

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LOS PECES CHARACIFORMES DE VENEZUELA

Biogeographic Analysis of the Characiformes Fishes of Venezuela

ANA BONILLA RIVERO, Dr.; HÉCTOR LÓPEZ ROJAS, Ph. D.
Universidad Central de Venezuela. Instituto de Zoología y Ecología
Tropical, laboratorio de Ictiología. Centro Museo de Biología de la
Universidad Central de Venezuela Apdo. 47058 Los Chaguaramos,
Caracas 1041-A, Venezuela.
Autor de correspondencia: ana.bonilla@ciens.ucv.ve.

Presentado 20 de octubre de 2012, aceptado 9 de enero de 2013, correcciones 4 de enero de 2013.

RESUMEN

Se realizó un análisis biogeográfico basado en los peces Characiformes de Venezuela con el objetivo de explorar la importancia relativa de los procesos que han contribuido con el establecimiento de los patrones de distribución actuales de la ictiofauna continental venezolana. La información geográfica y filogenética disponible se analizó siguiendo los métodos de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) y Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA). El PAE señaló fundamentalmente a los Llanos Occidentales y el sur del Amazonas como áreas de endemismo. El BPA realizado con la información filogenética de siete géneros mostró un patrón generalizado con los clados (Caribe + Maracaibo) y (((Río Negro+Orinoco) + Paria) + Valencia) + Cuyuní), donde se destaca un evento de dispersión desde la cuenca del río Negro hacia el río Orinoco. Los resultados de ambos métodos biogeográficos indican que la región de los llanos - amazonas, donde se conjugó la biota del incipiente Orinoco con la biota amazónica, contiene el mayor número de especies, las áreas de endemismo mejor sustentadas, así como distintos eventos de especiación y posterior dispersión hacia otras regiones. La biota de la región nortecostera del país parece más bien gobernada por procesos de especiación vicariante de carácter puntual por el aislamiento histórico de sus drenajes.

Palabras clave: BPA, dispersión, PAE, peces, vicarianza.

ABSTRACT

Based on the information available on fishes of the order Characiformes of Venezuela a biogeographical analysis was performed to explore the relative importance of the processes that may have contributed to the establishment of current distribution patterns of the Venezuelan continental ichthyofauna. Geographic and phylogenetic information available for this group of fishes was analyzed by Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) and Brooks Parsimony Analysis (BPA). PAE uncovered the western plains and southern Amazonas as areas of endemism. BPA, using the phylogenetic

information of seven genera, showed a general pattern with two major clades (Caribbean + Maracaibo) and (((Rio Negro + Orinoco River) + Paria) + Valencia) + Cuyuní), where the proposed hypothesis highlights a dispersion event from the Rio Negro basin to the Orinoco River. The results indicate that the plains-Amazonas region, where the Amazon biota mixed with that of the incipient Orinoco s biota, contains the largest species richness, areas of endemism, and well as many speciation events with posterior dispersion to other regions of Venezuela. The biota of the northern coastal region in turn seems rather governed by punctual vicariant speciation processes, which may have been conditioned by the historical isolation of the basins draining this region.

Keywords: BPA, dispersal, fishes, PAE, vicariance.

INTRODUCCIÓN

El estudio del origen y la distribución de las biotas constituyen tópicos de gran relevancia en las investigaciones biológicas, pues facilitan la comprensión de los procesos pasados y presentes que generan los patrones de distribución actuales. La interpretación de estos procesos usualmente requiere información proveniente de la genética molecular, la geología, la genética de poblaciones, la filogenia, la demografía, la ecología y la biogeografía histórica (Nelson y Platnick, 1981; Avise *et al.*, 1987; Cracraft y Prum, 1988; Cracraft, 1994; Avise, 1998; Zink *et al.*, 2000; Zink, 2002; McDowall, 2004).

En este sentido, los peces dulceacuícolas primarios neotropicales constituyen elementos ideales para ensayar modelos biogeográficos, porque están restringidos a los ríos y numerosos cuerpos de agua dulce de la región y además, forman parte importante de una biota altamente diversa representada por componentes Laurásicos y Gondwánicos (Lomolino *et al.*, 2006). Como consecuencia, son numerosas las hipótesis que se han propuesto para explicar el origen y diversificación de la ictiofauna dulceacuícola de la región, entre las que destacan: 1) las transgresiones marinas del Mioceno Temprano (Lovejoy *et al.*, 1998; Lovejoy *et al.*, 2006); 2) las elevaciones de sistemas montañosos y el tiempo de aislamiento de drenajes transandinos (Albert *et al.*, 2006); 3) las conexiones históricas que permitieron la dispersión entre drenajes (Hubert y Renno, 2006; Hubert *et al.*, 2007a); 4) los refugios originados durante el Pleistoceno (Hubert *et al.*, 2007b) y 5) los cambios de curso, eventos de captura y divisoria de aguas de los grandes ríos de América del Sur (Lundberg *et al.*, 1998).

Esta última propuesta cobra especial relevancia cuando se analiza la formación de las cuencas hidrográficas que propone Mago Leccia (1970) para Venezuela (Fig. 1), donde han ocurrido una serie de eventos geológicos acompañados por diferentes divisorias y capturas de aguas. Esta historia geomorfológica e hidrológica continental venezolana, documentada por diferentes autores (Díaz de Gamero, 1996; Lundberg *et al.*, 1998; Lasso *et al.*, 1898, Lasso *et al.*, 1990; Albert *et al.*, 2006), podría resumirse como sigue: 1) las cuencas de los actuales ríos Magdalena y Orinoco formaban parte de la gran cuenca del paleo-Amazonas-Orinoco (67 - 61 Ma.); entre el Terciario temprano (60 - 43 Ma.) y el Oligoceno temprano (43 - 30 Ma.) se ha establecido la presencia de un “primer río Orinoco”, que fluía en dirección oeste - este, flanqueando el borde sur de la Serranía Oriental de la Cordillera de la Costa y el borde norte del Escudo Guayanés,

en territorio venezolano; 2) luego de varios eventos de regresiones marinas en el norte de Suramérica y elevaciones de los Andes en Colombia y Venezuela, comenzaron los procesos de divisoras de aguas de las cuencas de los ríos Magdalena, Orinoco y Amazonas. Hace aproximadamente 10 Ma. se formó el río Magdalena y hace 8 Ma. se establecieron los patrones de drenaje oeste - este de los actuales ríos Amazonas y Orinoco; 3) para esta misma época, se aislaron los ríos Magdalena y Orinoco, y este último drenaba hacia la región que actualmente comprende la cuenca del Lago de Maracaibo; con el último levantamiento de la Cordillera de los Andes en Venezuela, se aísla la cuenca del Lago de Maracaibo del resto de las cuencas hidrográficas del país; 4) el río Orinoco adquirió su cauce principal actual luego de capturar drenajes del piedemonte andino y del Escudo Guayanés, el cual mantenía contacto con la cuenca del Amazonas mediante la cuenca de río Negro (Brazo Casiquiare); 5) se estableció una posible conexión recientemente, entre las cuencas de los ríos Orinoco (cabeceras del río Caroní) y Cuyuní, por procesos tectónicos en la región; 6) las cuencas del lago de Valencia y del río Orinoco se asilaron hace escasos 400 años, debido al descenso de la cota máxima del lago de Valencia. Como ejemplo de evidencias de antiguas conexiones hidrográficas de cuencas venezolanas con otras cuencas vecinas en Colombia, Brasil y las Guayanas, Rodríguez Olarte *et al.* (2011) han señalado una mayor afinidad ictiológica entre las cuencas del Magdalena (Colombia) y Maracaibo (Venezuela) que entre las cuencas venezolanas de Maracaibo y Orinoco.



Figura 1. Cuencas hidrográficas continentales de Venezuela (tomado de Mago, 1970).

Dentro de la ictiofauna de Venezuela, el Orden Characiformes constituye el grupo dominante en cuanto a número y diversidad de especies, integrado en su mayoría por peces dulceacuícolas primarios. En Venezuela, el Orden cuenta con 14 familias para algunas de las cuales se ha determinado la condición de monofilia, pero existiendo todavía gran controversia y argumentos que apuntan hacia la condición no monofilética de los grupos más numerosos y diversos, por ejemplo la familia Characidae, repre-

sentada por 10 subfamilias y al menos 35 géneros reportados como *Incertae sedis* (Lasso *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2003). Con base en los planteamientos anteriores y siguiendo los criterios y metodologías biogeográficas, el objetivo general de este trabajo fue explorar la importancia relativa de los procesos vicariantes o de dispersión que posiblemente contribuyeron con el establecimiento de los patrones actuales de la ictiofauna continental venezolana, tomando como modelo de estudio las especies pertenecientes al Orden Characiformes.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente estudio se incluyeron todas las especies válidas que constituyen el Orden Characiformes en territorio venezolano. Para la definición de sus patrones de distribución geográfica se revisó la información disponible en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), se extrajo la información de trabajos publicados sobre inventarios en el ámbito nacional e internacional (Mago Leccia, 1970; Rodríguez y Lewis, 1990; Machado Allison *et al.*, 2000; Weitzman y Weitzman, 2003; Lima *et al.*, 2003; Lasso *et al.*, 2003; Lasso *et al.*, 2004; Rodríguez Olarte, 2005; Rodríguez Olarte, 2006a; Rodríguez Olarte, 2006b; Rodríguez Olarte, 2009; Pérez y Taphorn, 2009) y adicionalmente se consultó la base de datos de acceso libre por internet Fishbase.

Para la determinación de las áreas de endemismo, se utilizó el método de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE, por su sigla en inglés) con delimitación de cuadrículas (Morrone, 1994) y para las cuencas hidrográficas continentales definidas por Mago-Leccia (1970) para el territorio venezolano. Este método permite clasificar áreas o localidades (análogo de taxones) por sus taxones compartidos (análogo de caracteres) de acuerdo con la solución más parsimoniosa (Morrone y Crisci, 1995; Lomolino *et al.*, 2006; Posadas *et al.*, 2006). En el primer caso se delimitaron 22 cuadrículas de igual tamaño (200 x 200 km) que abarcaron prácticamente todo el territorio de Venezuela, mientras que en el segundo se trabajó con siete cuencas. Tal como lo establece el método sobre las Cuadrículas (referidas en adelante como áreas) y las cuencas se ubicaron geográficamente todas las especies pertenecientes a los grupos seleccionados para el estudio (Orden Characiformes) y se asignaron los códigos "0" para ausencia y "1" para presencia, de manera de generar matrices de áreas x taxón y cuenca x taxón. Para completar las matrices se añadió un área donde teóricamente no se encuentra ninguna de las especies (código "0" para todas), funcionando como "área externa" (análogo de *outgroup* o grupo externo). Con base en las matrices construidas de área x taxón y cuenca x taxón, se llevó a cabo el análisis cladístico de máxima parsimonia, mediante el programa Phylip versión 3.67, subrutina mix (método mixto de parsimonia de caracteres discretos 1 - 0) para el cálculo de todos los posibles árboles y consense para obtener el árbol de consenso estricto en los casos que se obtuviese más de un árbol igualmente parsimonioso.

Para el Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA por su sigla en inglés), primario y secundario se seleccionaron siete géneros de Characiformes cuya filogenia ha sido establecida por diferentes autores: *Prochilodus* y *Semaprochilodus* (Familia Prochilodontidae; Castro y Vari, 2004), *Boulengerella* (Familia Ctenoluciidae; Vari, 1995), *Caenotropus* (Familia

Chilodontidae; Vari *et al.*, 1995), *Gephyrocharax* (Familia Characidae; Bonilla y López, manuscrito en preparación) y *Curimata* y *Steindachnerina* (Familia Curimatidae; Vari, 1989; Vari, 1991). BPA-primario: siguiendo la metodología detallada en Brooks *et al.* (2001), Bouchard y Brooks (2004) y Lomolino *et al.* (2006), se obtuvo el cladograma general de áreas a fin de establecer el posible patrón general de relaciones entre las áreas en estudio (BPA primario). Para ello, se elaboró una matriz en código binario (“0” ausencia; “1” presencia) de área x carácter, a partir de la enumeración de cada especie (taxones terminales) y sus ancestros comunes más recientes (ramas internas) sobre el cladograma de relaciones filogenéticas de cada género. Aquellas áreas que carecían de miembros de algún clado se codificaron como datos faltantes y se representaron en la matriz con el símbolo “?”. Seguidamente, se sustituyó cada taxón (especie) por el(las) área(s) geográfica(s) donde se localiza y se obtuvo el cladograma general de áreas, donde se distribuyeron los caracteres (taxones y ancestros). Esta distribución de caracteres permitió identificar en primera instancia las posibles inconsistencias (homoplasias) en las relaciones entre las áreas en estudio. BPA - secundario: este análisis parte del cladograma general de áreas generado en el BPA primario, determinando el número mínimo de duplicaciones de áreas necesarias para cubrir todas las homoplasias identificadas. Este procedimiento permite resolver todas las ambigüedades que se detectaron durante el análisis de parsimonia, generando una nueva matriz que contiene las áreas originales y las duplicadas, para construir el cladograma general de áreas definitivo, el cual debe reflejar la propuesta de los eventos evolutivos que lo explican. Los cladogramas de área se construyeron mediante los programas Phylip 3.67 (subrutinas *mix* y *consense*) y PAST 2.07 (subrutina *parsimony analysis*), a los fines de determinar los árboles más parsimoniosos y sus correspondientes índices de consistencia.

RESULTADOS

Sobre el mapa de Venezuela dividido en 22 cuadrículas (Fig.2) se muestra la abundancia de las especies en estudio, donde se observa la elevada concentración de especies de Characiformes hacia las regiones de los Llanos y el Amazonas. Es importante hacer notar que, inclusive en las cuadrículas de menor densidad de especies, el valor puede llegar hasta 50 especies. La matriz binaria de área x taxón empleada para PAE-Cuadrículas incluyó 404 especies, porque se excluyeron las especies presentes en una única cuadrícula (53 taxones).

El análisis de parsimonia realizado con esta matriz arrojó cuatro árboles igualmente parsimoniosos, por lo que se determinó un árbol de consenso estricto que resultó con un índice de consistencia de 0,37 (Fig. 3A); sobre este árbol se determinaron las áreas de endemismo apoyadas por la presencia compartida (sinapomorfías) sin ambigüedades (homoplasias) de dos o más taxones. Se definieron cinco agrupaciones o clados que pueden ser considerados como áreas de endemismo, donde tres de ellas estarían bien sustentadas por contar con cinco o seis taxones compartidos sin ambigüedades, correspondientes a los clados (13 + 14) de los ríos Cinaruco y Capanaparo + Meta y Sua-pure, (21 + 18) + 22) de la región sur del Amazonas ((Ventuari + río Negro)+ Alto Orinoco) y (16 + 20) de la cuenca del río Caroní. Las otras dos áreas endémicas, mínimamente sustentadas con dos sinapomorfías, serían los clados (19 + 15) de la cuenca del

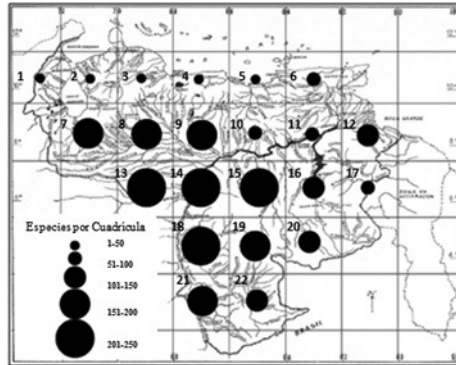


Figura 2. Número de especies de Characiformes de Venezuela por cuadrículas de 200 x 200 km aproximadamente.

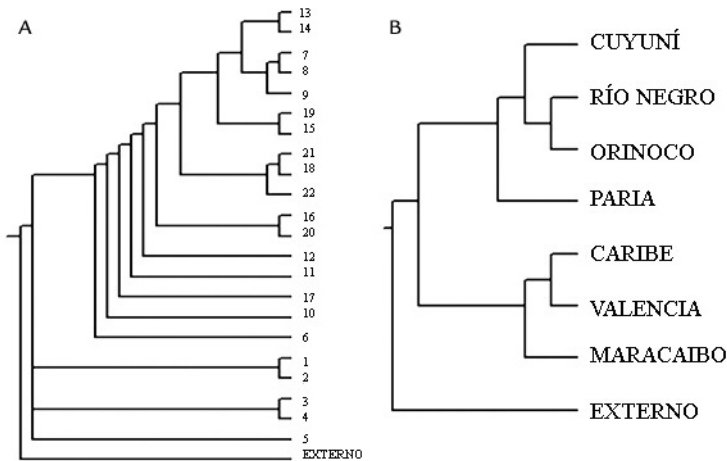


Figura 3. A. Cladograma de área para 22 áreas (cuadrículas) de 200 x 200 km en territorio venezolano; B. Cladograma de área (árbol único), PAE por Cuencas Hidrográficas.

río Caura y la región conformada por dos cladogramas $(13 + 14) + ((7 + 8) + 9)$ que incorpora los ríos Cinaruco, Capanaparo, Meta y Suapure + Apure, principalmente. La lista de sinapomorfías que definen las áreas de endemismo en el análisis por áreas se presentan en el Anexo 1. Teniendo en cuenta la distribución geográfica de las especies de characiformes en las cuencas hidrográficas del país (PAE-Cuencas), la matriz se redujo a siete cuencas y por lo tanto, también se redujo el número de especies incluidas a 257, debido a la exclusión de los taxones presentes en una sola cuenca. La subrutina *mix* del programa Phylip arrojó un único árbol con índice de consistencia 0,68 (Fig. 3B; Anexo 2). En el cladograma de área obtenido se determinaron cuatro áreas de endemismo: (Orinoco + río Negro) de-

finida por 111 sinapomorfias, ((Orinoco + río Negro) + Cuyuní) sustentada por 23 especies compartidas sin ambigüedades, (((Orinoco + río Negro) + Cuyuní) + Paria) con siete sinapomorfias y Valencia + Caribe con dos sinapomorfias. La cuenca del lago de Maracaibo no conformó ningún área de endemismo con otra(s) cuenca(s) del país.

En la figura 4 se muestran los esquemas de relaciones filogenéticas propuestos por diversos autores para los siete géneros seleccionados para el Análisis de Parsimonia de Brooks, así como su distribución por cuencas hidrográficas del país. Las especies fueron numeradas en orden consecutivo, comenzando por los taxones terminales y siguiendo con los ancestros hipotéticos. El orden de los géneros fue aleatorio, para un total de 46 taxones. Para este análisis sí se tomaron en cuenta aquellos taxones presentes en una sola localidad (cuenca). En el Anexo 3 se presenta la matriz de presencia/ausencia (código binario) para los 46 taxones analizados (27 especies actuales y 19 ancestros hipotéticos); el análisis de parsimonia para esta matriz arrojó nueve árboles igualmente parsimoniosos con índice de consistencia de 0,88, por lo que se determinó un árbol de consenso por mayoría para el cladograma general de área, que se considera como la hipótesis del patrón general de distribución geográfica de la biota de la región. Sin embargo, debido a la condición puramente homoplásica de los taxones presentes en la cuenca del lago de Valencia, se realizó un análisis extrayendo, cada vez, una de las cuencas analizadas y observando el nuevo cladograma general de áreas producido, a fin de detectar las posibles alteraciones de este patrón general. Los resultados señalaron alteraciones en el patrón general cuando se extrajeron todas las cuencas menos las del lago de Valencia y del río Cuyuní.

Con base en estos resultados, se trabajó con un nuevo cladograma general de áreas de seis cuencas hidrográficas (árbol único; CI = 0,88), sin el lago de Valencia (Fig. 5A), porque, a diferencia del Cuyuní, esta cuenca no presentó caracteres (especies) que la definan como una cuenca diferente de la del río Orinoco. Al obtenerse 14 incongruencias que falsifican la hipótesis nula de vicarianza simple, se realizó un análisis de BPA-Secundario sobre el cladograma de la figura 5A, que mantuvo a la cuenca del río Cuyuní como parte del patrón general (cuenta con el taxón 16 como autapomorfia). Siguiendo la metodología propuesta por Brooks *et al.* (2001) se duplicaron todas aquellas áreas que fuesen necesarias, a fin de eliminar completamente las incongruencias (homoplasias). Este procedimiento arrojó un nuevo cladograma general de áreas (Fig. 5B) que contiene el patrón general y las posibles explicaciones a la conformación del mismo y una matriz de distribución geográfica de los taxones en las regiones originales y duplicadas (líneas punteadas) con las relaciones filogenéticas representadas en código binario (Anexo 4). Las áreas duplicadas solo una vez fueron las cuencas de río Negro, Caribe y Maracaibo. Las áreas duplicadas dos veces correspondieron a las cuencas de Paria y Cuyuní, mientras que la cuenca del Orinoco se duplicó tres veces. Las duplicaciones de áreas se realizaron siguiendo un criterio filogenético, de manera de ubicar en lo posible, dentro del mismo clado duplicado a las especies de cada género. Por ejemplo, todas las especies del género *Gephyrocharax* y sus ancestros hipotéticos (20 - 24) se ubicaron en las áreas duplicadas dentro del clado original (CARIBE 1 + MARACAIBO 1).

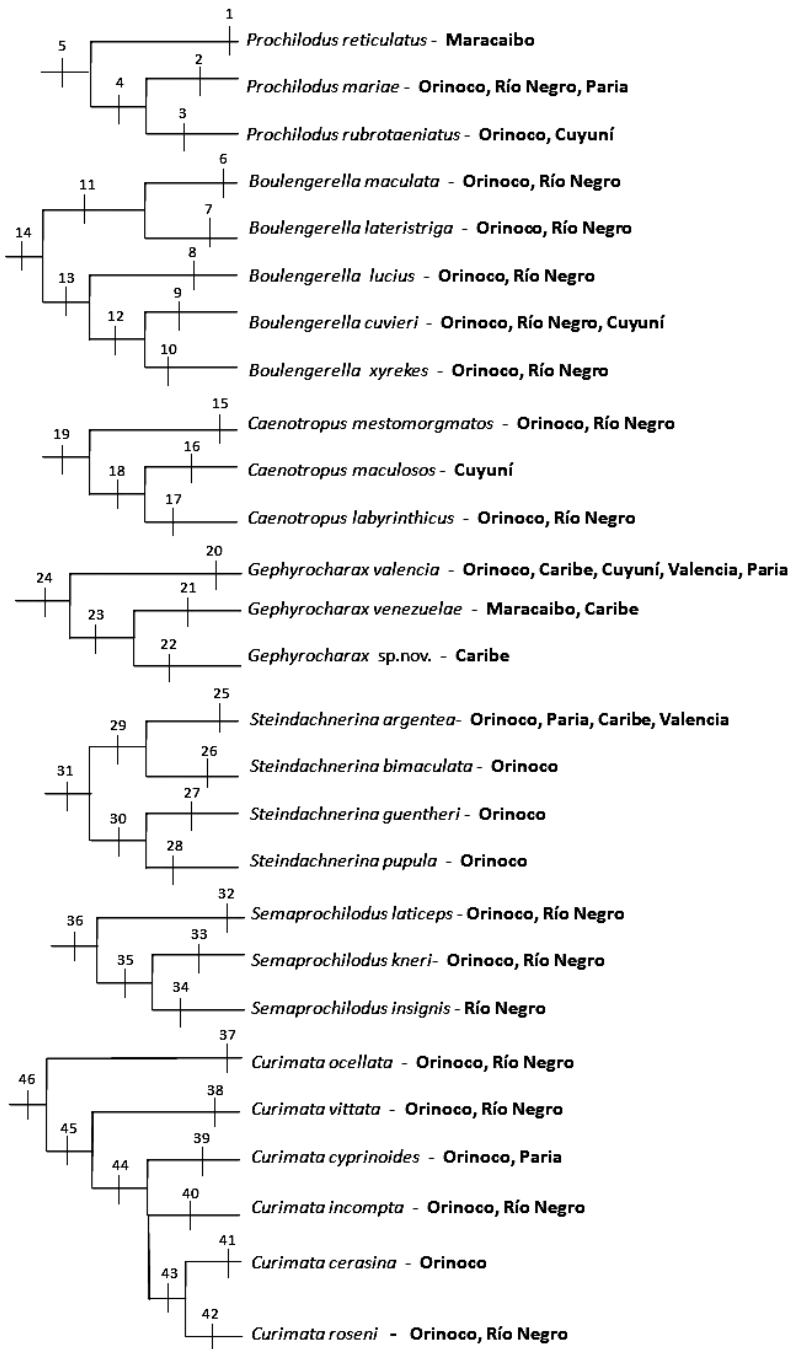


Figura 4. Esquemas de relaciones filogenéticas establecidos por diferentes autores (ver texto) para los géneros *Prochilodus*, *Boulengerella*, *Semaprochilodus*, *Curimata*, *Caenotropus*, *Gephyrocharax* y *Steindachnerina* y su ubicación geográfica en las siete cuencas hidrográficas de Venezuela.

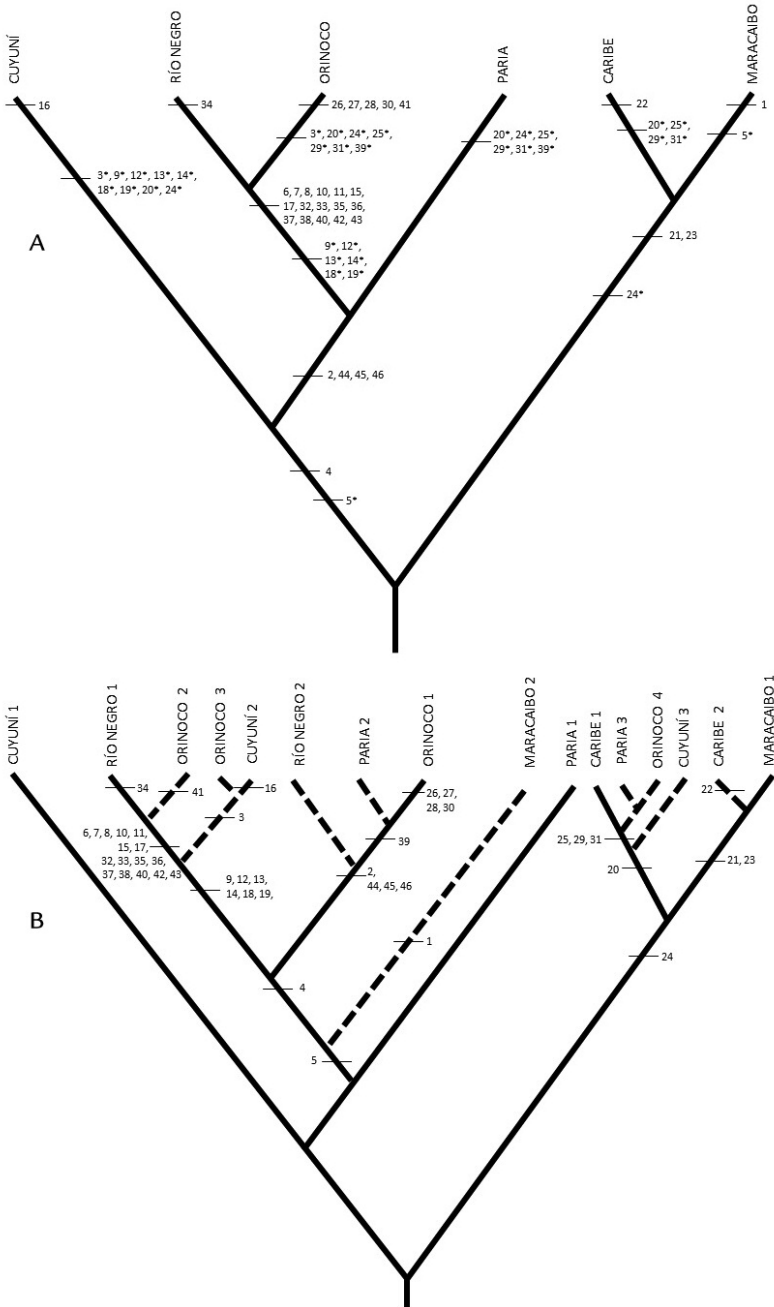


Figura 5. A. BPA-Primario: cladograma general de áreas (árbol único) soportado por siete géneros de Characiformes de Venezuela para seis cuencas hidrográficas del país. Los asteriscos indican las incongruencias (homoplasias); B. BPA-Secundario: cladograma general de áreas soportado por siete géneros de Characiformes de Venezuela para seis cuencas hidrográficas del país. Las líneas punteadas representan las áreas duplicadas.

DISCUSIÓN

Los resultados del PAE mostraron un mayor índice de consistencia de los cladogramas de área obtenidos por el PAE-Cuencas respecto al PAE-Cuadrículas, sin embargo, se observó un elevado nivel de coincidencia entre ambos al destacar las fuertes relaciones obtenidas para las zonas del río Negro y Alto Orinoco, así como de los Llanos Occidentales y Centrales. También es notoria la carencia o mínima conectividad de las zonas del Caribe y de Maracaibo con el resto del país. Tal como se desprende del análisis de cuencas, Orinoco + río Negro está definida como área de endemismo por un gran número de taxones compartidos sin ambigüedades (111), en contraposición con dos sinapomorfías que unen al clado Valencia + Caribe. Este análisis también muestra claramente la separación de la región norte - costera del país (cuencas del lago de Maracaibo, Valencia y Caribe) del resto del territorio nacional (cuencas del Orinoco, río Negro, Cuyuní y Paria), así como el bajo nivel de áreas endémicas del primer grupo respecto al segundo. Recientemente se ha llamado la atención acerca de las diferencias que se obtienen en los resultados del PAE dependiendo de la elección de las áreas mínimas de estudio. Por ejemplo, Hausdorf (2002) y Nihei (2006) señalan que el tamaño de las cuadrículas influye en el número de áreas de endemismo establecidas, así como indican que las cuadrículas son áreas artificiales y que por lo tanto no serían representativas en un análisis de interrelación de biotas. Esto ha conllevado a que la mayoría de los investigadores sean partidarios de elegir regiones o áreas naturales como unidades mínimas de análisis o mejor aún, áreas que hayan sido previamente identificadas con base en riqueza de especies o especies endémicas. Sin embargo, el tamaño y la delimitación de regiones o áreas naturales pueden influir en los resultados. Igualmente, el concepto de área de endemismo aplicado al PAE ha sido puesto en duda, porque se argumenta que el término se confunde con el de especie endémica; mientras que una especie endémica es aquella que es propia o exclusiva de una localidad, las áreas de endemismo se definen con base en dos o más especies compartidas sin ambigüedad.

El Análisis Primario de Parsimonia de Brooks (BPA-primario), basado en la información filogenética de siete géneros, mostró un patrón generalizado con (Caribe+Maracaibo) y (((río Negro+Orinoco)+Paria)+Cuyuní). Es interesante resaltar que la cuenca del lago de Valencia no presentó caracteres (especies) que la definan como una cuenca diferente de la del río Orinoco. Estos géneros mostraron una combinación de las categorías propuestas por Brooks *et al.* (2001), como casos posibles en un BPA-secundario: la mayoría de los clados coinciden con la categoría de “múltiples clados con especies ampliamente distribuidas”, por ejemplo, el género *Caenotropus* se ajusta más a la categoría de “clado con especies que indican diferentes relaciones de área”. Además, también son comunes los clados no representados en algunas cuencas, por ejemplo, el género *Gephyrocharax* es el de más amplia distribución y, sin embargo, está ausente completamente de la cuenca de río Negro. Un punto importante a considerar en el BPA es el nivel de resolución del esquema de relaciones filogenéticas del grupo en estudio. Por ejemplo, el cladograma del género *Curimata*, muestra un esquema no resuelto, donde las especies no discriminadas, *Curimata cyprinoides* y *Curimata incompta*, se encuentran en la cuenca del río Orinoco, pero la primera también está presente en la cuenca del Paria y la segunda en la del río Negro. Esta carencia de resolución trajo como consecuencia la duplicación extra de las cuencas del Orinoco (ORINOCO 2) y Paria (PARIA 2) tratando de mantener al género en un único clado

duplicado, condición que no se logró completamente. Para aquellos géneros cuya filogenia estaba bien resuelta, la metodología funcionó sin mayores inconvenientes a los fines de proponer una hipótesis biogeográfica. Ahora bien, las interpretaciones biogeográficas, bien sean dentro del contexto de la panbiogeografía o de la biogeografía cladística, deben centrarse en el conocimiento de la historia geomorfológica de la región en estudio; al respecto, Croizat (1976) postuló que “la Tierra y la vida evolucionan en conjunto”. Teniendo en cuenta el resultado del análisis de BPA primario y secundario, las áreas de endemismo definidas mediante el PAE, las edades de formación de las cuencas hidrográficas venezolanas [Escudo Guayanés - río Negro > Caribe Central - Paria > lago de Maracaibo > Caribe Occidental - Caribe Oriental > Orinoco (Llanos y Delta) > Lago de Valencia], la distribución geográfica de las especies en estudio y las conexiones históricas con el resto de las grandes cuencas suramericanas (Magdalena, Amazonas y las Guayanas), se presenta en la Tabla 1 una propuesta de los eventos que determinaron los patrones biogeográficos de los siete clados de caraciformes seleccionados. En líneas generales destaca una gran proporción de taxones (13 de 27) para los cuales se sugiere un proceso de dispersión biótica desde la cuenca del río Negro hacia el río Orinoco, cinco taxones que aparentemente se han originado vía procesos de especiación vicariante en la cuenca del río Orinoco con dispersiones hacia las cuencas del Caribe, Paria y Cuyuní, dos procesos de especiación en la cuenca del Caribe y dos especies con origen en la del lago de Maracaibo. Es importante señalar que en esta propuesta no se ha contemplado la posibilidad de extinciones secundarias.

Género	Especie (número) - Evento
<i>Prochilodus</i>	<i>reticulatus</i> (1) Especiación en Maracaibo. <i>mariae</i> (2) Especiación en Orinoco y Dispersión hacia río Negro y Cuyuní. <i>rubrotaeniatus</i> (3) Especiación post-dispersión desde Orinoco hacia Cuyuní.
<i>Boulengerella</i>	<i>maculata</i> (6), <i>lateristriga</i> (7), <i>lucius</i> (8), <i>xyrekes</i> (10): Dispersión desde río Negro hacia Orinoco. <i>cuvieri</i> (9) Dispersión desde río Negro hacia el Orinoco y Cuyuní.
<i>Caenotropus</i>	<i>mestomorgmatos</i> (15), <i>labyrinthicus</i> (17) Dispersión desde río Negro hacia Orinoco. <i>maculosos</i> (16) Especiación en las Guayanas - Cuyuní.
<i>Gephyrocharax</i>	<i>valencia</i> (20) Especiación en Orinoco y dispersión hacia Caribe, Cuyuní y Paria. <i>venezuelae</i> (21) Especiación en Maracaibo - Magdalena y dispersión hacia Caribe. sp. nov. (22) Especiación en Caribe postdispersión desde Maracaibo.
<i>Steindachnerina</i>	<i>argentea</i> (25) Especiación en Caribe y Dispersión hacia Paria y Orinoco. <i>bimaculata</i> (26), <i>guentheri</i> (27), <i>pupula</i> (28) Dispersión desde Amazonas hacia Orinoco.
<i>Semaprochilodus</i>	<i>laticeps</i> (32), <i>kneri</i> (33) Especiación en Río Negro y Dispersión hacia Orinoco. <i>insignis</i> (34) Especiación en Amazonas y Dispersión hacia río Negro.
<i>Curimata</i>	<i>ocellata</i> (37), <i>vittata</i> (38), <i>incompta</i> (40), <i>roseni</i> (42) Dispersión desde río Negro hacia Orinoco. <i>cyprinoides</i> (39) Dispersión desde Orinoco hacia Paria. <i>cerasina</i> (41) Especiación en Orinoco.

Tabla 1. Propuesta de historias biogeográficas para los siete géneros de Characiformes analizados.

Con base en un análisis de ordenamiento (UPGMA) de 33 familias de peces dulceacuícolas reportados para en las cuencas hidrográficas al norte de Suramérica, Rodríguez Olarte *et al.* (2011) definieron cinco unidades biogeográficas dentro del territorio venezolano: Maracaibo, Caribe Occidental, Caribe Central, Caribe Oriental y Orinoco;

sus resultados mostraron una mayor afinidad entre Orinoco y Caribe Oriental (incluyendo Paria) con respecto al resto de los drenajes caribeños y magdalénicos (Maracaibo) localizados hacia el oeste venezolano. Esta disminución en sentido este - oeste de la afinidad biótica entre el Orinoco y las cuencas caribeñas, coincide con lo encontrado en el presente trabajo donde se señala una baja conectividad entre Maracaibo y Orinoco, así como una biota compartida recientemente entre Paria y Orinoco (PAE Cuencas). Adicionalmente, de acuerdo con el BPA secundario, se reportan aquí taxones para los cuales se postula un origen vía dispersión desde el Orinoco hacia el Caribe Oriental/Paria. De constituir esta propuesta un patrón general, este proceso dispersivo pudiese explicar la mayor afinidad Orinoco - Caribe Oriental, debido a la conectividad de las cuencas del Orinoco bajo con algunos drenajes del Caribe Central y Oriental durante su cambio de curso hasta la formación del delta actual.

En resumen, los resultados de los distintos métodos biogeográficos empleados en este trabajo indican que la región de los Llanos - Amazonas, donde se conjugó la biota del incipiente Orinoco con la biota amazónica, contiene el mayor número de especies, las áreas de endemismo mejor sustentadas, así como distintos eventos de especiación y posterior dispersión hacia otras regiones. Adicionalmente, el mayor número de especies endémicas se localizó en la región del Ventuari - Atabapo y ríos cercanos. La diversificación de la biota de la región norte - costera del país, parece más bien gobernada por procesos de especiación vicariante de carácter puntual, posiblemente condicionado por el aislamiento histórico de los drenajes que la conforman. La información que genera este tipo de estudios es sumamente importante, no solo desde el punto de vista puramente científico sino también con altísimo auge actual en la solución de problemas de conservación de los recursos bióticos de la nación, al permitir identificar áreas prioritarias para la conservación de la diversidad biológica. De allí la inminente necesidad de desarrollar prontamente diversos estudios que se enfoque en el origen y diversificación de la biota del país, desde el punto de vista filogenético - evolutivo, con aplicaciones a diferentes escalas e intereses.

AGRADECIMIENTOS

Al Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV) por facilitar la información taxonómica y geográfica del grupo de peces estudiado.

BIBLIOGRAFÍA

ALBERT J, LOVEJOY NR, CRAMPTON WGR. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J S Am Earth Sci.* 2006;21(1-2):14-27.

AVISE J. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Mol Ecol.* 1998;7(4):371-379.

AVISE JC, ARNOLD J, BALL RM, BERMINGHAM E, LAMB T, NEIGEL JE, *et al.* Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Ann Rev Ecol Syst.* 1987;18:489-522.

BOUCHARD P, BROOKS DR. Effect of vagility potential on dispersal and speciation in rainforest insects. *J Evol Biol.* 2004;17(5):994-1006.

BROOKS DR, VAN VELLER MGP, MCLENNAN DA. How to do BPA, really. *J Biogeogr.* 2001;28(3):45-358.

CASTRO RMC, VARI R. Detritivores of the South American Fish Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) A Phylogenetic and Revisionary Study. *Smithsonian Contributions to Zoology*, No. 622. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.; 2004. p. 189.

CRACRAFT J. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *Amer Zool.* 1994;34(1):33-47.

CRACRAFT J, PRUM RO. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution.* 1988;42(3):603-620.

CROIZAT L. Biogeografía Analítica y Sintética ("Panbiogeografía") de Las Américas. Tomos I y II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XV y XVI. Caracas; 1976. p. 661.

DÍAZ DE GAMERO ML. The changing course of the Orinoco river during the Neogene: a review. *Palaeo.* 1996;123(1-4):385-402.

FISHBASE. Disponible en URL: <http://www.fishbase.org/search.php>. Acceso entre enero y abril de 2010.

HAUSDORF B. Units in Biogeography. *Syst Biol.* 2002;51(4):648-652.

HUBERT N, RENNO JF. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *J Biogeogr.* 2006;33(8):1414-1436.

HUBERT N, DUPONCHELLE F, NUÑEZ J, GARCIA-DÁVILA C, PAUGY D, RENNO JF. Phylogeography of the piranha genera *Serrasalmus* and *Pygocentrus*: implications for the diversification of the Neotropical ichthyofauna. *Mol Ecol.* 2007a;16(10):2115-2136.

HUBERT N, DUPONCHELLE F, NUÑEZ J, RIVERA R, BONHOMME F, RENNO JF. Isolation by distance and Pleistocene expansion of the lowland populations of the white piranha *Serrasalmus rhombeus*. *Mol Ecol.* 2007b;16(12):2488-2503.

LASSO C, MACHADO ALLISON A, PÉREZ HERNÁNDEZ R. Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroní) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 1989-1990; IL-L(131-134):109-129.

LASSO CA, LEW D, TAPHORN D, DONASCIMIENTO C, LASSO-ALCALÁ O, PROVENZANO F, *et al.* Biodiversidad ictiológica continental de Venezuela. Parte I. Lista de especies y distribución por cuenca. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 2003; LXIII(159-160):105-195.

LASSO CA, MOJICA JI, USMA JS, MALDONADO JA, DONASCIMIENTO C, TAPHORN DC, *et al.* Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I: lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana.* 2004;5(2):95-158.

LIMA FCT, MALABARBA LR, BUCKUP PA, PEZZI DA SILVA JF, VARI RP, HAROLD A, *et al.* Genera *Incertae sedis* in Characidae. En: Reis RE, Kullander SO, Ferraris Jr. C, editors. *Check List of the Freshwaters Fishes of South and Central America.* Pontificia Universidade Católica do Rio Grando do Sul; 2003. p. 106-169.

LOMOLINO MV, RIDDLE BR BROWN JH. *Biogeography.* 3er. Ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts; 2006. p.256, 449, 450.

LOVEJOY NR, BIRMINGHAM E, MARTIN AP. Marine incursion into South America. *Nature.* 1998;396(6710):421-422.

LOVEJOY NR, ALBERT JA, CRAMPTON WGR. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *J S Am Earth Sci.* 2006;21(1-2):5-13.

LUNDBERG JC, MARSHALL LG, GUERRERO J, HORTON B, MALABARBA MC WESSELING F. The stage for neotropical fish diversification: A history of Tropical South American rivers. En: Malabarba L, Reis R, Vari RP, Lucena ZM, Lucena CA, editors. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre EDIPUCRS; 1998. p. 13-48.

MACHADO ALLISON A, CHERNOFF B, ROYERO LEÓN R, MAGO LECCIA F, VELÁZQUEZ J, LASSO C, *et al.* Ictiofauna de la cuenca del río Cuyuní en Venezuela. *Interciencia* 2000;25(1):13-21.

MAGO LECCIA F. Lista de los peces de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas; 1970. p. 17-27.

MCDOWALL RM. What biogeography is: a place for process. *J Biogeogr.* 2004;31(3):345-351.

MORRONE JJ. On the identification of areas of endemism. *Syst Zool.* 1994;43(3):438-441.

MORRONE JJ, CRISCI JV. Historical biogeography: Introduction to Methods. *Annu Rev Ecol Syst.* 1995;26:373-401.

NELSON G, PLATNICK N. *Systematic and biogeography*. Columbia University Press, New York; 1981. p. 42-47.

NIHEI SS. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *J Biogeogr.* 2006;33(12):2099-2016.

PÉREZ A, TAPHORN D. Patrones de distribución de los peces de la cuenca del lago de Maracaibo, Venezuela. *Acta Apuroquia.* 2009;1(1):6-23.

POSADAS P, CRISCI JV, KATINAS L. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *J Arid Environ.* 2006;66(3):389-403.

RODRÍGUEZ M, LEWIS W. Diversity and species composition of fish communities of Orinoco floodplain lakes. *Natl Geogr Res.* 1990;6(3):319-328.

RODRÍGUEZ-OLARTE D, AMARO A, CORONEL J, TAPHORN D. Los peces del Río Aroa, cuenca del Caribe, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 2005; LXV(164):101-127.

RODRÍGUEZ-OLARTE D, AMARO A, CORONEL J, TAPHORN D. Integrity of fluvial fish communities is subject to environmental gradients in mountain streams, Sierra de Aroa, north Caribbean coast, Venezuela. *Neotrop Ichthyol.* 2006a;4(3):319-328.

RODRÍGUEZ-OLARTE D, CORONEL J, TAPHORN D, AMARO A. Los peces y su conservación en el río Tocuyo, la cuenca andina de la vertiente Caribe en Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 2006b; LXVI(165):33-61.

RODRÍGUEZ-OLARTE D, TAPHORN D, LOBÓN-CERVIÁ J. Patterns of Freshwater Fishes of the Caribbean Versant of Venezuela. *Internat. Rev Hydrobiol.* 2009;94(1):67-90.

RODRÍGUEZ-OLARTE D, MOJICA CORZO JI, TAPHORN D. Northern South America, Magdalena and Maracaibo Basins. En: Albert J, Reis RE, editors. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. Univ. California Press; 2011. p. 243-257.

VARI R. Systematics of the Neotropical Characiform Genus *Curimata* Bosc (Pisces:Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology*, No. 474. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.; 1989. p.16.

VARI R. Systematics of the Neotropical Characiform Genus *Steindachnerina* Fowler (Pisces: Ostariophysii). Smithsonian Contributions to Zoology, No. 507. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1991. p. 118.

VARI R. The Neotropical Fish Family Ctenoluciidae (Teleostei: Ostariophysii: Characiformes): Supra and Intrafamilial Phylogenetic Relationships, with a Revisionary Study. Smithsonian Contributions to Zoology, No. 564. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.; 1995. p. 36.

VARI R, CASTRO RMC, RAREDON SJ. The Neotropical Fish Family Chilodontidae (Teleostei: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of *Caenotropus* Giinther. Smithsonian Contributions to Zoology, No. 577. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.; 1995. p. 10.

WEITZMAN M, WEITZMAN SH. Lebiasinidae. En: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ, editors. Checklist of freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, EDIPUCRS; 2003. p. 241-251.

ZINK RM. Methods in Comparative Phylogeography, and Their Application to Studying Evolution in the North American Aridlands. Integr Comp Biol. 2002;42(5):953-959.

ZINK RM, BLACKWELL-RAGO RC, RONQUIST F. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proc R Soc Lond B. 2000;267(1442):497-503.

ANEXOS

Anexo 1

CLADO	SINAPOMORFÍAS
(13+14)	<i>Creagrutus atratus</i> <i>Creagrutus calai</i> <i>Moenkhausia eigenmanni</i> <i>Hyphessobrycon saizi</i> <i>Schulzites axelrodi</i>
((7+8)+9)	<i>Astyanax superbus</i>
(19+15)	<i>Creagrutus xiphos</i> <i>Lebiasina taphorni</i>
((21+18)+22)	<i>Priocharax ariel</i> <i>Tometes makue</i> <i>Creagrutus runa</i> <i>Hemigrammus cylindricus</i> <i>Nannostomus digrammus</i> <i>Crenuchus spilurus</i>
(16+20)	<i>Hyphessobrycon albolineatum</i> <i>Hyphessobrycon hildae</i> <i>Leporinus moralesi</i> <i>Lebiasina yuruaniensis</i> <i>Apareiodon gransabana</i>
(1+2)	<i>Gilbertolus alatus</i>
(3+4)	<i>Hyphessobrycon fernandezi</i>
((13+14) + ((7+8)+9))	<i>Brycon whitei</i> <i>Leporinus latofasciatus</i>

Anexo 2

(Orinoco + río Negro)	<i>Acestrocephalus ginesi</i> , <i>Gnathocharax steindachneri</i> , <i>Heterocharax leptogrammus</i> , <i>Lonchogenys ilisha</i> , <i>Priocharax ariel</i> , <i>Catoptrion mento</i> , <i>Myleus lobatus</i> , <i>Myleus schomburgki</i> , <i>Myleus setiger</i> , <i>Pristobrycon striolatus</i> , <i>Pygopristis denticulata</i> , <i>Serrasalmus gouldingi</i> , <i>Serrasalmus manueli</i> , <i>Brycon falcatus</i> , <i>Iguanodectes geisleri</i> , <i>Creagrutus ephippiatus</i> , <i>Creagrutus maxillaris</i> , <i>Creagrutus phasma</i> , <i>Creagrutus runa</i> , <i>Creagrutus vexillapinus</i> , <i>Creagrutus zephyrus</i> , <i>Moenkhausia chrysargyrea</i> , <i>Moenkhausia comma</i> , <i>Bryconamericus heteresthes</i> , <i>Bryconamericus macrophthalmus</i> , <i>Parapristella georgiae</i> , <i>Astyanax scintillans</i> , <i>Hyphessobrycon bentosi</i> , <i>Hyphessobrycon epicharis</i> , <i>Hyphessobrycon metae</i> , <i>Hemigrammus cf. analis</i> , <i>Hemigrammus cylindricus</i> , <i>Hemigrammus newboldi</i> , <i>Hemigrammus rhodostomus</i> , <i>Hemigrammus cf. Schmardae</i> , <i>Hemigrammus stictus</i> , <i>Hemigrammus vorderwinkleri</i> , <i>Aulixidens eugeniae</i> , <i>Bryconops humeralis</i> , <i>Jupiaba scologaster</i> , <i>Jupiaba zonata</i> , <i>Knodus heteresthes</i> , <i>Microschemobrycon callops</i> , <i>Microschemobrycon casiquiar</i> , <i>Paracheirodon axelrodi</i> , <i>Paracheirodon simulans</i> , <i>Serrabrycon magoi</i> , <i>Thayeria obliqua</i> , <i>Thrissobrycon pectinifer</i> , <i>Anostomus ternetzi</i> , <i>Gnathodolus bidens</i> , <i>Leporellus vittatus</i> , <i>Leporinus brunneus</i> , <i>Leporinus ortomaculatus</i> , <i>Leporinus punctatus</i> , <i>Leporinus steyermarki</i> , <i>Pseudanos gracilis</i> , <i>Pseudanos irinae</i> , <i>Synaptolaemus cingulatus</i> , <i>Copella compta</i> , <i>Copella nattereri</i> , <i>Nannostomus digrammus</i> , <i>Nannostomus eques</i> , <i>Nannostomus marginatus</i> , <i>Nannostomus marilynae</i> , <i>Nannostomus trifasciatus</i> , <i>Nannostomus unifasciatus</i> , <i>Curimata incompta</i> , <i>Curimata ocellata</i> , <i>Curimata roseni</i> , <i>Curimata vittata</i> , <i>Curimatopsis crypticus</i> , <i>Curimatopsis evelynae</i> , <i>Curimatopsis macrolepis</i> , <i>Cyphocharax abramoides</i> , <i>Cyphocharax leucostictus</i> , <i>Cyphocharax multilineatus</i> , <i>Potamorhina altamazonica</i> , <i>Anodus orinocensis</i> , <i>Argonectes longiceps</i> , <i>Hemiodus argenteus</i> , <i>Hemiodus gracilis</i> , <i>Hemiodus immaculatus</i> , <i>Hemiodus thayeria</i> , <i>Ammocryptocharax elegans</i> , <i>Ammocryptocharax minutus</i> , <i>Crenuchus spilurus</i> , <i>Elachocharax geryi</i> , <i>Elachocharax mitopterus</i> , <i>Elachocharax pulcher</i> , <i>Leptocharacidium omspilus</i> , <i>Melanocharacidium compressus</i> , <i>Melanocharacidium depressum</i> , <i>Melanocharacidium pectorale</i> , <i>Microcharacidium gnomus</i> , <i>Microcharacidium weitzmani</i> , <i>Odontocharacidium aphanes</i> , <i>Poecilocharax weitzmani</i> , <i>Semaprochilodus kneri</i> , <i>Semaprochilodus laticeps</i> , <i>Boulengerella lateristriga</i> , <i>Boulengerella lucius</i> , <i>Boulengerella maculata</i> , <i>Boulengerella xyrekes</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>Acestrorhynchus grandoculis</i> , <i>Carnegiella strigata</i> , <i>Hydrolycus wallacei</i> , <i>Rhaphiodon vulpinus</i> .
((Orinoco + río Negro) + Cuyuní)	<i>Charax gibbosus</i> , <i>Phenacogaster megalostictus</i> , <i>Myleus rhomboidalis</i> , <i>Brycon pesu</i> , <i>Tetragonopterus chalceus</i> , <i>Moenkhausia oligolepis</i> , <i>Bryconops cf. affinis</i> , <i>Bryconops caudomaculatus</i> , <i>Jupiaba polylepis</i> , <i>Rhinobrycon negrensis</i> , <i>Anostomus anostomus</i> , <i>Leporinus arcus</i> , <i>Leporinus fasciatus</i> , <i>Psectrogaster ciliata</i> , <i>Bivibranchia fowleri</i> , <i>Hoplias macrophthalmus</i> , <i>Boulengerella cuvieri</i> , <i>Chilodus punctatus</i> , <i>Acestrorhynchus microlepis</i> , <i>Thoracocharax stellatus</i> , <i>Cynodon gibbus</i> , <i>Hydrolycus armatus</i> , <i>Hydrolycus tatauaia</i> .
(((Orinoco + río Negro) + Cuyuní) + Paria)	<i>Serrasalmus rhombeus</i> , <i>Brachychalcinus orbicularis</i> , <i>Moenkhausia collettii</i> , <i>Curimatella immaculata</i> , <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> , <i>Acestrorhynchus falcatus</i> , <i>Carnegiella marthae</i> .
(Valencia + Caribe)	<i>Moenkhausia pittieri</i> , <i>Hyphessobrycon fernandezi</i> . Anexo 3.

