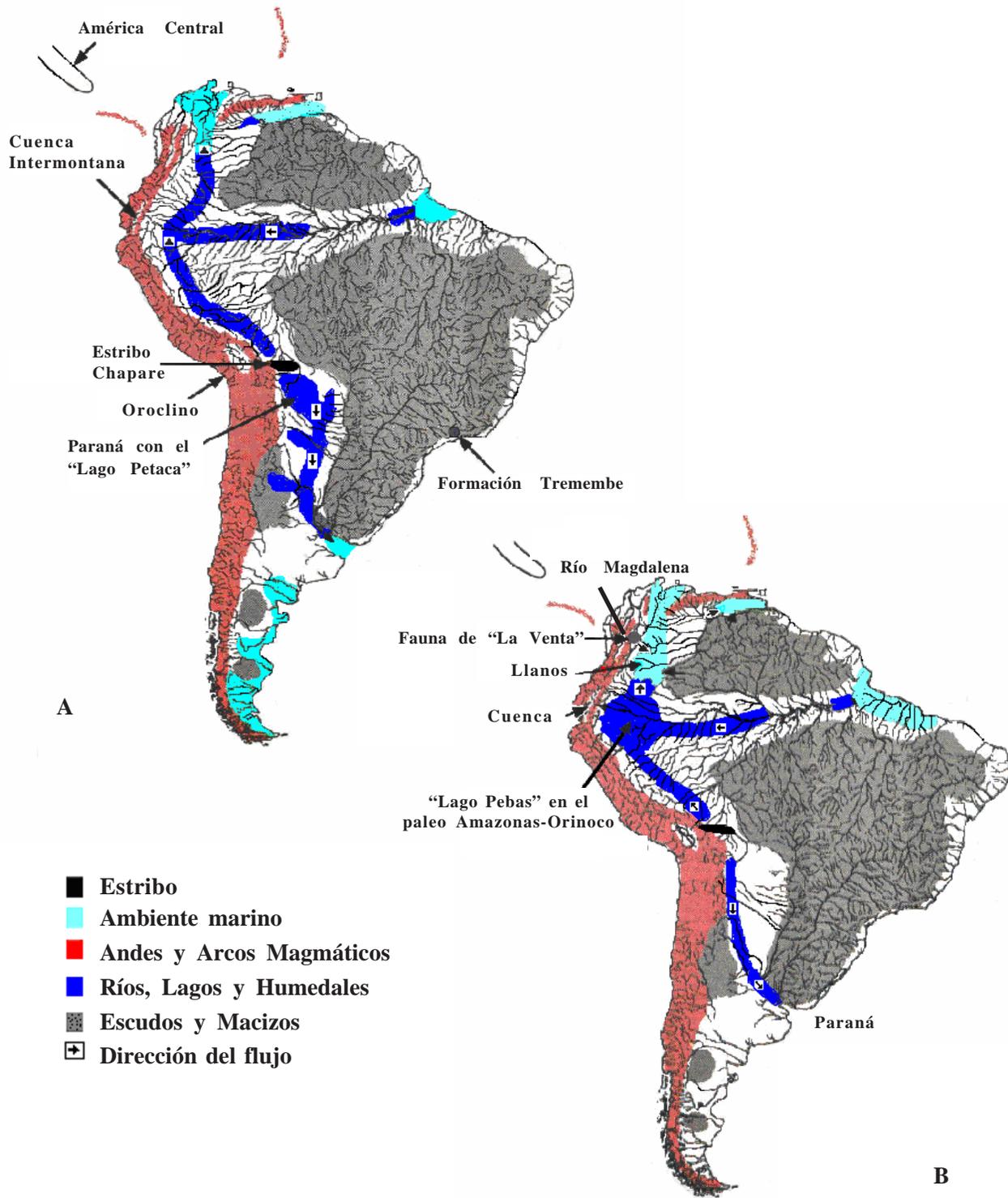


Figura 4. Paleografía y drenajes. **A.** Terciario Medio (32 a 20) Ma (Oligoeno Tardío a Mioceno Temprano); **B.** Terciario Tardío (20-11.8) Ma (Mioceno Temprano a Medio). Tomado y modificado de Lundberg *et al.* (1998).

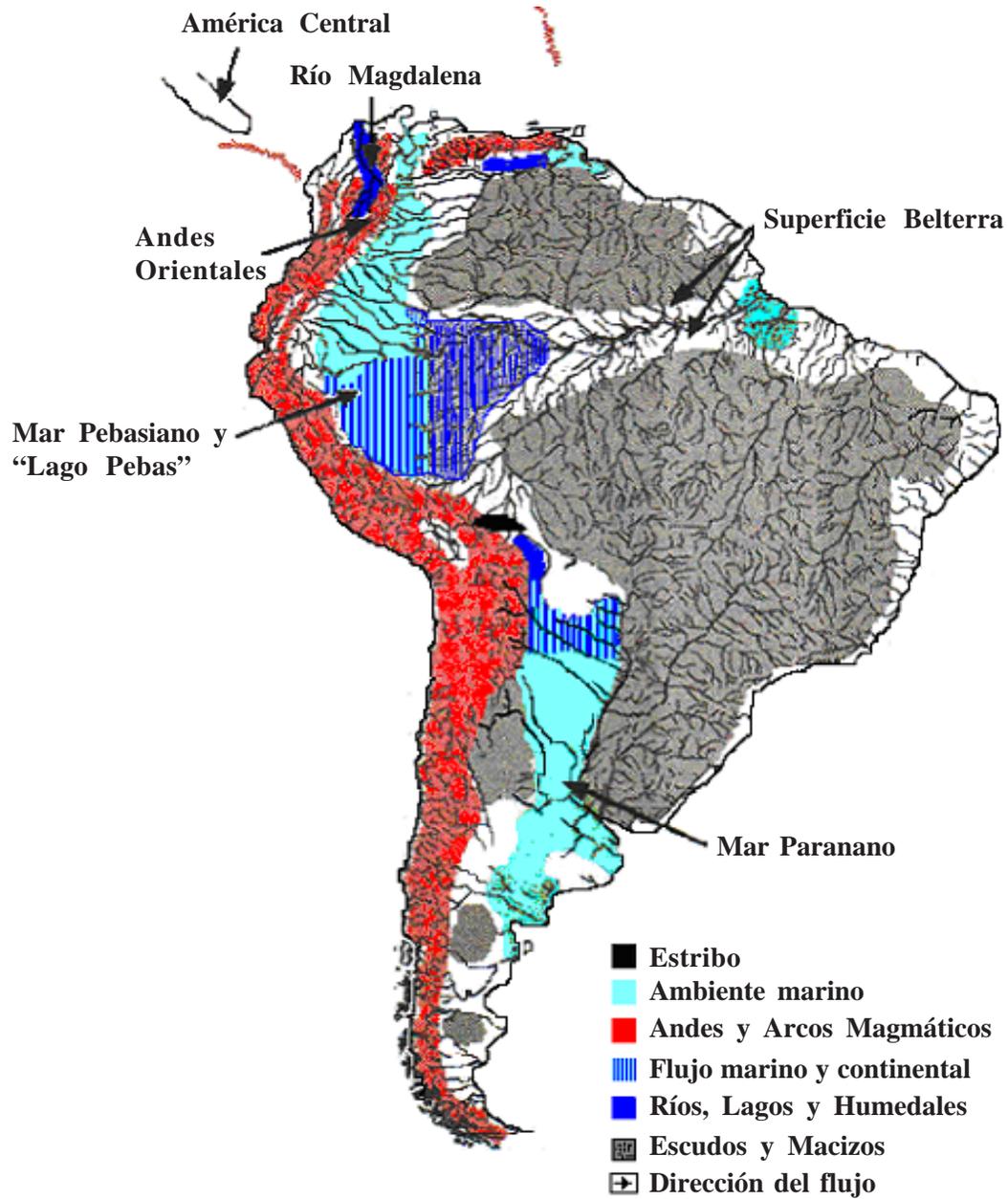


Figura 5. Paleografía y drenajes en el Terciario Tardío (11.8-10) Ma (Mioceno Tardío). Tomado y modificado de Lundberg *et al.*, (1998).

Debemos hacer notar sin embargo, que las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco están en la actualidad conectadas dinámicamente a través del río o Brazo Casiquiare. Este tiene un flujo permanente hacia el sur suministrando continuamente aguas al Amazonas mediante su conexión con el Río Negro. Esta conexión es posiblemente de data reciente y pudo haberse establecido mediante un proceso erosivo aguas arriba de los afluentes de la cuenca del Casiquiare hasta abrir su boca en el Orinoco. Existe igualmente otra conexión por medio de un sistema de anastomosis (o manglares) ubicados en las cabezeras de las cuencas de los ríos Atabapo y Negro. Esta conexión se establece principalmente en períodos de máxima de lluvias permitiendo en transvase del excedente de aguas hacia las dos vertientes. Evidencia de esta interconexión fue verificada durante los viajes de Humboldt y Bompani (1821). Esta dinámica hidrológica es sumamente importante para explicar el origen de ciertas comunidades de peces y las posibles relaciones biogeográficas y ecológicas entre cuencas vecinas (ver adelante).

2. Aspectos biológicos. A pesar de la reconocida importancia geológica y económica que estas cuencas representan para nuestros países, la riqueza y biomasa florística y faunística que éstas albergan, sus beneficios ambientales (sumidero de CO₂ p.ej.) y su potencial pérdida por efectos antrópicos, hoy día han generado una gran discusión sobre el origen, diversificación y relaciones filogenéticas e importancia económica de estos organismos, particularmente aquellos grupos endémicos o únicos del área (Chernoff *et al.*, 1996, 2001, 2003; Machado-Allison, 2002; Machado-Allison *et al.*, 2002, 2003; De Pina, 1998; Reis, 1998; Dyer, 1998; Convención de Río, p.ej. y subsecuentes legislaciones particulares en varios países). Por otro lado, la formulación y prueba de hipótesis sobre la diversidad, sus procesos de diversificación y abundancias poblacionales en estos organismos, requieren del conocimiento de sus filogenias, historias de vida, adaptaciones y su distribución tanto en el tiempo como en el espacio (Lundberg, 1998; Hubert y

Renno, 2006); por esto, datos sobre eventos evolutivos, edad de origen, paleontología, vicarianza (disyunción de biotas), ecología y biogeografía son importantes para entender el desarrollo y mantenimiento de comunidades particulares, como por ejemplo: los peces del Escudo de Guayana, de los Llanos, o del río Casiquiare, morichales, esteros, sabanas inundables, etc. (Mago-Leccia, 1970; Lasso *et al.*, 1988; Machado-Allison, 1992, 2005). Esta información es imprescindible si se pretende además, diseñar planes de desarrollo humano (poblamiento p.ej.) o de conservación, manejo adecuado y explotación sostenible de los recursos naturales (Chernoff *et al.*, 2000, 2001, 2003; Machado-Allison, 2005).

De igual importancia son las evidencias biológicas y ambientales en la discusión sobre el origen de las mayores cuencas en América del Sur, las cuales apoyan algunas de las hipótesis sugeridas sobre esta posible relación histórica. Los peces y otros vertebrados, foraminíferos, moluscos y plantas fosilizados nos permiten sugerir la presencia de paleoambientes en zonas que en la actualidad poseen otras características físicas y ecológicas. Así, autores como Aguilera (1994), proporcionan un reporte de la ictiofauna neógena del noroeste de Venezuela y su relación con el Paleo-Orinoco; Díaz de Gamero y Linares (1989) presentan resultados de estudios estratigráficos y paleontológicos de la Formación Urumaco (Mioceno Tardío) en la región noroccidental de Venezuela; Flynn *et al.*, (1994), describen aspectos históricos de la fauna neotropical y en especial la paleobiología de vertebrados del Mioceno; Hubert y Renno (2006) presentan una amplia discusión sobre la biogeografía histórica de los peces dulceacuícolas de América del Sur y discuten varias hipótesis sobre la evolución y conformación de comunidades y áreas de endemismo; Hooghiemstra (1984) proporciona una descripción histórico-climática y de la vegetación en los últimos 3.5 millones de años en los llanos altos de Colombia; Hoorn (1994) describe los paleo-ambientes fluviales (Mioceno Temprano y Medio) en la cuenca del Amazonas colombiano; Lucena y Menezes (1998), Lundberg (1993, 1997), Lundberg y

Chernoff (1992), Lundberg *et al.* (1986, 1988, 1998) y Reis (1998) usan evidencias de peces fósiles para demostrar aspectos evolutivos y relaciones biogeográficas entre las grandes cuencas hidrográficas situadas en el norte de América del Sur (Amazonas, Magdalena y Orinoco); Marshall (1990), Marshall y Sempere (1993) dan resultados de sus estudios de la evolución en fósiles, el estimado de tiempo de divergencia filogenética y la evolución de fauna neotropical (mamíferos) con relación a la estratigrafía, geocronología y en el contexto tectónico; Sánchez-Villagra *et al.*, (1995) proporcionan información sobre la sistemática de las tortugas del género *Chelus* y nuevas evidencias fósiles del Mioceno de Colombia y Venezuela. La Tabla 1 presenta un resumen sucinto de esta información.

3. Importancia de los peces continentales (fósiles y recientes) en la documentación de eventos histórico-geológicos. Posiblemente, los peces sean los organismos existentes o fósiles, que documentan con mayor exactitud las transformaciones históricas sufridas por las redes hidrográficas en América del Sur. Eigenmann (1920) presenta el primer trabajo sobre aspectos de la distribución histórica de peces, sus relaciones a través de la conformación de cuencas y las potenciales extinciones sufridas por efectos naturales. Este autor sugiere que la fauna ictícola existente en la región noroeste de América del Sur, es debida al efecto de extinciones masivas y recolonización de formas modernas a través de las relaciones entre las cuencas vecinas existentes. Este autor (1920, p. 26) indicó la posibilidad de una dispersión hacia el oeste de peces presentes en la región de la Cuenca del Lago de Maracaibo, previo al levantamiento de Los Andes y de la Serranía de Perijá (nótese que para ese período una gran masa de agua se abría hacia el norte proveniente del llamado paleo Amazonas-Orinoco (Figs. 3, 4A y 6). La formación de Los Andes causó un evento vicariante que fragmentó una biota dulceacuícola ampliamente dispersa al norte de América del Sur. Los fósiles encontrados en La Venta y Urumaco (Lundberg, 1997, 2005; Sabaj *et al.*, 2007) documentan exhaus-

tivamente y apoyan esta hipótesis. En este sentido este autor estuvo adelantado a las explicaciones biogeográficas de la época, la tectónica de placas y especialmente en las explicaciones sobre la distribución de especies cis-trans andinas (Albert *et al.*, 2006, Fig. 9).

Posteriormente, el trabajo de Weitzman y Weitzman (1982) representa el primer intento formal en discutir, revisar y dilucidar algunos de estos aspectos planteados originalmente para explicar los patrones de distribución en América del Sur. Ya en este período, eran conocidos los efectos de la tectónica en la conformación de las cuencas en el continente y el origen de los grandes grupos de peces “primitivos” (Osteoglossiformes y Dipnoi) con representantes sólo en América del Sur, África y Australia. También, los posibles efectos de los “refugios forestales y acuáticos” debido a glaciaciones e intrusiones marinas sobre el aislamiento y evolución de la flora, faunas terrestres y acuáticas durante el Pleistoceno hasta el Reciente.

Posteriormente, Weitzman *et al.* (1988), Vari (1988), Vari y Weitzman (1990), Lundberg (1993, 1997, 1998), Lundberg *et al.* (1998) y más recientemente Albert *et al.* (2006), Hubert y Renno (2006) y Lovejoy *et al.* (2006), Lundberg (2005) y Sabaj *et al.* (2007) presentan datos y posiblemente representan la base fundamental de las discusiones sobre las diversas hipótesis acerca del origen y evolución de la ictiofauna y los sistemas hidrográficos en el área continental suramericana.

Gran controversia sigue estando presente. Para dar un ejemplo de esto, Lundberg *et al.* (1998) indican lo siguiente:

“En la literatura sobre diversificación y biogeografía de peces neotropicales (y otros grupos) hay una prevalente y engañosa tendencia hacia la exagerada simplificación de escenarios...”

Como un ejemplo de esta aseveración, anota entre otras cosas:

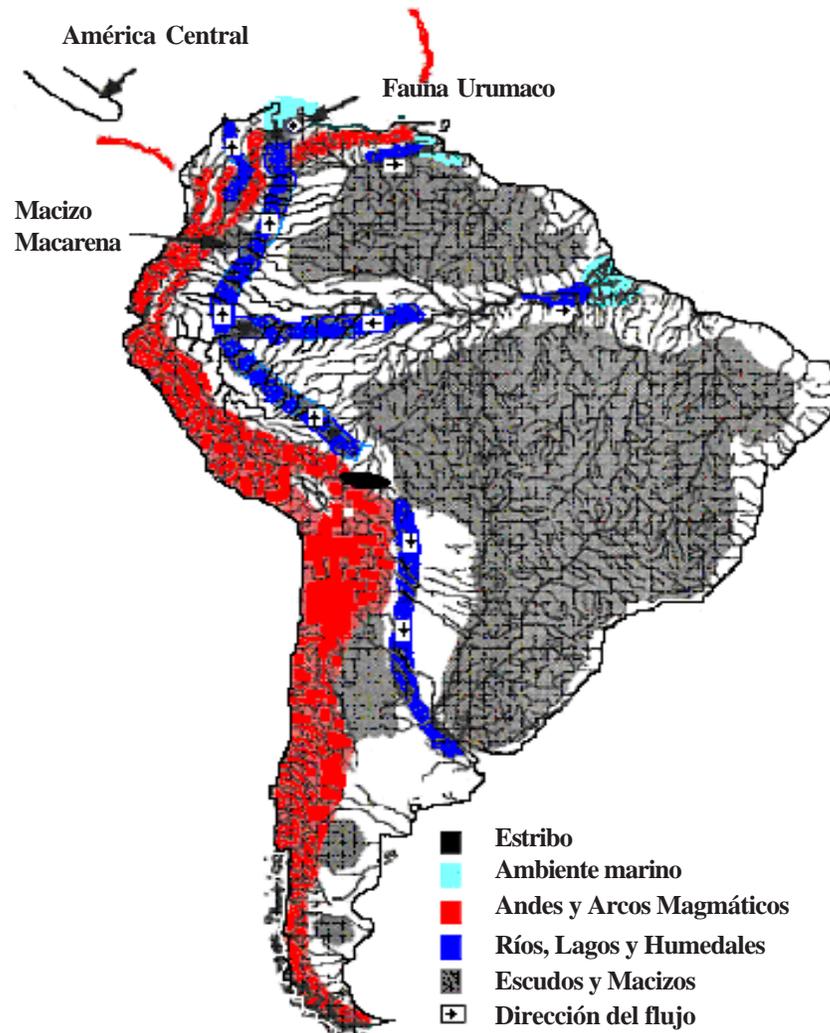


Figura 6. Paleografía y drenajes en el Terciario Tardío (10-8.0) Ma (Mioceno Tardío). Tomado y modificado de Lundberg *et al.*, (1998, Fig. 19).

“...El foco es generalmente colocado en un solo evento o fenómeno. En particular muchos autores enfatizan que el evento **final** (usualmente indicando Mioceno a Plioceno) es la elevación de los Andes tanto en la explicación de la vicariencias cis-trans andinas como en la formación de la cuenca del río Amazonas”.

Para concluir:

“...explicación que es incongruente con: (1) la historia de los peces neotropicales; (2) los Andes han estado elevándose por los menos 90 Ma; y (3) las inmensas cuencas en tierras bajas que han existido en la región occidental del Amazonas y hacia el norte de América del Sur por lo menos desde hace 67 Ma.”.

Por otro lado, la problemática de ubicar fechas en los orígenes y diversificación de grupos

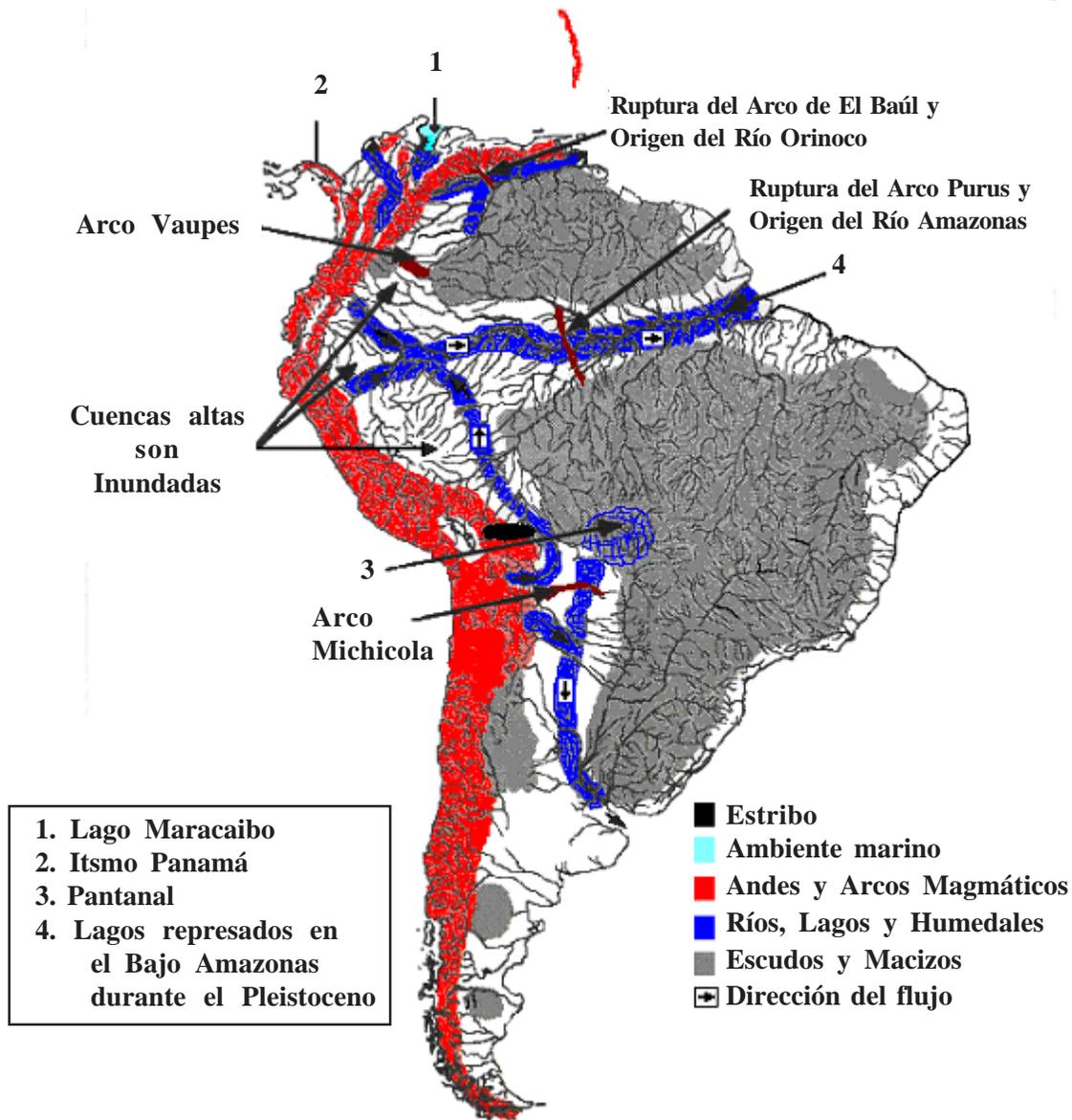


Figura 7. Paleografía y drenajes en el Terciario Tardío-Cuaternario (8.0 Ma (Mioceno Tardío- Reciente). Tomado y modificado de Lundberg *et al.* (1998).

es difícil ya sea porque: 1) la data obtenida a través de ejemplares fósiles es incompleta; ó 2) porque la obtenida a través de las investigaciones moleculares es controversial. La Tabla 2 muestra un resumen de la información obtenida a partir de la literatura existente sobre los orígenes y diversificación de la ictiofauna continental en América de Sur y notas importantes acerca de la interpretación de estos datos.

De la información presentada y discutida es claro que el origen y diversificación de la ictiofauna neotropical no se debe a un solo evento vicariante (p.ej. elevación de Los Andes) sino es el resultado de múltiples fenómenos geológicos, hidrogeológicos y climáticos que han contribuido a la conformación de una vasta y complicada red hidrográfica, la cual ha estado involucrada en un proceso de aislamiento y anastomosis durante millones de años.

Tabla 1. Resumen de información obtenida de la literatura sobre evidencias biológicas utilizadas para el soporte de hipótesis de eventos geológicos sobre movimientos y relaciones entre cuencas hidrográficas en América del Sur

| AUTOR | CUENCA/PERÍODO | DATOS BIOLÓGICOS |
|---|--|---|
| Aguilera, O. (1994) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Mioceno | Ictiofauna neógena. |
| Bocquentin-Villanueva, J. (1994) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe | Herpetofauna, Crocodylia |
| Boltovskoy, E. (1991). | Paleo-Amazonas | Foraminíferos. |
| Díaz de Gamero, M. y O. Linares. (1989) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe Formación Urumaco. Mioceno | Estratigrafía y paleontología |
| Domning, D.P. (1982). | Neotrópico. | Evolución de manatíes |
| Dyer, B. (1998). | Neotrópico. Reciente | Biogeografía histórica de peces aterínidos. |
| Eigenmann, C. (1920). | Cuenca del Río Magdalena. Presente | Distribución horizontal y vertical de peces. Extinción. |
| Flyn, J., <i>et al.</i> (1994). | Formación Honda, Paleo-Orinoco- Amazonas, Mioceno Medio | Historia de fauna neotropical, biogeografía y paleobiología. |
| Frailey, C., <i>et al.</i> (1988). | Lago Amazonas, Brasil Pleistoceno-Holoceno | Biogeografía. |
| Gayet, M. y F. Meunier (1998). | Cuenca Amazonas y Beni. Maastrichian-Paleoceno | Peces óseos (Ostariophysi). |
| Guerrero, J. (1997). | Elevación de los Andes colombianos (Formación La Venta). Mioceno | Ambientes sedimentarios. Vertebrados. |
| Hubert N. y J. Renno, (2006) | América del Sur Mioceno Tardío | Biogeografía histórica. Peces |
| Hooghiemstra, H. (1984). | Llanos Altos de Colombia 3.5 Ma | Registros de vegetación. |
| Hoom, C. (1993). | Amazonia N.O. Mioceno Téctonica de los Andes. | Palinoestratigrafía. Incursiones marinas. |
| Hoom, C. (1994)a. | Cuenca del Amazonas. Mioceno Temprano y Medio | Ambientes continentales. |
| Hoom, C. (1994)b. | Paleo-Amazonas. Mioceno Medio a Tardío | Reconstrucción de ambientes ribereños. |
| Lasso, C., <i>et al.</i> (1988). | Cuenca del Caroní, Gran Sabana, Venezuela | Ictiofauna, biogeografía, captura de ríos. |
| Lucena, C y N. Menezes (1998). | Cuenca del Magdalena y Maracaibo | Relaciones filogenéticas de peces y relaciones de cuencas vecinas. |

Tabla 1 (Cont.). Resumen de información obtenida de la literatura sobre evidencias biológicas utilizadas para el soporte de hipótesis de eventos geológicos sobre movimientos y relaciones entre cuencas hidrográficas en América del Sur

| AUTOR | CUENCA/PERÍODO | DATOS BIOLÓGICOS |
|--|---|--|
| Lorente, M. (1986) | Cuenca Orinoco Terciario Superior | Palinología y palinofacias. |
| Lundberg, J. (1993) | Cuencas continentales en África y América del Sur | Filogenia de peces y deriva continental. |
| Lundberg, J. (1997) | Cuenca del Magdalena, Mioceno. Formación La Venta. Colombia | Peces, implicaciones paleoambientales y bióticas. |
| Lundberg, J. (1998) | Neotrópico Amazonas y Orinoco | Diversificación de peces. Contexto histórico. |
| Lundberg, J. (2005) | Cuenca del Magdalena Mioceno, La Venta | Descripción de <i>B. promagdalenae</i> pez fósil |
| Lundberg, J. y B. Chernoff. (1992) | Cuenca del Magdalena Mioceno. Formación La Venta, Colombia. | Peces fósiles. <i>Arapaima</i> . Origen y diversificación. |
| Lundberg, J., <i>et al.</i> (1998) | Falcón, Formación Urumaco. Mioceno Tardío | Bagres fósiles. Estasis evolutivo y extinción. |
| Lundberg, J., <i>et al.</i> (1986) | Cuenca del Magdalena Mioceno. Formación La Venta. Colombia | Evidencia de presencia, éstasis evolutivo y extinción en la ictiofauna de América del Sur. |
| Lundberg, J., <i>et al.</i> (1998) | Ríos América del Sur. | Diversificación de Peces. Contexto histórico-evolutivo y la historia de los ríos. |
| Machado-Allison, A. (2005). | Llanos de Venezuela | Diversidad, origen, ecología, conservación de peces y ambientes acuáticos. |
| Machado-Allison, A. <i>et al.</i> (2003) | Cuenca del Río Caura. Reciente | Inventario, abundancia relativa, conservación e importancia de los peces. |
| Mago-Leccia, F. (1970) | Cuencas en Venezuela. Presente | Lista de las especies de peces. Biogeografía. |
| Marshall, L.G. y J. Lundberg. (1996) | Cuenca del Amazonas Depósitos Mioceno | Evidencia fósil. |
| Marshall, L. G. y T. Sempere (1993) | Formaciones Petaca y Yecua (Oligoceno-Mioceno) | Evidencia fósil. Paleoambientes. Fauna mamíferos. |
| Medina, V. (1976) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Terciario | Herpetofauna. Crocodylia |

Tabla 1 (Cont.). Resumen de información obtenida de la literatura sobre evidencias biológicas utilizadas para el soporte de hipótesis de eventos geológicos sobre movimientos y relaciones entre cuencas hidrográficas en América

| AUTOR | CUENCA/PERÍODO | DATOS BIOLÓGICOS |
|---|---|--|
| Montoya-Burgos, J. (2003) | Guayanas. Mioceno Escudo de Guayana | Biogeografía Histórica. Sistemática de Loricariidae. Relaciones faunísticas. |
| Nathan <i>et al.</i> , (2006) | América del Sur Mioceno | IncurSIONES marinas y transiciones dulceacuícolas. Peces neotropicales. |
| Reis, R. (1998) | Cuencas neotropicales Paleoceno/ Mioceno- Oligoceno | Relaciones filogenéticas entre especies de Callichthyidae y cladogramas de área, datos de fósiles. |
| Royo y Gómez. J. (1960) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Terciario | Vertebrados fósiles. |
| Sabaj, M., <i>et al.</i> (2007) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Formación Urumaco. Falcón, Venezuela | Peces fósiles de las familias Doradidae y Pimelodidae. Biogeografía y discusión sobre el Paleo Amazonas-Orinoco. |
| Sánchez-Villagra, M., <i>et al.</i> (1995) | Cuencas en Colombia y Venezuela. Mioceno | Paleosistemática de tortugas del género <i>Chelus</i> . |
| Sill, W. D. (1970) | Cuencas en Venezuela Sudamérica. Plioceno | Gaviales (Crocodylia). Fósiles. |
| Vari, R. (1988) | Cuencas Suramericanas | Distribución, endemismos, disgregaciones históricas y biogeografía filogenética. |
| Vari, R. y S. Weitzman, (1990) | Cuencas Suramericanas Pleistoceno | Refugios, biogeografía de peces neotropicales. |
| Weitzman, S y M. Weitzman (1982) | Cuencas América del Sur Mioceno | Peces, biogeografía, diversificación de peces. Hipótesis de Refugio Forestal. |
| Weitzman <i>et al.</i> , (1988) | Sureste del Brasil Reciente | Filogenia y biogeografía de peces de la subfamilia Glandulocaudinae. |
| Wood, R.C. (1976) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Formación Urumaco. Falcón, Venezuela | <i>Stupendemys geographicus</i> . Tortuga gigante, fósil. |
| Wood, R.C. y M. Díaz de Gamero. (1971) | Falcón/Paleo-Orinoco Paleo-Caribe. Formación Urumaco. Falcón, Venezuela | <i>Podocnemis venezuelensis</i> . Galápagos fósil. |
| Wood, R.C. y B. Patterson (1973) | Cuencas América del Sur Terciario | Tortugas (Trionychidae) fósiles. |

En la sección anterior hemos señalado brevemente que al menos cuatro de estos eventos marcaron hitos en el origen y distribución de los peces primarios de agua dulce en nuestro continente: 1) La formación de un Paleo-Amazonas-Orinoco en el Eoceno Medio y el Oligoceno Temprano (43-30 Ma). Este, drenaba la sección norte del Arco y Escudos Amazónico y de Guayana (dirección de aguas oeste-noroeste); 2) La reducción de la cuenca del Paleo-Amazonas-Orinoco en el Mioceno Temprano-Tardío (20-11.8 Ma), debido a una gran intrusión marina en dirección norte-sur que ocupaba la región noroccidental de las estribaciones de Los Andes desde Maracaibo hasta un área cercana a la cuenca del río Putumayo (Ecuador). 3) El avance y posterior retiro de las intrusiones marinas debido al levantamiento de Los Andes Colombianos (Cordilleras Oriental y Occidental) y de Venezuela (Andes y Serranías del Interior y de la Costa) durante el Mioceno (10-8 Ma.); y 4) La separación, división y desarrollo del drenajes de las cuencas del Amazonas, Magdalena, Maracaibo y Orinoco (Mioceno Tardío al Presente, 8 Ma-presente).

Como ya mencionamos las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco están en la actualidad conectadas dinámicamente a través del río o Brazo Casiquiare. Este tiene un flujo permanente hacia el sur que suministra aguas al Amazonas mediante su conexión con el Río Negro. Esta conexión es posiblemente de data reciente y pudo haberse establecido mediante un proceso erosivo, aguas arriba, de los afluentes de la cuenca del Casiquiare hasta abrir su boca en el Orinoco. Por otro lado, existen en muchas regiones (cuen-cas) de América del Sur, principalmente en tierras bajas, donde la delimitación de las cuencas es pobre (p.ej. Llanos en Venezuela y Colombia; Pantanal en Brasil) y al surgir eventos extraordinarios (p.ej. alta pluviosidad o represamiento natural de aguas abajo), se produce su conexión permitiendo el intercambio de la ictiofauna (p.ej. en los nacientes de los ríos Atabapo, cuenca del Orinoco y Río Negro, Cuenca del Amazonas).

Lundberg *et al.* (1998) plantean: ¿cómo una historia compleja de los ríos es relevante para

entender la diversificación de la ictiofauna neotropical, la distribución geográfica de los clados (grupos monofiléticos de peces) y la composición de biotas regionales o áreas de endemismos? La respuesta no es simple y mucho depende de los propios investigadores (sistemáticos, biogeógrafos, paleontólogos, paleoecólogos, etc.) trabajando en sus grupos y regiones particulares para aplicar pruebas a las hipótesis propuestas en el contexto histórico-evolutivo. Concluyen que mientras mayor sean los datos sobre los registros fósiles y la resolución de las relaciones filogenéticas entre grupos, cada vez más atrasamos (en el tiempo) las anteriores propuestas el origen de nuestra ictiofauna. Se conoce hoy día que para el Cretáceo Tardío ya existían algunos grupos neotropicales diferenciados como la Familia Lepidosirenidae (Peces pulmonados), Osteoglossiformes (cf. *Arapaima*), algunos Characiformes y varios grupos de Siluriformes (Tabla 2).

Otros aspectos de efecto local sugieren modificaciones particulares de la ictiofauna en cuencas particulares. Datos obtenidos a través del estudio de peces y otros organismos (filogenia y endemismos p.ej.) en el Escudo de Guayana (Gran Sabana) permiten discutir hipótesis del posible “basculamiento” (cambios de dirección) ocurrido en regiones de aguas altas de los ríos Caroní, Cuyuní y Río Branco (Fig. 14), (Lasso *et al.*, 1982). Estos autores sugieren varias conexiones histórico-geológica intercuen-cas para explicar la presencia de algunas especies de peces en estos ríos, que se suponen son muy antiguos y no habiendo estado bajo la influencia de los fenómenos ocurridos en áreas bajas (> 100 m).

Los autores sugieren al menos 3 períodos: 1) un basculamiento hacia el sur de las cabeceras del Caroní hacia la cuenca del río Branco en Brasil, cuenca del Amazonas; 2) un segundo basculamiento hacia el este que permitió la interconexión del Alto Caroní con las cabeceras del Cuyuní, cuenca del Essequibo (Guyana y Venezuela); y 3) finalmente la configuración actual con la unión del Alto Caroní con el resto del río Caroní y la cuenca Orinoco.

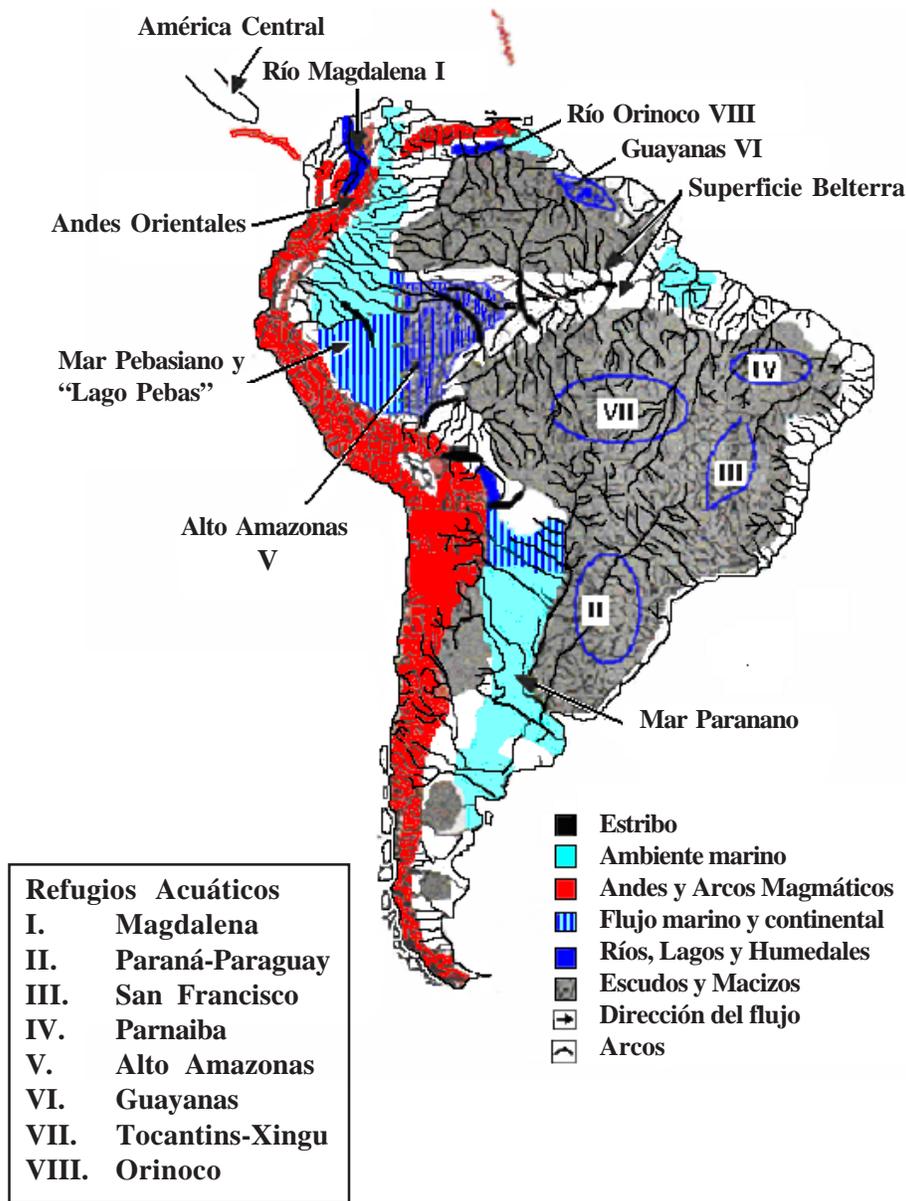


Figura 8. Áreas propuestas como refugios acuáticos (Hubert y Renno, 2006) superimpuestas al esquema propuesto por Lundberg *et al.*, (1998). Paleografía y drenajes en el Terciario Tardío (11.8-10) Ma (Mioceno Tardío). Tomado y modificado de Lundberg *et al.* (1998).

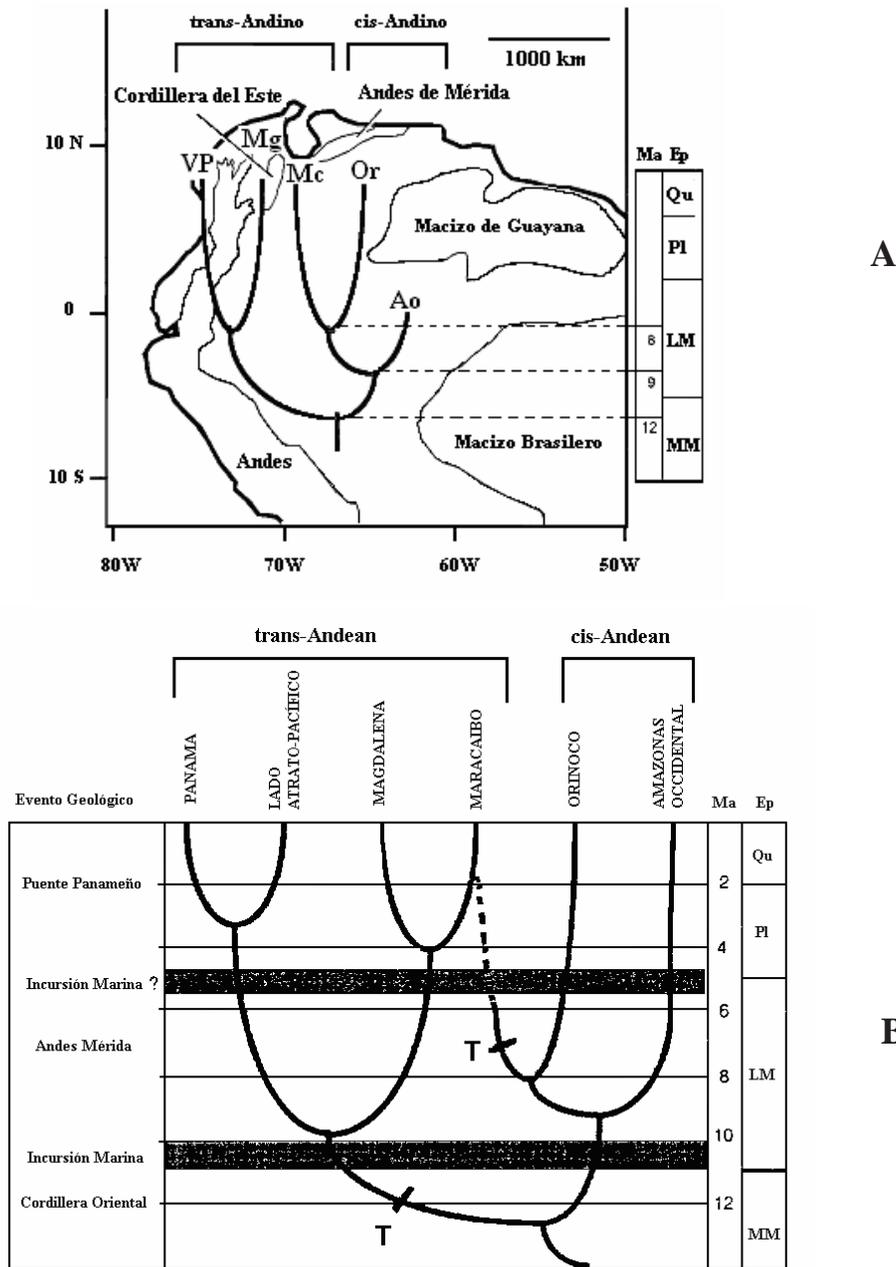


Figura 9. Modelos esquemáticos del aislamiento secuencial de las cuencas en la región nor-occidental de América del Sur resultante del tectonismo en el Mioceno (A); Modelo sintético del aislamiento de cuencas y divisiones de fauna basado en filogenias a nivel de especies y estructura de comunidades de peces de agua dulce. El levantamiento de la Cordillera del Este (~12 Ma) coloca el mínimo de edad para el aislamiento de la cuenca del Magdalena (Mg) y la vertiente pacífica (VP) de las cuencas cis-andeanas; la formación inicial del abanico amazónico (~9 Ma) coloca el mínimo de edad para la separación de las cuencas del Amazonas del oeste (Ao) y el Orinoco (Or); y el levantamiento de los Andes de Mérida (~8 Ma) coloca el mínimo de edad para la separación de la Cuenca del Lago de Maracaibo (Mc) y el Orinoco (Or). MM: Mioceno Medio; LM: Mioceno tardío; Pl: Plioceno; Qu: Cuaternario. Tomado y modificado de de Albert *et al.* (2006)

4. Algunas hipótesis sobre el origen y diversificación de la ictiofauna continental de América del Sur. Los estudios de distribución de fauna en América del Sur ha estado influenciados principalmente por datos provenientes de organismos terrestres (Hall y Harvey, 2002). Sin embargo, el reconocimiento de patrones biogeográficos congruentes de organismos terrestres y acuáticos es de gran importancia para elucidar hasta qué extensión, los eventos paleogeográficos ocurridos en el continente sean responsables de la diversidad actual (Hubert y Renno, 2006). En este contexto, numerosos autores han tratado de explicar el origen, diversificación, distribución actual y pasada de los peces primarios de agua dulce en América del Sur. Las tablas 1 y 2 documentan mucho de la ubicación de fósiles, los estudios realizados en la determinación de las mayores cuencas hidrográficas y sus transformaciones desde el Cretáceo, el origen y diversificación y filogenia de algunos grupos representativos de nuestra ictiofauna y los procesos de extinción de algunos elementos debidos a cambios en los ambientes derivado de eventos histórico-geológicos. En esta sección trataremos de hacer un compendio de aquellas hipótesis, predicciones y sugerencias que han sido planteadas para explicar el origen y diversificación de nuestra ictiofauna neotropical, en particular de las cuencas del Amazonas y Orinoco.

En un trabajo reciente, Hubert y Renno (2006) sugieren, al igual que Lundberg (1998), que la riqueza y distribución pasada y presente de peces continentales es sumamente compleja y que al menos puede explicarse mediante varias hipótesis que incluyen elementos vicariantes (disyunción de biotas ancestrales) y dispersión a través de captura de cuencas o relaciones de cuencas litorales (Tabla 3, Figuras 8 y 12). Estas son: 1) paleografía; 2) cambios hidromorfológicos o hidrogeológicos en ríos; y 3) los “museos”. Debemos notar que en algunas áreas, más de una explicación es válida debido a que las mismas han estado influidas históricamente por diversos eventos y además las “barreras” actúan diferencialmente en los diversos grupos de

organismos. Por ejemplo, los grandes ríos pueden actuar como obstáculo para la dispersión de pequeños peces y vertebrados terrestres, pero igualmente ser las vías de dispersión para los peces de grandes tallas.

4.1. Paleografía. Esta hipótesis sugiere procesos de aislamiento debidos al efecto de los arcos (paleoarcos) sobre el control y perturbación fluvial durante el Mioceno Tardío al Reciente (Ca. 8 Ma., Fig. 4A): 1) el arco de Vaupues es responsable del aislamiento de las cuencas del Orinoco y Amazonas; 2) el arco de Michicola divide las aguas del Amazonas y el sistema del Paraná-Paraguay además es responsable por el establecimiento de la región occidental del Amazonas.

De acuerdo a numerosos autores (Haffer, 1997; Horn *et al.*, 1995; Hubert y Renno, 2006; Lundberg *et al.*, 1998; Räsänen *et al.*, 1987, 1990, 1992, 1995), la elevación de los paleoarcos no solamente es responsable por la fragmentación de bosques y ríos, sino que también produjo varias cuencas sedimentarias que albergan áreas temporalmente inundables y aisladas (p.ej. las cuencas del Madre de Dios-Beni, Acre, Ucayali, Pastaza-Marañon, entre muchas otras). Hubert y Renno (2006) sugieren que estos episodios geológicos contribuyeron a la constitución de una comunidad íctica particular del Alto Amazonas, mediante especiación alopátrica y la conformación de áreas de endemismo observadas en estos ríos. Iguales ejemplos los tenemos en el Orinoco con el levantamiento de los arcos Arauca y El Baúl (Ca. 5 Ma) que influyeron en la formación de los Llanos Occidentales y Centrales en Venezuela y los innumerables ríos con características particulares que los cruzan desde Los Andes (Arauca, Cinaruco, Capanaparo, Meta, Masparro, Apure, Portuguesa, Guárico). Pocos estudios se han realizado en nuestro país para demostrar apoyo a esta potencial explicación de la alta diversidad en estas áreas. Destacamos la gran diferencia en tipo de aguas (claras, blancas y negras), de fondos (arena, fango) y sedimentos suspendidos (claros y turbios) y que albergan faunas ícticas diferentes.

Por otro lado, dado que estos ríos atraviesan vastas zonas planas y bajas, forman temporalmente “esteros” (sabanas inundadas) y caños en el período lluvioso, con características físico-químicas particulares y una biota íctica particularmente importante, ya sea como residentes permanentes o temporales de organismos asociados a los canales principales de los ríos como por ejemplo los grandes bagres comerciales (Machado-Allison, 2005; Lasso, 1996).

Esta hipótesis aporta una posible explicación del hallazgo de fauna extinta presente en otras cuencas, como por ejemplo la presencia de *Colossoma macropomum* (cachama), típico de la fauna Amazonas - Orinocense, en depósitos de la Venta en la cuenca del Magdalena hace cerca de 12 Ma. (Lundberg *et al.*, 1986). Esta especie sugiere la unión de estas cuencas previo al levantamiento de la Serranía Oriental en Colombia y el posterior aislamiento de la cuenca del Magdalena. Otro ejemplo más cercano la proviene de la presencia de esta misma especie y del “cajaro” *Phractocephalus hemiliopterus* y dorádidos en los depósitos del Mioceno Superior de Urumaco en el estado Falcón (actual cuenca del Caribe), en áreas donde hoy día no existen ríos de gran envergadura (Lundberg *et al.*, 1988, 2005; Sabaj *et al.*, 2007), lo que presupone la existencia de una gran río (Protorinoco) que drenaba hacia el Mar Caribe (Fig. 3). Estos últimos autores, discuten varios escenarios en los cuales esta involucrada la fragmentación del Paleo-Amazonas-Orinoco (Mioceno) en cinco áreas (Fig. 10), basándose en el estudio de fósiles de la formación Urumaco de las familias Doradidae y Pimelodidae, así como evidencias moleculares de relaciones filogenéticas, la presencia de especies modernas relacionadas con estos fósiles y procesos de extinción en algunos de estos sistemas.

4.2. Cambios hidromorfológicos en ríos.

Trabajos paleontológicos y biogeográficos sugieren que la diversificación a nivel de especies modernas de vertebrados terrestres y peces pre-datan el Pleistoceno (Haffer, 1969, 1997; Cracraft, 1985; Cracraft y Prum, 1988; Vari,

1988; Vari y Weitzman, 1990; Weitzman y Weitzman, 1982). Los últimos autores indican que la fauna ictícola suramericana moderna se diversificó taxonómicamente y distribuyó a través de una amplia variedad de ambientes ecológicos durante el Mioceno Tardío (25 a 2.5 Ma). De acuerdo con Lundberg *et al.* (1998), gran parte de la diversidad mostrada por los peces continentales (agua dulce) puede ser el resultado de cambios paleohidrológicos que promovieron la dispersión en biotas ancestrales y la posterior divergencia en alopatría. Esta hipótesis fue formalmente sugerida como la **Hipótesis Hidrogeológica** por Montoya-Burgos (2003), para explicar el origen y diferenciación de peces loricaroides y sus distribuciones actuales, especialmente alrededor de los Escudos de Guayana y Brasil.

Algunos ejemplos explican parcialmente las relaciones entre biotas en cabeceras de algunas cuencas mayores, como por ejemplo la presente en los ríos Paraguay (cuenca del Paraná) y Tapajoz (cuenca del Amazonas) con datos provenientes de especies de distribuciones restringidas (p.ej. Hypostominae) que sugieren un intercambio a través de las cabeceras de estas dos cuencas. Esta conexión histórica no había sido previamente documentada, pero puede estar relacionada a la ocurrencia de “captura” de cabeceras y reportado en el Paraná (Hubert y Renno, 2006; Lundberg *et al.*, 1998; Montoya-Burgos, 2003). Por otro lado, evidencias mostradas por algunos autores (Hubert y Renno, 2006; Chernoff *et al.*, 1991; Koslowsky, 1895; Lasso *et al.*, 1989; Machado-Allison *et al.*, 1999) sugieren similares explicaciones para la distribución de especies a través del sistema de los ríos Orinoco Superior-Casiquiare-Río Negro (Brasil-Venezuela); Caroní-Orinoco Inferior-Cuyuní-Essequeibo-Río Branco (Brasil-Guyana-Venezuela) (Fig. 11); Paraguay-Guaporé (Bolivia) y posiblemente la relación Atabapo-Río Negro Superior.

Por otro lado, el río Orinoco en su posición actual pudo haber roto la continuidad de un área de distribución de formas relacionadas con el Escudo de Guayana y las regiones costeras de la

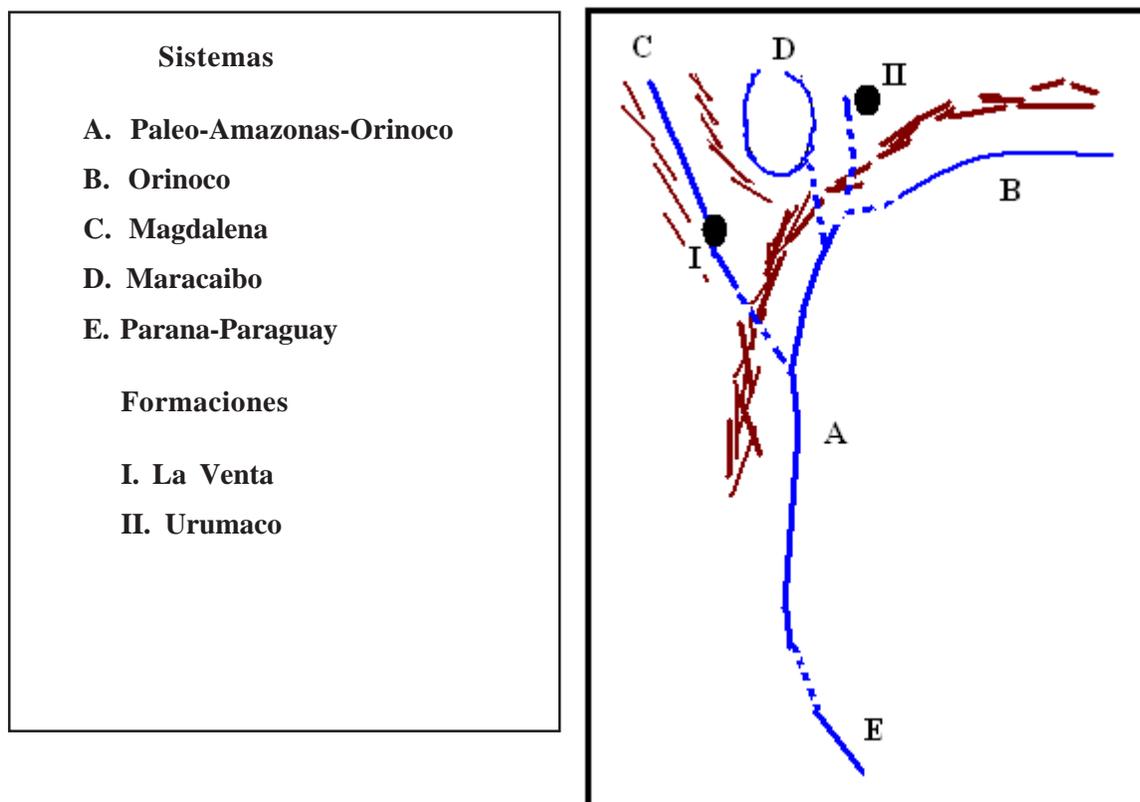


Figura 10. Fragmentación del Paleo-Amazonas-Orinoco (aprox. 8 Ma.) evidenciado por hallazgos de fósiles de peces, sus relaciones filogenéticas con especies modernas y extinciones.

Guyana. Mago (1970, 1978) sugirió un área incognita comprendida al norte del delta del Orinoco y que comprende el Río San Juan y sus afluentes. La ictiofauna presente es similar a la presente en ríos costeros de Guyana y algunos ríos menores y bajos que drenan sus aguas del Escudo Guayanés. Más recientemente, Hubert y Renno (2006) corroboran parcialmente esta relación como una posible dispersión costera (Fig. 12, ruta 4). Un ejemplo más difícil de explicar es la presencia en el río Siapa (Neblina) del género y especie monotípico y endémico *Ptytocharax rhyacophila*, un pez glandulocaudino (Xenurobryconini) cuyos más cercanos relativos se encuentran solamente en ríos que drenan Los Andes (Weitzman *et al.*, 1994).

4.3. Los “museos”. Esta hipótesis sugiere que los procesos de aislamiento y diferenciación de poblaciones ocurrieron en tierras altas durante las diferentes incursiones marinas en América del Sur, creando de esta manera “refugios” similares a los presentes en los ecosistemas terrestres. Se identifican al menos 8 regiones (Fig. 12):

1. La primera región estaría localizada al occidente de Los Andes, asociada con las cuencas del Atrato, Magdalena y Maracaibo;
2. La segunda región propuesta para el Amazonas Superior aislada del Orinoco y del Paraná alrededor de los 8 Ma. y en aislamiento de otras zonas del Amazonas medio y bajo hasta hace 5

Tabla 2. Resumen de datos fósiles y comentarios en el contexto temporal del origen y diversificación de algunos grupos de la ictiofauna neotropical en América del Sur (Modificado de: Gayet y Meunier, 1998; Lundberg, 1993; 1997; 1998).

| Grupo | Período data fósil | Comentario | Fuente |
|--|--|--|--|
| Potamotrygonidae <i>Potamotrygon</i> <i>Paratrygon</i> | Mioceno (11.8 a 10 Ma) | Fósiles en sedimentos de agua dulce en la cuenca del río Acre. Posible influencia de origen marino. | Lovejoy, 1996 Lundberg, 1997, 1998 |
| Amiidae | Aptiano-Albiano (112 a 104 Ma) | <i>Calamopleurus cylindricus</i> y <i>C. mawsoni</i> fósiles. Formación Ihlas, Brasil Evidencia de origen previo a separación de África. | Forey y Grande, 1998 |
| Lepidosirenidae <i>Lepidosiren</i> | Aptiano Tardío a Albiano (112 a 104 Ma) Fósil del Maastrichtiano (73-60 Ma) | Basado en filogenia su grupo hermano se encuentra en África. Por esta razón su divergencia ocurrió muy temprano en la historia del continente, antes de su separación de África. | Lundberg, 1998 Schultze, 1991 Gayet y Meunier, 1998 |
| Osteoglossidae <i>Arapaima</i> | Mioceno (13.5 Ma), Cretáceo Tardío Fósil del Maastrichtiano (73-60 Ma) | Osteoglósidos están presentes en América del Sur, África y Australia. Los más cercanos relativos de <i>Arapaima</i> , especies del género <i>Heterosis</i> son africanos. Fósil de especie parecido a <i>Arapaima</i> indica que el origen puede estar cercano a los 112 a 73 Ma. | Lundberg y Chernoff, 1992 Gayet y Meunier, 1998 Lundberg, 1993 |
| <i>Osteoglossum</i> | Mínimo Oligoceno | No hay evidencias directas de fósiles de <i>Osteoglossum</i> . Evidencias provienen de su grupo hermano <i>Scleropages</i> en Australia. | Lundberg, 1998 |
| Clupeoidei <i>Gasteroclupea</i> <i>Pristigaster</i> <i>Ilisha</i> | Cretáceo Tardío a Paleógeno (74 a 65 Ma) | Origen de las especies de clupeiformes de agua dulce puede remontarse a la edad que muestran algunos fósiles relacionados filogenéticamente con especies modernas. | Grande, 1985. Gayet y Meunier, 1998 Lundberg, 1998 |
| Otophysi (varios grupos) | Cenozoico (84 Ma) | Diversificación tan temprana como el Neogeno en muchos grupos de characideos. El origen del grupo, con parientes en África, debió ocurrir antes de la completa separación de los dos continentes aprox. 112 Ma. | Lundberg, 1993 |
| Characiformes: Erythrinidae | Mioceno Tardío | Fósiles de <i>Hoplías</i> (Erythrinidae) Ecuador, Perú y Colombia. Origen posible Cretáceo. Sin embargo, el origen debe remontarse a períodos tempranos de la historia continental (74 a 65 Ma) ya que los estudios filogenéticos indican que sus más cercanos relativos (<i>Hepsetus</i>) viven en África | Roberts, 1975 Lundberg, 1997 Gayet y Meunier, 1998 Lundberg, 1993 Vari, 1995 |
| Parodontidae | Mioceno (30 a 20 Ma) | Fósiles reportados de Cuenca, Ecuador. Origen de la Familia es al menos Oligoceno o Mioceno Temprano. | Roberts 1975 Lundberg, 1998 |
| Anostomidae | Mioceno (30 a 20 Ma) | Fósiles reportados de Cuenca, Ecuador. Familia es al menos Oligoceno o Mioceno Temprano. | Roberts, 1975 Lundberg, 1997, 1998 |

Tabla 2. Resumen de datos fósiles y comentarios en el contexto temporal del origen y diversificación de algunos grupos de la ictiofauna neotropical en América del Sur (Modificado de: Gayet y Meunier, 1998; Lundberg, 1993; 1997; 1998).

| Grupo | Período data fósil | Comentario | Fuente |
|---------------------------|---|---|---|
| Curimatidae | Oligoceno (30 Ma) | Fósiles de <i>Cyphocharax mosesi</i> provenientes de rocas de la cuenca del Taubaté en Brasil. La relación del género <i>Cyphocharax</i> (Curimatidae) es informativa para colocar una edad mínima del origen y diversificación de otros géneros de curimátidos y familias relacionadas: Prochilodontidae, Anostomidae y Chilodontidae. | Reis, 1998 Lundberg, 1998 Malabarba, 1998 |
| Characidae | | | |
| Serrasalminae | Maastrichtiano (70 Ma) | Origen temprano de la Subfamilia en la historia del continente. | Lundberg, 1998 Gayet y Meunier, 1998 |
| <i>Colossoma</i> | Mioceno (13.5 Ma) | Fósiles de <i>Colossoma</i> de la formación La Venta en Colombia son casi exactos a formas modernas. | Lundberg, 1997 Lundberg <i>et al.</i> , 1986 |
| Cheirodontinae | Oligoceno a Mioceno Temprano (30 a 20 Ma) | Fósil de <i>Megacheiroduon unicus</i> de la cuenca del Taubaté en Brasil. La información indica que representantes de la subfamilia pueden haberse diferenciado alrededor de 30 a 20 Ma. La presencia de especies del género <i>Cheirodon</i> en ríos a ambos lados de los Andes permite indicar que la edad es al menos Paleógeno Tardío (40 Ma). | Malabarba, 1998 Lundberg, 1998 Reis, 1998 Lundberg, 1998 |
| Bryconinae | Paleogeno a Mioceno Temprano (65 a 30 Ma) | Fósil de <i>Lignobrycon ligniticus</i> de la cuenca del Taubaté en Brasil muy cercano filogenéticamente a <i>L. myersi</i> y representantes de <i>Salminus</i> y <i>Brycon</i> colocan el origen de este grupo hacia el Paleógeno. | Malabarba, 1998 Lundberg, 1998 |
| Cynodontidae | Mioceno (13.5 Ma) | Dientes fósiles fueron encontrado en rocas de la Formación La Venta en Colombia. Por lo tanto la edad mínima para la familia es de 13.5 Ma. | Lundberg, 1997 |
| Siluriformes | Cretáceo Tardío Paleoceno Temprano (ca. 65 Ma) | <i>Andinichthys</i> , <i>Hoffsetterichthys</i> e <i>Incaichthys</i> tres fósiles descritos sin una ubicación filogenética segura todavía. Por otro lado, los mismos autores presentan otro fósil (<i>Género nuevo ind.</i>) del Cretáceo de Bolivia. Este ejemplar tiene caracteres como la placa nugal y el complejo de los radios de la aleta dorsal únicos que indican que para el final del Cretáceo (56 Ma) siluriformes altamente apomórficos se encontraban presentes. | Gayet y Meunier, 1998 Lundberg, 1998 |
| Diplomistidae Bagridae | Cretáceo tardío | Espinas fósiles provenientes de rocas en Argentina y Bolivia similares a las presentes en Diplomistidae modernos han sido encontradas. Igualmente espinas de los géneros <i>Bagrioides</i> y <i>Bagrichthys</i> (Bagridae). | Lundberg, 1998 |

Tabla 2. Resumen de datos fósiles y comentarios en el contexto temporal del origen y diversificación de algunos grupos de la ictiofauna neotropical en América del Sur (Modificado de: Gayet y Meunier, 1998; Lundberg, 1993; 1997; 1998).

| Grupo | Período data fósil | Comentario | Fuente |
|--|---|---|---|
| Pimelodidae | Cenozoico (84 Ma) | Fósiles de Heptapterinae, Pimelodinae y Pseudopimelodinae han sido reportados. Además espinas fósiles del Pleistoceno han sido identificadas como pertenecientes a <i>Pimelodella</i> y <i>Rhamdia</i> . Existen también registros de espinas de <i>Pseudopimelodus</i> provenientes de rocas del Mioceno de la | Lundberg, 1998 |
| | Mioceno (13 Ma) | cuenca del Río Acre en Perú y Brasil y de Cuenca en Ecuador. Pimelodines fósiles como <i>P. hemiliop-terus</i> , <i>B. promagdalenae</i> y <i>Pimelodus</i> han sido reportados del Mioceno La Venta en Colombia. <i>Pimelodus</i> también ha sido reportado del Mioceno Plioceno de Argentina. | Cione, 1982 Lundberg, 1997, 2005 |
| | Oligoceno (30 a 20 Ma) | Un fósil interesante es <i>Steindachneridion iheringi</i> proveniente de la cuenca del Taubaté. | Arratia y Cione, 1996 Malabarba, 1998 |
| Doradidae Centromochlidae Auchenipteridae | Cretáceo: Aptiano Tardío a Albiano (112 Ma) | Basado en las relaciones filogenéticas de estas familias (Fam. Mochokidae) de África con su grupo hermano, el origen debió ser antes de la separación completa de estos continentes (112 Ma). Espinas de doradoideos han sido reportadas del Cretáceo. Igualmente espinas y fragmentos de cráneos del Mioceno han sido ubicados en éste grupo. El fósil de Doradidae (<i>Oxydoras</i> cf. <i>niger</i>) más antiguo identificado con certeza es uno proveniente de los depósitos del Mioceno de Urumaco (Falcón, Venezuela) y de la cuenca del Río Acre en Perú. Otros fósiles <i>Doras dioneae</i> , <i>Doraops</i> cf. <i>zuloagai</i> y <i>Rhinodoras</i> cf. <i>thomersoni</i> son descritos para la misma formación y permiten discutir la separación del Paleo Amazonas Orinoco del Magdalena y Lago de Maracaibo durante el Mioceno. | Gayet y Meunier, 1998 Lundberg, 1998. Arratia y Cione, 1996 Lundberg, 1997 Aguilera, 1994 Sabaj <i>et al.</i> , 2007 |
| Loricarioidea | Cretáceo: Aptiano Tardío a Albiano (112 Ma) | Si loricarioideos son el grupo hermano de los amphiliidos de África como ha sido sugerido por De Pinna (1993) este clado Neotropical debe haberse originado antes que los dos continentes se separaran (ca. 112 Ma). La mayoría de los loricarioideos fósiles y restos espinas de Loricariidae y Callichthyidae no pueden ser asignados a ningún grupo actual. | De Pinna, 1993, 1998 Lundberg, 1998 Malabarba, 1998 |
| Callichthyidae Loricariidae Nematogenyidae | Mioceno (13.5 Ma) | Fósiles de callichthyidos cercanos a <i>Hoplosternum</i> ; loricarioideos parecidos al moderno <i>Acanthicus</i> y el monotípico <i>Nematogenys</i> se encuentran presentes en depósitos del Mioceno. Sin embargo, el fósil más informativo es <i>Corydoras revelatus</i> proveniente de la Formación Maíz Gordo del Paleoceno de Argentina. La ubicación de esta especie en el género <i>Corydoras</i> ha sido confirmada por Reis (1998) quien también discute el origen y diversificación de este grupo hacia el Cenozoico Temprano. | Lundberg, 1997 Reis, 1998 Rubilar, 1994 Cockerel, 1925 Reis, 1998 Lundberg, 1998 Marshall <i>et al.</i> , 1997 Lundberg <i>et al.</i> , 1998 |
| | Paleoceno (58.5 Ma) | | |

Tabla 2. Resumen de datos fósiles y comentarios en el contexto temporal del origen y diversificación de algunos grupos de la ictiofauna neotropical en América del Sur (Modificado de: Gayet y Meunier, 1998; Lundberg, 1993; 1997; 1998).

| Grupo | Período data fósil | Comentario | Fuente |
|---------------|---|--|-----------------------|
| Gymnotiformes | Cretáceo: Aptiano Tardío a Albiano (112 Ma) | Como grupo hermano de los Siluriformes, los peces eléctricos deben tener un origen tan antiguo como estos (Cretáceo Tardío). El único fósil conocido ha sido recientemente descrito como <i>Ellisella kirschbaumi</i> en depósitos del Mioceno de Bolivia. | Gayet y Meunier, 1991 |
| | Mioceno (13.5 Ma) | Posteriormente estos autores argumentan que este fósil es el grupo hermano de todos los peces eléctricos excepto Apterontidae, hipótesis no compartida por otros autores. | Gayet y Meunier, 1994 |
| | | Recientemente, se reanalizó el fósil y se ubica dentro de la Familia Sternopygidae. | Campos y Albert, 1998 |

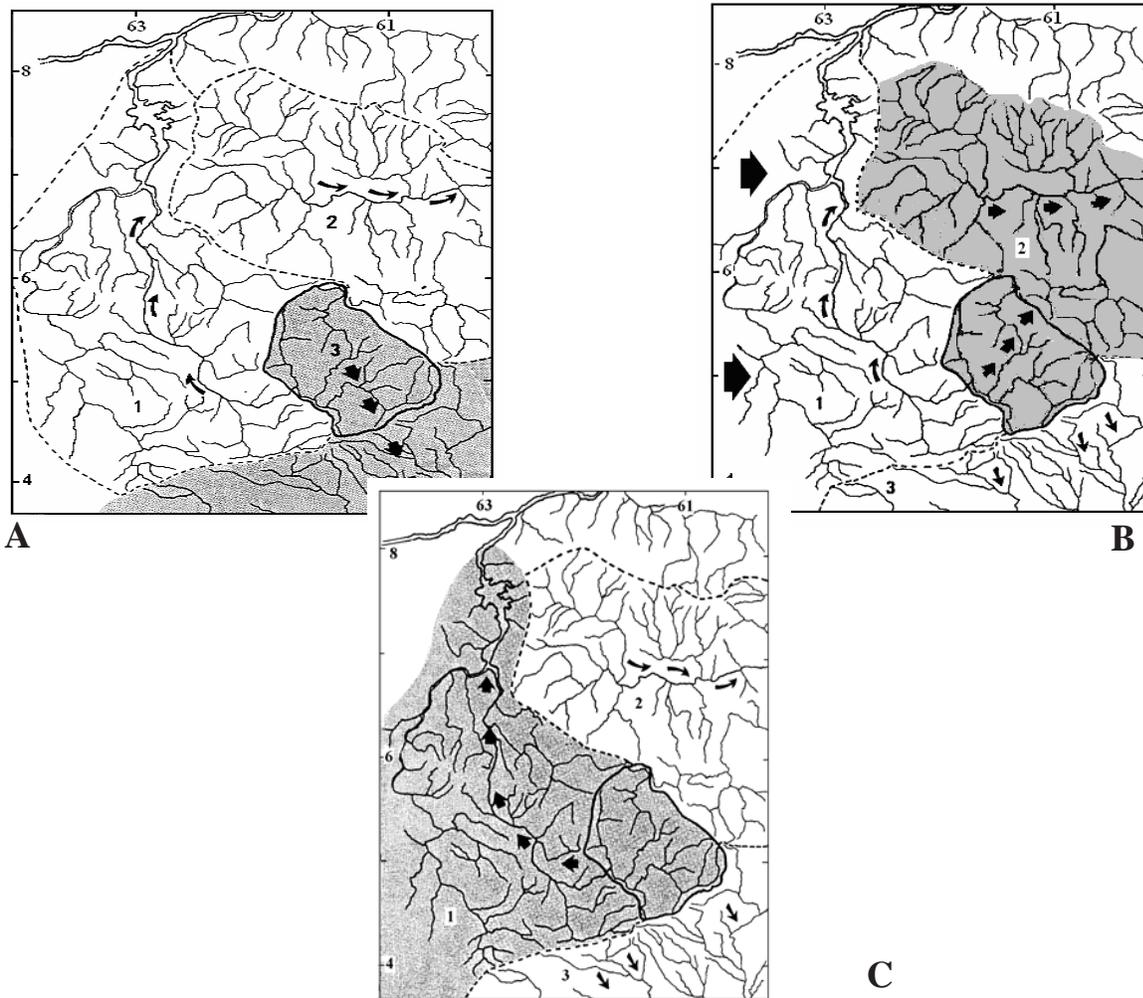
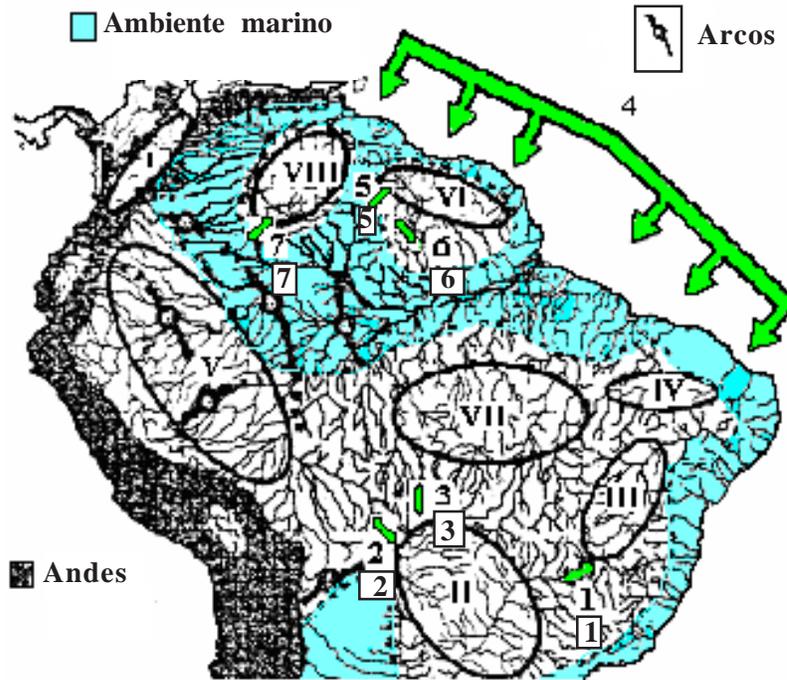


Figura 11. Hipótesis sobre el basculamiento en la región superior del Caroní para explicar la distribución de algunas especies de peces y sus relaciones con cuencas vecinas. A. Unión del Alto Caroní-Río Branco; B. Unión del Alto Caroní-Río Cuyuní; C. Unión del Alto Caroní-Bajo Caroní. Tomado de Lasso *et al.* (1982).



| Refugios | | Rutas de Dispersión | |
|----------|-----------------|---------------------|------------------------|
| I. | Magdalena | 1. | San Francisco-Paraguay |
| II. | Paraná-Paraguay | 2. | Madeira-Paraná |
| III. | San Francisco | 3. | Tapajos-Paraná |
| IV. | Parnaíba | 4. | Costanera |
| V. | Alto Amazonas | 5. | Rupununi |
| VI. | Guayanas | 6. | Trombetas-Essequibo |
| VII. | Tocantins-Xingu | 7. | Casiquire |
| VIII. | Orinoco | | |

Figura 12. Refugios dulceacuículas y rutas de dispersión propuestas. Mioceno Tardío (5 Ma).
Modificado de Hubert y Renno (2006).

Ma. No hay evidencias concretas para rechazar la posible evolución y relación de esta ictiofauna con la hipótesis del “Lago Pebas” (Fig. 4B, Mioceno Temprano a Medio);

3. Dos otros “refugios” han sido propuestos para el Escudo de Guayana debido a que el Orinoco y los ríos de las Guayanas constituyen dos

áreas de endemismos, físicamente aislados por las incursiones marinas durante el Mioceno;

4. Finalmente existen otros cuatro “refugios” postulados para el Escudo Brasileiro de edades cercanas a los 5 a 4 Ma: San Francisco y Parnaíba al este y noreste; Paraná-Paraguay al suroeste y Tocantins-Xingu al norte. Al retirarse

Tabla 3. Hipótesis sobre la diversificación de peces, eventos, procesos y predicciones (modificado de: Hubert & Renno, 2006).

| Hipótesis | Eventos | Procesos Alopátricos | Predicciones |
|----------------------|--|--|--|
| Paleogeografía | Elevación de los paleoarcos debido a la dinámica del levantamiento de los Andes | Especiación por vicariancia debido a las barreras de los paleoarcos. | Áreas a ambos lados de los paleoarcos deben incluir biotas diferenciadas y especies endémicas. |
| Ríos e Hidrogeología | Cambios hidromorfológicos. | Especiación por vicariancia debido a las barreras de grandes ríos. | Especies de amplia distribución deben estar presentes en una de las riberas de los grandes ríos y no presentes en la otra. |
| | Eventos de captura de cabeceras y rutas de dispersión debido a cambios hidromorfológicos | Especiación por dispersión y postdispersión. | Especies cercanamente relacionadas o las mismas especie debería estar presente en cabeceras contiguas unidas por rutas de dispersión históricas o actuales. |
| Museos | Incursiones marinas (Mioceno) | Especiación por vicariancia debido al aislamiento causado por las incursiones marinas. | Los ríos de tierras bajas deberían poseer un alto número de especies y nivel de endemismo bajo comparado con aquellos de tierras altas no afectados por las incursiones marinas. Presencia de refugios en ríos de tierras altas. |

el mar, las tierras bajas inundables (menor de 100 msnm) actúan como “museos”, acumulando un mayor número de especies (Nores, 1999; 2004). Los eventos vicariantes más importantes en promover esta diferenciación son las incursiones marinas en el Mioceno.

Dos predicciones deben esperarse: 1) Altos niveles de endemismo en las áreas localizadas en las tierras altas del Mioceno; y 2) Un número alto de especies en las tierras bajas contrastado con un bajo endemismo.

La hipótesis argumenta que la colonización de las tierras bajas es reciente y posterior a la última incursión marina del Mioceno (aprox. 5 Ma.). Sin embargo, la subsecuente expansión de cada especie depende de su capacidad y habilidad de dispersión. Por ejemplo, se ha demostrado que para algunos grupos de vertebrados terrestres y peces, los grandes ríos igualmente actúan como barreras para especiación alopátrica (ver atrás). En resumen, la hipótesis de los “museos” es una

de las posibles explicaciones de la gran diversidad que poseen los Llanos de Venezuela y Colombia y las tierras bajas de la Cuenca del Amazonas. Sin embargo, como lo indica Lundberg (1998), una comunidad íctica como la actual no puede explicarse por sí sola mediante un evento en particular sino que la misma documenta una variedad de eventos de diversa índole (geológicos, hidrológicos y evolutivos) aplicada a cada grupo de peces en particular, como ha sido propuesto para otros organismos (Bush, 1994; Haffer, 1997).

A pesar de lo anteriormente expuesto la gran limitante para entender a cabalidad estos patrones y los procesos que los originaron es nuestro conocimiento fragmentario sobre la ictiofauna dulceacuícola en América del Sur. Muchos autores han sugerido que posiblemente más del 30% de las especies actuales están todavía por ser descubiertas (Bohlke *et al.*, 1978; Chernoff *et al.*, 2003; Lundberg, 1998, Machado-Allison, 2005), principalmente en zonas inexploradas de las cabe-

ceras de los grandes ríos (Amazonas, Orinoco y Paraná-Paraguay), o áreas bajas (>100 m.s.n.m.) como las sabanas inundables (permanentes o temporales), bosques inundables o “varzeas” y muchos otros hábitats acuáticos particularmente interesantes como los “morichales” o “aguajales” cuyo origen geológico es muy reciente. La evidencia para la cuenca del río Orinoco (Tabla 4) muestra que para algunos grupos de peces el incremento porcentual de nuevas especies es muy alto, por lo que sería un área potencial de diversificación moderna debido a su temprana edad (Machado-Allison, 2002). Más aún, para desentrañar la evolución de estos patrones y procesos biogeográficos necesitamos también descubrir las relaciones filogenéticas entre estos organismos y de alguna manera desacelerar el deterioro sobre los ambientes acuáticos continentales (ver adelante).

5. La conservación de hábitat acuáticos en la Orinoquía venezolana. El natural desarrollo de América Latina, la extensión de sus recursos hídricos, su alta diversidad de flora y fauna acuáticas, el rápido incremento de la población humana y sus asociados problemas ambientales hacen prioritarios los esfuerzos nacionales e internacionales para conservar estos sistemas (Chernoff *et al.*, 1996, 2000, 2001, 2002, 2003; Gleick, 1998; Machado-Allison, 2005; Pringle *et al.*, 2000).

Por otro lado, es sólo de data reciente el interés mundial por garantizar fuentes de proteína, oxígeno y agua para las futuras generaciones. El desarrollo de programas, foros y simposios internacionales desarrollados en los últimos 20 años muestran tal preocupación:

“La importancia de la conservación de áreas de hábitat naturales, todavía no perturbados en América del Sur” (Chernoff *et al.*, 1996, 2001, 2003).

La Orinoquía venezolana está constituida por una extensa red hidrográfica, producto de una variada historia geológica y una compleja geografía discutido en secciones precedentes. Pocos

países en el planeta, pueden disfrutar de la riqueza de ambientes acuáticos continentales que poseemos, desde las elevadas lagunas templadas y ríos provenientes de los Andes, caudalosos ríos con cataratas y rápidos del Macizo Guayanés, ríos de aguas negras típicos de áreas anegadizas en los estados Amazonas y Bolívar, morichales y un inmenso delta. Además, importantes ecotonos se extienden a lo largo del paso de los ríos por zonas bajas de sabanas y áreas boscosas de desborde, produciendo humedales importantes reconocidos mundialmente. Por todo esto, la cuenca del Río Orinoco es reconocida como una de las más importantes de América del Sur (Lasso *et al.*, 2004; Machado-Allison, 2005; Marcano *et al.*, 2006).

La riqueza íctica en estos ecosistemas acuáticos continentales es de alto valor y contribuye a que nuestro país sea considerado como uno de los 10 países megadiversos del planeta (Aguilera *et al.*, 2003). Esta riqueza puede ser medida por su diversidad o por el número de especies que habitan esos ecosistemas. En la cuenca se han identificado más de 1000 especies (muchas endémicas) de peces como los valentones, laolaos, rayaos cajaros y tongos, corronchos y curitos, palometas y caribes, arenca, coporos, sapoaras y bocachicos, pavones y viejas, guppies y cientos de especies ornamentales (Lasso *et al.*, 2003, 2004a y b).

Asociados directamente a nuestros ambientes acuáticos también se encuentran cientos de especies de aves, reptiles y mamíferos que incluyen garzas, corococas, garzones, cotúas y zancudas, babas y caimanes, tortugas y galápagos, toninas, chiguire, dantas, manatíes y perros de agua. Es importante hacer notar que algunas de ellas como la tortuga del Orinoco (*Podocnemis expansa*) y el caimán del Orinoco (*Crocodilus intermedius*), ambas endémicas, se encuentran en peligro de extinción (Navarrete, 2003a,b; Rodríguez y Rojas-Suárez, 1995, 1999).

Marcano *et al.*, (2006) indican que esta riqueza también se puede medir por su productividad,

Tabla 4. Incremento en el número de especies de peces continentales de América del Sur incluidas en algunos grupos taxonómicos recientemente revisados (Machado-Allison, 2002).

| GRUPO | MAGO 1970 | ACTUAL | INCREMENTO % | AUTOR |
|-----------------------|--------------|--------|-----------------|--|
| Familia Anostomidae | | | | |
| <i>Leporinus</i> | 14 | 21 | 75 | Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| Familia Characidae | | | | |
| <i>Aphyocharax</i> | 2 | 4 | 75 | Taphorn y Thomerson 1991; Willink <i>et al.</i> , 2003 |
| <i>Astyanax</i> | 11 | 22 | 100 | Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Bryconops</i> | 3 | 12 | >200 | Machado-Allison <i>et al.</i> , 1993; Chernoff <i>et al.</i> , 2002, 2004 |
| <i>Ceratobranchia</i> | 0 | 2 | 200 | Chernoff y Machado-Allison, 1990 |
| <i>Creagrutus</i> | 5 | 10 | 100 | Harold <i>et al.</i> , 1994; Vari <i>et al.</i> , 1994 |
| Subfam. Serrasalminae | 24 | 35 | 73 | Fink y Machado-Allison, 1992; Machado-Allison y Fink, 1996. |
| Fam. Curimatidae | 9 | 29 | 161 | Vari, 1983, 1984, 1989; Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| Suborden Gymnotoidei | 19 | 54 | 142 | Mago-Leccia, 1994; Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| Fam. Loricariidae | 65 | 111 | 85 | Isbruker, 1980; Ferraris <i>et al.</i> , 1986; Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| Fam. Pimelodidae | 47 | 96 | 102 | Lundberg <i>et al.</i> , 1991; Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |
| Fam. Cichlidae | 31 | 54 | 87 | Kullander, 1979, 1987; Kullander <i>et al.</i> , 1992 Lasso y Machado-Allison, 2000; Taphorn <i>et al.</i> , 1997 |

su importante biodiversidad, sus complicados procesos hidrológicos o el valor económico social y cultural. En este sentido debemos decir que la producción pesquera continental venezolana (principalmente del Orinoco y sus afluentes) es de aproximadamente 50.000 toneladas anuales. Aunque ésta representa aproximadamente sólo el 13-15% de la producción pesquera nacional, la misma es de suma importancia para el beneficio y sustento de las poblaciones ribereñas en la Cuenca del río Orinoco.

Igualmente, podemos indicar que en nuestros ambientes acuáticos se han producido complejos procesos biológicos, que han resultado en una riqueza y belleza excepcional, con numerosas especies endémicas (únicas en el mundo), de complicados comportamientos reproductivos y tróficos (alimentación) y la conformación de comunidades, como por ejemplo los “morichales” y sabanas inundables, que implican en muchos casos, una alta fragilidad ante factores que afecten el equilibrio biótico y abiótico y los procesos de los

ecosistemas (López-Hernández *et al.*, 1986 a,b; Machado-Allison, 1994 a,b, 2005; Winemiller, 1989).

Al mismo tiempo, las poblaciones humanas dependen de estos mismos recursos naturales acuáticos para obtener agua potable, nutrición de tierras aptas para la agricultura y ganadería, transporte, comercio, recreación, construcción de viviendas, desarrollo de culturas tradicionales y mitos religiosos.

A pesar del alto grado dependencia humana y presión sobre nuestros ecosistemas acuáticos, los mismos se encuentran permanentemente en peligro de ser degradados o eliminados, principalmente debido a la falta de conocimiento de los organismos acuáticos y los procesos ambientales asociados. La situación actual se agrava aún más por el deterioro que sufren nuestros ambientes, producto de: a) una acelerada intervención humana sobre nuestros ríos (regulación) mediante la construcción de represas, diques, terraplenes y actividades de canalización o dragado con propó-

sitos agrícolas industriales y urbanos; b) la contaminación de los ecosistemas acuáticos proveniente de efluentes domésticos (p.ej. detergentes), agrícolas (plaguicidas), mineros (mercurio y otros metales pesados) e industriales (solventes, hidrocarburos, etc.); c) la deforestación con fines agrícolas, industriales o urbanos; d) la explotación intensiva de organismos acuáticos (sobrepesca); y e) la introducción de especies foráneas (p.ej. tilapia y camarones). Todos estos factores (únicos o combinados), ponen en peligro la calidad del agua de consumo, la vida silvestre y los recursos acuáticos venezolanos y conducen a una pérdida del patrimonio natural de la humanidad.

Mientras tanto, el nivel de atención y esfuerzo hacia la conservación de los ecosistemas acuáticos es mínimo comparado con aquellos conocidos para los ecosistemas terrestres (bosque tropical por ejemplo) y especialmente bajo, si consideramos la cantidad de recursos involucrados. Además, debemos indicar que el uso o explotación de los ecosistemas acuáticos es compatible con estrategias a largo plazo para su mantenimiento y conservación de la biodiversidad. De hecho, en numerosas ocasiones hemos argumentado que los propios esfuerzos de su conservación tendrán una consecuencia directa sobre otros ambientes como por ejemplo, la vida misma del bosque tropical.

Para lograr entonces un equilibrio razonable entre desarrollo y conservación de la biodiversidad es necesario considerar varias premisas: 1) Conocer y entender los procesos (históricos) que dieron origen a estos hidrosistemas y los organismos que poseen; 2) conocer el comportamiento actual de estos ambientes o ecosistemas, tanto desde el punto de vista biótico como abiótico; 3) considerar la importancia de los ecosistemas en términos de su biología, producción y uso por las comunidades humanas; y 4) mostrar a la sociedad qué debe hacerse para lograr un manejo adecuado del ecosistema acuático a fin de mantenerlo como un recurso sustentable. Como vemos, es de suma importancia obtener toda la información posible, desde la proveniente de las

notas de campo y ejemplares depositados en los museos (fósiles y actuales), hasta el concurso multidisciplinario de expertos en diferentes áreas del conocimiento (Geología, Paleontología, Climatología, Hidrología, Biología, Genética, Economía, etc), con el fin de integrar conocimientos y tener una visión holística de las áreas en estudio para determinar amenazas, fragilidades y fortalezas que permitan el desarrollo de planes de uso sostenible. Un ejemplo de estas acciones se produjo en 1995 en un taller sobre prioridades regionales de conservación de hábitat acuáticos en donde, según criterios de distinctividad biológica, endemismos, diversidad de ecosistemas y rareza de hábitat, la cuenca del Orinoco y sus hábitat asociados (p.ej. Llanos) han sido considerados prioritarios para el desarrollo de programas de conservación (Olson *et al.*, 1998).

Es ingenuo creer que el desarrollo futuro de nuestros países se logrará sin causar algún daño sobre nuestros ecosistemas y la pérdida de flora y fauna acuáticas. Lo que debemos garantizar es prevenir un daño innecesario o aplicar medidas modernas que garanticen su recuperación futura. Estas interrogantes solamente pueden ser respondidas mediante el estudio sostenido, el desarrollo de planes y programas ampliamente discutidos y aceptados, la formación de capital humano capaz de llevar adelante tales programas, un financiamiento permanente y la aplicación de normas (Leyes y Reglamentos) que permitan el modelaje, evaluación y puesta en práctica de acciones de mitigación y control de daños actuales o potenciales sobre los sistemas acuáticos en la Orinoquía.

6. Tendencias futuras. Trabajos desarrollados recientemente (Chernoff *et al.*, 2000, 2001, 2002, 2003; Machado-Allison *et al.*, 2002 Olson *et al.*, 1998; Pringle *et al.*, 2000) han determinado una serie de cuencas prioritarias para su estudio de acuerdo a criterios de fragilidad, amenazas, riqueza (biodiversidad) pristinidad y estabilidad. Por otro lado, Machado y Marcano (2006), Marcano *et al.* (2006) y Rodríguez *et al.* (2007) UN-ECLAC (1990 a, b, c) establecen directa o indirectamente que gran parte de la población ubi-

cada en las márgenes de los grandes ríos (p.ej. al sur de Venezuela) vive en pobreza, por lo que planes de desarrollo como el propuesto para el Eje Apure-Orinoco deben ser estudiados y tomados en cuenta. La poca atracción de nuevos empleos y la pobre inversión (recesión) observada en las áreas tradicionalmente dedicadas al desarrollo industrial, ha traído como consecuencia una migración masiva hacia la región de Guayana con la esperanza de nuevas oportunidades. Sin embargo, como Rodríguez *et al.*, (2007) indican, tres zonas están en peligro debido al rápido desarrollo en el futuro y merecen especial detalle.

Primero, los poco poblados ambientes acuáticos en el Delta los cuales pueden ser severamente impactados por el desarrollo de infraestructuras tales como dragado, canalizaciones, carreteras, recuperación “saneamiento” de tierras (ver Machado-Allison, 2005).

Segundo, el desarrollo de prospección y explotación de la Faja Petrolífera del Orinoco la cual se expande en los estados Anzoátegui, Apure, Guárico, Monagas y Delta Amacuro, en cuyas áreas se encuentra un gran número de ecosistemas acuáticos muy frágiles como los morichales, cuya función económica, doméstica y ambiental está plenamente evaluada como soporte de numerosas poblaciones rurales e indígenas. Los riesgos que trae consigo el desarrollo de esta industria han sido discutidos en algunas publicaciones (Cidiat, 1985; Machado *et al.*, 1987; González, 1986; Machado-Allison, 2005; Machado y Marcano, 2006, Marcano *et al.*, 2006; entre otros): derrames, salinización de ambientes dulceacuícolas, emisiones y efluentes tóxicos, deforestación, aumento de la sedimentación y temperatura del agua, son amenazas potenciales a ser tomados en cuenta en el manejo de esta actividad industrial por empresas conscientes de la preservación y manejo sostenible del ambiente.

Tercero, los planes de diversión de aguas del Río Caura y/o la construcción de un represa con

finés hidroeléctricos en la propia región, causará un desbalance hídrico en toda la cuenca (Machado *et al.*, 2002; Rodríguez *et al.*, 2007), a lo que suman los ya existentes: vertido de efluentes tóxicos por parte del complejo industrial ferrominero (lodos), dragado de la región baja del Orinoco, cierre del Caño Mánamo y represamiento de gran parte de los ríos provenientes de la región andina, alteración de los humedales (esteros) en los llanos. Todos ellos pueden actuar sinérgicamente amenazando y deteriorando aún más los ecosistemas acuáticos de la cuenca del Orinoco, colocando en serio peligro este gran reservorio de recursos naturales y escénicos de nuestro país.

Finalmente, es necesario advertir que los problemas mundiales sobre el derecho humano a tener agua limpia disponible y utilizable por la población y las garantías por la sobrevivencia de la fauna silvestre ha sido materia controversial entre países que comparten cuencas hidrográficas (aguas arriba y aguas abajo) (Agostinho, 1997; Gleick, 1998). Legislaciones aprobadas y utilizadas principalmente en Europa y Norteamérica (Estados Unidos y Canadá) apuntan a evitar demandas por el uso indebido de cuencas para la disposición de efluentes tóxicos o la producción de cambios fisico-químicos (transparencia, temperatura, sales disueltas, sólidos suspendidos, etc.) de las aguas. Recientemente, los Países Bajos demandaron a países del centro de Europa (p.ej. Alemania) por la contaminación histórica del Rin. Un caso similar se ha presentado en Estados Unidos y Canadá en las cuencas compartidas de los Grandes Lagos. En nuestro caso, la Orinoquía es compartida por Colombia (aguas arriba) y Venezuela (aguas abajo), pero también a través del Brazo de Casiquiare, Venezuela (aguas arriba), Río Negro (Brasil, aguas abajo) y a través del Cuyuní (Venezuela aguas arriba) Essequibo (Guyana, aguas abajo) por lo que como nación esta generación tiene una alta responsabilidad con respecto al manejo adecuado de los recursos naturales heredados por nosotros, para garantizar su conservación.

LITERATURA CITADA.

- AGOSTINHO, A. A.
1997. Qualidade dos habitats e perspectivas para a conservação (455-460). En: (De Vazzoler, Agostinho y Segatti eds). A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná. EDUEM, Nupelia, Maringa.
- AGUILERA, M. A. AZOCAR y GONZÁLEZ-JIMÉNEZ
2003. *Biodiversidad en Venezuela*. Tomos I y II. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Caracas, Venezuela.
- AGUILERA, O.
1994. Ictiofauna neógena del noroeste de Venezuela y su relación con el paleo-Orinoco y el paleo-Caribe. Tesis Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 136 pp.
- ALBERT, J., N. LOVEJOY y W. CRAMPTON
2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins. Evidence from Neotropical fishes. *Journ. South Amer. Earth Sci.*, 21: 14-27.
- ANDRIESSEN, P., K. HELMENS, H. HOOGHIEMSTRA, P. RIEZEBOS y T. VAN DER HAMMEN
1994. Absolute chronology of the pliocene-Quaternary sediment sequence of the Bogotá area, Colombia. *Quaternary Science Reviews*, v. 12:483-503.
- ARRATIA, G. y A. CIONE
1996. The record of fossil fishes of southern South America (9-72). En: *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology* (G. Arratia ed.). F. Pfeil Munchen.
- BEMERGUY, R. L. y B. SENA COSTA
1991. Considerações sobre a evolução do sistema de drenagem da Amazônia e sua relação com a arcabouço tectônico-estrutural. *Museo Paraense Emilio Goeldi, Sér. Ciências da Terra*, 3:75-97.
- BEVILAQUA, M. y J. OCHOA
2001. Conservación de la últimas fronteras forestales de la Guayana Venezolana: propuesta de lineamientos para la cuenca del Río Caura. *Interciencia*, 26(10):491-497.
- BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J.
1984. Un nuevo Nettosuchidae (Crocodylia, Eusuchia) proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. *Ameghiniana*, 21(1): 3-8.
- BOLTOVSKOY, E.
1991. Ihering's Hypothesis in the light of foraminiferological data. *Lethaia*, 24: 191-197.
- BRYANT, D. D. NIELSEN y L. TANGLEY
1997. *The last frontier forests: ecosystems and economies on the edge*. World Resources Institute. Washington, D.C. USA. 25 pp.
- BUSH, G. L.
1994. Amazonian speciation: a necessary complex model. *Journal of Biogeography*, 21: 5-17.
- CAMPBELL, K. JR., C.D. FRAILEY y J. L. ARELLANO
1985. The geology of the río Beni: Further evidence for Holocene flooding in Amazônia. *Contributions in Science*, 364:1-18.
- CAMPOS DA PAZ, R. y J. ALBERT
1998. The gymnotiform "eels" of Tropical America: a history of classification and phylogeny of South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) (401-418). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
- CHERNOFF, B., y A. MACHADO-ALLISON
1990. Characid Fishes of the Genus *Ceratobranchia* with descriptions of new species from Venezuela. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 142:261-290.
- CHERNOFF, B., y A. MACHADO-ALLISON
2005. *Bryconops magoi* and *B. collettei* (Characiformes: Characidae), two new freshwater fish species from Venezuela, with comments on *B. caudomaculatus* (Gunther). *Zootaxa*, 2005, 1094:1-23
- CHERNOFF, B., A. MACHADO-ALLISON, P. WILLINK, J. SARMIENTO, S. BARRERA, N. MENEZES y H. ORTEGA
2000. Fishes of three bolivian rivers: biodiversity, distribution and conservation. *Interciencia*, 25(6):273-283.
- CHERNOFF, B., A. MACHADO-ALLISON, F. PROVENZANO, P. WILLINK y P. PETRY
2002. *Bryconops imitator* a new species of freshwater fish from the Río Caura, Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 13 (3): 193-202.
- CHERNOFF, B., N. MENEZES y A. MACHADO-ALLISON
1996. La conservación de los ambientes acuáticos: una necesidad impostergable. *Acta Biológica Venezuelica*, 16(2): i-iii.
- CHERNOFF, B. P. WILLINK, y J. MONTAMBAULT (EDS)
2001. A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Río Paraguay Basin, Alto Paraguay, Paraguay. *Rap Bulletin of Biological Assessment*, 19. Conservation International, Washington, D.C. 156p.
- CHERNOFF, B. A. MACHADO-ALLISON, K. RISENG y J. MONTAMBAULT (EDS)
2003. A Biological Assessment of the Aquatic Ecosystems of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. *Rap Bulletin of Biological Assessment*, 28. Conservation International, Washington, D.C. 284p.

CIDIAT

1985. Descripción de las interacciones generadas por la actividad petrolera en su entorno, mimeo, 56 pp.

CIONE, A.

1982. Peces del Pleistoceno tardío de la Provincia Buenos Aires. Consideraciones biogeográficas. Circular informativa de la Asociación Paleontológica Argentina, 8:12.

COCKEREL, T. D.

1925. A fossil fish of the family Callichthyidae. *Science*, 62:317-322.

COOPER, M., F. ADDISON, R. ÁLVAREZ, M. CORAL, R. GRAHAM, A. HAYWARD, S. HOWE, J. MARTÍNEZ, J. NAAR, R. PENÁS, A. PULHAM y A. TABORDA

1995. Basin development and tectonic history of the Llanos Basin, Eastern Cordillera and Middle Magdalena Valley, Colombia. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, 79(10): 1421-1443.

CRACRAFT, J.

1985. Historical Biogeography and patterns of differentiation within the southamerican avifauna: areas of endemisms. *Neotropical Ornithology*, 36: 49-84.

CRACRAFT, J. y R. O. PRUM

1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution*, 42:603-620.

DE PINNA, M.

1993. The higher level phylogeny of the Siluriformes, with a new classification of the Order (Teleostei: Ostariophysii) Ph.D. Thesis City Univ. of New York. 422 p.

1998. Phylogenetic relationships of the Neotropical Siluriformes. Historical overview and synthesis of hypotheses (279-330). In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp

DÍAZ DE GAMERO, M.

1993. The changing course of the Orinoco River during the Neogene [abs]. *American Association of Petroleum Geologist Bulletin*, v. 77:313.

1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 123:385-402.

DÍAZ DE GAMERO, M. y O. LINARES

1989. Estratigrafía y paleontología de la formación Urumaco del Mioceno Tardío de Falcón noroccidental. 7º Congreso Geológico de Venezuela, Memorias 1:419-438.

DOMNING, D.P.

1982. Evolution of manatees: a speculative history. *J. Paleontology*, 56:599-619.

DYER, B.

1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside Family Atherinopsidae (Teleostei-Atheriniformes) (519-536). In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.

EIGENMANN, C.

1920. The Magdalena basin and the horizontal and vertical distribution of its fishes. *Indiana University Studies*, 7(47B): 21-34.

FERRARIS, C. J., JR. y F. MAGO-LECCIA

1989. A new genus and species of pimelodid catfish from the Río Negro and Río Orinoco drainages of Venezuela (Siluriformes:Pimelodidae). *Copeia* 1989 (1): 166-171.

FERRARIS, C. ISBRUKER y H. NIJSEN

1986. *Neblinichthys pillosus*, a new genus and new species of mailed catfish from the Rio Baria system, southern Venezuela (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Rev. Fr. Aquariol.*, 13:69-72.

FINK, W. y A. MACHADO-ALLISON

1992. Tree new species of pirañas from Brazil and Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 2(1):57-75.

FLYN, J. J. GUERRERO y C. SWISHER

1994. Geochronology of the Honda Group (Middle Mioceno, Colombia). In: Key, R *et al*, eds. *A History of Neotropical Fauna: Vertebrate Paleobiology of the Miocene of Tropical South America*. Washington, D.C. Smithsonian Institution Press.

FOREY, P. y L. GRANDE

1998. An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actinopterygii: Amiidae). *Zool. Journ. Linn. Soc.*, 123: 179-195.

FRAILEY, C.D., E. L. LAVINA, A. RANCY y J. P. DE SOUZA FILHO

1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazon geology and biogeography, *Acta Amazonica*, 18: 119-143.

GAYET, M.

1988. Le plus ancien crane de siluriforme: *Andinichthys bolivianensis* nov. gen. nov. sp. (Andinichthyidae nov. fam) du Maastrichtien de Tuipampa (Bolivie). *C. R. Acad. Sci.*, Paris D, 307: 833-836.

1990. Nouveaux Siluriformes du Maastrichtien de Tuipampa (Bolivie). *C. R. Acad. Sci.*, Paris II, 390: 867-872.

GAYET, M. y F. MEUNIER

1991. Première découverte de Gymnotiformes fósiles (Pisces: Ostariophysii) dans le Miocène supérieur de Bolivia. *C. R. Acad. Sci.*, Paris II, 313: 471-476.

GAYET, M. y F. MEUNIER

1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater osteichthyes of Bolivia: additions and comments (85-110). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.

GAYET, M., F. MEUNIER y F. KIRSCHBAUM

1994. *Ellisella kirschbaumi* Gallet & Meunier, 1991, gymnotiform e fósile de Bolivie et ses relations phylogenetiques au sein des formes actuelles. *Cybium*, 18(3): 273-306.

GLEICK, P.

1998. *The World's Water: The Biennial Report on Freshwater Resources*. Island Press. D.C. 307 p.

GONZÁLEZ, B. V.

1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao. Estado Anzoátegui. Tomo IV. Ecosistema Morichal. UCV-Meneven. Caracas-Venezuela.

GONZÁLEZ DE JUANA, C., J. ITURRALDE y X. PICARD

1980. *Geología de Venezuela y sus cuencas petrolíferas*. Ediciones Foninves 2 Vols. Caracas, 1031 pp.

GRANDE, L.

1985. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupoids. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 181:2.

GUERRERO, J.

1997. Stratigraphy, sedimentary environments and the Miocene uplift of the Colombian Andes (15-43) En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn eds. *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

HAFFER, G.

1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, 6: 451-476.

HAROLD, A., R. VARI, A. MACHADO-ALLISON, y F. PROVENZANO

1994. *Creagrutus hysginus* (Teleostei: Characidae) a new species of characid fish from northeastern Venezuela, Sucre State. *Copeia*, 12:363-375.

HOOGHIEMSTRA, H.

1984. Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3.5 million years: Berlin, J. Cramer, *Dissertationes Botanicae*, v. 79, 368 pp.

HOORN, C.

1993. Marine incursions and the influence of Andean Tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 105: 267-309.
- 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the Amazonas Basin (Early Miocene to early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, v. 109:1-54.
- 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, 112:187-238.

HOORN, C., J. GUERRERO, A. SARMIENTO y M. LORENTE

1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23:237-240.

HUBERT, N. y J-F. RENNO

2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33:1414-1436.

ISBRUKER, I.

1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). *Vers. Techn. Geg. Inst. Tax. Zool.* (Zool. Mus.), Univ. Amsterdam 22: 1-181.

KOSLOWSKY, J.

1895. La comunicación del Río Amazonas. *Revista del Museo de la La Plata*, Tomo VI:251-252.

KULLANDER, S.

1979. Species of *Apistogramma* (Teleostei, Cichlidae) from the Orinoco Drainage Basin, South America, with description of four new species. *Zool. Scripta*, 8(3): 69-79.
1987. A new *Apistogramma* species (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Negro in Brazil and Venezuela. *Zool. Scripta*, 13: 447-452.

KULLANDER, S. R. ROYERO y D. TAPHORN

1992. Two new species of *Geophagus* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Orinoco drainage in Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 3(4):359-375.

LASSO, C.

1996. Composición y aspectos bioecológicos de las comunidades de peces del Hato El Frío y Caño Guaritico, Llanos de Apure, Venezuela. Tesis Doctoral Universidad de Sevilla, España. 688 p.

LASSO, C. y A. MACHADO-ALLISON

2000. Sinopsis de las Especies de la Familia Cichlidae presentes en la Cuenca del Orinoco: Claves, Diagnósis e Ilustraciones. Conicit. 150 pp. + Lams.

- LASSO, C., A. MACHADO-ALLISON y R. PÉREZ
1989 (1990). Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroní) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Memoria Soc. Cien. Nat.*, IL(L), 131-134: 109-129.
- 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 Guianae*, 12:223-245.
- LASSO, C., D. LEW, D. TAPHORN, C. DO NASCIMENTO, O. LASSO, F. PROVENZANO y A. MACHADO-ALLISON
2004a. Biodiversidad ictiológica continental de Venezuela. Parte I. Lista de especies y distribución por cuencas. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.*, 159-160: 105-195.
- LASSO, C., J. I. MOJICA, J. USMA, J. MALDONADO-OCAMPO, C. DONASCIMIENTO, D. C. TAPHORN, F. PROVENZANO, Ó. M. LASSO-ALCALÁ, G. GALVIS, L. VÁSQUEZ, M. LUGO, A. MACHADO-ALLISON, R. ROYERO, C. y A. ORTEGA-LARA
2004b. Peces de la cuenca del Río Orinoco. Parte I. Lista y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana*, 5(2):95-118.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, I., M. NIÑO, L. GARCÍA, M. SOSA y F. TOVAR
1986a. Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela). I. Entradas y salidas de materiales. *Acta Cient. Venez.*, 37:174-181.
1986b. Balance de elementos en una sabana inundable (Módulo Experimental de Mantecal, Edo. Apure, Venezuela). II. Balances de entradas y salidas. *Acta Cient. Venez.*, 37:182-184.
- LORENTE, M.A.
1986. Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela. *Dissertationes Botanicae*, band 99, J. Cramer, Berlin, 222 p.
- LOVEJOY, T. E.
1980. A projection of species extinction. En: G.O. Barney Ed. The Global 2000 Report to the President. Entering the Twenty-First Century, Council of environmental Quality, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
1981. Prepared Statement. En: Tropical Deforestation an Overview. The role of International Organizations, the role of Multinational Organizations. Hearing before the Subcommittee of International Organizations of the Committee of Foreign Affairs. House of Representatives, 96th Congress. Washington, D.C.
- LOVEJOY, N.
1996. Systematics of myliobatoid elasmobranch: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of the neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zool. J. Lin. Soc.*, 117:207-257.
- LOVEJOY, N., J. ALBERT y W. CRAMPTON
2006. Miocene marine incursions and marine freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journ. South Amer. Earth. Sci.*, 21:5-13.
- LUCENA, C. y N. MENEZES
1998. A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestorhynchidae (Teleostei: Ostariipphysi: Characiformes) (261-278). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
- LUGO, A.
1994. Estimating reductions in the diversity of tropical forest species (58-70). En: E.O. Wilson, ed. *Biodiversity*. National Academy Press.
- LUNDBERG, J.
1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problems with a paradigm. (156-199). En: *Biological relationships between Africa and South America* (P. Goldblatt, ed). Yale University Press, New Haven.
1997. Fishes of La Venta fauna: additional taxa, biotic and palaeo-environmental implications. (67-91). En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn eds. *Vertebrate paleontology in the neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
1998. The temporal context for the diversification of Neotropical fishes. (49-68). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
2005. *Brachyplatystoma promagdalenae*, new species, a fossil goliath catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from the Miocene of Colombia, South America. *Neotropical Ichthyology*, 3(4):597-605.
- LUNDBERG, J. y B. CHERNOFF
1992. A fossil of the Amazonas fish *Arapaima* (Teleostei, Arapaimidae) from the Miocene La Venta fauna of Colombia, South America. *Biotropica*, 24(1):2-14.
- LUNDBERG, J., O. LINARES, P. NASS y M. E. ANTONIO
1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae: Siluriformes) from the Late Miocene Urumaco formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8(2):131-138.

- LUNDBERG, J., A. MACHADO-ALLISON y R. F. KAY
1986. Miocene characid fishes from Colombia: evidence for evolutionary stasis and extirpation in the South American ichthyofauna. *Science*, 234: 208-209.
- LUNDBERG, J., L. MARSHALL, J. GUERRERO, B. HORTON, M. CLÁUDIA, S. MALABARBA y F. WESSELINGH
1998. The stage of neotropical fish diversification: a history of tropical south American rivers. (13-47). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
- LUNDBERG, J. P. NASS y O. CASTILLO
1991. Clave para la identificación de los Pimelodidae comerciales de Venezuela. Mimeo, IZT-UCV. 45 p.
- MACHADO-ALLISON, A.
1992. Larval ecology of the Orinoco River (45-59). En: W. Hamlett (ed) *Reproduction in South American Vertebrates*. Springer-Verlag.
1993. *Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural*. CDCH-UCV, Caracas, 144p.
1994a. Factors affecting fish communities in the flooded plains of Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica*, 15(2): 59-75.
1994b. Los Esteros de las Zonas Inundables de Venezuela: I. Ictiofauna y Conservación. *Tribuna del Investigador*, 1(2): 76-89.
2002. Biodiversidad, importancia y conservación. *Boletín Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*, Vol. LXII(2):31-47.
2005. *Los peces de los Llanos de Venezuela: Un Ensayo sobre su Historia Natural*. CDCH-UCV, Caracas. 222 pp.
- MACHADO-ALLISON, A., O. BRULL y C. MARRERO
1987. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas hidrográficas de los ríos Caris y Pao, Edo Anzoátegui. Sección Fauna Acuática. UCV-Menvenven. 80 pp.
- MACHADO-ALLISON, A. B. CHERNOFF, F. PROVENZANO, P. WILLINK, A. MARCANO, P. PETRY y B. SIDLAUSKAS
2002. Identificación de áreas prioritarias para conservación en la cuenca del Río Caura. Estado Bolívar, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 22(3-4):37-65.
- MACHADO-ALLISON, A. B. CHERNOFF, F. PROVENZANO, P. WILLINK, A. MARCANO, P. PETRY, B. SIDLAUSKAS y T. JONES
2003. Inventario, abundancia relativa, diversidad e importancia de los peces de la Cuenca del Río Caura, Estado Bolívar, Venezuela (160-171). En: *A Biological Assessment of the Caura River Basin, Bolívar State, Venezuela. Rap Bulletin of Biological Assessment*, 28. Conservation International, Washington, D.C. 284p.
- MACHADO-ALLISON, A. y W. FINK
1996. *Los Peces Caribes de Venezuela: Diagnosis, claves y aspectos ecológicos y evolutivos*. CDCH-Univer. Central de Venezuela, Caracas, 149 pp.
- MACHADO-ALLISON, A. F. MAGO-LECCIA, O. CASTILLO, R. ROYERO, C. MARRERO, C. LASSO y F. PROVENZANO
2005. Lista de las especies de peces reportadas en los diferentes cuerpos de agua de los Bajos Llanos de Venezuela. pp:191-200 En: (A. Machado-Allison, Ed.) *Los peces de los Llanos de Venezuela: Un Ensayo sobre su Historia Natural*. CDCH-UCV, Caracas.
- MACHADO-ALLISON, A. y A. MARCANO
2006. Estudio Socio Ambiental Específico para la Ubicación de la Refinería de Cabruta: Fauna Acuática. Informe Final Proyecto Cabruta. Fundación UCV-PDVSA. Mimeo, 121 pp + Anexos.
- MAGO-LECCIA, F.
1970. Lista de los peces de Venezuela incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Minist. Agricultura y Cría, Oficina Nacional de Pesca, Caracas, pp.
1978. *Los Peces de Agua Dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven. Caracas, 35p.
1994. *Electric fishes of the continental waters of America*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Vol. XXIX, 207 p. tables.
- MALABARBA, M.
1998. Phylogeny of fósil Characiformes and palaeobiogeography of the Tremembé formation. Sao Paulo, Brazil (69-84). In: *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
- MARCANO, A. L. MESA, J.C. PAZ y A. MACHADO-ALLISON
2006. Adiciones al conocimiento y conservación de los peces del Sistema Aguaro-Guariquito y Río Manapire, cuenca del Río Orinoco, estado Guárico, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* (en prensa).
- MARSHALL, L.
1990. The fossil record and estimating divergence times: maximum divergence times and the importance of reliable phylogenies. *Journal of Molecular Evolution*, 30: 400-408.

- MARSHALL, L.G. y J. LUNDBERG
1996. Technical Comment: Miocene Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science*, 237:123-124.
- MARSHALL, L. G., T. SEMPERE y M. GAYET
1993. The Petaca (Late Oligocene-Miocene) and Yecua (Late Miocene) formations of the Subandean Chaco basin, Bolivia and their tectonic significance. *Document Laboratoire Geologie Universite Lyon*, 125:291-301.
- MARSHALL, L y T. SEMPERE
1993. Evolution of Neotropical Cenozoic Land Mammal Fauna in its geochronologic, stratigraphic, and tectonic context. (329-392). En: *Biological relationships between Africa and South America* (P. Goldblatt, ed). Yale University Press, New Haven.
- MARSHALL, L., T. SEMPERE y R. F. BUTLER
1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Paleocene of South America. *Journ. South. Amer. Earth Sci.*, 10:49-70.
- MEDINA, C. J.
1976. Crocodilians from the late Tertiary of north-western Venezuela: *Melanosuchus fisheri* sp nov. *Breviora*, 438:1-14.
- MIRANDA, M.U., A. BLANCO, L. HERNÁNDEZ, J. OCHOA y E. YERENA
1998. *No todo lo que brilla es oro. Hacia un nuevo equilibrio entre conservación y desarrollo en las últimas fronteras forestales en Venezuela*. World Resources Institute, Washington, D.C. 81 pp.
- MITTERMEIER, R. A., G. P. ROBLES y M. C. GOETTSCHE
1997. *Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo*. Cemex y Agrupación Sierra Madre. SC. México. 501 pp.
- MITTERMEIER, R. A., N. MYERS y G. P. ROBLES
1998. *Hotspots*. Cemex y Agrupación Sierra Madre. SC. México. 430 pp.
- MONTOYA-BURGOS, J.
2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes:Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology*, 12:1855-1867.
- NAVARRETE, L. F.
2003a. El Caimán del Orinoco *Crocodylus intermedius*. Colección Econatura, Serie Especies en Extinción. Rayuela, Taller de Ediciones, Caracas, 36 p.
2003b. La Tortuga del Orinoco. Colección Econatura, Serie Especies en Extinción. Rayuela, Taller de Ediciones, Caracas, 36 p.
- NORES, M.
1999. An alternative hypothesis to the origin of Amazonian bird diversity. *Journ. Biogeography*, 26:475-485.
- NORES, M.
2004. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 149-161.
- OLSON, D., E. DINERSTEIN, P. CANEVARI, I. DAVIDSON, G. CASTRO, Y. MORISSET, R. ABELL y E. TOLEDO (EDS)
1998. Freshwater biodiversity of Latin America and the Caribbean: A conservation assessment. America Verde Publ. Biodiversity Support Program, Washington, D.C. 70 p.
- ORTEGA, J.A., V. ERVE y Z. DE MORENO
1987. Formación Guafita: Nueva unidad litoestratigráfica del Terciario en el subsuelo de la cuenca de Barinas-Apure, Venezuela Suroccidental. *Boletín Sociedad Venezolana de Geología*, 31:9-35.
- PRINGLE, C., F. SCATENA, P. PAABY-HANSEN y M. NUÑEZ-FERRERA
2000. Riverine conservation in Latin America and the Caribbean (41-77). En: *Global Perspectives on River Conservation; Science, Policy and Practice*. P.J. Boon, B. R. Davies and G. E. Petts (eds). John Wiley and Sons Ltd.
- RÄSÄNEN, M.E., J.S. SALO y R. KALLIOLA
1987. Fluvial perturbation in the western amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science*, 238, 1398-1401.
- RÄSÄNEN, M.E., J.S. SALO, H. JUNGNER y L.R. PITTMAN
1990. Evolution of the western amazon lowland relief impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova*, 2: 320-332.
- RÄSÄNEN, M., R. NELLER, J.S. SALO y H. JUNGNER
1992. Recent and ancient fluvial deposition systems in the amazonian foreland basin, Peru. *Geological Magazine*, 129:293-306.
- RÄSÄNEN, M. E., A.M. LINNA, J.C.R. SANTOS y F.R. NEGRI
1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269:386-390.
- RAVEN, P.
1986. *World Resources*. Basic Books, NY. 353 pp.
- REIS, R.
1998. Systematics, biogeography and the fossil record of the Callichthyidae. A review of the available data (351-362). En: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* (Malabarba, Reis, Vari, Lucena & Lucena eds). Edipucrs, Porto Alegre. 603 pp.
- ROBERTS, T. R.
1975. Characoid fish teeth from deposits in the Cuenca Basin, Ecuador. *J. Zool. London*, 175:259-271.
- ROD, E.
1981. Note on the shifting course of the ancient Río Orinoco from Late Cretaceous to Oligocene time. *Geos*, 26:54-56.

- RODRÍGUEZ, A.M., K. WINEMILLER, W. LEWIS, y D. TAPHORN**
 2007. The freshwater habitats, fishes and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 10(2):140-152.
- RODRÍGUEZ, J. P. y F. ROJAS-SUÁREZ**
 1995. *Libro Rojo de la fauna venezolana*. Provita-Fund. Polar-Wildlife Conservation Society-Profauuna (Marnr)-IUCN, Caracas, Venezuela. 444 pp.
- RODRÍGUEZ, J. P. y F. ROJAS-SUÁREZ.**
 1999. *Libro rojo de la fauna venezolana*. Editorial Exlibris, Caracas, Venezuela. 472 p.
- ROYO Y GÓMEZ, J.**
 1960. Los vertebrados de la Formación Urumaco, Estado Falcón. Ministerio de Minas e Hidrocarburos de la República de Venezuela. Memoria del Tercer Congreso Geológico Venezolano, Tomo II: 506-510.
- RUBILAR, A.**
 1994. Diversidad ictiológica en depósitos miocenos de la Formación Cura-Medellín, Chile (37-39° S): implicaciones paleogeográficas. *Rev. Geol. de Chile*, 21(1):3-29.
- SABAJ, M. O. AGUILERA y J. LUNDBERG**
 2007. Fossil carfishes of the families Doradidae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) from the Miocene Urumaco Formation of Venezuela. *Proc. Acad. Nat. Scien. Philadelphia*, 256:157-194.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. O LINARES y A. PAOLILLO**
 1995. Consideraciones sobre la sistemática de las tortugas del género *Chelus* (Pleurodira:Chelidae) y nuevas evidencias fósiles del Mioceno de Colombia y Venezuela. *Ameghiniana*, 32(2):3-29.
- SILL, W. D.**
 1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusión de la gaviales sudamericanos. *Ameghiniana*, 7:151-159.
- SCHULTZE, H. P.**
 1991. Lungfish from El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucía (Early Paleocene) formations of southcentral Bolivia (441-448). En: Fósiles y Faccies de Bolivia. *Rev. Tec. Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12.
- TAPHORN, D., R. ROYERO, A. MACHADO-ALLISON y F. MAGO-LECCIA**
 1997. Lista actualizada de los peces de agua dulce de Venezuela (57-100). En: (La Marca, Ed.) *Vertebrados de Venezuela, fósiles y vivientes*. Museo de Ciencias de Mérida, Venezuela.
- TAPHORN, D. y J. THOMERSON**
 1991. Un characido nuevo *Aphyocharax colifax* de las cuencas de los ríos Caroní y Caura en Venezuela. *Rev. Cienc. y Tec. Unellez*, (1-2): 113-115.
- UNITED NATIONS ECONOMIC COMISION FOR LATIN AMERICA AND THE CARIBBEAN (UN-ECLAC)**
 1990a. *Latin America and the Caribbean: Inventory of water resources and their use*. Vol. I: Mexico, Central America and the Caribbean. Santiago de Chile, Chile. 120 p.
 1990b. *Latin America and the Caribbean: Inventory of water resources and their use*. Vol. II. South America. Santiago de Chile, Chile. 130 p.
 1990c. *Latin America and the Caribbean: Inventory of water resources and their use*. Planning, Hazards and Pollution. Santiago de Chile, Chile. 115 p.
- VARI, R.**
 1983. Two new species of the genus *Curimata* (Pisces: Curimatidae) from Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 11(4):27-44.
 1984. Systematics of the neotropical characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contr. Zool.*, 400: 1-36.
 1989. A Phylogenetic Study of the neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contr. Zool.*, 471: 1-71.
 1988. The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemisms and phylogenetic biogeography. (343-377). En: P.E. Vanzolini y W.R. Heyer (eds). *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciencias: Rio de Janeiro. Brasil.
 1995. The Neotropical fish family Ctenolucidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and infrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithsonian Contr. Zool.*, 564:1-97.
- VARI R., A. HAROLD, C. LASSO y A. MACHADO-ALLISON**
 1994. *Creagrutus lepidus* a new species from the Rio Aroa system, Yaracuy State, Venezuela (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Ichth. Explor. Freshwaters*, 4 (4): 41-56.
- VARI, R. y S. H. WEITZMAN**
 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America (381-394). In: *Vertebrates in the Tropics* (G. Peters and R. Hutterer eds.) Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- VEILLON, J.**
 1981. Las deforestaciones en la región de los llanos occidentales de Venezuela (1950-1975). *Revista Forestal Venezolana*: 199-206.
- WEITZMAN, S. H., S. FINK, A. MACHADO-ALLISON y R. ROYERO**
 1994. New genus and new species of glandulocaudine (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. *Ichth. Explor. Freshwaters*, 5(1): 45-64.

WEITZMAN, S. H., N. A. MENEZES y M. J. WEITZMAN

1988. Phylogeny and biogeography of the Glandulocaudini (Teleostei: Characiformes: Characidae) with comments on the distributions of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil (379-427). In: Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns (P. Vanzolini y W. R. Heyer eds.). Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro, Brasil.

WEITZMAN S. H. y M. WEITZMAN

1982. Biogeography and evolutionary diversification in neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. (403-422). In: *Biological diversification in the tropics* (G.T. Prance ed.) Columbia Univ. Press. N.Y.

WILLINK, P.W., B. CHERNOFF, A. MACHADO-ALLISON, F. PROVENZANO y P. PETRY

2003. *Aphyocharax yekwanae*, a new species of bloodfin tetra from Guyana Shield of Venezuela (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Ichth. Explor. Freshwaters.*, 14(1):1-8.

WILLINK, P., O. FROELICH, A. MACHADO-ALLISON, N. MENEZES, O. OKAYAWA, A. CATELLA, B. CHERNOFF, F. LIMA, M. TOLEDO-PIZA, H. ORTEGA, A. ZANATA y R. BARRIGA

2000. Fishes of the Rios Negro, Negrinho, Taboco, Aquidauana, Taquari and Miranda, Pantanal, Brasil: Diversity, Distribution, critical habitats and value (63-81). In: P. Willink *et al.*, Eds. *A Biological Assesement of the Aquatic Ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil*. Rap Bulletin of Biological Assesement, 18. Conservation International, Washington, D.C.

WINEMILLER, K.

1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

WOOD, R. C.

1976. *Stupendemis geographicus* the world's largest turtle. *Breviora*, 436:1-31.

WOOD, R. C. y M. L. DÍAZ DE GAMERO

1971. *Podocnemis venezuelensis*, a new fossil pelomedusid (Testudines, Pleudira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. *Breviora*, 376: 1-23.

WOOD, R.C. y B. PATTERSON

1973. A fossil Trionychid turtles from South America. *Breviora*, 405:1-10.