

APLICACIONES DE LA PANBIOGEOGRAFÍA DE PIMELÓDIDOS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE ÁREAS PRIORITARIAS DE CONSERVACIÓN EN HUMEDALES NEOTROPICALES

Aura Cristina Silvera* y Ana Bonilla

Laboratorio de Ictiología, Centro Museo de Biología de la UCV (CMBUCV), Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. *2021.silvera@gmail.com

RESUMEN

Este estudio aborda la urgente necesidad de identificar áreas prioritarias de conservación en humedales neotropicales amenazados. Emplea la panbiogeografía, analizando la distribución de 118 especies de bagres pimelódidos a través de 10 cuencas hidrográficas principales, como una herramienta innovadora. Utilizando Árboles de Tendido Mínimo (ATM) y Análisis de Parsimonía de Endemismos (PAE), la investigación encontró la mayor riqueza de especies en las cuencas del Amazonas, La Plata y Orinoco. El ATM identificó el Amazonas, el Orinoco y la Costa Pacífica de Colombia/Panamá como nodos panbiogeográficos clave, indicando conexiones bióticas históricas significativas. El PAE además señaló dos áreas primarias de endemismo: (Magdalena + Costa Caribe) y (Amazonas + Orinoco). El estudio concluye que las vastas y biodiversas cuencas del Orinoco y Amazonas son áreas prioritarias cruciales para la conservación, esenciales para proteger la biota acuática, incluyendo los Pimelódidos, y sus servicios ecosistémicos, demandando estrategias de protección integrales.

Palabras clave: Panbiogeografía, Bagres, Conservación, Humedales Neotropicales, Áreas de endemismo.

Applications of the Panbiogeography of Pimelodids for Identifying Priority Conservation Areas in Neotropical Wetlands

ABSTRACT

This study addresses the urgent need to identify priority conservation areas in threatened Neotropical wetlands. It employs panbiogeography, analyzing the distribution of 118 species of pimelodid catfishes across 10 major watersheds, as an innovative tool. Using Minimum Lay Trees (MLT) and Parsimony Analysis of Endemism (PAE), the research found the highest species richness in the Amazon, La Plata, and Orinoco basins. The MTA identified the Amazon, the Orinoco, and the Pacific Coast of Colombia/Panama as key panbiogeographic nodes, indicating significant historical biotic connections. The PAE also identified two primary areas of endemism: (Magdalena + Caribbean Coast) and (Amazon + Orinoco). The study concludes that the vast and biodiverse Orinoco and Amazon basins are crucial priority areas for conservation, essential for protecting aquatic life, including Pimelodids, and their ecosystem services, requiring comprehensive protection strategies.

Keywords: Panbiogeography, Catfish, Conservation, Neotropical Wetlands, Areas of Endemism.

INTRODUCCIÓN

La creciente presión sobre los ecosistemas a nivel mundial ha promovido el desarrollo e implementación de metodologías que permitan determinar aquellas áreas prioritarias de conservación, como estrategias para la protección y conservación efectiva de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos. En este sentido, la Biogeografía de la Conservación, entendida como la aplicación de principios, teorías y análisis biogeográficos, relacionados con la dinámica de distribución de los taxa, individual y colectivamente, a problemas relacionados con la conservación de la biodiversidad (Whittaker *y col.*, 2005), representa el enfoque que permite apuntar aquellas áreas o regiones con necesidad de conservación.

La región Neotropical se caracteriza por la presencia de cuencas hidrográficas que marcan una significativa diferencia a nivel mundial en cuanto a biodiversidad, principalmente al sur del continente, definidas por los grandes ríos Amazonas, Orinoco y Paraná-Paraguay (llamado también La Plata), junto a otras de menor envergadura pero también importantes en toda la región. En estas cuencas se ha estimado que coexisten alrededor de 6.080 especies válidas de peces de agua dulce (Albert *y col.*, 2020). Dentro de ella, las cuencas de los ríos Orinoco, Amazonas y la cuenca de La Plata, contienen una enorme riqueza, lo que hace a la región una de las más importantes del mundo, ideal para explorar los procesos que han generado tal biodiversidad, donde los peces de agua dulce representan un buen modelo para estos estudios (Cardoso, 2020). La mayoría de las especies de estos peces pertenecen a cinco órdenes (Figura 1): Siluriformes (bagres), Characiformes (tetras, pirañas), Cyprinodontiformes (*killifishes*, rivulíidos), Cichliformes (cíclidos) y Gymnotiformes (peces eléctricos neotropicales) (Albert *y col.*, 2020).

Los bagres de la Familia Pimelodidae representan un excelente caso de estudio para explorar procesos biogeográficos, por su condición de peces de agua dulce primarios, endémicos del Neotrópico. Estos bagres están localizados entre Sur América y Panamá (Armbruster, 2011), con una distribución cis y transandina (Lundberg y Littmann, 2003; Villa-Navarro y Acero, 2017; Torrico *y col.*, 2020). En el presente trabajo se evalúa el uso de la panbiogeografía como método de la Biogeografía Histórica, aplicado sobre un grupo de bagres dulceacuícolas pertenecientes a la Familia Pimelodidae, ampliamente distribuidos en los humedales neotropicales, como herramienta innovadora para la identificación o determinación de estas áreas prioritarias. A través del análisis de los patrones biogeográficos históricos y actuales de esta familia, se busca delimitar regiones de alta relevancia biológica que reflejen la singularidad y la necesidad de protección de los humedales que albergan.

MATERIALES Y MÉTODOS

Luego de la revisión y comparación entre las listas del Catálogo de Peces en Línea de Eschmeyer (Fricke *y col.*, 2024), Fishbase, y publicaciones científicas sobre cambios en la taxonomía del grupo, en el presente estudio se trabajó con 118 especies agrupadas en 31 géneros, distribuidos en 10 cuencas hidrográficas del Neotrópico. Se realizó una estimación directa de la riqueza de especies (número de especies por cuenca) y se recopiló información sobre las especies en posible riesgo a nivel continental. Los análisis panbiogeográficos incluyeron Árboles de Tendido Mínimo (ATM) y Parsimonia de Endemismos (PAE).

Matriz de datos Cuenca x Taxón. Para este estudio se construyó una matriz de datos de presencia(1)/ausencia(0) para 118 especies de pimelódidos, en las principales cuencas hidrográficas del Neotrópico, con base en Ferraris (2007), Reis *y col.* (2016), Dagosta y De Pinna (2019) y Fricke *y col.* (2024). Los registros de especies fósiles no fueron tomados en cuenta para los análisis por el riesgo de árboles incongruentes o imprecisos (Lieberman, 2003). Las unidades biogeográficas seleccionadas (Tabla 1) son las principales cuencas hidrográficas del Neotrópico, por tratarse de peces de agua dulce de origen primario, cuya distribución está bien definida, a nivel continental: Costa Caribe, Magdalena, Orinoco, Guyanas, Amazonas, Tocantins, San Francisco, La Plata, Pacífico Colombia/Panamá, Atlántico Sureste.

Tabla 1. Cuencas y subcuenca hidrográficas del Neotrópico consideradas en este análisis.

| Nº | Cuenca / Subcuenca | Ríos |
|----|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | Costa Caribe (1) | Ranchería, Sinú, Verde, Esmeralda, San Jorge, Guasare, El Palmar, Motatán, Santa Ana, Catatumbo, Ciénaga Juan Manuel, Los Patitos, Lago de Maracaibo, |
| 2 | Orinoco (3) | Atabapo, Guaviare, Vichada, Tomo, Meta, Cinaruco, Capanaparo, Arauca, Apure, Portuguesa, Guárico, Manapire, Pao, Mánamo |
| 3 | Guyanas (4) | Essequibo, Demerara, Berbice, Corantijn, Coppename, Saramaca, Maroni, Sinnamary, Aapravajue y Oyapock. |
| 4 | Amazonas (5) | Purús, Madeira, Tapajós, Xingú, Putumayo, Caquetá, Marañón, Beni, Branco, Santa Cruz, Juruá, Napo |
| 5 | Tocantins (6) | Araguaia, Tocantins, Itacaiunas |
| 6 | San Francisco (10) | San Francisco, Una, Ipojuca, Capibaribe, Paraíba, Curimataú, Potengi, Piranhas, Apodi, Jaguaripe, Acaráu y Parnaíba |
| 7 | La Plata (12) | Paraguay, Paraná, Uruguay |
| 8 | Pacífico COL/PAN (18) | Cuencas de los ríos Patía, San Juan, Mira, Baudó (COL); Tuira, Chucunaque y Balsas (PAN) |
| 9 | Magdalena (2) | Magdalena, Atrato, Cauca, Cesar |
| 10 | Atlántico Sureste (11) | Ribeira de Iguapec, São João, Cubatão, Itapocu, Itajai Azu, Tubarão, Araranguá, Mampituba, Tres Horquillas, Maquine, Laguna Río Tramandai, Laguna Dos Patos, Jacuí, Taquari, Cai, Sinos, Gravataí, Camaguá, Piratini, Jaguarão, Cebolatti, Laguna Mirim, Mangueirinha |

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza de especies de pimelódidos y Condición de Riesgo para el Neotrópico. La mayor riqueza de especies se encuentra en las tres principales cuencas hidrográficas suramericanas, con un 62,05%: Amazonas (52), La Plata (35) y Orinoco (34). El 37,95% restante de las especies se reparte entre las cuencas estudiadas de la siguiente manera: Tocantins (23), Guyanas (17), Costa Caribe (11), San Francisco (11), Magdalena (6), Atlántico Sureste (4) y Pacífico Colombia/Panamá (2). Entre las especies de bagres con presencia en varias cuencas hidrográficas, se encuentran: *Pimelodus blochii* (ocho cuencas); *Sorubim lima* (seis cuencas), *Pimelodus ornatus* y *Pinirampus pirinampu* (cinco cuencas); *Phractocephalus hemiolopterus*, *Pimelodus ornatus*, *Hemisorubin platyrinchos* y *Zungaro zungaro* (cuatro cuencas). Vale señalar que en Panamá se encuentra la única especie de Centro América, *Pimelodus punctatus*, localizada en los ríos Tuira, Chucunaque y Balsas, ubicados en la Provincia del Darién. Este sistema, representa a su vez el límite norte de la distribución de las especies de la familia en la región continental.

Con relación a las posibles especies de la Familia Pimelodidae en condición de riesgo para el Neotrópico, se consultó la Lista Roja de las especies amenazadas de la IUCN (en línea 2023), señalando 18 especies amenazadas, las cuales se pueden apreciar en la Tabla 2. La presión de amenazas sobre ciertas especies ha sido tal, que un grupo de investigadores de Brasil desarrollaron una campaña para proteger a dos de las especies migratorias, *Brachyplatystoma rousseauxii* y *B. vaillantii*, las cuales fueron incorporadas en el 2024 al Apéndice II de Conservación de Especies Migratorias de Animales Silvestres (CMS), instancia que se rige por una convención global especializada en la conservación de las especies migratorias, sus hábitats y sus rutas de migración, en la que están adscritos 15 países del continente, pero no así Venezuela. Estas especies se encuentran amenazadas porque existen muchos factores que están incidiendo negativamente sobre los ecosistemas acuáticos donde se desarrollan.

Tabla 2. Especies de pimelódidos amenazadas para el Neotrópico.

Lista Roja de las especies amenazadas (IUCN.2023)

| | |
|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Amenazada | <i>Steindachneridion scriptum</i> , <i>S. parahybae</i> , <i>S. doceanum</i> , <i>S. punctatum</i> y <i>S. melanodermatum</i> <i>Pseudoplatystoma orinocoense</i> – VEN/COL (Cuenca del río Orinoco), <i>P. magdaleniatum</i> y <i>P. metaense</i> – VEN/COL <i>Aguarunichthys tocantinensis</i> |
| Vulnerable | <i>Pimelabditus moli</i> , <i>Steindachneridion amblyjurum</i> <i>Brachyplatystoma rousseauxii</i> (VEN, COL, BOL, BRA, ECU, GUI, PER) <i>Pimelodus haliodous</i> y <i>P. garciabarrigai</i> <i>Leiarius perruno</i> (VEN/COL) |
| Casi Amenazada | <i>Zungaro jahu</i> , <i>Pseudoplatystoma corruscans</i> y <i>Brachyplatystoma capapretum</i> |

Nodos Panbiogeográficos en el Neotrópico. Estos Nodos se obtuvieron a partir del análisis de los Árboles de Tendido Mínimo (ATM), el cual permite identificar conexiones entre cuencas hidrográficas (Craw,

1989). El análisis ATM se basó en la determinación de trazos, obtenidos mediante el programa PAST4.13 (Hammer *y col.*, 2001), con la subrutina “principal coordinates”, usando el índice de similitud de Simpson. En la Figura 1 se muestra el gráfico de las coordenadas CP2 vs CP3 para el ATM-Simpson, con varianzas de 25,45% y 16,38%, respectivamente. La información de conexiones entre cuencas derivada del ATM, representada mediante una Matriz de Conectividad (Tabla 3), permitió reconocer tres Nodos Panbiogeográficos (NP) ubicados en las cuencas de Amazonas, Orinoco y Costa Pacífico Colombia/Panamá. Hay que recordar que los NP representan aquellas áreas biogeográficas donde diferentes fragmentos de biotas ancestrales remanentes se conectan, es así como Amazonas conecta con tres cuencas: Orinoco, Tocantins y Atlántico Sureste; Orinoco conecta con Amazonas, Guyanas y Pacífico Colombia/Panamá; y Costa Pacífico Colombia/Panamá, conecta con las cuencas Costa Caribe, San Francisco y Orinoco. El NP del Amazonas corresponde a la cuenca hidrográfica donde se concentra la mayor diversidad de peces neotropicales continentales de las tierras bajas del norte de Suramérica, y donde además se encuentra la mayor riqueza de especies para la Familia Pimelodidae. En esta región de las tierras bajas, además de la cuenca del Amazonas, se encuentra la del Orinoco y las cuencas más pequeñas de las Guyanas. Estas conexiones pueden interpretarse también como muy antiguas, con una gran influencia amazónica (Tocantins y San Francisco), hacia el lado este. Hacia el lado oeste, Magdalena, Pacífico Colombiano se pueden explicar por un proceso de dispersión, muy probablemente vinculado al cierre del Istmo de Panamá, que pudo haber conectado cuencas que favorecieran la dispersión de la única especie presente.

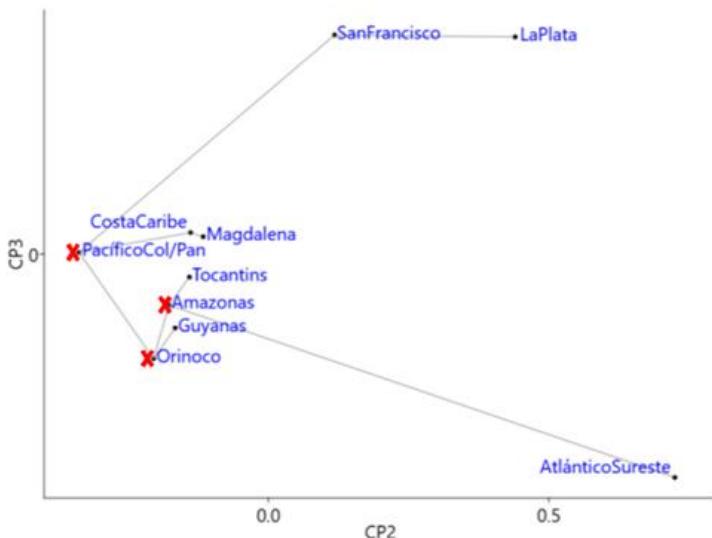


Figura 1. Árbol de Tendido Mínimo (ATM) para las especies de pimelódidos presentes en el Neotrópico, a través del Análisis de Coordenadas Principales (CP2 vs CP3).

Tabla 3. Matriz general de conectividad, a partir del ATM, para las 10 cuencas donde se encuentran las 118 especies de la Familia Pimelodidae en el Neotrópico.

| CUENCA | Costa Caribe | Orinoco | Guyanas | Amazonas | Tocantins | San Francisco | La Plata | PacificoColombia | Magdalena | Atlántico Sureste | Total |
|-----------------------------|--------------|---------|---------|----------|-----------|---------------|----------|------------------|-----------|-------------------|----------|
| | | | | | | | | | | | |
| Costa Caribe | | | | | | | | 1 | 1 | | 2 |
| Orinoco | | | 1 | 1 | | | | 1 | | | 3 |
| Guyanas | | 1 | | | | | | | | | 1 |
| Amazonas | | 1 | | | 1 | | | | 1 | 3 | |
| Tocantins | | | | 1 | | | | | | | 1 |
| San Francisco | | | | | | | 1 | 1 | | | 2 |
| La Plata | | | | | | | 1 | | | | 1 |
| PacificoColombia | 1 | 1 | | | | | 1 | | | | 3 |
| Magdalena | 1 | | | | | | | | | | 1 |
| Atlántico Sureste | | | | | 1 | | | | | | 1 |
| Valor Nodal Promedio | | | | | | | | | | | 2 |

Áreas de Endemismos en el Neotrópico (PAE). Para realizar el PAE se utilizó la misma matriz Cuenca x Taxón del análisis ATM, pero agregando una cuenca externa teórica sin la presencia de la Familia Pimelodidae. Se obtuvo un arreglo de seis árboles, con un IC: 0,86. En el cladograma de áreas por consenso estricto (Figura 2), se aprecian politomías basales, con clados definidos para las cuencas correspondientes a (Magdalena+CostaCaribe), y (Orinoco+Amazonas). Estos clados fueron identificados como áreas de endemismos, por estar sustentadas por dos o más especies compartidas, que no están presentes en ninguna otra cuenca hidrográfica, indicativo de que compartieron una biota ancestral antes de separarse.

El área de endemismo del clado (Magdalena+CostaCaribe), está soportado por tres especies sinapomorfias: *Pimelodus grosskopfii*, *Pimelodus yuma* y *Sorubim cuspicaudus*. La segunda área de endemismo del clado (Amazonas+Orinoco), está soportada por 12 especies sinapomórficas: *Brachyplatystoma juruense*, *Brachyplatystoma platynemum*, *Brachyplatystoma rousseauxii*, *Calophysus macropterus*, *Duopalatinus peruanus*, *Exallodontus aguanai*, *Hypophthalmus celiae*, *Hypophthalmus donascimientoi*, *Leiarius pictus*, *Pimelodus altissimus*, *Pimelodus pictus* y *Platysilurus mucosus*.

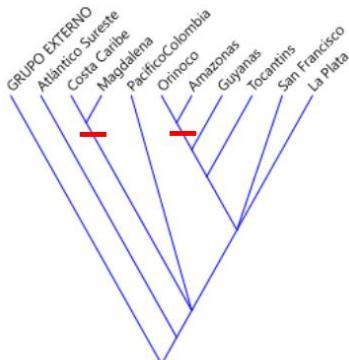


Figura 2. Cladograma de áreas para las cuencas analizadas del Neotrópico (consenso estricto). Las barras rojas indican las Áreas de Endemismo determinadas a través del PAE.

El conocimiento derivado de la combinación de análisis biogeográficos como el ATM y el PAE, permitió visualizar cómo la cuenca del Orinoco ha estado fuertemente influenciada en cuanto conexiones e intercambio de la biota con Amazonas, conclusión directamente relacionada con la historia hidrogeomorfológica del norte de Suramérica (Figura 3). De estos análisis se obtuvieron tres Nodos Panbiogeográficos que determinan tres cuencas hidrográficas de interés en conservación: Orinoco, Amazonas y la Costa Pacífico de Colombia Panamá, apuntando que existió una interconexión ancestral por lo que compartieron especies de la Familia Pimelodidae; al igual que el arreglo del cladograma de áreas obtenido, con dos áreas de endemismos, que muestra una conectividad entre las cuencas hidrográficas de Amazonas+Orinoco y Costa Caribe+Magdalena.

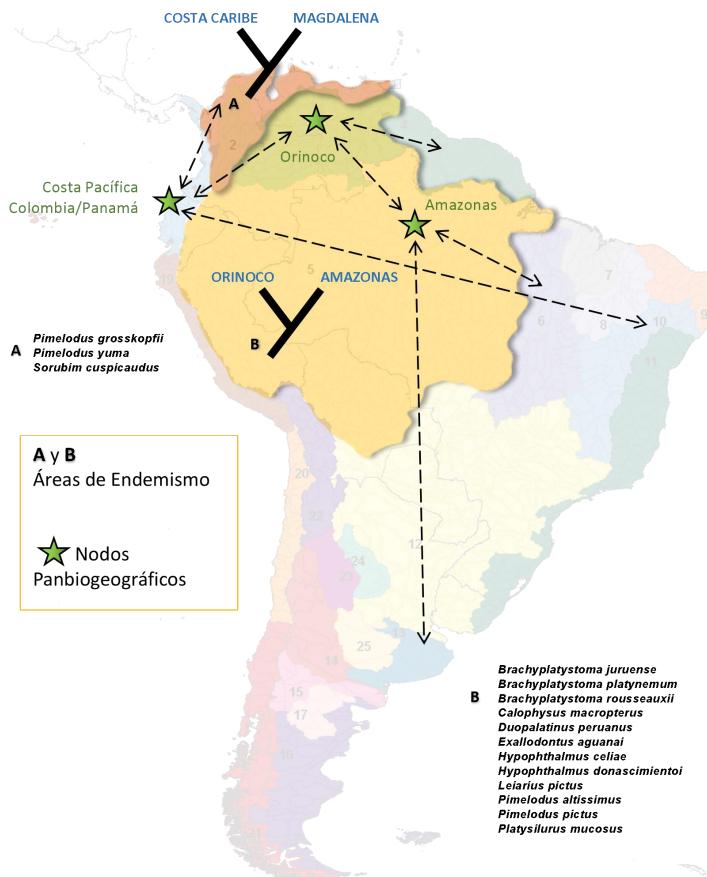


Figura 3. Nodos Panbiogeográficos y Áreas de Endemismos para el Neotrópico. Cuencas propuestas para su conservación. Mapa elaboración propia.

Las conexiones observadas entre Orinoco, Amazonas, los grandes ríos de las Guyanas e inclusive el Lago de Maracaibo, apoyan a la hipótesis geomorfológica sobre el patrón de distribución de las especies en el norte de Suramérica. Estas cuencas, como se conocen actualmente, formaron parte de ese gran sistema fluvial que drenaba hacia el norte de Sur América, antes del levantamiento de los Andes Orientales y las cordilleras costeras y el aislamiento de la cuenca del Lago de Maracaibo durante el Mioceno Tardío, prueba de ello lo representa el hallazgo del fósil del género *Platysilurus* o de *Phractocephalus nassi*. Para explicar los cambios que ocurrieron sobre el proto Amazonas-Orinoco, incluyendo la cuenca del Lago de Maracaibo, cuando todo este eje drenaba hacia el Caribe, distintos eventos ocurrieron para fracturar el sistema fluvial: la formación de las cadenas montañosas orientales y centrales al norte de Venezuela; la elevación de la cordillera andina, para aislar la cuenca del lago, y cambiar el drenaje desde oeste a este, hacia el atlántico; la fractura del Amazonas y Orinoco, con las barreras físicas actuales que determinan la distribución de los taxa recientes. La fauna acuática compartida por Amazonas y Orinoco se explica con las distribuciones previas a la separación de ambas cuencas. Los drenajes derivados del paleo Orinoco-Amazonas abarcaban las laderas orientales de la cordillera central de Colombia (Magdalena), los drenajes occidentales del Escudo Guayanés, la vertiente oriental de los Andes y muy probablemente el drenaje superior del río Paraná (Sabaj y col. 2007; Rodríguez-Olarte y col., 2011).

En conclusión, los resultados obtenidos apuntan hacia la conservación de las grandes cuencas hidrográficas del neotrópico, el Orinoco y el Amazonas, dos de las más extensas y biodiversas, que representan áreas prioritarias para la conservación debido a su vasta red de ríos, humedales interconectados y selvas tropicales que albergan una riqueza excepcional de especies, incluyendo numerosas especies de bagres pimelódidos que dependen de estos hábitats para su ciclo de vida; la protección integral de estas cuencas y sus ecosistemas es vital para mantener la biota acuática, garantizar la provisión de servicios ecosistémicos y la supervivencia, a largo plazo, de las especies que allí habitan. Este conocimiento integral provee las bases para proponer políticas o lineamientos de conservación en ciertas regiones, que deben conjugarse con la información derivada de la riqueza de especies, endemismos, especies amenazadas, centros poblados y áreas bajo protección, para ofrecer argumentos de referencia y definir zonas de vulnerabilidad que deben ser protegidas.

LITERATURA CITADA

- Albert, J.S., Tagliacollo, V. y F. Dagosta. 2020. Diversification of Neotropical Freshwater Fishes. *Annual review of Ecology, Evolution, and Systematics* 51:27-53.
- Armbruster, J. 2011. Global Catfish Biodiversity. *American Fisheries Society Symposium* 77:15-37

- Cardoso, Y. 2020. Multilocus phylogeny and historical biogeography of Hypostomus shed light on the processes of fish diversification in La Plata Basin. Disponible en: <https://www.biorxiv.org/>.
- Craw, R.C. 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.* 16: 485-494.
- Dagosta, F. y M. De Pinna. 2019. The fishes of the Amazon: distribution and biogeographical patterns, with a comprehensive list of species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Number 431, 163 pp
- Ferraris, C. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* 1418: 1-628.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. y R. Van Der Laan (Eds.) 2024. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://Researcharchive.Calacademy.Org/>).
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9 pp.
- IUCN. 2023. *The IUCN Red List of Threatened Species*. [<https://www.iucnredlist.org>]. Consultado el 23 de marzo de 2023.
- Lieberman, B.S. 2003. Paleobiogeography: The Relevance of Fossils to Biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:51-69.
- Lundberg, J.G. y M. Littman. 2003. Family Pimelodidae (long-wiskered catfishes). En: *Check list of freshwater fishes of South and Central America*. Organized by Roberto Reis, Sven Kullander, Carl Ferraris.
- Reis, R., J.S. Albert, F. Di Dario, M.M. Mincarone, P. Petry y L.A. Rocha. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology* 89:12-4.
- Rodríguez-Olarte, D., D. C. Taphorn y J. Lobón-Cerviá. 2011. Do protected areas conserve neotropical freshwater fishes? A case study of a biogeographic province in Venezuela. *Animal Biodiversity and Conservation* 34:2.
- Sabaj, M., Aguilera, O. y J. Lundberg. 2007. Fossil catfishes of the families Doradidae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) from the Miocene Urumaco Formation of Venezuela. Fossil catfishes of the Urumaco Formation. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 156:157-194.
- Torrico M., Maldonado M. y F. Carvajal-Vallejos. 2020. Inventario y distribución de los bagres de la familia Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) en Bolivia. *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática* 1(2):251-262.
- Villa-Navarro, F. y A. Acero. 2017. Taxonomic review of Trans-Andean species of Pimelodus (Siluriformes: Pimelodidae), with the descriptions of two new species. *Zootaxa* 4299(3):337-360.
- Whittaker, R., M. Araújo, P. Jepson, R. Ladle, J. Watson y K. Willis. 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11:3-23.