

MEMORIA

Sociedad de Ciencias Naturales

Tomo II, número 131-132, Enero/diciembre 1989

Tomo L, número 133-134, Enero/diciembre 1990

CONSIDERACIONES ZOOGEOGRAFICAS DE LOS PECES DE LA GRAN SABANA (ALTO CARONI) VENEZUELA, Y SUS RELACIONES CON LAS CUENCAS VECINAS

Carlos A. Lasso

Asociación Amigos de Doñana
Sevilla, España y Museo de Historia Natural La Salle
Apartado 1930, Caracas 1010-A
Venezuela

Antonio Machado-Allison y Roger Pérez Hernández

Instituto de Zoología Tropical,
Facultad de Ciencias
Universidad Central de Venezuela,
Apartado 47058, Caracas 1041-A
Venezuela

Palabras claves: Peces. Zoogeografía. Caroní. Gran Sabana.

RESUMEN

Muestras de peces de los ríos Yuruaní, Kukenán, Parupa, Kamá, Ikabarú y los principales tributarios de éstos, pertenecientes a la Gran Sabana, Alto Caroní, fueron estudiadas. Se identificó un total de 52 especies determinándose que 14 de ellas son endémicas, 4 representan nuevas citas para la ictiofauna venezolana y al menos 9 especies son nuevas para la ciencia. Se consideran algunos aspectos de la distribución de las especies en relación con su hábitat. Finalmente son discutidas algunas hipótesis biogeográficas (Géry, 1969; Mago-Leccia, 1970, 1978; Lowe-Mc Connell y Howes, 1981; Lowe-Mc Connell, 1987) usando métodos de análisis comparativos de similaridad faunística y PAUP, los cuales nos permiten sugerir una relación histórica estrecha entre las ictiofaunas de la Gran Sabana y la presente en los ríos Cuyuní y Essequibo.

Key words: Fishes. Zoogeography. Caroní. Gran Sabana.

SUMMARY

Sample of fish coming from Yuruaní, Kukenán, Parupa, Kamá, Ikabarú rivers and tributaries, belonging to the Gran Sabana region of Venezuela, were

analyzed. A total of 52 species were identified, of which 14 are endemics, 4 represent new records from the Venezuelan fish fauna and 9 are new species. This paper discusses aspects of the distribution of the species in relation to the habitat. Also, some biogeographical hypothesis such as those proposed by Géry, (1969); Mago-Leccia (1970, 1978); Lowe Mc Connell & Howes, (1981) and Lowe Mc Connell (1987), are discussed. The results using similarity coefficients and PAUP permits us to suggest a close relationship among the Gran Sabana and Cuyuní Essequibo ichthyofaunas.

INTRODUCCION

La transformación ecológica de los cuerpos de agua de Venezuela, es uno de los principales problemas del país. La contaminación por desechos industriales y domésticos, la deforestación de la cabeceras, el represamiento de los cursos principales de los ríos para aprovechamiento hidroeléctrico, agrícola, domésticos y minero, son actividades antrópicas ampliamente desarrolladas en las últimas décadas y que han influenciado negativamente en la vida silvestre de nuestros cuerpos de agua (Machado-Allison, 1987). Los ríos de la Gran Sabana de Venezuela, aunque en menor grado, no han escapado a estas influencias negativas, principalmente debido a una irregular y poco dirigida actividad turística.

Por otro lado, los cuerpos de agua de la Gran Sabana representan un área de suma importancia desde el punto de vista zoogeográfico debido a su ubicación geográfica, historia y relaciones geológicas y faunísticas con formaciones similares en Brasil y Guyana. Géry (1969) y Lowe Mc Connell y Howes (1981) consideran la región Orinoco Venezolana como una sola entidad biogeográfica. Mago-Leccia (1970) sin embargo, reconoce que la Guayana venezolana está integrada por dos cuencas hidrográficas separadas, Orinoco y Cuyuní. EL mismo autor en 1978, considera a todas las regiones al Sur del Orinoco, como un fragmento de la biota guayanesa.

Por las razones anteriormente mencionadas, es prioritario obtener información acerca de la biota de esta región. En este sentido se han publicado trabajos bioecológicos y de impacto (Alvarez *et al.*, 1986, Castro y Gorzula, 1986, Galán, 1984), fauna (Fernández-Yépez, 1967, 1969, Gorzula 1988, Inger, 1956), flora (Huber, 1986, 1987), geológicos (López *et al.*, 1942, Schubert 1984, Shubert *et al.*, 1986) y finalmente un compendio sobre la región (Schubert y Huber 1989).

Como una continuación a los mismos, el Museo de Historia Natural La Salle y el Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología Tropical (Museo de Biología) han trabajado las colecciones depositadas en los diferentes Museos del país y los ejemplares obtenidos en varias expediciones (lluvia y sequía) de los cuerpos de agua que conforman el sistema hidrográfico de la Gran Sabana.

Este trabajo presenta información acerca de las especies localizadas en los distintos ríos investigados y notas preliminares sobre los aspectos zoogeográficos de la región.

AREA DE ESTUDIO

La Gran Sabana se encuentra ubicada entre los 4°34' -6°45'N y 60°34' -62°45' W, al sureste del Estado Bolívar, Guayana Venezolana. Corresponde al sector del Alto Caroní de acuerdo a la clasificación hidrográfica de Castro y Gorzula (1986). La extensión de la Cuenca del Río Caroní es de aproximadamente 96.000 Km², de los cuales 20.000 Km² tienen menos de 500 metros de altitud, unos 50.000 Km² ocupan superficies entre 500 y 1.000 m s.n.m., otros 20.000 Km² tienen entre 1.000 y 1.500 m s.n.m. y por último, unos 6.000 Km² superan esta altura (Galán, 1984). La mayoría de los tributarios del Caroní nacen en los tepuyes Roraima, Kukenán, Yuruani e Ilú en la región sureste. El paisaje típico de la Cuenca es el de la altiplanicie ondulada de la Gran Sabana que se desarrolla entre 800 y los 1.300 m.s.n.m. (Huber, 1986).

Según Schubert *et al.* (1986), el basamento de la cuenca está compuesto por rocas Precámbricas del Escudo de Guayana, cuyas edades radiométricas están entre 3,5 y 0,9 mil millones de años (Ga). El río Caroní hacia su porción superior cruza la Provincia geológico-tectónica de Roraima o Canaima, donde la mayoría de las rocas que afloran son cuarcitas y areniscas con conglomerados, lutitas, etc., que pertenecen al Grupo Roraima. Se ha postulado que el cauce del río Caroní empezó a formarse hace unos 10x10⁶ años aproximadamente, durante una secuencia alternante de climas áridos y húmedos. En los primeros había formación de superficies de erosión y deposiciones y, al pasar a los climas más húmedos, el río corría sobre esas superficies y depósitos de manera desordenada. La última fase húmeda correspondiente al Holoceno no ha sido lo suficientemente larga como para desarrollar un patrón de drenaje estable (Garner, 1967; Schubert, 1984; Schubert *et al.*, 1986).

Existen dos gradientes pluviométricos definidos (Galán, 1984). Uno de Norte a Sur, desde 1.000 mm/año aproximadamente en el Bajo Caroní hasta unos 4.000 mm/año al Oeste del río Ikabarú y otro en dirección Este-Oeste de 1.800 mm/año en la región suroriental de la Gran Sabana hasta superar los 4.000 mm/año en la región suroeste de la cuenca. Durante 1986-1987 la precipitación total mensual fue menor durante los meses de Diciembre a Febrero y mayor entre Junio y Noviembre. La temperatura media varió entre 20,5 °C y 23,0 °C.

Los cuerpos acuáticos estudiados presentan los tres tipos de aguas blancas, claras y negras. La temperatura del agua varió entre 21°C y 26°C, el PH entre 5 y 3,5, la conductancia entre 4 µmho l⁻¹ y 12 l⁻¹ µmho l⁻¹ y por último el oxígeno disuelto entre 5,2 mg l⁻¹ y 8,0 mg l⁻¹.

En la figura 1 se muestra la región de la Gran Sabana y las cuencas adyacentes consideradas en este estudio.

MATERIALES Y METODOS

El material se capturó utilizando sistemas estandar de colecta (chinchorros, redes de mano e ictiocida). Los ejemplares fueron preservados inicialmente en formol al 10% y posteriormente colocados en etanol al 70%.

Se obtuvieron muestras en 40 cuerpos de agua (Figura 2) de las cuales los más importantes fueron los ríos Tuperere, Yuruaní, Kukenán, Anauaic, Parupa, Kamá e Ikarabú.

Para el estudio de las relaciones zoogeográficas se comparó la ictiofauna de la Gran Sabana (Alto Caroní) con las siguientes cuencas vecinas: Bajo Caroní, Orinoco, Cuyuní, Esequibo, Rupununi y Branco. La distribución de las especies está basada con ligeras modificaciones en: Bajo Caroní (Fernández-Yépez, 1969; Alvarez *et al.*, 1986), Gran Sabana (Steindachner, 1915; Inger, 1956; Fernández-Yépez, 1967 y Lasso, en preparación), Esequibo y río Branco (Eigenmann, 1912) y Rupununi (Lowe-McConnell, 1964). Se revisaron además

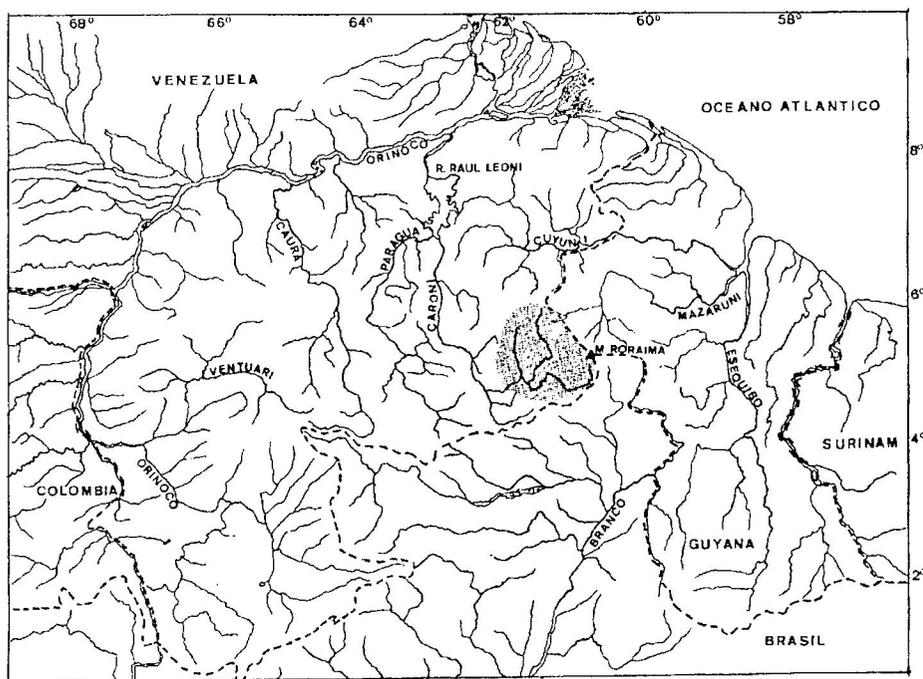


Figura 1

Ubicación del área de estudio. Región de la Gran Sabana (área sombreada) y cuencas adyacentes.

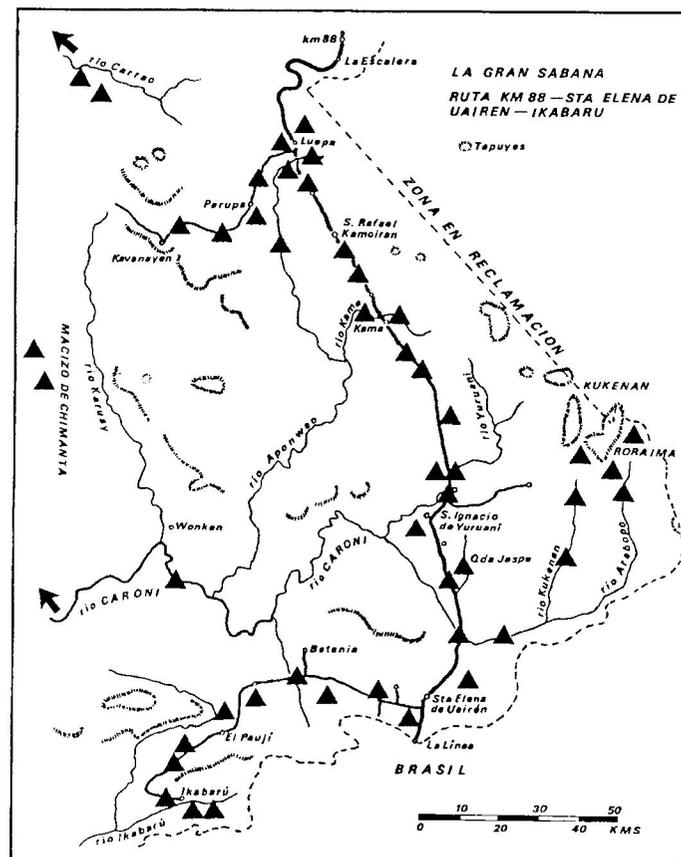


Figura 2

Localización de los principales puntos de colección en el área de estudio

las colecciones del Museo de Biología de Universidad Central de Venezuela y Museo de Historia Natural La Salle, para las cuencas del Cuyuní y Orinoco. En el análisis se consideraron únicamente las especies primarias y de estatus taxonómico aceptado.

Análisis numérico

Se utilizaron siete índices o coeficientes de similitud: Jaccard (1900); Simpson (1947); Sørensen (1948); Sokal y Sneath (1963); compilados por Legendre Legendre (1983); Alcolado (1980) y Cruz (1986).

- | | |
|---------------------|------------------|
| (1) Jaccard: | $J = a/a+b+c$ |
| (2) Sørensen: | $S = 2a/2a+b+c$ |
| (3) Sokal y Sneath: | $S' = a/a+2b+2c$ |

- (4) Simpson: $S'' = 100 a/B$
 (5) Alcolado: $P = A/B * a/T$
 (6) Cruz: $P_{BA} = 100 a/A$

Donde:

a = número de especies comunes entre ambas cuencas.
 b = número de especies que están en una cuenca (1) y no en la otra cuenca (2)
 c = número de especies que están en una cuenca (2) y no en la otra cuenca (1)
 A = número de especies de fauna más rica
 B = número de especies de la fauna más pobre
 T = número total de especies de las dos faunas

Adicionalmente se elaboró un dendrograma basado en el método de ligaje simple (Nearest-Neighbor Clustering) (Pielou, 1984).

Análisis cladístico

Los datos fueron procesados de acuerdo a la versión 2.4 PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony), según D. L. Swofford, Illinois Natural History Survey.

RESULTADOS Y DISCUSION

Inventario de especies

De acuerdo a la literatura existente y las colecciones realizadas desde 1982 hasta 1989 por uno de nosotros (C.A.L.), se elaboró una lista que comprende 52 especies (incluyendo tres subespecies) agrupadas en 5 Ordenes, 17 Familias y 39 Géneros (Tabla 1). El grupo mejor representado lo constituye el Orden Characiformes (24 especies), seguido por los Siluriformes (18 especies), Perciformes (4 especies), Gymnotiformes (3 especies) y por último los Cyprinodontiformes (1 especie). La familia Characidae con 9 especies (19,2%) fue la más abundante. Le siguen en importancia Loricariidae con 6 especies (11,5%), Pimelodidae y Trichomycteridae con 5 especies cada una (9,6% respectivamente). Estos resultados son similares a los obtenidos para ríos de piedemonte de la Cordillera Central y de la Costa. Los grupos más comunes son aquellos que poseen especies adaptadas a cuerpos de agua con altas velocidades, como por ejemplo *Characidium*, *Lebiasina*, *Bryconamericus*, *Deuterodon*, *Parodon*, *Hoplerythrinus*, *Ancistrus*, *Chaetostoma*, *Pseudoancistrus*, *Peckoltia* y *Trichomycterus*.

Entre las especies y subespecies identificadas, *Acestrorhynchus falcatus falcatus*, *Lebiasina unitaeniata*, *Hemidiopsis quadrimaculatus vorderwinckleri* y *Corydoras oelemariensis*, son citadas por vez primera para Venezuela.

Al menos 9 especies son nuevas para la ciencia: *Characidium* (3 especies; Backup, com. pers.), *Parodon* (1 especie; Starnes, com. pers.), *Trichomycterus* (4

especies) y *Rivulus* (1 especie). Hay 4 especies identificadas a nivel genérico o subgenérico, de estatus taxonómico incierto, tal es el caso de *Astyanax* (*Astyanax*) sp. *Pimelodella* sp, *Lasiancistrus* sp y *Chaetostoma* sp (primer registro del género al Sur del Orinoco).

Dentro de la cuenca las especies más abundantes y ampliamente distribuidas fueron: *Bryconops* (*Creatochanes*) *affinis*, *L. unitaeniata*, *Trichomycterus* spp y *Rivulus* sp nov. Gorzula (1988) a diferencia de lo expuesto anteriormente plantea que los peces están prácticamente ausentes de los cuerpos de agua y que en ningún caso sobrepasan el límite inferior del Pantepui (1.200 msnm) de acuerdo a la revisión exhaustiva de este concepto por Huber (1987). Sin embargo, aunque no existe un patrón definido en la distribución altitudinal, hay varias especies que superan este límite, como *Amnicroptocharax vintoni*, *B. affinis* y *L. unitaeniata*. El mayor registro hasta el momento corresponde a ejemplares juveniles de *Trichomycterus* sp, para el río Tiriká, Macizo del Chimanta-Tepuy (superior a los 1.600 msnm).

Endemismos

Tal como ha señalado Mago Leccia (1978), no puede ser un hecho casual que ciertas especies se capturan únicamente en determinadas áreas, las cuales se ajustan a un modelo biogeográfico particular. Parte de este argumento está basado en la presencia de especies indicadoras de biotas ancestrales. De esta manera, si analizamos la lista de especies de la Gran Sabana y la comparamos con resto de la ictiofauna de las cuencas adyacentes, se desprende que unas 14 especies incluyendo 1 subespecie sólo se encuentra en esta área, determinando así un elevado grado de endemismo del orden del 27% (Tabla 2). Algunas de estas especies presentan una distribución muy restringida y no han sido redescubiertas desde su descripción original: *Brycon coquenani* y *Peckoltia yaravi* (río Kukenán), *Bryconamericus deuterodonoides caudovittatus* y *Chasmocranus chimantanus* (río Abakapá), *Brachyglanis magoi* y *Helogenes uruyensis* (río Uruguay). Existen otras especies endémicas pero que están más ampliamente distribuidas en la cuenca como *Lebiasina uruyensis*, *Characidium declivirostre*, *Characidium* sp "B", *Characidium* sp "C", *Parodon* sp nov., *Exatilitoxus fimbriatus*, *Rivulus* sp nov. y *Aequidens chimantanus*. Esta lista no incluye todavía al resto de las especies no identificadas del género *Trichomycterus*, que se caracterizan por tener también generalmente una distribución limitada a un sólo río (Eigenmann, 1918).

Análisis numérico

En la tabla 3 se presentan los resultados de los índices de similitud al comparar la ictiofauna de la Gran Sabana con las cuencas vecinas. Ordenándolos de manera decreciente tenemos lo expuesto en la Tabla 4. Si los separamos por grupos de acuerdo al resultado, se observa que con los índices

TABLA I

Lista de las especies identificadas para la Gran Sabana, Alto Caroní, Venezuela. Las especies indicadas con un asterisco (*) no han sido examinadas por los autores

NOMBRE CIENTIFICO

CHARACIDAE

- 01 *Acestrorhynchus falcatus falcatus* Bloch 1794
- 02 *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus* (Linnaeus) 1758
- 03 *Astyanax (Astyanax)* sp
- 04 *Brycon coquenani* (*) Steindachner 1915
- 05 *Brycon (Creatochanes) affinis* (Günther) 1864
- 06 *Brycon (Creatochanes) melanurus* (*) (Blösch) 1795
- 07 *Bryconamericus deuterodonoides caudovittatus* (*) Inger 1956
- 08 *Deuterodon potaroensis* Eigenmann 1909
- 09 *Moenkhausia miangi* Steindachner 1915

ERYTHRINIDAE

- 10 *Erythrinus erythrinus* (*) (Blösch y Schneider) 1801
- 11 *Hoplias malabaricus* (Blösch) 1794
- 12 *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Agassiz) 1829

CHARACIDIIDAE

- 13 *Ammocriptocharax vintoni* (Eigenmann 1909)
- 14 *Characidium declivirostre* Steindachner 1915
- 15 *Characidium* sp "A"
- 16 *Characidium* sp "B"
- 17 *Characidium* sp "C"

LEBIASINIDAE

- 18 *Lebiasina unitaeniata* (Günther) 1864
- 19 *Lebiasina uruyensis* Fernández-Yépez 1967

PARODONTIDAE

- 20 *Parodon* sp nov.

ANOSTOMIDAE

- 21 *Anostomus anostomus* (*) (Linnaeus) 1758
- 22 *Leporinus arcus* (*) Eigenmann 1912
- 23 *Leporinus steyermarki* (*) Inger 1956

HEMIODONTIDAE

- 24 *Hemiodopsis quadrimaculatus vorderwinckleri* Géry 1977

APTERONOTIDAE

- 25 *Apteronotus leptorhynchus* (Ellis) 1912

GYMONOTIDAE

- 26 *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758

TABLA I (continuación)

NOMBRE CIENTIFICO

STERNOPYGIDAE

- 27 *Eigenmannia virecens* (*) Valenciennes) 1847

PIMELODIDAE

- 28 *Brachyglanis magoi* (*) Fernández-Yépez 1967
- 29 *Chasmocranus chimantanus* Inger 1956
- 30 *Pimelodella* sp
- 31 *Rhamdia sebae* (Cuvier y Valenciennes) 1840
- 32 *Rhamdia quelen* (*) (Quoy y Gaimard) 1824

HELOGENEIDAE

- 33 *Helogenes uruyensis* Fernández Yépez 1967

CETOPSIDAE

- 34 *Hemiketopsis minutus* (*) Eigenmann 1912

TRICHOMYCTERIDAE

- 35 *Trichomycterus guianense* Eigenmann 1909
- 36 *Trichomycterus* sp "A"
- 37 *Trichomycterus* sp "B"
- 38 *Trichomycterus* sp "C"
- 39 *Trichomycterus* sp "D"

CALLICHTHYIDAE

- 40 *Callichthys callichthys* (Linnaeus) 1758
- 41 *Corydoras oelemariensis* Nijssen 1970

LORICARIIDAE

- 42 *Ancistrus temmincki* (*) (Valenciennes) 1840
- 43 *Chaetostoma* sp
- 44 *Exastilithoxus fimbriatus* (Steindachner) 1915
- 45 *Lasiancistrus* sp
- 46 *Peckoltia yaravi* (*) (Steindachner) 1915
- 47 *Pseudoancistrus coquenani* (*) (Steindachner) 1915

RIVULIDAE

- 48 *Rivulus* sp nov.

CICHLIDAE

- 49 *Acarichthys geayi* (Pellegrin) 1902
- 50 *Aequidens chimantanus* Inger 1956
- 51 *Aequidens potaroensis* (*) Eigenmann 1912
- 52 *Crenicichla alta* Eigenmann 1912

TABLA II

Lista de las especies endémicas de la Gran Sabana, Alto Caroní, Venezuela

CHARACIFORMES

CHARACIDAE

Brycon coquenani

Bryconamericus deuterodonoides caudovittatus

LEBIASINIDAE

Lebiasina uruyensis

CHARACIDIIDAE

Characidium declivirostre

Characidium sp "B"

Characidium sp "C"

PARODONTIDAE

Paradon sp nov.

SILURIFORMES

LORICARIIDAE

Exastilithoxus fimbriatus

Peckoltia yaravi

PIMELODIDAE

Brachyglanis magoi

Chasmocranus chimantanus

HELOGENEIDAE

Helogenes uruyensis

CYPRINODONTIFORMES

RIVULIDAE

Rivulus sp nov.

PERCIFORMES

CICHLIDAE

Aequidens chimantanus

de Simpson y Alcolado las cuencas más similares a la Gran Sabana son el Esequibo y en segundo lugar el Bajo Caroní. Analizando estos índices, en el caso de Simpson, el resultado obtenido era de esperarse, ya que al ser el Esequibo una cuenca muy extensa y bien estudiada, la probabilidad de encontrar especies compartidas entre ambas cuencas, es mayor. Con el índice de Alcolado sucede algo similar ya que en el numerador se incluye a la fauna más rica (Esequibo en este caso). Ahora bien, utilizando los índices de Jaccard, Sørensen, Sokal y Sneath, la cuenca más similar es la del Bajo Caroní, debido a que estos índices no sólo incluyen las especies comunes, sino que consideran a las especies no comunes entre una y otra cuenca. Por otro lado, el índice de Cruz bajo su concepción original (P_{ba}) es similar al de Simpson, pero considera ahora una segunda relación o tratamiento bidireccional (P_{ba}), luego toma en cuenta la fauna más rica.

La posición ocupada por las diferentes cuencas considerando la totalidad de los índices se presenta en la Tabla 5. De ahí, podría concluirse de manera especulativa el siguiente orden de similitud: Bajo Caroní > Branco > Esequibo > Cuyuni > Rupununi.

TABLA III

Valores (expresados en %) de los índices de similitud al comparar la ictiofauna de la Gran Sabana con las cuencas vecinas.

| INDICE CUENCA | JACCARD | SORENSEN | SOKAL & SNEATH | SIMPSON | CRUZ | ALCOLADO |
|---------------|---------|----------|----------------|---------|------|----------|
| CARONI | 10 | 19 | 5 | 30.6 | 13.8 | 21 |
| BRANCO | 9 | 17 | 5 | 20.4 | 17.7 | 11 |
| ESEQUIBO | 8 | 15 | 4 | 44.9 | 8.8 | 37 |
| CUYUNI | 7 | 14 | 3 | 18.4 | 11.8 | 11 |
| RUPUNUNI | 5 | 10 | 2 | 18.4 | 7.4 | 13 |

TABLA IV

Ordenamiento decreciente de los valores encontrados con los distintos índices de similitud (Gran Sabana vs Cuencas vecinas).

| INDICE | ORDENAMIENTO |
|----------------|---|
| JACCARD | BAJO CARONI > BRANCO > ESEQUIBO > CUYUNI > RUPUNUNI |
| SORENSEN | BAJO CARONI > BRANCO > ESEQUIBO > CUYUNI > RUPUNUNI |
| SOKAL & SNEATH | BAJO CARONI = BRANCO > ESEQUIBO > CUYUNI > RUPUNUNI |
| ALCOLADO | ESEQUIBO > BAJO CARONI > RUPUNUNI > CUYUNI = BRANCO |
| SIMPSON | ESEQUIBO > BAJO CARONI > BRANCO > CUYUNI = RUPUNUNI |
| CRUZ | BRANCO > BAJO CARONI > CUYUNI > ESEQUIBO > RUPUNUNI |

Si consideramos entonces la presencia de especies endémicas y comunes o no comunes como una medida de su similitud y/o disimilitud, puede aplicarse un análisis de agrupamiento que resulte en un dendrograma como el de la Figura 3. En este se observa dos grandes grupos: uno representado por la Gran Sabana y otro por las cuencas restantes, en el que el Esequibo-Cuyuni forman un subgrupo, Branco-Rupununi otro y por último el Bajo Caroní, más relacionado con la Gran Sabana que con las otras cuencas. La cuenca con mayor número de especies comunes en su distribución con la Gran Sabana son el Cuyuní-Esequibo (23 especies), Bajo Caroní (14), Branco (9) y Rupununi (9) (Tabla 6).

Dejando de lado el desarrollo histórico-geológico de las áreas consideradas y la filogenia de los taxa involucradas, la afinidad o similitud faunística entre el Bajo Caroní y la Gran Sabana, podría ser explicada simplemente por el hecho de constituir actualmente una continuidad hidrográfica. Pero no podríamos explicar entonces la relación con las otras cuencas sino consideramos un análisis que incorpore los dos elementos antes mencionados.

TABLA V

Posiciones de similaridad ocupados por las distintas cuencas al considerar la totalidad de los índices.

| POSICION CUENCA | 1 ^o PUESTO | 2 ^o PUESTO | 3 ^o PUESTO | 4 ^o PUESTO | 5 ^o PUESTO |
|-----------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| BAJO CARONI | 3 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| ESEQUIBO | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 |
| BRANCO | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 |
| CUYUNI | 0 | 0 | 1 | 5 | 0 |
| RUPUNUNI | 0 | 0 | 1 | 1 | 4 |

Análisis Zoogeográfico Cladístico

Aunque estamos conscientes que el establecimiento de las relaciones biogeográficas debe estar basado en las relaciones filogenéticas de las especies presentes en las cuencas, utilizamos como información preliminar un método filogenético (PAUP) considerando las especies endémicas. Los resultados de este análisis muestran una interpretación diferente de las afinidades faunísticas entre dichas cuencas. Incluyendo la cuenca del Orinoco en lugar del Rupununi, se observó una estrecha relación entre la ictiofauna de la Gran Sabana y la cuenca del Cuyuní-Esequibo, consideradas aquí como una unidad hidrográfica (Figura 4). El nodo 1 está representado por especies compartidas únicamente entre la Gran Sabana y el sistema Cuyuní-Esequibo: *A. vintoni*, *Deuterodon potaroensis*, *Characidium sp "A"*, *Hemicetopsis minutus*, *Trichomycterus*

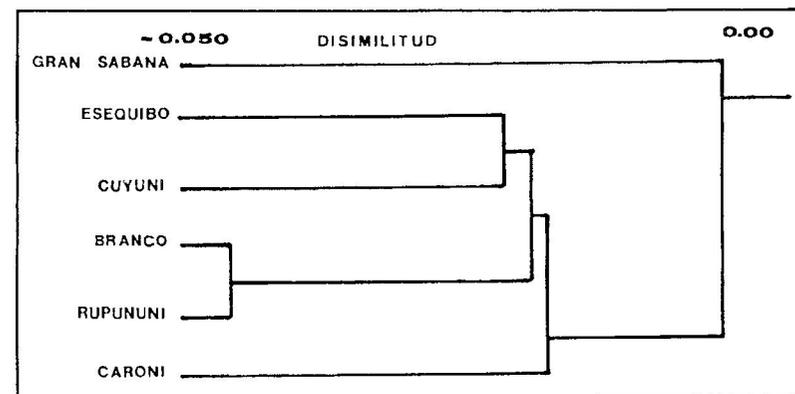


Figura 3

Dendrograma para las seis cuencas hidrográficas estudiadas, de acuerdo al método de ligaje simple (nearest-neighbor clustering).

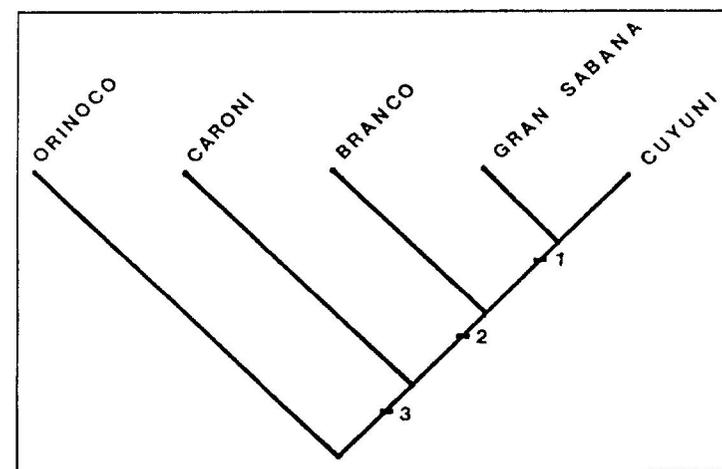


Figura 4

Cladograma para las cinco cuencas estudiadas de acuerdo al análisis de PAUP. Nótese que la cuenca del Rupununi ha sido eliminada y en su lugar se incorpora el Orinoco. El Cuyuní-Esequibo son considerados como una sola unidad. Los números 1, 2, 3 corresponden a los nodos.

TABLA VI

Lista de las especies comunes entre la Gran Sabana y cuencas vecinas.

| CUENCA ESPECIE | BAJO CARONI | BRANCO | ESEQUIBO | CUYUNI | RUPUNUNI |
|------------------------------------|----------------|-----------|-----------|-----------|----------|
| <i>Acestrorhynchus falcatus</i> | X | | X | | |
| <i>Amnocrptocharax vintoni</i> | | | X | | |
| <i>Astyanax bimaculatus</i> | X | X | X | X | |
| <i>Bryconops affinis</i> | X | | X | | X |
| <i>Bryconops melanurus</i> | X | | | | |
| <i>Deuterodon potaroensis</i> | | | X | | |
| <i>Moenkhausia miangi</i> | | X | | | |
| <i>Hoplias malabaricus</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Erythrinus erythrinus</i> | | X | | | |
| <i>Anostomus anostomus</i> | X | | X | X | X |
| <i>Leporinus arcus</i> | X | | | X | X |
| <i>Leporinus steyermarki</i> | X | | | | |
| <i>Hemidiopsis quadrimaculatus</i> | X | | | | X |
| <i>Characidium sp "A"</i> | | | X | | |
| <i>Gymnotus carapo</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Eigenmannia virescens</i> | | X | X | X | X |
| <i>Apteronotus leptorhynchus</i> | | | X | | |
| <i>Rhamdia sebae</i> | | | X | | |
| <i>Rhamdia quelen</i> | X | X | X | X | |
| <i>Hemicetopsis minutus</i> | | | X | | |
| <i>Trichomycterus guianense</i> | | | X | | |
| <i>Callichthys callichthys</i> | | X | X | | |
| <i>Ancistrus temmincki</i> | | X | X | | X |
| <i>Pseudoancistrus coquenani</i> | | | | X | |
| <i>Acarichthys geayi</i> | X | X | X | | X |
| <i>Crenicichla alta</i> | X | | X | | |
| <i>Aequidens potaroensis</i> | | | X | X | |
| TOTAL ESPECIES COMUNES | 14 | 11 | 22 | 10 | 9 |

guianense, *Pseudoancistrus coquenani*, *Apteronotus leptorhynchus* y *Aequidens potaroensis*. El nodo 2 está representado igualmente por las especies compartidas entre Branco y Cuyuní-Esequibo-Gran Sabana. El nodo 3 está representado únicamente por *Acarichthys geayi*. Finalmente un gran número de especies están compartidas con el Orinoco como: *Astyanax bimaculatus*, *Hoplias malabaricus*, *Hoplerythrinus unitaeniatus*, *Rhamdia quelen*, *Gymnotus carapo* y *Eigenmannia virescens*.

Esta relación puede ser explicada en base a la existencia de dos eventos vicariantes especulativos cuyas edades geológicas son hasta el momento hipotéticas.

Primer evento: conexión entre las cabeceras del Cuyuní y Mazaruni con el sistema hidrográfico de la Gran Sabana, que corresponde actualmente al

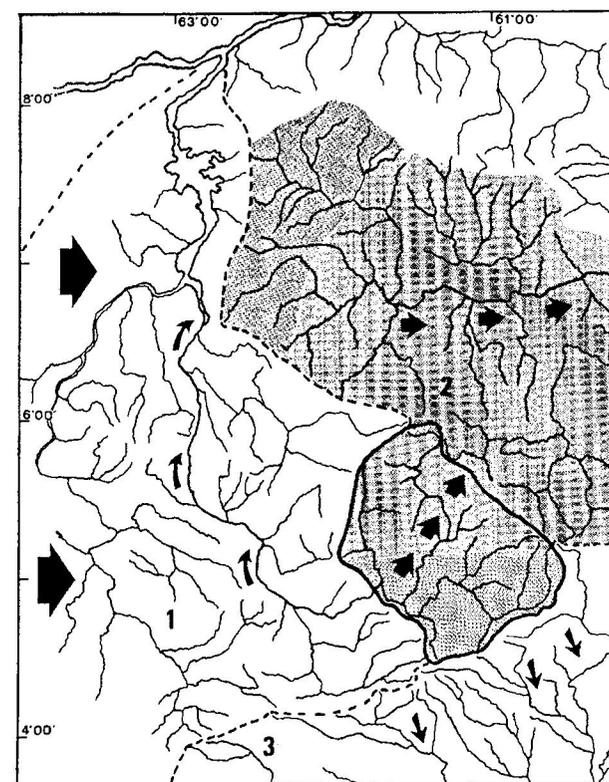


Figura 5

Esquema representativo del primer evento vicariante 1: Bajo Caroní, 2: Conexión hidrográfica entre la Gran Sabana (delimitada por una raya continua) y la cuenca del Cuyuní-Esequibo. El conjunto corresponde al área sombreada. 3: Cabeceras del río Branco. Las flechas indican la dirección hipotética del drenaje.

sector del Alto Caroní. Patrón de drenaje del conjunto en dirección noreste. El Bajo Caroní drenaba en dirección Norte y el río Branco hacia el Sur (Figura 5).

Segundo Evento: Este correspondería más o menos a la situación actual. El bajo Caroní y la Gran Sabana conectados debido a la captura de una porción de la red hidrográfica de ésta por parte del Bajo Caroní. Patrón de drenaje similar al presente (Figura 6). Además, no puede descartarse una posible conexión entre las cabeceras del río Branco y la Gran Sabana durante un

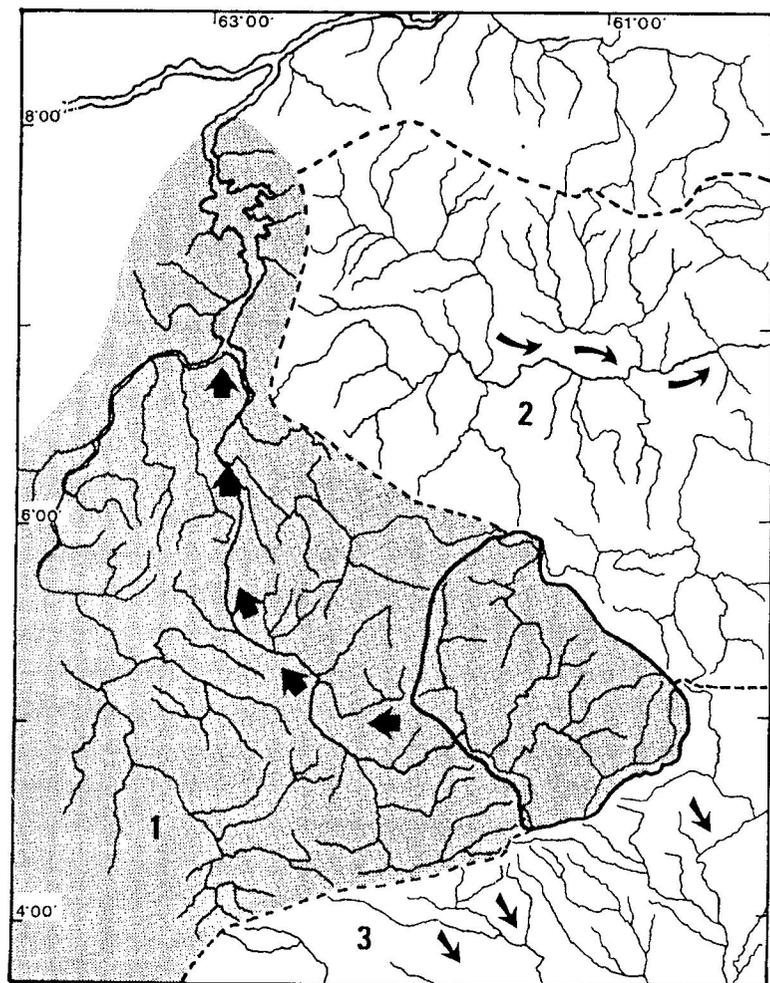


Figura 6

Esquema representativo del segundo evento vicariante o condición actual. 1: Bajo Caroní y Gran Sabana (Alto Caroní) conectados (área sombreada). 2: Cuenca de Cuyuní-Esequibo. 3: Cabeceras del río Branco.

período anterior o en el transcurso del primer evento, previo al establecimiento de la Sierra de Pakaraima (Figura 7).

Si bien estos planteamientos deben ser considerados con reserva, es un hecho aceptado que los patrones de las corrientes que drenan la región de la

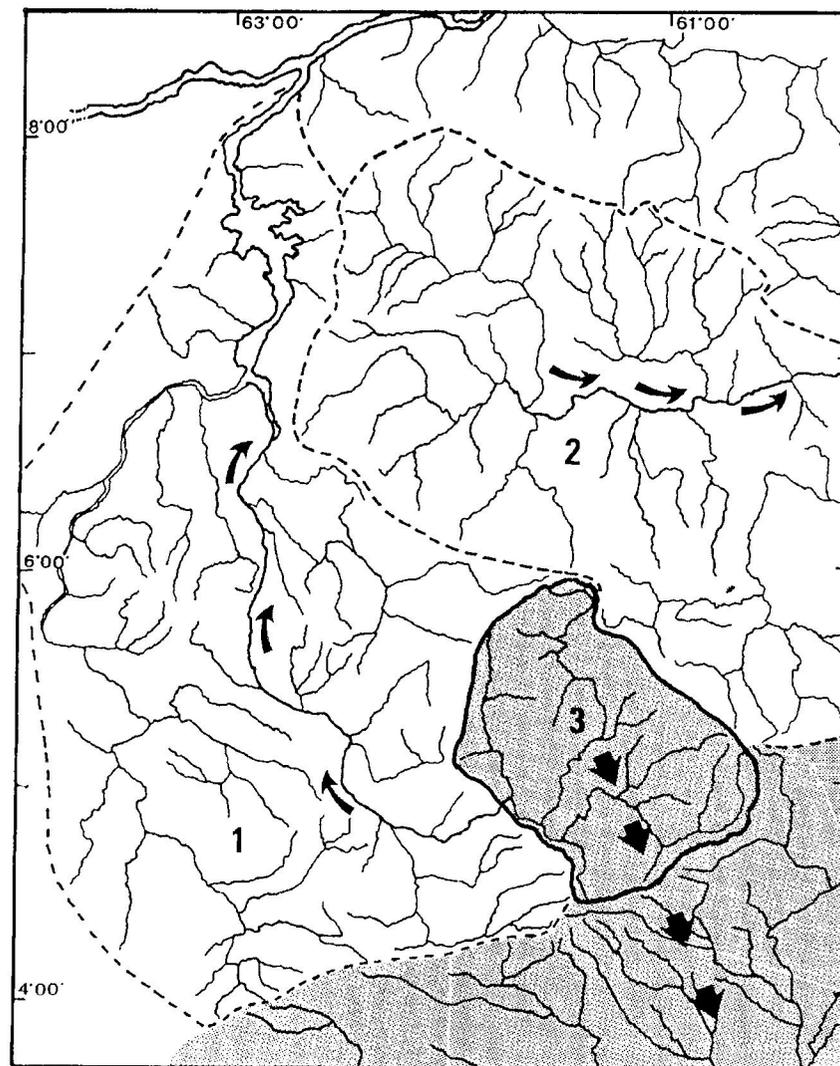


Figura 7

Esquema hipotético de la conexión entre la Gran Sabana y las cabeceras del río Branco. 1: Bajo Caroní. 2: Cuenca del Cuyuní-Esequibo. 3: Conexión Gran Sabana-Branco (área sombreada)

Gran Sabana son completamente contrarios a las estructuras de las rocas, muchas de los cuales tienen cursos extremadamente anormales debido en gran parte a las capturas. El caso de la parte Norte de la cuenca, cabeceras y tributarios de ríos como el Karuai y Aponwao, son ejemplos claros de discordancia entre los cursos de las corrientes y la dirección general Sur en que corren (López *et al.*, 1942). Ya estos autores concibieron al Aponwao y Karuai corriendo en dirección noreste hacia el Esequibo. En la actualidad todavía hay ríos en la Gran Sabana como el Kamoirán, Kuní y Uanpán que siguen drenando hacia el Mazaruni, el cual confluye con el Cuyuní en el Esequibo. De esta forma, los resultados de dichos estudios geológicos, llevan a pensar que el complejo hidrográfico actual es la consecuencia de la captura de corrientes Norte por una corriente Sur más reciente. El drenaje primitivo era hacia el Norte consecuente con la estructura que buzaba suavemente en la misma dirección, más tarde ocurrió un levantamiento e inclinación que no fue suficiente para invertir el buzamiento, pero sí para formar nuevas corrientes opsecuentes al Sur y la captura de parte del sistema Norte (López *et al.*, 1942). Así, la existencia de tales paleocorrientes explicarían los dos eventos vicariantes propuestos.

Diferentes regiones zoogeográficas han sido propuestas para Suramérica de acuerdo a su ictiofauna (Géry, 1969; Lowe-McConnell y Howes, 1981), quienes consideraron la región Orinoco-Venezolana como una sola entidad. Mago Leccia (1970) reconoce dos cuencas hidrográficas para la Guayana venezolana (Orinoco y Cuyuní) y en 1978 considera a toda la región al sur del Orinoco como un fragmento de la biota de las Guayanas. De acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, consideramos que la Gran Sabana es una entidad biogeográfica diferente al resto de la Guayana venezolana y más relacionada con la cuenca del Cuyuní-Esequibo, que con el resto de las cuencas vecinas.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo pudo realizarse gracias a la colaboración de las siguientes personas e instituciones: G. Colonnello, J. Medina, V. Ponte y H. Piñango (Fundación La Salle) por su asistencia en el trabajo de campo.

M.E. Antonio, F. Provenzano, C. Marrero y R. Royero (Universidad Central de Venezuela), por su activa colaboración en el Proyecto. A los Profesores H. Briceño, S. Sifontes (Instituto de Ciencias de la Tierra, UCV) por sus comentarios en los aspectos geológicos. J. Castroviejo, J. Ayarzagüena (Asociación Amigos de Doñana) por el apoyo económico.

Los siguientes investigadores colaboraron en la identificación del material: P. Buckup, S. Reid, W. Starnes, J. Lündberg y M. Weitzmann.

BIBLIOGRAFIA

- Alcolado, P.
1980 *Zoogeografía de las demosponjas de aguas poco profundas de Cuba*. Tesis Doctoral en Ciencias Biológicas, Inst. Oceanología, Acad. Cienc. de la URSS.
- Alvarez, E., L. Balbas, I. Massa, J. Pacheco
1986 Aspectos ecológicos del Embalse Guri. *Interciencia*, 11 (6): 325-333.
- Castro, L. y S. Gorzula
1986 The interrelations of the Caroní river basin ecosystem and hydroelectric power projects. *Interciencia*, 11 (6): 272-277.
- Cruz, J.
1986 Coeficiente de similitud geográfica y su aplicación a las garrapatas de la Familia Argasidae (Acarina: Metastigmata) del Mediterráneo Americano. *Ciencias Biológicas*, 16: 87-97.
- Eigenmann, C.
1912 The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and the relation of the fauna of the Plateau to that of the lowlands. *Mem. Carnegie Mus.*, 5 (12): 1-578.
1918 The Pygidiidae, a family of South American Catfishes. *Mem. Carnegie Mus.*, 7 (5): 259-398.
- Fernández-Yépez, A.
1967 Resultados zoológicos de la Expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui, Abril 1965. Primera contribución al conocimiento de los peces, con descripción de dos especies y una subespecie nuevas. *Acta Biol. Venez.*, 5 (19): 159-177.
- Fernández-Yépez, A.
1969 *Aspectos ictiológicos del complejo hidrográfico (12) Río Caroní*. Bol. Téc. del Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela., 57 p.
- Galán, C.
1984 *La protección de la cuenca del río Caroní*. Corporación Venezolana de Guayana-Edelca, Caracas Venezuela. 33 p.
- Garner, H.F.
1967 Rivers in the making. *Sci. American*, 216 (4): 84-94.
- Géry, J.
1969 The freshwater fishes of South America. En: *Biogeography and Ecology in South America*, E.J. Fittkau et al. Eds., p. 828-848.

- Gorzula, S.
1988 Una revisión de los orígenes de la fauna de vertebrados del Pantepui. *Pantepui.*, (3): 4-10.
- Huber, O.
1986 La vegetación de la cuenca del río Caroní. *Interciencia*, 11 (6): 301-310.
1987 Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui*, (2): 2-10.
- Inger, R.
1956 Notes from a collection of fishes from Southern Venezuela. *Fieldiana Zool.*, 34 (37): 425-440.
- Legendre, L., P. Legendre
1983 *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, 419 p.
- López, V.M., E. Mencher, J.H. Brinemann
1942 Geology of Southeastern Venezuela. *Geol. Soc. America Bull.*, 53: 849-872.
- Lowe-Mc Connell, R.
1964 The fishes of the Rupununi Savanna district of British Guiana, South America. Part I. Ecological grouping of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. *Journ. Linn. Soc. London (Zool.)*, 45(304): 103-144.
- Lowe-Mc Connell, R., G. Howes
1981 Pisces. En: *Aquatic Biota of Tropical South America, Part 2: Anarthropoda*. G. Rodríguez, D. Santos Eds., San Diego State University, San Diego, California, p 218-221.
- Machado Allison, A.
1987 *Los peces de los Llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su Historia Natural*. Universidad Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Caracas, 142 p.
- Mago Leccia, F.
1970 *Lista de los peces de Venezuela*. Oficina Nacional de Pesca, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela, 283 p.
- Mago Leccia, F.
1978 *Los peces de agua dulce de Venezuela*. Cuadernos Lagoven, 35 p.
- Pielou, E. C.
1984 *The Interpretation of Ecological data. A primer on classification and ordination*. John Wiley and Sons. 263 p.
- Schubert, C.
1984 Paleoclimatología Cuaternaria de la Cuenca. En: *La protección de la cuenca del Caroní*, C. Galán, comp. Corporación Venezolana de Guayana-Edelca, Caracas, Venezuela, p. 42-45.
- Schubert, C., H.O. Briceño, P. Fritz
1986 Paleoenvironmental aspects of the Caroní-Paragua river basin (Southeastern Venezuela). *Interciencia*, 11(6): 278-289.
- Schubert, C., O. Huber
1989 *La Gran Sabana. Panorámica de una región*. Cuadernos Lagoven, Caracas, 107 p.
- Steindachner, F.
1915 Beiträge zur Kenntnis der Flussfische Südamerikas V. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. mathem-naturwiss. kl.*, 93: 15-106.