

# Diversidad y endemismos de peces de la Cordillera Argentina. Amenazas.

Luis Fernández <sup>1</sup>

<sup>1</sup> CONICET, Fundación Miguel Lillo y Universidad Nacional de Catamarca

Generalmente se usan indistintamente **Diversidad** o Biodiversidad como sinónimos de Riqueza (R). Cuando en realidad la mayoría de las veces sería más correcto hablar de Riqueza, que puede ser definida como el número de especies de fauna y flora presentes en un determinado espacio (ecosistema, biotopo, superficie o volumen) y en un determinado período de tiempo. Al contrario, la Diversidad toma en cuenta no sólo el número de especies diferentes (R) sino también su abundancia.

Un **Endemismo** es un taxón que tiene una distribución restringida, es decir, que está sólo presente en un área determinada (Quinteros y Gómez 2011) y que no se encuentra de forma natural en ninguna otra parte del mundo. Es un concepto estrictamente relativo ya que la distribución considerada debe ser menor que el área total considerada. Así el taxón bajo estudio (género, familia, etc.) puede ser endémico de una cordillera, una cuenca, un país o un continente (Tabla 1)

dependiendo de la escala. Así *Silvinichthys* es un género ampliamente distribuido en la región oeste de la Argentina, pero a mayor escala es endémica de la Cordillera o de Argentina, ya que hasta el momento no fue hallada mas allá de los Andes ni tampoco en otros países.

Por lo general los peces son excluidos de las listas de biodiversidad de vertebrados andinos, presumiblemente porque son menos diversos en altitudes elevadas y a causa del difícil acceso a los lugares de muestreos, donde muchas veces no hay caminos (Figura 1), lo que lleva al escaso conocimiento que se tiene de ellos. Tampoco es raro que los ríos puedan encontrarse secos o bien habitados por las exóticas truchas arco iris (Salmoniformes: *Onchorhynchus mykiss* Figura 2). En ambos casos será necesario llegar a las nacientes de los arroyos usualmente por arriba de los 2.000 m elevación para verificar su existencia.



**Figura 1:** Arroyo del Salar Hombre Muerto a 4.020 m.s.n.m, provincia de Catamarca donde actualmente solo se encuentran las truchas arco iris exóticas. **Foto:** L. Fernandez.



**Figura 2:** Trucha arco iris *Onchorhynchus mykiss* obtenida del Parque Nacional el Leoncito, provincia de San Juan. **Foto:** L. Fernandez

## ¿HAY PECES NATIVOS EN LA CORDILLERA ARGENTINA?

El número de peces continentales estimados para Sud América es aproximadamente 6.000 especies, en contraste a las 375 (Conservación Internacional: [www.biodiversityhotspots.org/xp/hotspots/andes/Pages/biodiversity.aspx](http://www.biodiversityhotspots.org/xp/hotspots/andes/Pages/biodiversity.aspx)) o las 311 especies estimadas para los Andes, de las cuales aproximadamente 131 corresponden a endemismos de la Cordillera (Schaefer 2011).

En los Andes de Argentina el número de peces encontrados llega a 46 especies por encima de los 1.000 m de altura sobre el nivel del mar. Esta delimitación subjetiva (el límite de 1.000 m) ha sido seguida por diversos autores como Ortega (1992) y Schaefer (2011). La mayor riqueza corresponde a un grupo de bagres (Figura 3) pertenecientes a la familia Trichomycteridae (Orden Siluriformes)

con 25 especies distribuidas en tres géneros (*Hatcheria*, *Silvinichthys* y *Trichomycterus*), de las cuales 9 corresponden a endemismos (Tabla 1) y de ellos 5 se definen como especies alto andinas (Tabla 1), esto es por encima de los 3.000 m de altura sobre el nivel del mar. En Argentina el mayor registro altitudinal conocido corresponde a *Trichomycterus roigi* de 4.800 m en la provincia de Jujuy. De los tres géneros de la subfamilia Trichomycterinae en Argentina, los *Silvinichthys* (Figura 4) son los únicos exclusivamente andinos, entre los 1.000 y 3.000 m de altura. Ocupan a veces ambientes de escasa profundidad (no mayores a 2 cm) como en el Parque Nacional Leoncito en San Juan, o bien en aguas subterráneas como en el río Arenales de Salta (Figura 5) o aguas termales en Los Nacimientos, Catamarca. Es importante destacar que en la Puna Argentina, hasta el momento, no fueron registrados ejemplares de Astrolepidae (Siluriformes), ni del género *Orestias* (Cyprinodontiformes) como ocurre en ambientes similares del Altiplano de Chile, Bolivia o Perú.



**Figura 3:** Bagre estigófilo *Trichomycterus catamarcensis* de la Reserva Biosfera Laguna Blanca 3.500 m.s.n.m, provincia de Catamarca. **Foto:** L. Fernandez.



**Figura 4:** Bagre andino cuyano *Silvinichthys leoncitisensis* (MCN 1511 holotipo IBIGEO-Museo Ciencias Naturales Salta) que habita en el Parque Nacional el Leoncito 1.213 m, provincia de San Juan. **Foto:** L. Fernandez.

## TRICHOMYCTERINAE DISTRIBUIDOS POR ARRIBA DE LOS 1.000 M DE ALTURA EN LA CORDILLERA ARGENTINA

<i>Trichomycterus alterus</i>	(Marini, Nichols y La Monte 1933)
<i>Trichomycterus areolatus</i>	(Valenciennes 1846)
<i>Trichomycterus barbouri</i>	(Eigenmann 1911)
<i>Trichomycterus belensis</i>	Fernandez y Vari 2002* (E)
<i>Trichomycterus borellii</i>	Boulenger 1897
<i>Trichomycterus boylei</i>	(Nichols 1956)
<i>Trichomycterus catamarcensis</i>	Fernandez y Vari 2000* (E)
<i>Trichomycterus corduensis</i>	Weyenbergh 1877
<i>Trichomycterus heterodontus</i>	(Eigenmann 1917)§
<i>Trichomycterus hualco</i>	Fernandez y Vari 2009 (E)
<i>Trichomycterus minus</i>	Fernandez y Vari 2012 (E)
<i>Trichomycterus pseudosilvinichthys</i>	Fernandez y Vari 2004 (E)
<i>Trichomycterus ramosus</i>	Fernandez 2000* (E)
<i>Trichomycterus riojanus</i>	Berg 1897§
<i>Trichomycterus roigi</i>	Arratia y Menu-Marque 1984*
<i>Trichomycterus spegazzinii</i>	(Berg 1897)
<i>Trichomycterus tenuis</i>	Weyenbergh 1877§
<i>Trichomycterus yuska</i>	Fernandez y Schaefer 2003* (E)
<i>Trichomycterus</i>	sp A (E)
<i>Silvinichthys bortayro</i>	Fernandez y Pinna 2005 (E)
<i>Silvinichthys gualcamayo</i>	Fernandez, Sanabria y Quiroga 2013 (E)
<i>Silvinichthys leoncitensis</i>	Fernandez, Dominino, Brancolini y Baigún 2011 (E)
<i>Silvinichthys mendozensis</i>	(Arratia, Chang, Menu-Marque y Rojas 1978)
<i>Silvinichthys huachi</i>	Fernandez, Sanabria, Quiroga y Vari En prensa (E)
<i>Silvinichthys</i>	sp A
<i>Silvinichthys</i>	sp B
<i>Hatcheria macraei</i>	(Girard 1855)
<i>Hatcheria</i>	sp A

Tabla 1. \* exclusivamente altoandinas (3.000+ m). E endémico. § no confirmadas

## ¿CÓMO LLEGARON? ¿SON TAN ANTIGUOS COMO LOS ARROYOS DONDE HABITAN?

El levantamiento de los Andes y la extrema aridez de la región han resultado en múltiples **eventos de vicarianza** [implica eventos geológicos o paleoclimáticos que dividen una población ancestral separando geográficamente a sus descendientes, los que posteriormente pueden originar nuevas especies (Lobo 2010)] con un elevado grado de endemismo en la fauna de peces (**ictiofauna**) de la Cordillera Argentina, donde sólo tres géneros (*Trichomycterus* con 19 especies, *Silvinichthys* con 7 especies y *Hatcheria* con 1 especie) concentran la mayor riqueza. El NOA cuenta con 5 de los 9 endemismos registrados hasta el presente, incluida una especie que vive en aguas subterráneas (freático) *Silvinichthys bortayro* (Figura 5); mientras en los Andes patagónicos argentinos sólo se registraron dos especies de tricomictéridos (*Hatcheria macraei* y *Trichomycterus areolatus*). Esto en parte se podría relacionar con la glaciación del pleistoceno [alrededor de 12.8 ka (ka=miles de años)] que tuvo una marcada influencia en la distribución actual de estos peces al repetir eventos de conexión y separación de cuencas, después del comienzo del levantamiento de la Cordillera, tan es así que incluso ríos que drenaban hacia el Atlántico cambiaron su rumbo hacia el Pacífico y permitieron la dispersión de estos bagres patagónicos a la cuenca del Pacífico.



**Figura 6:** Bagre de montaña endémico de la Cordillera, detalle de la cabeza de *Trichomycterus ramosus* con las barbillas cortas, anchas y ramificadas dos o más veces, Laguna Blanca, Catamarca. Foto: L. Fernandez.

Algunos autores creen que la gran capacidad para dispersarse (**vagilidad**) de los tricomicteridos se debe a la presencia de los odontoides en los huesos del opérculo e interopérculo (carácter sinapomórfico o condición derivada compartida de la familia Trichomycteridae), que les permite subir contra la corriente anclándose al sustrato o para no ser arrastrados por las crecidas estivales o los deshielos en alta montaña. Y en casos extremos, como los bagres parásitos conocidos como candirú o pez vampiro, también pertenecientes a los tricomicteridos (subfamilias Stegophiliinae y Vandellinae), estas estructuras se modifican como ganchos para ayudar a fijarse a los otros peces mientras se alimentan de la sangre en las branquias (**vandelines**) o del mucus del cuerpo raspando externamente (**estegofilines**) (Fernández 2010).

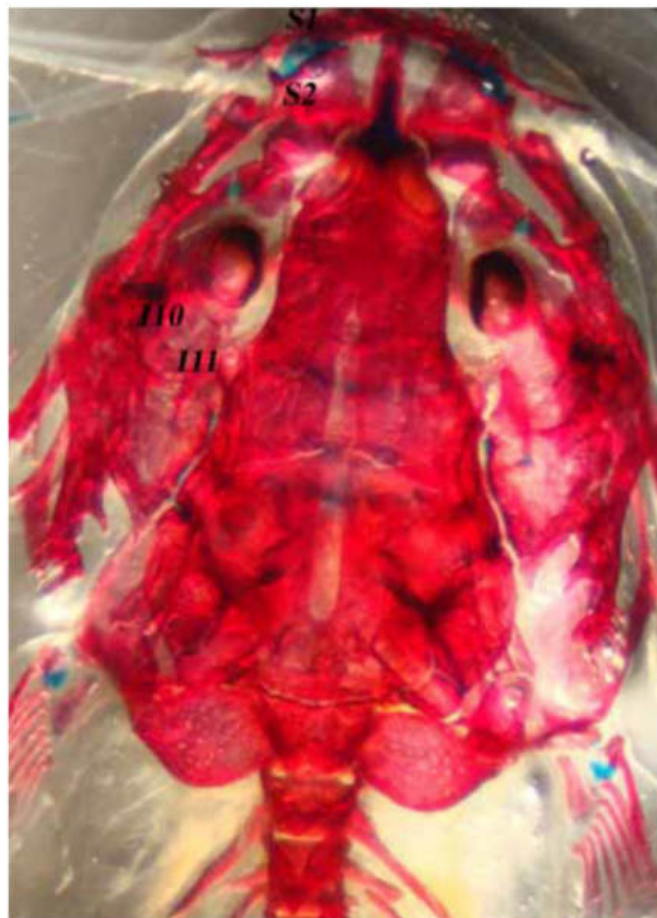
Algunas especies alto andinas (que habitan por encima de los 3000 metros en Catamarca) presentan una morfología muy particular, como *Trichomycterus ramosus* con barbillas cortas ramificadas más de una vez y abundante grasa en la cabeza (Figura 6) mientras que *T. catamarcensis* presenta la cintura pélvica ausente (Figura 3) y reducción del canal sensorial supraorbital de la cabeza (Figura 7), esto podría estar relacionado con una forma de vida **estigófila** (las especies pueden vivir alternadamente en aguas superficiales y subterráneas). Existen algunas modificaciones morfológicas extremas que se registran en especies **estigobiontes** (habitantes de ambientes subterráneos). Estos cambios morfológicos reciben el nombre de caracteres troglomorfos para organismos terrestres y de estigomorfos en acuáticos como *Silvinichthys bortayro* (Figura

**Figura 5:** Bagre estigobionte *Silvinichthys bortayro*, que habita en el subterráneo del Río Arenales 1.250 m, provincia de Salta. Foto: L. Fernandez.

5). Esta especie presenta numerosas reducciones, como en el diámetro del ojo, el número de radios de la aleta pectoral, los odontoides del opérculo e interopérculo, cintura y aleta pélvica, la pigmentación del cuerpo y el mayor desarrollo de otras estructuras como en el número de órganos ampularios, de papilas y poros sensoriales.

**Aislados en la Cordillera viven en ambientes extremos. Pero ¿podrán seguir existiendo ante el impacto antrópico? Probablemente algunas especies se estén extinguiendo antes de ser conocidas y con ellas la información biogeográfica.**

A las condiciones frágiles y extremas (baja temperatura y oxígeno, elevada aridez, intensa radiación UV) de estos ambientes de Puna que las especies deben soportar (Gonzo *et al.* 2011), debemos agregarles algunas amenazas como la explotación minera a cielo abierto. El incremento de las áreas de exploración minera en Cordillera llevó caminos a zonas donde antes no se podía llegar y así también la introducción de especies exóticas como la trucha arco iris (Fernández 2005). Una especie **exótica** se refiere a las especies introducidas fuera de su área de distribución natural en el pasado o actual.



**Figura 7:** Neurocráneo de *Trichomycterus catamarcensis* con reducción de canal supraorbital. Foto: L. Fernandez.



Figura 8: Río Amarillo, cordón Famatina, provincia de La Rioja donde habita *Trichomycterus pseudosilvinichthys* entre los 1.000 a 2.000 m.s.n.m.  
Foto: L. Fernandez.

## LA MEGAMINERÍA

Actualmente, la actividad minera en la Argentina se ha incrementado y su participación en el producto bruto interno ha variado del 1,5% en 1998 al 4,5% en 2009 y continúa incrementándose. Tal presión lleva a un fuerte impacto en los arroyos donde habitan los bagres cordilleranos donde el agua es escasa. La metodología de explotación de un yacimiento y el diseño de la mina dependerá de la naturaleza del depósito, sea que el mineral esté concentrado o diseminado en la roca (en canteras, en la superficie de los salares, en galerías o en excavaciones a cielo abierto) (Kirschbaum y Murray 2011). Actualmente hay alrededor de 330 a 600 (18 en 2002) proyectos mineros importantes (alrededor de 2,3 millones km<sup>2</sup>) en Argentina ([www.mineria.gov.ar](http://www.mineria.gov.ar)). Sin embargo, pocos son los estudios acerca de los efectos o las consecuencias de la minería tradicional como la de cielo abierto o megaminería, particularmente los impactos sobre los ecosistemas acuáticos que incluyen tanto el deterioro de la calidad del agua como los cambios del hábitat. En otras épocas se realizaba una explotación minera tradicional o en galerías como en La Mexicana (1880-1913) en el cordón de Famatina, La Rioja donde especies de *Trichomycterus*, como *T. pseudosilvinichthys* y *T. corduensis* habitan en el Río Amarillo (Figura 8). Actualmente con la explotación minera a cielo abierto esta situación no sería posible. La mina Bajo la Alumbra (1997-2018) en Catamarca produjo un cráter (1.800 m de diámetro y 490 m de profundidad aproximadamente) donde antes había una montaña, lo que habría ocurrido en Famatina de no ser por la acción de grupos ambientalistas.

Es conocido en el Hemisferio Norte (principalmente Australia, Canadá y Estados Unidos) los efectos que produce la explotación minera cielo abierto ("mountaintop mining and valley

fill MTM-VF") y lo poco que pueden servir las medidas de mitigación, cuando en lugar de una montaña queda un cráter en las cabeceras de una cuenca y un dique de cola de agua ácida, que cualquier sismo podría liberar al sistema o por filtración llegar a las aguas subterráneas en un ambiente donde falta el agua (EPA 2009, Palmer *et al.* 2010, Bernhardt y Palmer 2011). En conclusión MTM-VF es un proceso económicamente muy atractivo por la simplicidad y bajo costo ampliamente usado en el mundo (Australia, Canadá y Estados Unidos). Sin embargo, en aquellos países las consecuencias nefastas fueron ampliamente documentadas para los Apalaches Centrales (Palmer *et al.* 2010, Bernhardt and Palmer 2011). Por ejemplo EPA (una agencia de protección ambiental de los Estados Unidos) entre las varias alteraciones mencionadas por MTM-VF menciona: 1-arroyos que se vuelven intermitentes y vegas pequeñas o arroyos que desaparecen, 2- concentraciones elevadas de químicos que son persistentes río abajo, 3-comunidades de macroinvertebrados y peces degradadas.

En los Andes áridos, las cabeceras sirven de refugio para varias especies de bagres cuando desaparecen o se retraen los arroyos en la estación seca (mayo a septiembre). Por ejemplo *Trichomycterus pseudosilvinichthys* en La Rioja o *S. gualcamayo* en San Juan llegan incluso a enterrarse cuando el arroyo apenas cubre la superficie, lo que dificulta su registro para las evaluaciones de impacto ambiental. La pérdida de los hábitats de cabeceras que representan sitios sin alterar donde existe el potencial de recolonización podría ocasionar la ausencia de estas poblaciones endémicas de bagres río abajo, ya que podrían no recibir un "efecto rescate".

Así es que por cada emprendimiento minero generalmente se puede mencionar al menos una especie de tricomicterido asociado. Por ejemplo, en la provincia de San Juan: Gualcamayo (2007-presente) con *Silvinichthys gualcamayo* y Huachi (desde 2006 en exploración) con *S. huachi*, en la provincia de Catamarca con Bajo Alumbraera (1997-2018) con *Trichomycterus corduvensis* (Autino y Montero 2013), *T. minus*, *T. alterus*, o en Jujuy con la mina Aguilar (1936-presente) con *T. roigi*, *T. boylei*, solo por mencionar algunos casos. Sin embargo las publicaciones que tratan sobre las posibles consecuencias de esta actividad en los bagres de montaña son escasas a nulas, como lo son también sus posibilidades de ser usados como indicadores ambientales.

## LA TRUCHA

La introducción de la trucha arco iris (Figura 2) en la cordillera (1904) y especialmente en la Puna (1960) no tiene consecuencias menores, debido a que el impacto registrado a la fauna de macroinvertebrados y bagres nativos, algunas veces endémicos, aún está poco estudiado. La invasión de una especie exótica, una vez establecida, difícilmente podrá erradicarse, a diferencia de un contaminante con una fuente emisora localizada que puede controlarse. Por ejemplo, en un arroyo de cordillera, coexiste una especie de *Trichomycterus* con las truchas arco iris (conocidas por su voracidad (Fernández en preparación)). Cuando el río comienza a retraerse por la sequía aumentan las concentraciones de peces, lo que sumado al menor número de macroinvertebrados bentónicos, hace que en los ejemplares de *Trichomycterus* se puedan observar aletas mutiladas (Figura 9). Este es el primer caso registrado de que las truchas se alimentan de las aletas de peces nativos andinos. Los registros anteriores son a partir del contenido estomacal de las truchas, pero difícilmente se puedan observar los restos diminutos de aletas con la consiguiente interpretación errónea que las truchas no depredan sobre peces nativos y por ello antes de promover su erradicación se piensa equivocadamente en una explotación sustentable.



**Figura 9:** *Trichomycterus* sp. de un arroyo de la cordillera con la aleta caudal mutilada por la trucha arco iris. Foto: L. Fernandez.



En la Patagonia (San Carlos de Bariloche) la pesca recreacional y deportiva genera 8.000.000 de dólares estadounidenses, estimando que cada pescador gasta en promedio 150 dólares por día, lo que incluye transporte, alojamiento, artes de pesca, guías turismo, etc. (Vigliano y Alonso, en prensa). Cuesta creer que dichas cifras sean posibles de alcanzar en los arroyos del NOA, donde además los ejemplares no alcanzan el tamaño y tampoco el número de ejemplares que en un lago o río patagónico, sin evaluar el costo de las ovas y posterior traslado a lugares de siembra y cuántos de esos alevines llegarán a adultos.

Otros de los efectos colaterales de las introducciones intencionales es por ejemplo, la introducción accidental de un crustáceo *Learenea* que fue registrado recientemente por primera vez en un bagre de montaña *Trichomycterus* (Fernández *et al.* en preparación) y con ello se amplía la distribución de este parásito al oeste de Argentina (Figura 10). Se

**Figura 10:** *Trichomycterus corduvensis* de montaña parasitado por crustáceos de *Learenea*. Foto: L. Fernandez.

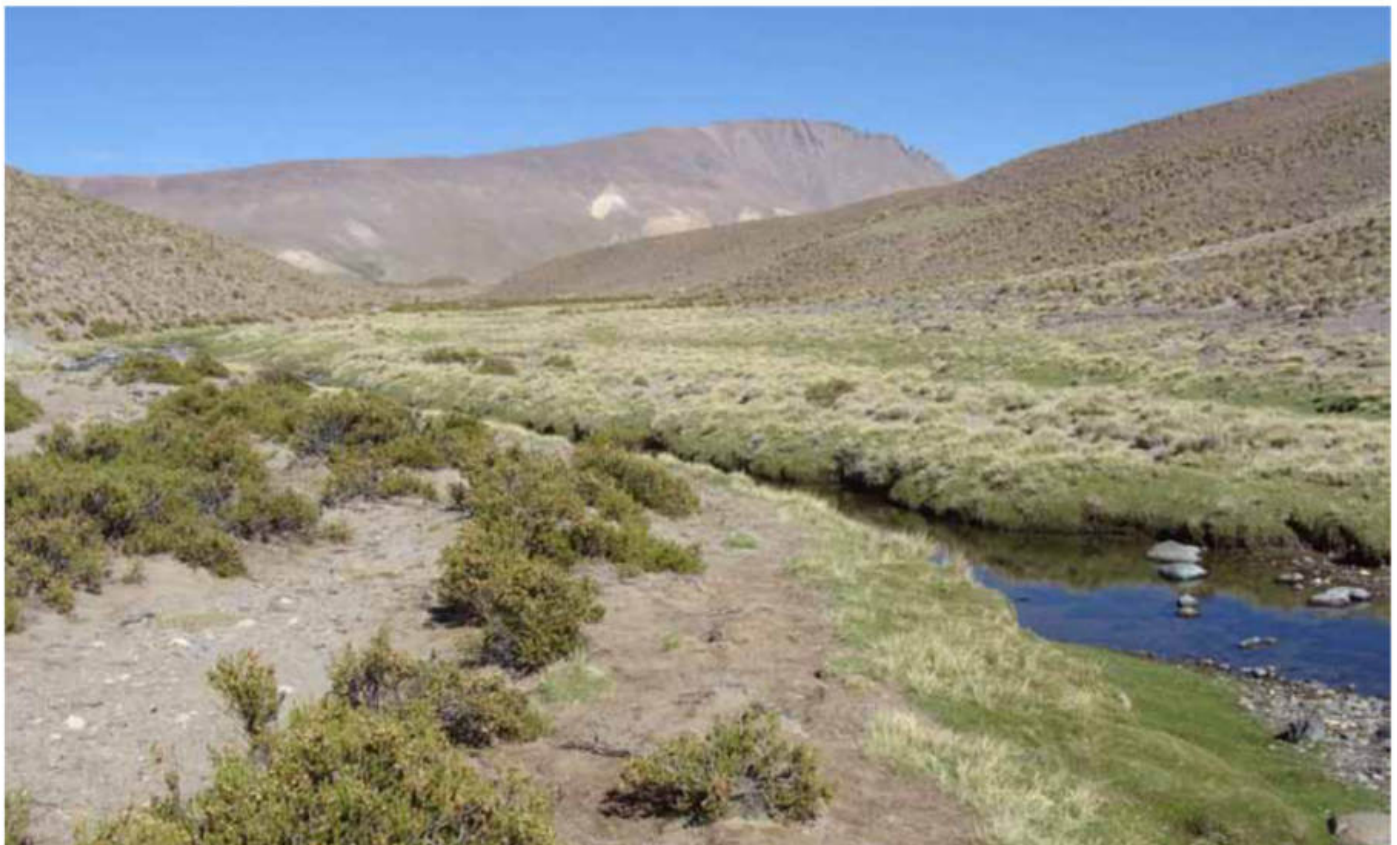


**Figura 11:** Erradicación de la trucha arco iris en el Parque Nacional Leoncito, San Juan, donde habita *Silvinichthys leoncitensis* endémica de la Cordillera. **Foto:** L. Fernandez.

están tomando algunas medidas, como la erradicación de las truchas arco iris (Figura 11) con pesca eléctrica en el Parque Nacional Leoncito en San Juan, donde vive un bagre endémico (*Silvinichthys leoncitensis* Figura 4). Pero en las provincias del NOA continúan las políticas de siembra y resiembra en arroyos de cordillera e incluso con mayor difusión de las medidas de protección (Figura 12). Ante la propagación de las truchas, a los bagres nativos de los Andes no le queda otra opción que subir y restringirse en el refugio de las vegas o nacientes de los ríos donde la profundidad del agua es un limitante para la competencia/predación de las truchas (Figura 13).



**Figura 12:** Carteles de protección de la trucha arco iris en la Cordillera: "Habilitado desde el 01 de Octubre de cada año al 01 de Mayo. Resto del año vedado. Solo se puede capturar (3) Tres Truchas por día y por pescador y de un tamaño no mayor a 30 cm. Solo puede utilizar carnada artificial con anzuelo simple sin rebarba". **Foto:** L. Fernandez.



**Figura 13:** Río donde habita el bagre de montaña más alto registrado para Argentina, *Trichomycterus roigi*, provincia de Jujuy 4.800 m.s.n.m. **Foto:** L. Fernandez.

## ¿A QUIÉN LE PUEDE IMPORTAR “UN” BAGRE ANDINO SIN VALOR COMERCIAL?

Los arroyos andinos son de mucho valor ecológico por tratarse de las cabeceras de los sistemas megadiversos de ríos de llanura y como tal pueden servir de refugio de especies claves para indicar las condiciones ecológicas en estas importantes regiones hidrológicas (Niemi y McDonald 2004).

Los peces de cordillera, salvo contadas excepciones como las especies exóticas (truchas), no entran en consideración en cuanto a proyectos de protección y conservación como si ocurre con otros grupos de vertebrados que despiertan mayor “simpatía” como el caso de las aves y mamíferos.

Las especies endémicas como los bagres andinos merecen especial consideración en proyectos de conservación y programas de protección de la biodiversidad. Esto hace nece-

sario intensificar los estudios en la Cordillera relacionados con la explotación de recursos naturales (Figura 13), como la minería o la introducción de especies exóticas por citar solo dos casos que amenazan a muchas especies nativas e incluso endémicas.

Es difícil proveer recomendaciones para la conservación de los bagres andinos, principalmente por la deficiencia en la información de base, tanto por el pobre conocimiento de la presencia en áreas poco accesibles en las que están restringidos, como de la biología y ecología de las especies. De este modo, los arroyos de montaña son “islas de altura” que incluyen especies sin describir con elevado valor biogeográfico acerca del levantamiento de la Cordillera y proveen una interesante oportunidad para probar modelos alternativos de evolución de las cuencas hidrográficas de los Andes.

### Literatura citada

Autino A. y R. Montero 2013. Vertebrados nativos de Bajo La Alumbreira, Catamarca, Argentina. Alumbreira 224 pp.

Bernhardt, E.S. y M.A. Palmer 2011. The environmental costs of mountaintop mining valley fill operations for aquatic ecosystems of the Central Appalachians. *Annals New York Academy Science*. 1223: 39-57.

EPA (Environmental Protection Agency) 2009. The effects of mountaintop mines and valley fills on aquatic ecosystems of the Central Appalachian Coalfields. Office of research and development, National Center for Environmental Assessment, Washington, DC EPA/600/R-09/138A.

Fernandez, L. 2005. Risk of extinction of a rare catfish of Andean groundwater and its priority for conservation. *Ambio* 34: 269-270.

Fernandez, L. 2010. Evolución de las yuskas. *Temas de Biología y Geología del Noa* 1: 26-30.

Gonzo G., V. Martínez y L. Fernandez 2011. Peces de ambientes extremos del Noroeste argentino. *Temas de Biología y Geología del Noa* 1: 129-139.

Kirschbaum A. y J. Murray 2011. Minería y aguas ácidas: contaminación y prevención. *Temas de Biología y Geología del Noa* 1: 40-51.

Lobo F. 2010. La representación gráfica de la Evolución. Su origen. *Temas de Biología y Geología del Noa* 1: 1-6.

Murray J. y J. Goldberg 2013. ¿Viviendo al límite? Organismos extremófilos en aguas ácidas de la Mina Pan de Azúcar, Jujuy. *Temas de Biología y Geología del Noa* 3: 14-19.

Niemi, G.J. y M.E. McDonald 2004. Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 89-111.

Ortega, H. 1992. Biogeografía de los peces neotropicales de aguas continentales del Perú. En: N. Valencia y K. Young (Eds.). *Biogeografía de los bosques montanos del Perú*. Memorias no. 21. Museo de Historia Natural UNMSM.

Palmer, M.A., E.S. Bernhardt, W.H. Schlesinger, K.N. Eshleman, E. Foufoula-Georgiou, M.S. Hendryx, A.D. Lemly, G.E. Likens, O.L. Loucks, M.E. Power, P.S. White y P.R. Wilcock 2010. Mountaintop mining consequences. *Science and regulation*, 327: 148-149.

Quinteros A.S. y J.M. Gómez 2011. Diversidad y endemismos de reptiles en la Puna del NOA. *Temas de Biología y Geología del Noa* 1: 58-64.

Schaefer, S.A. 2011. The Andes: Riding the tectonic uplift. Pp 259-279. In: J.S. Albert, P. Petry y R.E. Reis (Eds). *Historical biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, USA.