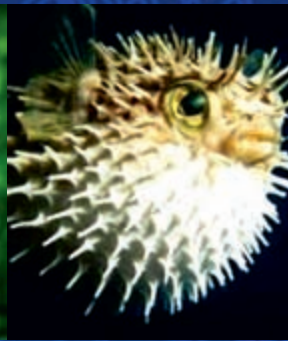


PLUTARCO CALA-CALA

Medio ambiente y diversidad de los peces de agua dulce de Colombia



ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
COLECCIÓN JORGE ÁLVAREZ LLERAS No. 36

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
COLECCIÓN JORGE ÁLVAREZ LLERAS No. 36



Medio ambiente y diversidad de los peces de agua dulce de Colombia

Plutarco Cala-Cala

Profesor Honorario (*Emeritus*)

Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología,
Facultad de Ciencias, Bogotá D.C.

Bogotá D.C., 2019

**Catalogación en la publicación Academia
Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**

Plutarco Cala-Cala. Medio ambiente y diversidad de los peces de agua dulce de Colombia.
Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 2019.

528 p. il. (Colección Jorge Álvarez Lleras No. 36)

ISBN: 978-958-9205-96-9

Palabras clave: 1. Biodiversidad 2. Peces 3. Agua dulce 4. Colombia.

**Medio ambiente y diversidad
de los peces de agua dulce de Colombia**

- © Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera 28A No. 39A-63, Apartado 44763, Bogotá, D.C. Colombia
2019
- © Plutarco Cala-Cala
2019

Diagramación:

Editorial Gente Nueva

Preprensa e Impresión:

Editorial Gente Nueva

Pbx: 320 21 88



MINEDUCACIÓN



GOBIERNO
DE COLOMBIA

Esta Publicación se ha financiado mediante la transferencia de
recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

El Ministerio de Educación Nacional no es responsable de las
opiniones aquí expresadas

Derechos reservados. Este libro o partes del mismo no pueden ser reproducidos sin la autorización de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y de los autores.

This MS is very long and rather in book format. It will become a major reference and textbook for Colombian biologists. Particularly valuable are the chapters on environments and developments of river systems and aquatic biodiversity. I wish one could have more positive examples on threatened fauna and species, but the future of the South American fish biodiversity looks dark, with hydroelectric power plants and dams, deforestation, pollution, oil exploration, and introduced exotic species, on top of that global climate change with extremes in drought and precipitation (Sven Kullander: comunicación personal).

CONTENIDO

Prólogo	13
Agradecimientos	15
CAPÍTULO 1 - INTRODUCCIÓN	
Diversidad taxonómica	17
Importancia para la gente.	18
Sistemática y Clasificación.	19
Hábitat y diversidad biológica	19
Estructura y funciones vitales	21
Ictiofauna	23
Evolución de los peces – cambios durante millones de años	25
Número de especies de peces del mundo	27
Relieve noroccidental de Suramérica	32
Detalles geológicos de los Andes y macizos colombianos	35
Levantamiento de los Andes	36
Cordillera Occidental de los Andes	38
Cordillera Central de los Andes	40
Cordillera Oriental de los Andes	40
Sierra Nevada de Santa Marta	42
La selva Neotropical	44
Biodiversidad y conservación de los peces de agua dulce de Colombia	48
La complejidad de ictiofaunas tropicales	54
Estimaciones de riqueza de especies	55
Breve resumen de la historia evolutiva de la región neotropical suramericana y su ictiofauna epicontinental	56
Amenazas	58
Embalses y energía hidroeléctrica.	61
Pérdida de área de ciénegas, lagunas y humedales de la planicie de inundación	64
Conclusión	65

CAPÍTULO 2

EL ESCENARIO PARA LA DIVERSIFICACIÓN DE PECES NEOTROPICALES: UNA HISTORIA DE RÍOS TROPICALES DE SURAMÉRICA

Levantamiento de los Andes, un importante motor para el cambio en el paisaje y biota del noroeste de Suramérica	74
Montañas, Escudos y Macizos, Arcos Estructurales, Megafanes	83
Montañas	84
Arcos Estructurales	87
Megafanes	87
Cuencas sedimentarias neógenas neotropicales de Suramérica	95
Contexto paleogeográfico y drenaje	96
Del Cretáceo al Eoceno temprano (83-43 Ma): Los escenarios marinos desaparecen, dominan los sistemas de ríos cratónicos	96
Eoceno medio-Oligoceno temprano (43-34 Ma): cierre andino y episódicas intrusiones marinas al oeste de Amazonia	99
Oligoceno (34-24 Ma): Ríos principales subandinos y erosión en las áreas de escudos	99
Mioceno temprano-medio (24-11 Ma): Pebas, megahumedales y establecimiento de bosques tropicales modernos	101
Mioceno superior (11-7 Ma): El Acre megahumedales y el corredor transcontinental acuático	105
Mioceno superior-Plioceno (7-2,5 Ma): inicio del sistema moderno del río Amazonas	111
Cuaternario: las épocas de hielo en la Amazonia (< 2,5 Ma)	112

CAPÍTULO 3

CONFORMACIÓN DE LAS CUENCAS PRINCIPALES HIDROGRÁFICAS DE COLOMBIA

Hidrografía colombiana y el retiro de glaciares en los Andes	119
Centros hidrográficos o estrellas fluviales	125

CAPÍTULO 4

CUENCA VERTIENTE CARIBE (OCÉANO ATLÁNTICO)

Sistema río Magdalena	137
Sistema río Sinú	142
Río Atrato y afluentes menores	142

Sistemas de ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta	142
Sistema río Catatumbo (Vertiente Caribe este)	143

CAPÍTULO 5

CUENCA VERTIENTE PACÍFICO

Chocó biogeográfico colombiano	145
Sistemas de ríos Chocó biogeográfico	146

CAPÍTULO 6

CUENCA VERTIENTE AMAZONAS (AMAZONIA COLOMBIANA)

La Amazonia antes de la influencia andina:	
un antiguo paisaje dominado por el río	155
La Cresta o Arco de Fitzcaraldo	157
Mariñame y unidades de arena del Apaporis: Amazonia colombiana	157
Evolución del paisaje y factores de conducción	164
Tectonismo	164
Influencia del clima sobre el desarrollo de los paisajes de la Amazonia	165
Evolución de la Amazonia y la biodiversidad	166
Biodiversidad amazónica y registro fósil	167
La selva tropical o bosque lluvioso tropical	168
La selva amazónica	168
El registro de polen de la Amazonia occidental	171
Los invertebrados fluviales (moluscos)	171
La fauna de vertebrados acuáticos del Mioceno	172
Evolución de la ictiofauna del Amazonas	172
Registro de vertebrados terrestres del Paleógeno en el norte de Suramérica	173
Procesos fisiográficos	175
Paisajes y biodiversidad en la Amazonia	176
Ríos de aguas blancas, aguas claras y de aguas negras	181
Ríos de aguas blancas	181
Ríos de aguas claras verdosas transparentes	181
Ríos de aguas negras	181
Río Amazonas y bosques inundables	184
Peces de bosque inundado y población humana	185
Cuenca hidrográfica de la Amazonia Colombiana (ríos)	185
Río Caquetá	187
Río Apaporis	188
Río Putumayo	190
Río Vaupés	190

Río Guainía→Negro	190
Río Casiquiare	191
Río Amazonas	191
Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete	193
Amenazas	199
Una oportunidad histórica para la Amazonia colombiana	201
Efecto de la deforestación de la selva	203

CAPÍTULO 7
CUENCA VERTIENTE ORINOCO

Orogenia y evolución de la cuenca	207
Río Orinoco	208
Principales sistemas de ríos de Colombia en la Orinoquia	221
Río Guaviare	221
Río Inírida	222
Río Meta	224
Rio Vichada	225
Serranía La Macarena	225
Los Llanos Orientales	228
El piedemonte Llanero	228
La altillanura de la Orinoquia colombiana	231

CAPÍTULO 8
DIVERSIFICACIÓN DE LOS PECES DE AGUA DULCE EN LA HISTORIA
DE LOS RÍOS DEL NOROESTE DE SURAMÉRICA

Vertebrados acuáticos: Peces cartilaginosos y óseos	245
La biodiversidad	246
IncurSIONES marinas y refugios de agua dulce	254
Paleoarcos y llanuras inundables	255
Múltiples conexiones históricas entre áreas	256
Diversificación de los peces de agua dulce en la historia de los ríos del noroeste de Suramérica	257
Composición filogenética de la ictiofauna neotropical	262
Paleontología	266
Vicarianza biogeográfica	267
Relojes moleculares	268
Ictiofauna del Neógeno de la Amazonia y cuencas relacionadas: Orinoquia, Magdalena-Cauca	269

Paleoambiente	270
Estructura de la comunidad	271
Cronología de la diversificación de los peces amazónicos	272
Diversificación cretácica	273
Diversificación del Terciario	273
Algunos atributos ecológicos de comunidades de peces suramericanos	275

CAPÍTULO 9

DISTRIBUCIÓN DE LA ICTIOFAUNA DE AGUA DULCE EN LAS CUENCAS HIDROGRÁFICAS Y VERTIENTES DE COLOMBIA

La distribución de los peces en Suramérica	287
Biogeografía y distribución de los peces de agua dulce de las cuencas hidrográficas transandinas: vertientes Caribe, Catatumbo y Pacífico	288
Vicarianza transandina	295
Pérdida de diversidad	295
Ictiofauna transandina	297
Peces de las cuencas hidrográficas vertiente Caribe	299
Ictiofauna andina	302
Alteraciones del medio ambiente de la cuenca del Magdalena impactan la ictiofauna	307
Polución	307
Construcción de hidroeléctricas	308
Desecación y drenaje de lagos/ciénagas	311
Peces de la cuenca del río Catatumbo y medio ambiente	312
Peces cuencas hidrográficas vertiente Pacífico y medio ambiente	314
Comunidades de peces en el Amazonas central y su medio ambiente	316
Peces de la Orinoquia colombiana y su medio ambiente	329

CAPÍTULO 10

COMPOSICIÓN DE LA ICTIOFAUNA DE AGUA DULCE DE COLOMBIA

Resumen	337
Categorías de peces que habitan aguas dulces a nivel universal	339
La división primaria	339
La división secundaria,	340
La división periférica	340

Categorías superiores, hasta nivel de familia, subfamilia, género y especies de los peces presentes en agua dulce de Colombia	343
Phylum CHORDATA	343
Subphylum CRANIATA	344
Orden CARCHARHINIFORMES (peces de profundidad)	348
Familia Carcharhinidae	348
Orden PRISTIFORMES (peces guitarra y peces sierra)	350
Familia Pristidae (peces sierra)	350
Familia Dasyatidae (rayas con cola larga delgada y aguijón)	351
Familia Potamotrygonidae (rayas de ríos con aguijón)	352
Orden CERATODONTIFORMES	354
Familia Lepidosirenidae (peces pulmonados suramericanos)	355
Orden ELOPIFORMES (Tarpones o Sábalos).	357
Familia Megalopidae (tarpones)	358
Orden ANGUILLIFORMES (anguillas)	359
Familia Anguillidae (anguillas de agua dulce)	359
Orden OSTEOGLOSSIFORMES (Peces con lenguas óseas)	361
Familia OSTEGLOSSIDAE (osteoglósidos o <i>lenguas óseas</i>).	361
Orden CLUPEIFORMES (arenques)	364
Familia Pristigasteridae (arenques aleta larga)	364
Familia Engraulidae (anchoas)	365
Orden CHARACIFORMES (caracínidos)	367
Familia Erythrinidae (tairas de agua dulce de Suramérica)	371
Familia Parodontidae (parodóntidos)	372
Familia Cynodontidae	372
Familia Serrasalmididae (pacús y pirañas)	373
Familia Hemiodontidae (hemiodontidos)	374
Familia Anostomidae	375
Familia Chilodontidae	376
Familia Curimatidae (caraciformes sin dientes)	376
Familia Prochilodontidae	377
Familia Lebiasinidae (peces lápiz)	378
Familia Ctenoluciidae (pike-characids) -agujetas	379
Familia Acestrorhynchidae (acestrorinchidos)	379
Familia Characidae (carácidos)	380

Familia Gasteropelecidae	381
Familia Bryconidae	382
Familia Triportheidae	382
Familia Iguanodontidae	382
Familia Chalceidae	383
Orden Siluriformes -catfishes (bagres)	383
Familia Cetopsidae (bagres ballenas)	386
Familia Trichomycteridae (Pygidiidae) bagres lápiz, lauchas o parasitos	387
Familia Callichthyidae – Armored catfishes (bagres acorazados)	390
Familia Astroblepidae (Argidae)	391
Familia Loricariidae.	392
Familia Ariidae (Tachysuridae)-sea catfishes (bagres marinos)	396
Familia Aspredinidae-banjo catfishes (bagres banjo)	397
Familia Doradidae (bagres espinosos)	398
Familia Auchenipteridae	400
Familia Heptapteridae	401
Familia Pimelodidae (bagres con largos bigotes)	403
Familia Pseudopimelodidae	405
Orden Gymnotiformes (peces cuchillo Neotropicales)	406
Familia Gymnotidae - nakedback knifefishes	407
Familia Rhamphichthyidae - sand knifefishes	408
Familia Hypopomidae - bluntnose knifefishes	408
Familia Sternopygidae - glass knifefishes	409
Familia Apternotidae -ghoht knifefishes (peces cuchillo fantasma)	409
Orden Batrachoidiformes (peces sapo)	411
Familia Batrachoididae–toadfishes (peces sapo)	411
Orden Gobiiformes-gobies (gobios)	412
Familia Eleotridae -spinycheek sleepers	413
Familia Polycentridae - South American leaffishes	413
Orden Beloniformes–needlefishes (peces aguja)	418
Familia Belonidae (peces aguja)	419
Orden Cyprinodontiformes (Microcyprini) -killifishes	420
Familia Cynolebiatidae	420
Familia Cyprinodontidae	422
Familia Poeciliidae -livebearers (peces vivíparos)	422
Orden Synbranchiformes -swamp eels (anguillas de pantano)	425
Familia Synbranchidae-swamp eels (anguillas de pantano)	425

Familia Achiridae-American soles (peces lenguados americanos)	427
Familia Syngnathidae – pipefishes and seahorses	428
Orden Perciformes -percas.	429
Orden Acanthuriformes – surgeon fishes and relatives	429
Familia Sciaenidae – drums (corvinas)	430
Orden Tetraodontiformes (Plectognathi)	431
Familia Tetraodontidae -puffers (peces globo)	432
Amenazas	433
Interacción del hombre y ambientes tropicales	433
Mercurio y origen en el medio ambiente, con énfasis en el Neotrópico, efecto de su contaminación en la pasada y actual minería de oro y plata en las Américas	436
Fuentes de metilmercurio (MeHg) a los ecosistemas de agua dulce	440
Puntos de vista ecológicos sobre la presencia de mercurio en los peces	442
Niveles de residuos organoclorados en peces colombianos	443
Embalses y energía hidroeléctrica	444
Perdida de área de ciénegas y lagunas de la planicie de inundación	446
Cambio de uso de la tierra	447
Conclusión	448
Referencias	455

PRÓLOGO

La orientación primordial del contenido del texto del libro, es relacionar el medio ambiente con la diversidad de los peces de agua dulce de Colombia en el contexto evolutivo de sus cuencas hidrográficas y ecosistemas del noroeste de Suramérica. O sea, incluye trabajo de campo e investigaciones publicadas independientemente tanto por el autor como por muchos otros autores en revistas científicas y libros sobre la variedad de ecosistemas y cuencas hidrográficas y sus inmensas riquezas biológicas, acerca de trabajos en sistemática, diversificación, distribución, composición ictica y ecología de los peces dulceacuícolas de Colombia en los 10 capítulos del cuerpo mismo del contenido del texto de esta obra.

Se hace un análisis sintético del conocimiento de los diversos temas generales de aspectos físicos y naturales de las cuencas/vertientes del Caribe, Pacífico, Amazonas, Orinoco y región Andina, como: orogénesis y levantamiento de las cordilleras del norte de los Andes (Colombia), de selva y Sabana, hidrografía, ríos y peces para configurar el soporte adecuado para definir la naturaleza de los sistemas de los ríos y la biodiversidad específica de los peces como tema central. Cada grupo, especialmente familiar, presenta información sobre el estado taxonómico, distribución por cuencas, abundancia y endemismos, usos, manejo y descripción preliminar de amenazas en cada una de las cuencas y sistemas de ríos definidos.

También se incluye información de temas ecológicos sobre evaluación de la polución de las corrientes, lagos, lagunas y embalses. Quiero hacer énfasis especialmente sobre estos temas, pues la mayor amenaza para la fauna ictiológica en Colombia es la contaminación de los ríos y quebradas que pasan por cada municipio sin ningún tratamiento, la contaminación industrial, el uso de pesticidas en la agricultura, los derrames de petróleo por los atentados guerrilleros a los oleoductos, el corte de la comunicación de las ciénagas con los ríos, las actividades de minería de oro destructiva que llena las corrientes de sedimentos y las contaminan con mercurio y construcción de embalses que bloquean la migración de peces. Estos son los mayores desafíos que tienen las autoridades ambientales en Colombia, pues si se mira en detalle cada una de ellas, está prácticamente todo por hacer.

En el Cap.1 se hace una presentación global de la Obra sobre los diferentes tópicos tratados: Diversidad taxonómica, importancia de los peces, sistemática y clasificación, hábitat y diversidad biológica (inclusive las Poblaciones Amerindios), estructura y funciones vitales, evolución de los peces (cambios durante millones de años), número de especies de peces del mundo, relieve noroccidental de Suramérica y Geología de los Andes y macizos colombianos, levantamiento de los Andes y descripción de las tres cordilleras de los Andes de Colombia, de la selva Neotropical. Biodiversidad y conservación de los peces de agua dulce de Colombia y la complejidad de ictiofaunas tropicales. Breve resumen de la historia evolutiva de la región neotropical suramericana y su ictiofauna epicontinental. Perdida de área de ciénegas, lagunas y humedales de la planicie de inundación y cambio de uso de la tierra (¿desaparece selva neotropical?).

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas me han ayudado en la preparación de este texto con sus propias publicaciones relacionadas con el tema, citadas en el capítulo de referencias. Les agradezco a todos, pero agradezco especialmente a Sven O. Kullander (Ph.D, Associate Professor Department of Zoology, FishBase Sweden Swedish Museum of Natural History, University of Estocolmo) por haberme animado en el proyecto y me ha guiado varias veces en las visitas de las colecciones de peces del Museo, especialmente de los peces de Suramérica, con énfasis en los de Colombia allí depositados. Además, muy significativa la revisión y evaluación de Kullander del manuscrito y sugerir mejoras, especialmente a los capítulos ocho (8) y diez (10) y del capítulo de referencias. También recibí ayuda biográfica (Pdf) de autores sobre sus investigaciones de peces de agua dulce de Colombia, por ejemplo, C. A. Ardila-Rodríguez, J. S. Albert, J. Böhlke, P.A. Buckup, G. Dahl, C. DoNascimento, M. Goulding, C. Hoorn & F. P. Wesselingh, F. H. A. A. von Humboldt, I. J. H. Isbrücker, L. F. Jiménez-Segura *et al.*, W. J. Junk, S. O. Kullander, C. A. Lasso, J. G. Lundberg, M. C. Malabarba *et al.*, L. G. Marshall *et al.*, G. S. Myers, R. E. Reis *et al.*, C. Román-Valencia, S.A. Schaefer *et al.* H. Sioli, R. P. Vari, F. P. Wesselingh *et al.* etc.

Agradezco la colaboración científica y personal recibida en varias oportunidades de dos grandes científicos, los Ph.D. y Profesores Sven O. Kullander (Estocolmo) y John G. Lundberg (California), quienes han estudiado con profundidad y cariño los peces epicontinentales del noroeste de Suramérica, y con cierta dedicación a los peces de Colombia, en las últimas décadas del siglo XIX y primeras del siglo XX, tanto *in situ* como *in vitro*, y con quienes tuve la grata oportunidad de realizar trabajo de campo.

Agradezco la cortesía de Wikipedia la enciclopedia libre, y sus autores que gentilmente permiten reproducir sus obras, siempre y cuando se siga las disposiciones al respecto: GNU GFDL, sin que se violen los derechos de autor y el esquema de Wikipedia.

Agradecimientos al gran ictiólogo de los peces Neotropicales de agua dulce Ph. D. Sven Kullander por la minuciosa evaluación y positivos comentarios del manuscrito en su conjunto. Al Limnólogo Dr. Gabriel Roldan Pérez por la revisión y positivos comentarios del manuscrito, incluyendo información de temas ecológicos en el párrafo sobre evaluación de la polución de las corrientes, lagos, lagunas y embalses.

Plutarco Cala Cala

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

“I truly believe that in Colombia there is abundance of infinitely admirable things, whereof God alone hath knowledge”.

Modificado de Laurent Vital in: Voyage Charles Auint 1518.

De las 68.511 especies de vertebrados vivientes del mundo (IUCN 2017), más de la mitad (34.401) de especies son los peces. Ellos surgieron y comenzaron a irradiar hace más de 500 millones de años y tanto ahora como en el pasado exhiben incomparable diversidad en su morfología, en los hábitats que ocupan, en su fisiología y en su comportamiento. Esta diversidad es en parte lo que hace que, la comprensión de su historia evolutiva y el establecimiento de una clasificación tan difícil, y sin embargo fascinante. De mixinos y lampreas a tiburones, peces pulmonados y los peces planos o lenguados. Los peces incluyen una amplia gama de adaptaciones sorprendentes a casi todos los ambientes acuáticos de la tierra.

La información conocida sobre los peces es muy amplia e incluye todos los aspectos de la biología. Los peces son fascinantes para los investigadores debido a la gran cantidad de información y la diversidad que se encontrará, tanto en fósiles y taxones vivientes.

Los procedimientos en la investigación en la sistemática de los peces se han incrementado para incluir el análisis molecular de secuencias evolutivas, incluyendo biología molecular del desarrollo, y los avances tecnológicos, tales como imágenes 3D para visualizar la compleja morfología interna de fósiles y especies existentes. Las nuevas herramientas están siendo utilizadas en muchos de los problemas que fueron más difíciles de resolver en la sistemática de los peces, incluidas las relaciones de rayas, bagres y percomorfos.

Diversidad taxonómica. En los últimos 10 años (2007-2016), más de 3.992 especies han sido descritas o denominadas (Eschmeyer & Fong 2017). Los números de especies de peces que figuran en el texto, como en ediciones de textos anteriores (e.g. Nelson 2006, Nelson et al. 2016), se pretende que sean estimaciones conservadoras de especies descritas válidas, y no de todos llamadas especies, ni de lo que podrían

ser descritas. Se basan, en la medida de lo posible en las últimas revisiones taxonómicas de las familias y géneros y las opiniones de los especialistas. Nelson et al. (2016) reconocen 85 órdenes y 536 familias con 32.000 especies. Eschmeyer & Fong (2016) reconocen alrededor de 34.090 especies válidas.

Curiosamente, alrededor de dos tercios de todas las especies de las familias más grandes son peces de agua dulce, mientras que sólo alrededor del 43% de todas las especies de peces son predominantemente de agua dulce. Hábitats de agua dulce representan sólo una pequeña proporción de agua de la superficie terrestre, pero contienen un número desproporcionadamente grande de las especies de peces del mundo. La diversidad conocida de peces de agua dulce y marinos continúa aumentando rápidamente, y las regiones geográficas del mundo en las que los descubrimientos de nuevas especies de peces han sido más numerosos, son por ejemplo: peces marinos recién descubiertos se han encontrado con mayor frecuencia en el suroeste Caribe, noroeste del océano Índico, en el sur del mar de China; especies de peces de agua dulce recién descubiertas se han encontrado con mayor frecuencia en la cuenca de la Amazonía y la cuenca del Paraná en Suramérica, África occidental ecuatorial y el sureste de Europa, así como en el sudeste asiático.

Sin embargo, investigación en aguas tropicales presenta algunos problemas especiales. Por ejemplo, a menudo es muy difícil determinar las edades de los peces y las tasas de crecimiento en las aguas ecuatoriales donde las estaciones están mal definidas, ya que el pez puede carecer de controles estacionales en el crecimiento. En los peces de agua templada, sin embargo, los ciclos de crecimiento aparecen como anillos anuales en las escamas y estructuras esqueléticas (huesos, rayos de aleta, otolitos). Además, las estaciones de desove más extendidas en muchos peces tropicales dificultan el rastreo de las tasas de crecimiento a partir de las progresiones de los modos de frecuencia de talla. La naturaleza multiespecífica de los recursos ícticos en aguas tropicales también complica la investigación, porque muchas de las especies de peces que viven juntas se parecen mucho y pueden ser muy difíciles de distinguir.

Importancia para la gente. Los peces, son de inmenso valor para los seres humanos. Ellos han sido durante mucho tiempo un elemento básico en la dieta de muchos pueblos, lamentablemente conduce a la disminución de muchas especies (e.g. bacalao del Atlántico, *Gadus morhua*, pescado al borde de la extinción comercial en el Atlántico Norte occidental). En la actualidad los peces constituyen un elemento importante en la economía de muchas naciones al tiempo que da valor recreativo y psicológico incalculable para el naturalista, el aficionado a los deportes y acuaristas.

Aspectos particulares de varias especies se prestan a estudios de comportamiento, ecología, evolución, genética y fisiología. Se utilizan como indicadores generales de la contaminación, en parte para el beneficio directo de los seres humanos y en parte para proteger lo que la gente considera una parte valiosa y necesaria de su patrimonio y vida.

Sistemática y Clasificación. La sistemática es el estudio de la diversidad biológica, incluyendo la reconstrucción de las relaciones filogenéticas (genealógicas) de los organismos. La taxonomía es la parte de la sistemática que se ocupa de la teoría y la práctica de describir la diversidad y erige las clasificaciones. La clasificación es la práctica de la organización de elementos en grupos o categorías, y la organización resultante se denomina una clasificación. Taxa (taxón singular, plural taxones) son grupos de organismos reconocidos en una clasificación y dando nombres biológicos (e.g. Siluriformes, Siluridae, *Silurus glanis*). Una categoría es el nivel o rango en el que se coloca el taxón (e.g., orden, familia, género, especie). En general, el objetivo de construir una clasificación de un grupo de organismos es reflejar lo que se cree que son las relaciones evolutivas de los diferentes taxones en un sistema jerárquico de grupos denominados.

Las categorías utilizadas, y sus terminaciones en paréntesis cuando consistentes, son las siguientes: Phylum, Subphylum, Superclase, Grado, Clase, Subclase, Infraclase, División, Cohorto, Superorden (estas 10 categorías se centran en el texto; las siguientes categorías están alineadas a la izquierda): series, subseries, infraseries, orden (-iformes), suborden (oidei), infraorden, superfamilia (-oidea), familia (-idae), subfamilia (-inae), tribu (-ini), género, subgénero y especie. No se emplean todas las categorías dentro de un mismo taxón. Una cruz (†) indica aquellos taxones que contienen solamente especies fósiles.

Los naturalistas han nombrado animales con epítetos latinos o latinizados mucho antes de que **Linnaeus** formalizara la nomenclatura zoológica con su *Systema Naturae* (10^a ed.) en 1758. Siguiendo el sistema binomial (género y especie) de Linnaeus, más de 10.000 nombres de géneros y más de 57.700 especies se han propuesto. Se han dado nombres para los peces, con más de 5.000 géneros y 34.090 especies, considerados taxonómicamente válidos hoy en día (e.g. Eschmeyer & Fong 2016)

Hábitat y diversidad biológica. Este compendio se basa en revisiones de publicaciones recientes acerca del conocimiento filogenético y diversidad específica de los peces de agua dulce de Colombia en el contexto global de la ictiofauna suramericana. Avances significantes en la información de ésta fauna se han hecho durante las tres últimas décadas. No obstante, muchos interrogantes están aún por resolver en todos los niveles taxonómicos de muchos grupos de peces suramericanos, y para algunos taxones aún no existe información. Patrones de relaciones históricas han sido encontrados entre grupos de peces del norte de Suramérica y sur de América Central y este del Brasil, que no son evidentes en la mayoría de las cuencas cisandinas.

Una revisión de la tasa de descripciones de nuevas especies de peces de agua dulce de Suramérica de los últimos años indica que la diversidad a nivel específico de ésta fauna es mucho mayor que la estimada previamente. Se estima que la ictiofauna de

agua dulce neotropical puede totalizar 8000 especies y representar el 25% de toda la diversidad íctica del mundo, incluyendo tanto peces marinos como de agua dulce. De igual manera, los peces epicontinentales de Colombia pueden totalizar cerca de 3000 especies. También, hipotéticamente la diversidad morfológica de la ictiofauna neotropical es la mayor de cualquier ictiofauna epicontinental en el mundo.

Las lagunas en nuestros conocimientos ictiofaunísticos son muy infortunadas dado el rápido incremento negativo de los impactos antropogénicos en los ecosistemas acuáticos y sus habitantes ícticos en toda Suramérica. Algunos de éstos impactos, incluyendo las desviaciones de las corrientes de agua para usos humanos, agrícolas e industriales, la degradación de la calidad del agua como una consecuencia de la contaminación y la sobrepesca, son conocidos tanto por los científicos como por una buena parte del público. Las consecuencias adversas de los represamientos de ríos o construcción de embalses sobre las poblaciones de peces, los cambios de los ciclos acuáticos como resultado de la deforestación, alteraciones climáticas y el impacto potencial de la introducción de peces exóticos y trasplantes sobre la fauna nativa, pueden ser a largo plazo muy altos y nocivos sobre la biodiversidad en los sistemas acuáticos.

Un oportuno entendimiento de la diversa ictiofauna suramericana es un prerrequisito para evaluar, predecir y mejorar las consecuencias de las modificaciones humanas presentes y futuras de nuestros ecosistemas acuáticos de agua dulce. Ello requiere de mayores inversiones tanto en recursos humanos como en infraestructura, así como: estudios extensos de la ictiofauna en las vastas regiones con pocas colecciones; mayores facilidades y personal para procesar, estudiar, mantener, y hacer posibles dichas colecciones a la comunidad científica; e incrementar las colecciones especializadas (e.g., con tejidos para estudios moleculares de ADN).

Los peces viven casi en cualquier tipo de hábitat acuático, desde los 7.000 metros (m) bajo la superficie oceánica hasta los 5200 m en manantiales de aguas calientes en Tíbet, y el Lago Titicaca a 3.812 m de altitud, donde un grupo de Cyprinodontidae ha alcanzado una amplia radiación específica.

Algunas especies viven en aguas dulces casi puras de 0,01 partes por mil (ppm) de sólidos disueltos – en la mayoría de éstas aguas varía entre 0,01 y 1 ppm, mientras que otras especies de peces viven en lagos muy salados de 100 ppm – el agua de los mares y océanos es de 34-36 ppm. Peces subterráneos o hipóginos puede estar confinados a oscuridad total, u otros a corrientes torrenciales como en India, Tíbet y China (Proudlove 2005), algunos Astroblepidae en Colombia.

En el Lago Magdi, in Kenia, se conoce la tilapia “soda”, *Oreochromis alcalinus* (*Alcotilapia grahami*), habitar aguas sódicas calientes de hasta los 42,5°C. Al otro extremo de la temperatura, *Trematomus* vive cerca de los -2 °C bajo la capa de hielo

en el Antártico. Una especie particular puede tolerar un amplio rango de temperaturas, en este caso se dice ser euriterma, o un estrecho rango entonces la especie es estenoterma. Igualmente, ella puede tolerar un amplio rango de salinidad (eurihalina) o un rango estrecho (estenohalina). Muchas especies de peces han adquirido órganos secundarios de respiración aérea, siendo su respiración independiente de la acuática. Esta facultad respiratoria bimodal de especies peces a veces obligatoria en aguas normóxicas o frecuente en aguas hipóxicas, que les permite sobrevivir en aguas estancadas y pantanos tropicales en épocas de sequía, mientras que otras requieren de aguas bien oxigenadas en su vida.

La morfología de los peces es tan diversa como su comportamiento. Algunas especies hacen migraciones en cardúmenes mientras que otras son definitivamente territoriales. Los peces están adaptados a una gran variedad de alimentos, siendo algunos muy especializados en alimentarse de zooplancton y corales. Casi toda clase de animales y algunas plantas y semillas pueden servirles de alimento. Algunas especies de peces producen sonidos, luminiscencia, veneno o electricidad. En general los peces son ectotermos, pero algunos tiburones y escómbridos han desarrollado endotermia por lo menos en parte de su cuerpo (Nelson 2006).

Fecundación interna ocurre en algunas especies, y hembras de algunas de estas especies producen nutrientes para el desarrollo de los embriones. Algunas exhiben cuidado parental para sus productos, otras esparcen miles o millones de huevos al azar de la prelación. Mientras que la mayoría tiene patrones sexuales diferenciales (gonocorismo), muchos son hermafroditas y en su mayoría protóginas consecutivos, como en algunos Labridae, donde las hembras cambian a machos. Algunos peces pasan por un estado larval leptocefal y sufren metamorfosis.

La vida de los peces varía desde menos de un año, en peces denominados anuales (*e.g. Austrofundulus*), hasta los cercanos 200 años. Unos pocos mueren relativamente pronto después de un solo periodo reproductivo (semelparidad), pero los individuos de la mayoría de las especies normalmente se reproducen más de una temporada (iteroparidad). Menos del 1 por ciento son semelparos, y estos tienden a ser diadromos. La semelparidad se conoce principalmente en Petromysontiformes, Anguillidae, algunos osmeridos y galaxideos, 5 especies de salmones del Pacífico (*Oncorhynchus*), etc. Peces en todos los ambientes acuáticos pueden hacer migraciones fenomenales y utilizar varios mecanismos de orientación. *Oncorhynchus keta* y *O. tshawytscha* entran el río Yukon y migran 3.000 km aguas arriba a sus lugares de desove sin comer, donde una vez se reproducen mueren. Otros peces pasan su vida en áreas muy restringidas.

Estructura y funciones vitales. Los peces son vertebrados que habitan las aguas y que básicamente respiran a través de las branquias. Las lampreas sin mandíbulas, los

tiburones y rayas con esqueleto cartilaginoso y los peces con escamas y esqueleto óseo, representa cada uno su grupo principal.

Con la anterior definición se deduce la cantidad de especies de peces conocidas alrededor del mundo ser cerca de a 34.401. Por consiguiente no son extrañas las grandes variaciones referentes a forma y construcción o morfología. Las mismas funciones de vida son relativamente semejantes tanto en los peces más primitivos como en los más modernos. Un huso aplanado levemente en los costados es considerado ser el modelo básico en todos los peces. Sin embargo, las divergencias son comunes puesto que la formas de los cuerpos de los peces naturalmente se adaptan al medio ambiente. Los peces que viven en los fondos pueden ser aplanados o tenues y serpenteantes con apariencia de culebra, mientras que las especies que se mueven entre la vegetación acuática cercana a las playas o riveras son a menudo altas y delgadas, a veces casi en forma de disco. Peces con nado rápido son siempre en forma de huso, puesto que esta forma les da la menor resistencia en el agua.

La mayoría de los peces pueden mantenerse flotando a profundidades deseadas gracias a la vejiga natatoria, generalmente alargada y localizada en el techo de la cavidad abdominal. El pez puede regular la presión gaseosa de la vejiga según la profundidad en el agua. La regulación no es muy rápida, por lo que si un pez se saca rápidamente de grandes profundidades sufre daños mortales – la vejiga se expande, los ojos se salen de sus órbitas y las vísceras son arrojadas a través de la boca o de la apertura anal.

Se presume que en actinopterigios primitivos la vejiga natatoria funcionaba principalmente como un pulmón, al igual que en otros grupos de peces óseos. La tendencia general en la evolución de los actinopterigios ha sido incrementar la importancia de la función hidrodinámica de la vejiga y disminuir su importancia respiratoria. En muchos teleósteos la vejiga aún está conectada por un ducto al intestino, pero funciona del ducto es la regulación del volumen de gas necesario en la vejiga para los ajustes de flotación. Pero otros peces, como los peces de profundidades marinas esta conexión se ha perdido. Una tendencia final de la vejiga ha sido la de asumir otras funciones en adición de ser un órgano hidrostático, y así en muchos teleósteos ella sirve como un amplificador de ondas sonoras para la audición, y en otros también es usada para producir sonidos. Es tanta la especialización de la vejiga para no hacer la función respiratoria que muchos teleósteos adaptados para sobrevivir en aguas estancadas hipóxicas han desarrollado otros medios para respirar aire.

El esqueleto de los peces se compone principalmente de armaduras cartilaginosas y óseas, configurado por el cráneo y la columna vertebral, que pueden estar formados por cartílago o hueso. El número de vertebras varía fuertemente de grupo a grupo. En algunos grupos de peces las primeras 4-5 vertebras anteriores se fusionan para formar el aparato weveriano.

Ictiofauna. Los peces exhiben gran diversidad morfológica, de hábitats que ocupan, y en su biología. Desde los mixinidos y lampreas hasta los pulmonados y peces lenguados, ellos incluyen un vasto conjunto de vertebrados distantemente relacionados. Tanto que, en base a una clasificación cladística, la mayoría son más cercanamente relacionados a los mamíferos que a ciertos otros peces. Sin embargo, aunque son un conjunto heterogéneo, los peces tienen continuidad filogenética.

El estudio de la ictiofauna del Neotrópico empieza de manera descriptiva en 1648 con la publicación de peces de la colonia portuguesa del Brasil por George Marcgravius (1648), y formalmente con los estándares de nomenclaturas actuales en 1758 con la descripción de una decena de especies suramericanas publicadas por Caroli Linnaei en la décima edición de su obra *Systema Naturae* (Linnaei 1758).

En los territorios americanos invadidos y cerrados por la dictadura del reino español y el terrorismo implantado por la invasión chapetona, estos estudios se inician exactamente 307 años después que Colón (1492) pisara tierras americanas, ya que los sistemas dictatoriales de terror de España y Portugal, mantenían toda Centroamérica y Suramérica en estatus colonial y esclavitud cerrada. La extensión de Brasil comprende cerca de la mitad de Suramérica y era colonia de Portugal. La mayor parte del resto de América, desde Florida a la Patagonia, y todas las Antillas mayores, excepto Jamaica, las tenía invadidas los chapetones. Ninguna monarquía dictatorial permitía a extranjeros viajar por sus inmensas colonias americanas esclavizadas, excepto de sus conciudadanos. No querían que otros países se dieran cuenta de nada realmente útil de los valiosos recursos naturales y esclavitud del pueblo Amerindio y africano de sus colonias. Solo hubo invasión española durante más de 300 años de colonialismo, esclavitud, servidumbre, saqueo, masacres a la población nativa y guerra, y eso dejó a estos territorios americanos en el provincianismo.

Así transcurren tres largos siglos de colonialismo codiciante, hasta que un día sucede algo insólito en nuestra historia y la de la ictiología, y quizá favorable para lo que entonces estaba sucediendo en estos países neotropicales emergentes de América:

Erase una vez un gran día para la ciencia en América cuando en 1799, la dictadura española permitió al científico alemán Alexander von Humboldt y al botánico francés Aimé Bonpland viajar juntos a las colonias españolas en América. Von Humboldt fue el primer naturalista europeo de estatura real para explorar, coleccionar, estudiar, y publicar escritos sobre los peces, y demás campos de las ciencias naturales de los territorios americanos invadidos y maltratados por los verdugos españoles, en especial de Colombia, Venezuela, Ecuador y México.

Humboldt, como lo resumía Bolívar, “era el descubridor científico del Nuevo Mundo, cuyo estudio ha dado a América algo mejor que todos los invasores juntos”. Humboldt vio más allá de la codicia y la esclavitud, como él mismo lo describió en carta a su

amigo Reinhard. Cala (2011), in extenso, describe la historia de la ictiología a nivel global, y en detalle la de Colombia.

Schaefer (1998), partiendo de la base de datos NEODAT, calculó el número de especies neotropicales de agua dulce publicadas por año, en intervalos de 20 años entre 1758 y 1996, en 26 especies por año para un total de 6.183 descritas para éste período. A partir de 1840 hasta la fecha, el número de descripciones se mantiene alrededor de 30 especies nuevas por año, excepto de dos picos de 43 y 69 por año para los períodos 1860-1879 y 1900-1919, respectivamente. Estos dos períodos corresponden a dos fases sobresalientes de la ictiología descriptiva. Uno inmediatamente después de la Expedición Thayer al Brasil en 1865, y los años subsecuentes de máxima productividad de dos grandes ictiólogos – Franz Steindachner y Carl Eigenmann, quienes fueron los investigadores principales del material de Thayer, que para entonces constituía la mayor colección de peces neotropicales en el mundo.

Naturalmente, otros ictiólogos notables contribuyeron, en ésta etapa marcadamente descriptiva, con la descripción de nuevas especies suramericanas. En el siguiente período de 1920, la tasa de descripción de nuevas especies fue igualmente en parte impulsada por las colecciones de Eigenmann, John Haseman y Carl Ternetz. A partir de 1960 se han hecho otras importantes colecciones de peces de agua dulce de Suramérica, y hoy se puede decir que la descripción de nuevas especies de peces neotropicales, y en especial suramericanos y concretamente colombianos, está delimitada mas por el número de ictiólogos dedicados a la taxonomía de la fauna de ésta región que a la disponibilidad de material íctico sin describir.

Alrededor de 370, y tantos años han pasado desde la descripción de las primeras especies de la ictiofauna neotropical, pero la comprensión de la evolución de ésta ictiofauna aún se dificulta por dos impedimentos interrelacionados: 1) la falta de información sobre las relaciones filogenéticas dentro y entre grupos de peces de éstas áreas, y 2) la información fragmentada acerca de la diversidad a nivel específico de gran número de taxones existentes en ésta vasta región. Estos problemas han confundido, y continúan dificultando, los estudios no solamente taxonómico-sistemáticos sino también en otras áreas o aspectos de la ictiofauna neotropical (*e.g.* Cala 1987a, Vari & Malabarba 1998).

Según estudios ecológicos personales de peces de agua dulce, el autor comparte lo anotado por Lowe-McConell (1987) cuando se refería al estudio de la ecología de los peces suramericanos “... es una tarea asustadora, además complicada por la presencia de tantas especies, muchas de ellas muy semejantes entre sí”, y por Lundberg (1998) acerca de que los peces de agua dulce “son un espectáculo evolutivo de diversas formas, estructuras y hábitos”. De verdad que el susto es tremendo cuando uno trata de entender y discutir resultados ecológicos sobre nuestros peces dulceacuícolas, en

especial los de Orinoquia y Amazonia, y el susto se agiganta cuando en los momentos en que la identificación taxonómica de la mayoría de las especies se hace dudosa, y qué decir del gran número que no encajan en clasificación alguna.

En cuanto a Colombia se refiere, es bueno resaltar que luego de la excelente contribución descriptiva de los peces del sistema del río Magdalena hecha por Steindachner (1879, 1880), seguida por las contribuciones de Eigenmann (*e.g.* 1920a,b; 1922; Géry 1963, 1977), es muy meritoria la contribución de George Dahl al estudio de los peces de Colombia, no solo por el aporte descriptivo de nuevas especies (*e.g.* 1971), pero también por su labor docente e iniciador de colecciones en Montería (Secretaría de Agricultura), Bogotá (Universidad Nacional de Colombia – ICNMHN) y Cartagena (INDERENA, hoy Inst. Humboldt). Información complementaria histórica de la ictiofauna de agua dulce de Colombia se encuentra en Cala (1974, 1987a, 1990).

¿Qué otros hechos contribuyen para que perduren éstas grandes lagunas en el conocimiento de esta extraordinaria fauna? -Cala (1974, 1987), Böhlke *et al.* (1978), describen en detalle varios obstáculos coincidentes, respectivamente para Colombia y Suramérica, para un exhaustivo conocimiento de la ictiofauna de agua dulce de éste subcontinente, incluyendo la inmensa diversidad y complejidad de la fauna, la vasta extensión de los sistemas acuáticos epicontinentales suraméricanos, y los limitados recursos humanos y de infraestructura existentes para la investigación de ésta impresionante ictiofauna.

Las últimas tres décadas del siglo 20 fueron testimonio de un resurgir de la investigación de la ictiofauna neotropical. Esto se evidencia tanto por el incremento (aunque muy lejos de completo) de las colecciones en muchas y nuevas áreas, especialmente en Suramérica, como por el renacimiento de los estudios ictiológicos de los diversos componentes de ésta fauna. Estos factores hacen éste el período más productivo de la historia de la investigación de los peces neotropicales.

Entre otros ictiólogos, Vari (1998) pondera varios cuestionamientos interrelacionados al respecto: 1) Cual es el estado actual del conocimiento de la relaciones filogenéticas de la ictiofauna de agua dulce neotropical? 2) Qué patrones generales históricogeográficos han emergido de los estudios filogenéticos y revisivos hasta la fecha? 3) Cuántas especies hay de peces dulceacuícolas neotropicales? 4) Cual es el grado de diversidad morfológica de ésta ictiofauna comparada con otras ictiofaunas epicontinentales?

Evolución de los peces – cambios durante millones de años. La historia evolutiva de los peces es compleja y al mismo tiempo un emocionante tópico que está justamente empezando a ser bien entendido, no obstante la carencia de un buen record de fósiles de periodos críticos de su evolución. Sin embargo, los resultados de los nuevos avances dentro de la las relaciones evolutivas de los peces aún produce muchas contradicciones.

La evolución de los peces sucedió hace mucho tiempo. Los primeros peces eran pequeños y pesados que se arrastraban en el fango de los fondos de los cuerpos de agua. Durante el paso de los millones de años, los peces han continuado su evolución y hoy han invadido casi todos los hábitats acuáticos del mundo, desde las pequeñas corrientes de montaña hasta las profundidades de los mares del planeta tierra.

Los primeros peces, que probablemente vivieron en el Cámbrico hace más de 500 millones de años (Ma), carecían de mandíbulas pero ya tenían aleta anal y otras estructuras semejantes a aletas. Este grupo de la superfamilia Ostracoidea (Ostracodermi), abultados peces acorazados con una armadura ósea y de boca circular redonda blindada, se dividió en dos líneas evolutivas y un número abundante de formas de diferentes apariencias. La mayoría de las especies fueron animales de apariencia torpe, habitantes de fondo y de longitudes menores de 15 centímetros. Posiblemente se alimentaban a través de la succión de pequeños invertebrados de los sedimentos o filtrando plancton. Los primeros fósiles de ostracodermos fueron restos hallados en depósitos marinos a partir del Cámbrico ~ 490 Ma. Fragmentos similares se conocen de depósitos marinos del Ordoviciano ~ 450 Ma. Los primeros ostracodermos fósiles completos no fueron encontrados sino hasta el siguiente periodo geológico, el Siluriano c. 400 Ma, en rocas de yacimientos de agua dulce. Por éste tiempo, una externa radiación evolutiva ha tenido lugar entre los ostracodermos y los cinco órdenes corrientemente reconocidos estaban todos presentes.

Puesto que los ostracodermos fueron los vertebrados dominantes en el Siluriano y parte del Devoniano, época de esplendor de los peces, no es sorprendente que fueran bastante diversos. Luego de haber vivido chapoteando en aguas someras costeras por cerca de 100 millones de años desaparecieron con el tiempo, eventualmente desplazados por los tiburones acorazados más modernos, los Placodermi. De los peces de boca circular (Cyclostomata) sobreviven hoy solo dos grupos: lampreas (Petromysontiformes) y mixinos (Myxiniformes).

Los Placodermi fueron los primeros peces con mandíbulas, con un soporte espinal cartilaginoso, aletas pares y parte anterior del cuerpo, incluyendo la cabeza, cubierta con placas dermales óseas, estructuras que facilitaron su adaptación a diferentes nichos ecológicos. Los placodermos dominaron los mares en el Devoniano superior y se extinguieron completamente durante el Misisipiano (*mississippian*). Fue un grupo de peces altamente diversificado, a menudo extravagantes en su forma. Durante su época de esplendor devoniana predadores con grandes mandíbulas como el *Dunkleosteus* sobrepasaron los 6 metros de longitud, con una cabeza de un metro de largo.

En realidad, antes de la aparición de los placodermos había evolucionado otra línea de peces mandibulados, los tiburones espinados, los Acanthodii (Fig. p: 85, Nelson

2006), con escamas dermales romboides, espinas robustas precedían las aletas dorsal, anal y aletas pares (en algunos peces hasta 6 pares de espinas presentes entre las pectorales y las pélvicas), aleta caudal heterocerca. Estos peces aparecen desde el Siluriano superior hasta el Pérmico inferior. Los Acanthodii no tuvieron una posición dominante como los Placodermi que probablemente fueron buenos nadadores y recuerdan mucho a los tiburones actuales, pero sus relaciones con otros grupos de peces y sistemática es controversial. Poco tiempo después, estos grupos de peces se diversificaron en tres líneas: peces con aletas radiadas (Actinopterygii) y los peces con aletas lobuladas o carnosas (Sarcopterygii).

Los peces con esqueleto cartilaginoso (Chondrichthyes) más antiguos aparecieron al final del Siluriano, hace cerca de 410 millones de años y fueron abundantes en el Devoniano. La mayoría de los fósiles se provienen de estratos marinos. Los condriktios, rayas y tiburones, tienen una columna vertebral cartilaginosa, aletas, cráneo, dientes, intestino en espiral, carecen de vejiga natatoria, fertilización interna y utilizan la urea para su osmoregulación. Dentro de los Chondrichthyes hay dos líneas evolutivas distintas independientemente desde el Devoniano: los tiburones y rayas (subclase Elsamobranchi) se especializaron desde el periodo Devoniano como animales depredadores con grandes éxitos especialmente en la era del Mesozoico, y las quimeras (subclase Holocephalii). Uno de los más grandes fue un gigante tiburón, pariente del tiburón blanco viviente actual, que sobrepasó los 13 metros de longitud, probablemente extinto cerca de 12.000 años (Varjo 2001).

Los peces óseos (Teleostomi), a diferencia de los Chondrichthyes, evolucionan en aguas dulces. Durante el periodo Devoniano fueron distribuidos por todos los cuerpos de agua epicontinentales y comienza su evolución en dos líneas: Los peces con aletas radiadas (clase Actinopterygii) y los peces con aletas lobuladas o carnosas (clase Sarcopterygii). Los peces con aletas radiadas tuvieron desde temprano varias ventajas a su favor en comparación con los grupos ancestrales. Las más importantes son la capa exterior de escamas flexibles y las aletas con alto grado de movilidad. Además, tienen una vejiga natatoria que les permite ajustar su peso en relación al agua. Una buena parte de ellos puede utilizar la vejiga natatoria, y otras partes del cuerpo, como órganos respiratorios accesorios para extraer el oxígeno del aire. Con la ayuda de éstas y otras adaptaciones los Actinoptegii llegaron a ser el grupo dominante tanto en aguas dulces como marinas.

Número de especies de peces del mundo. Globalmente, los peces constituyen un poco más de la mitad del número de 68.511 de especies de vertebrados vivientes del mundo (IUCN 2017), más de la mitad (34.401) de especies son los peces. En algunos grupos se está aumentando el número de especies nuevas descritas, mientras otros están declinando, ya que el número de sinónimos aumenta más en relación al número

de especies nuevas descritas. No obstante, el número neto de nuevas especies está aumentando cada año, excediendo significativamente al número de especies nuevas descritas de tetrápodos. Por ejemplo el número de especies de aves y mamíferos posiblemente no va aumentar mucho a las actuales cerca de 13.800. Anfibios y Lepidosauromorfos pueden aumentar significativamente. El número de peces vivientes puede estar cerca de los 28.000 (Nelson 2006). Pero cálculos optimistas hacen pensar que el último número de especies de peces tanto marinas como epicontinentales podría llegar a las 33.000 (Vari & Malabarba 1998). Ya en julio 2 de 2015, el número total de especies válidas reportadas de peces a nivel universal fue 33.536, de las cuales 3.831 eran especies nuevas descritas entre 2006 y 2015, clasificadas en cerca de 5.130 géneros válidos (Eschmeyer & Fong 2015), con lo cual a la fecha se sobrepasa el número calculado por Vari & Malabarba (1998 *op.cit.*).

Böhlke *et al.* (1978) reportan que “talvez 30-40% de la ictiofauna de agua dulce de Suramérica está por describirse”, y que “en la actualidad se conocen 2500 a 3000 especies en Suramérica”. Sí adicionamos cerca de 300 citadas para Centroamérica por Bussing (1985), entonces el número estimado de especies de peces de agua dulce para el Neotrópico sería de 2.800 a 3.300, de las cuales más de 1.500 se encontrarían en Colombia (Cala 1987).

Böhlke *et al.* (1978), además reconocían que el número de especies calculado era mucho menor a la diversidad real de los peces de agua dulce de América del Sur, que muchas de las especies para entonces conocidas tenían que ser redescritas, que colecciones de estudio de peces incluían muchas especies aún no reconocidas como diferentes o descritas como nuevas, y finalmente que faltaban muchas otras especies por coleccionar y estar disponibles en colecciones de estudio tales como las especies con hábitats especializados y difíciles de acceso como son los cuerpos de agua de las cabeceras y canales profundos de los grandes ríos, *v.gr.* la alta Amazonia y alta Orinoquia y en general Amazonia colombiana (Cala 1974, 1987). Böhlke *et al.*, concluían que el número final de peces de agua dulce para Suramérica podría llegar a las 5.000 especies, y Cala (1987) que “el número final de especies de peces de agua dulce para Colombia puede sobrepasar las 2.000, de las 5.000 que podrían ser posibles para Suramérica”. Sí las mismas posibilidades porcentuales de aumento de especies es válida para Centroamérica, el número de especies registrado por Bussing (1985) de 300 podría ser estimado en 500-600, lo cual resultaría en un total de 5.500-5.600 especies de peces de agua dulce para el Neotrópico. DoNascimento *et al.* (2017) reportan 1495 especies válidas para Colombia, o sea ya vamos llegando a las 2000, justamente al número de especies que Cala (1987) estimó para Colombia.

Los peces son los más antiguos y más numerosos de los vertebrados. De las cerca de 32.000 especies de peces vivientes (Nelson *et al.* 2016), la mayoría viven en aguas cálidas del mundo. Eschmeyer y Fong (2017-02-10) reportan 34.544 especies

válidas, clasificadas en 5201 géneros válidos, significativamente más que en los otros vertebrados conjuntamente.

Groombridge (1992) estima que los peces comprenden 22.000 especies de las 43.000-46.000 de vertebrados. Aunque solo reconociéramos un eventual aumento del 50% en el número total de peces a nivel mundial, tanto de agua dulce como marinos (para unas 33.000 especies), los peces de agua dulce de Suramérica (8.000 especies) vendrían a constituir cerca del 24% del total de todos los peces a nivel mundial (Vari 1998).

Aunque diversos pueblos durante la historia han tenido sin duda una apreciación del número total de especies a nivel universal, nuestro número actual de especies conocidas ha crecido de cerca de 144 en los días de Plinio, alrededor del año 77 d.C. (Nelson 2006). El número de especies reconocidas como validas ha crecido de manera espectacular en los últimos años, como se refleja en el número que se dieron en las cuatro ediciones del libro de Nelson (1976), 18.818 especies clasificadas en 450 familias; Nelson (1984), 21.723 especies en 445 familias; Nelson (1994), 24.618 especies en 445 familias; Nelson (2006), 27.977 especies en 482 familias; Nelson *et al.* (2016), *ca.*32.000 especies; Eschmeyer & Fong (2017-02-10), 34.544 especies válidas clasificadas en 5201 géneros.

Un obstáculo mayor en el conocimiento de los peces de Suramérica de agua dulce, en particular para Colombia, es la información aún muy fragmentaria de la diversidad a nivel de especies de ésta extraordinaria ictiofauna. Lundberg (1998) anota, “los peces de agua dulce de Suramérica y América Central, es decir el Neotrópico, son un espectáculo evolutivo de formas, funciones y hábitats diversos”. La diversidad de ésta fauna es sorprendente, no solamente en términos de diversidad específica o número de especies, pero aún más cuando la evaluamos en términos comparativos de densidad específica. Stiassny y Raminosa (1994) señalan que los peces de agua dulce representan el 20-25% de la biodiversidad global de los vertebrados – casi una cuarta parte de la biodiversidad de vertebrados está concentrada en menos del 0,01% de las aguas del planeta. Qué porcentaje de ésta diversidad global de peces de agua dulce se encuentra en Colombia y en América tropical?

The Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (CLOFFSCA), Organized by Reis *et al.* (2003, Tabla 1), incluye 4475 especies válidas en aguas dulces neotropicales, con un total de 1550 especies sin describir, fueron estimadas por la pericia o conjetura y conocimiento sobre los trabajos en ejecución, elevando el estimativo de especies vivientes en aguas dulces del Neotrópico a 6025, clasificadas en 24 ordenes y 71 familias (Reis, Kullander & Ferraris 2003). Una década después, el número de especies descritas se acerca a las 6000 calculadas en CLOFFSCA (2003).

De esta impresionante diversidad de peces epicontinentales, la mayoría se encuentran en Suramérica, pero sí se tiene presente el número de especies descritas durante los últimos 20-25 años para Suramérica (Eschmeyer 1998, Reis 1998), éste impresionante número estaría subestimado. Durante las dos últimas décadas fueron descritas más de 800 especies de peces de agua dulce para Suramérica (C.J. Ferraris, Jr., com. per., basado en la base de datos de Eschmeyer *et al.* 1998, y citado por Vari & Malabarba 1998). Seguramente, ésta impresionante tasa de descripción de nuevas especies (40 y tantas por año) indudablemente aumentará en las próximas décadas.

El aumento depende directamente del incremento de las colecciones de peces de agua dulce neotropicales y de un mayor número de ictiólogos dedicados a estudios de revisiones de los diferentes componentes de ésta ictiofauna. Como ejemplo, de las 1300 especies de Characiformes citadas por Nelson (1994), Vari (1998) estima el número de peces de éste orden en más de 2000 especies diferentes, las cuales en su mayoría habitan aguas dulces neotropicales. Igualmente, la familia Loricariidae con 600 especies de peces primarios de agua dulce neotropicales registrados por Isbrücker (1980), pueden sobrepasar las 1000 especies.

Ahora la pregunta es: cuántas especies de peces de agua dulce existen en el Neotrópico y en Suramérica. Schaefer (1998) hace un histórico análisis sobre las tendencias de la ictiología descriptiva de especies de las familias Characidae y Loricariidae, y concluye que el número de especies de peces de agua dulce neotropicales puede ser mayor de 8.000. Número de especies que resulta impresionante por sí solo, pero más aún cuando se mira en el contexto global de la diversidad de los peces.

Los hábitats de agua dulce disponibles representan menos del 0,01% de las aguas del planeta, y un 0,0025-0,0028% (25-28%) de éste total para las aguas dulces neotropicales (*e. g.* Hynes 1979, Milliman 1990, Allan 1995, Bonnetto & Wais 1995, Lewis *et al.* 1995, Moss 1998). Los peces de agua dulce de Suramérica o neotropicales, cercanamente al 24% del total de la ictiofauna global, y conservativamente 1/8 de la diversidad específica total de vertebrados, estaría confinada en menos del 0,003% de las aguas del planeta. Además, es muy válida la apreciación hecha por Winston & Metzger (1998), en cuanto a la ictiofauna dulceacuícola suramericana, acerca de que la descripción de nuevas especies de peces de éstas aguas está limitada mas por el número de ictiólogos que estudian la sistemática de los peces neotropicales que por la falta de material sin describir.

También dentro de los Cichlidae, un grupo significativo de peces neotropicales de agua dulce, dos veces más diversificados en aguas tropicales africanas, y también presentes en Madagascar, Sri Lanca, a lo largo de las costas del sur de India, en Levant y en un tributario nórdico del Golfo Pérsico (Kullander 1998), encontramos una variabilidad morfológica que rivaliza con los cíclidos africanos (Wimberger *et*

al. 1998, Farias *et al.* 1998). Taxones como *Pterophyllum* y *Symphysodon* no tienen contrapartes dentro de los cíclidos del viejo mundo.

En la actualidad es imposible tener una cuantificación comparativa de la diversidad morfológica de las principales ictiofaunas epicontinentales. Esto conlleva a que las comparaciones de la diversidad morfológica de las ictiofaunas de los diferentes continentes sean necesariamente subjetivas. No obstante, dificultades metodológicas, la variedad morfológica general en la ictiofauna de agua dulce del Neotrópico es obviamente marcada y la mayor entre los peces epicontinentales

Esta revisión resume los estudios actuales mayores realizados acerca del conocimiento evolutivo y diversidad de los peces neotropicales epicontinentales, con especial énfasis en aguas suramericanas y colombianas. Las faltas aquí destacadas sobre, por ejemplo conocimientos filogenéticos y el gran número de especies aún por describir, demuestran que las lagunas existentes en el conocimiento de los peces neotropicales son aún substanciales. Esta lagunas, junto con la falta de estudios en otras áreas sobre conocimiento biológico de ésta inmensa ictiofauna son particularmente infortunados dado la rápida aceleración de los impactos negativos antropogénicos sobre los sistemas acuáticos y peces que los habitan.

Los impactos adversos son de diversa índole. Algunos, como los diferentes usos del agua para el consumo humano e industrial, la degradación de la calidad del agua por la contaminación (*e. g.*, Cala 1974, Menezes 1996), la reducción de las existencias de peces como resultado de la sobreexplotación (Goulding *et al.* 1996, Cala & Bernal 1997, Duque *et al.* 1998) y la reducción de áreas para la reproducción y riesgo potencial de la fertilidad de los peces por los contaminantes (Cala & Södergren 1999), son ya conocidos universalmente tanto en la comunidad científica como entre gran número del público en general. Otros impactos con consecuencias adversas, que pueden ser aparentemente no inmediatos, sobre las poblaciones ícticas son los embalses (*e. g.* Barthem *et al.* 1991, Cala 1995) y los cambios abruptos de los ciclos acuáticos debidos a la deforestación (*e. g.* Laurence 1998).

Finalmente, y que puede resultar ser muy significativo, es el impacto potencial de la introducción de especies exóticas y el trasplante de peces sobre la actual ictiofauna nativa neotropical. Estas introducciones hechas por agencias gubernamentales o por particulares tienen impactos negativos sobre las ictiofaunas nativas, incluyendo especies comerciales de máxima importancia, tanto en regiones templadas (*e. g.* Norteamérica: Williams *et al.* 1989) como en regiones tropicales (*e. g.* Kaufman 1992, Cala 1995, Cala & Bernal 1997 etc.).

Un ejemplo excepcional para el trópico es la devastación de gran número de especies de cíclidos del lago Victoria, que fueron comercialmente importantes,

como consecuencia, por lo menos parcial, de la introducción de un pez no nativo y predador (Kaufman 1992). Estos riesgos se pueden potenciar si se substancia la hipótesis de que los ecosistemas naturales tropicales con alta diversidad son muy frágiles comparados con las zonas templadas. Un entendimiento oportuno de la inmensamente diversa ictiofauna neotropical es un requisito para que podamos evaluar, predecir y posiblemente mejorar las consecuencias de las modificaciones antropogénicas presentes y futuras de los sistemas dulceacuícolas neotropicales.

Para llenar tantas lagunas en el conocimiento de nuestra ictiofauna se requieren inversiones significativas tanto en recursos humanos como en infraestructura. Para que sean efectivas y oportunas, dicho esfuerzo debe ser multivariado e incluir una serie de iniciativas antes mencionadas (*vide* Böhlke *et al.* 1978, Cala 1987). Vari & Malabarba (1998) consideran cuatro de ellas como fundamentales: 1) investigación extensa de la ictiofauna en las vastas regiones con colecciones ícticas deficientes; 2) amplias facilidades y personal para procesar, mantener y hacer posibles éstas colecciones a la comunidad científica, a veces demasiado; 3) provisión de fondos de apoyo a nivel continental del estudio revisorio y filogenético de todos los componentes de la ictiofauna; 4) desarrollo adicional de las colecciones especializadas (*v. gr.* tejidos para estudios moleculares -ADN) mejor adaptadas para dirigir ciertas cuestiones específicas de investigación.

Excelentes iniciativas en las últimas dos décadas del siglo XIX, y las dos primeras del de siglo XX se han iniciado y publicado resultados de una serie de proyectos integrados por muchos especialistas, que se esperaban con ansiedad en especial en el Neotrópico, sobre peces a nivel continental y universal, por ejemplo: Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes (Malabarba *et al.* 1998), Check list of the freshwater fishes of South and Central America (Reis *et al.* 2003), Fishes of the world (4 ed. 2006), Amazonia: Landscape and species evolution. A look into the past (Hoorn & Wesselingh eds. 2010), Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types (Ferraris, Jr. 2007), Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy (Mirande 2010), The ETYFish Project: Fish Name Etymology Database (Scharpf & Lazara 2015). Además, las dos bases de datos de peces: Eschmeyer ed. Catalog of Fishes (Eschmeyer ed.) y FishBase (FB) Estockholm.

Relieve noroccidental de Suramérica

Colombia posee todo lo que una nación y su pueblo que la “ama” sueña (Fig. Cap.2.6, & 2.3): Ser la ventana de Suramérica de los océanos Pacífico al oeste y al este el Atlántico; tres cordilleras en vez de una al norte de los Andes, recientes en la edad orogénica del continente, que aún esconden inmensos secretos en sus profundas

entrañas, algunos son infernales líquidos magmáticos de volcanes activos que pueden el día menos pensado vomitar infernales y candentes líquidos magmáticos mortales; fallas geológicas o “fracturas” de placas en la corteza terrestre a lo largo de las cuales se mueven bloques rocosos que son separados por ella. pero también esconden minerales valiosos de los mejores y bellos del planeta: esmeraldas y oro, que fácilmente se convierten en tragedias humanas y ecológicas debido a que son de explotación minera ilegal a cielo abierto y sin control estatal alguno, aún hoy segunda década del siglo XXI.

Varios factores históricos y ecológicos que posiblemente contribuyen a la riqueza de especies a nivel de la fauna de peces de agua dulce de Colombia son discutidos (*e.g.* en geología, clima, fisiografía, la química del agua). La distribución geográfica sigue la categoría de cuenca hidrográfica y se centra en las cuatro cuencas principales en el noroeste y nororiente de las ramas de las montañas de los Andes: ríos Atrato, Magdalena-Cauca, Sinú, Ranchería y río Catatumbo (Fig.Cap.2.6).

Colombia ocupa, sino el primer, el segundo lugar por área entre los países más biodiversos del mundo. Su variedad de vida vegetal y animal es abrumadora, lo cual es un reflejo de su igualmente diversa geografía de relieves y paisajes: desde selvas amazónicas, llanuras y sabanas hasta picos cubiertos de glaciares y extensas áreas costeras sobre el Caribe y el Pacífico.

El noroeste de Suramérica, y especialmente la región colombiana, ha sido fuertemente influenciado por la tectónica de placas. Tres grandes cinturones orogénicos son el resultado de la compleja interacción de las placas Nazca, Caribe, Cocos y la placa Suramericana: la Cordillera Occidental, la Cordillera Central y la Cordillera Oriental (Fig.Cap.3:1A), han generado fallamientos y surgencias en las zonas del Chocó en donde se presenta una subducción y en la zona andina donde se presenta toda una línea de fallamientos. Esto ha conllevado a fuertes movimientos en las zonas colombianas, con riesgos sísmicos.

La Cordillera Oriental es un cinturón de empuje doblemente convergente colocando rocas del Cretácico y Paleógeno sobre una gruesa sucesión cenozoica en el valle del Magdalena hacia el oeste y la cuenca de Los Llanos al este. Rocas del Paleozoico y otras del basamento están expuestas y la zona axial de la Cordillera Oriental, Macizo de Santander y Floresta, y a lo largo de las estribaciones del segmento sur de los Llanos -macizos Quetame y Garzón (Bayona *et al.* 2007). Mayor información acerca de la orogénesis del noroeste de Suramérica se describe más adelante en el Cap. 2, así como en Lundberg (1998), Cediel *et al.* (2003), Lobo Amaya (2009), Díaz Merlano y Gast Harders (2009), Díaz Merlano y Robertson (2013).

Los Andes suramericanos forman sin dudas las condiciones ecológicas de la mayor parte del continente, por tanto es importante conocer su surgencia y las características

plasmadas sobre la geología de los Andes en el continente. La evolución estructural y morfológica del territorio colombiano originó una combinación de altos y bajos relieves y terrenos deprimidos que determinan en gran medida los patrones hidrológicos, la variedad de climas y de ecosistemas, y la alta biodiversidad que caracterizan a Colombia.

Una de las mejores características del territorio colombiano, o esquina noroccidental del Continente suramericano, es la variedad de sus paisajes y relieves. Llanuras y sabanas, tres cordilleras en vez de una, macizos o serranías, montañas, peñoles, altiplanos, mesetas, volcanes, valles, cañones, deltas, playas, los mares Pacífico y Atlántico, dos grandes océanos que borden el occidente y norte de Colombia, y otros accidentes, conforman una amplísima variedad de hábitats difíciles de encontrar en otro lugar del planeta mundo y menos aún, concentrados en más o menos 1.200.000 km de área continental de Colombia.

Tradicionalmente se han representado en la literatura geográfica y edafológica de Colombia cuatro grandes altiplanos: Altiplano Cundiboyacense que comprende la Sabana de Bogotá, valles de Ubaté-Chiquinquirá y Tunja-Sogamoso; los altiplanos del sur como Túquerres-Ipiales en Nariño; el de Popayán en el Cauca y los de Santa Rosa de Osos y Rionegro en la cordillera Central. El inventario de altiplanos de Colombia hecho por Flórez (2003) contempla 17 altiplanos que, de acuerdo con sus estadios evolutivos y grado de sedimentación, los clasificó en cuatro grandes grupos. Esto grandes altiplanos alguna vez fueron fondos de mar

o Pebas de antepaís. Una descripción generalizada de los altiplanos se encuentra en el trabajo de Rivera Ospina (2004).

Así, la topografía actual de Colombia es el resultado de complejos procesos tectónicos de compresión, plegamiento y fracturación, así como de erupciones volcánicas, que en su conjunto han elevado, hundido o inclinado los terrenos en el transcurso de muchos millones de años. También, esas estructuras han ido erosionándose y modelándose superficialmente por efecto de la gravedad, del agua y corrientes, de los glaciares, del viento y del clima a lo largo de la historia geológica, y más recientemente por las acciones antropológicas.

Una serie de investigaciones, especialmente a finales del siglo XIX y primera década del XX, realizadas por diferentes autores (*e.g.* Hoorn & Wesselingh (eds.) 2010), han destacado la compleja evolución orogenética y formación del territorio colombiano, o noroccidente suramericano, donde piezas móviles se han adicionado y acomodado con el tiempo como resultado del forcejeo entre las placas tectónicas Nazca y Suramericana, así como de los cambios climáticos globales y locales.

Detalles geológicos de los Andes y macizos colombianos

Mayores detalles sobre la orogénesis del noroeste de Suramérica se detallan en el Cap.2 de este libro, así como en Lundberg (1998), y conceptos básicos presentados por Lobo Amaya (2009), Díaz Merlano y Gast Harders (2009), Díaz Merlano y Robertson (2013).

Algunas de las rocas de la Amazonia colombiana datan del Precámbrico y el Paleozoico ~2.000 a 1500 Ma. Al fragmentarse Gondwana durante el Jurásico, se diferenciaban las placas tectónicas primitivas de África y Suramérica. Hace ~180-135 Ma, el área que corresponde a la región más oriental del actual territorio de Colombia: parte de los departamentos de Vichada, Guainía y Vaupés, pertenecientes al Escudo Guayanés, constituían la esquina noroccidental de la placa continental de Suramérica. Por entonces esa era la única porción emergida del agua, el resto se encontraba sumergida en un mar somero; durante ese periodo comenzó el proceso de subducción de la placa de Nazca bajo la placa Suramericana, movimiento tectónico que dio inicio a la actividad volcánica en el occidente del continente y al surgimiento de una incipiente Cordillera Central o protocordillera en el actual territorio de Colombia.

En el Cretáceo ~135-65 Ma, al tiempo que las placas continentales de Suramérica y África se separaban y el océano Atlántico se ampliaba, la compresión producida por la subducción incorporaron nuevos terrenos al occidente del Escudo Guayanés, con fragmentos de la corteza oceánica y sedimentos asociados. A medida que se levantaba la protocordillera Central, los movimientos tectónicos también dieron lugar a geosinclinales o terrenos deprimidos, hoy ocupados por el valle del río Magdalena y la Cordillera Oriental, los cuales al quedar sumergidos, formaron un mar interior durante la mayor parte del Cretáceo. Con el transcurso del tiempo, en esa depresión se acumularon gruesas capas de depósitos marinos (limos, arcillas y carbonatos) ricos en materia orgánica, que dieron origen a los abundantes yacimientos de petróleo y carbón que en el valle del Magdalena y el piedemonte de la cordillera Oriental.

El lugar donde dos o más placas chocan se caracteriza por una alta actividad sísmica y volcánica; la placa de menor espesor, o placa oceánica, pasa por debajo de la de mayor espesor, como son las placas continentales, y se sumerge formando una fosa oceánica hasta que comienza a derretirse y fusionarse con el magma del manto terrestre. Con el tiempo, debido a la colisión y a la fricción causadas, la placa continental se engrosa formando cadenas montañosas y volcanes. Los límites entre dos placas que chocan se conocen como zonas de subducción.

Hasta hace unos 170 millones de años, a mediados del período Jurásico, casi todas las áreas emergidas de la tierra estaban unidas en un solo «supercontinente» llamado

Pangea (Fig.Cap.2:1). Treinta millones de años después, a comienzos del Cretácico, la Pangea se fracturó y se formó una cordillera meso-oceánica que separó a Europa, Asia, Norteamérica y Groenlandia —Laurasia, de África, Suramérica, India, Australia y la Antártida —Gondwana y se inició la formación del océano Atlántico norte. Más tarde, hace unos 100 millones de años, África y Suramérica también iniciaron su separación, dando origen al océano Atlántico sur.

Hacia ~20 Ma de años, la placa del Pacífico se fraccionó en dos partes que constituyeron las actuales placas Los Cocos y de Nazca. La primera se desplaza hacia el nororiente empujando la placa del Caribe y la segunda se mueve hacia el oriente y choca frontalmente con la placa de Suramérica, formando una zona de subducción que es la responsable de la actividad sísmica y volcánica a lo largo de las costas y montañas de Colombia y Ecuador. Como resultado de la interacción entre las placas Los Cocos y Caribe en el Mioceno ~15 Ma, entre el sur de México y Costa Rica se fue levantando gradualmente una cadena de volcanes que emergió formando un archipiélago, el cual, hace unos ocho millones de años se extendió hasta Suramérica. Tras cuatro millones de años de actividad tectónica, ya finalizando el Mioceno, la mayoría de las islas del archipiélago se unieron configurando un istmo, que restringió la comunicación entre el océano Pacífico y el mar Caribe a tres corredores marinos: uno se localizaba en una depresión al sur de Nicaragua, actualmente ocupada por el lago de Nicaragua, el segundo aproximadamente por donde pasa el Canal de Panamá y el lago Gatún, y el tercero y más amplio, aparentemente el último en cerrarse, se extendía a lo largo de una profunda depresión o Sinclinal de Bolívar, que va desde el golfo de Urabá hasta la región de Buenaventura y estuario del río San Juan, en la costa Pacífica colombiana.

La formación completa del istmo y separación definitiva del mar Caribe y el océano Pacífico, ocurrió en el Plioceno hace ~3 Ma. Después vendrían las glaciaciones del Pleistoceno y cambios en el nivel del mar, lo que contribuye a la creación del puente terrestre o Istmo de Panamá entre Norte y Suramérica, y aislamiento del Océano Pacífico y mar Caribe.

Levantamiento de los Andes. La cordillera de Los Andes al occidente de Suramérica, paralelamente al oriente del Pacífico se extiende desde el extremo sur de La Patagonia hasta la parte más septentrional del subcontinente. Esta formación montañosa abarca aproximadamente el 40% del territorio de Colombia, donde se ramifica en tres cadenas montañosas principales, separadas por dos amplios valles. Las ramificaciones tienen lugar primero en el Nudo de los Pastos donde nacen las cordilleras Occidental y Central, y luego en el Nudo de Almaguer o Macizo Colombiano donde se desprende la Cordillera Oriental. El Macizo Colombiano constituye la principal estrella hídrica del país, donde nacen numerosos ríos que desembocan en el Pacífico, como el Patía, en el Caribe, como el Cauca y el Magdalena, y en el Amazonas, como el Caquetá.

La compresión tectónica y la gran cantidad de sedimentos acumulados a finales del Mesozoico ~70 Ma, generaron un leve levantamiento en la porción de la placa suramericana localizada al oriente de la incipiente cordillera, lo que provocó el retroceso progresivo de los mares interiores del Cretácico. Fue así como gran parte de la región se convirtió en tierra firme, aunque de poca elevación sobre el nivel del mar; las áreas emergidas en ese entonces incluían las serranías o tepuyes precámbricas de la Amazonia, la proto-cordillera Central y las llanuras aluviales que la rodeaban, en especial la zona donde se ubicaría más adelante la cordillera Oriental.

A inicios del Cenozoico (~ 50 Ma), se reanudaron los movimientos tectónicos, especialmente en la Protocordillera Central, a la vez que continuaban depositándose sedimentos al oriente y occidente de ésta; para entonces todavía permanecían sumergidas algunas porciones de la planicie del Caribe, del valle del Cesar y de la planicie de la costa del Pacífico. A mediados del Cenozoico, concretamente en el Mioceno ~26 a 15 Ma, la zona de subducción de la placa de Nazca sufrió un bloqueo, lo que produjo un movimiento hacia el occidente de la zona de fractura y generó un aumento en la compresión tanto de los sedimentos que se habían depositado en los terrenos deprimidos, como de las rocas del basamento de la protocordillera, produciendo así el levantamiento de la Cordillera Occidental, lo que se refleja en la sucesión de estratos de rocas basálticas y metamórficas, característica de esa cadena montañosa.

Durante el Mioceno, también se inició la compresión y el plegamiento de los sedimentos que se habían depositado en la depresión al oriente de la Cordillera Central, proceso que continuó en el Plioceno y que dio lugar al levantamiento de la Cordillera Oriental. Simultáneamente con el salto tectónico, se reactivó el vulcanismo sobre el eje de la Cordillera Central, lo cual se tradujo en grandes aportes de lavas y sedimentos piroclásticos (cenizas y rocas) sobre sus vertientes. Toda la región Andina se vio entonces sometida a fuertes movimientos geológicos que formaron cuatro concavidades o geosinclinales principales, los cuales, además de estar separados entre sí por las tres cordilleras: Occidental, Central y Oriental, acumulando espesas capas de detritos provenientes de las cordilleras en formación. Durante este periodo se inició el levantamiento de varios sistemas montañosos independientes de las cordilleras, como las serranías de La Macarena, Perijá y la Sierra Nevada de Santa Marta.

La Serranía de Baudó y el Istmo de Panamá surgieron a finales del Plioceno ~ 4 Ma, lo cual, además de establecer un puente entre Norte y Suramérica, separó las corrientes oceánicas del Caribe y el Pacífico. Este cambio climático condujo a una disminución de la temperatura y desarrollo de casquetes glaciales en las altas latitudes, lo que marcó el inicio del Cuaternario (~2,5 Ma). Los procesos orogénicos para la conformación del actual relieve continuaron en ese periodo, en el que se presentó una

intensa actividad volcánica, mientras se alternaban periodos cálidos o interglaciares con fríos o glaciaciones.

La actividad sísmica que caracteriza a toda la región Andina, es una evidencia de que el levantamiento tectónico de todo el sistema andino y el vulcanismo de la Cordillera Central continúan hasta hoy y ha contribuido decididamente en la formación de las cumbres más altas de la cordillera y del Macizo Colombiano, altorrelieves que al quedar expuestos a la erosión aportaron gran cantidad de materiales rocosos y sedimentos a las depresiones del Magdalena, Cauca-Patía y piedemonte del Putumayo.

Cordillera Occidental de los Andes. Una característica de las cordilleras es la formación de cañones que marcan la historia hidrológica de los ríos y quebradas de los Andes. Según el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), en la Cordillera Occidental hay 102 cañones formados por igual número de ríos, quebradas o arroyos, aunque muchos de ellos hacen parte de un mismo sistema fluvial en el que confluyen varias corrientes; 44 se encuentran en la vertiente occidental, 53 en la oriental y cinco en los ramales septentrionales: serranías de Abibe, Ayapel y San Jerónimo. Debido a que esta cordillera actúa como barrera para los vientos cargados de humedad provenientes del Océano Pacífico, su vertiente occidental es muy húmeda y lluviosa (hasta 8.000 mm de precipitación anual en algunos lugares), mientras que la pendiente oriental es más seca. Por lo tanto, los ríos que vierten sus aguas al Pacífico suelen ser mucho más caudalosos que aquellos que lo hacen al río Cauca. La vegetación de las laderas de sus cañones y valles es la característica de las selvas húmedas andinas.

Entre los cañones de la cordillera Occidental, el más singular por la trayectoria de su cauce fluvial y sus características bioclimáticas es el del río Patía en los departamentos de Cauca y Nariño; fluye en su primer tramo en sentido norte-sur a lo largo de un valle tectónico de casi 1.000 m de profundidad y 6 km de ancho. En la vertiente occidental o del Pacífico de la cordillera se destacan por su profundidad y cobertura de selva en la parte alta de sus cuencas, los cañones que forman los ríos San Juan, con 65 km de longitud y 2.500 m de profundidad; Atrato, con 50 km de longitud y 1.500 m de profundidad, en el departamento del Chocó; y Anchicayá, con 35 km de longitud y 1.500 m de profundidad.

Especial mención merece el cañón del río Dagua, que a lo largo de sus 36 km de longitud y 1.500 m, recorre los pisos climáticos frío, templado y cálido; en su tramo medio, a la altura del poblado de Loboguerrero, debido al efecto de sombra de lluvia que causan las montañas circundantes, la escasa humedad genera un enclave seco con vegetación suxerofítica, dominada por cactus y arbustos espinosos de pequeño porte, pero unos pocos kilómetros más abajo, al cambiar de dirección y precipitarse hacia la llanura costera, la vegetación se vuelve selvática debido a que el clima se torna más húmedo. El río Dagua, de manera criminal, por así decirlo, ha sido uno

de los ríos más bellos y cristalinos de la Vertiente Pacífico que ha sido masacrado inmisericordemente por las dragas ilegales en su mayoría, en la racha incontrolada de las autoridades pertinentes de la explotación aurífera (Fig.Cap.1:2 & Fig.Cap.1:3).



Fig. Cap.1: 2. Ejemplo criminal ambiental de la minería ilegal (extracción de oro): Río Dagua MAVDT (20099) cortesía Wikipedia la enciclopedia libre. Uno de los ríos más bellos por sus aguas cristalinas azuladas en la selva del Chocó Biogeográfico, panorama asolador que causa tristeza, más cuando esta biolación se repite día a día alrededor del país y con más del 90% en la ilegalidad.



Figura. Cap.1: 3. Explotación de oro y plata a cielo abierto en el páramo de Santurbán en Santander. Cortesía: agenciadenoticias.unal.co -Wikipedia la enciclopedia libre.

En la vertiente oriental de esta cordillera, el cañón más imponente es el que forma el río Cauca en su parte media, aguas abajo de Santafé de Antioquia hasta la población de Valdivia en el departamento de Antioquia. El río, que hasta allí discurre a lo largo de un amplio valle, súbitamente se vuelve torrentoso, su cauce de 200 m de amplitud se estrecha a menos de 50 m y se encañona entre laderas de fuerte pendiente que se elevan hasta 1800 m por encima del lecho fluvial.

Cordillera Central de los Andes. En esta cordillera existen aproximadamente 169 accidentes geográficos denominados cañones o gargantas, 89 se encuentran en el flanco occidental y 80 en el oriental. La mezcla de rocas volcánicas, metamórficas y sedimentarias, sumada a las fuertes pendientes y a las distintas condiciones de humedad y temperatura que se encuentran en los diferentes pisos térmicos altitudinales, genera una amplia gama de ambientes y paisajes en los cañones de esta cordillera. Con una longitud de 1.000 km y una altura media de 4.000 m, la cordillera Central, que se extiende entre el Nudo de Los Pastos y la costa del Caribe, es de naturaleza y origen fundamentalmente volcánico. Entre sus paisajes más destacados predominan los páramos y los volcanes, algunos de ellos de cumbres nevadas, como el Galeras, el Sotará, el Puracé, el Huila (5.750 msnm), el Tolima, el Santa Isabel y el Ruiz. En el departamento de Antioquia surge el Macizo Antioqueño, donde la cordillera se divide para formar los ramales de Santo Domingo, Yolombó y Remedios.

En esta cordillera sobresalen los cañones de los ríos Guarín con 82 km de longitud y 1.400 m de profundidad, Páez con 45 km de longitud y 2.200 m de profundidad, estrecho del Magdalena en el Huila con 60 km de longitud y 1.000 m de profundidad, Juanambú en Nariño con 80 km de longitud y 1.800 m de profundidad, Putumayo con 30 km de longitud y 1.500 m de profundidad.

Cordillera Oriental de los Andes. Es la más extensa de las tres ramas andinas, con 1.200 km de longitud, y la más ancha, con cerca de 160 km en su porción central. Atraviesa los departamentos de Huila, Cundinamarca, Boyacá y Santander y entre sus principales accidentes geográficos se destacan el Altiplano Cundiboyacense, los páramos de Chingaza (3.750 msnm), Sumapaz (3.820 msnm) y la Sierra Nevada de El Cocuy, donde se encuentra el Pico Ritacuba (5.493 msnm) su mayor elevación; en el Nudo de Santurban, departamento de Santander y el Macizo de Santander, la cordillera se bifurca para dar origen a la Serranía de Los Motilones o de Perijá que se dirige al norte, mientras que la rama oriental se interna en territorio de Venezuela, con el nombre de Cordillera de Mérida.

En el flanco occidental de la cordillera se encuentra uno de los cañones más famosos de Colombia, formado por los ríos Chicamocha→Sogamoso, considerado una de las maravillas naturales de Colombia. El río Chicamocha nace en el departamento

de Boyacá y lleva este nombre hasta su confluencia con el río Suárez en Santander, donde pasa a llamarse río Sogamoso (Fig.Cap.2:10). Con sus 227 km de recorrido, a veces recto y a veces sinuoso, una profundidad de casi 2.000 m y laderas de hasta 71° de inclinación, en el cañón del Chicamocha (Fig.Cap.1:1) es el resultado de un proceso de entalle y excavación de un complejo sistema fluvial que ha durado alrededor de 30 Ma y que ha erosionado diversas capas de rocas sedimentarias areniscas, limolitas, arcillolitas y calizas formadas en el Terciario, y actualmente visibles en las partes altas y medias de las laderas. En las partes más bajas de las vertientes se observan también rocas volcánicas plutónicas, principalmente granito y monzonita y metamórficas, gneis, pizarras, filitas, esquistos de edad anterior del Jurásico y Paleozoico. Estos estratos rocosos han sido cubiertos en muchas partes por material derrumbado de las zonas más elevadas o por sedimentos depositados por el río, los cuales forman a veces terrazas que moderan la inclinación de las vertientes.



Figura Cap. 1: 1. Cañón del Chicamocha Santander. Cortesía Wikipedia La enciclopedia libre.

El río Chicamocha sigue una trayectoria más o menos rectilínea en sentido surorientenorooccidente en su tramo medio, entre las poblaciones de Ricaurte y Pescadero, puesto que su cauce va encajonado a lo largo de la falla geológica de Bucaramanga; pero luego, al abandonar la línea de la falla, hace un giro súbito de 120° al suroccidente y poco más adelante gira hacia el noroccidente, hasta que se enrumba finalmente hacia el occidente para descender en el valle del Magdalena. En este tramo sinuoso confluyen otros cañones igualmente escarpados, como los de los ríos Zapatoca, Suárez con sus 75 km de longitud y 1.000 m de profundidad, las quebradas Perchiguez y Umpala, que le imprimen aún más espectacularidad al paisaje y, además el bien conocido salto del Tequendama en el río Bogotá con 45 km de longitud y 800 m de profundidad.

En la cuenca oriental de esta cordillera, resaltan los cañones del río Caquetá, con una longitud de 65 km y profundidad máxima de 1.500 m, Tame en Arauca con 35 km de longitud y 1.600 m de profundidad y Cravo Sur en Casanare con 70 km de longitud y 1.800 m de profundidad, Guavio con 96 km de longitud y 1.500 m de profundidad, Guatiquía con 42 km de longitud y 2.400 m de profundidad, río Negro en Cundinamarca con 75 km de longitud y 1.400 m de profundidad.

Además, merecen mención los cañones que forma el río Magdalena en su parte alta a 3.685 m de altitud, poco después de su nacimiento en el Páramo de las Papas, en el corazón del Nudo de Almaguer o Macizo Colombiano, hasta su encuentro con el río Guarapas a 1.400 m de altitud. El proceso de erosión de este río se evidencia sobre las rocas volcánicas de la cordillera, donde el cauce se angosta y encajona en una garganta de poco más de 2 m de anchura a su paso por las inmediaciones del Parque Arqueológico de San Agustín, en el lugar conocido como el Estrecho del Magdalena; y las estrechas (1-2 m) y profundas gargantas (>100 m) en las cabeceras del río Duda en la Uribe, al occidente de la Cordillera Oriental y sistema del río Guayabero, parte alta de río Guaviare. Una descripción más detallada del número de cañones y gargantas de las cuencas hidrográficas de Colombia es publicada por Díaz Merlano y Robertson (2013).

En Colombia también existen varios sistemas montañosos secundarios o periféricos, que por su localización o constitución son considerados independientes del sistema andino. Se destacan la Sierra Nevada de Santa Marta y las Serranías de San Jacinto y Darién en la costa Caribe; en el occidente, bordeando la costa norte del Pacífico, la Serranía del Baudó y en la Amazonia colombiana, dispersas en la gran planicie, se encuentran las serranías de La Macarena, Chiribiquete, Araracuara y Naquén.

Sierra Nevada de Santa Marta (5.780 msnm). Constituye en Colombia la formación montañosa de litoral más alta del mundo; este macizo caribeño de más de 23.000 km², corresponde a un bloque levantado tectónicamente en la intersección de las fallas de Oca y Santa Marta-Bucaramanga durante la orogenia andina. El imponente Macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta, que se eleva prácticamente desde el nivel del mar hasta más de 5.700 m de altitud, representa una estrella fluvial muy importante que surte de agua a muchas poblaciones circundantes de la llanura Caribe (Figs. Cap.4:4a, 4:4b) Debido al poder erosivo del agua y al enorme gradiente vertical de este macizo montañoso, los ríos y arroyos que descienden desde las zonas paramunas y nevadas por los tres flancos de la sierra (norte, suroccidental y suroriental) han tallado profundas gargantas, cañones y valles.

La vertiente norte que recibe frontalmente los vientos alisios cargados de humedad, provenientes del mar Caribe, es la más húmeda y la de mayor pendiente. Los ríos de este flanco, aunque tienen un recorrido muy corto, entre 45 y 60 km, son torrentosos y

descienden por cañones relativamente estrechos (2 a 4 km de ancho), con profundidades que en algunos casos sobrepasan los 1.000 m y cuyas laderas están cubiertas por densos bosques de montaña. Tal es el caso de los ríos Circana, Palomino, Don Diego, Corea y Buritaca; sobre el eje de una de las montañas disectadas por este último, se encuentra la Ciudad Perdida de los Tayrona, llamada en lengua aborígen Teyuna, que es una monumental obra en piedra construida hacia el año 700 de nuestra era.

En la vertiente suroccidental, cuyo clima es seco, los ríos drenan hacia la llanura Caribe y la Ciénaga Grande de Santa Marta; se destacan por su longitud y profundidad los cañones de los ríos Frío, Orihueca y Sevilla, en tanto que en la suroriental, igualmente seca, son dignos de mención los del Guatapurí y el Donachuí. La Serranía de San Jacinto, con sólo 810 m de altitud, fue el resultado del choque oblicuo entre las planicies litorales del continente y la placa del Caribe, ocurrido posiblemente hace alrededor de 3 Ma, a finales del Terciario o comienzos de Cuaternario.

Aunque de dimensiones mucho más modestas, en las extensas llanuras y planicies de la Amazonia, que dominan el paisaje de la región suroriental del territorio colombiano, afloran en algunas áreas unas formaciones rocosas de edad muy antigua, heredadas del Macizo o Escudo de Guayana, las cuales se elevan configurando pequeñas mesetas o serranías con laderas muy escarpadas denominadas tepuyes. Tal es el caso de las serranías de La Macarena en el departamento del Meta, La Lindosa en el Guaviare, Chiribiquete en el Caquetá, Naquén en el Guainía y Taraira en el Vaupés.

Los ríos que fluyen a través de estas formaciones han disectado en muchos lugares las colinas y han encajonado sus cauces dando lugar a empinados escarpes hasta de 100 m de profundidad. Aunque la topografía por la que discurren estos ríos es generalmente plana, a lo largo de algunas de estas gargantas, que pueden llegar a tener varios kilómetros de longitud, pueden presentarse desniveles de varias decenas de metros y al incrementarse la velocidad de flujo de agua, se forman raudales y caídas de agua.

Una de las formaciones más espectaculares de la Amazonia colombiana es la que forma el río Caquetá a su paso por la población de Araracuara. Allí, el cauce de este caudaloso río se estrecha repentinamente de 1.000 a 120 m y se abre paso a través de paredes verticales de más de 100 m de altura, coronadas por una espesa selva. De forma similar, el río Yarí surca una parte de la Serranía de Chiribiquete a través de una garganta selvática de casi 6 km de longitud denominada Cañón de la Gamitana, a lo largo del cual el río forma varios raudales.

Más al sureste, en los límites de los departamentos del Vaupés y Amazonas, el río Apaporis atraviesa varios afloramientos rocosos que lo obligan a fluir por un estrecho encajonamiento de más de un kilómetro de longitud y a precipitarse en vertical varias decenas de metros en el raudal de Jirijirimo (Fig.Cap.6.9) una de las cataratas más

espectaculares de Colombia, para unos metros más adelante sumergirse en una estrecha garganta tallada en la dura piedra. Este tipo de accidentes, aunque poco conocidos y documentados, son comunes en muchos de los ríos amazónicos de Colombia, como el Inírida: raudales de Tomachipán y el Guaviare: raudal de Guacamayas.

La cordillera de los Andes en su vertiente oriental hacia el Amazonas es un buen ejemplo de los diferentes tipos de bosque que se presentan en un gradiente altitudinal que va desde el límite con las nieves perpetuas, más allá de los 4.500 m de altitud, hasta el piedemonte, a menos de 1.000 msnm. En el extremo superior se desarrollan bosques achaparrados (Rosácea del género *Polylepis*), como los de coloradito, que deben soportar temperaturas medias anuales inferiores a los 10°C y fuertes heladas durante las épocas secas; en la montaña media predominan los bosques montanos frecuentemente nublados, como las yungas y en el piedemonte las selvas húmedas de climas ecuatoriales.

Otro tipo de bosque tropical de las zonas costeras es el manglar, cuyos árboles crecen sobre sustratos cenagosos carentes de oxígeno y en contacto con aguas salobres marinas, donde predominan especies de unos pocos géneros, como *Avicenia* y *Rhizophora*, que se distribuyen según la tolerancia a la salinidad y al grado de consolidación del suelo. Los manglares más extensos del mundo, denominados Sundarbans, se encuentran en el sur de Asia en la frontera entre India y Bangladesh y cubren una superficie de aproximadamente 10.000 km².

La selva Neotropical. Las selvas tropicales son lo más complejo de los grandes biomas del planeta y alberga más de la mitad de la flora y la fauna existente. Las del nuevo mundo, denominadas neotropicales, poseen una gran diversidad y riqueza de especies vegetales. Las investigaciones sobre la biogeografía de estas selvas neotropicales demuestran que las de Suramérica, Centroamérica y el Caribe son las más importantes del mundo por su extensión, riqueza biológica y complejidad ecológica (e.g. Hartshorn (2012)). De los diez países con bosques tropicales más extensos, seis se encuentran en América: Colombia, Brasil, Perú, Bolivia, México y Venezuela, y de acuerdo con los registros de WRI (World Resources Institute), cubren 9,2 millones de kilómetros cuadrados, que representan el 52% de todos los bosques tropicales del planeta.

Los dos trópicos conforman una franja de 5.212 km de anchura en la que se encuentran 140 países, 114 en su totalidad y 26 parcialmente, de un total de 208 que hay en el mundo. Para comprender la franja tropical donde se ha desarrollado la selva más diversa y exuberante del globo, el profesor, geógrafo y humanista Ernesto Guhl, hizo la siguiente reflexión: «...Pero tanto que hablamos de los trópicos, que vivimos en ellos y en verdad, ¿qué son?, ¿cómo se caracterizan y se distinguen de otras zonas de la tierra?...». Y señala las siguientes características:

- Los trópicos son un cinturón espacial que se extiende a ambos lados de la línea equinoccial y carece de estaciones térmicas anuales. La duración de la radiación solar es prácticamente igual durante todo el año.
- La disminución del calor con el aumento de la altura sobre el nivel del mar divide los trópicos, en sus regiones montañosas, en pisos altitudinales o pisos térmicos, por lo cual existen los trópicos cálidos y los trópicos fríos.
- A las diferencias térmicas de los trópicos se suman otras de humedad, o sea el concepto hídrico. Los diferentes pisos térmicos o altitudinales, con sus períodos de lluvia y sequía de diferente intensidad y duración, marcan el paso anual de tiempo y producen grandes zonas biogeográficas o ecológicas en las que los períodos de menor humedad se conocen como verano y los de lluvia como invierno.
- A la temperatura y la humedad, constante la primera y variable la segunda, se debe agregar el concepto de fotoperiodo (duración del día respecto a la noche), que es más o menos constante durante todo el año; es decir, que su posición geoastronómica es poco o nada variable. Entre otros factores astronómicos determinantes en la configuración de la zona tropical del planeta, están la inclinación de su eje en relación con la eclíptica o plano solar, la curvatura de su superficie, la rotación diurna alrededor de su propio eje y la traslación anual alrededor del sol.

En general, la zona tropical se caracteriza por ser calurosa y húmeda, debido a que la energía solar llega a la atmósfera en ángulo recto y a la presencia de elevadas precipitaciones por efecto de las corrientes atmosféricas que forman una franja nublada y lluviosa, denominada zona intertropical de convergencia (ZITC), que se desplaza hacia el norte durante el verano boreal y hacia el sur en el verano austral.

La energía solar intensa durante todo el año, las elevadas temperaturas y las lluvias abundantes hacen de la selva húmeda tropical uno de los ecosistemas más productivos del planeta; se estima que la selva amazónica acumula el 10% de la productividad primaria del mundo. Paradójicamente, dicha exuberancia se sustenta, en su mayor parte, en suelos relativamente pobres, predominantemente de color rojizo, con altos contenidos de óxidos de hierro; por esta razón la selva húmeda tropical ha desarrollado complejos mecanismos de adaptación, como el reciclaje, mediante el cual aprovecha al máximo los recursos disponibles en el humus superficial, donde los nutrientes son capturados por infinidad de hongos microscópicos denominados micorrizas y transferidos rápidamente a la vegetación, que recibe elementos como fósforo y nitrógeno. Numerosos estudios científicos han demostrado que los suelos del bosque tropical son muy frágiles, por lo cual si se elimina la cobertura forestal que los protege, rápidamente se degradan y erosionan.

La distribución de la selva tropical tiene una estrecha relación con el clima de la región donde se desarrolla, puesto que la provisión de agua y la temperatura son determinantes en su conformación. Una de las clasificaciones climáticas mundiales más conocidas se debe al científico alemán, meteorólogo y climatólogo Wladimir Peter Köppen, quien definió tres grandes patrones climáticos relacionados con la vegetación existente:

- Bosques muy lluviosos durante todo el año, o pluvisilva tropical. Corresponden a la verdadera selva húmeda tropical que tiene la estructura más desarrollada, multiestratificada y exuberante; las extensas formaciones vegetales de las tierras bajas de la cuenca amazónica y las selvas congolesas pertenecen a este grupo. La selva pluvial tropical no presenta en el año ningún mes seco, pero tiene en algunos casos breves períodos de sequía que no generan un efecto considerable, aunque algunos árboles pierden las hojas. La mayor biodiversidad de plantas se encuentra en este tipo de selva; un área de 10 km² puede contener más de 1.500 especies con flores y alrededor de 750 árboles diferentes.
- Bosques estacionalmente húmedos o subhúmedos. En lugares donde se presentan unos pocos meses secos, especialmente en los relacionados con los vientos monzones (India y suroriente asiático), crece la selva tropical monzónica. En África y América del Sur se desarrollan selvas tropicales estacionales, generalmente periféricas a los ecosistemas de sabanas. La estación seca puede durar de tres a seis meses, lo que produce en algunas especies la pérdida de follaje.
- Bosques subhúmedos o secos (caducifolios). Están representados por formaciones vegetales de clima estacional e incluyen los bosques de galería de las sabanas y matorrales secos.

De acuerdo con otro esquema de clasificación de las formaciones vegetales, propuesto por el científico Leslie R. Holdridge, el bosque tropical se desarrolla en las franjas altitudinales o zonas de vida, de la siguiente forma: piso premontano, de 0 a 1.000 m de altitud aproximadamente, con temperatura media anual superior a los 24°C; piso montano bajo, de 1.000 a 2.000 m de altitud, con temperatura 12 a 18°C y piso montano, de 2.000 hasta aproximadamente 4.000 m de altitud, con temperatura entre 6 y 12°C.

En el contexto mundial, la selva tropical se distribuye en tres grandes regiones: la de Suramérica, la gran Hylea Amazónica, representa aproximadamente el 56%; la del occidente de África el 18%; y la de Oceanía, Indomalasia y Australasia, el 26%.

La gran llanura amazónica colombiana se formó a partir de un grueso fondo de sedimentos arrastrados desde las montañas de los Andes recién emergidas y

depositados en un antiguo mar interior. En el Cretáceo inferior, entre 140-100 Ma, el mar depositó grandes cantidades de sedimentos y durante el Cretáceo superior, es decir desde los 100-65 Ma, se incrementó la sedimentación marina sobre lo que más tarde sería la cordillera Oriental, lugar donde surgieron extensas zonas pantanosas que generaron grandes cantidades de materia orgánica que más tarde formaron los mantos de carbón de la cordillera. Desde los 25-12 Ma, en el Mioceno inferior y medio, se presentó un nuevo incremento en el nivel del mar, trasgresión que inundó la depresión subandina y los sedimentos depositados en la extensa planicie de rocas volcánicas ácidas y areniscas, entre la cordillera Central y el Escudo Guayanés se levantaron en diferentes eventos tectónicos interrumpidos por períodos de relativa calma, lo que permitió formar superficies planas con diferentes características de sustrato.

El levantamiento de la cordillera Oriental de los Andes colombianos fue uno de los acontecimientos geológicos más extraordinarios del norte de Suramérica, iniciado hace 12Ma, cuando la compresión ejercida por la placa tectónica oceánica sobre la masa continental sólida del Escudo Guayanés, provocó el penúltimo levantamiento de la cordillera Oriental, con la consecuente formación de su piedemonte. Los estudios del investigador Thomas Van der Hammen, revelaron que el mayor levantamiento de la cordillera ocurrió hace entre siete y cinco millones de años y que la cadena montañosa alcanzó su altura actual hace unos tres millones de años, con lo cual se configuró el relieve andino y amazónico y se determinó el cauce de los ríos.

En el extremo sur del país, la actividad volcánica de la cordillera de los Andes modeló la vertiente amazónica y la ceniza expulsada por los volcanes llegó hasta la cordillera Oriental, donde originó suelos ricos, profundos y negros, con alto contenido de materiales orgánicos y minerales, que los hizo diferentes a los de la planicie amazónica, pobres en nutrientes. Una vez edificada la estructura de este enorme sistema montañoso, los factores climáticos y sus fuertes fluctuaciones durante el último millón de años, período en el que se presentaron en la Tierra 10 ciclos glaciales fríos y secos, intercalados con épocas interglaciares cálidas y húmedas, que comenzaron a erosionar intensamente la vertiente y se originaron nuevas formas del paisaje montañoso, como cañones profundos, terrazas aluviales, laderas escarpadas y pequeños valles.

La Amazonia, que comprende a la selva tropical de la cuenca del Amazonas, es el bosque tropical más extenso del mundo, con cerca de 6 millones de kilómetros cuadrados repartidos entre nueve países, Brasil y Perú poseen la mayor extensión de la Amazonia, seguidos por Bolivia, Colombia, Venezuela, Ecuador, Guyana, Guayana Francesa y Surinam.

Amazonia se destaca por ser una de las ecorregiones con mayor biodiversidad en el mundo. El 11 de noviembre de 2011 la selva amazónica fue declarada como una de

las siete maravillas naturales del mundo. Amazonia y Orinoquia proveen la mayor cantidad de especies piscícolas que hoy en día pueblan los comercios y acuarios del mundo.

Desde la llegada de los seres humanos hace unos 12000 años, los humedales han sido áreas de colonización favoritas debido a sus ricos recursos alimenticios. En las islas Marajó, en la desembocadura del río Amazonas y en su curso inferior, los amerindios construyeron grandes cacicazgos en lugares elevados que proporcionaban protección contra las inundaciones (Roosevelt 1999, en Junk & Piedade 2005). Manejaron de manera sostenible la población de manatíes, tortugas de río y otros animales de caza y peces, como lo demuestran los primeros invasores europeos que fueron impresionados por el gran número de estos animales. La selva y el bosque en general eran marginalmente afectados por los amerindios.

En la época precolombina, la densidad de población en la llanura de inundación del río Amazonas era de aproximadamente 28 humanos por km² comparado con 1,2 habitantes por km² en las tierras altas pobres en nutrientes (media, 14,6), según Denevan (1976).

Después de la invasión de los europeos, especialmente los chapetones en 1500, la población indígena disminuyó rápidamente debido a las enfermedades introducidas, las guerras y las incursiones de esclavos. Los recursos indígenas para la subsistencia cambiaron a la explotación orientada a la exportación por los europeos y en pocos siglos las poblaciones de tortugas y manatíes, que antes eran grandes, caimanes y nutrias, se redujeron a niveles muy bajos. Durante ese período, la población humana en las llanuras de inundación amazónica fue mucho menor que en la época precolombina.

Biodiversidad y conservación de los peces de agua dulce de Colombia

La vertiente Caribe y cuenca de los ríos Magdalena y Cauca, hoy es la región que más ha sido, sigue siendo, alterada por el desarrollo violento insostenible del medio ambiente generalizado de Colombia, donde convive la población más densa por área del país. Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-Cala *et al.* (2016) presentan el estado actual de las faunas de peces de agua dulce, hábitats y desafíos de conservación en las cuencas hidrográficas del Caribe del noroeste de Suramérica. Cala (2001b) investiga la ocurrencia de mercurio en tejido muscular y huevos de hembras sexualmente maduras pertenecientes a nueve especies diferentes de peces, colectados en dos sitios del río Magdalena y uno en el río Meta en Colombia. Mercurio total fue encontrado en todas las muestra de peces analizadas. El nivel de mercurio en los tejidos musculares de las especies varió entre 0,02 a 0,43 mg/kg de peso fresco. Lo que indica que toda la comunidad de peces de las áreas estudiadas estaban contaminadas con mercurio.

Durante 2015 y 2016, sucedieron y se publicaron grandes escándalos sobre el tema de las licencias de explotación de hidrocarburos en sitios como parques y reservas naturales (e.g. Reserva de La Macarena, páramos y estrellas fluviales), minería aurífera con o sin licencia (Paramos de Santurban, Macizo Colombiano y ríos afluentes en general). Esto nos indica que la contaminación con mercurio, cianuro y otros contaminantes utilizados en la minería se han incrementado en las diferentes comunidades de peces epicontinentales de diferentes cuencas. El mercurio en productos piscícolas está muy generalizado y es un problema que afecta la salud de la población que consume pescado. Hubo un escándalo en noviembre de 2016 con un control del Atún enlatado que se consume con frecuencia por la ciudadanía en general en el país, y el resultado no era otro que retirar del mercado la venta de atún al encontrarlo con altas concentraciones de mercurio metalizado (= metilmercurio) totalmente prohibidas a nivel mundial, solo faltaba un control de parte de la autoridad respectiva, ya que se sabe que este pez, como muchos otros, está altamente contaminado con mercurio a nivel mundial, gracias a la minería y uso del mercurio ilegalmente y debilidad de los gobiernos de turno.

La explotación aurífera, que implica el uso de metales pesados como mercurio y cianuro, han llevado al límite las amenazas en sitios como Segovia, Remedios y Zaragoza (Antioquia), donde se han medido concentraciones de mercurio en el aire y los ríos 1.000 veces por encima de las permitidas por los estándares internacionales de la Organización Mundial de la Salud (Defensoría del Pueblo por Javier Silva Herrera (2011).

Como buen colombiano y Ecólogo, con dolor de patria por el actual trato destructivo y criminal acentuado que se le está dando a los recursos naturales no renovables restantes más sagrados de Colombia, con tristeza escribo esta nota: En los años 2015 y 2016, a diario los noticieros radiales y de prensa vienen reportando acerca de licencias de explotación de hidrocarburos y minería aurífera que resultan estar en terrenos prohibidos de alteración por ley de la República de Colombia, muchas veces patrocinadas por gobiernos y gobernantes sin objetivos políticos más allá de su propio ego o negligencia.

En los últimos años se ha incrementado la oferta oficial a multinacionales para la explotación de hidrocarburos y minería, especialmente aurífera, de manera incontrolada sin respetar las zonas que por ley y respeto de nuestros hijos, nietos y biznietos, y futuras poblaciones humanas. Por ello se han establecido zonas totalmente restringidas para cualquier actividad agropecuaria o minería en general, tales como los páramos y macizos fuentes de almacenamiento acuífero, además cabeceras de los grandes ríos y afluentes menores colombianos de la Estrella Fluvial o Macizo Colombiano y el páramo de Santurban; reservas y parques naturales con la más alta diversidad biológica a nivel global, como la selva restante de la Amazonia

colombiana representada por la Serranía de Chiribiquete, el Macizo Reserva La Macarena, el Macizo de Santa Marta y su Parque Tayrona, etc.

Además de la deforestación para obtención de maderas y el establecimiento de ganaderías, monocultivos agroindustriales y cultivos ilícitos, otro de los grandes destructores de selva tropical en el mundo es la minería, que produce efectos nocivos sobre los ecosistemas. La recuperación de los suelos afectados por las explotaciones mineras es lenta y muy difícil. Los estudios de Fernando Franco y Hernando Valdés (cita: Rivera Ospina 2008) establecieron que la minería artesanal de oro de aluvión en la Amazonia colombiana destruye entre cinco y diez hectáreas de bosque primario al año, para obtener alrededor de 7,5 kilogramos de oro por mes. Cerca de un metro cúbico de tierra debe ser removido para conseguir un gramo de oro. Estos claros en la selva no volverán a ser verdes en cincuenta años. En cien, quizás, podrán generar una vegetación similar a la original. La explotación de oro a cielo abierto en el Perú deja un suelo desnudo que es visible desde el espacio exterior. Entre tanto, los químicos y metales pesados utilizados, como el mercurio y cianuro, se incorporan en la cadena trófica del ecosistema y afectan el medio ambiente y finalmente a las personas (*e.g.* Cala 2001b, Cala & Södergren 1999).

A solo 10 kilómetros por el sector del río Caguán en la Amazonia colombiana, la deforestación avanza con una frecuencia preocupante hacia zonas del Parque Nacional Serranía de Chiribiquete, el parque más grande de Colombia. Este frente de deforestación es solo uno de los tres que están en crescendo en las áreas cercanas al parque, que podrían ser la vía de entrada a la selva mejor conservada y más grande de la Amazonia y de Colombia. Según el Monitoreo de Bosques del Ideam, hay presiones desde el municipio de Cartagena del Chaira a través del río Caguán, sobre la ampliación de tierras agrícolas y de cultivos ilícitos. Existen áreas con mucha deforestación por el sector norte, desde las sabanas del Yarí y por el oriente del lado de Miraflores en el Guaviare. La tala de árboles de maderas finas para el comercio ilegal, nuevos pastizales para la ganadería y áreas para el cultivo de coca. Al parecer la reserva estaría amenazada.

El estudio más actualizado sobre el estado de los bosques a nivel mundial, realizado por la FAO (FRA 2005: Forest Resources Assessment), revela que la deforestación, principalmente para obtener tierras para el cultivo, continúa a un ritmo alarmante (cerca de 13 millones de hectáreas por año), pero al mismo tiempo, la reforestación, la restauración del paisaje y la expansión natural del bosque, contribuyeron significativamente a que la pérdida neta de bosques durante el período 2000–2005, 7,3 millones de hectáreas por año, fuera inferior a la presentada en el periodo 1990–2000 de 8,9 millones.

A pesar de que el escenario es desalentador, porque diariamente se pierden miles de hectáreas de selva, en el mundo se hacen grandes esfuerzos por conservar las

selvas tropicales y su invaluable diversidad cultural y biológica, por parte de entes gubernamentales de centros de investigación y organizaciones no gubernamentales. Aún así, la pérdida de las selvas tropicales, uno de los ecosistemas más ricos del mundo, que sustenta a millones de personas, incluidas las comunidades indígenas, está seriamente amenazado y representa un problema de importancia global.

Parques Nacionales Naturales, junto con otras entidades nacionales e internacionales, considera que Chiribiquete es quizá una de las áreas protegidas del país más importantes por su biodiversidad y ser el área mejor conservada de la Amazonia, por lo menos en Colombia. Pero Parques Nacionales sabe que vendrán muchos retos, entre ellos, cuidar los nuevos terrenos de una zona compleja y de difícil acceso. Parques Nacionales trabaja de la mano con la Agencia Nacional de Hidrocarburos para eximir al parque de la exploración y la explotación de petróleo. También es clave decir que en Chiribiquete no habrá solicitudes de títulos mineros.

La desaparición acelerada de las selvas tropicales y con ella la pérdida definitiva de la biodiversidad, de tribus ancestrales y de múltiples bienes y servicios ambientales es un hecho. Las principales causas de esta devastación radican en la transformación de tierras para agricultura y ganadería, en la explotación forestal y de recursos minerales y en incendios provocados.

Evaluación de los recursos forestales realizados por FAO en 1990 se calculaban en 1.750 millones de hectáreas, o sea, aproximadamente el 37% de la tierra. América posee la mayor extensión forestal: 918 millones de hectáreas, cifra significativa principalmente por el aporte de las selvas de la Amazonia y Orinoquia, siguiéndole África con 528 millones y Asia con 311 millones. Cerca de 1.544 millones de hectáreas (88%) se distribuye en tierras bajas, y los restantes 204 millones (12%) en zonas de montaña. La deforestación entre 1981 y 1990 en el conjunto de la zona tropical se estimó en 15,4 millones. En África la tasa de deforestación en el decenio de 1980, en la totalidad de zona tropical fue de 0,8% al año (0,7% en América, 0,7% en África y 1,1% en Asia. Es un problema mundial.

Es difícil decir qué hacer, pero se puede opinar que lo fundamental es lograr el balance entre el desarrollo económico, que es parte de la causa de esa tala, y la conservación. Para lograr este balance, hay darle un valor a la naturaleza. Cuando decidimos hacer un proyecto, no se calcula el valor de un bosque o de una determinada área natural y por eso no se valora. Sabemos cuánto vale un proyecto minero dentro de una selva, por ejemplo, pero no sabemos cuánto podría costar esa selva dejándola quieta o cuánto le va a costar al país perderla o destruirla. Si hiciéramos esas cuentas, nos daríamos cuenta de que muchos proyectos mineros no son el mejor camino, sale más caro hacerlos que luego reparar lo que se daña.

Colombia está llena de proyectos mineros, en su mayoría ilegales que no respeta el medio ambiente de los lugares donde se practican, están representando cerca del

30% del total de explotaciones mineras nacionales, incluso en zonas ambientalmente claves como páramos, reservas forestales y la Amazonia. Otra dificultad es que la responsabilidad del control minero se les ha entregado a los alcaldes, una situación que desborda su capacidad legal, presupuestal y de gestión técnica y ambiental.

Las explotaciones de oro, carbón y materiales para la construcción, lo que más se saca del subsuelo, han permeado muchas áreas protegidas adscritas a Parques Nacionales Naturales. Pero sin duda, las más perjudicadas son las zonas de páramo. En una investigación de Guillermo Rudas, consultor del Consejo Nacional de Planeación, revelada recientemente por la Universidad Nacional, según la cual en el 2010 habían registrados títulos mineros en 122 mil hectáreas de páramos, de los cuales se abastecen cientos de acueductos regionales. Por esta razón, 22 de las 34 grandes áreas de este tipo de ecosistemas están en peligro de extinción (e.g. páramo de Santurban en Santander). Igual sucede con las reservas forestales donde hay minas.

El coltán (oro negro o azul), es un mineral usado para la fabricación de componentes electrónicos avanzados, pantallas de plasma, cámaras digitales o satélites (hoy en la mira de empresas y mineros informales). La Defensoría del Pueblo calcula, en base a reportes policiales, que cada mes se podrían estar exportando ilegalmente entre 10-25 toneladas de coltán en una de las zonas sensibles de importancia ecológica en la Orinoquia. Sólo en enero del 2010 la Policía decomisó en Guainía 17 toneladas de este mineral, avaluado en \$350 mil millones de pesos.

Según informes, así como el Gobierno cree que la minería es una de las “locomotoras” del desarrollo nacional, los grupos ilegales piensan que será el “combustible para el sostenimiento de sus actividades al margen de la ley”. En los últimos 10 años, el 80 por ciento de las violaciones de los derechos humanos se produjeron en regiones mineroenergéticas y el 87 por ciento de los desplazados proceden de esas zonas. El lavado de dinero y el terrorismo empujan la ilegalidad minera. La guerrilla y las bandas emergentes también están en el negocio. Por ejemplo, en Ataco Tolima, y según investigaciones de la Sexta Brigada del Ejército, una explotación minera ilegal les generaba ingresos a las Farc de 120 millones de pesos diarios (Silva-Herrera 2012: Redacción Vida de hoy y Justicia).

La ciudadanía consciente, en general se pregunta qué están haciendo los alcaldes, las gobernaciones, el ministerio del Medio Ambiente, el Ministerio de la Protección Social, el Ministerio del Interior y de Justicia, que pasa con la presidencia de la Republica que la minería ilegal en las comunidades es causante de tanto daño social y ambiental, las cosas solo pasan y nadie dice ni hace nada. Este tipo de explotación minera generalmente sucede donde habitan comunidades raizales/Amerindios y afrocolombianos.

En el mundo hay muchas minas de cobre y oro (casi 4.000), también de carbón. Buscar una más, y en un lugar como el Amazonas, es como hacerle un hueco a la

Capilla Sixtina para sacar petróleo. Hay sitios adecuados para hacer esos proyectos, pero poner una mina en sitios estratégicos, como una selva o un páramo, no es lógico (Davis 2014, *El Tiempo*: entrevista con Javier S.H.). Además, la pregunta no es cuántas minas se instalan, debe ser dónde y cuál sería el costo para el medioambiente, y para obtener qué beneficio. También escuchando la opinión de la gente que vive en las zonas comprometidas y siguiendo un desarrollo sostenible.

Sin ninguna duda, el país más biodiverso del mundo no merece el nivel de exploración que hoy tiene. Apenas estamos comenzando a entender la ecología del Amazonas, con 80.000 especies de plantas con propiedades terapéuticas, de las cuales menos del 5 por ciento han sido analizadas para entender bien su composición química. Los colombianos deben reconocer y corregir esto. Tal vez en 500 años ningún país del mundo tendrá tanta riqueza como Colombia, por eso el camino es invertir en ciencia e investigación. Hay mucha destrucción, sobre todo en Brasil, en Perú. Pero se puede decir hoy que, a pesar de las amenazas y por la cantidad de terrenos protegidos por ley, la parte de esta selva tropical que quedará como legado para la humanidad en un futuro será la Amazonia colombiana (Davis 2014 *op.cit.*). Uno de los graves problemas que enfrentan la Amazonia y la Orinoquia es la deforestación, un problema que atenta directamente contra la flora, e indirectamente contra la fauna terrestre y acuática en general.

El clima ha cambiado, siendo los seres humanos los responsables. Y el clima se cambiará aún más cuando el uso de la energía, la agricultura, la deforestación y la producción industrial continúen aumentando. En el transcurso de este siglo podría llegar hasta los 6 C más calientes, con más olas de calor, sequías, inundaciones y tormentas. Como resultado se puede esperar una gama amplia de impactos. La producción de alimentos y la disponibilidad de agua disminuirán. La naturaleza sufrirá, con un gran porcentaje de especies amenazadas de extinción. Se presentarán nuevos problemas de salud. Las zonas costeras y los deltas fluviales se enfrentarán a más inundaciones. El efecto general será devastador para los países pobres, socavando sus esfuerzos para erradicar la pobreza. Pero incluso los países ricos verán los costos de estos impactos subir a niveles significativos (Metz 2010). Si el 99 por ciento de los científicos coinciden en que el dióxido de carbono ha dañado el clima, debemos creerles.

Acerca de la Orinoquia el país se pregunta, y hay gran polémica, y es qué hacer con ella, cuando y donde hay grandes intereses económicos (*e.g.* minería, hidrocarburos, agricultura con énfasis en el pie de monte, adjudicación de baldíos), y ambientales que van a influir fuertemente no solamente en la continuidad de la deforestación, sino también en la presión de caza y pesca de la fauna nativa, especialmente en la gran variedad de la especial fauna íctica de las cuencas de la Orinoquia; pero principalmente en la exclusiva fauna silvestre de los Llanos orientales (*e.g.* venados, chigüiros, saínos, oso hormiguero, armadillos, anaconda, delfín, uno que otro jaguar,

aves y patos migratorios de los esteros, cuando los invasores empiecen a desecar estos bellos ambientes de recreo y subsistencia de las variadas y coloridas especies de aves que allí sobreviven, inclusive en tiempos de sequía).

Así las cosas, hay que darle más importancia a la sabiduría indígena, no decidir desde el centro del país con los ojos cerrados y frente a esas comunidades de “gente sucia”, como se les tildaba aún hacia finales del siglo XX. Hoy no es así, las cosas han cambiado, incluso los presidentes (*e.g.* Santos) se reúnen con los indígenas de la Sierra para abrir sus mandatos. Una opción para dirimir ese conflicto sobre la Orinoquia es saber escuchar más a las comunidades Llaneras, especialmente a sus Amerindios, y no verlos como un problema, sino como parte de la riqueza, como decía Davis (*op.cit.*)

La complejidad de ictiofaunas tropicales. Lo peces son el grupo más antiguo de los vertebrados vivos, y por mucho, los más numerosos en especies. De las 32.000 especies vivientes de peces, la mayoría vive en las aguas cálidas del mundo. En aguas dulces viven un sorprendente alto número de estas especies (ca.15.000). Las familias de peces suelen tener numerosas especies viviendo juntas en aguas tropicales, comparadas con pocas en zonas templadas.

¿Cuántas especies de agua dulce hay? La diversidad de especies en hábitats de agua dulce es desproporcionadamente alta en comparación con otros ecosistemas. Hábitats de agua dulce cubren menos del 1% de la superficie del mundo, sin embargo, son el hogar de más del 25% de todos los vertebrados descritos, más de 126.000 especies animales conocidas, y aproximadamente 2.600 especies de macrofitas (IUCN Red List 2016). Las especies de agua dulce están extremadamente amenazadas, posiblemente más que las especies en los sistemas marinos y terrestres. La Unidad de biodiversidad de agua dulce del Programa de Especies de la IUCN tiene como objetivo poner en marcha una base factual para los esfuerzos de conservación y manejo de la biodiversidad de agua dulce.

Se estima que las 126.000 especies descritas dependen de hábitats de agua dulce, incluyendo las especies de peces, moluscos, reptiles, insectos, plantas y mamíferos. Con la inclusión de especies no descritas, este número podría llegar a más de un millón. La riqueza de especies en relación con el área de hábitat es extremadamente alta en muchos grupos de agua dulce. Los peces de agua dulce representan casi el 45% de todos los peces, y moluscos de agua dulce aproximadamente el 25% de todos los moluscos. Un estimado de 15.000 especies de peces (incluyendo especies de agua salobre), 4.300 anfibios, 5.600 Odonata (libélulas y caballitos del diablo (*damselflies*) y 5.000 especies de moluscos dependen de los hábitats de agua dulce. Otros grupos importantes dependientes de agua dulce incluyen reptiles, insectos, plantas y mamíferos.

América del Sur es uno de los más ricos subcontinentes en términos de diversidad cultural y biológica; incluidos los pueblos indígenas con fuertes lazos históricos con los ecosistemas de la región, y que es también el hogar para especies como el jaguar, piraña, anaconda, el tapir y anguila eléctrica. Las faunas de peces de América del Sur son las más diversas en la Tierra, con estimaciones actuales por encima de 9.100 especies para aguas dulces continentales y aguas costeras combinadas, o c. 27% de todos los peces en todo el mundo. Además, durante la última década >100 especies adicionales se han descrito cada año.

Actualmente hay cerca de 5.160 especies de peces de agua dulce descritas para el continente, asignadas a 739 géneros, 69 familias y 20 órdenes. Este número representa aproximadamente un tercio de todos los peces de agua dulce de todo el mundo, comprimido en cerca de 12% del total de la superficie continental de la Tierra (Reis *et al.* 2016). La fauna de peces marinos incluye > 4.000 especies, representando el 23% de cerca de 17.300 especies actuales válidas de peces marinos en todo el mundo, distribuidas a lo largo de unos 30.000 km de costa suramericana que van desde cerca de 12°N a 55°S, y de 34° a 81°W (Miloslavich *et al.* 2011, en Reis *et al.* 2016), o cerca de 8,8% de la costa continental total del mundo.

Estimaciones de riqueza de especies. Desde la publicación de la Lista de los peces de agua dulce de Suramérica y Centroamérica: CLOFFSCA (Reis *et al.* 2003), en la que se enumeran 4.475 especies válidas en la región neotropical, se han descrito anualmente cerca de 104 especies nuevas cada año para Suramérica, totalizando 1.142 nuevas especies. Es decir, alrededor del 28% de la fauna conocida se describió en los últimos 11 años. Además, este rápido ritmo de descripción de especies no se está desacelerando, y las estimaciones más razonables para el número total real de peces de agua dulce en la región neotropical exceden las 8.000 especies (Fig.1, Schaefer 1998, Reis *et al.* 2003, Albert & Reis 2011, Reis 2013). Sin embargo, todas las estimaciones de la diversidad real de las especies van acompañadas de incertidumbres. Desafortunadamente, la exhaustividad de un inventario no puede ser conocida hasta que todas las especies hayan sido descritas. La forma de las curvas de descubrimiento de especies está fuertemente afectada tanto por el número de especies que quedan por descubrir como por los caprichos del esfuerzo de descubrimiento.

El número de especies de peces marinos en Suramérica también es espectacular: en la Zona Económica Exclusiva de los 10 países que tienen costas en el continente se reportan unas 4.000 especies de peces marinos en la plataforma, la pendiente y los hábitats de aguas profundas (Miloslavich *et al.* 2011). Esto representa alrededor del 23% de las cerca de 17.300 especies actuales válidas de peces marinos del mundo (Eschmeyer 2015). Como en el caso de los peces de agua dulce, el número de descripciones de especies y de nuevos registros para las aguas marinas de Suramérica ha aumentado constantemente en las últimas décadas.

Las áreas confirmadas de una riqueza globalmente alta incluyen las cuencas asiáticas de Brahmaputra, Ganges y Yangtze, así como grandes porciones del Mekong, Chao Phraya, Sitang e Irrawaddy; Guinea menor de África; Orinoco y Paraná en Suramérica. Sin embargo, algunos sistemas, como el Amazonas y muchos de los lagos del Valle del Rift de África, se destacan por casi cualquier medida de biodiversidad de peces y son prioridades de conservación mundial indiscutibles.

Breve resumen de la historia evolutiva de la región neotropical suramericana y su ictiofauna epicontinental

Tres grandes cuencas de agua dulce dominan el continente sudamericano: Amazonas, Orinoco y Paraná-Paraguay (también llamado La Plata), que en conjunto abarcan 11.300.000 km² y 3.599 especies de peces. La cuenca del Amazonas es la cuenca de agua dulce más grande y diversa del mundo. Tiene 7.130.000 km² y descarga 214.000 m³ s⁻¹ en promedio (Goulding *et al.* 2003) al Océano Atlántico, con un 15-17% del total de agua de río en la Tierra. Esta cuenca drena territorios de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y tiene sus llanuras de inundación más espectaculares en Brasil.

La evolución del principal eje de drenaje neotropical (cuencas Orinoco y Amazonas) fue fuertemente restringida por varias estructuras geológicas prominentes como la Plataforma Sudamericana, escudos Guyanés y Brasileño, centro y norte de los Andes, foreland subandino, Centroamérica y Suramérica. La formación de la fauna de peces de agua dulce neotropical moderna también fue influenciada por el clima global y los cambios eustáticos del nivel del mar (desde el invernadero del Cretáceo superior y del Cenozoico temprano hasta la glaciación del Neógeno tardío), y por la tectónica global y regional (por ejemplo, el Cretáceo inferior, Paleógeno Incaico y Neógeno Quechua 1-4 etapas de orogenias). Por último, el paisaje regional y las características ecológicas, como la altitud, el gradiente del arroyo, la lluvia, la temperatura, la cubierta forestal y la química del agua también afectan la diversidad de las comunidades locales.

La fauna de peces de agua dulce neotropical rica en especies, evolucionó durante más de 100×10^6 años, bajo la influencia de numerosos cambios geológicos y climáticos, involucrando la formación y evolución de las cuencas hidrogeográficas y otras formaciones de paisaje a gran escala, así como en condiciones tropicales húmedas que prevalecieron a lo largo de este largo intervalo (Albert & Reis 2011). Los peces de agua dulce están restringidos por su fisiología a los ríos y lagos, y generalmente poseen capacidad limitada para dispersarse a través de barreras terrestres o marinas (Albert & Carvalho 2011). Como resultado, a menudo hay una estrecha coincidencia entre la historia evolutiva de las cuencas fluviales y los linajes de peces que los habitan.

La comprensión de las causas de la riqueza de especies requiere un conocimiento detallado a nivel de especies de las distribuciones geográficas y las relaciones filogenéticas. Para los peces de agua dulce esta información biológica debe ser interpretada en el contexto de las historias geológicas y geográficas de las cuencas hidrográficas. Muchos patrones de biodiversidad y biogeografía en la fauna de peces de agua dulce neotropical son universales, por ejemplo, gradientes latitudinales y altitudinales de las especies, relaciones entre especies y áreas y descarga entre especies y río, típico de los taxones continentales, por ejemplo, núcleo v. disposición periférica de la riqueza de especies y endemismo, respectivamente, o distintos para los peces (*e.g.* linajes generalmente limitados a cuencas individuales, máxima diversidad en las elevaciones más bajas). Sin embargo, otros patrones emergen de la historia geográfica única de la región, por ejemplo la Amazonia occidental como el área de mayor diversidad. La riqueza de especies y el endemismo son espacialmente heterogéneos, con mayor riqueza de especies en el núcleo Amazonas-Orinoco-Guyana, y el endemismo de especies más alto en la Periferia continental (Albert *et al.* 2011, en Reis *et al.* 2016).

La relación especie-área es más pronunciada en las cuencas de drenaje del núcleo Amazonas-Orinoco-Guyana que en la periferia continental, lo que indica una mayor diversificación dentro de la cuenca en el núcleo y una mayor influencia de los límites de la cuenca en las acumulaciones de especies en la Periferia. La mayoría de las especies tienen rangos geográficos pequeños, con más de la mitad restringidas a una única ecorregión, y hay una alta diversidad gamma de cambio de especies en todo el paisaje. Estos patrones resultan tanto de la limitación de la dispersión en relación con los eventos históricos (aislamiento a través de los límites de la cuenca) y (*i.e.* el hábitat) de filtrado del medio ambiente.

Los peces de agua dulce neotropical habitan una amplia gama de hábitats acuáticos continentales, desde lagos alpinos y rápidos torrenciales de los Andes, extensas planicies de inundación, sabanas y estuarios inundados por temporadas, bosques inundados y canales profundos de grandes ríos de tierras bajas y canales subterráneos y cavernas de paisajes kársticos en el Escudo Brasileño.

Algunos de los principales conjuntos faunísticos de peces neotropicales de Suramérica se asocian con la química del agua, influenciada especialmente por la geoquímica del sustrato de las fuentes de agua de cabecera, cobertura vegetal dominante y tipos de suelo. Los ríos sedimentarios ricos en aguas blancas se originan en los Andes (*e.g.* Madeira, Marañón, Magdalena, Guaviare, Meta y Napo). Los ríos de aguas negras ricos en taninos (*e.g.* Atabapo, Guainía, Japurá, Negro y Tefé) se originan en las tierras bajas boscosas, tienen cargas de sedimento muy bajas y pueden tener valores de pH muy bajos (<4). Los ríos de aguas claras drenan las rocas cristalinas antiguas y bien erosionadas de los escudos de Guyana y del Brasil. Las diferencias regionales

en la calidad del agua se basan también en la composición química de los suelos y roca madre.

Los humedales inundados estacionalmente de Suramérica albergan una enorme diversidad de peces especializados. La cuenca del Amazonas abarca > 300.000 km² de llanuras inundables estacionales conocidas como várzeas para ríos de aguas blancas e igapós para ríos de aguas negras. Las sabanas inundadas estacionalmente incluyen los Llanos de la cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela con cerca de 450.000 km², y el Pantanal del Alto Paraguay en zonas fronterizas de Brasil, Bolivia y Paraguay con cerca de 195.000 km². La densidad de drenaje en la mayor parte de Suramérica es muy alta, con una inmensa diversidad de peces de cuerpo pequeño que habitan en los arroyos de tierra firme y en los pequeños ríos que cubren el 98% del paisaje. Los tributarios de las corrientes de agua de tierra-firme suelen aislarse entre sí a través de cuencas de altitud baja, lo que reduce el flujo de genes entre las poblaciones y contribuye a altos niveles de endemismo en toda la cuenca.

Algunos hábitats acuáticos peculiares de Suramérica no tienen muchas especies, sino especies especializadas y endémicas. Los peces que habitan ríos y lagos de alta altitud de los Andes están altamente especializados para la vida en aguas frías, bien oxigenadas y de flujo rápido. Algunos miembros de la familia Rivulidae son conocidos como peces anuales, que viven únicamente en pequeños afluentes/quebradas y pozos de agua dulce temporales formados durante el periodo de lluvias, pues los adultos desovan durante el último periodo de lluvias de fin de año, y los huevos sobreviven el periodo seco (diciembre-abril) enterrados en el sustrato, mientras que los adultos mueren, por ejemplo *Austrofundulus myersi* (Dahl 1971) en el noroeste de Colombia (Sucre y Córdoba). La eclosión se produce normalmente durante la próxima temporada de lluvias.

Amenazas

Según la siguiente documentación de Reis *et al.* (2016), el estado de conservación de la mayoría de los peces de agua dulce de Suramérica es sustancialmente mejor que en muchas otras partes del mundo, aunque hay algunas áreas problemáticas. Mientras que la proporción de peces de agua dulce amenazados de extinción en Europa es de alrededor del 37% (Freyhof & Brooks 2011), 27% en América del Norte (UICN 2014) y 27% en África (UICN 2014), el 10% de los peces en Brasil se clasificaron recientemente como amenazados (ICMBio 2014).

Debido a los amplios cambios y pérdida de hábitats en el uso de la Tierra: energía hidroeléctrica, división/desviación de agua para riego, urbanización, contaminación del agua, minería, sedimentación, además de la sobrepesca: 4-10% de todas las especies de peces en Suramérica enfrentan cierto grado de riesgo de extinción

debido principalmente a la pérdida y degradación del hábitat. Sin embargo, estas cifras sugieren que el estado de conservación de las faunas de peces de agua dulce de Suramérica es aún mejor que en la mayoría de las otras regiones del mundo, pero los peces marinos están tan amenazados como en otras partes (Reis *et al.* 2016, y citas allí). La conservación de los hábitats acuáticos que llaman la atención y peces de Suramérica es un reto cada vez mayor ante los rápidos cambios antropogénicos del siglo XXI que merece la atención de los ecólogos y protectores del medio ambiente, y máxime la responsabilidad política.

De las 3.130 especies de peces de agua dulce evaluadas, 312 (aproximadamente el 10%) se enumeran en una de las categorías de amenaza: 101 en peligro crítico (CR), dos de las cuales probablemente están extintas. De éstos, 60 son peces anuales (Rivulidae), que son altamente sensibles a la pérdida y degradación del hábitat. Otras 112 especies fueron catalogadas como en peligro de extinción (EN) y 99 como Vulnerables (VU). Además de las 312 especies amenazadas, 100 fueron categorizadas como casi amenazadas (NT), 383 como datos deficientes (DD), 16 no evaluadas (NA) porque tenían una distribución altamente periférica en Brasil y 2.319 especies se clasificaron como menos Preocupantes (LC). El Amazonas sigue siendo la parte mejor conservada de Suramérica en comparación con el bosque costero del Atlántico, los Cerrados o las pendientes Andinas.

Colombia también tiene una historia de evaluación del riesgo de extinción de sus peces de agua dulce (Mojica *et al.* 2002, 2012), utilizando los criterios y categorías de la UICN. En la evaluación publicada en 2012, se evaluaron 250 especies (de 1.435 en total). De esas, 53 (3,7%) se clasificaron como amenazados: uno Extinto (EX), un CR, cuatro EN y 48 VU, además de 24 listados como NT. Contrariamente a la evaluación brasileña, la mayoría de las especies (37, 70%) fueron evaluadas en base a la disminución de la población, mientras que sólo 16 (30%) fueron categorizadas como amenazadas basadas en el espacio restringido y la degradación del hábitat.

Con base en las cifras anteriores, entre el 4 y el 10% de todos los peces de agua dulce en Suramérica probablemente enfrentan cierto grado de riesgo de extinción, y una gran parte de ellos son actualmente evaluados como amenazados debido a la pérdida o degradación del hábitat. El cambio extensivo del uso de la tierra, el represamiento hidroeléctrico, la minería con destrucción del lecho y talud de los ríos y quebradas como en la minería aurífera, contaminación, *e.g.* varios residuos de organoclorados persistentes en los ovarios/huevos y tejido muscular de los peces, como Bifenilos policlorados (PCB); DDT y otros pesticidas; metales pesados caso del mercurio (Hg) para amalgamizar el oro de otros materiales (Cala 1999, 2001); y la desviación del agua para el riego, son los principales tipos de alteración del hábitat acuático, además de la urbanización en áreas localizadas.

Se han notificado intoxicaciones letales a través de alimentos contaminados con Hg, por ejemplo con peces en Japón (Minamata y Niigata) y con pan en Irak, utilizando trigo previamente tratado con compuestos de Hg (documentado por Cala & Södergren 1995). Según un informe emitido por la Academia Nacional de Ciencias (20/20, ABCNEWS.com, 22 de enero de 2001), estima que “cada año 60.000 niños pueden nacer en los Estados Unidos con problemas neurológicos como resultado de la exposición al metilmercurio en el útero materno.

La comida, y sobre todo de pescado, es la vía más generalizada de exposición de los seres humanos cuando se trata de compuestos de cloro orgánico estable. La comida, y sobre todo de pescado, es la vía más frecuente de la exposición de seres humanos cuando se trata de compuestos clorados estables. Entre los compuestos clorados conocidos que los humanos están expuestos a través de la comida están por ejemplo bifenilos policlorados (PCB) y otros pesticidas. Muchos ambientalistas no tienen un entendimiento claro sobre la toxicidad del mercurio metálico (Hg) y su transformación (es decir, la biometilación) en el ambiente, y que pueden ser sorprendidos por las actuaciones teatrales con la intención de avergonzar a los ecologistas.

El mercurio, especialmente el metilmercurio que es la especie de mercurio más tóxica, constituye uno de los diez grupos de productos químicos con mayores repercusiones en la salud pública, según la Organización Mundial de la Salud (OMS). La principal fuente de exposición humana al metilmercurio es el consumo de pescados y mariscos contaminados por este tipo de mercurio biometilado persistente. Otras fuentes de mercurio son los procesos industriales, los incineradores de basuras; la minería de mercurio, oro y otros metales, erosión de rocas y actividad volcánica.

En una investigación se encontró que el nivel de mercurio presente en tejido muscular en 52 pescados de nueve especies diferentes de peces comerciales de los ríos medio y alto Magdalena, y alto Meta, varió entre 0,01 y 0,4 mg/kg peso fresco (Cala 2001b). Mercurio total se encontró en todos los peces de las especies investigadas. Lo cual indica que toda la comunidad de peces de las áreas estudiadas estaban contaminadas con mercurio. Dado que el límite permisible del mercurio total en el músculo de los peces es 0,5µg/g, la concentración de mercurio total en el agua para proteger a los peces de acumularse a este nivel es de 0,1µg/L (Gaudet *et al.* 1995).

Esto significa que, incluso si todas las muestras de peces estudiadas estuvieran contaminadas (oscilando entre 0,02-0,43µg/g), los valores aquí encontrados no exceden el límite permisible de Hg total en la carne del pescado, debe considerarse la suma y toxicidad de los contaminantes persistentes, especialmente cuando existe la posibilidad de encontrar diferentes compuestos en las partes comestibles de los peces, por ejemplo varios residuos organoclorados persistentes, como DDT, PCB y metales pesados, como Hg (Cala 2001 *op.cit.*) La absorción y acumulación de

residuos organoclorados (PCBs) en los ovarios y los huevos de peces puede dar lugar a un riesgo potencial de alteraciones reproductivas. Von Westernhagen *et al.* (1987 en Cala & Södergren 1999) muestran una disminución en la eclosión viable con el aumento de la carga de PCB de los ovarios, donde los niveles de 120180 mg /g de peso de tejido húmedo resultó en una perturbación.

Referente a los pece marinos de Suramérica, con cerca del 25% de todas las especies de Chondrichthyes actualmente consideradas amenazadas, el estado de conservación de tiburones y rayas es particularmente preocupante en todos los océanos (Dulvy *et al.* 2014). Entre las 34 especies de peces marinos clasificados como CR en Brasil, 28 (82,4%) son elasmobranquios, incluyendo 12 especies de Carcharhiniformes, nueve Rajiformes, tres Squatiniformes, dos Lamniformes, un Hexanchiformes y un Squaliformes. En las otras categorías de amenaza, se resaltó de nuevo los elasmobranquios, con ocho especies EN y 19 VU, totalizando 55 especies en peligro de extinción, lo que representa el 32% de todos los Chondrichthyes brasileños y cerca el 56% de todos los peces marinos amenazados de extinción en Brasil (Rosa & Gadig 2014, en Reis *et al.* 2016). Los peces óseos amenazados restantes están representados principalmente por especies de arrecifes y costeras, tales como 10 Perciformes, seis Labriformes y cuatro Syngnathiformes.

Otra amenaza creciente a la fauna marina de América del Sur es el impacto de especies invasoras, como los salmónidos *O. tshawytscha*, *Oncorhynchus kisutch*, *O. mykiss*, *Salmo salar* y *S. trutta* en Chile, que ahora son una amenaza para la fauna indígena, particularmente en los fiordos de Chiloé y Aysen (Soto *et al.* 2006). En el océano Atlántico, otra especie invasora que ha estado amenazando la fauna de peces del arrecife del Caribe, y que ahora está presente en Brasil, es el pez león *Pterois volitans*. Este depredador de emboscada fue introducido a mediados de la década de 1990 en la Florida y ahora está presente en todo el Océano Atlántico occidental, extendiéndose incluso a Brasil (Ferreira *et al.* 2015). También las costas de arrecifes del Caribe en Colombia está invadidas por *P. volitans*, el cual es muy eficaz en el consumo de pequeños peces de arrecife, y cuando este impacto se agrega a otras amenazas en el océano Atlántico, las especies con cierta combinación de rasgos (como el tamaño pequeño y la distribución restringida) son especialmente vulnerables (Rocha *et al.* 2015). Por fortuna parece que este pez viene siendo aceptado día a día como especie de consumo en el Caribe colombiano.

Embalses y energía hidroeléctrica. Los embalses causan tres tipos diferentes de impactos adversos en las poblaciones de peces (Reis 2013). La transformación de un río que fluye en un embalse de represión puede extirpar localmente las especies reófilas y causar el declive de la población de otras especies. Al mismo tiempo, el hábitat lacustre recién formado puede proporcionar condiciones para que las

especies lénticas aumenten su tamaño de población, afectando significativamente la composición de la comunidad local. A escala de la cuenca hidrográfica, los proyectos hidroeléctricos modifican el régimen hidrológico aguas abajo de la presa, alteran los ciclos estacionales de reproducción y alimentación de algunas especies e interrumpen las rutas migratorias de otras especies. Las fluctuaciones diarias y semanales del nivel del agua aguas abajo de la presa causada por la retención de agua durante los períodos de menor demanda de generación de energía (noches y fines de semana) pueden afectar severamente a muchas de las especies no migratorias. Estas especies suelen salir del lecho del río durante la temporada alta de agua y entrar en el bosque inundado y várzeas para la alimentación y el desove, por lo general en la vegetación inundada. La regulación del río durante la época de desove provoca la desecación y muerte de millones de huevos depositados en la vegetación, o incluso la muerte de peces que se conservan en áreas poco profundas que se secan durante el fin de semana, cuando se reduce la demanda de generación de energía (Reis et al. 2016).

Contrariamente a la mayoría de las especies de peces europeas y norteamericanas, para las que se concibieron pasajes escalera de peces, los peces neotropicales potamodromos emigran río arriba durante la estación lluviosa, pasando presas por diferentes tipos de pasajes de peces y desovando en aguas turbulentas por encima del embalse. Los huevos son transportados inmediatamente por el río por el torrente bien oxigenado y la escotilla durante el viaje río abajo. En un río libre, las larvas llegan a las inundables y productivas llanuras de inundación donde completarán el desarrollo. Si se coloca una presa entre las zonas de desove y las llanuras de inundación, la mayoría de los huevos son comidos rápidamente o se hundirán hasta profundidades anóxicas al llegar a las aguas tranquilas del embalse (Godinho & Kynard 2013 Pompeu *et al.* 2011, Reis 2013, en Reis *et al.* 2016).

Una de las preocupaciones restantes es la interrupción de los patrones migratorios de los peces. Desafortunadamente estos son muy escasamente conocidos, por lo que la investigación es necesaria incluso antes de que se pueda discernir si existe tal problema con un proyecto en particular. Las escaleras para el paso de peces se han utilizado con mucho éxito con algunos peces migratorios de zonas templadas, como salmones, pero difícilmente en situaciones tropicales.

Además de mega proyectos hidroeléctricos en grandes ríos de varios países de América del Sur, las presas de pequeña capacidad han proliferado en todo el continente dañando los ríos de tamaño pequeño a mediano, con más de 2000 proyectos en proceso de licencia y construcción. Sólo Brasil ya ha construido cerca de 500 de estas pequeñas represas y cuenta con otras 1650 en fase de proyecto pendientes de concesión de licencias (ANNEL 2015, en Reis *et al.* 2016). La consecuencia adicional de esta proliferación es una fragmentación longitudinal generalizada de la conectividad en

la mayor parte de las cabeceras de la cuenca, que tiene un impacto potencialmente severo previniendo los movimientos faunísticos.

La extensa construcción de presas en varios sistemas fluviales ha provocado un profundo cambio en la función del ecosistema, alterando el balance de sedimentos y el régimen térmico. Ríos como el Paraná y el São Francisco, los dos ríos más represados de América del Sur, transportaron cantidades significativas de sedimentos que produjeron ricos hábitats en el canal y desarrollo extensivo de la llanura inundable. Ambos ríos tienen ahora las aguas claras, son sedimentos de hambre y ya no llevan material para formar canales o remodelar sus llanuras de inundación, reduciendo la disponibilidad y calidad de los hábitats dentro del canal (Lima *et al.*, 2001, 2005, Medeiros *et al.* 2011, en Reis *et al.* 2016)). En conclusión, a pesar de que la energía hidroeléctrica podría ser clasificada como de baja emisión de carbono, está lejos de ser verde.

Si se continúa con la construcción de las represas programadas al doble, c.60 para duplicar la producción hidroeléctrica para el año 2027 (Jiménez-Segura *et al.* 2014) en el río Magdalena-Cauca, sería este río otro de los más represados en Suramérica, con todos los impactos negativos de hábitats y la pérdida definitiva de diversidad de especies de peces y volumen de pesca de uno de los sistemas hidrográficos con la ictiofauna más rica en el noroeste de Suramérica y vertiente del Caribe.

El 67% del suministro de energía en Colombia proviene de la energía hidroeléctrica producida por 32 embalses. En el río Magdalena-Cauca, la mayoría de estos embalses se localizan en afluentes del canal principal. Los embalses Betania y Urrá I fueron construidos en el canal principal del río Magdalena y Sinú, respectivamente. Los embalses bloquean las migraciones río arriba de algunas especies de peces, cambian los regímenes de flujo natural, afectando las señales ambientales de las especies de peces migratorios y las inundaciones estacionales importantes para el reclutamiento en las primeras etapas en los lagos o ciénegas de la llanura aluvial y reducen la carga sedimentaria en la llanura de inundación. Por lo tanto, el futuro es incierto para los peces migratorios y sigue siendo un reto porque las agencias gubernamentales planean duplicar la producción hidroeléctrica para el año 2027 (Jiménez-Segura *et al.* 2014).

Es difícil aceptar que este gobierno en cabeza del Premio Nobel de la Paz 2016 esté planeando seguir en la década 2017-2027 solo el suministro de energía hidroeléctrica, cuando hay países tropicales, del tercer mundo de Asia y África que ya están complementando la energía hidroeléctrica con energía solar y eólica, que son una fuente de energía prácticamente inagotable, además de ser una energía verde. Debemos aceptar la tecnología e innovar, siguiendo el ejemplo de gobiernos de países industrializados (*e.g.* Estados Unidos y Europa), y no seguir destruyendo cuencas hidrográficas y una fauna íctica de las más ricas y diversas del mundo, como es la de

Colombia. “Cuando será que en Colombia un país tropical-ecuatorial con diversidad de altitudes propicias para esta clase de energía solar y eólica, tenga gobiernos con compromiso político de innovación y tecnología”.

Perdida de área de ciénegas, lagunas y humedales de la planicie de inundación.

A pesar de que los humedales son vitales para el mantenimiento de la biota acuática y los servicios ambientales asociados, los sistemas acuáticos de las cuencas hidrográficas del Caribe son uno de los hábitats más amenazados ya que son los receptores finales de todos los cambios en su cuenca. La ineficiencia y mala administración por parte del Gobierno colombiano, además de la negligencia y pésima gestión del Ministerio del Medio Ambiente y las Corporaciones Regionales de Medio Ambiente, son la causa principal. A nivel local, aldeas enteras fueron construidas en áreas de llanuras de inundación que son inundadas históricamente por el río en un ciclo de inundación recurrente de c. 50 años. Las actividades económicas de esta población (i.e. cultivos y ganadería) se desarrollan en las llanuras aluviales circundantes. A pesar de que no hay datos oficiales, se ha perdido un área importante, una vez cubierta por los lagos o ciénegas, porque se han drenado muchos de estos reservorios o se han cerrado sus canales de conexión al río principal para aumentar “ilegalmente” las tierras de cultivo y pastizales a su alrededor, aún hoy en los últimos 6 años.

La minería ilegal de oro está modificando de manera perjudicial la tierra, los ríos y corrientes menores. A nivel regional, el aumento de la tasa de deforestación aumenta el escurrimiento de sedimentos que se lleva a cabo en las corrientes de agua, por lo que los humedales de las tierras bajas pierden progresivamente profundidad. A medida que los humedales y lagunas de inundación se vuelven más superficiales, los terratenientes que rodean estos sistemas acuáticos construyen diques a través de los canales de conexión natural para detener la influencia de las inundaciones del río en la laguna o ciénaga. Por consiguiente, el humedal pierde profundidad y conectividad con la cuenca, se secan y finalmente desaparecen, y “*la autoridad y la ley*”. El último estudio de humedales, que elaboró el Instituto Humboldt, sorprendió al revelar que el territorio colombiano es un 26 por ciento humedales, esto implica cerca de 30 millones de hectáreas. No obstante, de esas cerca del 24 por ciento ya han sido transformadas o secadas por la mano del hombre.

Los humedales tropicales, como los neotropicales suramericanos, asumen funciones importantes en el paisaje y contribuyen considerablemente al bienestar de las grandes partes de la población humana, pero están gravemente amenazados porque se consideran recursos libres de tierra y agua. Muchos países tropicales y neotropicales no cuentan con la fortaleza económica, la capacidad científica y tecnológica y / o la infraestructura administrativa para reaccionar adecuadamente ante los desafíos de la creciente presión demográfica y la globalización de la economía con respecto al uso sostenible de los recursos.

Cambio de uso de la tierra (¿desaparece selva neotropical?). La utilización de la tierra para el uso humano ha dado lugar a la degradación extensiva de hábitats acuáticos en muchas regiones de Suramérica. Algunos de los problemas más apremiantes surgen de la tala de selva y bosques tropicales para la ganadería y la agricultura en los bosques de dosel cerrado de la cuenca amazónica y las sabanas tropicales y los bosques abiertos (Cerrado) de la placa suramericana o escudo brasileño. Bosques secos y húmedos neotropicales combinados cerca de 830 millones de hectáreas (c. 8,3 millones de km²), lo que representa alrededor de 47% de todos los bosques tropicales de la Tierra (FAO 2000). Las tasas de deforestación estimadas a partir de imágenes satelitales para todas las regiones tropicales de América Central y de Suramérica fueron cerca de 3,84 millones de hectáreas año⁻¹ (38.400 km²) de 1990 a 2000, y 3,91 millones de hectáreas año⁻¹ (39.100 km²) de 2001 a 2010 (Reis *et al.* 2016 y citas allí).

La conversión total de la tierra por complejo de cuenca varía drásticamente, con el mayor porcentaje de conversión concentrado en las cuencas costeras del Atlántico, Magdalena (61,6%) y São Francisco, y la menor conversión en las cuencas de Guyanas, Cono Sur y Titicaca. Además de la Amazonas (12,2%), las fronteras agrícolas más recientes son el Chaco de Paraguay y los Llanos de Colombia, donde gran cantidad de ambientes de tipo sabana (12,6%) se destinan a la ganadería extensiva y producción de productos agrícolas de mercadeo, como aceite de palma africana, soja y maíz. Estas actividades también afectan a los peces marinos, especialmente los que habitan los arrecifes, ya que los ríos sedientos llevan mucho más sedimentos hacia el océano disminuyendo la calidad del hábitat y potencialmente matando a los sistemas de arrecifes completamente.

La conversión de la tierra, especialmente para la producción de productos básicos como el maíz y la soja, tiene la mayor huella de transformación en el paisaje. Las estimaciones de la tasa de conversión reciente de la tierra, según Jarvis *et al.* (2010), sugieren que el ritmo no muestra signos de reducción, siendo los bosques tropicales, las sabanas y los bosques templados los más afectados en los últimos años. Además de la erosión, el uso intenso de fertilizantes, herbicidas y pesticidas puede tener un severo impacto en la ecología de los sistemas de agua dulce y representar una amenaza significativa para la persistencia de poblaciones de peces en cuencas altamente convertidas (Van den Brink *et al.* 2006).

Conclusión

A pesar de la compleja variedad de factores que amenazan a los peces y hábitats de Suramérica, la situación continental de América del Sur sigue siendo significativamente mejor que en otras partes del mundo. El Caribe, a su vez, parece ser el sistema

de arrecifes más impactado del planeta. La conservación de otros importantes ecosistemas costeros marinos, como los manglares, también es crítica. Los MAPs son notoriamente deficientes en toda la región, y la mayoría de los países simplemente carecen de estrategias de manejo de pesquerías consistentes y regulaciones efectivas. Las prioridades para la acción inmediata incluyen la realización de evaluaciones del riesgo de extinción a nivel continental o mundial, ya que este paso es necesario para el desarrollo de planes de acción de conservación. Las prioridades para la acción inmediata incluyen la realización de evaluaciones del riesgo de extinción a nivel continental o mundial, ya que este paso es necesario para el desarrollo de planes de acción de conservación. La salud de los hábitats acuáticos está estrechamente ligada a lo que sucede en las zonas costeras cercanas, por lo tanto los planes de manejo terrestre y acuático deberían idealmente ser integrados en la conservación del paisaje. Además, para ser efectivos, los datos sobre biodiversidad deben integrarse con estrategias de conservación en tierra que incluyan todos los hábitats relacionados (Abell *et al.* 2011, Rocha *et al.* 2014, en Reis *et al.* 2016).

El crecimiento de la población humana, el aumento del consumo y la rápida globalización han causado una degradación y una interrupción generalizada de los sistemas naturales, especialmente en el ámbito de los recursos naturales. Los ecosistemas de agua dulce han perdido una mayor proporción de sus especies y hábitat que los ecosistemas en tierra o en los océanos, y se enfrentan a amenazas crecientes de represas, extracciones de agua, contaminación, especies invasoras y sobreexplotación. Los ecosistemas de agua dulce y las diversas comunidades de especies que se encuentran en los lagos, ríos y humedales pueden estar en mayor peligro de todos (MEA 2005, en Abell *et al.* 2008).

El manejo sostenible de la flora y la fauna silvestres, si se practica con responsabilidad y se acompaña de actividades de seguimiento y evaluación periódicas, es una alternativa concreta y viable que contribuye a solucionar parte de las necesidades económicas de las comunidades locales y a la vez garantiza la conservación de algunas especies de fauna silvestre que pueden ser aprovechadas racionalmente por las comunidades como fuente de alimento y materia prima para la elaboración de diversos artículos y constituyen atractivos para el turismo ecológico. La flora silvestre, utilizada bajo criterios de sostenibilidad, permite no sólo la explotación de la madera, sino que encuentra en el mercado de las plantas ornamentales y medicinales, en las fibras, los colorantes y el ecoturismo una amplia gama de posibilidades. Todas estas iniciativas deben estar respaldadas por una clara voluntad política y un marco jurídico adecuado que las promuevan y faciliten su efectiva implementación.

Sin duda alguna, ya es tiempo de una verdadera paz con los recursos naturales renovables, utilizándolos en el correcto sentido de sostenibilidad bioecológica, y no destruyendo sus hábitats sagrados para la poblaciones humanas de hoy del futuro,

como son las fuentes de agua en los páramos o estrellas fluviales por la avaricia de la minería ilegal desde la invasión a sangre, fuego y peste de los españoles. Se ha escrito que Colombia es el cuarto (o era) país del mundo en recursos hídricos y sin embargo, las zonas más pobladas de Colombia ya se están enfrentando a drásticas restricciones en su uso, no solamente por escasez provocada por la tala de los bosques, especialmente de páramos y andinos, sino también por la creciente y peligrosa contaminación de origen doméstico e industrial, y mal manejo del agua en general. Se trata de otro llamado de angustia a cada persona de este bella amada Colombia para que luchemos por sobre toda consideración por el buen uso, manejo y conservación del agua.

Finalmente, y que puede resultar ser muy significativa, es el impacto potencial de la introducción de especies exóticas y el trasplante de peces sobre la actual ictiofauna nativa neotropical. Estas introducciones hechas por agencias gubernamentales o por particulares tienen impactos negativos sobre las ictiofaunas nativas, incluyendo especies comerciales de máxima importancia, tanto en regiones templadas (*e.g.* Norteamérica: Williams *et al.* 1989) como en regiones tropicales (*e.g.* Kaufman 1992), y neotropicales como Colombia (*e.g.* Cala 1995, Cala & Bernal 1997).

Un ejemplo excepcional para el trópico es la devastación de gran número de especies de cíclidos del lago Victoria, que fueron comercialmente importantes, como consecuencia, por lo menos parcial, de la introducción de un pez no nativo y predador (Kaufman 1992). Estos riesgos se pueden potenciar si se substantia la hipótesis de que los ecosistemas naturales tropicales con alta diversidad son muy frágiles comparados con las zonas templadas. Un entendimiento oportuno de la inmensamente y diversa ictiofauna neotropical es un requisito para que podamos evaluar, predecir y posiblemente mejorar las consecuencias de las modificaciones antropogénicas presentes y futuras de los sistemas dulceacuícolas neotropicales.

El problema que antes de todos los demás necesita solución, antes de que la ciencia y la tecnología puedan ser adecuadamente aprovechadas para el desarrollo de la economía colombiana, es el de la mano de obra capacitada -la provisión de un número adecuado de científicos capaces de llevar a cabo la investigación necesaria en la industria y en instituciones de investigación gubernamental, y de formar a sus propios sucesores a su vez.

El siguiente pasaje tomado de: A Great lyrical book (New York Times Book Review), escrito por el naturalista y etnobotánico Wade Davis, titulado -One River: explorations and discoveries in the Amazon rainforest. Obra que puede estar a la altura de los escritos de Alexander von Humboldt, cuando escribió en su declaratoria de amor, ciencia y respeto a Colombia: “La selva de la Amazonia y del pueblo Amerindio que se salvó en estas montañas y selvas de las salvajes matanzas de los ejércitos de la

invasión española”, secundados por la iglesia católica, durante la criminal invasión en busca de robarles tesoros preciosos y riquezas a estos pueblos, más cultos y desarrollados que la misma España del siglo XIV y XV. Ejemplo de ello fueron las culturas Incas, Aztecas y Muiscas, etc.

Wade Davis en entrevista con el periodista L. Silva Herrera (El Tiempo 2014), recalca una vez más el valor para la humanidad de la selva Amazónica y el sentimiento por la parte de ésta que se encuentra al noroeste en Colombia, así: “El país más biodiverso del mundo no merece el nivel de exploración que hoy tiene. Apenas estamos comenzando a entender la ecología del Amazonas, con 80.000 especies de plantas con propiedades terapéuticas, de las cuales menos del 5 por ciento han sido analizadas para entender bien su composición química. Los colombianos deben reconocer y corregir esto. Tal vez en 500 años ningún país del mundo tendrá tanta riqueza como Colombia, por eso el camino es invertir en ciencia e investigación. Uno de los graves problemas que enfrentan la Amazonia y la Orinoquia es la deforestación, un problema que atenta directamente contra la flora. Lo importante es lograr el balance entre el desarrollo económico, que es parte de la causa de esa tala, y la conservación”.

La vegetación de la Amazonia es importante a los presupuestos hidrológicos regionales y mundiales y al clima. Se ha estimado que el 30-50% de las precipitaciones caídas en la Amazonia occidental previamente ya han caído y evaporado en la parte oriental de la cuenca. La cuenca del río Amazonas es el drenaje más grande del mundo y proporciona alrededor del 10% de la entrada total de agua dulce en el océano Atlántico. La cuenca vertiente Amazonas se describe más en detalle en el Cap.6.

La Amazonia de Colombia es el sector de selva noroccidental de la Amazonia, y la gran región boscosa de América del Sur. Esta región se ubica en el noroeste de la Amazonia y sureste del país. Es la zona menos poblada de Colombia y la más forestal con una superficie de 483.119 km² (Sinchí 2008). Está delimitada al oeste por el flanco este de la Cordillera Oriental, al sur por los ríos Putumayo y el mismo río Amazonas, al oriente limita con Brasil y Venezuela, al norte por el río Guaviare. Políticamente alberga los departamentos de Amazonas, Putumayo, Caquetá, Guaviare, Vaupés y Guainía.

Según Davis, debemos darle mucha más importancia a la sabiduría indígena, no decidir desde el centro del país con los ojos cerrados si no frente a esas comunidades. Cuando yo (Davis) recorrí el país en los años 70 y me iba a donde los indígenas, mis amigos colombianos me preguntaban por qué me iba a reunir con la “gente sucia”. Hoy no es así, las cosas han cambiado, incluso los presidentes se reúnen con los indígenas de la Sierra para abrir sus mandatos. Creo que una opción para dirimir ese conflicto sobre la Orinoquia es saber escuchar más a los indígenas, para no verlos como un problema, sino como parte de la riqueza.

El desarrollo de nuevos medicamentos es necesario, pero vale mucho dinero y hay que reconocer que no está al alcance de muchos países, dependemos de unos pocos que tienen la tecnología y los recursos. Pero, al mismo tiempo, es necesario que exista legislación que obligue a esas empresas a hacer un reconocimiento económico y social a los dueños de las plantas, a los indígenas que las han descubierto y a los países de donde se extraen esas materias primas para desarrollar nuevos medicamentos.

Wade Davis concluye su sabia entrevista sobre la Amazonia diciendo: hay mucha destrucción, sobre todo en Brasil y Perú. Pero puedo decirle hoy que, a pesar de las amenazas y por la cantidad de terrenos protegidos por ley, la parte de esta selva tropical que quedará como legado para la humanidad en un futuro será la Amazonia colombiana. Qué optimismo de este científico, pero esperemos que la política de estado y pueblo colombiano respetemos la parte más valiosa de la Amazonia por poseer quizá la biodiversidad más grande por área del planeta tierra.

Colombia tiene el privilegio de poseer parte de la Amazonia, la formación vegetal más grande de la Tierra, la cual está conformada por la inmensa selva húmeda tropical, las extrañas formaciones del Escudo Guayanés, las selvas de transición hacia las bellas sabanas de la Orinoquia y los ambientes de la montaña andina que llegan hasta los páramos de las cordilleras Central y Oriental.

Los ríos caudalosos, algunos de aguas blancas y otros de aguas negras, forman a su paso impresionantes raudales y gigantescas lagunas, en lugares tan inaccesibles que pocos han podido conocer. Esta diversidad de ambientes y las condiciones climáticas que se presentan en la cuenca del río más grande del mundo, generan temporadas de inundación y de sequía que permiten la existencia de una fauna y una flora tan amplias, variadas y únicas, que albergan miles de especies aún por descubrir.

Las principales actividades económicas que se presentan en el río Amazonas y en su región son la exportación del caucho, y desafortunadamente las fábricas ilegales y mafias del tráfico de maderas finas del Amazonas. La tala y el tráfico ilegal de maderas son problemas que van en detrimento de las iniciativas comunitarias o individuales que con gran esfuerzo y compromiso deciden apostarle a la sostenibilidad y la legalidad, además amenazan la biodiversidad e integridad de los ecosistemas selváticos y la subsistencia de varias especies, especialmente las que tienen alto valor comercial en los mercados nacionales e internacionales. Estimaciones realizadas por el Banco Mundial señalan que en Colombia la madera que llega al mercado en el marco de la ilegalidad representa el 42% de la producción total de madera nacional. Para finales de 2016, la ilegalidad en la exportación de maderas finas amazónicas del Perú fue de alrededor del 90%, según Luna-Amancio (2016, OjoPublico.com).

También la pesca, es primordial en el territorio amazónico, se presentan varias exportaciones de peces hacia toda la región, en general el Pirarocú. La agricultura

y exportación de alimentos, tales como la yuca, el plátano, el maíz y frutas típicas de la región como, Copoazú, Carambola, Arazá y Asaí entre otras, hacen parte de la gran variedad de alimentos que produce esta región. Ventajas de conservar la selva amazónica: Fuente de oxígeno y asimilación del CO₂. Conserva mucha agua. Tiene mucha biodiversidad.

“Por fortuna para la Amazonia colombiana”, aún la mayoría de la población se concentra en las ciudades a orillas del Amazonas (Iquitos, Leticia, manaos y Belém do Pará). Los pobladores por lo general son indígenas o Amerindios, colonos y sus descendientes.

En este libro se presenta un resumen de la historia evolutiva de los sistemas hidrográficos, escenario de diversificación, composición y distribución faunística de los peces y de la región; y una estimación actualizada de la composición y diversidad de peces de agua dulce en Colombia. También se describen las principales cuencas fluviales y hábitats, y se analizan las principales amenazas a las diferentes comunidades de peces y sus hábitats de la región.

CAPÍTULO 2

EL ESCENARIO PARA LA DIVERSIFICACIÓN DE PECES NEOTROPICALES: UNA HISTORIA DE RÍOS TROPICALES DE SURAMÉRICA

Hacia finales del Triásico (180 millones de años B.P.), La *Pangaea* se había roto en dos continentes: *Laurasia* – futura Norteamérica y Eurasia, y *Gondwana* – futura Suramérica, África, Antártica, India y Australia (Fig.Cap.2: 1). En ambas áreas de La Pangea la fauna de peces probablemente siguió dominando hasta el Cretáceo, cuando varios peces modernos de agua dulce comenzaron a evolucionar. Los Ostariophysi (*e.g.* Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes) parecen haber evolucionado en Gondwanaland en el Cretáceo temprano cuando las placas africanas y suramericanas estaban en buen camino de separación. Entonces Suramérica llegó a ser un continente isla, y sus peces Characiformes y Siluriformes se diversificaron enormemente en numerosas familias endémicas.

~ 4.500-580 (Ma) millones de años

Único continente (La Pangea) y único mar (Pantalasa). Se forman los terrenos más antiguos en América.

~ 570-250 Ma

La Pangea se separa en dos continentes (Laurasia al norte y Gondwana al sur). Se forman montañas en Norteamérica, Europa y Asia.

~ 270-66 Ma

Los continentes se van separando más y más. No se forman sistemas montañosos pero se desarrolla biota. Es la era de los dinosaurios, las aves, grandes mamíferos, y hay una abundante vegetación.

65 Ma

Los continentes toman el aspecto actual. Se forman montañas en Europa, Asia y América, entre ellas la Cordillera de los Andes.

El tiempo de separación definitiva de Suramérica y África tuvo lugar a finales de los periodos Aptiano-Albiano ~ 112-105 millones de años (Ma). En este momento, antes del levantamiento significativo en el borde occidental de América del Sur, el drenaje de los escudos continentales era probable y predominantemente hacia el oeste en el Océano Pacífico. A mediados y finales del Albiano (~105 Ma), hábitats

oceánicos epi-y mesopelágicos estaban en su lugar, y ya en el Turoniano (~90 Ma) la separación de estos dos continentes habían sido completa (Bengtson & Koutsoukos 1991, Koutsoukos 1992, Smith *et al.* 1994, citados por Lundberg *et al.* 1998). Debido al levantamiento de la margen occidental continental (a comienzos de los Andes), las pendientes y direcciones del drenaje de las cuencas en la región de Magallanes y Neuquén de Suramérica pasaron de oeste a este y al Atlántico (Lundberg *et al.* 1998).

El área conocida hoy como la Amazonia fue una vez parte de una región mucho más grande “Panamazónica”, que antes de finales del Mioceno, hasta hace 10 Ma, incluyó el área de las actuales cuencas de drenaje del Amazonas, Orinoco y Magdalena (Fig. Cap.2: 2A). A veces esta región se extendió hacia el sur, en la región norte de Paraná (Lundberg *et al.* 1998). Esta vasta región se le llama Panamazonia porque se sabe del registro fósil que existía una diversa fauna, algunos de cuyos elementos son ahora restringidos a la Amazonia (Hoorn *et al.* 2010b).

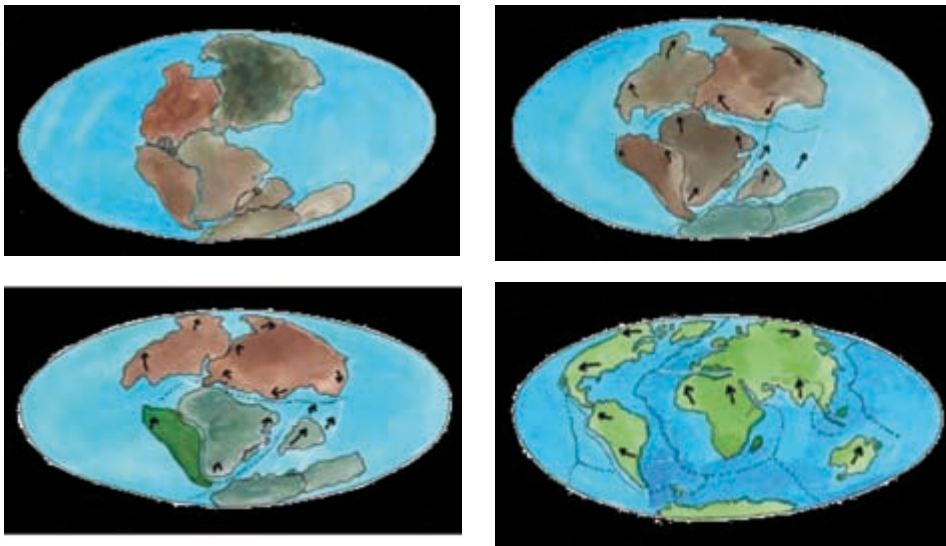


Figura.Cap.2: 1. Mapas esquemáticos de la separación y conformación cronológica de los continentes: modificada de Vásquez & Buitrago (eds. 2011).

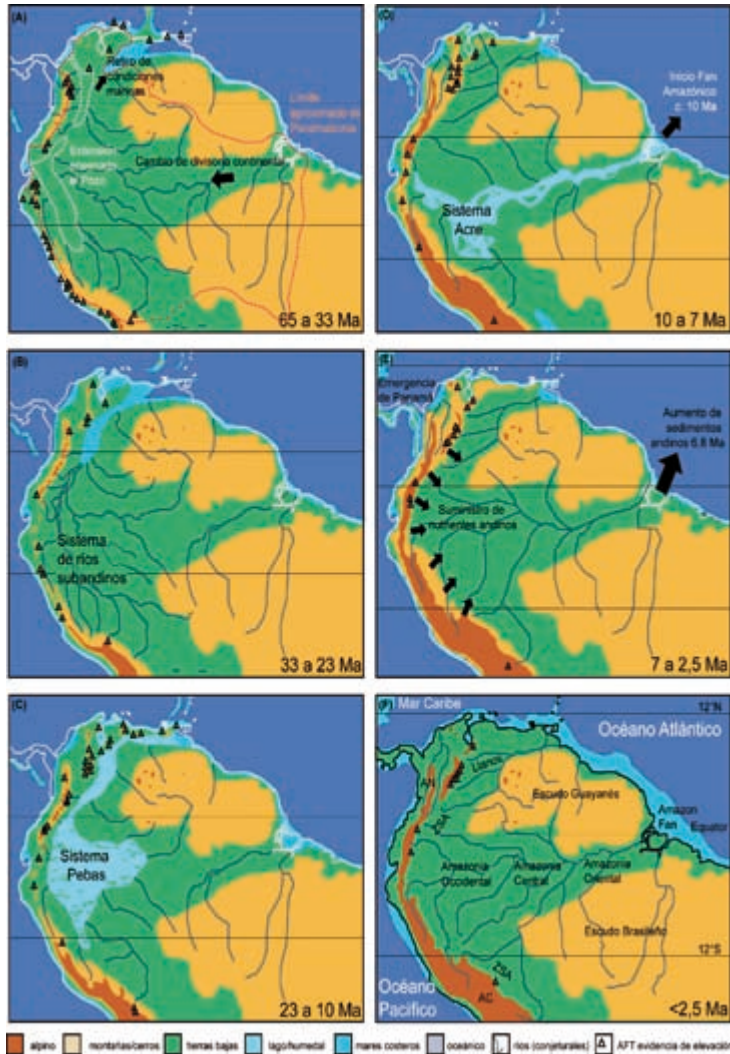


Figura Cap.2: 2. Mapas paleogeográficos de la transición “cratónica” (A y B) a paisajes dominantes “andinos” (C-F).

(A) Una vez Amazonia (“Panamazonia”) se extendía sobre la mayor parte del norte de Sudamérica. La ruptura de las placas del Pacífico cambió la geografía y los Andes iniciaron el levantamiento. (B) Los Andes continuaron subiendo con el drenaje principal hacia el noroeste. (C) La formación de las montañas en los Andes del Norte (~12 Ma) y la progradación de humedales en la Amazonia occidental. (D) El levantamiento de los Andes del Norte restringió la “Panamazonia” y facilitó la especiación alopátrica y la extirpación (e. g., J. G. Lundberg *et al.* 1998). (E) El

Megahumedal desapareció y bosques de tierra firme se expanden, cierre del Istmo de Panamá y el inicio del **GABI** (Gran Intercambio Biótico Americano. **(F)** Cuaternario; AN: Andes del Norte, ZSA: zona subandina, AC: Andes Centrales. Tenga en cuenta que Suramérica se corrió hacia el norte a lo largo del Paleógeno. Mapas modificados de Hoorn, Wesselingh & 16 coautores más (2010c), por Wesselingh (2013).

La historia geológica de las cuencas de los ríos en el noroeste de Suramérica (NSA) durante el Neógeno es compleja y aún no entendida a cabalidad. Los datos del análisis de trazos de fisión (Kohn *et al.* 1984, Shagam *et al.* 1984), sedimentología (Mullins *et al.* 1987, Piper *et al.* 1997), palinología (Hoorn 1994a, 1996, Colinvaux & de Oliveira 2001) y la paleontología (Lundberg 1998, Vonhof *et al.* 1998, 2003), sugieren que hasta el Mioceno medio (~16 Ma) la mayor parte de la superficie de lo que es la Amazonia occidental contemporánea, drenó hacia el norte a un delta situado en la moderna cuenca de Maracaibo y que en este momento el NSA estaba separado del sur de Mesoamérica por más de 200 kilómetros de mar abierto (*vide* Albert *et al.* 2006, y referencias allí).

Levantamiento de los Andes, un importante motor para el cambio en el paisaje y biota del noroeste de Suramérica

La siguiente reseña de la historia del levantamiento de los Andes y su importancia en la evolución del paisaje del noroeste de Suramérica, ha sido revisada ampliamente por Lundberg *et al.* (1998), Hoorn *et al.* (2010c, y referencias allí), Mora *et al.* (2010). El levantamiento en los Andes centrales y del norte fue un proceso sincrónico parcialmente causado por los reajustes de placas tectónicas (Hoorn *et al.* 2010a-b, Mora *et al.* 2010 y referencias allí). La Placa de *subducción* (es decir, el movimiento de la placa oceánica hacia debajo de la placa Suramericana) a lo largo de la margen del Pacífico, causó el levantamiento de los Andes centrales durante el Paleógeno 65 a 34 Ma (*e. g.* Mora *et al.* 2010 y referencias allí).

La ruptura posterior de la Placa del Pacífico (~23 Ma) y la colisión posterior de las nuevas placas con las placas suramericana y del Caribe, dieron lugar a la intensificación de formación de montañas en los Andes del norte. La formación de montañas alcanzó primero su punto máximo en esta región por el Oligoceno tardío al Mioceno temprano (~23 Ma), en una época que coincide con la diversificación de las primeras plantas modernas de montaña y géneros de animales. Sin embargo, los picos más intensos en la formación de las montañas andinas siguió durante el Mioceno medio ~12 Ma (Fig.Cap.2: 2C: Hoorn *et al.* 2010c) y Plioceno temprano ~ 4,5 Ma (Fig.Cap.2: 2E). La reorganización de placas finalmente resultó en el cierre del Istmo de Panamá durante el Plioceno ~3,5 Ma (Coates & Obando 1996), y llevó al Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, siglas en inglés).

La formación de montañas en los Andes generó carga tectónica y renueva espacio de alojamiento en las cuencas adyacentes del antepaís. Cuando la formación de montañas progresó y una altura crítica de más o menos 2000 metros es superada, las precipitaciones aumentaron a lo largo del flanco oriental. Este acoplamiento de los procesos tectónicos y climáticos, resultó en elevación adicional, erosión, agua y suministro de sedimentos y está de acuerdo con los cambios en el registro sedimentario del antepaís andino y Amazonia (Horn *et al* 2010b, y referencias allí). Sin embargo, el flujo de sedimentos andinos que sumergió las tierras bajas de la Amazonia (Aalto *et al.* 2006) no fue continuo; cuencas intramontanas y cuencas perimontanas pueden haber captado afluencia durante períodos de millones de años, dando lugar a pulsos de deposición hacia el este.

Paralelo al intenso levantamiento en los Andes, un gran humedal de lagos y pantanos poco profundos se desarrollaron en el oeste de la Amazonia (Fig.Cap.2: 2C). Estos nuevos ambientes acuáticos del sistema “Pebas” fueron colonizados rápidamente por radiantes faunas endémicas de invertebrados compuestos por moluscos y ostrácodos (Wessellingt & Salo 2006). Este fue también el escenario de una fauna de reptiles diversos, incluyendo cocodrilos, caimanes y tortugas. Uno de los representantes más notables de esta fauna ahora extinta fue *Purussaurus*, el mayor caimán conocido, que alcanzó 12 m de longitud (Riff *et al.* 2010).

El humedal fragmentó los bosques preexistentes, sin embargo, un bosque diverso ya que se parecía al bosque moderno (en términos de la composición de familias de plantas) se mantuvo al margen de este nuevo sistema acuático (Hoorn 1993, Pons & de Franceschi 2007). Aunque menos que en el Paleógeno, la diversidad de plantas (como se indica por los tipos de polen) alcanzó un máximo a los 13 Ma, cerca del final del óptimo climático del Mioceno medio. Evidencia geoquímica de conchas de moluscos indica además que un tipo moderno de clima monzónico ya estaba presente y proporcionó una afluencia estacional de agua en el sistema de humedales (Kaandorp *et al.* 2005, cita Hoorn *et al.* 2010b). Taxones terrestres como xenartros, gecos gonátodos, escarabajos de las hojas, así como peces cíclidos en los ambientes acuáticos, vivieron y se diversificaron en los humedales.

Taxones de ascendencia marina del Mioceno (Lovejoy *et al.* 2006) o anterior (de Carvalho *et al.* 2004), tales como rayas Potamotrygonidae, prosperaron en los humedales de agua dulce del Amazonas. Períodos con salinidades algo elevadas también son indicados por los foraminíferos bentónicos, percebes, moluscos marinos (marginales) y la signatura geoquímica en las conchas de los moluscos (Vonhof *et al.* 2003, Linhares *et al.* 2011). Estos invertebrados marinos, sin embargo, llegaron en el Neógeno y desaparecieron con la retirada de las condiciones marinas marginales. Otros indicadores de la influencia marina en los humedales son dinoflagelados, polen de árboles de mangle e icnofósiles (trazas fósiles) marinos. A pesar de esta evidencia,

el grado de influencia marina en la Amazonia sigue siendo debatida (Latrubesse *et al.* 2010, Linhares *et al.* 2011).

Al final del Mioceno medio (~12 Ma), se estimuló más rápido y más generalizado el pico del crecimiento topográfico en la formación de las montañas andinas. Esta incisión formó un profundo cañón y la erosión en los Andes centrales y del norte, especialmente en las cordilleras Oriental y en los Andes venezolanos (Mora *et al.* 2010, Bermúdez *et al.* 2010), donde se formaron megafanos aluviales (Horton & de Celles 2001, cita Hoorn *et al.* 2010c; Uba *et al.* 2007). También coincidió con elevadas tasas de sedimentación en las cuencas del antepaís andino que eventualmente se sobrellenaron. A ~ 10 Ma, coincidiendo con la caída global del nivel del mar y enfriamiento del clima, los sedimentos andinos llegaron a la costa del Atlántico a través del sistema de drenaje del Amazonas, y el río Amazonas fue plenamente establecido en ~7 Ma (Figueiredo *et al.* 2009, 2010).

Mientras tanto, el humedal occidental del Amazonas cambió de un sistema lacustre a un sistema fluvial o fluvial mareal (Fig.Cap.2: 2D, Hoorn *et al.* 2010c) y Hovikoski *et al.* (2010), que se parecía al Pantanal de hoy día en el sur de la Amazonia (Latrubesse *et al.* 2010). Este sistema llamado “Acre” albergaba una rica fauna acuática de vertebrados que incluía caimanes gigantes, y tortugas cuello de lado (“side-neck”) (Riff *et al.* 2010), que con el tiempo se redujeron con la desaparición de los megahumedales en el oeste de la Amazonia hace ~ 7 Ma (Lundberg *et al.* 1998, Wesselingh & Salo 2006, Riff *et al.* 2010). La mayor parte de la fauna endémica de moluscos fue incapaz de adaptarse a las condiciones fluviales iniciales y se redujo fuertemente hace alrededor de 10 Ma (Wesselingh & Salo 2006). Las planicies de inundación de éste sistema fueron dominadas por pastos (da Silva-Caminha *et al.* 2010) y estuvieron habitadas por una fauna de xenartros (“*Xenarthran*”) más diversa que en la actualidad (Negri 2004, cita Hoorn *et al.* 2010c).

Evidencia palinológica preliminar indica un aumento de ~10 a 15% de la diversidad de plantas entre ~ 7 y 5 Ma, poco después que los humedales fueron reemplazados por hábitats selváticos. Los estudios moleculares de los géneros de arboles como *Guatteria* (Annonaceae, ~ 250 especies) e *Inga* (Fabaceae, ~ 300 especies), muestran una tendencia similar de rápida diversificación tras la desaparición de los humedales amazónicos (Erkens *et al.*, Richardson *et al.* 2001, según Hoorn *et al.* 2010b). Esto sugiere que el establecimiento de las condiciones terrestres en el oeste de la Amazonia pudo haber sido un requisito previo importante para la diversificación de la biota actual de esta región. Sin embargo, los factores desencadenantes reales de especiación en estos y otros casos pueden haber sido mucho más complejos, incluyendo factores tales como adaptación del suelo e interacciones planta-herbívoro (Fine *et al.* 2004, 2005).

La Amazonía occidental a partir de entonces llevaba las principales características geográficas del paisaje tal como lo conocemos hoy en día (Figs.Cap.2:2E-F). Se

había cambiado de un ahogamiento de relieve negativo, en un relieve positivo cortado por un sistema de ríos cada vez más arraigado con alta carga de sedimentos. En el Mioceno tardío, buenos nadadores, como proboscidos habían cruzado la vía marítima relativamente pequeña que quedaba entre Centroamérica y Suramérica, y estuvieron en primer plano de una ola de inmigración importante (Marshall & Cifelli 1990, MacFadden 2006).

Las escenas finales de esta historia se caracterizan por el levantamiento andino adicional (Fig.Cap.2:2F), el cierre del Istmo de Panamá (~3,5 Ma), las glaciaciones del Cuaternario (2,5 a 0,01 Ma), y restricción de megafanas en la zona de cuenca del antepaís. Esto, junto con los procesos neotectónicos en las tierras bajas de la Amazonia (Sena Costa *et al.* 2001), causó elevaciones de los depósitos del Neógeno, desarrollo de extensos sistemas de terrazas fluviales, reajustes de los patrones de los ríos, y llevó al tipo de paisaje en mosaico del presente (Toivonen *et al.* 2007, cita de Hoorn *et al.* 2010b). Las fases del levantamiento acelerado durante los últimos 10 Ma fomentó espectaculares radiaciones de las plantas de tierras altas, tales como los lupinos (Hughes & Eastwood 2006), así como las tangaras, abejorros y algunos roedores. Esta fue también una época de extensa migración, cuando tanto los hábitats de la Amazonia como los nuevos hábitats montanos en los Andes fueron colonizados por taxones de origen norteamericano durante el Gran Intercambio Biótico Americano-GABI (Marshall & Cifelli 1990).

Los orígenes de la biodiversidad de mamíferos en la América tropical se remontan a más de 25 millones de años, representados por clados que fueron originalmente endémicos de América del Sur, América del Norte y África. El puente de tierra del istmo de Panamá, que se formó en el Plioceno (~ 4 Ma) entre el Norte y Suramérica, dio lugar a la diversidad máxima de 17 órdenes de mamíferos en la América tropical durante el GABI. Esta diversidad se redujo posteriormente a 12 órdenes, como resultado de la competencia, el cambio climático y los impactos humanos (MacFadden 2006). Al momento del cierre del Istmo de Panamá, las cordilleras del norte de los Andes alcanzan sus elevaciones presentes. Además, el istmo actuó como un puente para las plantas y una barrera para los organismos marinos interoceánicos, al cerrarse la comunicación entre el Atlántico y Pacífico. Del mismo modo, el levantamiento de las cordilleras del norte de los Andes provee un puente para las plantas norteamericanas tolerantes del frío, como los robles y alisos, mientras que actúa como una barrera para el intercambio de plantas del bosque lluvioso de tierras bajas.

El GABI (Gran Intercambio Biótico Americano) causó disminución en el número de familias endémicas de mamíferos de Suramérica durante el Plioceno y el Cuaternario especialmente. Sin embargo, la diversidad global genérica de los taxones de mamíferos de Suramérica se mantuvo estable, y el número total de géneros aumentó por la fuerte diversificación de taxones derivados de los inmigrantes de Norteamérica (Marshall

& Cifelli 1990). Estudios moleculares sugieren que muchos linajes de aves también participaron en el GABI (Smith & Klicka 2010, Weir 2009, según Hoorn *et al.* 2010b). Por el contrario, las plantas han sido más capaces de dispersarse en ultramar, y muchos linajes cruzaron el Istmo de Panamá antes de su cierre definitivo (Cody *et al.* 2010), mientras que otras probablemente llegaron a Suramérica directamente de África (Renner 2004). Estos resultados, basados en estudios moleculares y fósiles, sugieren que los inmigrantes de otras masas de tierra han jugado un papel importante en el conjunto histórico de la biota amazónica (Pennington & Dick. 2004, cita en Hoorn *et al.* 2010b), y en el noroeste de Suramérica.

El levantamiento en el Mioceno medio de la Cordillera Oriental (~12 Ma) y surgimiento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma) en el Mioceno tardío, fueron los responsables de la definición de los límites de los drenajes modernos del NSA (noroeste de Suramérica), incluyendo la Amazonia occidental (al oeste del Arco de Purús) y el Orinoco, Maracaibo, y cuencas hidrográficas del Magdalena. Asimismo, durante el Mioceno medio (11-16 Ma), el bloque del Chocó subyacente a las modernas cuencas del San Juan, Baudó y Atrato, fue acrecentado a la esquina noroeste de Suramérica, lo que resultó en el levantamiento más reciente de la Cordillera Occidental (Duque-Caro 1990, Colletta *et al.* 1990, Kellogg & Vega 1995).

En el modelo de Albert *et al.* (2006), del aislamiento secuencial de las cuencas hidrográficas en el NSA resultantes del tectonismo del Mioceno, los principales eventos del modelo son: el levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la vertiente del Magdalena y el Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (Amazonas occidental moderno y Orinoco), (2) la formación inicial del moderno megafan sedimentario del Amazonas con un aumento de depósitos terrígenos de diez veces en el alto de Ceara (~9,8 Ma), que establece una fecha mínima para la separación de la Amazonia occidental y cuencas del Orinoco (Piper *et al.* 1997; Dobson *et al.* 1997, 2001), y (3) el *levantamiento* de los Andes de Mérida (~ 8 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento de las cuencas modernas de Maracaibo y del Orinoco (Mullins *et al.* 1987, Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998).

Gran parte de la diversificación de los peces neotropicales de agua dulce y otros organismos acuáticos se llevó a cabo en los ríos y cuencas hidrográficas de Suramérica durante el Cretáceo tardío y Cenozoico. Estas aguas continentales fueron a la vez los agentes y los productos de la evolución del paisaje. En grande, las características y procesos tectónicos controlaron y alteraron los contornos de la tierra y, por tanto, los cursos de los ríos y límites de las cuencas.

El ritmo de evolución del sistema de drenaje (~ 10^2 a 10^7 años) es una escala apropiada para convertirla en una fuerza poderosa en la configuración de la distribución y

evolución de los organismos acuáticos. En el Neotrópico, las rupturas de sistemas de drenajes en la formación de nuevas cuencas hidrográficas separadas, promovieron eventos vicariantes o existencia de taxones cercanamente relacionados en diferentes áreas geográficas, divergencia alopátrica y, así, diversificación biótica (Lundberg *et al.* 1998). La apertura de una cuenca divide y la fusión de sistemas de drenajes promovió emergencia y enriquecimiento de biotas. Las aguas de los meandros de ríos ístmicos emergentes y la unión de terrenos permiten extensión de biotas acuáticas.

Durante el Mioceno superior-Plioceno, la Cordillera Oriental de los Andes se elevó rápidamente, una fuente alta de sedimentos de los Andes probablemente promovió el crecimiento continuo progresivo del megafan transversal y de nuevos megafanes. En el Plioceno el patrón moderno del río Amazonas fue probablemente establecido totalmente (Wilkinson *et al.* 2010), así como el de las demás cuencas de los ríos mayores de Suramérica. El cierre del Istmo de Panamá ocurrió durante este período y afectó el clima regional. Las implicaciones de este cambio del clima del Plioceno en el influjo de sedimentos en la Amazonia son ampliamente discutidas por Bookhagen y Strecker (2010).

Dos tendencias principales del paisaje se han completado en este periodo. Los paisajes fluviales se vuelven completamente dominantes y ambientes lacustres y de estuarios, así como los más viejos megafanes de cratón de base están totalmente eclipsados por los conos de sedimentos de ladera en avanzada de los Andes. El avance de las cuñas de sedimentos fluviales precipita el eclipse total de grandes cuerpos de agua. Sedimentos lacustres y fluviales jóvenes finalmente sepultan las unidades sedimentarias de Pebas y Solimões, principalmente en las cuencas de la Amazonia central y occidental donde estos sedimentos se han localizado (*e. g.* Hoorn, 1994a, c, Wesseningh *et al.* 2006a, Wilkinson *et al.* 2010 para una revisión).

Lundberg *et al.* (1998), sintetizan los datos geológicos y paleontológicos en relación con la evolución del drenaje de Suramérica, en un marco de tiempo más o menos durante los últimos 90 Ma (millones de años), que abarcan gran parte de la era de la diversificación de los peces neotropicales modernos. Durante este periodo Suramérica experimenta tres acontecimientos de largo plazo: **1)** creciente aislamiento de África con la continua apertura del océano Atlántico; **2)** la compleja historia de la formación de las montañas andinas a lo largo de su margen oeste y nórdico; **3)** la formación y vínculo con el Istmo de Panamá que simultáneamente unió a Centroamérica con el continente suramericano actual (Fig.Cap.2:3) y separó los océanos Atlántico y Pacífico.

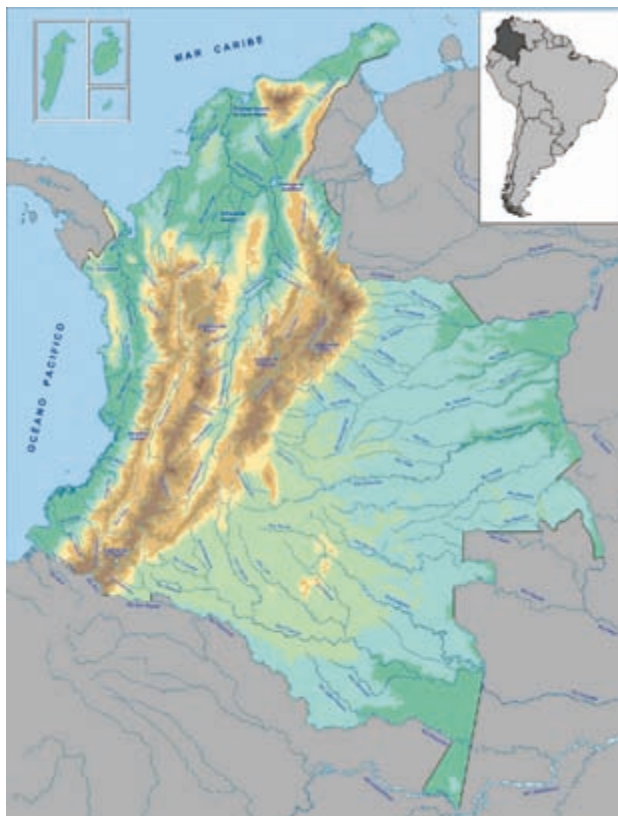


Figura Cap.2:3. Mapa físico ríos de Colombia: Cortesía Shadowxfox (2011-Wikipedia la enciclopedia libre).

La historia de los Andes es especialmente importante para la evolución de los ríos y de sus peces por dos razones. La primera, Según Lundberg *et al.* (1998), se deriva del hecho de que muchos grupos monofiléticos existentes están representados en los ríos que ahora por separado fluyen de las laderas de los Andes hasta el Atlántico, el Caribe y el Pacífico. Eigenmann (1920d), interesado por la relación de las faunas entre el Magdalena y el Orinoco-Amazonas, observó que los grupos de peces compartidos por estos sistemas de drenajes ahora aislados, son más antiguos que las altas montañas que los separan.

Posteriores autores, con hipótesis filogenéticas más precisas para los *clados* más ampliamente distribuidos en el noroeste de Suramérica, sostienen que el levantamiento de los Andes subdivide rangos bióticos ancestrales (*e. g.* Vari & Weitzman 1990, Reis 1998). La evidencia paleontológica directamente lo corrobora, fechando varios taxones de peces ser más antiguos que la formación de la cuenca (Lundberg *et al.* 1986, 1988, Lundberg 1997, Lundberg & Aguilera 2003, Lundberg 2005). La

evolución de altos relieves montañosos produce nuevos hábitats de corrientes de montaña que fueron exitosamente invadidos por *clados* especializados como los peces de las familias Astroblepidae, Trichomycteridae y Parodontidae. Además, podemos imaginar cómo la formación de los Andes bolivianos elevaron y aislaron un grupo ancestral originalmente de tierras bajas de Cyprinodontiformes que irradiaron en los actuales peces *Orestias* del Lago Titicaca – “a vertical “Noak Ark” biogeographic event” (*sensu* Mackenna 1973, en Lundberg *et al.* 1998).

A lo largo de su historia, los ríos se ajustaban a los cambios de pendientes de las montañas y la geometría de la tierra firme de la cuenca. Los cursos de los ríos fueron influidos más por la estabilidad de las características continentales (escudos cratónicos y arcos estructurales), las fluctuaciones del nivel del mar y cambio climático. Sedimentos erosionados de los Andes proporcionan tanto patrones como procesos en el desarrollo de las montañas, ríos, lagos y ocasionalmente mares epicontinentales. La historia tectónica andina es extremadamente importante para entender el proceso y patrón biogeográfico. Se sabe que los Andes fueron construidos por tectónica de compresión en los últimos ~ 90 millones de años, o incluso más. De acuerdo con Lundberg *et al.* (1998), es demasiado simplista ver la vicarianza andina como un evento singular que ocurre con el levantamiento del Mioceno, como lo reportan, por ejemplo Eigenmann (1909), Géry (1969a), Roberts (1972).

Los eventos principales de un modelo simplificado para el aislamiento secuencial de las cuencas de drenaje en el NSA, resultantes del tectonismo del Mioceno, son los siguientes: (1) levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la vertiente del Magdalena y el Pacífico de Colombia a partir de la cuenca cis-andina proto-Orinoco (actual Amazonia occidental y Orinoco); (2) la formación inicial del moderno abanico de sedimento del Amazonas con un aumento de diez veces de depósitos terrígenos en el alto Ceara (~ 8,9 Ma), que establece una fecha mínima para la separación del Amazonas occidental y las cuencas del Orinoco (Piper *et al.* 1997, Dobson *et al.* 1997, 2001); y (3) el incremento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento del moderna Maracaibo y de las cuencas del Orinoco (Mullins *et al.* 1987, Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998).

El levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia, se ha relacionado con el cambio climático orográfico y la génesis de los sistemas de ríos más grandes de Suramérica. El momento del levantamiento inicial sigue siendo mal limitado, con la mayoría de las estimaciones que van desde ~ 60 a ~ 5 Ma (Mora *et al.* 2010). La mayoría de las estimaciones del inicio del levantamiento a lo largo del flanco oriental de los Andes colombianos van desde el Paleoceno al Plioceno (Van der Hammen *et al.* 1973, Dengo & Covey 1993, Cooper *et al.* 1995, Bayona *et al.* 2008, Parra *et al.* 2009, Horton *et al.* 2010 para una revisión). Además, la elevación de la

superficie de la Cordillera Oriental en el norte de los Andes ha tenido un profundo efecto sobre el crecimiento de los grandes sistemas continentales de drenaje -ríos Amazonas, Orinoco y Magdalena (Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Gamero 1996), y la evolución biológica de las selvas neotropicales (Hooghiemstra & Van der Hammen 1998, Jaramillo *et al.* 2006).

Además, la evolución de la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia es de gran importancia por la paragénesis de la mineralización de uno de los minerales más bellos y valiosos del mundo, como son las esmeraldas colombianas. Las esmeraldas, junto con el café colombiano, son los dos productos de la economía de las exportaciones más famosos de Colombia. También, junto con la Cordillera Central, allí existen las fuentes-nacimientos y reservas más importantes de agua del noroeste de Suramérica y únicas de gran importancia en el presente y futuro de una hidrografía sostenible de Colombia, desde el punto de vista del manejo ecológico de los páramos y bosques andinos de estas cordilleras.

La Cordillera Oriental se considera haber actuado desde el Mioceno medio (<fase andina) como una faja plegada y corrida, atrapada y lanzada sobre sus dos cuencas antepaís, la cuenca del Magdalena Medio al oeste y la cuenca Llanos al este (Colletta *et al.* 1990, Dengo & Covey 1993, Cooper *et al.* 1995).

La geología de los depósitos de las esmeraldas colombianas es única, se forman mediante un proceso hidrotérmico sedimentario. Los depósitos de esmeraldas colombianas se encuentran en la Cordillera Oriental, dentro de dos bandas estrechas en el lado oeste (zona occidental, depósitos de Peñas Blancas, Coscuez, Muzo y Yacopí) y en el lado este (zona oriental, depósitos de Chivor, Gachalá y Macanal). Los depósitos de esmeraldas resultan de un proceso de dos etapas en las que la tectónica de acortamiento afecta a los dos bordes de la Cordillera y provocan planos empujantes de desprendimiento subcutáneo, y empuje de fallas relacionadas con series de pliegues de lutitas negras en el Cretácico temprano (Cheillett & Giuliani 1996, y referencias allí). En el lado occidental de la Cordillera, los depósitos están relacionados con fallas quebradas (“tear”) y empujes (“thrusts”) durante la fase de la compresión tectónica que se produjo en el momento límite Eoceno-Oligoceno, anterior al gran levantamiento de la Cordillera durante la fase Andina (Mioceno medio). Mientras que en el lado oriental, la mineralización de las esmeraldas ocurrió antes, en el periodo límite Cretácico-Terciario, durante un susceptible evento tectónico extensional relacionado con disolución de evaporitas. Este evento precede a la fase de los Andes, durante el cual se dobla esta parte de la serranía y avanza sobre el antepaís de los Llanos (Branquet *et al.* 1999).

Como la mayoría de otros yacimientos de esmeraldas en el mundo, los depósitos de esmeraldas colombianas se suponen estar relacionados con los fluidos magmáticos.

Detallados estudios geológicos y geoquímicos realizados en 1988 han dado lugar a un modelo totalmente diferente y original que implica salmueras calientes de la cuenca (Cheilietz & Giuliani 1996). El modelo genético mesothermal-sedimentario de este único tipo de mineralización de esmeralda consiste en la generación de salmueras a través de la disolución de evaporitas por aguas calientes de la cuenca, Na-Ca metasomatismo (albitización y carbonatación) de lutitas negras y lixiviación coetánea de berilio. La reducción termoquímica de sulfatos a temperaturas a 300°C es responsable de la precipitación de la pirita, calcita, dolomita, bitumen o alquitrán, y la esmeralda.

Cuando las evaporitas son las rocas huéspedes de la mineralización, las vetas tienen la paragénesis de albita, pirita, calcita y esmeraldas. Esta paragénesis es una guía para la exploración de esmeraldas y por lo tanto representa la única mineralización de interés económico. En estas facies evaporíticas, la densidad de fractura alcanza un máximo. Así, la evidencia de mineralización fuertemente dependiente de la litología, permite la hipótesis acerca de un sistema de mineralización cerrado, al menos parcialmente (Mora *et al.* 2006). La paragénesis de las vetas asociadas con evaporitas provee toda la producción de esmeraldas colombianas, hecho que es uno de los más grandes del mundo. En este contexto las vetas en las áreas portadoras de esmeralda han sido fechadas (Cheilietz & Giuliani 1996) tan antiguas como $37 \pm 0,1$ Ma en el flanco occidental de la Cordillera Oriental y 65 ± 3 Ma en su flanco oriental. Las edades mencionadas están dando una aproximación de la edad de los indicadores cinemáticos deducidos de la fractura y orientaciones de la veta (Mora *et al.* 2006).

Montañas, Escudos y Macizos, Arcos Estructurales, Megafanes

El núcleo de la placa continental de América del Sur está formado por dos inmensas áreas del antiguo basamento cristalino precámbrico: el Escudo Guayanés y el Escudo brasileño. Un escudo cratónico es parte de la corteza terrestre continental que es relativamente estable y poco deformado por un largo tiempo (10⁸-10⁹ años). El Escudo de las Guayanas proporciona gran parte de la superficie de las Guayanas, sur de Venezuela, sureste de Colombia y Brasil al norte de la Amazonia. Las partes más occidentales de este escudo en el centro de Colombia y noroeste de Brasil están enterradas bajo sedimentos cenozoicos en su mayoría depositados en una cuenca antepaís (“foreland”) progresivamente migrantes hacia el este.

“*A foreland basin generally is defined as an elongate region of potential sediment accommodation that forms between a linear contractional orogenic belt and the stable craton, mainly in response to flexural subsidence that is driven by thrust-sheet loading in the orogen*” (Roddaz *et al.* 2010 and references therein). Una definición útil de una cuenca de antepaís es: una depresión que se desarrolla adyacente y paralela a un cinturón de montaña.

En el este, el Escudo Guayanés ha sido en su mayoría emergente desde mediados del Precámbrico, aunque durante el Triásico fue en parte sumergido y no se depositaron lechos marinos (Lundberg *et al.* 1998). El río Negro corre diagonalmente a través de la esquina suroeste de este escudo y el cauce principal del Orinoco se guía por su extremo norte. Pero los más modernos, y probablemente antiguos, drenajes de los grandes ríos del escudo tienen un patrón radial de flujo hacia el Atlántico, el bajo Amazonas y el Orinoco (Lundberg *et al.* 1998). Información adicional sobre conceptos básicos relacionados con la evolución sedimentaria del sistema de cuenca antepaís en el Cenozoico, es ampliamente evaluada y definida por Roddaz *et al.* (2010).

El Escudo del Brasil, proporciona la superficie de la mayoría del centro y sudeste de Brasil. Harrington (1992, en Lundberg *et al.* 1998) distingue un Escudo central brasileño y un escudo costero brasileño separados por la tendencia NE-SW de la cuenca Paranaíba, San Francisco y Paraná. Estas cuencas sedimentarias antiguas han sido en gran parte no marinas desde el Triásico. Al igual que con el Escudo de las Guayanas, el margen más occidental del Escudo del Brasil está cubierto en su mayoría por depósitos del Cenozoico, lanzados y erosionados al oeste de los emergentes Andes.

Entre los escudos de las Guayanas y del Brasil está la depresión del Amazonas, un hundimiento de 6.000 m en la corteza terrestre que induce a un graben en la mitad oriental de la cuenca. El canal del río Amazonas ha estado presente por lo menos desde el Paleozoico, hacia el este importante flujo de agua comenzó sólo en el Mioceno tardío ~ 8 Ma (Curry *et al.* 1995, Mertes *et al.* 1996, cita Lundberg *et al.* 1998).

Hay algunas masas o macizos más pequeños de rocas emergentes, basamento Precámbrico cristalino que resisten deformaciones. Los macizos pueden ser protuberantes cuerpos de rocas del basamento, consolidados durante orogenias más tempranas, o cuerpos plutónicos más jóvenes. En Colombia estos incluyen Sierra Macarena, Sierra Nevada de Santa Marta (Fig.Cap.2: 3 & 2: 4), Macizo de Santander y Macizo Colombiano al sur. La Sierra de la Macarena es septentrionalmente la más significativa de estos macizos, y rocas al norte de ella se han inclinado hacia el este por el movimiento de la Placa del Caribe.

Montañas. Áreas sombreadas en rojo en la Fig.Cap.2: 4, muestran la extensión de la gama de montañas modernas de los Andes y la Cordillera de la Costa de Venezuela, Colombia y Panamá al noroeste.

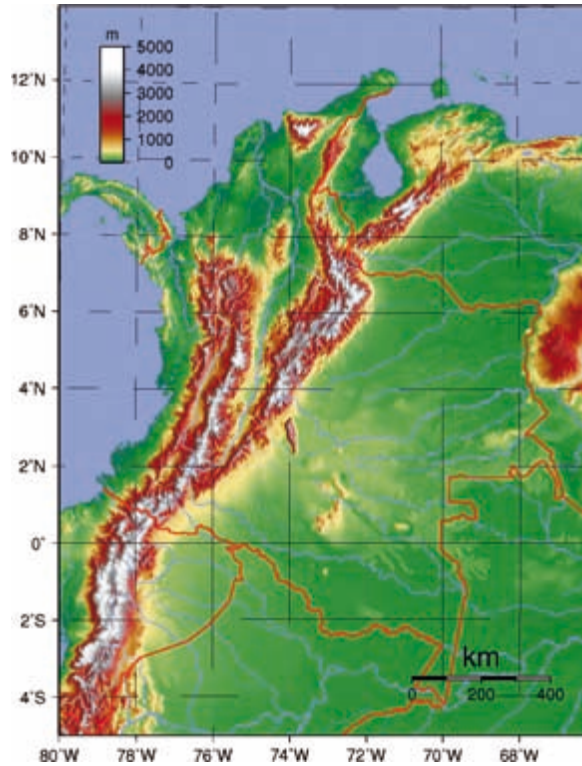


Figura. Cap.2: 4. Mapa topográfico de Colombia: Cortesía Sadalmelik (2007 – Wikipedia la enciclopedia libre).

Los Andes centrales se encuentran entre los 70°W y 60°W y 15°S y 35°S a lo largo de un margen de subducción activo en el que la relativa a estable Placa oceánica Nazca se mueve ENE de Suramérica y “se mete por debajo” (“*underthrust*”) de la Placa suramericana a lo largo de una zona de subducción hacia el este a la inmersión (Hilley & Coutand 2010, y referencias allí). Esta geodinámica configuración ha dado lugar a la formación de una amplia franja de alta topografía que más o menos paralela la zona de subducción. Esta topografía alcanza alturas máximas de 6.962 m en el monte Aconcagua (Argentina), el punto más alto del hemisferio occidental. La elevación y el alcance de los cambios de la alta topografía con la latitud a lo largo de la zona de subducción a ~18°S, en la medida meridiana de los Andes, alcanza anchuras de ~750 km, mientras que se estrecha tanto al norte como al sur de esta localidad (Hilley & Coutand 2010, y referencias allí).

La acreción de terrenos marinos en el margen noroeste del continente (Ecuador a Venezuela) y el levantamiento de los Andes, desde Trinidad hasta la Patagonia fueron controlados por la dirección y velocidad de convergencia de la Placa Oceánica de

Nazca (Coney & Evenchick 1994). La compresión relacionada con la convergencia de la placa produjo acortamiento y por lo tanto el levantamiento del borde oeste y norte de la placa de Sur América. Fases tectónicas a lo largo de gran parte de los Andes, es decir contemporáneas a lo largo de grandes segmentos de la margen occidental, donde la placa de Nazca estaba subducida, se iniciaron en los Andes centrales en ~ 89, ~ 73, ~ 59, ~ 43, ~ 30 y ~ 11 Ma (Marshall & Sempere 1993, Sempere *et al.* 1997, en Lundberg *et al.* 1998). Para todo el norte de los Andes, posiblemente el más largo y grande levantamiento tuvo lugar entre 5 y 3 Ma. Durante este tiempo, las altas elevaciones actuales de la Cordillera Oriental de Colombia y Ecuador fueron alcanzadas, así como el levantamiento adicional de los Andes de Mérida en Venezuela (Wijmings 1996). Las reconstrucciones pre-neógenas indican una reducción total en el extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia en más de 150 km, con 110 km de corte diestro (Pindell & Tabbutt 1995, citados por Lundberg *et al.* 1998), siendo la cantidad de acortamientos no uniformes a lo largo de los Andes.

La historia del levantamiento de los Andes es de vital importancia tanto para los estudios climáticos como tectónicos, pero, hasta hace poco, existían pocos estudios cuantitativos. Las montañas afectan el clima, ya que cambian los patrones de la precipitación y el calentamiento estacional, actúan como una barrera a la circulación atmosférica, afectan los patrones de flujo a la atmósfera superior, y pueden aumentar las tasas de erosión química (Ruddiman & Kutzbach 1989, Raymo & Ruddiman 1992, Hay 1996, Broccoli & Manabe 1997; revisión de Wodzicki 2000). De hecho, Raymo & Ruddiman (1992) proponen la formación de montañas como culpable de la tendencia marcada del enfriamiento global observado desde el Eoceno. En el orden de los 2000-3500 m el levantamiento de la superficie del Altiplano y la Cordillera Oriental, se ha producido desde hace 10 Ma a tasas de 0,2 a 0,3 mm/año. Contrariamente a la afirmación de Benjamín *et al.* (1987), no hay evidencia de manera exponencial de las tasas de incremento del levantamiento durante este período de tiempo (Wodzicki 2000). La Cordillera Oriental de los Andes colombianos no era más del 40% de su altura actual hace unos 4 Ma, algún subsecuente levantamiento rápido posterior podría reflejar rebote isostático impulsado por erosión.

Los Andes representan un gran obstáculo topográfico para la circulación atmosférica en América del Sur. La orogenia separa condiciones muy contrastadas en las tierras de bajo relieve en la húmeda Amazonia y la margen del Pacífico al oeste por lo general más árido. La fuente de humedad para las lluvias a lo largo del flanco oriental de los Andes es principalmente el océano Atlántico con la humedad reciclada procedente de la cuenca del Amazonas (Eltahir & Bras 1994, Vera *et al.* 2006). Durante el verano austral, un anticiclón de núcleo caliente (boliviano) se desarrolla en la troposfera superior, sobre el Altiplano-Puna y la adyacente pendiente oriental andina (*e. g.* Garreaud *et al.* 2003, Vera *et al.* 2006; revisión de Bookhagen & Strecker 2008).

Arcos Estructurales. Áreas elevadas en las tierras bajas de la Amazonia, referidas como arcos, han jugado diversos roles en la historia del desarrollo del paisaje y drenaje. Entre los Andes y los escudos, los arcos estructurales se produjeron para marcar los límites de las cuencas intracratónicas y segmentos de la cuenca antepaís. El término arco estructural se usa en un sentido amplio para incluir el subsuelo y las características topográficas bajas de diverso origen que son barreras reales y potenciales de los sistemas de drenaje. La tectónica andina durante el Terciario tardío promovió el levantamiento de varios arcos, y datos geológicos han demostrado su control sobre las perturbaciones fluviales en la Amazonia occidental (hipótesis paleogeográficas de: Räsänen et al. 1987, 1990, 1992, Hoorn et al. 1995, Irion et al. 1995). Estos paleoarcos se hipotetizan ser responsables de la divisoria Orinoco-Amazonas: arco Vaupés; divisoria Paraná-Amazonas: arco Michicola y el establecimiento definitivo del oeste de la Amazonia. Los datos de los arcos se basan principalmente en la revisión hecha por Lundberg et al. (1998) de los trabajos de Bemerguy & Sena Costa (1991), Bigarella (1973), Mertes et al. (1996), Räsänen et al. (1987, 1990, 1992, 1995) y Hoorn (1993, 1994a, b, c).

Algunos arcos, e. g. Vaupés, El Baul, Fitzcaraldo y Michicola, son simplemente las extensiones más occidentales, en gran parte extensiones de subsuelo de los escudos ahora cubiertos por sedimentos del antepaís derivados en gran parte de los Andes. Cabe destacar que el arco Fitzcaraldo es un rasgo geomorfológico importante de alrededor de 400.000 km² en el paisaje de la cuenca del Amazonas. Pues el arco divide la cuenca norte de antepaís de la Amazonia de la cuenca sur antepaís amazónico. Ambas de las cuales fueron impulsadas por cargas orogénicas andinas (Roddaz *et al.* 2005, en Roddaz *et al.* 2010).

Megafanes. Wilkinson et al. (2010) examinan un elemento de desarrollo del paisaje en el norte de América del Sur que es factible acompañó al levantamiento tectónico del Mioceno tardío de la Cordillera de los Andes -el rasgo geomorfológico aún prevalente poco conocido, el megafan. Ellos exploran las implicaciones posibles para la diversificación biológica como la evolución del paisaje. La distribución geográfica de las especies y los clados más el resultado de, y, recíprocamente pueden reflejar los paisajes antiguos que favorecen su dispersión y vicarianza. El megafan fluvial es un accidente geográfico global que ofrece un nuevo componente en la construcción de paleogeografías más realistas. Wilkinson et al. (2010) mencionan que a pesar de que sus reconstrucciones paleogeográficas de la Amazonia son especulativas, ellas se basan en los patrones geomorfológicos simples que se refieren en todo el mundo.

Megafanes apenas se han descrito en la literatura geológica, a pesar de que unos cuantos se han examinado en detalle en la bibliografía geomorfológica de Suramérica, África y la India (Wilkinson *et al.* 2010 y referencias allí). Muchos megafanes son

difíciles de discernir en el paisaje, lo que podría explicar el por qué son menos reconocidos de lo que parece justificado de su distribución mundial. A pesar de las reconstrucciones paleogeográficas de la Amazonia son especulativas, éstas se basan en los patrones geomorfológicos simples que se refieren en todo el mundo (Wilkinson *et al.* 2010). Sus argumentos biológicos están dirigidos a los organismos acuáticos, y se basan en un conjunto de modelos de comportamiento de los ríos megafan y sus dinámicas biológicas (Wilkinson *et al.* 2006).

Los megafanes son conos parciales de sedimento de río tranquilo de amplia extensión (radios de hasta 700 km) y de pendiente baja (Wilkinson *et al.* 2010, y referencias). Megafanes comprenden principalmente numerosas extensiones aluviales *sensu lato* (características compuestas, principalmente por sistemas de diques de canales y entornos de desbordamiento), sino que incluyen el viento, el lago y las facies del lago y pantanos y unidades pedogenéticas muy difundidas (Wilkinson *et al.* 2010 y referencias allí). El estudio global de los grandes megafanes (radio definido >100 km) muestra que los vértices se encuentran en los márgenes de las cordilleras, tierras altas cratónicas y características topográficas positivas de todo tipo, tales como el Amazonas a través de los arcos, abombamientos (“*forebulges*”) y estructuras resistentes de la roca de fondo (M. J. Wilkinson, obs. sin publicar 1996, cita de Wilkinson *et al.* 2010).

Un megafan por lo tanto puede alcanzar una longitud de cientos de kilómetros entre el ápice y la llanura de inundación del tronco del río. En consecuencia, el tronco del río ocupa el lugar más distal en la depresión topográfica. Las áreas de los megafanes varían entre 7.000 a ~200.000 km². Los megafanes nidificados en el sector de Bolivia-Paraguay-Argentina del antepaís andino, cubren la inmensa área de ~ 750.000 km² (Wilkinson *et al.* 2006). La superficie total de megafanes en Suramérica es de 1,2 millones de km² (Wilkinson 1996: observaciones personales no publicadas, citadas en Wilkinson *et al.* 2010).

Dos procesos inducen un río a cambiar los cursos, avulsión y piratería de la corriente. Avulsión se produce cuando el río formativo acumula sus diques hasta varios metros sobre la superficie de la llanura aluvial circundante (Slingerland & Smith 2004). Esta inestable situación conduce a la posibilidad de cambios repentinos del curso del río. El río Kosi en la India, uno de los sistemas fan mejor documentado, se sabe haberse desplazado progresivamente hacia el oeste a través de la superficie del fan en un período de 213 años (Wilkinson *et al.* 2010, y referencias allí). El promedio de las avulsiones es más o menos cada 20 años una nueva posición en la superficie del megafan. La piratería de flujo es un proceso relacionado con las fases iniciales de la evolución del drenaje.

La distribución de megafanes modernos en Suramérica (*e. g.* Wilkinson *et al.* 2006, 2010) coincide sorprendentemente con casi todas las zonas más suaves y planas. Estas vastas llanuras ocurren principalmente dentro de la depresión del antepaís:

Llanuras del Chaco del centro y norte de Argentina y oeste de Paraguay -la más grande área de megafanes contiguos (Wilkinson *et al.* 2010, y referencias en él).

Las llanuras del Beni (Llanos de Mojos) de Bolivia (Wilkinson *et al.* 2010, y referencias allí).

Llanos Orientales, en la cuenca del Orinoco las poblaciones acuáticas en los siguientes ríos son muy probables haber experimentado la conexión de sus hábitats en intervalos de tiempo biológicamente más recientes: entre los ríos Apure y Guanare por el megafan Apure, entre los ríos Meta y Guaviare a través del pequeño megafan Ariari-Güejar (Wilkinson *et al.* 2006, Wilkinson *et al.* 2010 para una revisión).

Las superficies modernas de megafanes en el oeste de la Amazonia y las cuencas del Orinoco, indican una serie de conexiones fluviales potencialmente importantes locales en la actualidad o en el pasado reciente geológico.

Los paisajes megafan de América del Sur se encuentra en casi todas partes por debajo de 200 m, a excepción de algunas zonas del ápice del área pequeña. Una generalización de amplia aceptación en la ictiogeografía suramericana, es que la diversidad de peces declina precipitadamente cerca de la curva de nivel 200 m. Se ha sugerido que esta coincidencia altitudinal puede apuntar a la operación dinámica de los ríos megafan descrita por Wilkinson *et al.* (2006). Por otra parte, muchos grupos de peces se encuentran en la zona subandina, donde probablemente se desarrollaron ampliamente megafanes a la mayor brevedad en la evolución de la cuenca del Amazonas.

Ríos de hoy en día que cruzan los megafanes de la Amazonia occidental, cuencas hidrográficas del Orinoco y Paraná, albergan cientos de especies de peces y otros organismos. Las distribuciones locales de todas estas especies deben ser controladas por la dinámica de flujo del megafan. Muchas de estas especies van más allá de los megafanes hasta las troncales de los ríos de tierras bajas o arroyos de altas montañas, o incluso en las áreas de escudo.

Algunas de las especies y grupos de especies de peces, sin embargo, tienen distribuciones que más de cerca coinciden con la zona andina de megafanes entre la ladera oriental de las montañas y los cauces principales de los ríos de las tierras bajas. Wilkinson *et al.* (2010) citan cinco ejemplos: carácidos del género *Creagrutus* (Vari & Harold 1998, 2001), bagres acorazados del género *Otocinclus* (Shaefer 1997) y *Panaque* (Shaefer & Stewart 1993), carácidos de los géneros *Xenurobrycon* (Weitzman 1987) y *Brachyhalcinus* (Reis 1989, cita de Wilkinson *et al.* 2010)). Otros

peces que se encuentran en su mayor parte en megafanes son especies pertenecientes al género *Steindachnerina* (vide P: 34, 65, 82, en Vari 1991), el bagre acorazado del género *Farlowella* (Retzer & Page 1997), y las mojarra de los géneros *Bujurquina*, *Crenicichla*, *Aequidens* y *Tahuantinsuyo* (Kullander 1986, P: 29, Fig. 3). Para taxones exhibiendo tal fidelidad, Wilkinson *et al.* (2010) sugieren que la dinámica de la corriente megafan pudo haber jugado un papel histórico importante en moldear sus áreas de distribución geográfica y en el impulso de la diversificación.

De especial interés es el posible papel que la evolución del drenaje megafan ha desempeñado en facilitar la expansión del área de distribución entre las cuencas hidrográficas más importantes. Algunas especies, por ejemplo *Otocinclus vittata* (Shaefer 1997) y *Steindachnerina guentheri* (Vari 1991), se han generalizado en gran parte de la margen oriental de los Andes. Estos peces, que se encuentran en las tierras altas de las subcuencas del Amazonas y el Orinoco, sugieren que la dispersión lateral dentro y entre megafanes es común (Wilkinson *et al.* 2010). Cruces bióticos entre cuencas podría implicar simple inundación en cabeceras de pantanos de baja filtración, como por ejemplo, en la cuenca de drenaje del Pantanal entre las cabeceras de los afluentes del Amazonas y cuencas de drenaje del Paraguay-Paraná, o entre el oeste de la Amazonia y la cuenca del Orinoco. Traspasos con reordenamientos de drenaje causados por avulsiones de megafan y piratería de la corriente podrían dar lugar a dispersiones repetidas y, en algunos casos, a la divergencia y diversificación.

Impresiona el hecho de que dos megafanes originados de los Andes operan hoy en día en las cuencas hidrográficas del Amazonas-Orinoco y del Amazonas-Paraguay-Paraná, a pesar del hecho de que amplios paisajes erosivos operan en la mayor parte de la Amazonia. Estos puntos de conexión, con los demás, probablemente explican la alopatría entre cuencas de pares de especies hermanas, que se puede atribuir a la divergencia vicariante después de formada la barrera de la cuenca. Información adicional sobre el efecto megafan en la dispersión y eventos de divergencia vicariante de peces y biota acuática entre las cuencas hidrográficas mayores de Suramérica, se encuentran ampliamente referenciada por Wilkinson *et al.* (2010).

La Cordillera Oriental de Colombia, forma una barrera orográfica de 1-4 km de altura que separa el valle intermontano del Magdalena de la cuenca antepaís de los Llanos (Figs.Cap.2:3-4). La distancia de 100 a 200 km de ancho está limitada por un sistema de hundimiento (“*thrust*”) frontal, que consiste en fallas normales invertidas y estructuras plegables de desarrollo reciente (Cooper *et al.* 1995, Mora *et al.* 2006; revisión de Horton *et al.* 2010). Después de la grieta del Jurásico-Cretácico temprano, la orogénesis andina comenzó con el último acortamiento Cretácico-Paleoceno en la Cordillera Central y la evolución temprana de la cuenca antepaís en el valle actual del Magdalena y la Cordillera Oriental (Cooper *et al.* 1995).

El levantamiento de la Cordillera Oriental se considera fundamental en la génesis y/o reorganización de las mayores cuencas hidrográficas en el norte de Sudamérica (Fig.Cap.2:2.C-E). Por lo tanto, la deformación inicial aproximadamente 26-23 Ma sugiere que los precursores de los sistemas de los ríos Amazonas, Orinoco y Magdalena pueden haberse originado >10-20 Ma antes de lo previsto (*e. g.* Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Gamero 1996, Campbell *et al.* 2006).

Como la principal barrera orográfica para las masas de aire del este, el levantamiento de la superficie de la Cordillera Oriental ha influido en la paleogeografía y la biodiversidad de los bosques húmedos neotropicales de Suramérica (*e. g.* Hooghiemstra & Van der Hammen 1998, Albert *et al.* 2006). Horton *et al.* (2010) hipotetizan que la aridización en el valle interandino (este Cordillera Central-oeste Cordillera Oriental) del río Magdalena en Colombia (Fig.Cap.2:3) representa la respuesta orográfica de Sotavento al levantamiento de la Cordillera Oriental (*e. g.* Strecker *et al.* 2007).

La variación espaciotemporal de la precipitación moderna y pasada en Suramérica es fuertemente controlada por los ciclos de oscilación austral de El Niño [El Niño-Southern Oscillation (ENSO) cycles]. En general, la precipitación se aumenta durante las anomalías positivas de ENSO (El Niño) en algunas partes de la costa oeste de Suramérica, mientras que en las anomalías negativas de ENSO (La Niña) aumenta la lluvia en las partes centrales de Suramérica y en la cuenca de drenaje del Amazonas, aunque el espacio temporal preciso del régimen de lluvias es complejo. Como la precipitación modula los procesos de descarga y la erosión, el fenómeno ENSO a escala global por lo tanto controla fuertemente el flujo de sedimentos y los ciclos de agradación/deposición (“*aggradation/deposition*”) en los Andes y en las tierras bajas adyacentes. Sin embargo, la variación de la magnitud espaciotemporal de la precipitación y de descarga entre ciclos en contraste de ENSO sigue siendo débilmente limitada, ya que hay sólo un número limitado de lluvias y redes de calibre de río (“*river gauge*”) en las áreas remotas de los Andes y cuenca de drenaje del Amazonas (Bookhagen & Strecker 2010).

Según revisión de Bookhagen y Strecker (2010), en la actualidad ENSO es el fenómeno más importante junto con el océano-atmósfera que causa variabilidad relevante del clima a nivel mundial en distintas escalas espaciotemporales (*e. g.* Webster & Yang 1992, Timmermann *et al.* 1999, Tudhope *et al.* 2001, Stott *et al.* 2002, Trenberth *et al.* 2007). ENSO en Suramérica tiene un fuerte impacto en las precipitaciones, descarga, inundación, y flujo de masa de erosión a través de la cuenca del Amazonas en el Océano Atlántico (*e. g.* Compagnucci & Garreaud 2000, Viles & Goudie 2003, Marengo 2004, Aalto *et al.* 2006, Haylock *et al.* 2006).

Entender el transporte y almacenamiento moderno de sedimentos en relación con la precipitación y la variación de descarga es esencial para una evaluación de los efectos

de la variabilidad climática en el presente y en el pasado, en particular con respecto al comportamiento futuro del clima en un escenario global de calentamiento (*e. g.* Trenberth & Hoar 1997, Kundzewicz *et al.* 2007, Trenberth *et al.* 2007, Bookhagen & Strecker 2010 para una revisión).

Las partes de la cuenca del Amazonas, que reciben la mayor parte de la humedad por unidad de área y tienen el gradiente más precipitoso de lluvias, corresponden a los flancos orientales de los Andes a alturas entre 0,7 y 2 km sobre el nivel del mar (Bookhagen & Strecker 2008). El transporte de la humedad en estas zonas varía dramáticamente durante los ciclos de El Niño.

El impacto más pronunciado durante años positivos de ENSO se encuentra en el flanco occidental de los Andes frente al Pacífico, donde la precipitación aumenta en más del triple en la costa del norte de Perú, Ecuador y Colombia (*e. g.* Hoffmann 1975, Coelho *et al.* 2002, Haylock *et al.* 2006).

El Monzón (en adelante: Sistema Monzón de Suramérica – SAMS, siglas inglesas) es la característica climática más importante de Suramérica (Zhou & Lau 1998, Vera *et al.* 2006, Marengo *et al.* 2010). La característica principal del SAMS es la mayor actividad convectiva y precipitaciones intensas en zonas tropicales de Suramérica, que normalmente comienza en octubre y noviembre, se desarrolla completamente en diciembre-febrero y se retira a finales de abril o principios de mayo (*e. g.* Grimm *et al.* De 2005, Liebermann *et al.* 2007, en Carvalho *et al.* 2011).

El levantamiento de los Andes fue un importante motor para el cambio en el paisaje y biota de las cuencas mayores suramericanas, con especial énfasis en la amazónica. El levantamiento en la los Andes Centrales y del Norte fue un proceso parcialmente sincrónico causado por los reajustes de las placas tectónicas (*e. g.* Mora *et al.* 2010). Subducción de la placa a lo largo del margen del Pacífico causó la elevación en los Andes Centrales durante el Paleógeno 65 a 34 Ma (Mora *et al.* 2010, Hoorn *et al.* 2010b para una revisión). La ruptura posterior de la placa del Pacífico (~23 Ma), y posterior colisión de las nuevas placas con las placas de Suramérica y del Caribe resultó en la intensificación en la formación de montañas en los Andes del norte.

La formación de montañas en esta región primero alcanzó su punto máximo en el Oligoceno tardío/principios del Mioceno (~ 23 Ma), a una edad que coincide con la diversificación de las primeras plantas modernas de montaña y géneros de animales. Sin embargo, los picos más intensos de formación de las montañas andinas siguió durante el Mioceno medio tardío ~12 Ma y el Plioceno temprano ~ 4,5 Ma (Mora *et al.* 2010). Reorganización de la placa en última instancia resultó en el cierre del istmo de Panamá durante el Plioceno a ~ 3,5Ma y llevó al Gran Intercambio Biótico Americano GIBA (Hoorn *et al.* 2010b).

Revisiones de la sincronización de la fecha de la orogenia de los Andes tropicales son proporcionadas, por ejemplo por Mora *et al.* (2010), Antonelli *et al.* (2009) y Gregory-Wodzicki (2000). Es evidente que gran parte del levantamiento es muy reciente, con las montañas teniendo sólo aproximadamente la mitad de su actual elevación de 10 Ma. En conjunto todos los datos indican que la alta elevación de los hábitats en los Andes tropicales, como bosque de niebla y páramo se originaron hace poco, a partir del Plioceno (Van der Hammen *et al.* 1973, tomado de Penington & Dick 2010).

La formación de montañas en los Andes genera carga tectónica y nuevo espacio de acomodación en las cuencas de antepaís adyacentes. Mientras que la formación de montañas avanzó y una altura crítica (~ 2.000 m) se superó y las precipitaciones aumentaron a lo largo del flanco oriental. Este acoplamiento de los procesos tectónicos y climáticos resultó en más erosión y abastecimiento de agua y sedimentos, y está de acuerdo con cambios en el registro sedimentario del antepaís andino y la Amazonia (Hoorn *et al.* 2010a y las referencia en él).

Paralelamente al intensificado levantamiento en los Andes, un humedal de gran cantidad de lagos y pantanos poco profundos evolucionaron en el oeste de la Amazonia (Hoorn *et al.* 2010a). Estos nuevos ambientes acuáticos del sistema de “Pebas” fueron colonizados por la rápida radiación de faunas endémicas de invertebrados compuestos de moluscos y ostrácodos (Wesselingh & Salo 2006). Este fue también el escenario para una diversa fauna de reptiles, incluyendo gaviales, caimanes y tortugas. Uno de los representantes más notables de esta fauna, ahora extinta, fue *Purussaurus*, el mayor caimán conocido que alcanzó cerca de 12 metros de longitud (Riff *et al.* 2010).

El humedal fragmentó los bosques tropicales preexistentes, sin embargo, un bosque diverso que ya se parecía a la selva moderna (en términos de composición de familias de plantas) se mantuvo en los márgenes de este nuevo sistema acuático (Hoorn 1993b, Pons & De Franceschi 2007). Aunque menor que en el Paleógeno, la diversidad de especies vegetales (lo que se indica por tipos de polen) alcanzó un máximo a 13 Ma, cerca del final del óptima climático del Mioceno medio (Hoorn *et al.* 2010b).

Taxones de ascendencia marina en el Mioceno (Lovejoy *et al.* 2006) o anterior (De Carvalho *et al.* 2004), como rayas Potamotrygonidae, prosperaron en los humedales de agua dulce del Amazonas. Los períodos con salinidades algo elevadas también son indicados por los foraminíferos bentónicos, percebes, moluscos marinos marginales, y el rastro geoquímico en las conchas de moluscos (Vonhof *et al.* 2003). Estos invertebrados marinos, sin embargo, fueron llegados en el Neógeno y desaparecieron con la retirada de las condiciones marinas marginales. Otros indicadores de la influencia marina en los humedales fueron dinoflagelados, polen de árboles de mangle, y ictiofósiles marinos. Reconstrucciones biogeográficas basadas en filogenias también encajan en este escenario (Santos *et al.* 2009, Antonelli *et al.*

2009, Lovejoy *et al.* 2006, Hoorn *et al.* 2010b para una revisión). A pesar de tal evidencia, el grado de influencia marina en la Amazonia está siendo objeto de debate (Latrubesse *et al.* 2010).

A finales del Mioceno medio (~ 12 Ma), más ampliamente y rápido se estimuló el crecimiento máximo topográfico en la formación de la montaña andina. Esto creó la incisión profunda del cañón y erosión en los Andes centrales y del norte, especialmente en las cordilleras Orientales y en los Andes venezolanos (Mora *et al.* 2010, Bermúdez *et al.* 2010), donde se desarrollaron megafanes aluviales (Horton *et al.* 2001, Uba *et al.* 2007). En ~ 10 Ma, coincidiendo con la caída global del nivel del mar y el enfriamiento del clima, los sedimentos andinos llegaron a la costa atlántica a través del sistema de drenaje del Amazonas y el río Amazonas pasó a ser plenamente establecido en ~7 Ma (Figueiredo *et al.* 2009, Figueiredo *et al.* 2010, Hoorn *et al.* 2010a para una revisión).

Mientras tanto, el humedal del Amazonas occidental pasó de ser lacustre a un sistema fluvial o fluvial-mareal (Latrubesse *et al.* 2010, Hovikoski *et al.* 2007, Hoorn *et al.* 2010a para una revisión), que se asemejaba a la del Pantanal de hoy en el sur de la Amazonia (Latrubesse *et al. op. cit.*). Este sistema llamado “Acre” albergaba una fauna acuática muy rica que incluía vertebrados gaviales de tamaño mega, caimanes y tortugas de cuello lateral desnudo (Riff *et al.* 2010), que con el tiempo disminuyó con la desaparición de megahumedales en el oeste de la Amazonía en ~7 Ma (Lundberg *et al.* 1998, Wesselingh & Salo 2006, Riff *et al.* 2010).

La Amazonía occidental a partir de entonces tenía las principales características geográficas del paisaje tal como lo conocemos hoy en día. Se había cambiado de un ahogamiento, relieve negativo en un relieve positivo cortado por un sistema fluvial cada vez más arraigado con elevada carga de sedimentos. Por el Mioceno tardío, buenos nadadores como los proboscidos habían cruzado la vía marítima relativamente pequeña que se mantuvo entre Centroamérica y Suramérica, y fueron el centro de una gran ola de inmigración (Marshall & Cifelli 1990, MacFadden 2006, Hoorn *et al.* 2010a para una revisión).

Las escenas finales de esta historia se caracterizan por mayor levantamiento andino, el cierre del Istmo de Panamá (~ 3,5 Ma), las edades de hielo del Cuaternario (2,5 a 0,01 Ma), y la restricción de megaabánicos en la zona de cuenca de antepaís. Esto, junto con los procesos neotectónicos de las tierras amazónicas de poco relieve (Sena Costa 2001), provocó el levantamiento de los depósitos neógenos, el desarrollo de amplios sistemas fluviales de terraza, y los reajustes de los patrones de los ríos, y condujo al tipo de paisaje de mosaico actual (Toivonen *et al.* 2007). Las aceleradas fases del levantamiento durante los últimos 10 Ma fomentó radiaciones espectaculares de las plantas de tierras altas o montaña como altramuces o lupinos (Hughes & Eastwood 2006), así como tangaras, abejorros y algunos roedores. Esta fue también una época

de gran migración, cuando tanto la Amazonia y los nuevos hábitats montanos de los Andes fueron colonizados por los taxones de origen norteamericano durante el gran intercambio biótico americano (GABI) (Marshall & Cifelli 1990, Hoorn *et al.* 2010b para una revisión).

El origen de los Andes colombianos y las cuencas sedimentarias se relacionan con la interacción entre la compresión de la Placa Suramericana y placas oceánicas circundantes del Caribe y de Nazca del Cretácico tardío al Cenozoico (Fig.Cap.3: 1B). En la actualidad, las placas Nazca y Caribe se están moviendo hacia el este y sureste, respectivamente, con respecto a América del Sur. Además, la región andina se divide en bloques tectónicos separados por fallas activas transpresionales (Gómez *et al.* 2007).

La sorprendente Cordillera Central de Colombia es un elemento tectónico importante en el noroeste de América del Sur que está flanqueada por dos sistemas de cuencas sedimentarias. Hacia el este, un retro-arco de las cuencas del sistema antepaís (“*foreland-basin*”) se extiende desde la cuenca del valle medio del Magdalena a la cuenca de los Llanos a través de la región ya levantada de la Cordillera Oriental. La trinchera marginal a lo largo del lado occidental de la Cordillera Central se convirtió en las cuencas antearco (“*forearc*”) y franja de acreción de los cinturones plegados en la cuenca baja del valle del Magdalena y el mar Caribe (Gómez *et al.* 2007).

Los Andes colombianos, al norte de la latitud 2°N, se dividen en tres categorías: un arco de acreción (Cordillera Occidental) y el antiguo y moderno cinturón plegable de empuje (“*fold-thrust*”) Cordilleras Central y Oriental (Cooper *et al.* 1995). El graben Cauca-Patía separa las cordilleras Occidental y Central, y el valle del Magdalena separa las Cordilleras Central y Oriental. La moderna cuenca antepaís (cuenca de los Llanos Orientales) está situada al este de la Cordillera Oriental (Figs.Cap.2: 3 & 2: 4).

La Cordillera de los Andes se extiende por 5.000 kilómetros a lo largo de la costa occidental de América del Sur, alcanzando su mayor anchura de unos 700 km en los Andes centrales de Bolivia. El estilo tectónico del Orogeno varía de manera significativa tanto a lo largo como de un lado al otro. Hoy en día, los Andes constituyen una importante barrera topográfica de la circulación atmosférica en Suramérica y separan las tierras bajas y húmedas en el este del margen árido del Pacífico en el oeste (Bookhagen & Strecker 2008).

Cuencas sedimentarias neógenas neotropicales de Suramérica

Las tierras altas cristalinas que constituyen el Cratón Amazónico formaron el principal motor y fuente de aporte de sedimentos de los sistemas fluviales durante la mayor parte de la historia geológica de Suramérica. A pesar de esto, muy poco se sabe acerca de la naturaleza de estos sistemas reposicionales y sus implicaciones para la paleogeografía. Esto se debe principalmente a la dificultad de acceso del terreno

amazónico y la falta de control estratigráfico. Una complicación adicional es que la Amazonia es compartida por varios países y la continuidad de las características geológicas existentes entre los países no siempre está clara (Hoorn et al. 2010c).

Las cuencas ubicadas a lo largo de la corriente principal del Amazonas entre los escudos de Guyana y Brasil, es decir: Amazonas, Solinões, Medio Amazonas, bajo Amazonas y Marajó, son cuencas intracratónicas, delimitadas por escudos y arcos estructurales. Las cuencas del valle del Magdalena, del Valle Interandino en Ecuador, y del Altiplano de Perú y Bolivia, son cuencas intermontanas situadas entre las principales cordilleras andinas. Cada una de estas cuencas contienen pequeñas subcuencas que se formaron por una variedad de procesos de extensión, compresión y desgarre.

El ajuste de las placas tectónicas de América del Sur no ha cambiado fundamentalmente desde la apertura del Atlántico Sur en el Cretáceo inferior (Albiano). Desde entonces, el continente ha estado más o menos en un estado de compresión EW, atribuido al empuje de la cordillera del Atlántico, la altura del Pacífico oriental y por la tracción de la losa de la margen occidental andina (Cobbold *et al.* 1996, tomado de Lundberg *et al.* 1998).

Contexto paleogeográfico y drenaje. La cronología a continuación es una actualización y un perfil basado principalmente en el trabajo de Lundberg *et al.* (1998), y en la síntesis actualizada de la Amazonia publicada por Wesselingh *et al.* (2010). Mayores detalles y referencias principales de la literatura se encuentran en el trabajo de Lundberg *et al.* op. cit.), así como en los diferentes capítulos del libro Amazonia... (Hoorn & Wesselingh 2010), que nos permite esbozar un esquema de la evolución de los paisajes y biotas amazónicas.

Del Cretáceo al Eoceno temprano (83-43 Ma): Los escenarios marinos desaparecen, dominan los sistemas de ríos cratónicos

Durante el Cretáceo superior, la Amazonia occidental fue una cuenca retroarco que sufrió predominantemente configuraciones marinas con un discontinuo arco de isla protoandino situado al oeste.

Una divisoria principal de aguas se ubicó inicialmente en el extremo oriental del moderna valle del Amazonas -el denominado alto Gurupá (Figueiredo *et al.* 2004, Hoorn *et al.* 2010), dividiendo cortos sistemas de drenaje hacia el este de la corriente precursora transcontinental este-oeste del sistema del Amazonas. La divisoria de aguas se desplazó hacia el oeste hasta el alto Monte Alegre, también en la Amazonia oriental, durante el Cretácico superior (Figueiredo *et al.* 2004, Hoorn *et al.* 2010b).

Los mayores sistemas fluviales amazónicos, probablemente desembocaban en el mar en las actuales cuencas subandinas de Perú y Ecuador.

Desde el Cretácico tardío hasta el Eoceno temprano, el arco isla andino se convirtió en un levantamiento característico más permanente y los entornos marinos se retiraron hacia el norte. La transformación acompañante de la cuenca de retroarco en las cuencas subandinas antepaís fue completada por el Paleoceno tardío (alrededor de 59 Ma). Una incursión marina generalizada, pero de corta duración, cubría la mayor parte de la cuenca antepaís durante el Paleoceno tardío temprano (~ 60-61 Ma). La recién formada cuenca de la zona antepaís consolidó un sistema fluvial importante sur-norte que tenía su cabecera en el centro de Argentina. El sistema del río corrió todo el camino hasta el norte de Colombia y Venezuela occidental. Una regresión completa de las aguas marinas del centro y norte de los Andes se produjo hace ~59 Ma. La primera evidencia de tectonismo en el arco magmático andino que conlleva al importante levantamiento de la Cordillera Central de Colombia y el desarrollo de una cuenca antepaís hacia el este se presenta en el Paleoceno (Guerrero & Sarmiento 1996).

Importantes faunas de peces de agua dulce en el intervalo 60-58 Ma son las de Tiupampa en Bolivia (Gayet 1991) de la parte media de la formación Santa Lucía media (59 Ma) y *Corydoras revelatus* (Reis 1998, Lundberg 1998) de la formación Maíz Gordo (58,5-58,2 Ma) del noroeste de Argentina (Marshall *et al.* 1997, Sempere *et al.* 1997). Estas dos faunas estaban en las cabeceras del sistema paleo-Amazonas-Orinoco.

Los escenarios marinos en parte de este período Cretácico han producido una variedad de estratos marinos fosilíferos que se encuentran hoy en día ubicados en las zonas andinas y subandinas. En el Cretáceo medio las floras amazónicas no fueron dominadas por taxones de angiospermas, mientras que en las selvas del Paleoceno dominaron las angiospermas y estas ya estaban pobladas por familias de plantas que son dominantes en la moderna selva tropical amazónica (Jaramillo *et al.* 2010). Las angiospermas dominaron los bosque de baja diversidad desarrollados en el norte de las áreas andinas durante el Paleoceno (Burnham & Johnson 2004, Jaramillo *et al.* 2006). Durante el Paleoceno tardío, las selvas se diversificaron, pero casi de inmediato sufrieron una caída importante en la diversidad. Durante el Eoceno temprano, la diversidad de la selva tropical amazónica aumenta y alcanzó los niveles de riqueza de especies que son mayores que los de hoy. Entre 56 y 59 Ma, una conexión terrestre o arco isla muy estrecho existía entre el Norte y Suramérica, lo que facilita la dispersión de taxones boreotropicales/holárticos dentro y fuera de Suramérica tropical (Iturralde-Vinent & Macphée 1999, cita de Wesselingh *et al.* 2010).

Foraminíferos planctónicos y el polen en la base de la formación Guaduas cerca de Bogotá registra una transgresión marina de fecha intermedia a finales del

Maastrichtiano temprano (Sarmiento 1992, Martínez 1995). Del mismo modo, las unidades correlativas de la parte inferior de las formaciones Guaduas, Umir y Cimarrona, cerca de Honda, contienen foraminíferos planctónicos de la edad media y tardía del Maastrichtiano (Tchegliakova 1996). Máxima inundación se logró en los Andes Centrales entre 71,5-70 Ma (Sempere *et al.* 1997, citado por Lundberg 1998). Por lo tanto, la inundación marina de la base de la formación Guaduas se correlacionaría con la inundación máxima de los Andes centrales de Bolivia ~74 Ma.

Lundberg *et al.* (1998), menciona que se pensó durante mucho tiempo (*e. g.* Katzer 1903, Haseman 1912) que un “proto-Amazonas”, llamado “*Sanozama*”, o Amazonas deletreado al revés (Almeida 1974, o Solinões (Bemerguy & Sena Costa 1991), drenaba hacia el oeste de una montaña en algún lugar entre Manaus (Arco Purús) y Óbidos (Arco Monte Alegre). Del mismo modo debió haber algún drenaje de la Amazonia oriental en la ampliación del Atlántico (Irion *et al.* 1995). Por lo tanto, el oeste y este de la Amazonia se encontraban en sistemas de drenaje separados. Esta situación se mantuvo hasta finales del Mioceno (8 Ma), cuando el drenaje transcontinental de oeste a este actual fue establecido.

El Portal de Marañón (Paso de Guayaquil o Portal Andino) fue propuesto por Katzer (1903) ser el sitio donde el río “*Sanozama*” desembocaba en el Pacífico (Lundberg *et al.* 1998). Este portal se presume haber existido desde el Cretáceo tardío hasta el Mioceno medio, y permitió el ingreso de aguas marinas en el Amazonas occidental (Harrington 1962, Grabert 1983). Este paso explicaría la presencia de *Foraminifera* en el Eoceno tardío-Oligoceno temprano en la formación Pozo en el este de Ecuador y de Perú. El Portal de Marañón ha sido sugerido como el sitio por donde especies marinas (*e. g.* rayas, manatíes, delfines) entraron al mar epicontinental y dieron origen a formas de agua dulce (*e. g.* Brooks *et al.* 1981, Doming 1982, citados por Lundberg 1998). Estudios posteriores filogenéticos y biogeográficos de las rayas (Lovejoy 1996), contradice este punto de vista y apunta hacia una relación con el Caribe de este grupo de peces.

Lundberg *et al.* (1998) consideran que los sistemas fluviales establecidos a este momento (67-61 Ma) pueden ser considerados como el ancestro de la zona occidental del Amazonas-Orinoco (además del Magdalena y quizá Maracaibo) y los sistemas del Paraná. El flujo norte “Paleo-Amazonas-Orinoco” en este momento tenía una cuenca más grande y pudo haber sido del 25% mayor que el presente sistema del Amazonas. De ~ 67 a ~ 8 Ma, éste era el patrón dominante de los sistemas de drenaje más grandes de Suramérica.

Eoceno medio-Oligoceno temprano (43-34 Ma): cierre andino y episódicas intrusiones marinas al oeste de Amazonia

Durante este intervalo de tiempo, el sistema fluvial con rumbo sur a norte ubicado en las cuencas andinas antepaís dominó gran parte del norte de Suramérica. Los sistemas fluviales situados más al sur fueron secuestrados durante este período, y la gran división continental Amazonia y Paraná cambió hacia el norte de la actual Argentina a Bolivia. El desfase entre los ríos corriendo de la Amazonia oriental y occidental, posiblemente todavía se encontraba en el alto Monte Alegre en la Amazonia oriental. Durante este tiempo, las tierras bajas del noroeste del Amazonas fueron invadidas por el mar, desarrollando grandes ensenadas marinas parcialmente salobres (Lundberg *et al.* 1998 y referencias citadas allí; Santos *et al.*

2008). Las incursiones marinas fueron episódicas, y estas tierras bajas del oeste también fueron ocupadas por ambientes continentales y de agua dulce. Áreas del escudo fueron características positivas del paisaje y experimentaron climas tropicales húmedos, lo que resulta en el desarrollo de profundos suelos lateríticos (Théveniaut & Freyssinet 2002).

Durante el Eoceno tardío, la diversidad en las selvas de la zona norte andina disminuye (Jaramillo *et al.* 2006). Una caída importante en la diversidad se produjo alrededor del límite Eoceno-Oligoceno, coincidiendo con un evento mayor de enfriamiento global (Zachos *et al.* 2001).

Oligoceno (34-24 Ma): Ríos principales subandinos y erosión en las áreas de escudos

El Amazonas fue sobre todo parte del drenaje del río con rumbo sur a norte. En su margen occidental, afluentes de agua blanca drenan los emergentes Andes transportando grandes cantidades de sedimentos. En el lado este, ríos cratónicos y de tierras bajas fluyen en el sistema fluvial principal de sur a norte. Aunque la fecha exacta es incierta, la divisoria principal de aguas de los ríos Amazónicos que fluyen entre el este y oeste pueden haber cambiado del alto de Monte Alegre en la Amazonia oriental al Arco de Purús en la Amazonia central durante el Oligoceno. En la cuenca de los Llanos y el occidente de Venezuela este sistema de río desembocaba en la ensenada marina Carboneras-Roblecito. La divisoria de aguas con el sistema del Paraná al sur se encuentra en el contrafuerte Chapare en el centroeste de Bolivia (Lundberg *et al.* 1998). La elevación mayor se produjo en los Andes centrales, así como en los Andes del norte (*e. g.* Garziona *et al.* 2008, Parra *et al.* 2009). En la Cordillera Oriental en Colombia, por ejemplo, el levantamiento se ha registrado alrededor de 30 Ma (Parra *et al.*, *op. cit.*). En las zonas de escudos continuó la formación de suelos

lateríticos, pero el Oligoceno es también un período en que parte de la cubierta de sedimentos meteorizados fue intensamente despojada (Theveniaut & Freyssinet 2002, cita Wesselingh *et al.* 2010). Este período de levantamiento continental puede ser posiblemente relacionado con la ruptura de la placa Farallón.

Una fase orogénica importante a lo largo de gran parte de la Cordillera de los Andes se inició a ~30 Ma (*e. g.* Sempere *et al.* 1990, Marocco *et al.* 1995). Aunque la tectónica de compresión había construido una baja elevación o protocordillera desde ~90 Ma en el Cretácico medio a lo largo del margen occidental de Suramérica, el primer episodio significativo de compresión tectosedimentaria a lo largo de gran parte de los Andes se desarrolló a finales del Oligoceno tardío y principios del Mioceno (30-20 Ma). Los efectos de este episodio, incluyendo levantamientos, se conocen desde el centro de Chile hasta Colombia (Sempere *et al.* 1990, 1994). La parte oriental de los Andes de Mérida de Venezuela también empezó el levantamiento en el Oligoceno tardío, mientras que las partes central y occidental se levantaron durante el Mioceno (Hoorn *et al.* 1995).

Los datos geológicos de los Andes Centrales sugieren un evento significativo en el desarrollo del sistema de los ríos, cuando el límite entre el Amazonas y el Paraná cambió hacia el norte, y el Paraná captaba aguas de las cabeceras del sistema paleo-Amazonas-Orinoco. Las Sierras Pampeanas perdieron su influencia como barrera entre los sistemas del Amazonas y Paraná, mientras que el arco Michicola comenzó a adquirir influencia como una nueva barrera. Esto se relaciona con una propagación hacia el este de la parte frontal de empuje Andino y la formación del Orocline boliviano como la principal característica geológica que define el límite occidental de nuestros días entre el Amazonas y los sistemas de Paraná.

Este intervalo de tiempo en los Andes Centrales está representado en parte por las formaciones Mondragón y Bolívar del centro-oeste de Bolivia. Los datos de paleocorrientes de estos depósitos de cuenca antepaís sugieren que la cuenca estaba sin rellenar y drenando axialmente hacia el sur (Sempere *et al.* 1997). Estos datos son de especial importancia ya que los datos de paleocorrientes de las unidades de roca más antiguas en la misma zona (es decir, 73-55 Ma) muestran el drenaje principal de N-NW (Sempere *et al.* op. cit.). Este cambio en la dirección de las paleocorrientes se relaciona aparentemente con un evento tectónico del Eoceno que dio lugar a la flexión del eje NS de los Andes centrales – Orocline de Bolivia (Butler *et al.* 1995, Lamb & Hoke 1997).

Durante al menos parte de este intervalo de tiempo, gran parte del ante país andino peruano y ecuatoriano fueron ocupados por lagos de aguas marinas marginales (“Lago Pozo”). La Formación Pozo (finales del Eoceno y principios del Oligoceno) en el este de Perú consta de areniscas y tobas que están cubiertas con lutitas delgadas

atribuidas a incursión marina (Williams 1949). Depósitos equivalentes en el este de Ecuador en la formación Chalcana (Tschopp 1953) contienen unas pocas especies de foraminíferos marinos marginales, como *Ammobaculites* y *Ammonia*. Estos foraminíferos se correlacionan con especies similares de los depósitos en las cuencas del Putumayo y Llanos al norte en Colombia (Miller & Etayo-Serna 1972). Esto sugiere que la influencia marina alcanzó el este de Ecuador y Perú, desde el norte.

Marshall y Sempere (1993), reportan levantamientos de los Andes Centrales que podrían haber alcanzado los 3.000 metros durante este intervalo de tiempo (30-20 Ma). Cuencas intermontanas se extendieron desde Colombia hasta el centro de Chile. Como la acometida se propagó de manera significativa hacia el este, el borde occidental de la antes baja elevación de la cuenca antepaís fue tomada en sitios y se incorpora en los Andes, es decir el altiplano de la cuenca que contiene el Lago Titicaca, y la cuenca del valle interandino ecuatoriano de Cuenca.

Los ríos que drenan la zona occidental del Escudo Guyanés fluían hacia el noroeste hacia las cuencas antepaís y los Llanos. Durante este tiempo, la unidad de arena Maríname fue depositada en la Amazonia colombiana. En este depósito fluvial sobre todo, la presencia de lignitos que contienen polen de los manglares, indica que la influencia del mar debe haber alcanzado brevemente el noroeste de la Amazonia a finales de los primeros tiempos del Mioceno (Hoorn 1994b, cita Lundberg *et al* 1998).

En la Amazonia occidental, el régimen del clima era probablemente más estacional que en la actualidad, con una estación seca más prolongada (Wesselingh *et al.* 2006b). La diversidad de los bosques tropicales en el norte de los Andes fue baja (Jaramillo *et al.* 2006). El registro fósil del Oligoceno en la Amazonia es muy escaso, pero incluye roedores, marsupiales y notoungulados (Negri *et al.* 2010, Antonelli *et al.* 2010). Ello permite solo conocimientos limitados en la flora y fauna durante ese período.

Mioceno temprano-medio (24-11 Ma): Pebas, megahumedales y establecimiento de bosques tropicales modernos

Durante el Mioceno temprano-medio, el levantamiento de los Andes continúa y el continente suramericano desvía hacia el norte varios grados (Pardo-Casas & Molnar 1987, según Wesselingh *et al.* 2010).

Los megahumedales Pebas (Hoorn *et al.* 1995, Hoorn *et al.* 2010b) se extienden desde las cuencas subandinas del norte hacia el este, y ocupan parte de la Amazonia occidental durante el Mioceno inferior y la mayoría del Mioceno medio. En su punto máximo esta vasta red de lagos y pantanos cubrían un área de más de un millón de km². Los hábitats acuáticos eran más o menos continuos, pero su configuración debe haber cambiado con los cambios de nivel de base. Hacia el norte, el sistema

Pebas estuvo abierto a ajustes marinos. Varios episodios de mayor influencia del mar se encuentran en depósitos del Mioceno en la cuenca de los Llanos de Colombia (Bayona *et al.* 2007, 2008, cita Wesselingh *et al.* 2010), lo que probablemente puede ser paralelo con los episodios de incremento de la influencia del mar en el sistema de Pebas. Desde el oeste, el sistema de Pebas fue alimentado por ríos de curso corto que drenaban de los emergentes Andes. Gran parte de los productos de erosión de estos ríos fueron depositados en una estrecha franja en el lado oeste del sistema del lago Pebas (Rodaz *et al.* 2010). En el segmento boliviano-peruano, el levantamiento avanza hacia el norte. Más al norte, la elevación más importante tuvo lugar en la Cordillera Central colombiana y zonas de la Cordillera Oriental y los Andes venezolanos.

La ensenada marina de Roblecito ha desaparecido y los corredores de las tierras bajas entre la cuenca de los Llanos y el Caribe se desplazó hacia la cuenca este de Venezuela (Wesselingh & Macsotay 2006). Conexiones acuáticas directas entre la cuenca de los Llanos y la cuenca de Falcón también persistieron. Los ríos que drenaban tierras bajas de la Amazonia central y las áreas adyacentes del escudo al oeste del arco de Purús fluían al sistema de Pebas. La gran divisoria de aguas entre el este y oeste de la Amazonia se encuentra en el arco de Purús en Brasil. Las tierras bajas de la Amazonia al este de los humedales Pebas eran un paisaje cratónica fluvial con suelos pobres y muy lixiviados.

Reorganización tectónicamente controlada de drenajes de gran importancia biogeográfica ocurrió en Colombia, Bolivia y sur de Brasil. Estratos del Mioceno conocidos como Pebas y/o formaciones Solimões, en adelante descritas como Formación Pebas (Wesselingh *et al.* 2006a) que afloran a lo largo de los ríos en la Amazonia del noreste de Perú, sureste de Colombia y la zona fronteriza adyacente de Brasil, son conocidos por su rica fauna fósil (Nuttall 1990, Wesselingh *et al.* 2002). En la Formación Pebas, Lundberg *et al.* (1998) citan faunas de invertebrados acuáticos de bivalvos (Corbulidae), gastrópodos (Hydrobidae), ostrácodos (Cyprididae y Cytherididae). Wesselingh *et al.* (op. cit.), reportan moluscos caracterizadas por especies endémicas de Corbulidae y C_2 ochliopidae, en estratos tipo Pebas que cubren un área de más de un millón de km² en Colombia, Perú, Ecuador y la Amazonia brasileña (Wesselingh *et al.*, op. cit.). El marco estratigráfico de la Formación Pebas se ha basado en zonas de polen de mangle que se correlacionan con las sucesiones marinas en el Caribe (Hoorn 1993, 1994b). Afloramientos de la formación Pebas en la Amazonia colombiana y peruana fueron atribuidos por Hoorn (1994b) en tres zonas de polen que cubren un intervalo entre el Mioceno temprano-tardío y finales del Mioceno temprano. Wesselingh *et al.* (2006a), arguyen que la relación de la formación Pebas con subyacentes y suprayacentes unidades geológicas está mal definida (*e. g.* Hoorn 1993, Wesselingh *et al.* 2006b), aunque la formación en sí mismo es muy característica, con predominio de limolitas y lutitas fosilíferas azules, y lignitos.

Una biozona basada en moluscos se propone para los depósitos del Mioceno de la Amazonia occidental (Perú, Colombia y Brasil), comúnmente conocida como la formación Pebas (Wesselingh *et al.* 2006a). La nueva zonificación refina las zonificaciones existentes de polen y proporciona una clave para la rápida evaluación de la posición estratigráfica de los depósitos neógenos en el campo. La distribución regional de las doce zonas de moluscos revela una gran estructura, el *anteclise* Iquitos-Araracuara. En base a este trabajo Wesselingh *et al.* (2006a) proponen un marco bioestratigráfico para los depósitos del Mioceno de la Amazonia occidental, incluyendo los depósitos fosilíferos de las cuencas adyacentes (Putumayo, Los Llanos y las cuencas del Magdalena en Colombia).

La fauna de La Cira, que se encuentra en las formaciones La Cira y Santa Teresa en la zona occidental de las estribaciones de la Cordillera Oriental, así como en la formación León de la cuenca de los Llanos, esta última ofreciendo las faunas más jóvenes, contiene las más antiguas apariciones de *Pachydon* y *Dyris* en América del Sur. Formaciones fosilíferas más antiguas en la cuenca del Magdalena, como los lechos de La Mugrosa del Oligoceno y Los Corros del Eoceno, carecen de especies de *Pachydon* y *Dyris* (Nuttall 1990, en Wesselingh *et al.* 2006a). Por tanto, se asume que la radiación de Pebas se inició con las faunas La Cira/Santa Teresa (Wesselingh & Macsotay 2006).

El sistema Pebas debió haber terminado con el establecimiento del sistema moderno del Amazonas hace unos 8 millones de años (Hoorn *et al.* 1995, Dobson *et al.* 1997, 2001, Harris & Mix 2002, según Wesselingh *et al.* 2006a). Sin embargo, parece que la fauna de las Pebas ya se había reemplazado por faunas fluviales en la Amazonia occidental hace alrededor de 9 Ma (Wesselingh *et al.* 2006c).

Monsch (1998), había presentado nuevas evidencias que indican la influencia marina durante el Mioceno en la cuenca del noroeste de la Amazonia, siendo el primer estudio importante de la ictiofauna de esta zona del Mioceno. Restos fósiles de taxones de peces marinos como Dasyatoidea, Myliobatoidea y de agua dulce como Characiformes, Siluriformes y Sciaenidae fueron encontrados. Un hallazgo conspicuo fue los dos dientes faríngeos de *Stephanodus minimus*, una especie que hasta entonces sólo había sido encontrada en los sedimentos del Cretácico tardío. Los restos de peces de agua dulce, salobre y taxones marinos están depositados juntos en toda la zona. Se cree que esto está relacionado con las influencias marinas durante el Mioceno. Estos hallazgos concuerdan con estudios anteriores que sugieren que episodios de influencia marina, que muy probablemente se prolongaron hasta el Mioceno superior, y discrepan con estudios que sugieren una conexión entre el Atlántico y el Mar Caribe a lo largo del continente suramericano. Las ictiofaunas también indican un clima cálido, así como aguas poco profundas y posiblemente torrenciales. Por el lado del agua dulce, el área de Pebas fue alimentada tanto por ríos andinos como del drenaje

del Escudo. Estudios geoquímicos en fósiles de sedimentos de conchas de moluscos indican un predominio de aporte andino (Kronberg *et al.* 1989, Vohnhof *et al.* 1998).

La zona de la actual cuenca del valle del Magdalena estaba dominada por un sinuoso a trezado sistema fluvial con una dirección de transporte E-SE (*e. g.* Guerrero 1997, Hoorn *et al.* 1995). Este sistema drenaba en la cuenca de los Llanos que en ese momento estaba ocupada o influida por un ambiente marino (Formación León: Cooper *et al.* 1995). En la edad media del Mioceno (13,5-11,5 Ma), la fauna acuática de la Venta en el presente valle del Magdalena de Colombia, documenta un gran sistema fluvial que contiene numerosos peces, con parientes de géneros que hoy viven en el Amazonas y el Orinoco -*Lepidosiren*, *Arapaima*, *Colossoma*, *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus* (Lundberg 1997). Coincidente o subsecuente a la posterior formación tectónica y el aislamiento del valle del Magdalena, cuando muchos elementos de su primera biota acuática fueron extirpados (Lundberg *op. cit.*).

Entre 12,9 y 11,8 Ma, la Cordillera Oriental de Colombia comenzó a desarrollarse. En este momento, un sistema de meandros fluviales continuó en la región del Magdalena con el flujo N-NE, además de una dirección predominante del flujo hacia E-SE. Los principales ríos y lagos interconectados de las cuencas antepaís en la cuenca antepaís (“*foreland basin*”) andina sin rellenarse, continuaron drenando el actual oeste de la cuenca del Amazonas, parte occidental de la actual cuenca del Orinoco y el presente valle del Magdalena en el Caribe en las cuencas del área de Maracaibo y Falcón (*e. g.* Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Gamero 1996, Guerrero 1997). La cuenca de este sistema se extendió al sur hasta las cuencas de Madre de Dios-Beni del noreste de Bolivia. Restringidas transgresiones marinas entraron en las cuencas de Maracaibo, Llanos y el oriente de Venezuela (Orinoco oriental), Marajó (Amazonas oriental), y nororiente del estado de Pará (Arai *et al.* 1989, Rossetti *et al.* 1988, 1990; citas en Lundberg *et al.* 1998).

En la esquina noroccidental de Suramérica, el comienzo (16,1-15,1 Ma) y el levantamiento acelerado (12,9-11,8 Ma) del Istmo de Panamá durante el Mioceno medio (Duque 1990b) proporcionó nuevas tierras elevadas y unió áreas de terrenos que presumiblemente habrían adquirido biotas acuáticas, incluyendo peces que se dispersaron de ríos mayores del este de los Andes occidentales y más allá. Según Duque (1990b), el bloque Chocó, incluyendo los principales valles de los ríos San Juan y Atrato, fue añadido a la esquina noroeste de Suramérica durante y después del Mioceno medio.

A 11,8 Ma, las direcciones de las paleocorrientes en el valle del Magdalena cambiaron hacia el oeste en un sinuoso sistema fluvial de anastomosis (Guerrero 1993, 1997; cita en Lundberg 1998). Este cambio indica la existencia de una importante nueva área fuente de sedimentos hacia el este, conformando el aspecto de la Cordillera Oriental de Colombia y Venezuela como una serie continua. Esta nueva cordillera era

lo suficientemente alta para dividir permanentemente la antigua cuenca antepaís en las cuencas del Magdalena y Llanos (Guerrero 1993, 1997; Hoorn *et al.* 1995). Estas antiguas reliquias del moderno río Magdalena fueron depositadas al mismo tiempo cuando el episodio de actividad volcánica y el levantamiento de la Cordillera Central y la Cordillera Oriental (*e.g.* Guerrero 1997). Al mismo tiempo la influencia marina se retiró de la cuenca de los Llanos, que después ~10,5 Ma se convirtió en su totalidad en cuenca fluvial (Cooper *et al.* 1995).

El registro climático (Vonhof & Kaandorp 2010), indica que las tierras bajas de la Amazonia experimentaron climas húmedo-tropicales similares a los del presente. El ciclo hidrológico del Amazonas ya estaba en su lugar. Al norte (Llanos y regiones del Magdalena en Colombia) y el sur (Chaco en Bolivia), las condiciones eran más estacionales, al igual que en la actualidad. Los humedales de la Amazonia occidental fueron rodeados por bosques tropicales (Hoorn 1994c). Estos bosques, probablemente cubrieron totalmente las tierras bajas de la Amazonia, incluyendo el este de la Amazonia (Jaramillo *et al.* 2010). Los niveles de diversidad, provisionalmente reconstruidos a partir de registros de polen, son comparables con los registros del Cuaternario, y en algunos niveles estratigráficos son aún más diversos (Jaramillo *et al.* op. cit.).

Los ecosistemas acuáticos de la Amazonia occidental hospedaron una gran variedad de la fauna acuática que incluía diversos cocodrilos, tortugas y faunas de peces, así como en su mayoría faunas endémicas de moluscos y ostrácodos. En los bosques adyacentes una comunidad diversa de mamíferos estuvo presente. Los humedales fueron bordeados por extensos aguajales dominados por palmas semejantes a *Mauritia*. Durante el Mioceno, rayas Potamotrygonidae evolucionaron a partir de ancestros marinos en los sistemas de agua dulce del Amazonas (Lovejoy *et al.* 1998).

Mioceno superior (11-7 Ma): El Acre megahumedales y el corredor transcontinental acuático

Alrededor de 11 Ma el drenaje transcontinental fue establecido (Figueiredo *et al.* 2009). Hasta unos 7,5 Ma, la influencia marina llegó a la Amazonia occidental, casi con toda seguridad a través del valle principal del Amazonas. Sedimentos andinos fueron capturados en su mayoría en las cuencas antepaís, ocupadas por grandes paisajes fluviomareales denominados Acre megahumedales (Hoorn *et al.* 2010). Durante el Mioceno superior, el sistema del Orinoco se separó del sistema del Amazonas, y adicionalmente pequeños sistemas de drenaje de la zona andina se separaron de los sistemas del Orinoco y Amazonas. El levantamiento en los Andes centrales y del norte se aceleró, más notablemente en la Cordillera Oriental y los Andes venezolanos (Garziona *et al.* 2008, Mora *et al.* 2010).

Según Hubert y Renno (2006), las regresiones marinas y la dinámica andina de antepaís entre 10 y 8 Ma están asociadas con el establecimiento definitivo de la cuenca del Amazonas. La separación del Orinoco se produjo en el Arco del Vaupés entre 8 y 5 Ma (Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995). El avance final del río Amazonas hacia su curso moderno ocurrió con la elevación definitiva de la Cordillera Central Andina (Gregory-Wodzicky 2000), en relación al levantamiento del Arco de Purús (Lundberg *et al.* 1998). Al mismo tiempo, el levantamiento final del noroeste de los Andes llevó al establecimiento del Lago de Maracaibo (Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995).

El evento sobresaliente de este intervalo de tiempo fue la extensa transgresión marina en las cuencas bajas de Suramérica. A partir de ~11 Ma, la reanudación del movimiento casi perpendicular de la placa de Nazca contra el borde occidental de la Placa Suramericana, inició un episodio tectónico a lo largo de los Andes centrales de Bolivia (Marshall & Sempere 1993, Marshall *et al.* 1993, cita Lundberg 1998). El acortamiento de la corteza, por lo tanto levantamiento, como resultado de la carga tectónica en la zona de montaña y el hundimiento (reforzado por la sobrecarga de sedimentos) en la cuenca antepaís. El hundimiento flexional permitió el ingreso de las aguas marinas en el eje sin rellenar, que era, al menos en momentos y lugares, decenas de metros bajo el nivel del mar.

En el sur (Paraná) y norte (Pebas hasta los Llanos), partes de la cuenca antepaís andino, las primeras unidades que se depositaron en relación con este episodio tectosedimentario muestran evidencia de influjo marino. Esto es referenciado como: “Mar Paraná” o vía marítima, “Mar Pebas” o vía marítima. También ocurrieron transgresiones en las cuencas orientales de Venezuela (al este del Orinoco) y de Marajó (este de Amazonas). La vía marina del Paraná tuvo una conexión amplia con el Atlántico sur; la vía marítima de Pebas tenía una conexión restringida entre el Lago Pebas y el Caribe. No hay evidencia de una interconexión cruzando el continente entre Pebas-Paraná (Marshall & Lundberg 1996). Las cuencas fueron delimitadas al oeste por el empuje frontal del episodio tectónico andino Quechua y al este por los escudos guayanés y brasileño y asociados arcos estructurales. Como los Andes se construyeron progresivamente de oeste a este (Marshall & Sempere 1993), el oeste de los bordes de las cuencas Paraná y Pebas fueron deformados y levantados por el dinamismo de la deformación posterior.

El sistema Solimões/Pebas registra tanto las incursiones marinas como la entrada creciente de sedimentos de los ríos andinos, que conduce hacia el llenado excesivo de la cuenca antepaís en el oeste de la Amazonia. Los foraminíferos, percebes, polen de los manglares, taxones de gasterópodos marinos o de agua salobre, así como las pruebas de isótopos de estroncio y la sedimentología, indican ambientes costeros marinos con salinidades de alrededor de 6 ppm (Vanhof *et al.* 1998). Las influencias marinas

llegaron al Lago o desde el Caribe a través de la cuenca oriental de Venezuela sobre el borde occidental del Escudo Guyanés, o de la zona de Maracaibo o cuenca oriental de Venezuela a través de la cuenca de los Llanos. La “Unidad de Arena” del Mioceno Medio y Tardío del Apaporis de Hoorn (1994a), de la Amazonia colombiana, contiene depósitos fluviales del Escudo de Guayana y unos niveles ligníticos con fósiles de foraminíferos y abundante polen de la vegetación de manglares. Esto indica que las incursiones marinas no entraron en la Amazonia occidental exclusivamente a través de la zona del antepaís. El margen occidental del Lago Pebas se convirtió gradualmente en una llanura de inundación fluvial menor drenando del lado de los Andes.

Separación actual de aguas. Durante este último intervalo de tiempo se logra el patrón actual de divisorias de los sistemas fluviales y de drenaje en el Continente Sudamericano. Fluctuación del nivel del mar del Pleistoceno alteró hábitats en el curso inferior del Amazonas y tal vez otros ríos costeros y el enlace ístmico con Centroamérica se completó. Hacia el final del Mioceno (~8 Ma), la desembocadura de Maracaibo/Falcón del Orinoco fue cerrada por la elevación continua y la unión de las partes central y occidental de los Andes de Mérida, Sierra de Perijá y la Cordillera Oriental (Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995, Kulke 1995, Díaz de Gamero 1996). Los rangos de alturas actuales, se alcanzaron por nuevos levantamientos entre los 5 y 2 Ma (Wijmíng 1996, en Lundberg 1998). La divisoria de aguas que actualmente existe entre las cuencas del Amazonas y del Paraná (~20° S) es el punto más estrecho entre los Andes y el escudo brasileño.

Separación del bajo (este) y alto Amazonas (oeste) Amazonas. No hay evidencias geológicas de una conexión directa entre el océano Atlántico y la cuenca de Pebas del Mioceno. De hecho, Bemerguy y Sena Costa (1991) sugieren que el arco Purús era una barrera que separaba el drenaje oriental del occidental del Amazonas desde el Paleozoico tardío hasta el Mioceno tardío o Plioceno. Depósitos marinos del Mioceno se desconocen entre el oeste del arco Purús al oeste de Manaus (Bigarella 1973) y la extensión más occidental (~ 200 km tierra adentro) de la formación Pirabas en la desembocadura del Amazonas (Hoorn 1993).

Separación del Orinoco del este del Orinoco oeste. La cuenca oriental venezolana está delimitada al oeste por el arco El Baúl y su conexión con el Escudo de Guayana (Lorente 1986, cita Lundberg *et al.* 1998). Estudios palinológicos de sedimentos del Terciario superior a lo largo del flanco sur de la cuenca del Orinoco muestran condiciones marinas poco profundas con una fuerte influencia fluvial durante finales del Mioceno medio y principios del Mioceno tardío (Lorente 1986). Esta inundación marina no transgredió el arco El Baúl, al oeste de la cuenca. Lorente menciona grandes sistemas fluviales que drenaban el Escudo de Guayana, que estaban localizados en la parte sur y suroeste de la cuenca. La regresión durante el Mioceno tardío se produjo en dirección este.

Separación Orinoco -Amazonas. La divisoria actual entre las cuencas de los sistemas de ríos del alto Amazonas y alto Orinoco se produce en el Arco de Vaupés, que se extiende desde el oeste del Escudo Guyanés a las proximidades de la Serranía de la Macarena (*e. g.* Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Camero 1996). Este es el paso más estrecho entre los Andes y el Escudo Guyanés. La Macarena se desarrolló como una característica positiva como consecuencia del levantamiento de la Cordillera Oriental a mediados y finales del Mioceno. El basamento antepaís motivó el empuje de expansión desde el oeste empezando ~11 Ma, levantando las estructuras del Macizo de la Macarena y del Arco de Vaupés, lo acercó más a estas estructuras (Figs.Cap.2: 3 & 2: 4). Sobrellenado coetáneo del antepaís posteriormente dio lugar a una zona relativamente alta que es ahora la divisoria de aguas entre los sistemas del Amazonas y Orinoco. La divisoria entre los sistemas del Amazonas y el Orinoco es aún incompleta en el Escudo de Guayana, donde el río (caño) Casiquiare conecta la parte alta del río Orinoco con el Amazonas a través de las confluencias de los ríos Casiquiare-Guainía-Naquén/Isana-Vaupés (Figs.Cap.2: 5 & 2: 6). El río/caño Casiquiare es un apéndice del alto río Orinoco que confluye en la frontera Colombia-Venezuela con el río Guainía que nace en Colombia, que luego juntos reciben los ríos Naquén/Isana-Vaupés, que también nacen en territorios colombianos, y que a su vez forman las cabeceras del río Negro en el Brasil (Fig.Cap.2: 6). Con el emplazamiento de esta divisoria de aguas, el noroeste de la Amazonia se unió a la cuenca del Amazonas como se delimita en la actualidad.



Figura Cap.2: 5. Confluencia ríos Casiquiare-Guainía (Foto © <http://cemfa.usb.ve/> -Wikipedia la enciclopedia libre).



Figura.Cap.2: 6. Mapa de principales ríos de Colombia: Cortesía Shadowxfox (2009 – Wikipedia libre).

Los emplazamientos tectónicos de la cordillera Oriental y Andes de Venezuela fragmentó la amplia fauna del Neógeno amazónico y la aisló de las nacientes cuencas de drenaje del Magdalena y Maracaibo. En estas áreas, ahora periféricas a los grandes ríos de las tierras bajas cisandinas, hay casos bien conocidos de extirpación local del Mioceno tardío o del postmioceno de peces que aún prosperan en la Amazonia (Lundberg *et al.* 2010), y también en la cuenca del Orinoco.

Además, durante esta época las incursiones marinas terminaron en el sistema de Pebas y cuenca de los Llanos. Al mismo tiempo otro gran sistema fluvial se extendía con una importante salida de drenaje hacia el Caribe a través de las cuencas de Maracaibo y Falcón (*e. g.* Hoorn, 1993, Hoorn *et al* 1995, Díaz de Gamero 1994). Esta salida está documentada en la formación Urumaco del Mioceno tardío de la cuenca de Falcón occidental (*e. g.* Díaz de Gamero & Linares 1989, en Lundberg

et al. 1998), que se divide en tres componentes. Los dos componentes más bajos son depósitos marinos relacionados con las transgresiones de Pebas. La parte alta representa el delta de un río que ha dado estrictos taxones de peces de agua dulce, incluyendo uno de los grandes bagres de la familia Pimelodidae, originalmente asignado a la actual especie *Phractocephalus hemioliopterus* (Lundberg *et al.* 1988), y luego descrita como especie nueva †*Phractocephalus nassi* (Lundberg & Aguilera 2003), una matamata *Chelus* sp. (Sánchez-Villagra *et al.* 1995), taxones idénticos a los de los sistemas del Amazonas y Orinoco de hoy en día. La presencia de estos peces documenta una conexión directa con los sistemas del Orinoco y Amazonas en ese momento o justo antes.

Los emplazamientos tectónicos de la cordillera Oriental y Andes de Venezuela fragmentó la amplia fauna del Neógeno amazónico y la aisló de las nacientes de las cuencas de drenaje del Magdalena y Maracaibo. En estas áreas ahora periféricas a los grandes ríos de las tierras bajas cis-andinas hay casos bien conocidos de extirpación local del Mioceno tardío o del postmioceno de peces que aún prosperan en la Amazonia (Lundberg *et al.* 2010), y también en la cuenca del Orinoco. Además, ver contextos paleogeográficos y drenaje (Cap. 6, esta publicación).

Un período de drenaje endorreico pudo haber ocurrido en la cuenca andina antepaís en Colombia y Venezuela. Coetáneo llenado excesivo de esta cuenca resultó en desbordamiento y posterior rompimiento del arco El Baúl por el Orinoco occidental. Esto estableció el drenaje moderno transcontinental oeste-este del moderno Orinoco. A finales del Mioceno tardío se forma el delta del Orinoco en la cuenca de Maturín NE de Venezuela. Sobrellenado contemporáneo de la cuenca de antepaís andino en la Amazonia occidental resultó en un desbordamiento y el rompimiento posterior del arco de Purús (Bemerguy & Sena Costa 1991), o de otra división, entre el Oriente y la Amazonia occidental. Esto estableció el moderno drenaje transcontinental oeste-este del moderno Amazonas.

También se correlaciona con la evolución de la moderna vertiente Atlántica de oeste a este del Amazonas y Orinoco, la vertiente del Caribe en las áreas de Maracaibo/Falcón fue abandonada como una salida de gran tamaño, de ríos cargados de sedimentos.

Los límites occidentales de hoy en día entre los sistemas del Amazonas-Orinoco y Amazonas-Paraná se producen en los puntos más cercanos entre los Andes y el escudo Guayanés y de los Andes y el escudo del Brasil, respectivamente. También ellos corresponden con los arcos estructurales Vaupés y Michicola, respectivamente.

Reconstrucciones de vegetación a partir de escasos datos de polen del Acre, en el momento en que se encuentra en el borde sur de la región del Amazonas, indican que los bosques existían, pero que las hierbas (y por tanto, más paisajes abiertos) también existían (Latrubesse *et al.* 2007, Jaramillo *et al.* 2010). Los estudios filogenéticos

moleculares de plantas y tetrápodos (Antonelli 2008, Antonelli *et al.* 2010 y referencias en él; cita Wesselingh *et al.* 2010), indican una importante diversificación en la Amazonia durante el Mioceno superior que se extiende hasta el Plioceno. La diversificación parece estar ligada en parte al mayor levantamiento de las cordilleras del este del norte y Andes centrales (Gregory-Wodzicki 2000, Garziona *et al.* 2008), desde donde linajes recién formados de plantas dispersas en las tierras bajas se sometieron a radiaciones rápidas (Antonelli 2008).

Mioceno superior-Plioceno (7-2,5 Ma): inicio del sistema moderno del río Amazonas

Durante el Neógeno superior, el levantamiento de los Andes aumentó. En muchas áreas se alcanzaron altitudes similares a las de hoy en el Plioceno tardío (Garziona *et al.* 2008, Mora *et al.* 2008, Mora *et al.* 2010 y sus referencias). En el transcurso del Plioceno, el levantamiento en el oeste de zonas de tierras bajas, como la cresta de Fitzcarrald en el suroeste de Amazonas, causó compartimentación y afianzamiento de la red fluvial de la alta Amazonia. Durante este período, la biota acuática en los sistemas andinos y amazónicos se separa (Lovejoy *et al.* 2010).

Alrededor de 7,5 Ma las cuencas subandinas se llenan en exceso y la sedimentación se desplaza hacia el abanico submarino del Amazonas. La influencia marina había desaparecido de las tierras bajas de la Amazonia, y el sistema transcontinental del río Amazonas se convirtió en un sistema totalmente fluvial hecho y derecho. Toda la zona subandina se convirtió en el foco de gruesas acumulaciones de deposición clástica (fragmentos de rocas más antiguas) de grano grueso, parcialmente en los sistemas megafan, alimentada por el rápido surgimiento de los Andes (Mora *et al.* 2010, Wilkinson *et al.* 2010). Las primeras tierras bajas del sistema del río Amazonas pueden haber sido diferentes a las de hoy. En muchas zonas, los ríos eran menos arraigados en los valles, y los cursos pueden haber cambiado mucho. Áreas de escudos eran paisajes cratónicos estables, con la excepción del margen inferior occidental del escudo guayanés, que probablemente fue levantado poco a poco.

Condiciones climáticas ENSO se establecieron durante el Plioceno (Molnar & Cane 2007). Anomalías de precipitación asociadas con este fenómeno son desproporcionadamente responsables de la erosión y el transporte de sedimentos en el sistema del Amazonas (Booghagen & Strecker 2010). Durante el Plioceno, la cantidad de sedimentos andinos llegados al abanico submarino del Amazonas aumenta de manera espectacular (Figueiredo *et al.* 2009), provocando una rápida progradación a lo largo de la costa de Guyana. Casi no hay floras y faunas fósiles disponibles desde finales del Mioceno y el Plioceno en la Amazonia. De las regiones al sur de de la Amazonia sabemos que los primeros inmigrantes norteamericanos

relacionados con el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) comenzó a ocurrir alrededor de 6 Ma (Verzi & Montalvo 2008, según Wesselingh *et al.* 2010), antes del surgimiento final del puente terrestre de Panamá alrededor de 3,5 Ma (Briggs 1994, Molnar 2008; cita Wesselingh *et al.* 2010).

La ubicación y cierre del Istmo de Panamá fue una prolongada serie de sucesos que ocurrieron desde ~15 Ma cuando la Placa Suramericana comenzó a moverse en una dirección más hacia el noroeste y choca con América Central (*e. g.* Duque 1990b, Coates & Obando 1996, Collins 1996). La formación de la barrera marina total entre el Pacífico oriental y el Caribe ocurrió entre 3,1 y 2,8 Ma, pero con una posible ruptura menor durante el Plioceno tardío. La formación completa del puente de tierra con el inicio probable de las rutas de dispersión de agua dulce entre el noroeste de Suramérica y la baja Centroamérica tuvo lugar cerca de 2,5 Ma (Marshall & Sempere 1993). Tal vez los ejemplos más claros de las rutas potenciales de agua dulce, y que es apoyado por la fuerte similitud biótica, es entre los ríos Atrato y Tuyra en el contacto entre América del Sur y el Istmo (Lundberg *et al.* 1998).

Cuaternario: las épocas de hielo en la Amazonia (< 2,5 Ma)

Las oscilaciones climáticas del Cuaternario causaron cambios altitudinales en los biomas y comunidades cambiantes dentro de la selva (*vide* Behling *et al.* 2010 y referencias allí). Las principales características del paisaje en la Amazonia se establecieron a comienzos del Cuaternario. El río Amazonas se convirtió en la troncal cada vez más afianzada en los valles como consecuencia de la lenta elevación continental y la fuerte erosión (*vide* Irion & Kalliola 2010).

Durante cada ciclo glacial, las tierras de bajo relieve, la parte baja del sistema del Amazonas, incluyendo las partes bajas de los principales afluentes, por lo menos hasta el río Negro, experimentaron un ciclo de deposición de erosión desde sus cabeceras durante los glaciares de las partes bajas, la sumersión durante el ascenso de nivel del mar, y el relleno sedimentario durante las fluctuaciones interglaciares en las tierras altas o montañas, el llamado “*ciclo de Irion*” (Wesselingh & Hoorn 2009). Por lo menos un gran lago estrecho de agua dulce probablemente se formó desde la boca del Amazonas al oeste de Manaus (65° W) con una longitud de unos 2.500 km desde la desembocadura del río, y anchura no superior a 100 km (Irion *et al.* 1995). Sin embargo, al final de un período glacial importante, cuando el clima del planeta se calentó y el hielo glacial se derritió, el nivel del mar se elevó rebasando con agua dulce la parte baja del erosionado valle del Amazonas.

La erosión recurrente de los depósitos fluviales a lo largo principalmente del río Amazonas durante los bajos niveles de los glaciares, resultó en la deposición de grandes cantidades de sedimento en el abanico submarino del Amazonas y ha contribuido a

los márgenes de la Amazonia experimentar condiciones recurrentes más secas en la precesión de escalas de tiempo (c. 20 Ma, Behling *et al.* 2010). En las montañas de los Andes y la Guayana, comunidades vegetales se desplazan hacia arriba y hacia bajo de las pendientes, y con ello sus cambios en la composición (Hooghiemstra & van der Hammen 2004, Rull 2004 y sus referencias; citas en Wesselingh *et al.* 2010). Los bosques en las tierras bajas del este de la Amazonia a veces eran más abiertos, y las sabanas “edáficas” pueden haberse desarrollado en algunas regiones. Sin embargo, la mayor parte de la Selva tropical del Amazonas se mantuvo intacta (Maslin *et al.* 2005 cita en Wesselingh 2010; Behling *et al.* 2010). Durante el Cuaternario muchos conspicuos mamíferos suramericanos de gran tamaño se extinguieron, posiblemente como resultado de la llegada de inmigrantes norteamericanos, incluyendo, en última instancia, los seres humanos.

En el transcurso de los últimos seis siglos todo el ecosistema ha sido cada vez más amenazado. En la actualidad, grandes extensiones de bosques están siendo saqueados de modo insostenible de su valiosa madera. La vida animal en muchos lugares está siendo extinguida -los animales de valor económico por cazadores y sobrepesca indiscriminada y sin el debido control de los respectivos estados que la comparten, y grandes áreas están siendo convertidas en tierras agrícolas o de pastoreo. Los ecosistemas amazónicos se enfrentan a retos de una magnitud y tasa no vista a lo largo de toda su historia cenozoica.

CAPÍTULO 3
**CONFORMACIÓN DE LAS CUENCAS PRINCIPALES
HIDROGRÁFICAS DE COLOMBIA**

Los abundantes ríos de Suramérica, ríos que comienzan su viaje hacia el mar, en los Andes, de cascada sobre impresionantes cascadas, como los de la Amazonia colombiana (e.g. Caquetá, Apaporis, Vaupés, Inírida y el río Guaviare en la Orinoquia colombiana, serpentean a través de la selva casi impenetrable. Que en Colombia van a ser parte de las subcuencas altas afluentes de los tres ríos más grandes del mundo (Amazonas y Orinoco), que junto con el río Paraná son los tres ríos y cuencas más grandes de Suramérica que descargan en el Océano Atlántico un total de $269.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, o sea más del 25% de todas las aguas dulces superficiales de libre circulación de la Tierra (Allan 1995, Vari & Malabarba 1998). Sólo el río Amazonas ($214.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) es el mayor caudal de agua del mundo, y el río Orinoco ($33.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) es el tercer mayor caudal después de los ríos Amazonas y Congo.

Los principales sistemas de ríos de los trópicos, incluidos los prominentes ríos Amazonas, Congo, Orinoco, Nilo y Melcón, son de inmenso significado biológico no realizado. Debido a su estrecha relación con el crecimiento económico de las regiones que ocupan, estos ríos indudablemente están cambiando marcadamente durante las últimas décadas. Cualquier información que se pierda en la transición de estos sistemas a un estado postindustrial será una desventaja desafortunada para la investigación ecológica tropical y puede dificultar la gestión efectiva de los recursos asociados.

Tres grandes cuencas de agua dulce dominan el continente sudamericano: Amazonas, Orinoco y Paraná-Paraguay (también llamado La Plata), que en conjunto abarcan $11.300.000 \text{ km}^2$ y 3.599 especies de peces. La cuenca del Amazonas es la cuenca de agua dulce más grande y diversa del mundo. Tiene $7.130.000 \text{ km}^2$ y descarga $214.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en promedio (Goulding *et al.* 2003) al Océano Atlántico, con un 15-17% del total de agua de río en la Tierra. Este sistema drena territorios de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y tiene sus llanuras de inundación más espectaculares en Brasil.

Después de la separación de Suramérica de África en el Cretáceo superior (100 Ma), en la actual región andina de Colombia la única tierra emergida consistía en una extensa isla de poca altura, alargada en sentido norte sur, actual cordillera central,

Serranía de San Lucas, Sierra Nevada y el fragmento de corteza continental que subyace la Depresión Momposina. Esta isla alargada se extendía hasta Guayaquil (Ecuador) y estaba separada de la costa oriental del continente por una “cuenca marginal” o mar epicontinental que se abría al mar Caribe en donde hoy está el lago de Maracaibo (Venezuela). Los Llanos Orientales eran entonces una planicie costera a finales del Cretáceo, cuando la Cordillera de los Andes apenas comenzaba a emerger y el resto del continente era un inmenso peneplano de escasa elevación. Bajo estas circunstancias geomorfológicas, el continente en su conjunto debió ser árido, como lo es hoy Australia, o África, donde no hay grandes cordilleras perpendiculares a la dirección de los vientos alisios que ayuden a precipitar la masa de agua evaporada. En general los principales drenajes en Suramérica se desarrollaron después de su separación de África.

Los eventos geológicos fundamentales en la conformación de las cuencas transandinas durante el Terciario fueron en resumen: levantamiento del arco del Vaupés (separación del Orinoco y el Amazonas occidental, la completa regresión marina de los Llanos Orientales con la desembocadura del Orinoco hacia el Atlántico (Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998, Albert *et al.* 2006), y la divisoria de aguas en la esquina noroccidental de Suramérica permite la conformación de las cuencas de los ríos Atrato, San Juan y Baudó (Duque-Caro 1990). El desborde del Amazonas occidental sobre el arco de Purús al colmatarse el lago de Pebas (inició el flujo amazónico hacia el Atlántico), el levantamiento de la Cordillera Oriental separa el Orinoco del Magdalena-Catatumbo, el levantamiento final de los Andes de Mérida y rebasamiento del arco El Baúl (cambiando el curso del Orinoco desde el Falcón-Maracaibo hacia el occidente), el plegamiento anticlinal de la Serranía de Perijá que separó el Magdalena del Catatumbo. El levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), establece una fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la vertiente del Magdalena y el Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (moderno Amazonas occidental y Orinoco).

Sobre el levantamiento de la Cordillera Oriental existen pequeñas diferencias en cuanto a la edad de la formación de esta cordillera. Según van der Hammen *et al.* (1973) la fase más activa se situaría entre 4,5 y 2,5 Ma, y entre 5-3 Ma según Adriessen *et al.* (1993). Hoorn (1994a) y Hoorn *et al.* (1995) señalan que se inicia en el Mioceno medio (12,9-11,5 Ma), que es prácticamente la misma edad que señala Guerrero (1997) de 12,9 y 11,8 Ma. El proceso de la formación de la Cordillera Oriental comporta variaciones significativas en la distribución hidrográfica de la región amazónica. Hoorn *et al.* (1995) han esbozado la paleogeografía de la Amazonia y los Llanos. En el Oligoceno y Mioceno inferior los aportes proceden del Escudo de las Guayanas, mientras que la Cordillera Oriental se encontraba en un estado incipiente.

En la Sabana de Bogotá la sucesión palinológica es bien conocida, aunque cubre solamente el Plioceno y Cuaternario. El Plioceno es bien conocido y está representado por las Zonas I, II y parte de la III, con una flora de carácter tropical cálido con *Humiria zipaconensis*. La sedimentación de esta flora tuvo lugar a una altitud de unos 500 m y en la actualidad se encuentra a una altitud de 2.250 m. Esta diferencia supone una tasa de elevación de la Cordillera Oriental en este sector de 1-5 mm año (Adriessen *et al.* 1993).

Como que la Cordillera Oriental no empezó a funcionar como tal hasta finales del Mioceno medio-superior, pues hay datos faunísticos que hablan a favor de conexiones entre la Amazonia y el valle superior del Magdalena. En Villavieja (Huila), se han encontrado capas de peces fósiles (*Colossoma* y *Arapaima*) en la Formación Villavieja reportados por Lundberg *et al.* (1986); Bondessio y Pascual (1977) dan a conocer los restos de un Dipnoo o pez pulmonado (*Lepidosiren*). Wood (1976) describió el quelonio *Chelus colombianus*. Todas estas formas viven actualmente en la Amazonia y una buena parte de la fauna fósil de peces del Grupo Honda es actualmente endémica de la Amazonia y del río Orinoco (Lundberg & Chernoff 1992, Lundberg 1997). Lundberg (2005) publica *Brachyplatystoma promagdalena*, nueva especie de fósil del Mioceno Colombiano).

Un evento significativo que tuvo lugar en el noroccidente de Suramérica en el Mioceno tardío y a principios del Plioceno, fue la formación gradual del Istmo de Panamá. Se inicia en el Mioceno superior permitiendo todavía, unas veces con restricciones, otras con una mayor facilidad, la circulación entre el Mar Caribe y el Océano Pacífico. La edad del cierre definitivo del Istmo, la cifra más aceptada es de 3,5-3,1 Ma (de Porta 2003, y referencias allí).

La interrupción de la comunicación oceánica aporta un cambio importante en la paleoceanografía. Se refuerza la corriente del Golfo, influye en la glaciación del Hemisferio Norte y se configuran las nuevas provincias paleozoogeográficas. Al mismo tiempo, la formación de un puente intercontinental entre las dos Américas facilita los desplazamientos de la fauna continental en ambos sentidos. Colombia por su posición geográfica tiene una importancia capital en el conocimiento de los procesos geológicos durante la formación del Istmo. A través de la cuenca del Atrato se establecía cierta comunicación entre el Océano Pacífico y las cuencas del Mar Caribe (de Porta 2003).

Dos grandes unidades geomorfológicas se destacan en Colombia: la Cordillera de los Andes y los Llanos Orientales. La región de los Llanos se extiende al pie de la Cordillera Oriental y está drenada por diversos ríos (*e. g.* Arauca, Meta, Guaviare), que son sistemas “cabecera” afluentes del río Orinoco; Apaporis, Caquetá y Putumayo lo son del río Amazonas. La Cordillera de los Andes, con una orientación general norte-

sur, está formada a su vez por tres unidades que de este a oeste son: la Cordillera Oriental, la Cordillera Central y la Cordillera Occidental. Tres grandes ríos recorren la Cordillera de los Andes de sur a norte: el Magdalena, el Cauca y el Atrato (Fig. Cap.2: 3).

Al oeste de la Cordillera Occidental se encuentra el denominado Bloque del Chocó. Comprende parte de América Central desde el lado oriental de la zona del Canal, hasta la latitud 4° norte, que se sitúa en las proximidades de Buenaventura. El Bloque del Chocó comprende los arcos de Dabeiba, Baudó y la cuenca del Atrato (de Porta 2003).

Desde un punto de vista geológico, América Central y el norte de Sudamérica presentan una estructura compleja. Al occidente de Colombia se realiza la triple unión de la placa de Sudamérica, la placa Nazca, la placa Cocos y la placa Caribe (Fig. Cap.3: 1B). La evolución de estas placas en el tiempo ha condicionado en gran medida la evolución paleogeográfica de esta zona (de Porta 2003).

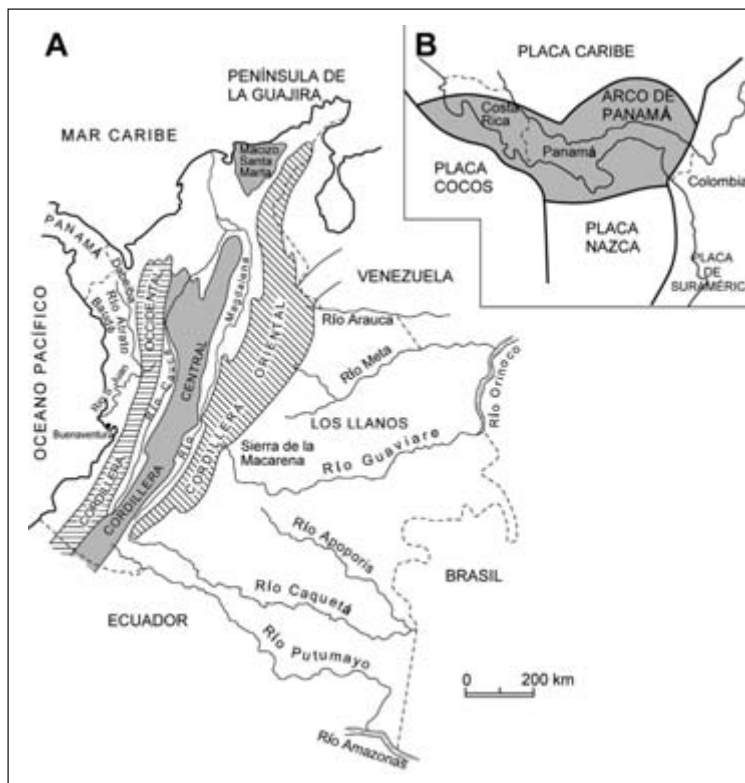


Figura Cap.3: 1). A) Principales unidades morfológicas en Colombia. B) Situación de las Placas tectónicas en el borde NW de Suramérica y Centroamérica. En gris se ha señalado la microplaca de Panamá. Según datos de Kellogg y Vega (1995), Mann y Kolarski (1995); de Porta (2003).

Durham (1985) hace hincapié en la importancia del movimiento de la placa tectónica del Caribe hacia el este (Sykes *et al.* 1982), para explicar la “fauna relictada del Neógeno” de Colombia y Venezuela señalada por Petuch (1981).

Durante el Mioceno medio se formó un rosario de islas, denominadas por algunos autores Arco de Panamá-Chocó, que permitía la comunicación del Mar Caribe con el Océano Pacífico. Estas condiciones pudieron facilitar el primer intercambio de fauna terrestre entre América del Norte y América del Sur. Más tarde el Arco de Panamá-Chocó colisionó con el norte de Sudamérica y en el Plioceno inferior se inicia el desarrollo del actual Istmo de Panamá que dibuja un notorio arco en su unión con el norte de Colombia (Fig.3:1B, de Porta 2003).

Los datos tectónicos sobre la región noroccidental de Colombia son más abundantes y recientes que los referidos a la estratigrafía y paleontología (de Porta 2003 y referencias allí). La cuenca del río Atrato es quizás la más conocida. Se extiende por el valle del río del mismo nombre, situado al oeste de la Cordillera Occidental. Esta cuenca está integrada en el Cinturón que se prolonga hacia Panamá donde constituye parte del Istmo del mismo nombre que separa el Océano Pacífico del Mar Caribe.

de Porta (2003), presenta una revisión actualizada de los estudios de las faunas fósiles de foraminíferos y moluscos de las cuencas sedimentarias transandinas, de las diferentes regiones, formaciones y secciones en la vertiente Caribe, pero especialmente de la región del Chocó y del valle inferior del río Magdalena y de las provincias paleobiológicas en el Caribe.

Información más detallada sobre de la historia evolutiva geológica y paleogeográfica de las cuencas hidrográficas descritas en este tratado (Cap.2), describe el desarrollo histórico durante el levantamiento de la Cordillera Central de los Andes, que luego terminó con la bifurcación en las tres cordilleras del norte de Suramérica, que con el levantamiento final de la Cordillera Oriental de Colombia (~12 Ma), establece una fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la vertiente Caribe y Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (moderno Amazonas occidental y Orinoco). Allí se describen los fundamentos históricos que dieron origen a los sistemas vertientes y cuencas sistemas hidrográficos del norte de Suramérica.

Hidrografía colombiana y el retiro de glaciares en los Andes

Colombia es un país de gran diversidad de hábitats acuáticos y biodiversidad. Se caracteriza por un complejo sistema de ríos (Figs.Caps.2: 3 & 3: 2) con los dos más importantes drenando hacia el Océano Atlántico (Orinoco y el Amazonas), dos en el Mar Caribe (Magdalena-Cauca y Atrato), dos en el Océano Pacífico (San Juan y Patía), y dos hacia el Golfo de Maracaibo (Catatumbo y Zulia), que junto con

otras hoyas hidrográficas menores drenan en cinco cuencas vertientes de Colombia: cuenca vertiente Caribe, cuenca vertiente Pacífico, cuenca vertiente Amazonas, cuenca vertiente Orinoco, cuenca vertiente Catatumbo (Fig. Cap.3: 3).

Estas cuencas vertientes y sus sistemas hidrográficos de Colombia albergan a las 2151 especies de peces, clasificadas en 14 órdenes y 47 familias, además de los cientos de especies aún por describir/clasificar.



Figura Cap.3: 2. Mapa hidrológico de Colombia (Cortesía IGAC 1997 – Wikipedia la enciclopedia libre).



Figura Cap.3: 3. Cuencas vertientes hidrográficas de Colombia: Cortesía Wikipedia la enciclopedia libre.

Colombia es un país privilegiado con grandes recursos hídricos: estrellas fluviales o centros/nacimientos hidrográficos, páramos, nevados, ríos, quebradas, caños, lagunas, ciénagas, humedales, esteros y morichales, convierten a Colombia en país con las principales fuentes hídricas a nivel global.

Nevados. El área glaciaria colombiana, casi única en el mundo por su relación altitud-latitud, ha perdido el 84% de masa en 160 años (1850-2010), por ejemplo: Nevado del Ruíz con un área de 47,5 km² en 1850, 14,1 km² en 1990 y a 9,7 km² en 2010; Sierra Nevada de Santa Marta 82,6 km² en 1850, 12 km² en 1990 y a 7,4 km² en 2010 y la nieve se retiró de estar desde los 4.200 a los 5.000 msnm en la última mitad del siglo XX; Nevado del Cocuy con 148,7 km² en 1850, 35,7 km² en 1990 y a 16 km² en 2010 (datos reportados por el periódico El Tiempo, Bogotá D.C. octubre de 2013). Además, de 17 solo nos quedan seis nevados en Colombia: Volcán Nevado de Huila (5.364 msnm: Cordillera Central, municipio de Teruel en Huila y otros); Volcán Nevado del Tolima (5.280 msnm: Cordillera Central municipio de Ibagué,); Volcán Nevado de Santa Isabel (5.100 msnm: Cordillera Central, municipio de Santa Isabel, Tolima y otros), Volcán Nevado del Ruiz (5.330 msnm: Cordillera Central, municipio de Villamaría en Caldas y otros); Sierra Nevada de El Cocuy (5.380 msnm: Cordillera Oriental, municipio de Güicán, Boyacá); Sierra Nevada de Santa Marta (5.775 msnm: las cumbres nevadas de este Macizo están a cerca de 42 km de la costa del Mar Caribe, municipio de Santa Marta). Hacia mediados de este siglo XXI, advierten los expertos, Colombia tendrá todos sus glaciares descongelados. La irreversible situación no solo entristece sino que enciende la alarma de que el planeta se recalienta a pasos agigantados mientras el hombre poco pone de su parte para reducir los efectos del cambio climático.

La Sierra Nevada de Santa Marta es un macizo montañoso que constituye por sí mismo un sistema aislado de los Andes, sobre la costa Caribe de Colombia. Es la formación montañosa litoral más alta del mundo, la cual se eleva abruptamente desde las costas del mar Caribe hasta alcanzar una altura de 5.800 msnm en sus picos nevados ubicados a tan sólo 42 km del mar, siendo el pico Colón el más alto, seguido por el Simón Bolívar con 5.771 m (Figs.Cap.4: 5a & 4: 5b). En la Sierra Nevada de Santa Marta nacen ríos como el Cesar, Ranchería, Palomino, Don Diego, Guatapurí, Fundación, Aracataca y Ariguaní. Estos ríos desembocan principalmente al mar Caribe, complejos de ciénagas como Ciénaga Grande de Santa Marta o el río Magdalena. En total la Sierra Nevada es la fuente de 35 ríos.

Páramos. Un reciente estudio sobre área real de los páramos, una vez más confirma que globalmente en el territorio colombiano existen las mayores extensiones de páramos, ese ecosistema frágil y especializado que, como una esponja, es capaz de absorber millones de litros de agua dulce. Tampoco era un mito que la nación tuviera el páramo más grande del mundo, el páramo de Sumapaz (Fig.Cap.3: 4) en la Cordillera Oriental, Cundinamarca, y que de todos ellos se abasteciera el 70 por ciento de la población colombiana, según cifras del Sistema de Información sobre Biodiversidad (SIB).



Figura Cap.3: 4. Laguna Páramo de Sumapaz y Laguna Larga (Cortesía Wikipedia la enciclopedia libre).

En resumen, y según las cuentas oficiales, los páramos cubrirían 1.900.000 hectáreas y están distribuidos en 34 zonas diferentes (Fig.Cap.3: 5). Según la Tabla.3.1, el número de páramos es de 48, incluyendo algunos Cerros y Picos.



Figura Cap.3: 5. Distribución páramos andinos (Luteyn 1999: Cortesía Vásquez & Buitrago [eds.] 2011).

Pero ahora sabemos que ese ecosistema tan especial que nos provee al país de la mayor cantidad de agua dulce, hoy sigue acorralado por la minería, deforestación de la selva y mal uso agropecuario, es aún más vigoroso porque el país posee más territorios de páramo de lo que se creía. Son en realidad 2.906.137 hectáreas, divididas en 36 áreas, casi un millón adicionales a las que siempre se habían tenido registradas.

Este incremento territorial no es solo el resultado de un análisis de ciencia básica del territorio, que se resume en el estudio 'Aportes a la conservación estratégica de los páramos', efectuado por el Instituto Alexander von Humboldt (2013). Lo que logró la investigación fue mirar el territorio con más detalle. Antes de la existencia de este documento, el país tenía el Atlas de páramos, editado en el 2007, que se terminó de redactar usando una escala de 1:250.000. Ahora, el Instituto Humboldt usó una escala de 1:100.000, que permitió ver el territorio diez veces más cerca, lo que hizo posible descubrir sitios que antes no se habían visto o que estaban ocultos como pequeñas 'islas'. Por eso, ahora podemos saber que Colombia tiene dos complejos más de páramos que nunca se habían tenido en cuenta: Sonsón en Antioquia, y una segunda zona en el Altiplano Cundiboyacense, formada por diferentes cimas aisladas de la Sabana de Bogotá, por encima de los 3.100 metros sobre el nivel del mar, hoy transformadas (ausencia de vegetación natural).

También hay que aplaudir que algunos páramos, como el de Chingaza donde se origina el agua que surte a Bogotá, ahora casi se le reconoce el doble de extensión. Doña Juana-Chimayoy en Nariño tiene un área tres veces más, de 20.078 hectáreas pasó a 69.000. Santurban en Santander, que abastece de agua potable a 2 millones de personas, entre ellas a los habitantes de Bucaramanga, y que a pesar de su importancia, permanece agobiado por el interés de multinacionales mineras y el mal gobierno por explotarlo para extraer oro, creció ante la mirada 73 por ciento. Y el páramo situado dentro del parque nacional El Cocuy, en problemas por el turismo, ganó un poco más de 2.000 hectáreas. Esta nueva medición, asesorada por los científicos biólogos holandeses Antoine Cleef y Robert Hofstede, insisten en el reconocimiento del páramo como un gran proveedor de servicios ambientales. Según el Instituto Humboldt, el proceso de delimitación de los páramos colombianos estará finalizado hacia el 2015 aproximadamente.

Aunque el plan de desarrollo presidencial del estado prohíbe cualquier tipo de explotación minera en páramos y humedales, y a pesar de que ya existe la medición del Instituto Humboldt, a escala 1:100.000, el artículo 202 de la Ley 1450 del 2011 determinó que, para definir dónde será posible hacer actividades mineras alrededor de las zonas de páramo y qué lugares deberán ser conservados, la delimitación tendrá que ser actualizada a una escala de 1:25.000, una labor más minuciosa que tomará tiempo. Mientras tanto, la protección de los páramos está basada en aquel atlas del 2007, que está desactualizado. Pero aun con estas mediciones, la protección de los páramos sigue en el limbo, porque este trabajo de actualización, que acaba de ser

reconocido por la comunidad científica, financiado por el Ministerio de Ambiente, no ha sido reconocido oficialmente por el Gobierno/estado. Hasta cuando el Estado Colombiano a través del Ministerio de Ambiente seguirá permitiendo la minería en estos ecosistemas tan esenciales para la sobrevivencia de la población nacional, en espera de la delimitación a escala 1:25.000 para lograr cumplir con la ley?

Humedales. Son zonas donde el agua es principal factor controlador del medio ambiente y la planta asociada y la vida animal. Se dan donde la capa freática se encuentra en o cerca de la superficie de la tierra, o donde la tierra está cubierta por aguas poco profundas (Ramsar 1971, citado por Hoorn *et al.* 2010b). También, los humedales son extensiones de marismas, pantanos y turberas, o agua, ya sea natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros. Cinco tipos principales de humedales modernos son generalmente reconocidos:

Marino: humedales costeros, inclusive lagunas costeras, costas rocosas y arrecifes de coral. **Estuario:** incluye deltas, pantanos de marea y manglares. **Lacustre:** humedales asociados con lagos. **Fluvial:** humedales adyacentes a ríos y arroyos. **Palustre:** marismas, pantanos y ciénagas.

Con dolor de patria, debo abrir un paréntesis acerca de que en el territorio nacional se están destruyendo por desecamiento a gran escala, muchos de estos valiosos recursos hidrológicos por el mal manejo de las cuencas hidrográficas: talas de bosques con especial atención al bosque andino-montano y bosques marginales de los ríos y corrientes en general, desecamiento de pantanos y áreas inundables, lagunas y ciénagas con fines agropecuarios, explotación minera en o alrededor de los páramos o fuentes de retención de aguas, especialmente en la explotación minera aurífera aluvial y contaminación de aguas por el uso de contaminantes altamente contaminantes a largo plazo, como son el mercurio y cianuro, utilizados en la explotación de oro; el vertimiento de residuos industriales y aguas negras residuales de grandes ciudades y centros industriales sin el debido tratamiento al que se deberían someter antes de ser mezcladas con las aguas corrientes naturales, las cuales resultan contaminadas por pululantes orgánicos de origen doméstico y e industrial tipo pesticidas y organoclorados, etc., que al final van a contaminar la biota acuática y al consumidor final de manera nociva a través del consumo de agua y peces contaminados (*e. g.* Cala 2001b, Cala & Södergren 1999).

Centros hidrográficos o estrellas fluviales

Son lugares de las cordilleras donde se forman o nacen varios ríos. En Colombia los centros hidrográficos principales son: En los picos de las montañas se dan los pisos bioclimáticos glacial/nevados (nieves perpetuas, zonas nevadas o níveales), páramo

y altoandino, los cuales coinciden aproximadamente con los pisos morfogénicos de la alta montaña: glacial, periglacial, modelado glacial heredado y montaña altoandina inestable. De estos provienen las principales fuentes de agua dulce encontrados en las cordilleras de los Andes y la Sierra Nevada de Santa Marta. Las estrellas fluviales son aquellos lugares de las cordilleras donde se forman varios ríos.

En Colombia los centros hidrográficos o estrellas fluviales principales son: Macizo Colombiano (1), Nudo de los Pastos (2), Cerro de Caramanta (3), Nudo de Paramillo (4), Macizo Antioqueño (5), Páramo de Sumapaz (6), Páramo de Guachaneque (7), Páramo de Santurban (8) y los nevados y páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta (9), numerados de 1 a 9 (Fig.Cap.3: 6).



Figura Cap. 3: 6. Centros hidrográficos o Estrellas fluviales (1-9) y ríos principales de Colombia (1-41) “ejercicio: identifique los ríos”. Cortesía Wikipedia la enciclopedia libre.

Macizo colombiano. También conocido como Nudo de Almaguer y Estrella Fluvial Colombiana del Sur (Fig.Cap.3: 6-1), en 1979 fue reconocida por la Unesco como Reserva de la Biosfera. Cubre un área de 3 millones 200 mil ha. (~ 326.823,7 km²). El Macizo alberga 15 páramos, varios volcanes, entre ellos los nevados del Huila, Puracé y Sotará, con altitudes que sobrepasan los 5.000 msnm, que comparten los departamentos de Cauca, Huila, Nariño, Putumayo, Tolima y Caquetá. Es la principal estrella fluvial productora de agua dulce en Colombia, donde nacen los ríos Patía, Cauca, Magdalena y Caquetá, ríos más importantes de las vertientes Pacífico, Caribe y Amazonas. Además de 65 lagunas, siendo la laguna el Buey (64 ha) la más grande de ellas, seguida por las lagunas San Rafael (26,5 ha), San Patricio (20,2 ha), Santiago (12,2 ha), La Magdalena (7,2 ha), Cuasiyaco (6,2 ha) y Rionegro (3,5 ha); y más de 15 páramos: Barbillas, Las Papas, Coconucos, Yunquillo, Moras, Letras, Santo Domingo, Delicias, Guanacas, Bordoncillo, Cutanga, Paletará y Doña Juana, los cuales cubren un área de alrededor 257.000 ha, además de vegetación endémica de bosque altoandino (1.350.000 ha) y reductos de bosques de niebla. La altitud varía entre los 2.600 y 4.700 metros sobre el nivel del mar.

El Macizo Colombiano es un territorio poblado por varias y antiguas comunidades indígenas que han resistido fieramente en sus tierras e impidieron que los sacaran de una región que es para ellos sagrada. Los Yanacona se ubican principalmente en el centro del Macizo, en Almaguer y San Sebastián; los Páez, en la región de Tierradentro, en límites entre el Huila y el Cauca; los Guámbianos están más hacia el occidente en los municipios de Silvia, Totoró, Jámbalo y Caldon; y la comunidad Inga se la encuentra hacia el sur, principalmente en Santiago y Colón. A los Indoamericanos pobladores del Macizo Colombiano les ha tocado vivir con la constante presencia de mercenarios invasores españoles hasta la guerrilla en su territorio (frentes 2, 13 y 66 de las Farc y el frente Manuel Vásquez Castaño del ELN). Estas dos organizaciones se apoderaron del Nudo de Almaguer y lo llenaron de cultivos ilícitos (coca y amapola) a comienzos de 1990-2017 y complementan el secuestro y la extorción con terrorismo y narcotráfico, lo que hizo necesario la creación en la región del Batallón de Alta Montaña 4 Benjamín Herrera. Los asentamientos urbanos ocupan 856 hectáreas.

Nudo de los Pastos. Se localiza en la Cordillera Central al sur del departamento de Nariño, cerca a la frontera con Ecuador, donde se inicia la región Andina de Colombia, con sus derivaciones Occidental y Central (Fig.Cap.3: 6-2). En el Nudo de los Pastos nacen los ríos Putumayo y Mira, así como algunos afluentes del río Patía. También contiene una de las lagunas más grandes de Colombia, la laguna de La Cocha, ubicada a 2.760 msnm, cuenta con un área de más de 40 km² y una longitud de 25 km (Fig.Cap.2: 3).

Cerro de Caramanta. Localizado en la cordillera Occidental con una altura de 3.900 msnm, en él nacen los ríos San Juan, San Juan de Urabá y Risaralda, y también algunos afluentes del Atrato (Fig.Cap.3: 6-3).

Nudo de Paramillo. Se sitúa en la Cordillera Occidental de Colombia, entre los departamentos de Antioquia y Córdoba; es allí donde la Cordillera Occidental se divide de nuevo en tres serranías hacia la costa atlántica: Abibe, San Jerónimo y Ayapel, de donde se derivan los ríos Sinú, León, San Jorge y río Sucio (Fig.Cap.3: 6-4 & Cap.2: 3).

Macizo Antioqueño. Está situado en la Cordillera Central, en el departamento de Antioquia, próximo a la población de Amagá, este macizo da nacimiento a ríos que tributan sus aguas en el Magdalena, y en el Cauca el Arma, Nare y el Porce (Fig. Cap.3: 6-5 & Fig.2: 3).

Páramo de Sumapaz (Fig.Cap.3: 6-6 & Fig.2: 3). Se encuentra en la Cordillera Oriental y es el páramo más extenso de Colombia y del mundo, junto con su Laguna de Sumapaz. Es nacimiento de varios afluentes de los ríos Meta y Guaviare (ej. río Ariari), así como los ríos Cabrera y Sumapaz afluentes del río Magdalena.

Páramo de Guachaneque (Fig.Cap.3: 6-7 & Fig.Cap.2: 3). También llamado estrella del Altiplano Oriental. Está ubicado en la Cordillera Oriental, y allí nacen ríos como el Bogotá (afluente del Magdalena), Blanco, Guatiquía, Negro (afluentes cabeceras del sistema del río Meta).

Nudo de Santurban (Fig.Cap.3: 6-8 & Fig.2: 3). También denominado Páramo de Santurban, está situado en la Cordillera Oriental, donde nace la Serranía de Mérida que se dirige hacia Venezuela, región de los Santanderes donde nacen ríos de la cuenca del Catatumbo, como el Zulia, Catatumbo y su afluente el río Sardinata; y del Magdalena como el río Lebrija.

Estrella Fluvial Inírida (EFI). Comprende el complejo de humedales de la cuenca del Orinoco, se localiza entre los 3°40' y 4°10'N y los 67°30' y 68°W, con un área aproximada de 200.000 hectáreas. Comprende todos los ecosistemas acuáticos incluidos desde el sur en los Cerros de Mavicure, Pajarito y Mono en las márgenes del río Inírida, hasta el noreste en la desembocadura del caño Jota en el río Orinoco; al oriente limita con el río Atabapo (límite político Colombia-Venezuela) y al occidente con la franja de inundación del río Inírida y sus tributarios, especialmente caño Bocón. En el área se encuentra uno de los llamados “refugios plioleocénicos”, el refugio de Ventuari considerado como área de alta diversidad y endemismo.

Lagunas. Colombia no tiene lagos propiamente dichos. Considerados por su extensión los depósitos de agua de las montañas andinas, son denominados lagunas. Las de mayor tamaño son: Laguna de La Cocha, a 2.760 m de altura, en el nudo de los Pastos (Fig.Cap.2: 3), tiene una longitud de 25 km, con una superficie <40 km². Famoso por su belleza es el Lago de Tota (Fig.Cap.3: 7), situado en el departamento de Boyacá, a pocos kilómetros de Sogamoso, a una altitud 3.015 msnm, con una longitud de 12 km y superficie de 55,1 km² y 58 m de profundidad media, con el río

Upía como su effluente al sistema de los ríos Cusiana→Meta; es el lago más grande de Colombia, a este le sigue la laguna de La Cocha. En Cundinamarca la laguna de Fúquene, y otras de importancia son las lagunas de Suesca y Guatavita. En los Llanos la laguna de Carimagua en el Vichada, las lagunas Caimán, Saridu y Sesema sobre el río Guaviare; sobre el río Inírida las lagunas Zancudo, Tigre, Chicuco, entre otras.



Figura Cap.3:7. Altiplano lacustre Lago de Tota, Boyacá, Sistema R. Orinoco. Cortesía Banco de Occidente, Cali.

Ciénagas. En las bajas llanuras costeras del Caribe, los ríos se deslizan lentamente formando ciénagas marginales. En general estas son más extensas que las lagunas. En Colombia se distinguen tres regiones cenagosas por excelencia: las llanuras del bajo río Magdalena, la baja llanura del río Atrato y la baja llanura del río Sinú (Fig. Cap.2: 3). Las lagunas y ciénagas tienen su riqueza en la pesca. Las Ciénagas más conocidas en Colombia son la Ciénaga Grande de Santa Marta y Ciénaga Pajalar, ambas están vinculadas con la bahía de Santa Marta. Otras ciénagas de esa región son Tesca, Bahía de Cartagena, Ciénaga Grande del Sinú, Guájaro (Atlántico), Zapatosa formada por el río Cesar, Ayapel formada por el río San Jorge, Lórica, y otras muchas formadas por el río Magdalena como Chilloa y Simitú y los Playones de Santa Ana, de Pato, de Don Pedro, etc.

Los humedales inundados estacionalmente de América del Sur albergan una enorme diversidad de peces especializados. La cuenca del Amazonas abarca > 300.000 km² de llanuras inundables estacionales conocidas como várzeas para ríos de aguas blancas e igapós para ríos de aguas negras. Las sabanas inundadas estacionalmente incluyen los

Llanos de la Cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela con cerca de 450.000 km², y el Pantanal del Alto Paraguay en zonas fronterizas de Brasil, Bolivia y Paraguay, con cerca de 195.000 km².

Aguas subterráneas. Específicamente en lo que se relaciona con las aguas minerales y termales (dos tipos de aguas subterráneas), en Colombia son abundantes y útiles. Las primeras alimentan las minas de sal gema de la Cordillera Oriental, entre las que se destacan las de Zipaquirá, Nemocón y Sesquilé, que convierten a Colombia en primer lugar en su producción en Suramérica, e igual sucede con las minas de azufre de las cordilleras Occidental y Central. Las termales se ubican en diversas localidades, asociadas a terrenos volcánicos, a los cuales deben su alta temperatura y composición mineral; algunos ejemplos son las fuentes termales de Paipa (Boyacá), Santa Rosa de Cabal (Risaralda), nevado del Ruiz (Caldas), volcán de Puracé (Cauca).

En general, en Colombia se encuentran seis tipos de aguas: aguas lluvias, superficiales, subterráneas, marinas/oceánicas, termominerales y aguas de tipo glacial. Estas aguas se agrupan en aguas oceánicas, aguas de escorrentía (ríos y quebradas), centros hidrográficos o estrellas fluviales, lagunas/lagos, ciénagas, embalses/represas y aguas subterráneas, distribuidas en cinco cuencas vertientes (Fig.Cap.3: 3 & Fig.Cap.2: 3)

El agua de escorrentía crea sistemas de desagüe o de drenaje, como ríos, quebradas, arroyos y caños. Debido a las abundantes lluvias y al relieve topográfico, Colombia cuenta con una gran cantidad de ríos primarios, secundarios y hasta terciarios, muchos de ellos de grandes dimensiones y abundantes caudales (Fig.Cap.3: 2). Existen aproximadamente 1.200 ríos permanentes, tanto en época de sequía como de lluvias, y un alto número de drenajes aparecen en el territorio en la época de lluvias, desapareciendo con la sequía, comúnmente denominada época de verano.

Los grandes ríos evolucionan a través del tiempo geológico: su crecimiento y desarrollo está, por tanto, estrechamente vinculados a los procesos tectónicos tales como orogénesis, “*rifting*” (dislocación), levantamientos doma/meseta y variabilidad climática a largo plazo, incluyendo las tendencias de precipitación. En gran medida los sistemas fluviales también son influenciados por la interacción dinámica entre la tectónica y la erosión. Los procesos tectónicos y climáticos en conjunto influyen en los sistemas de levantamiento de montaña.

Los ríos se pueden diferenciar según la composición de los sedimentos, textura y geoquímica, características que son todas indicativas del origen de los sedimentos y la proximidad a la zona de origen. Sioli (1984) define tres tipos de ríos amazónicos basado en la proporción de carga del lecho frente a la carga suspendida y la acidez (pH) del agua. Ríos de aguas blancas con una elevada carga suspendida de sedimentos de origen andino (*e. g.* ríos Amazonas, Guaviare, Magdalena), y los ríos nacidos en el cratón, que pueden subdividirse en dos tipos, los ríos de aguas claras con una

carga pequeña suspendida y carga de fondo alta (e. g. el río Vichada), y ríos de aguas negras, que son ricos en ácidos húmicos y tienen una pequeña carga suspendida, por ejemplo: el río Guainía→Negro en Colombia-Brasil, el río Inírida y Atabapo, los cuales no se deben confundir con ríos que llevan su nombre de ríos negros por el color negro de sus aguas que les da el lecho de pizarras/cascajo negras por donde escurren, como el río Negro que corre paralelo a la carretera a Villavicencio en la ladera este de la Cordillera Oriental y el río Negro que nace en el occidente de la Cordillera Oriental en el departamento de Cundinamarca, pasando por Utica y desemboca en el río Magdalena cerca de La Dorada. Confluencia de dos ríos de aguas blancas y dos de aguas negras: río Inírida con el río Guaviare y río Negro con el río Solimões/ Amazonas (Fig.Cap.3: 8 & Cap.6: 3), son un buen ejemplo diferencial de los dos colores de estas aguas.



Figura Cap.3: 8. Confluencia río Inírida (aguas negras) y río Guaviare (aguas blancas). Foto: Cortesía Andrés Luna en Wikipedia la enciclopedia libre.

Ríos de aguas ácidas. Aunque lejos de ser tan extremos, el agua de algunos ríos que nacen y discurren por las llanuras selváticas tropicales y subtropicales, por ejemplo Amazonia y Orinoquia, sus aguas pueden ser muy ácidas, con un pH entre 3,8 y 4,9. Por el color de sus aguas, ambarino oscuro, similar al del té o del café, debido a la cantidad de taninos y otras sustancias colorantes, en ellas la visibilidad a veces no supera 1 a 1,5 m. Estos ríos se denominan de aguas negras y drenan suelos pobres en nutrientes pero enriquecidos de ácido húmico, por lo que el pH del agua puede alcanzar valores muy bajos, que se reducen aún más por los taninos provenientes de la descomposición de la hojarasca que cae permanentemente al cauce. Además, las condiciones para la producción primaria en estos ríos son bastante desfavorables, debido a la escasez de luz y de nutrientes. Por lo tanto, la cadena trófica está basada en nutrientes que provienen del bosque, como hojarasca, semillas y madera, entre otros.

En la Amazonia, los bosques que se desarrollan cerca de los ríos de aguas negras suelen diferir en su composición y estructura de los bosques circundantes. La acidez del agua y el suelo limita la cantidad de especies de árboles que pueden crecer y, por lo tanto, la diversidad de insectos y de otros organismos es considerablemente menor que en los bosques amazónicos convencionales.

Las poblaciones de peces en los ríos de aguas negras son bajas y por eso, en algunas zonas de la Amazonia se conocen como “ríos de hambre”. Sin embargo, para tolerar las condiciones de acidez, se han adaptado muchas especies ícticas. Algunas especies muy conocidas debido a su popularidad en los acuarios, son los discos, tetras, cardenales y guramis, entre otras. Su coloración brillante e iridiscente parece ser una adaptación que les permite reconocerse visualmente en las aguas oscuras de estos ríos. Entre los ríos negros más conocidos del mundo, por su longitud y caudal, está el río Negro que nace en Colombia con el nombre de río Guainía y discurre por la llanura amazónica brasileña. Otros de los grandes ríos negros de Colombia, son Vaupés, Apaporis y el Inírida.

Ambientes acuáticos de extrema acidez. La concentración de iones de hidrógeno (hidrogeniones) determina el grado de acidez o alcalinidad del agua (pH), cuyos valores se expresan en relaciones logarítmicas, por lo que la variación de un grado de pH indica una concentración de iones de hidrógeno 10 veces mayor o menor que la anterior. Los valores posibles del pH en el agua pueden estar entre 0 y 14, el pH 7 que está entre ambos extremos, corresponde a valores neutros: por encima de 7 los valores son alcalinos o básicos y por debajo de 7 son ácidos. El pH del agua pura, y de la que se encuentra en la gran mayoría de los lagos y ríos, es neutro o casi neutro, o sea que tiene muy poca acidez o muy poca alcalinidad. El grado de acidez o alcalinidad del medio afecta a muchos organismos acuáticos, tanto vegetales como animales. La mayoría de los peces, por ejemplo, toleran bien un pH entre 5,5 y 7,3, aunque hay muchas especies que prosperan en aguas donde el pH varía de cerca de 3.8-5.8, como los peces propios del río Negro, dependiendo del sitio exacto y tiempo del año (Goulding *et al.* 1998). Como comparación, se puede tener en cuenta que el pH del río Solinões-Amazonas varía de 5,5-7,3 (Sioli 1957), (Furch 1984), (Goulding 1998).

El río Negro es uno de los ríos del mundo más pobre químicamente. Sioli (1967) sucintamente resumió la hidroquímica del río Negro, cuando se refirió a ella como agua destilada ligeramente contaminada. En las concentraciones absolutas de los elementos principales, el río Negro es muy similar al agua de lluvia (Gibbs 1971, cita Goulding 1998). El río de aguas negras es extremadamente pobre en nutrientes disueltos debido a la geología que el drena tiene suelos muy pobres.

Por diferentes circunstancias, como aportes de ácido sulfúrico y nítrico a través de la lluvia ácida, extracción minera en suelos ricos en piritita, aportes de origen volcánico

o lavado de suelos ricos en materia orgánica, el agua de algunos ríos puede tener valores de pH considerablemente inferiores a 7.

En la Amazonia los bosques cercanos de los ríos negros difieren en su composición y estructura de los bosques circundantes. La acidez del agua y el suelo limita el número de especies de árboles que pueden crecer, y de igual manera la diversidad de insectos y de otras especies es considerablemente menor que en los bosques amazónicos convencionales. En general, los suelos de las llanuras de la Amazonia son pobres en nutrientes básicos, que al talar este bosque los suelos pierden su aporte de nutrientes proveniente de la hojarasca de los árboles.

Entre los ríos negros más conocidos del mundo, por su longitud y caudal, está el Río Negro que nace en Colombia con el nombre de río Guainía y discurre por la llanura amazónica brasileña. Otros de los grandes ríos negros de Colombia son Vaupés, Apaporis y el Inírida, que nacen y fluyen la selva inundable de la Amazonia.

Los Andes colombianos incluyen un sinnúmero de cuerpos de agua que conforman y dieron origen a las diferentes regiones o áreas hidrográficas continentales reconocidas para el país, llamadas con el nombre de la vertiente en que desembocan, así: cuenca vertiente Caribe, cuenca vertiente Pacífico, cuenca vertiente Orinoco, cuenca vertiente Amazonas, cuenca vertiente Catatumbo (Fig.Cap.3: 3). No obstante, la mayor área está confinada en la zona hidrográfica de la cuenca Magdalena-Cauca, que cuenta con 64.074 subcuencas (IDEAM 2004). El levantamiento de la Cordillera Oriental y su unión con la serranía de Mérida aisló la cuenca del río Catatumbo de la cuenca del Magdalena, hoy parte de la vertiente del Golfo de Maracaibo-vertiente Caribe este (Fig.Cap.2: 4).

Las cuencas hidrográficas de los ríos de Colombia constituyen una gran riqueza hídrica en las diferentes vertientes del país. Los nombres y demás datos hidrográficos de los ríos principales se tomaron de Ziesler y Ardizzone (1979), IGAC (1983, 1996), IDEAM (2004), Marín Ramírez (1992), Silva Medina (Wikipedia 2012, y referencias en él citadas). Al comparar datos de mediciones entre las diferentes fuentes de referencia, se observan diferencias entre los autores que no son muy significativas con referencia a las citadas en este trabajo, las cuales fueron seleccionadas como las más aproximadas.

Con las cuencas vertientes de los ríos Amazonas y Orinoco sucede un curioso y raro caso, que se da en muy pocas partes del globo. El río/canal Casiquiare de pronto se sale de los límites del canal principal del río Orinoco en la parte alta venezolana y arrebató al Orinoco una tercera parte de su caudal, y corre presuroso hacia Colombia a unírsele al río Guainía que nace y viene de Colombia, llevándole las aguas a través de un verdadero canal natural para vertérselas en la frontera Colombo-venezolana, así el Guinía ya más caudaloso sigue recibiendo ríos colombianos, como Naquén→Isana

y Vaupés, y toma el nombre de río Negro (Fig.Cap.2: 5 & Fig.Cap.2: 6). El río Negro se une con el Amazonas en las inmediaciones de Manaus (Fig.Cap.6: 2). Así, el río Guainía→Negro afluente del Amazonas, las dos grandes cuencas quedan unidas por un río-canal navegable de 225 km de largo, que corta la línea divisoria de las aguas y conecta los dos grandes sistemas fluviales del continente Suramericano.

CAPÍTULO 4

CUENCA VERTIENTE CARIBE (OCÉANO ATLÁNTICO)

La geología histórica de las cuencas de los ríos en el noroeste de Suramérica (NSA) durante el Neógeno es compleja e incompleta. Análisis de datos de trazos de fisión, sedimentología, palinología y paleontología sugieren que hasta el Mioceno medio (~16 Ma), la mayoría de las áreas de lo que es el contemporáneo oeste del Amazonas drenaba hacia el norte a un delta localizado en el área de la moderna cuenca del Golfo de Maracaibo y que a ese tiempo, el NSA estaba separado del sur de la Centroamérica por más de 200 km de mar abierto (Albert *et al.* 2006).

El levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la vertiente del Magdalena y el Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (moderno Amazonas occidental y Orinoco), y su unión con la serranía de Mérida aisló la cuenca del río Catatumbo de la cuenca del Magdalena, hoy parte de la cuenca del Golfo de Maracaibo (vertiente Caribe este), por lo que en esta publicación la vertiente Caribe incluye la cuenca hidrográfica del río Catatumbo y otros drenajes al occidente de la Cordillera Oriental-Serranía Perijá (Fig.Cap.2:3).

Aunque algunas filogenias unifican taxones de Maracaibo y Orinoco cisandino, con un conjunto de relaciones más comunes de la zona existe entre clados exclusivos de la cuenca Maracaibo y el transandino río Magdalena. El origen combinado de la ictiofauna de la cuenca de Maracaibo puede ser debido a extinción parcial de taxones cisandinos que resultaron de una incursión del mar en el Mioceno tardío y posterior invasión por congéneres de la adyacente cuenca del Magdalena. Las cuencas de Maracaibo y Magdalena comparten la mayoría de clados exclusivos entre las cuencas del noroeste de Suramérica (*vide* Reis 1998). En combinación, los datos agrupados en filogenias y distribuciones de especies sugieren los orígenes de la fauna de peces transandinos de agua dulce son anteriores a los eventos tectónicos del Mioceno que seccionaron el paisaje (Albert *et al.* 2006).

Un modelo simplificado para el aislamiento secuencial de las cuencas de drenaje del NSA resultante del tectonismo del Mioceno, elaborado por Albert *et al.* (2006), es el siguiente: (1) El levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que establece

un fecha mínima para el aislamiento hidrológico de la cuenca Magdalena-Cauca y la vertiente del Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (actual oeste del Amazonas y del Orinoco);

(2) la formación inicial del moderno fan de sedimentos de Amazonas con un aumento de diez veces de depósitos terrígenos en el alto Ceara (~8-9 Ma), que establece una fecha mínima para la separación de las cuencas del oeste del Amazonas y del Orinoco (Piper *et al.* 1997, Dobson *et al.* 1997, 2001); y (3) el surgimiento de los Andes de Mérida (~8 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento de las actuales cuencas de Maracaibo y del Orinoco (Mullins *et al.* 1987, Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998). En un modelo de elevación digital de la región andina de Colombia se observan tres cordilleras y los valles de los ríos Cauca y Magdalena (Fig.Cap.4:1).

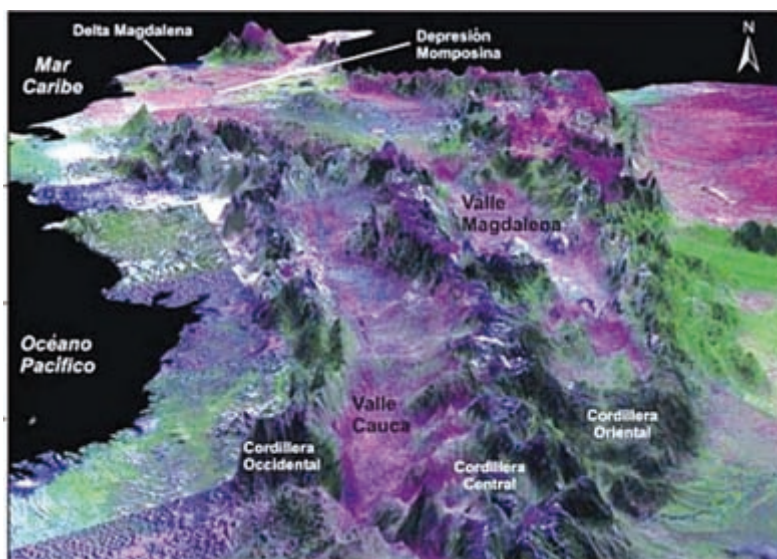


Figura Cap.4: 1. Modelo de elevación digital de la región andina de Colombia; se observan tres cordilleras y los valles de los ríos Cauca y Magdalena: Tomado y modificado de Miranda y Peñuela (2001). Cortesía: Colciencias (2005) → Lobo Amaya (2009 -Wikipedia la enciclopedia libre).

La cuenca vertiente del Caribe cuenta con una extensión de 435.000 km² y una línea de costa de 1.600 km, desde Cabo Tiburón al occidente hasta el Cabo Casquilletes al nororiente del país. Es la vertiente más importante del país, especialmente desde el punto de vista económico ya que alrededor de sus ríos se ha estructurado un complejo intercambio entre las regiones que recorre. La vertiente del Caribe es alimentada por las tres cordilleras Andinas, recogiendo los ríos que recorren de sur a norte, los grandes valles interandinos y vierten sus aguas en el mar Caribe (océano Atlántico).

La vertiente del Caribe incluye las cuencas de los ríos Magdalena-Cauca, al oeste los sistemas de los ríos Sinú y Atrato, y al este el río Ranchería, además de corrientes menores que drenan directamente al Caribe, tanto al este como al oeste de la desembocadura del río Magdalena. Por conveniencia, se divide esta vertiente en tres grandes conjuntos hidrográficos: región o cuenca del Magdalena-Cauca; vertiente Caribe colombiano, principalmente los sistemas de los ríos de oriente a occidente: Ranchería, cuencas del norte de la Sierra Nevada de Santa Marta, sistema río Sinú, corrientes menores que drenan directamente al Caribe, tanto al este como al oeste de la desembocadura del río Magdalena. Además, la cuenca del río Atrato al oeste de la cordillera Occidental de los Andes de Colombia, pero del conjunto de la fauna de peces de la vertiente Caribe, al igual que la cuenca del río Catatumbo al este de la Cordillera Oriental de los Andes (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.3: 3).

Igualmente, las subcuencas, o cuencas sistemas, de los ríos Magdalena-Cauca, incluyendo el cauce principal del Magdalena y el Cauca, drenan 362.000 km del centro de Colombia hacia el norte al mar Caribe. El Magdalena formó su valle entre las cordilleras Oriental y Central, el Cauca corre en el valle entre las cordilleras Central y Occidental. Entre la Cordillera Occidental de los Andes y la Cordillera de la Costa, en el extremo noroeste de Suramérica, fluye el río Atrato hacia el norte al Caribe desde su reducida división con el río San Juan, que corre hacia el suroeste hasta el Pacífico. En la parte más oriental de Panamá el río Tuira, que también desemboca en el Pacífico, está estrechamente separado del Atrato por la Serranía del Darién. Finalmente, en la parte nororiental de Colombia la cuenca hidrográfica del río Catatumbo vierte sus aguas a la vertiente Caribe este en el Lago de Maracaibo, entre las ramificaciones terminales de la Cordillera Oriental de los Andes, al oriente de la serranía de Perijá y occidente de la cordillera de Mérida (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6).

El área de captación es de 362.000 km² y está conformada por las siguientes cuencas hidrográficas y áreas de captación: cuenca del sistema río Magdalena-Cauca (270.000 km²) y longitud de los ríos de 1.550 y 1.350 km, respectivamente; cuenca río Atrato (35.000 km²) y 720 km de longitud; cuencas hidrográficas de la Sierra Nevada de Santa Marta y la Guajira (30.000 km²); cuenca río Sinú (17.000 km²). Además de otras cuencas menores al este de la desembocadura del río Magdalena, como la del río Ranchería, y otras cuencas menores al noroccidente, que junto con el río Atrato drenan sus aguas en el Golfo de Urabá en la vertiente Caribe, como los ríos Turbo, Necoclí, León; más al este se encuentra la cuenca del río San Juan de Urabá, que se origina en los picos de Quimarí (670 m.a.s.l.) de la Serranía de Abibe (Fig.Cap.2: 6). El río drena una cuenca de cerca de 1.395 km², y su longitud total es aproximadamente 183 km (Ruiz & Ceballos 2005, cita en Agudelo-Zamora *et al.* 2010).

Sistema río Magdalena. Nace al suroeste de Colombia en la Cordillera Central de los Andes a una altitud de 3.685 m de un extenso colchón verde de más o menos un

metro de alto en la Laguna de La Magdalena en el Páramo de las Papas, al sur del Parque Nacional Natural Puracé, en todo el límite entre los municipios de San Sebastián (Cauca) y San Agustín (Huila), en el eje central del Macizo Colombiano ($76^{\circ}0'O$; $1^{\circ}35'N$), y en la misma zona donde nacen también los ríos Cauca, Patía, Putumayo y Caquetá. Por eso se dice que esta región estrella fluvial es una de los principales recursos y despensas de agua que tiene el país. A eso se debe que mientras en la segunda mitad de 2015 medio país lleva meses de sequía en tiempos del Niño, allí completaron cuatro meses de intensas lluvias, en una temporada que va hasta diciembre.

El Magdalena atraviesa el país por el occidente de sur a norte, discurrendo a lo largo de un valle entre las cordillera Oriental y Central de los Andes colombianos (Fig. Cap.2: 3), y en el bajo Magdalena atraviesa terrenos aluviales de relieves bajos donde se localizan muchas lagunas/lagos y ciénagas de diferentes tamaños, siendo la ciénaga Grande de Santa Marta (con 550 km^2), Zapatosa (340 km^2) afluente y efluente del río Cesar (52 km^2), Chilloa (52 km^2), Ayapel sobre el San Jorge, las de mayor tamaño y de importancia pesquera. Área total de las ciénagas: 2.890 km^2 (Ducharme 1975, cita en Ziesler & Ardizzone 1979). Luego de un recorrido de 1.540 km , el Magdalena desemboca en la vertiente Caribe, con una cuenca de 270.000 km^2 y un caudal medio de $6.800 \text{ m}^3/\text{s}$ (Kapetzky 1977, cita en Ziesler & Ardizzone *op.cit.*).

El río es navegable unos 990 km , entre Honda y Barranquilla, así el río Magdalena es la principal ruta fluvial de Colombia. Río arriba, luego de los rápidos de Honda, es navegable otros 240 km , aproximadamente hasta Girardot, lo que se conoce como el valle del Magdalena medio. En su desembocadura en el mar Caribe, en Bocas de Ceniza en Barranquilla, se construyó una de las más grandes obras de ingeniería del país. La desembocadura fue modificada y extendida hacia el mar por tajamares que permiten mantener un calado necesario para el ingreso de buques de gran calado y tamaño. Esto debido a que el río deposita cerca de $2.000.000 \text{ m}^3$ de sedimento por año. La cuenca del Magdalena medio ha sido la gran reserva petrolífera del país.

Su afluente mayor es el río Cauca (Fig.Cap.2: 3), que nace también en el Macizo Colombino (Cordillera Central, $76^{\circ}22'O$; $2^{\circ}16'N$), tiene una longitud de 1.350 km en una cuenca de 64.800 km^2 , y un caudal medio al fluir en el brazo de Loba en el río Magdalena de $2.347 \text{ m}^3/\text{s}$, con sus afluentes mayores los ríos Nechí y Porce. Otros tributarios primarios principales del Magdalena son de norte a sur: los ríos Páez, Saldafña, Coello, Sumapaz, Bogotá, Negro, La Miel, Guarinó, Samaná, Carare, Simitarra, Lebrija, Sogamoso que recibe este nombre a partir de la confluencia de los ríos Chicamocha y Suárez, son de escasa longitud y por lo general transcurren por zonas de alta pluviosidad que los hacen bastante caudalosos. Finalmente los ríos Lebrija, Cesar, San Jorge y Canal del Dique, además de un gran número de quebradas y ríos secundarios y terciarios (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6).

Desde que nacen estos ríos del sistema del río Magdalena están en problemas, en especial el Magdalena con la deforestación de los páramos y bosques para actividades agropecuarias, ganaderas y proyectos de infraestructura. El asunto que más preocupa según documentación de Juan Gonzalo Betancur (2014), se trata del plan de “aprovechamiento del río Magdalena” que contempla tres aspectos: devolver la navegación, construir embalses para producir energía eléctrica y desarrollar una serie de acciones en el Macizo Colombiano, documento que fue entregado el 29 de abril de 2014 a la corporación autónoma regional CorpMagdalena – entidad del Estado colombiano y autoridad ambiental, con jurisdicción en los 1.540 kilómetros que tiene el río.

El proyecto entregado al gobierno colombiano plantea construir 9 represas en el Huila y 7 en el Tolima (algunas con impacto también en Caldas y Cundinamarca), todas sobre las cuencas hidrográficas del río Magdalena. Lo que se propone es hacer una cadena de embalses en “cascada”, a modo de gigantescos escalones, para la generación de energía en toda la región alta de la cuenca del río, la cual cubre unos 600 kilómetros. Un movimiento cívico empieza a manifestarse en varios municipios del departamento del Huila en oposición a un megaproyecto que transformaría radicalmente el río Magdalena. Ese proyecto ya tiene el aval del gobierno de Colombia y fue formulado por Hydrochina, empresa estatal de ese país Betancur (2014).

De llevarse a cabo en forma total o parcial, los impactos sociales y ambientales serían de proporciones inmensas, pues cambiaría la estructura del río y el paisaje, modificaría radicalmente el medio ambiente y transformaría la cultura y el modo de vida de cientos de miles de pobladores de esta región. Y qué decir de la fauna íctica y la gran importancia de la pesca de la cuenca hidrográfica más importante de Colombia? sería todo un crimen ambiental innecesario para un país como Colombia, y de gran impacto en la diversidad y productividad, especialmente de especies de peces migratorios que tienen que remontar la cuenca hidrográfica del río en época de desove o reproducción de estas poblaciones, que impactaría en la pesca de poblaciones de peces de mayor tamaño y aporte económico en la pesca comercial y sustento, que son parte de la pesca de todo el sistema de la cuenca del río más importante del país.

Además, el sistema de la cuenca del río Magdalena por su posición central transandina donde habita la mayor población colombiana, ha convertido esta cuenca en la más contaminada de Colombia. La primera gran contaminación en América, además de la invasión española, fue la utilización de mercurio en promedio de 612 toneladas por año (292-1085 toneladas/año) entre 1580 y 1900, en la explotación de plata y oro. Las pérdidas acumuladas de mercurio para el medio ambiente debido a la producción de oro y plata en Suramérica entre 1570-1820 se estiman en

126.000 toneladas (Nriagu 1994). En Colombia, en sistemas de ríos y afluentes del Amazonas, Atrato, San Juan y Magdalena, las operaciones mineras se llevan a cabo desde embarcaciones u otros dispositivos, utilizando motobombas, buzos y dragas mecánicas, además de la minería de mayor impacto ambiental que se lleva a cabo en los páramos, parques y reservas naturales, sin el control debido de la autoridad gubernamental pertinente.

Se estima que los flujos atmosféricos de mercurio procedentes de la minería de plata en la hegemonía colonial de Suramérica durante el período 1587-1820 haber variado de 175 a 1820 toneladas anuales. Se calcula que las cantidades acumuladas de mercurio que circulan a través de la atmósfera desde las minas de metales preciosos son 118.000 toneladas en Suramérica y Centroamérica y 38.000 toneladas en los Estados Unidos. Tal fuente puede, de hecho, explicar los niveles elevados de mercurio que se encuentran en los campos de nieve antárticos y el medio marino del hemisferio sur (Nriagu 1994 y citas allí). Para más detalles sobre la contaminación del medio ambiente, los peces y efectos en la población humana por mercurio (Hg) y metil mercurio (MeHg), ver final Capítulo 9 (Amenazas) de este libro.

También, aún persiste la contaminación de los sistemas hídricos por el mal manejo de los desechos sólidos (Fig.Cap.4: 2) y aguas negras de desechos de alcantarillado contaminadas, entre otros por detergentes caseros e industriales sin tratamiento alguno, especialmente de los millones de habitantes de Bogotá D.C. (Fig.Cap.4: 3a & Fig.4: 3b) y otras ciudades de la cuenca media del río.



Fig. Cap.4.2. Por contaminación con desechos sólidos el río Bogotá recibe cada año más de 640 mil toneladas. Foto cortesía: Wikipedia la enciclopedia libre.



Fig. Cap.4: 3a. Esta cascada o Salto del Tequendama, sobre el río Bogotá a unos 30 km al suroeste de la ciudad de Bogotá D.C. en el municipio de Soacha, Provincia del Tequendama. Tiene una altura de 157 m, y sus aguas golpean un substrato rocoso. Fue un lugar turístico muy atractivo para los visitantes y habitantes de Bogotá y pueblos aledaños, hasta que la contaminación de las aguas del río llegó a tal extremo que la fetidez transmitida en el entorno a la caída de sus aguas blanco-espumosas de la cascada, se hizo intolerable que acabó con el turismo y el cierre y abandono del lujoso Hotel El Salto fundado en 1928. Foto: cortesía Wikipedia la Enciclopedia Libre.



Fig. Cap.4: 3b. El río Bogotá luego del Salto del Tequendama, y pasar Soacha. Su color blanco-espumoso, signo de contaminación extrema y catástrofe ecológica del río, se debe a las aguas negras de desechos de alcantarillado contaminadas, entre otros por detergentes caseros, especialmente de los millones de habitantes de Bogotá D.C. y otras ciudades de la cuenca media del río. Foto: cortesía Wikipedia la enciclopedia libre.

Sistema río Sinú. Nace en el Nudo de Paramillo, con una longitud de 415 Km, siendo navegables 200 km aguas abajo de Montería, y 13.700 km² de cuenca. Los afluentes mayores son el río Verde, Esmeraldas (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6) y las quebradas Urrá, Tay y Jui, siendo el Sinú la cuarta cuenca hidrográfica en importancia de la vertiente Caribe, luego de los ríos Magdalena, Cauca y Atrato.

Río Atrato y afluentes menores. Al oeste de la Cordillera Occidental, el río Atrato se inicia con la confluencia de dos pequeñas quebradas al occidente de los farallones de Citará en el cerro Caramanta en el departamento del Chocó, a los 05°41' de latitud norte y 76°23' de longitud oeste. Vierte sus aguas en el Golfo de Urabá vertiente Caribe por 16 bocas diferentes, siendo la principal la boca Tarena. El Atrato recorre 400 millas (ca. 643.600 Km) de sur a norte, y su cuenca hidrográfica aproximada de 35.000 km². La alta pluviosidad regional hace del Atrato un río muy caudaloso en su corta longitud, vertiendo al mar 4.900 m³/s de agua (IGAC 1996). Entre los afluentes mayores del Atrato, los ríos Murri, Sucio, Ipurdú, Truandó, Salaquí y Quiparádó (Fig. Cap.2:3 & Fig.Cap.2:6).

Sistemas de ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta. El Macizo de Santa Marta es un relieve montañoso ubicado al norte de Colombia, que constituye un sistema aislado de los Andes, sobre la costa Caribe de colombiano (Fig.Cap.4: 4a). Es la formación montañosa litoral más “alta” del mundo, la cual se eleva abruptamente desde las costas del mar Caribe hasta alcanzar una altura de 5.775 metros en sus picos nevados Simón Bolívar y Colón, ubicados a tan sólo 42 km del mar (Fig.Cap.4: 4b), con una superficie aproximada de 17.000 km²; es la montaña más alta de Colombia, aislada de la Cordillera de los Andes por el sistema de valles que forman los ríos Cesar y Ranchería. Partes de esta cuenca son: el Parque Nacional Natural Sierra Nevada de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona, ubicados a aproximadamente a 10°52' Norte y 73°43' Oeste (posición de sus picos centrales), parte de los departamentos de Magdalena, Guajira y Cesar.

Debido a su imponente altura y cercanía al litoral, la Sierra Nevada modifica en parte el clima de la región, atrapando gran parte de la humedad que traen los vientos alisios del nordeste, convirtiéndose en glaciares y lagunas como la Naboba. Durante los últimos 50 años estos glaciares han retrocedido considerablemente. Mientras en 1957 el área total de glaciares era de unos 105 km² en 1981 se redujo a 35 km², cambiando el inicio de la nieve de estar a 4.200 metros a unos 5.000 msnm. En la Sierra Nevada nacen importantes ríos de la región Caribe colombiana, como son los ríos Cesar, Ranchería, Palomino, Don Diego, Guatapurí, Fundación y Aracataca, además de otros 30 riachuelos y quebradas. Estas corrientes van a desembocar principalmente directamente al Caribe, Ciénaga Grande de Santa Marta, o desemboca en ríos como el Cesar y Ranchería. La precipitación anual es de unos 3.000 mm, aunque puede

variar de 4.000 mm en la base a 1.000 mm en mitad de la Sierra (2.800 metros de altura). La sierra nevada es la fuente de 36 cuencas hidrográficas.



Fig.Cap.4: 4a. Mapa Tayrona y Macizo de Santa Marta (Sierra Nevada al centro). Cortesía Banco de la República: www.banrepcultural.org/museo-del-oro.



Fig. Cap.4: 4b. Sierra Nevada de Santa Marta. Fuente: Cortesía santamartaviva.com (Google).

Sistema río Catatumbo (Vertiente Caribe este). Eventos geológicos, relacionados con la actividad entre placas, se manifiestan en la bifurcación de la Cordillera Oriental en el Páramo de Santurban en la denominada Cordillera de Mérida de Venezuela y la Serranía de Perijá entre Colombia y Venezuela, para formar la cuenca del lago de Maracaibo vertiente Caribe este. Esta cuenca está constituida principalmente por dos

sistemas hidrográficos independientes, el río Catatumbo y el río Zulia, con una serie de riachuelos y quebradas afluentes, como los ríos Táchira, Pamplonita, San Miguel, Sardinata, San Isidro, Tarra. El Catatumbo nace en el Cerro de Jurisdicciones a 3.850 msnm, en el municipio de Abrego en la Serranía de Perijá. Tiene un área de cuenca de 18.700 km² en Colombia, de un total de la cuenca de 22.317 km², que vierte en el lago Maracaibo vertiente Caribe este, al que aporta la mayor parte de agua dulce. Los ríos tributarios principales de la cuenca alta del Catatumbo en territorio colombiano son el Zulia con los ríos afluentes Pamplonita y Táchira, y el río Sardinata (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6).

CAPITULO 5

CUENCA VERTIENTE PACÍFICO

Al oeste de la Cordillera Occidental se encuentra el denominado Bloque del Chocó. Comprende parte de América Central desde el lado oriental de la zona del Canal, hasta la latitud 4° norte, que se sitúa en las proximidades de Buenaventura. El Bloque del Chocó comprende los arcos de Dabeiba, Baudó y la cuenca del Atrato (de Porta 2003).

El sector norte de la vertiente del Pacífico desde Panamá hasta la desembocadura del río San Juan, donde las estribaciones de la serranía de Baudó llegan hasta el mar y no existe una planicie costera como tal. A partir de allí, un sector sur donde la planicie costera es continua relativamente se amplía gradualmente hasta alcanzar su máxima extensión entre los ríos Patía y Mira. A lo largo de la costa Pacífica las mínimas precipitaciones se presentan hacia el extremo norte en la frontera con Panamá y hacia el sur en la zona de Tumaco.

Chocó biogeográfico colombiano. Ha sido definido de varias maneras de acuerdo con los propósitos y alcances de investigaciones de diferentes autores, quienes han utilizado principalmente criterios antropológicos, patrones de vegetación, precipitación pluvial o cotas altitudinales (e.g. West 1957, Myers 1966, Hernández-Camacho et al. 1992, Bermingham & Martin 1998, de Porta 2003, Smith & Bermingham 2005). Entre 1951 y 1954 el geógrafo estadounidense, Robert West (1913-2001), andaba muy concentrado recorriendo el Pacífico colombiano. Como resultado de su investigación publicó en 1957 la monografía clásica: *The Pacific Lowlands of Colombia: A Negroid Area of the American Tropics*, que fue publicada en español en el 2000 (*Las tierras bajas del Pacífico colombiano*, traducción de Claudia Leal, Bogotá: Imprenta Nacional de Colombia).

El Chocó biogeográfico en términos hidrográficos corresponde a una amplia zona de clima pluvial que comprende el andén Pacífico y el valle del río Atrato. Es una de las zonas de mayor precipitación del Colombia y global, con núcleos cercanos a los 10.000 mm anuales, en donde la enorme disponibilidad de aguas de escorrentía necesariamente debe incidir en la distribución de especies de peces. Sólo en el sector sur de la vertiente del Pacífico existe planicie costera de cierta amplitud, pero

sus áreas pantanosas corresponden a manglares en donde la salinidad de las aguas impide la presencia de especies dulceacuícolas. Por el contrario, en el medio y bajo río Atrato se forma una extensa planicie de inundación que favorece la existencia de especies dulceacuícolas de mayor talla y una mayor productividad en la pesca, basada principalmente en el bocachico (*Prochilodus magdalenae*).

El Chocó biogeográfico, o “Complejo Ecorregional Chocó-Darién” de cuencas hidrográficas al occidente de la Cordillera Occidental de los Andes que vierten sus aguas al mar Caribe, y al océano Pacífico, ha sido reconocido por muchos autores como un área de enorme valor biológico por su alta diversidad, grado de endemismo en flora y fauna, y punto clave para entender los procesos de dispersión de la biota suramericana a Centroamérica y viceversa.

Una de las particularidades del Chocó biogeográfico es su alta humedad y precipitación, por lo cual se reconoce como la región más húmeda del mundo, y en donde se encuentra la localidad mundial con la mayor precipitación media anual, llegando a alcanzar promedios anuales de lluvias de 13.600 mm a 14.000 mm (Hernández-Camacho *et al.* 1992, Lobo-Guerrero 1993). Este hecho, de gran relevancia para la riqueza hídrica de la región, ha sido presentado como un factor que puede incidir en la baja riqueza de peces de algunas cuencas de la región Pacífica, debido a la corta longitud de sus ríos con alto caudal de agua en una pendiente abrupta que descienden del este de la Cordillera Occidental de los Andes.

La excepcional biodiversidad de esta región ha sido reconocida desde comienzos del siglo XX (*e.g.* Eigenmann 1920c 1922), además de las minuciosas descripciones del geógrafo norteamericano Robert C. West (1957). Aunque en extensión equivale a menos de una décima parte de toda la Amazonia, el Chocó Biogeográfico, que contiene la única selva lluviosa tropical continua en el Pacífico americano, es una de las regiones del planeta que posee la biota más diversa, con una riqueza excepcional de plantas, aves, reptiles, peces, anfibios, insectos y mariposas, entre otros. El Chocó es la región más húmeda de Suramérica, 30.000 millas cuadradas (*ca.* 48.270 km²) de selva “olvidada” separada del Amazonas hace millones de años por el levantamiento de la Cordillera de los Andes.

Sistemas de ríos Chocó biogeográfico. Puede dividirse en tres regiones: Vertiente Caribe, que corresponde básicamente al río Atrato, con una extensa planicie de inundación en la parte media y baja del río, región que en este trabajo no se incluye por drenar a la vertiente Caribe. El sector norte de la vertiente del Pacífico desde Panamá hasta la desembocadura del río San Juan, donde las estribaciones de la serranía de Baudó llegan hasta el mar y no existe una planicie costera como tal; a partir de allí, un sector sur donde la planicie costera es relativamente continua que se amplía en una planicie de cierta amplitud gradualmente hasta alcanzar su máxima extensión entre

los ríos Patía y Mira. A lo largo de la costa Pacífica las precipitaciones mínimas se presentan hacia el extremo norte en la frontera con Panamá y hacia el sur en la zona de Tumaco. La divisoria de aguas en la esquina noroccidental de Suramérica permitió la conformación de las cuencas de los ríos Atrato, San Juan y Baudó (Duque-Caro 1990). En general, los ríos de la pendiente occidental de la Cordillera Occidental de los Andes son cortos y torrenciales que drenan en su mayoría directamente al océano Pacífico.

El 80% de las cuencas de primer orden que drenan el área Chocó Biogeográfico, pertenecen a la zona hidrográfica del Pacífico. En esta zona se destacan los ríos Baudó, San Juan, Anchicayá, Naya, Micay, Dagua, Patía, Mira. El porcentaje restante corresponde a la cuenca del río Atrato, el cual hace parte de la zona hidrográfica del Caribe, drenando sus aguas al mar Caribe colombiano en el Golfo de Urabá (Fig. Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6).

A la vertiente del Pacífico llegan las aguas provenientes de los flancos oeste y sureste de la Serranía de Baudó, y todas las escorrentías del flanco oeste de la Cordillera Occidental de Colombia, al sur del cerro Caramanta. Para esta región, los ríos de mayor caudal son el Baudó, San Juan, Anchicayá, Dagua, Patía, Mira. El río Patía en parte recibe drenajes de la Cordillera Central (*e.g.* Lobo-Guerrero 1993). Además, hay algunos otros ríos menores como Guapi, Jurubidá, Juradó, Micay, Naya. La cuenca Vertiente del Pacífico tiene un área de 88.000 km².

El río Patía nace en la vertiente occidental de la Cordillera Central en el departamento del Cauca, luego de la confluencia de los ríos Timbío y Quilcacé en la vereda El Hoyo, municipio de Timbío a 820 m.s.n.m. Su recorrido alcanza una longitud aproximada de 360 km y su hoya hidrográfica cubre una extensión cercana a los 24.000 km², por lo cual es considerado el segundo río más caudaloso del litoral Pacífico colombiano, y el primero en extensión de la cuenca. La cuenca hidrográfica alta y media que drena los valles interandinos entre Popayán y Tulcán, quedaron aisladas de la cuenca baja por el levantamiento paulatino de la Cordillera Occidental en la zona encañonada conocida como Hoz de Minamá, que constituye una barrera para la migración de muchas de las especies de peces. Posteriormente atraviesa la planicie del Pacífico nariñense y desemboca en el océano Pacífico. A lo largo de su curso recibe numerosos afluentes, por ejemplo los ríos Guachicono, Mayo, Juanambú, Guitará, Telembí (*e.g.* Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 6).

En el Chocó Biogeográfico se han registrado actualmente 130 especies de peces dulceacuícolas agrupadas en 78 géneros, 33 familias y 8 órdenes, los cuales se distribuyen en los ríos de las cuencas hídricas que desembocan directamente en el mar Caribe (río Atrato y ríos menores al este del Atrato), y 137 especies en las cuencas hidrográficas de los ríos de la vertiente Pacífico. Esta alta diversidad incluye

63 especies endémicas (33% de su riqueza) y 30 especies con valor comercial (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012). El listado actualizado de las especies de peces presentes en 13 de las cuencas hidrográficas de la vertiente Pacífico (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012), registra un total de 137 especies, clasificadas en 8 órdenes, 26 familias y 49 géneros (Tabla.Cap.5: 1). Para más detalles sobre esta ictiofauna (*vice* Capítulo 10: Peces cuenca vertiente Pacífico), en esta publicación.

CAPÍTULO 6

CUENCA VERTIENTE AMAZONAS (AMAZONIA COLOMBIANA)

La selva amazónica podría decirse es el ecosistema terrestre más rico en especies del mundo, sin embargo, el momento del origen y las causas evolutivas de esta diversidad son una cuestión de debate. Hoorn et al. (2010c) revisan la evidencia geológica y filogenética de la Amazonia y la comparan con los registros de levantamiento de los Andes. Este levantamiento y su efecto sobre el clima regional cambiaron radicalmente el paisaje amazónico mediante la reconfiguración de los patrones de drenaje y la creación de una gran afluencia de sedimentos en la cuenca. Sobre este sustrato “Andino”, una amplia región del mosaico edáfico desarrollado que se hizo extremadamente rico en especies, sobre todo en la Amazonia occidental. Se demuestra que el levantamiento andino fue crucial para la evolución de los paisajes y los ecosistemas amazónicos, y que los patrones de biodiversidad actuales están profundamente arraigados en el pre-Cuaternario.

El Amazonas es un pedazo gigante de tierra anfibia, resultado de un complejo de procesos geológicos y evolutivos (Fig.Cap.6: 1). La cuenca del Amazonas (Fig. Cap.6: 2) es un valle enorme enmarcado por el Escudo de Guayana en el norte y por el escudo central-brasileña en el sur, los cuales son parte del Cratón Precámbrico. El número de seres que viven en semejante tierra es difícil de estimar. Las interacciones entre estos organismos y el medio ambiente son fascinantes pero a duras penas comprendidas. Las dimensiones de estas interacciones son abrumadoras. La región Amazónica ha sido sometida a los cambios climáticos de los últimos 2 millones de años. La última consolidación de las masas de tierra se produjo hace 600 Ma (Putzer 1984, cita en Val & Almeida-Val 1995).

El agua es la característica principal del paisaje amazónico. El Amazonas y sus afluentes representan el mayor sistema fluvial, cuyas áreas de captación cubren unos seis millones de kilómetros cuadrados. Las altas tasas de precipitación de 2-3 m por año dan lugar a una densa red de arroyos y ríos que dan al paisaje amazónico su carácter específico. Lo más llamativo son los procesos de erosión y sedimentación que demuestran los resultados de la energía cinética del agua que fluye. El propio Amazonas y su enorme llanura de inundación es un hermoso ejemplo para este proceso. Otro ejemplo de la fuerza erosiva del agua se puede observar en la Amazonia

donde el hombre corta la cubierta vegetal natural. Rápidamente, la erosión comienza, eliminando la fértil capa superior del suelo, algunas veces cortando valles profundos en las laderas de las colinas.



Figura Cap.6: 1. Mapa de la Selva Amazónica según WWF: la línea amarilla encierra a la Selva Amazónica, mientras que las fronteras nacionales están remarcadas en negro. Imagen satelital de la NASA. La Amazonia venezolana y de las Guayanas no están dentro de la línea porque no pertenecen a la cuenca fluvial del Amazonas. Cortesía Pflý 2007: Wikipedia la enciclopedia libre.

El clima en la cuenca del Amazonas es permanentemente caliente y húmedo. La temperatura promedio es 27,9°C durante la estación seca, y 25,8°C durante la temporada de lluvias. Las fluctuaciones diarias en la temperatura son mayores que las variaciones estacionales. Temperatura máxima promedio en septiembre es 33,1 C y la temperatura mínima promedio es 23,9°C. La humedad del aire es permanente, variando entre el 88% en la estación lluviosa y 77% en la estación seca (Falesi *et al.*1971, en Junk & Furch 1985).

La precipitación varía entre 1500 mm por año en las partes norte y sur de la cuenca, a más de 6000 mm por año en algunas laderas de los Andes, sin embargo 2-3 m son típicos para la mayoría de las partes de la cuenca. La precipitación varía entre 1500 mm por año en las partes norte y sur de la cuenca a más de 6000 mm por año en algunas laderas de los Andes, sin embargo 2-3 m es típico para la mayor parte de la cuenca. Aproximadamente la mitad de la precipitación total es transportada por el viento dentro de la cuenca del Amazonas desde el océano Atlántico. La otra mitad

se deriva de la evapotranspiración de la propia cuenca y su cubierta vegetal (Junk & Furch 1985, y citas allí). En la selva propiamente dicha, la evapotranspiración puede contribuir hasta el 75% de la precipitación total. Esto demuestra la estrecha relación entre las plantas y el clima dentro de la cuenca: la selva depende de la alta precipitación, que en gran medida es el resultado de su propia evapotranspiración.

La gran llanura amazónica colombiana se formó a partir de un grueso fondo de sedimentos arrastrados desde las montañas de los Andes recién emergidas y depositados en un antiguo mar interior. Es una de las cinco grandes regiones naturales de Colombia: Pacífica, Caribe, Andina, Orinoquia y Amazonia, alberga variados ambientes ecológicos y biogeográficos que la hacen difícil de demarcar, igualmente los de la cuenca hidrográfica y los del bioma de selva húmeda tropical de tierras bajas. Tampoco se puede determinar con precisión cuál es el alcance de la distribución de especies de fauna y flora. Para delimitar esta región, en Colombia se tienen en cuenta tres criterios:

Cuenca hidrográfica, la Amazonia incluye los afluentes que bajan de las cordilleras Central y Oriental (*e.g.* Estrella fluvial colombiana) y los que nacen en medio de la planicie o de los tepuyes; entre los relieves de la cuenca se manifiestan la cordillera andina, las zonas onduladas del piedemonte, la gran planicie y las formaciones de rocas areniscas del Escudo de Guayana; la cobertura vegetal está compuesta por ecosistemas de montaña, páramos, bosque nublados y selvas de tierras bajas, de selva húmeda tropical, selvas de altillanura y selva inundable y de vegetación propia de los antiguos reductos de Guayana y de vegetación de sabana o caatinga.

Biogeográfico, se tiene como referente para este límite lo que se denomina bosques basales, esto significa que la región sólo asciende hasta los 1.000 msnm. Este criterio hace que el límite de la Amazonia colombiana sea la cota de 1.000 msnm en el occidente, y al suroriente el límite es el internacional, al norte el límite es la línea de bosque, con respecto a la región de la Orinoquia, cuya cobertura predominante son los herbazales de ecosistemas de sabana.

Políticamente, se incluye en la Amazonia colombiana los departamentos tradicionalmente amazónicos: Amazonas, Putumayo, Caquetá, Guainía, Guaviare y Vaupés; y también se incluyen parcialmente departamentos como Nariño, Cauca, Meta y Vichada. El Naturalista Jorge Hernández Camacho, describió que el límite entre la Orinoquia y la Amazonia debería buscarse siguiendo el curso del río Guaviare, pero incluyendo toda la franja de grandes selvas de fisonomía amazónica que lo bordean y también toda la selva del sector de la serranía de La Macarena, que tiene mayor afinidad en fauna y flora con la del Caquetá.

De acuerdo con los estudios del SINCHI, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, la Amazonia colombiana ocupa 477.274 km², de los cuales 22.030

km² (4,7%) corresponden a los biomas de montaña andina. La mayor superficie, 309.988 km² (64,9%), está cubierta por selva húmeda ecuatorial de tierra firme; el 12%, (57.388 km²), son selvas inundables; las sabanas amazónicas con sus caatingas ocupan 16.042 km² (3,4%); las formaciones rocosas y los tepuyes, incluida la serranía de La Macarena comprenden 71.825 km² (15%). Las subregiones de la Amazonia colombiana son el Piedemonte amazónico, Llanuras del Caquetá, Llanuras del Inírida, Llanuras del Guaviare, Amazonia meridional, Llanuras del Putumayo, Serranía de Chiribiquete y el Trapecio amazónico.

En la flora amazónica se han registrado La diversidad faunística de la Amazonia colombiana está compuesta por 674 especies de aves, 158 de anfibios (118 endémicos), 195 de reptiles con un endemismo, 212 de mamíferos y 753 de peces. Son 79 las especies amenazadas: 24 de mamíferos, 23 de aves, 15 de reptiles, 14 de peces y 3 de anfibios.

El Amazonas, el río más grande del mundo, que solía ser un gran humedal conectado al Caribe hasta hace unos 14 millones de años cuando la elevación de las cordilleras andinas causó un enorme cambio en el drenaje continental: Interrupción del flujo hacia el oeste, creando el río como lo conocemos formado hoy en día, desembocando en el océano Atlántico (Fig.Cap.6: 2). Se sitúa en el norte de Brasil y sureste de Colombia, con una superficie de alrededor de 500.000 Km². El eje principal de la cuenca se extiende de este a oeste entre el Escudo Guayanés en el norte, y el Escudo Brasileño en el sur. En el oeste es separada de la cuenca de Solimões por el arco Purús. Al este el arco Gorupa lo separa de la cuenca Marajó. La cuenca de Solimões consiste de la depresión Paleozoica intracratónica orientada este-oeste de alrededor de 480.000 km². Esta cuenca es atravesada por el río Solimões y una red de cientos de afluentes. Geológicamente se sitúa principalmente en el estado de Amazonas en Brasil, pero también tiene extensiones hacia el sureste de Colombia, con un área de 345.000 km² (Figs.Cap.6: 1 & 6: 2), también está limitada por los escudos de Guayana y Brasil al norte y al sur, respectivamente. Al oeste está separada de la cuenca del Acre por el arco de Iquitos, y de la cuenca del Amazonas al este por el arco de Purús (Wanderley-Fihlo *et al.* 2010).

La Amazonia (Colombia-Brasil) es el pulmón por el que respira el mundo. Es el gran gigante ecosistema de la tierra, y no es sorprendente que sea una tierra codiciada por tantos. De ahí el que sea depredada por tirios y troyanos y que en ella se produzcan tantos incendios. La Amazonia se originó hace más de 100 Ma. Su nivel inundable puede subir hasta 10-12 metros de altura. Mientras que en el conjunto de los ríos europeos las especies de peces no superan las 200, en la Amazonia superan holgadamente las 3.000. Cada año se capturan cerca de 20 millones de peces, destinados a usos ornamentales, solamente en el tramo medio del río Negro. Se ha escrito que, en su corazón el terrateniente “Cecilio do Rego” ha comprado siete millones de hectáreas ¿Será posible tal inaudito, y cual su fin?



Figura Cap.6: 2. Mapa cuenca río Amazonas: Karl Musser (2008, Wikipedia la enciclopedia libre).

El río Amazonas, en su integridad, es considerado el río más grande del mundo en volumen, longitud y área de cuenca, pues científicos brasileños han afirman que el río Amazonas (6.800 km), y no el Nilo (6.695 km), es el más largo del mundo, según resultados del equipo que no habían sido publicados (Roach 2010). Sí las nuevas mediciones son verdaderas y se mantienen, el Amazonas sería 105 km más largo que el Nilo, o alrededor de 360 km sí se tienen en cuenta los datos de Ziesler y Ardizzone (1979). Área total de la cuenca hidrográfica del Amazonas es de 5.318.000 km², 7.050.000 km² incluyendo la cuenca del Tocantins. Sus tributarios se extienden desde los 5°N a los 15°S. Recorre la selva tropical húmeda más grande del planeta, la Amazonia o selva amazónica. Según Sioli (1984), la cuenca de drenaje del Amazonas cubre más de 8 millones de km² y tiene la selva tropical más grande de la tierra.

El río Amazonas nace en la Cordillera Chila, cerro de Pasco en el nevado Mismi, en Arequipa, Perú. El largo total es de 6.800 km, incluyendo el río Ucayali y su afluente el Apurímac. Luego de la confluencia del Apurímac y el Ucayali, el río deja atrás el territorio andino y entra en una planicie aluvial inundable de bajo relieve en la selva tropical del Amazonas (Fig.Cap.6: 2). Recorre también la frontera entre Colombia y Perú, para luego hacer frontera tripartita con Brasil en el Trapecio Amazónico colombiano. En Brasil el río se llama Solimões desde el confín colombo-peruano hacia la desembocadura del río Negro en Manaos (Ziesler & Ardizzone 1979), y a partir de la confluencia con el río Negro toma el nombre de río Amazonas. En la unión

de estos dos ríos, se nota la diferencia de coloración de las aguas: negras las del río Negro (ricas en humus y taninos principalmente de origen selvático) y blancas las del Amazonas (cargadas de sedimentos de erosión andina). Aguas que prácticamente no se entremezclan, y guardan su coloración, en un trayecto cercano a 230 km, debido a la similar profundidad, diferencia de temperatura y velocidad de las dos corrientes fluviales en el punto de confluencia (Fig.Cap.6: 3).



Figura Cap.6: 3. Rio Amazonas: Encuentro en Manaus de aguas de los ríos Solimões y Negro. Foto cortesía M.R. Duran Ortiz (2006 – Wikipedia la enciclopedia libre). Note el color de las aguas **blancas** (blancoamarillentas y turbidas abajo) del río Amazonas ricas en sedimentos disueltos provenientes de los Andes, y **negras** (ricas en humus color te arriba) del río Negro de origen selvático.

La Cuenca de drenaje del río Amazonas es la mayor cuenca hidrográfica del mundo, cubriendo $6,1 \times 10^6$ km² (Guyot *et al.* 2007, cita de Hoorn *et al.* 2010c). Sioli (1984), menciona que el sistema de la cuenca del Amazonas cubre más de 8 millones de km². Los ríos de ésta vasta región se pueden diferenciar según la composición de los sedimentos, textura y geoquímica, características que son todas indicativas del origen de los sedimentos y la proximidad a la zona de origen. Sioli (*op. cit.*) define tres tipos de ríos amazónicos basado en la proporción de carga del lecho frente a la carga suspendida y la acidez (pH) del agua. Estos son: los ríos de aguas blancas con una elevada carga suspendida y de origen andino (*e.g.* el río Amazonas), y los ríos nacidos en el cratón, que pueden subdividirse en dos tipos, los ríos de aguas claras con una carga de suspensión pequeña y una alta carga de fondo (*e.g.* el río Tapajós), y ríos de aguas negras, ricos en ácidos húmicos y tienen una pequeña carga suspendida (*e.g.* los ríos Guainía→Naquén/Isasa→Vaupés→Negro). La cuenca del Amazonas incluye una variedad de paisajes, como los enigmáticos tepuis o serranías en Colombia y Venezuela, los bosques de laderas, el pie de monte de los Andes al este

de la Cordillera Oriental, y oeste de la cuenca, y grandes extensiones de selva tropical en la parte central de la Amazonia.

El ancho promedio del Amazonas es de 5 km en el trecho entre Manaos y el océano Atlántico; la pendiente en los últimos 1.500 km es de 15 mm/km; lluvia promedio de 2.500 mm/año; diferencia de nivel del río entre aguas bajas y altas alcanzan los 20 m, siendo el más alto régimen de inundaciones en Junio. Las llanuras aluviales resultantes de las inundaciones anuales del Amazonas medio y bajo, ocupan un área probablemente de más de 50.000 km² por varios meses, lo que crea condiciones ecológicas muy peculiares (Sioli 1975). El área del plano inundable del estuario es cerca de 25.000 km (Sioli 1966). Sólidos en suspensión \pm 50200 ppm durante el período de aguas someras poco profundas y de las inundaciones, respectivamente, con un transporte anual de unos 1.000 millones de toneladas de sólidos en suspensión al océano. El río Amazonas tiene un fenómeno de mareas conocido como “Pororoca”, llegando muy lejos aguas arriba y a veces a 5 m de alto. La boca este del río Amazonas se llama Pará, con aproximadamente 320 km de largo y 60 km de ancho en su desembocadura al Atlántico. El río Amazonas es navegable hasta Iquitos por embarcaciones oceánicas.

La Amazonia antes de la influencia andina: un antiguo paisaje dominado por el río.

El área que hoy conocemos como la Amazonia fue una vez parte de una región “Panamazónica” o Panamazonia, mucho más extensa que antes de finales del Mioceno (hasta 10 Ma), se extendía sobre la mayor parte del norte de Sudamérica, hoy Amazonia, Orinoquia y las cuencas de drenaje del Magdalena (Fig.Cap.2: 2B). A veces, esta región se extendía al sur, en la región norte de Paraná (Lundberg *et al.* 1998). Hoorn *et al.* (2010a) llamaron a esta vasta área Panamazónica, porque se sabe del registro fósil que existía una fauna diversa, elementos de los cuales ahora están restringidos a la Amazonia.

Durante el Paleógeno, el oeste y el noroeste de las partes bajas de las tierras panamazónicas se caracterizaban por la alternancia de condiciones fluviales y marginales bahías marinas (Roddaz *et al.* 2010). Fósiles muestran que una fauna de mamíferos diversos, incluyendo roedores, marsupiales, ungulados, y xenartros existían en la parte centro-occidental de la Panamazonia (*e.g.* Campbell 2004). Fósiles del Paleógeno revelan también la diversificación de una gran variedad de bagres de agua dulce, carácidos y cíclidos ahora prominentes en las aguas del Amazonas (Lundberg *et al.* 1988).

La mayor parte de la historia geológica de la Amazonia se centró en el Cratón del Amazonas, el núcleo de roca dura en la parte oriental de América del Sur, pero

esta situación cambió durante el transcurso del Cenozoico. Después de la ruptura continental (135 a 100 Ma), tanto el crecimiento del océano Atlántico y los ajustes de la placa tectónica a lo largo de la margen del Pacífico (Isacks 1988, cita en Hoorn *et al.* 2010a) causó deformación en el Cratón del Amazonas, y más tarde la formación de los Andes (*vide* material de soporte en Science on line: Horn *et al.* 2010a). Archivos de esta historia regional están almacenados en una serie con rumbo norte a sur en las cuencas del antepaís a lo largo de los Andes, con tendencia este-oeste en las cuencas intracratónicas, y en el abanico submarino del Amazonas en el Atlántico (Figueiredo *et al.* 2009, Rodaz *et al.* 2010).

El Cratón amazónico forma el núcleo más antiguo del continente sudamericano, y es dividido por la cuenca del Amazonas en dos partes, el Escudo Guayanés en el norte, y el Guaporé o Escudo Central de Brasil en el sur. En todas las síntesis modernas, las principales unidades geológicas del Escudo Guayanés continúan por debajo de la cuenca del Amazonas, en el Escudo de Guaporé, sin desplazamiento. El cratón amazónico también continúa hacia el oeste por debajo de la cubierta de las cuencas subandinas, en numerosos bloques de rocas precámbricas se han incorporado en las cordilleras de los Andes del norte durante la orogenia (Kroonenberg & de Roever 2010, y referencias allí). Los afloramientos más importantes son el Macizo de Santa Marta (Fig.Cap.4: 4a & Fig.Cap.4: 4b), el Macizo de Garzón, el Macizo de Santander y la Serranía de La Macarena.

Las tierras altas cristalinas que constituyen el Cratón Amazónico formaron el principal motor y fuente de aporte de sedimentos de los sistemas fluviales durante la mayor parte de la historia geológica de América del Sur. A pesar de esto, muy poco se sabe acerca de la naturaleza de estos sistemas reposicionales y sus implicaciones para la paleogeografía. Esto se debe principalmente a la dificultad de acceso del terreno amazónico y la falta de control stratigráfico. Una complicación adicional es que la Amazonia es compartida por muchos países y la continuidad de las características geológicas existentes entre los países no siempre está clara (Hoorn *et al.* 2010c)

Testimonio de los cambios postruptura en el Cratón son los depósitos aluviales y trenzados ríos del Cretácico, que se acumularon en las cuencas sedimentarias extendidas en dirección este-oeste. Estos sistemas de drenaje fueron captados en un río principal “al revés” con el flujo hacia el oeste (Mapes 2009, cita en Hoorn *et al.* 2010a), muy diferentes del actual río Amazonas. La divisoria de aguas estaba situada inicialmente en la Amazonia oriental, pero en el Paleógeno (~ 65-23 Ma) migró hacia el oeste (Wanderley-Filho *et al.* 2010, Sena Costa *et al.* 2001), dando paso al presente bajo río Amazonas (Hoorn *et al.* 2010a), y (Figs.Cap.2: 2AB). Hacia el final del Paleógeno, la división continental se encuentra en el centro de la Amazonia y el flujo separado de este a oeste del río amazónico (Figueiredo *et al.* 2009), y (Figs.Cap.2: 2C-F).

La Cresta o Arco de Fitzcaraldo. Es un rasgo geomorfológico importante de alrededor de 400.000 km² en el paisaje de la cuenca del Amazonas. El arco divide la cuenca norte de antepaís de la Amazonia de la cuenca sur de antepaís amazónico. Ambas de las cuales fueron impulsadas por cargas orogénicas andinas (Roddaz *et al.* 2005, cita en Roddaz *et al.* 2010). La estratigrafía de las cuencas subandinas, también llamadas cuencas amazónicas de antepaís, es revisada por Roddaz *et al.* (2010).

La exposición a largo plazo de la corteza continental relativamente estable, junto con intensa erosión tropical produce un suministro continuo de sedimentos a las tierras bajas de la Amazonia y a los ríos cratónicos. La roca expuesta fue profundamente erosionada debido al clima cálido y altas precipitaciones, provocando la lixiviación profunda y dejando un residuo resistente compuesto principalmente de cuarzo y los minerales secundarios del suelo laterítico. Con el tiempo, este proceso dio lugar a la formación de gruesos suelos lateríticos que se enriquecieron en cuarzo, hierro y en minerales ricos en aluminio como la caolinita, hematites y gibbsita (*e.g.* Lima-Acosta 1997, cita en Hoorn *et al.* 2010c).

La clasificación y composición de la carga de sedimentos de ríos cratónicos modernos de la Amazonia (Hoorn *et al.* 2010c) analizan cuatro unidades sedimentarias diferentes que van del Cretáceo al Neógeno superior y todas tienen un área de origen cratónico. Estas son: la Formación Alter do Chão en Brasil (Cretácico-Paleógeno), la Formación Petaca en Bolivia (Oligoceno-Mioceno), las arenas blancas de Iquitos (Mioceno-Plioceno), Mariñame y unidades colombianas de arena del Apaporis (Mioceno).

Mariñame y unidades de arena del Apaporis: Amazonia colombiana. El área media del río Caquetá, alberga una serie de secuencias de características de arenas ricas en cuarzo denominadas informalmente “Unidad de Arena Mariñame”, están descubiertas y adyacentes hacia el este de las montañas de la Mesa de Araracuara. Los mejores sitios están situados a lo largo del río Agua Negra, un afluente del río Yará, y cerca de la isla de Mariñame y Tres Islas, a lo largo de las márgenes del río Caquetá (Hoorn 1993, 1994c, Ochoa-Lozano 2007, cita en Hoorn *et al.* 2010c). Otra unidad de depósitos similares, pero algo más joven, se exponen a lo largo de los ríos Apaporis y Pira Paraná, y es llamada informalmente “Unidad de Arena Apaporis”.

Las unidades de arena del Mioceno de la Amazonia colombiana son parte de la extensión norte de la cuenca intracratónica Solinões. Aquí estas unidades de arena llamadas originalmente “Terciario Superior Amazónico”, una denominación prevista para distinguirlas de las arcillas azules y lignitos del “Terciario Inferior Amazónico” (Galvis *et al.* 1979). Sin embargo, el análisis palinológico muestra que las arcillas azules suelen ser más jóvenes que las unidades de arena a lo largo del río Caquetá, pero contemporáneas a (o tal vez incluso mayor que) la unidad a lo largo del río Apaporis (*e.g.* Wesselingh *et al.* 2006a). La transición de la Unidad de Arena

Mariñame en las arcillas azules de la Formación Pebas/Solinões se observa en Santa Isabel (Hoorn 1994a).

Los afloramientos de Agua Negra, Mariñame y Tres Islas son ricos en materia orgánica y contienen abundante polen. Las secciones fueron datadas utilizando el análisis palinológico y sugirió una edad de principios del Mioceno inferior medio (Hoorn 1993, 1994a, Ochoa-Lozano 2007, citas en Hoorn *et al.* 2010c). La unidad de Arena Apaporis se estima en una edad del Mioceno medio al tardío, basada en la presencia de polen de *Grimsdalea magnaclavata*, y la ausencia de marcadores bioestratigráficos de taxones mayores y menores (Hoorn 1993).

La sección Apaporis se encuentra a lo largo de un río mezclado con sus afluentes de aguas claras y negras, afluente del río Caquetá. A lo largo de este río y su afluente el río Pira Paraná, hay una serie de afloramientos que se asemejan a los situados a lo largo del río Caquetá (Hoorn 2006). La materia orgánica en las arcillas arenosas está dominada por *Zonocostites* (un polen de manglar), foraminíferos y dinoflagelados, todos los cuales son indicadores costeros. Esta asociación es ecológicamente similar a la que se encuentra en la parte superior de la sección Mariñame 3, pero la sección Apaporis es más joven y representa a la cuenca de inundación y ambientes pantanosos costeros de antaño.

La historia del Cretáceo y el Cenozoico de la selva neotropical todavía no se comprende bien. La mayoría de los estudios del Cretáceo se han llevado a cabo en la margen oriental de América del Sur, y la mayoría de ellos se han centrado en palinología (Jaramillo *et al.* 2010 y las referencias allí), principalmente del norte de América del Sur.

El origen de la cuenca del Amazonas ha intrigado durante mucho tiempo a los científicos. Los anteriores observadores señalan que la cuenca se encuentra en la prolongación de una de las grandes rupturas de la cadena andina. En la actualidad, un origen por hendedura a finales del Neoproterozoico y Paleozoico inferior es generalmente aceptado. En resumen, el Cratón Amazónico es un área cratónica rodeado por todos lados por cinturones móviles de diferentes edades: un núcleo Arcaico en el este, un cinturón Transamazónico en el norte, un cinturón Grenvilliano en el oeste, y uno en el Neoproterozoico sureste (Kroonenberg & de Roever 2010, y referencias allí).

La gran llanura amazónica colombiana se formó a partir de un grueso fondo de sedimentos arrastrados desde las montañas de los Andes recién emergidas y depositados en un antiguo mar interior. Las cuencas sedimentarias de la región amazónica son los elementos fundamentales que determinan la configuración actual de lo que genéricamente se conoce como la Amazonia. La evolución geológica de estas cuencas estableció el paisaje y la geomorfología de los ríos, lagos y sistemas

marinos que llenaban las depresiones durante los últimos 500 millones de años. Las tierras bajas continentales de la Amazonia interactuaron dramáticamente con el levantamiento de los Andes durante los últimos 23,5 millones de años (tiempos del Neógeno), creando una región especial y única en términos de drenaje, fauna y flora o la Selva Amazónica (Wanderley-Fihlo *et al.* 2010). El registro sedimentario en las cuencas del Paleozoico de la Amazonia permite reconstrucciones de la evolución geológica del Paleozoico de esta región.

Dunne *et al.* (1998) estiman que sólo alrededor del 1% de la carga total de sedimentos del río Amazonas se desplaza como carga del lecho, con el otro 99% en suspensión. La carga de los lechos de los ríos andinos se caracteriza por arenas inmaduras, arenitas líticas ricas en componentes volcánicos y metamórficos y una composición variable de mineral de arcilla. Las arenas se caracterizan además por un set de minerales pesados inestables compuestos de epidota, granate y “cloritoide” (*granet and chloritoid*)(*e. g.* Hoorn 1993, 1994b, Ruiz 2007 cita en Hoorn *et al.* 2010). En su curso aguas arriba, los afluentes andinos se caracterizan por una alta carga suspendida de “illita” (*illite*) y clorito, que proceden de la erosión de una gran variedad de rocas. El contenido de illita y clorito disminuyen aguas abajo mientras que el contenido de esmectita aumenta debido a la erosión de las orillas laterales de las unidades de nivel Terciario en las tierras bajas del Amazonas (Hoorn *et al.* 2010c y referencias allí). Aguas abajo también hay un aporte de sedimentos cada vez mayor de los afluentes que drenan el antepaís del Megafan Pastaza (Räsänen *et al.* 1992) y el Arco de Fitzcaraldo. Hay poca deposición de sedimento en el cauce principal y alta carga de sedimento en suspensión se deposita sobre todo en las llanuras de inundación que albergan el fértil bosque inundado denominado várzea.

Estos ríos arrastran sedimentos del fondo, principalmente de carga cratónica compuesta por arenas de cuarzo y en menor cantidad “plagioclasa” (plagioclase) y feldespatos alcalinos (Hoorn *et al.* 2010c, y referencias allí). El cuarzo es muy resistente a la intemperie, mientras que minerales como plagioclasa y feldespato alcalino fácilmente decaen en minerales de arcilla. Por esta razón, las formas de cuarzo son el componente dominante de las arenas en los ríos amazónicos que no son de origen andino. Ríos derivados del Cratón se caracterizan por procesos dominados por el canal donde la deposición de arena se lleva a cabo en forma de bancos de arena en los centros de los canales de los ríos, las llanuras de inundación son de alcance limitado y los bosques inundados en estos sistemas se denominan Igapó.

Los ríos Negro y Tapajós, grandes afluentes del río Amazonas, son ejemplos típicos de ríos modernos cratónicos. El río Negro es un río de agua negra que drena el Escudo guayanés y lleva minerales de arcilla caolinítica (74-81%) y proporciones menores de illita y clorito (47% y 8-15%, respectivamente) como carga en suspensión (Guyot *et al.* 2007, cita en Hoorn *et al.* 2010c). El río Tapajós es un río de agua transparente

que drena el Escudo Central brasileño y lleva una carga suspendida dominada por arcilla caolinita (80%) y proporciones menores de illita (7%) y clorito (8%) (Guyot *et al.* 2007 *op.cit.*). Otros buenos ejemplos de ríos de origen del Cratón amazónico sin diluidos son los ríos Marowijne y Coranijn en Surinam, que fluyen directamente desde el Cratón al Atlántico (Hoorn *et al.* 2010c).

La historia fluvial de la Amazonia se puede subdividir en dos partes, un periodo dominado por el Cratón amazónico (casi todo el Fanerozoico) y el período dominado por los Andes (a partir del Neógeno ~ 16 Ma). Al final del Cretácico y durante el Paleógeno, el levantamiento de los Andes está impreso en el registro sedimentario de la zona subandina. Una vez que se aceleró el levantamiento de los Andes, durante el Neógeno, el efecto se estableció en el registro sedimentario de todo el Amazonas. Esta transición de sistemas fluviales cratónico a andino fluvial-lacustre y sedimentación lacustre, junto con los varios patrones de drenaje, se conserva en las secuencias sedimentarias de la Formación Solimões (Hoorn 1993). Aunque el Cratón sigue siendo una fuente de aporte de sedimentos a los ríos relativamente menores hasta el presente, desde el Mioceno ya no dominan las arterias principales de drenaje en la Amazonia. En cambio, una nueva generación de ríos secundarios nació en las nuevas topografías, por levantamiento flexural (“*forebulges*”), que resultaron del levantamiento de los Andes en la zona subandina y la Amazonia (Hoorn *et al.* 2010c).

En resumen, el proceso geológico relativamente reciente creó la geografía actual de la Amazonia. El sistema andino de río y sus nutrientes ricos en ambientes acuáticos, que no son más antiguos que el Mioceno, sustituyó muchos de los sistemas fluviales derivados del Cratón que dominaron la Amazonia durante la mayor parte de la historia geológica. Esto no sólo crea un cambio en la paleogeografía, pero también significó un cambio biótico. Los nuevos entornos se han formado y se han creado barreras entre las áreas que antes estaban unidas, como la del Magdalena, la costa del Caribe y Amazonia. El cambio del drenaje del Neógeno y origen de los sedimentos en consecuencia representa mucho más que un proceso geológico regional, y es relevante para la comprensión del paisaje entre el norte de Suramérica, y por lo tanto la composición y la distribución de especies (Hoorn *et al.* 2010c).

Las secciones inferiores del Mioceno inferior, tanto de las formaciones Pebas y Solimões están mal documentadas y, con la excepción de la zona subandina y las cuencas intermontanas, que anteriormente estaban conectadas a la Amazonia, es decir la cuenca del Magdalena en Colombia (*e.g.* Pilsbry & Olsson 1935), hay pocos afloramientos representantes de este intervalo de tiempo. La única evidencia de una transición fluvial a lacustre en el Mioceno inferior al Mioceno medio se puede observar a lo largo del río Caquetá, en Santa Isabel.

La cuenca colombiana del Amazonas está situado al norte de la cuenca de Solimões y ningún divisor parece existir entre ellas. Esta cuenca es relativamente poco

profunda a juzgar por la frecuencia de los afloramientos de basamento en los lechos de los ríos. A lo largo del río Caquetá, entre Araracuara y La Pedrera, sedimentos estratigráficamente más jóvenes y -de oeste a este -van desde el Mioceno temprano a medio/tardío (Hoorn 1993, 1994a, 1994c, Wesselingh *et al.* 2006a). Los primeros sedimentos del Mioceno inferior incluyen depósitos fluviales de origen cratónico (Hoorn, 1994c, Hoorn *et al.* 2010b), que cambian poco a poco en las arcillas azules típicas de la Formación Pebas, o sea el afloramiento de Santa Isabel.

El megahumedal conectó la mayor parte de Suramérica a través de vías, tanto fluviales como marinas. Hacia el norte, este humedal se unió con el Caribe a través de la región de los Llanos, una conexión que existió hasta el Mioceno superior. Esta vía permite la influencia marina esporádica en la cuenca de drenaje del Amazonas. Prueba de ello son las similitudes entre la fauna del Caribe y de peces amazónicos (Lundberg *et al.* 1986, Lovejoy *et al.* 1998), la ruta de migración del molusco *Pachydon hettneri* (Wesselingh & Macsotay 2006), la semejanza general de la fauna de vertebrados de La Venta, Urumaco y la Amazonia (Cozzuol 2006) y los depósitos contemporáneos con influencia marina del Mioceno en los Llanos y la Amazonia.

Estos datos implican que, con anterioridad al Mioceno tardío las cuencas de drenaje del presente Orinoco, Amazonas, Magdalena, y su fauna y flora estaban todas conectadas. Durante el Mioceno y el Plioceno, el levantamiento acelerado del este de los Andes y el levantamiento de la Cordillera de la costa de Venezuela llevaron a la separación de estas cuencas (Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Gamero 1996, Potter 1997, Lundberg *et al.* 1998, Albert *et al.* 2006). Esto proporcionó un escenario geográfico completamente nuevo para la evolución de las especies. Al mismo tiempo, un ajuste adicional paleogeográfico nuevo se desarrolló a través del establecimiento del río Amazonas, una ruta transcontinental fluvial que conecta los Andes y el Amazonas. Este evento condujo posteriormente a otro desarrollo importante paleogeográfico, que fue el inicio de la deposición en aguas profundas del Fan de la Amazonia.

Hoorn *et al.* (2010b), brevemente concluyen sobre el desarrollo del Megahumedal de la Amazonia del Mioceno, en Brasil, Colombia, Perú, Bolivia, así: el Megahumedal del Mioceno de la Amazonia fue uno de los ambientes de humedales más grandes y de larga duración en la historia geológica. La evolución de este sistema de deposición fue controlada por una miríada de factores, tales como cambio del nivel del mar, el hundimiento y un clima estacionalmente húmedo. El mecanismo de transmisión más importante, sin embargo, fue el levantamiento de los Andes. Una de las características más destacadas de este escenario fue la enorme diversidad de vertebrados e invertebrados acuáticos. Aunque la fauna de vertebrados se mantuvo diversa en todo el Mioceno superior, los invertebrados endémicos prácticamente desaparecieron y se ha mantenido relativamente pobre desde entonces. La terminación de esta fauna durante el Mioceno inferior tardío se correlaciona con la implantación del moderno río Amazonas.

El levantamiento de los Andes aumenta dramáticamente durante el Mioceno superior y la cuña sedimentaria avanza hacia el este, más allá de las cuencas sedimentarias subandinas y amazónicas. Como resultado, el humedal desapareció y, después de conectarse con los sistemas fluviales de la Amazonia oriental, los sistemas fluviales andinos se fusionaron en el sistema transcontinental de los ríos del Amazonas.

El sistema de humedales del Mioceno del Amazonas es único, no sólo por su extensión y diversidad de especies, sino también porque coincidió con cambios importantes de la geografía en el norte de Suramérica. Después de la desaparición de este sistema, la Amazonía sufrió una disminución de la diversidad de especies como resultado de los cambios geográficos y de enfriamiento climático, el último la posible causa de una disminución en la diversidad de la fauna de reptiles.

La naturaleza de este complejo ambiente del interior, donde el agua dulce, condiciones marinas y mareas coexistían bajo la influencia de un clima cálido y húmedo, así como su transición hasta la actualidad, todavía plantea muchas preguntas que siguen sin respuesta.

Los ríos que se originan en los Andes, como los ríos Napo, Putumayo y Caquetá, y también los arroyos pequeños que drenan las estribaciones de los Andes, en general llevan grandes cantidades de sedimentos en suspensión. Cerca de los Andes, los depósitos fluviales contienen en su mayoría rocas y gravas, mientras que aguas abajo los sedimentos se convierten en grano fino. Por el contrario, los ríos con sus cuencas en las tierras bajas del Amazonas tienden a contener mucho menos arcilla en suspensión y tienen generalmente concentraciones más bajas de minerales meteorizables disueltos. Estos ríos llevan aguas transparentes, que pueden ser incoloras o de color marrón (color cola), debido a los solutos de ácidos orgánicos (Duivenvoorden & Duque 2010).

La heterogeneidad del suelo en el noroeste de la Amazonia depende principalmente del material parental y la fisiografía. En las tierras bajas no inundadas (también conocidas como “tierras altas”) interfluvios (que son el sistema más dominante), la mayoría de los suelos son más o menos fuertemente lixiviados (Duivenvoorden & Duque 2010 y referencias allí). Los suelos desarrollados en unidades derivadas del Cratón son especialmente muy lixiviados acrisoles y ferrasoles (IUSS 2007, cita en Duivenvoorden & Duque 2010). Sin embargo, en los suelos desarrollados en los sedimentos procedentes de fuentes andinas (sobre todo en Ecuador) o en los sedimentos de la Formación Pebas/Solimões en la parte sur de la Amazonia noroccidental, se observaron niveles comparativamente altos de las concentraciones de base: alisoles y acrisoles (Duivenvoorden & Duque 2010 y referencias allí).

Los acontecimientos científicos que marcaron el inicio de las investigaciones sobre la fisiografía (geología, geomorfología, suelos), paleontología, climatología, filogenia

molecular, paisajes y biotas de Suramérica, con énfasis en el noroeste suramericano, en su mayoría sucedieron durante la última década del siglo XX y primera del siglo XXI. Hasta la década de 1990 ni siquiera el momento aproximado del origen de la moderna Amazonia era conocido, ni el tiempo de origen de la diversa biota moderna. Los patrones de diversidad en sí fueron mal entendidos en todas las escalas (Wesselingh *et al.* 2010 y referencias allí). La combinación de patrones de diversidad mal asignados o interpolados, junto con ideas incompletas en la historia geológica de la región del Amazonas, ha permitido la creación de grandiosas teorías, pero a menudo con datos mal soportados sobre el origen de los ecosistemas modernos y la biodiversidad amazónica, algunas de las cuales siguen dominando el debate sobre los orígenes de la Amazonia (Wesselingh *et al.* 2010).

En las últimas décadas, muchas ideas nuevas y relevantes sobre el desarrollo de los paisajes y la biodiversidad amazónica se han obtenido a partir de una variedad de fuentes. La aparición del sistema del río Amazonas durante el Mioceno (Dobson *et al.* 2001), los nuevos datos presentados en Figueiredo *et al.* (2009). La naturaleza de los paisajes antiguos y los sistemas de ríos amazónicos (Hoorn 1994c, Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998), el desarrollo de la flora del bosque lluvioso en el pasado (Hoorn 1994c, Jaramillo *et al.* 2006) y la fauna (*e. g.* Wesselingh & Salo 2006, Latrubesse *et al.* 2007), y sus relaciones con floras y faunas de las áreas actualmente fuera de la Amazonia (Albert *et al.* 2006), se hicieron más claras. Además, la naturaleza y el impacto de los eventos tectónicos (Espurt *et al.* 2007, Mora *et al.* 2008) sobre la evolución del paisaje amazónico se volvió cada vez más apreciado. Se ha avanzado considerablemente en la documentación y modelización de la riqueza de especies y la biodiversidad, por ejemplo Ruokolainen *et al.* (2007 y referencias), ATDN (Amazon Tree Diversity Network: collective autor) y RAINFOR (The Amazon Forest Inventory Network: collective author (ter Steege 2010). Estos estudios permiten comprender las relaciones entre la diversidad y los factores ambientales, tales como edáficos, que a su vez han permitido la consideración en el desarrollo de la heterogeneidad edáfica en la historia del Amazonas (Wesselingh *et al.* 2010 y sus referencias).

Por último, el inicio del trabajo filogenético molecular en la década de 1990 ha proporcionado adicionalmente un entendimiento profundo independiente en el momento del origen de la diversidad amazónica (Lovejoy *et al.* 1998, Antonelli *et al.* 2010 y sus referencias). Juntos, todos estos acontecimientos recientes han conducido a importantes avances en nuestra comprensión de las causas del origen y la evolución de la biodiversidad amazónica.

Así, un grupo cercano a 75 especialistas mediante la combinación de conocimientos de las áreas científicas tan diversas como la sedimentología, filogenia molecular, modelado climático y la paleontología, cuyo objetivo fue esbozar el momento y el contexto del origen de los ecosistemas amazónicos y la diversidad: paralelos entre

las percepciones de las distintas disciplinas son presentadas por estos autores en el excelente libro titulado: *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*; editado por Hoorn & Wesselingh (2010).

Evolución del paisaje y factores de conducción. El contorno del río Amazonas existe desde ~11Ma (Figueiredo et al. 2009). Anterior al establecimiento del río Amazonas, la región también contenía regímenes fluviales, pero estos tenían cuencas con límites completamente diferentes y en su mayoría carecían de ríos andinos (Hoorn et al. 1995, Lundberg et al. 1998, Hoorn et al. 2010c). Además, enormes sistemas de lagos/humedales y bahías marginales marinas ocurren, sobre todo en la Amazonia occidental (Hoorn 1994a, Wesselingh et al. 2002). Mientras que las tierras bajas experimentan cambios drásticos, los escudos en el este eran por comparación paisajes ultraestables que se caracterizan por la denudación muy lenta. La historia amazónica es desproporcionadamente representada en el registro geológico de las cuencas intracratónicas y subandinas, así como los propios Andes. La evidencia geológica disponible señala dos factores que interactúan parcialmente que impulsaron la evolución cenozoica de los paisajes amazónicos, a saber la tectónica y el clima (Wesselingh *et al.* 2010).

Tectonismo. El levantamiento de los Andes está estrechamente relacionado con la evolución del paisaje en la Amazonia. Sin embargo, muchos otros procesos tectónicos se han identificado que influyeron en el desarrollo del paisaje del Amazonas (Wesselingh et al. 2010). Aproximadamente 5° de desplazamiento hacia el norte del continente suramericano desde el Mioceno temprano cambió la posición de las tierras bajas de la Amazonia con respecto a la línea ecuatorial. Antes de eso, la línea ecuatorial se posicionó en, o pasaba por el centro de Colombia y las Guayanas. El levantamiento cenozoico de los Andes cambió la naturaleza de las conexiones entre la Amazonia, el Pacífico y el ámbito costero Caribe (Hoorn *et al.* 1995, Lundberg et al. 1998), así como con los sistemas de drenaje en la actualidad ubicados en los Andes.

Un cambio importante a partir de ambientes lacustres sedimentarios de grano fino, hacia los muy genéricos sistemas de deposición fluvial de grano grueso, se produjo en la cuenca de Los Llanos alrededor de 10-11 Ma (Cooper *et al.* 1995), y se relacionó con el aumento de la elevación de la Cordillera Oriental. Este cambio marcó el cierre de la conexión norte entre la Amazonía y el Caribe, que había existido durante casi todo el Cenozoico. Esto coincidió con señales geoquímicas que representan la llegada de los sedimentos derivados de los Andes al abanico submarino del Amazonas (Figueiredo *et al.* 2009), y surgimiento del Ceara -“Clima ecuatorial semiárido” (Dobson *et al.* 1997, cita en Wesselingh *et al.* 2010), registrando el inicio del sistema de drenaje transcontinental.

A escala regional, el levantamiento tectónico forma los sistemas de drenaje e influye en el desarrollo de la biodiversidad en las tierras bajas de la Amazonia (Wesselingh

et al. 2010, y referencias allí). De acuerdo con Espurt *et al.* (2007), las cuencas hidrográficas se fragmentan por el levantamiento de la cresta Fitzcaraldo durante el Plioceno. Esta fragmentación provocó el aislamiento de la biota fluvial y pudo haber promovido divergencia alopatrica. El levantamiento también expuso estratos geológicos con texturas y composiciones muy diferentes y, por tanto, contribuyó a aumentar la heterogeneidad edáfica en la región (Wesselingh *et al.* 2006a). La heterogeneidad ha sido considerada una clave en la creación y el mantenimiento de una alta diversidad de la flora amazónica occidental (Ruokolainen *et al.* 2007 y referencias allí, ter Steege *et al.* 2010, Duivenvoorden & Duque 2010).

Influencia del clima sobre el desarrollo de los paisajes de la Amazonia. Es resumido por wesselingh *et al.* (2010 y ref. allí). El ciclo hidrológico del Amazonas, o “ciclo del agua” de Salati y Vose (1984), se cree que es responsable de las condiciones de humedad en la región amazónica. La célula trae aire húmedo del Atlántico tropical y la precipitación es reciclada hacia el oeste hasta encontrar la barrera de los Andes (Salati & Vose 1984). Los regímenes de deposición en las llanuras aluviales y los fanes o abanicos están fuertemente determinados por el aumento drástico de la precipitación durante el evento El Niño [*Southern Oscillation (ENSO) Cycles*] (Bookhagen & Strecker 2010). Condiciones tipo ENSO se remontan al Plioceno (Molnar & Cane 2007, cita en Wesselingh *et al.* 2010). Aumento de la erosión y transporte de sedimentos a través de los sistemas de los ríos amazónicos debe haber tenido lugar desde entonces. En efecto, tal incremento está de acuerdo con el aumento de flujos de sedimentos en los últimos 3 millones de años en la zona de desembocadura del Amazonas (Figueiredo *et al.* 2009), así como el aumento de la denudación andina en ese período (Mora *et al.* 2008). Hoy en día, así como en el pasado, grandes partes de la Amazonia son o han sido localizadas a altitudes suficiente bajas para estar al alcance de los cambios eustáticos del nivel del mar (*vide e. g.* Irion & Kalliola 2010), que son en última instancia controlados por la temperatura del planeta y la cobertura de hielo polar (Miller *et al.* 2005, cita en Wesselingh *et al.* 2010).

El momento y la cantidad de influencia marina en la historia de la Amazonia ha sido un tema polémico. Hovikoski *et al.* (2010) manifiestan que la evidencia geológica de la influencia marina sólo está disponible para periodos limitados de tiempo, tales como el Mioceno. No hay evidencia geológica de metida marina en las tierras bajas de la Amazonia durante el Cuaternario (Wesselingh *et al.* 2010, Irion & Kalliola 2010). El superávit de precipitaciones muy fuertes impidió que la influencia marina se extendiera en el sistema de tierras bajas del sistema del río Amazonas. La baja altitud de la Amazonia es mejor ejemplificada por la base del río Negro cerca de Manaus, situada a unos 2000 km de la desembocadura del río Amazonas y a cerca de 70 m bajo el nivel del mar. La magnitud del cambio del nivel del mar del Cenozoico, a menudo

considera estar en el orden de 100-200 m (Haq *et al.* 1987), fue probablemente mucho más baja que ésta (Miller *et al.* 2005).

La Amazonia no es una región de clima único. Norte y sur de la Amazonia, aproximadamente al sur de los 6°S, reacciona de manera diferente a una sola fuerza como los eventos de El Niño (Marengo 2007, Bookhagen & Strecker 2010). El forzamiento general del clima del Amazonas está en la diferencia estacional en la intensidad solar en la escala de los ciclos de Milankovitch. La Amazonia está fuertemente diferenciada en la precipitación por regiones, tanto en términos de variaciones estacionales como interanuales. Mientras que la Amazonia occidental es generalmente menos estacional y más predecible en sus patrones de lluvia, un corredor seco que recibe la menor lluvia, y tiene la mayor variabilidad interanual (Marengo *et al.* 1993, Vuille *et al.* 2000, citas en Behling *et al.* 2010) existe en la Amazonia oriental.

Con la excepción de la franja claramente menos húmeda a lo largo de su frontera norte (Stevenson *et al.* 2004), el clima en el noroeste de la Amazonia es húmedo y relativamente no estacional. En general, la precipitación media anual es igual o superior a 3000 mm, y en promedio, hay más de 60 mm de lluvia durante el mes más seco del año (Botero 1999 y demás citas en Duivenvoorden & Duque 2010). Muchas nuevas ideas sobre la dinámica del clima del Cuaternario y su efecto sobre la cubierta vegetal en la Amazonia han surgido en la última década (*e. g.* Vonhof & Kaandorp 2010, Behling *et al.* 2010).

Evolución de la Amazonia y la biodiversidad. Una mejor comprensión del momento y naturaleza de la evolución de los paisajes en la Amazonia permiten la evaluación de las causas y procesos que subyacen a la diversificación de su biota acuática y terrestre. En las últimas dos décadas, el uso de técnicas moleculares ha abierto una vía completamente nueva de la investigación del origen de la biodiversidad moderna. Con la reconstrucción de filogenias y la aplicación de métodos moleculares del reloj, las estimaciones aproximadas de edad de las grandes divergencias llegaron a ser disponibles. Los supuestos básicos que subyacen en las estimaciones del reloj molecular, tales como tasas estables de divergencia molecular, han sido ampliamente cuestionadas (Pennington & Dick 2010, Lovejoy *et al.* 2010). Aún así, un mensaje claro de las citas en los estudios moleculares es que la extraordinaria biodiversidad encontrada hoy en la Amazonia no es, evidentemente, el resultado de un solo evento limitado en el tiempo (Wesselingh *et al.* 2010).

En general, la mayoría de los estudios de ADN han demostrado que la diversificación en la región amazónica es un proceso continuo a lo largo del Cenozoico, con una aparente aceleración durante el Mioceno para varios grupos (Wesselingh *et al.* 2010 y sus referencias allí). En las tierras bajas amazónicas, posiblemente, el Cuaternario

se debe considerar como un período de pérdida neta de diversidad (Van der Hammen & Hooghiemstra 2000).

Entre varias especies de plantas y de fauna, una relación de causalidad entre el levantamiento andino y la diversificación ha sido sugerida tanto para linajes de montaña y de tierras bajas (Antonelli 2008, Antonelli *et al.* 2010). El momento de la evolución de las rayas de agua dulce del Amazonas a partir de un ancestro marino y su diversificación coincide con la presencia de grandes humedales en las tierras bajas de la Amazonia occidental, que actuó como interface entre los ajustes marginales marinos durante el Mioceno (Lovejoy *et al.* 1998, Lovejoy *et al.* 2010).

Métodos filogenéticos moleculares sólo se aplican a la biota actual. Para las áreas que carecen de un registro de fósiles, tales como las zonas amazónicas del escudo, ellos son la única forma de estimar edades de origen biótico. Los métodos proporcionan una estimación aproximada de las edades de las diversificaciones, pero debe ser limitada por la evidencia geológica y no siempre son coherentes con las ocurrencias fósiles. Estimaciones moleculares de edad dan poca información acerca del contexto geocológico de la especiación y la diversidad total a través del tiempo, ya que se excluyen los taxones extintos en este tipo de análisis. Por eso debemos confiar en la evidencia geológica, y en particular el registro fósil (Wesselingh *et al.* 2010).

Biodiversidad amazónica y registro fósil. El registro fósil del Amazonas está desigualmente desarrollado. Las formaciones costeras del Mioceno en el este de la Amazonia contienen fósiles marinos y continentales. Sin embargo, grandes extensiones del centro y este de las tierras bajas de la Amazonia y las regiones del escudo están casi desprovistos de registros fósiles. Amazonia occidental y la región Andina, en cambio, tienen un registro fósil muy bueno que permite la reconstrucción de la diversidad en toda la historia geológica (Wesselingh *et al.* 2010).

Revisiones recientes sobre el desarrollo de la biota terrestre y acuática del Cenozoico, desde el punto de vista del registro fósil, en la Amazonia han sido publicadas por: Negri *et al.* (2010) sobre mamíferos y aves de la Amazonia occidental, Riff *et al.* (2010) sobre fauna de cocodrilos y tortugas del Neógeno en norte de América del Sur, Lundberg *et al.* (2010) sobre los peces amazónicos del Neógeno, Wesselingh y Ramos (2010) sobre faunas de invertebrados (Mollusca, Ostracoda) y su evolución en los últimos 30 Ma, Jaramillo *et al.* (2010) sobre el origen de la selva moderna amazónica, Behling *et al.* (2010) sobre el desarrollo de la biota del Cuaternario, desde el punto de vista palinológico.

Por décadas los científicos han especulado acerca de la evolución de las especies y la biodiversidad. Sin embargo, el debate científico fue dominado principalmente por biólogos y geomorfólogos utilizando especies y geomorfología como base para

sus teorías (*e.g.* Colinvaux *et al.* 2001, Haffer & Prance 2001, Wesselingh *et al.* 2010 y otras citas allí), y pocos geólogos estuvieron involucrados en esta discusión. Los científicos están cada vez más conscientes de que el sustrato geológico de la Amazonia, y la edad relativamente joven de los Andes y el río Amazonas, eran de importancia primordial en la evolución de las especies y la distribución de los “puntos calientes” (*hotspots*) o de acceso de diversidad (*e. g.*

Hooghiemstra & Van der Hammen 1998, Lundberg *et al.* 1998, Lovejoy *et al.* 1998, van der Hammen & Hooghiemstra 2000, Hoorn & Wesselingh 2010 y referencias allí), sin embargo, una teoría indiscutible sobre el momento y el contexto de las diversificaciones del Amazonas: la luz de la evidencia geológica – aún tiene que materializarse.

Las selvas tropicales han existido en la región amazónica, al menos desde 55 Ma, e incluso algunos biomas de selva tropical dominados por plantas sin angiospermas han sido identificados en los depósitos del Cretácico de Colombia (Maslin *et al.* 2005, citados en Wesselingh *et al.* 2010; Jaramillo *et al.* 2006, Behling *et al.* 2010). Datos sobre polen de los Andes del norte (Jaramillo *et al.* 2006) demuestran que las selvas tropicales del Paleoceno dominadas por las angiospermas se caracterizaron por una baja diversidad. El número de especies (como se deduce de los tipos de polen: Weng *et al.* 2006, según Wesselingh *et al.* 2010) se incrementó considerablemente durante el Eoceno, cuando casi todas las familias modernas de plantas estaban presentes. Niveles de diversidad fueron mayores que el de la actual Amazonia. La diversidad de especies vegetales del Eoceno tardío disminuyó gradualmente y cayó abruptamente en el límite Eoceno-Oligoceno, coincidiendo con un evento de gran enfriamiento global (Wesselingh *et al.* 2010 y sus referencias).

La selva tropical o bosque lluvioso tropical. Es la selva o bosque denso de clima tropical húmedo que se caracteriza por unas elevadas precipitaciones (2000 a 5000 mm anuales) y una elevada temperatura media. Son pluviselvas que se sitúan en las proximidades del ecuador terrestre, en Sudamérica, África, islas del Sudeste de Asia y Melanesia, alcanzando también Centroamérica, Madagascar, Indochina y noreste de Australia. Representa el verdadero y más ampliamente conocido concepto de selva.

La selva amazónica. Es un vasto paisaje heterogéneo que abarca una área de aproximadamente 5.000.000 km². Casi el 50% del área de selva tropical moderna se encuentra en la cuenca del Amazonas, formando la mayor superficie continua de los bosques tropicales del planeta. La vegetación de la Amazonia es importante para los presupuestos hidrológicos regionales y mundiales y para el clima. Se ha estimado que el 30-50% de las precipitaciones caídas en la Amazonia occidental previamente ya han caído y evaporado en la parte oriental de la cuenca. La cuenca del río Amazonas

es el drenaje más grande del mundo y proporciona alrededor del 10% de la entrada total de agua dulce en el océano Atlántico.

Independientemente de la controversia sobre si la selva amazónica es un sumidero o una fuente de carbono, los bosques y los suelos amazónicos constituyen un 10% de las reservas de carbono terrestre mundial. Contrariamente a la pequeña cantidad de nutrientes minerales existentes en la mayor parte de la cuenca, el carbono orgánico es producido en gran cantidad por la selva tropical. Por lo tanto la liberación de carbono a través de este cambio climático o a la acción humana tendría consecuencias regionales e internacionales (Behling *et al.* 2010 y referencias allí). Cantidades considerables entran en las corrientes y los ríos y se transportan en forma soluble y en forma de partículas al océano. Richey *et al.* (1980, en Junk & Furch 1985) calculan que una cantidad total de 100×10^6 t de carbón orgánico es transportado anualmente desde la cuenca hacia el océano por el Amazonas.

Las plantas de la selva neotropical amazónica tienen una fuerte influencia en la composición química del agua por absorción y liberación de sustancias. Las plantas de la selva lluviosa amazónica tienen un suministro muy pequeño de nutrientes minerales de la tierra, porque es extremadamente pobre. Por lo tanto, la vegetación ha desarrollado estrategias para reducir tanto como posible las pérdidas de nutrientes por lixiviación. Esto garantiza que la cantidad necesaria para el crecimiento se mantenga en el sistema. Teniendo en cuenta una precipitación media de aproximadamente 2 m por año y una baja capacidad de intercambio iónico de los suelos esto requiere mecanismos de absorción muy eficaces capaces de retener rápidamente los nutrientes incluso en concentraciones pequeñas.

La enorme diversidad de especies arbóreas, unas 500 especies en 2000 m² de superficie, se considera como respuesta de la comunidad vegetal a las concentraciones extremadamente bajas de nutrientes del suelo (Fittkau & Klinge 1973). Se supone que diferentes especies tienen requisitos ligeramente diferentes para nutrientes y diferentes capacidades de absorción de nutrientes. Debido a estos mecanismos de retención muy eficaces, la selva amazónica responde a los nutrientes minerales como sistema casi cerrado, a pesar de la alta precipitación. Por otro lado, indica que la alta diversidad de especies y la cobertura vegetal cerrada son necesarias para mantener el nivel básico de nutrientes en un sistema con bajo nivel de nutrientes.

La eliminación de la cubierta (*La "Hylaea amazónica" de Alexander von Humboldt*) y/o la reducción de la diversidad de especies reducirán la eficacia del sistema de filtro y dará lugar a una pérdida sustancial de nutrientes a través de la densa red de arroyos y ríos. Este empobrecimiento alcanza rápidamente un punto crítico, como ya se ha visto en el cultivo cambiante practicado en la Amazonia. Después de quemar el bosque, la concentración de nutrientes minerales en la ceniza permite la plantación de

cultivos. Sin embargo, después de sólo unos pocos años la plantación de cultivos ya no es posible debido a la falta de nutrientes en los suelos debido a la lixiviación. La gente tiene que cambiar a otro lugar con bosque virgen y comenzar a cortar y quemar de nuevo. Contrariamente a la pequeña cantidad de nutrientes minerales existentes en la mayor parte de la cuenca, el carbono orgánico es producido en gran cantidad por la selva tropical

Jaramillo *et al.* (2010), concluyen que la selva amazónica ha tenido una larga y dinámica historia. En el Cretáceo medio las floras amazónicas no fueron dominadas por taxones de angiospermas, mientras que las selvas del Paleoceno fueron dominadas por angiospermas y pobladas ya por las familias de plantas que son dominantes en la moderna selva neotropical amazónica. El levantamiento de los Andes del Neógeno cambió el sistema de drenaje de surnorte a oeste-este, y de los ríos que predominantemente son nacidos en los cratones precámbricos empobrecidos en nutrientes de Suramérica, a ríos provenientes de los Andes, con altos niveles de nutrientes. La tendencia al enfriamiento del Neógeno, probablemente redujo la superficie disponible para las selvas tropicales. Aunque los estudios cuantitativos son necesarios para fundamentar esto, una evaluación cualitativa sugiere que el retroceso del bosque del Mioceno superior podría haberse recuperado durante el Plioceno y el Cuaternario, pero puede no haber recobrado la gran diversidad del período Premioceno tardío.

Otra manera de ver la inestabilidad ambiental como promotor de la especiación es proporcionada por Haffer (1969, p: 131) al proponer una explicación histórica de la gran variedad de la fauna de aves de la Amazonia. Durante varios periodos climáticos secos del Pleistoceno y el postpleistoceno, el bosque amazónico se dividió en una serie de bosques más pequeños que se aislaron entre sí por zonas de vegetación abierta, no forestal. Los bosques restantes sirvieron como áreas de refugio para numerosas poblaciones de animales forestales, que se desviaron entre sí durante períodos de aislamiento geográfico.

Una característica importante de la montaña oriental es que durante la época del Pleistoceno, un cambio climático global transforma gradualmente gran parte de la Amazonia en una vasta pradera, la vegetación original se retiró al oeste hacia las laderas más húmedas de los Andes. Allí, en los bolsillos remotos en la parte alta del valle del río, algunas zonas de tierras bajas de bosque neotropical se convirtieron en bosques aislados. La selección natural modificó muchas de las especies. Cuando el clima cambió una vez más, y la lluvia volvió a la cuenca del Amazonas, estos refugios biológicos sirven como depositarios de la cual las plantas, los animales, las aves y los insectos irradiaban a todas las partes de la Amazonia.

Así, para el día de hoy muchos de los principales valles de los ríos de la montaña tienen sorpresivamente alto número de especies endémicas y siguen siendo centros

críticos de biodiversidad. No es raro encontrar géneros de plantas o mariposas con diez o más especies distintas, cada una localizada en un valle en particular a lo largo del flanco oriental de los Andes, precisamente, las áreas que están atravesadas por carreteras y oleoductos, y destruidas por la deforestación (Daves 1996: 136), especialmente donde habían grupos de la guerrilla de las FARC, y cultivos de Coca, fomentados por terroristas.

Es algo que tenemos que pensar. Somos la primera y probablemente la última generación de botánicos en tener la oportunidad de explorar estos bosques. Ha habido tráfico en el bajo Amazonas durante cientos de años. La gente siempre se olvida de eso. Las zonas más salvajes están ahí, cerca de las montañas en las cabeceras o nacimientos de los ríos del sur de Colombia -La Estrella Fluvial. Si no fuera por el bosque nublado, todas las montañas orientales habrían rodado y caído en la Amazonia hace mucho tiempo, quedando una cordillera de rocas (tendría esta afirmación algo que ver con la avalancha de Mocoa 1917?).

La diferente geología del este y el oeste de la Amazonia, en combinación con las diferencias en las precipitaciones, se tradujo en marcadas diferencias en la fertilidad del suelo. La fertilidad más alta de los suelos en los “sedimentos derivados del Cenozoico andino” en la Amazonia occidental, puede haber conducido a una mayor rotación de bosque continuo y evolución, dando lugar a la diversidad de árboles mucho más alta en esta área (ter Steege *et al.* 2010). La variedad del paisaje se caracteriza también por los sistemas andinos cratónicos y fluviales (Sioli 1984).

El registro de polen de la Amazonia occidental. Indica que durante el Mioceno temprano, los bosques parecían a los modernos bosques amazónicos a nivel genérico, y eran posiblemente más diversos que en el presente (Hoorn 1994c, Jaramillo *et al.* 2010). Diversificaciones se produjeron en el Neógeno superior en las tierras bajas de la Amazonia al mismo tiempo que las selvas tropicales desaparecieron al norte de Venezuela. La composición de los bosques tropicales de tierras bajas del Amazonas cambió a lo largo de los ciclos glaciales del Cuaternario, y los márgenes de la selva se vieron gravemente afectados (Freitas *et al.* 2001, según Wesselingh *et al.* 2010), pero la diversidad total y la naturaleza global de estos bosques se mantuvo muy similar (*vide* Jaramillo *et al.* 2010, Behling *et al.* 2010). Un aumento neto en la diversidad no ha sido probado durante este período. Sin embargo, la riqueza de especies de plantas de montaña sí aumentó en los Andes durante el Cuaternario (Hooghiemstra & van der Hammen 2004, citados en Wesselingh 2010).

Los invertebrados fluviales (moluscos). Son dominados por mejillones perla y caracoles ceritoideos (Cerithoidea) de agua dulce han estado presentes en la región amazónica a través del Cenozoico (Wesselingh & Ramos 2010). Durante el Mioceno,

sin embargo, dos grupos adicionales de invertebrados se establecieron en la Amazonia occidental. En episodios breves, especies con afinidades marginales marinas estuvieron presentes, incluidos varios moluscos, ostrácodos, algunos foraminíferos, percebes y crustáceos; los últimos dejando trazas fósiles características (Hovikoski *et al.* 2010, Wesselingh & Ramos 2010). En un lugar más destacado, durante el Mioceno temprano y medio, grandes diversificaciones de ostrácodos y moluscos endémicos de agua dulce se produjeron en los grandes sistemas de lagos pantano de los mega humedales Pebas (Hoorn *et al.* 2010, Wesselingh & Ramos 2010). Estas faunas endémicas desaparecieron con la terminación de los sistemas Pebas en torno a la transición del Mioceno medio tardío, hace unos 11 Ma (Wesselingh *et al.* 2010).

La fauna de vertebrados acuáticos del Mioceno. Conformada por cocodrilos y tortugas del Amazonas (*vide* Riff *et al.* 2010), es la más diversa que se ha encontrado, tanto en número de especies así como en la disparidad. Entre los reptiles acuáticos, la diversidad de los gaviales de delgados hocicos y el enorme tamaño del *Purussaurus* *caiman* (hasta 12 m) y las tortugas *Stupendemys* (posiblemente hasta 4 m) son características notables (*vide* Riff *et al.* 2010 y sus referencias).

Los datos paleontológicos y filogenéticos sugieren que las radiaciones del Paleoceno ~ 65-56 Ma de los teleósteos de agua dulce llenaron el recién emergido valle del río Amazonas-Orinoco que drenaba el antebrazo subandino. En su máximo, esta cuenca se extiende sobre 4.000 km, desde cabeceras en la zona del Pantanal moderno en el norte de Paraguay o incluso en la moderna Patagonia, hasta una boca que, dependiendo del nivel del mar, se localizaba en el área de los modernos llanos del suroeste de Venezuela o el este de Colombia (Mora *et al.* 2010). Esta cuenca foreland puede haber sido significativamente agotada de los peces mesozoicos por una sucesión de transgresiones marinas durante el Cretáceo inferior-Paleoceno superior ~ 80-58 Ma y por el impacto K/T ~ 65 Ma), y pudo haber servido como una cuna importante para la diversificación de los linajes basales de la fauna neotropical de peces modernos.

Evolución de la ictiofauna del Amazonas. Los orígenes de linajes y fenotipos en la mayoría de los peces amazónicos modernos en el Cretácico Superior y Paleógeno, significa que estos taxones son mucho más antiguos que la formación Cenozoica tardía de la cuenca amazónica moderna ~10 Ma (Reis *et al.* 2016). En el Mioceno medio se trataba fundamentalmente de una fauna moderna, con todos los principales clados modernos presentes (Lundberg *et al.* 2010). El surgimiento del Arco de Michicola en el Oligoceno, y de los arcos de Fitzcarrald y Vaupés en el Neógeno, fragmentó el foreland subandino, reorganizando la red de drenaje del norte de Suramérica y estableciendo los grandes sistemas fluviales del moderno continente (Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998, Albert & Carvalho 2011). Estos eventos hidrogeográficos subdividieron y mezclaron las faunas acuáticas preexistentes, dando lugar a una

compleja historia de especiación dentro y entre cuencas, extinción y geodispersión, es decir, la coalescencia o la expansión de la cuenca, a partir de la cual las especies en todos los pozos de la moderna cuenca se mezclaron. Los patrones de aislamiento del drenaje y coalescencia a través de las cuencas se han relacionado con la especiación y rangos de expansión, respectivamente, en muchos grupos de peces de agua dulce de Suramérica tropical.

Las faunas de peces han sido muy importantes en los esfuerzos para reconstruir los contornos cambiantes de los ecosistemas acuáticos amazónicos. Durante el Paleógeno y Neógeno estos sistemas incluyen áreas que actualmente se encuentran en las cuencas hidrográficas de los Andes y del Orinoco. La separación de estas áreas peri-Amazónicas de las tierras bajas de la Amazonia en el Mioceno tardío condujo a especiación alopátrica adicional, así como a extinción (Albert *et al.* 2006, Lundberg *et al.* 2010, Lovejoy *et al.* 2010).

Los manatíes y delfines de agua dulce, dos grupos muy conspicuos de mamíferos acuáticos, tienen un registro fósil amazónico que se extiende por lo menos hasta el Mioceno (Negri *et al.* 2010). Entre los mamíferos se destacan el delfín rosado o boto (*Inia geoffrensis*), delfín gris de río o tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) y el manatí (*Trichechus inunguis*). La tortuga de río más grande de América del Sur (*Podocnemis expansa*) también se encuentra aquí al igual que el caimán negro (*Melanosuchus niger*), y lo están en peligro de extinción.

Registro de vertebrados terrestres del Paleógeno en el norte de Suramérica. Es muy pobre, con la excepción de la localidad de Santa Rosa de la Amazonia peruana (Campbell 2004). En cambio, el registro de mamíferos del Mioceno amazónico es muy rico (*vide* Negri *et al.* 2010). Una diversificación de la fauna de América del Sur, por ejemplo de los ungulados nativos, existió durante el Mioceno Medio. Sobre todo las faunas de finales del Mioceno de la región del Acre, son muy ricas en especies e incluye notables formas gigantes. Al final del Mioceno, algunos 6 Ma, inmigrantes norteamericanos relacionados con el Intercambio de la Gran Biota Americana (GABI), aparecieron en América del Sur (*vide* referencias en Stehli & Webb 1985, Verzi & Montalvo 2008, según Wesselingh *et al.* 2010); además, ver la revisión de Negri *et al.* (2010). La llegada de estos inmigrantes parece estar relacionada con la grave disminución de los mamíferos nativos de Suramérica durante el Plioceno y el Cuaternario, como las especies gigantes entre ellos.

El registro fósil muestra que la fauna y flora amazónica eran diversas durante el Eoceno, y Neógeno en especial. El tiempo aproximado y la magnitud de la inmigración y de los eventos de extinción han sido establecidos (Wesselingh *et al.* 2010). En el Neógeno, las tasas de extinción parecen haber sido bajas, por ejemplo para los peces (Lundberg *et al.* 2010), contribuyendo a la gran diversidad en la región. Los eventos

de extinción en el Amazonas identificados en el registro fósil, incluyen extinciones florales en el Paleoceno tardío y en el límite del Eoceno-Oligoceno, la desaparición de las faunas endémicas de invertebrados de la Pebas en el Mioceno temprano tardío, y la desaparición de muchas especies endémicas de mamíferos durante el Plioceno y el Cuaternario debido a la llegada de los inmigrantes norteamericanos, y eventualmente a actividades antropogénicas (Wesselingh *et al.* 2010). El registro fósil indica que una diversa gran biota de selva tropical existía en el noroeste de la Amazonia en el Eoceno, y que los bosques modernos y biotas acuáticas ya existían durante el Mioceno. La evidencia fósil coincide bien con la evidencia molecular de un aumento continuo de la diversidad, o balance positivo de especiación-extinción, a través del Cenozoico y descarta al Cuaternario como un periodo importante de especiación (Wesselingh *et al.* 2010).

Wesselingh *et al.*(*op.cit.*), presentan una excelente abstracción de los paisajes cenozoicos amazónicos y el desarrollo de su biota descritos en Amazonia: Landscape and Species Evolution: A Look into the Past, editado por Hoorn & Wesselingh (2010), donde se presenta un completo conjunto de datos que nos permiten esbozar en términos generales una idea de la evolución de los paisajes y biota amazónica:

“El Cenozoico fue un período de intensa interacción tectónica y climática que dio lugar a un paisaje dinámico dominado por las tierras bajas del Amazonas y con ríos locales derivados de los escudos. Estos sistemas de drenaje cambian constantemente de forma y tamaño. Durante todo el Cenozoico, los escudos del Brasil y Guayana eran estables zonas montañosas. Los sistemas fluviales derivados andinos aumentan en importancia sobre todo en el Neógeno. Una característica notable en la historia del oeste amazónico es la creciente y menguante de los grandes sistemas lacustres y bahías. En el Mioceno superior [alrededor de 11 Ma (millones de años)], los Andes se conectan con el Atlántico a través de un incipiente río Amazonas, y sistemas fluviales de c.7 Ma de origen andino llegan a ser plenamente establecidos en el centro y en la Amazonia oriental, y la configuración del paisaje actual se había desarrollado. Selvas tropicales ya existían en el norte de América del Sur durante el Paleógeno, pero las selvas tropicales modernas -con semejanza a la selva actual -sólo se desarrollaron en el Mioceno. Registros del Mioceno en el oeste del Amazonas contienen fauna acuática muy diversa (moluscos, ostrácodos, Tortugas, cocodrilos, peces), así como los mamíferos terrestres. Notables formas gigantes prosperaron en los ecosistemas Amazónicos en el momento”.

“Desde el Mioceno superior, los terrenos edáficamente heterogéneos surgieron en el oeste de la Amazonia en las zonas anteriormente ocupadas por los sistemas lacustres. Al mismo tiempo, depósitos ricos en nutrientes repartidos en el centro y este de la Amazonia, un evento que, en base a estudios filogenéticos moleculares de los taxones existentes, coincidió con la diversificación de los taxones terrestres. Estimaciones moleculares basadas en el tiempo confirman la diversificación constante y en su mayoría de origen pre-Cuaternario de los taxones amazónico

existentes. Una porción significativa de la riqueza de especies actuales se atribuye a una combinación de los climas húmedos y calientes relativamente constantes y un sustrato edáfico heterogéneo. El Cuaternario fue una época de cambios de distribución, pero ya no puede ser considerado como una época de diversificación en la Amazonia”.

Procesos fisiográficos. El levantamiento regional ha afectado el noroeste de la Amazonia desde el Mioceno tardío (*e. g.* Roddaz *et al.* 2005, Wesselingh *et al.* 2006a, Mora *et al.* 2010). Este levantamiento causa denudación a gran escala y la densa disección de los interfluvios de tierras altas (Wesselingh *et al.* 2006a, Toivonen *et al.* 2007). Los ríos inciden el sustrato mediante una combinación de levantamiento regional y oscilantes cambios de nivel de base (Dumont *et al.* 1990, Irion & Kalliola 2010). La evidencia de esto consiste en las secuencias de terrazas fluviales Plio-Pleistoceno, que representan las áreas una vez inundadas por los ríos, pero ahora están muy por encima del nivel más alto del agua del río. Estas terrazas son comunes a lo largo de los grandes ríos andinos, por ejemplo Caquetá y Napo (Räsänen *et al.* 1998).

La dinámica de los cambios sedimentarios macroescala, denudación de paisajes y el impacto del cambio climático en los Andes todavía no se comprende bien. Por ejemplo, la forma curvada de los escarpes de las altas terrazas fluviales que bordean unidades geológicas mayores en la llanura aluvial del río Caquetá al este de Araracuara, sugieren que la corriente del canal del río Caquetá tiene una sinuosidad baja en comparación a cuando las altas terrazas se formaron. Además, gravas redondeadas son comunes en los sedimentos de terraza del Pleistoceno a lo largo de todos los principales ríos de la Amazonia noroccidental (Duivenvoorden & Duque 2010). Sin embargo, estas gravas, aparentemente carecen de la carga de lecho actual del río Caquetá, lo que sugiere que los últimos niveles de descarga tenían mayor poder de corriente que en la actualidad (van der Hammen *et al.* 1992, Lips & Duivenvoorden 1994).

La arquitectura geomorfológica de las llanuras aluviales de los ríos del noroeste de la Amazonia ha recibido relativamente poca atención (con las excepciones de PRORADAN 1979, Botero 1999, Duivenvoorden & Lips 1993, Räsänen *et al.* 1998). Ningún esfuerzo concertado para mapear los diferentes sistemas de ríos se ha hecho hasta la fecha en la Amazonia occidental.

El noroeste de la Amazonia es un buen representante de toda la cuenca de drenaje de la Amazonia. Esto se debe a que la mayor parte de las unidades geológicas principales de la región que determinan el panorama de la Amazonia en su conjunto se encuentran en un área relativamente pequeña: 1) Los Andes y la zona subandina, que se funden con las tierras bajas amazónicas a lo largo de su margen occidental, 2) El Escudo Guayanés, con sus tepuis dispersos hacia el norte y 3) La parte central de la cuenca baja que se llena de sedimentos clásticos del Neógeno y está densamente cortada por los ríos que dividen las tierras altas (*terra firme*) de ambientes inundables.

El paisaje del noroeste del Amazonas incluye la mayor parte de las unidades de paisajes representativos que caracterizan a la Amazonia como un todo. La gran diversidad de hábitats asociados a esta constelación geológica, sin duda, contribuye al origen y al mantenimiento de la alta diversidad de especies en el noroeste de la selva amazónica (Duivenvoorden & Duque 2010). Obviamente, la fisiografía (geología, geomorfología y los suelos) y el paisaje en general, influyen en la heterogeneidad abiótica de los hábitats y biodiversidad de los sistemas hidrográficos. La fisiografía en el noroeste de la Amazonia podría determinar los patrones de diversidad de plantas y la composición, que puede ejemplificar este tipo de relaciones en otras partes de la Amazonia.

La Amazonia juega un papel importante en el clima del mundo, ya que produce aproximadamente el 20% del suministro de oxígeno. Nutrientes transportados por el río Amazonas hasta el Océano Atlántico ayudan a fomentar la vida oceánica que secuestra cantidades relevantes a nivel mundial de carbono, y el ámbito terrestre de la selva amazónica es el responsable del 10% de la productividad primaria de toda la biosfera terrestre. Por lo tanto, la Amazonia es la mayor preocupación para todos nosotros (Hoorn & Wesselingh 2010 y referencias allí).

Aunque todavía hay importantes lagunas en nuestro conocimiento de la paleoecología de la Amazonia, los últimos 20 años han visto una explosión de conocimiento empírico. Ahora sabemos que la precesión de los cambios impulsados por separado, fueron fuerzas significantes en los patrones de las precipitaciones regionales. Es importante destacar que, vemos que las respuestas climáticas fueron temporales y espacialmente heterogéneas y que la simple caracterización de la cuenca del Amazonas no reconocerá que la diversidad será inevitablemente engañosa (Behling *et al.* 2010).

Paisajes y biodiversidad en la Amazonia. Hoy en día, la Amazonia cuenta con la mayor selva tropical y sistema fluvial del mundo (Figs.Cap.6:1-2), es el escenario para una asombrosa diversidad de la vida. La diversidad florística es enorme, con 11.200 especies de árboles (Hubbell *et al.* 2008, cita en Hoorn & Wesselingh 2010) y hasta 473 especies de árboles presentes en una sola hectárea de las tierras bajas de selva ecuatoriana (Valencia *et al.* 1994, cita en Wesselingh *et al.* 2010c). Como ha señalado Haffer (1978), los 6 millones de km² “aparentemente” de tierras bajas tropicales uniformes de la mayoría de la región amazónica “alberga la flora y fauna más rica en especies sobre la tierra”. Se han propuesto tres principales teorías o modelos de especiación alopátrica para explicar esta diversidad (Simpson & Haffer 1978). De acuerdo con ellos, alopatría fue causada por: 1) la formación de numerosas islas causadas por altamar (o tierras de bajo relieve) durante el período terciario, con la consiguiente diferenciación de la biota; 2) el aislamiento de los componentes de la biota debido al desarrollo del presente sistema de ríos en el periodo cuaternario; 3)

influencia climática sobre la vegetación durante el Cuaternario que separa los bloques de bosque “refugio” entre los cuales los organismos no podían dispersarse. Modelos alopatricos han sido discutidos, especialmente el aspecto refugio forestal, pero poca atención se ha prestado a las fuerzas impulsoras evolutivas, una vez se ha producido el aislamiento. Parece que estas deben ser vistas.

Además, aunque las cifras exactas que cuantifiquen esta diversidad aún no existen, la estimación del número de especies está en crescendo. Sin embargo, la región se cree que albergue no menos de 7.500 especies de mariposas (alrededor del 40% de las especies de mariposas del mundo), 1.500 especies de aves (alrededor de un tercio del total mundial). Otros grupos relevantes en la cuenca, relativamente bien descritos son los reptiles y los anfibios. No obstante, se afirma que la biodiversidad de la Amazonia está aún mal documentada, pues la mayoría de los organismos todavía no han sido descritos. El conocimiento biológico es desigual, ya que se estima que el 90-95% de los mamíferos, aves y plantas se han descrito, en comparación con sólo el 2-10% de los insectos, mientras que las bacterias son prácticamente desconocidas, al igual que los invertebrados del sistema fluvial. Sin embargo, lo que puede decirse con seguridad es que la Amazonia constituye el depósito más grande de la biodiversidad del planeta, hoy estimada en cerca del 12%.

No sólo son los números de especies en los ecosistemas amazónicos notables, sino también las interacciones ecológicas y evolutivas entre las especies son igualmente sorprendentes. Por ejemplo, los insectos y otros animales pequeños evaden redadas de ejércitos de hormigas legionarias *Eciton burchelli*, que a su vez constituyen la dieta principal de varias especies de pájaros hormigueros (Thamnophilidae) -un grupo de aves altamente especializada y algunas veces exclusivamente para tal comportamiento (Brumfield *et al.* 2007, cita en Wesselingh *et al.* 2010). Pues, la selva del Amazonas y los ríos están llenos de expresiones extraordinarias de la vida.

Si nuestro conocimiento de la actualidad de la Amazonia es limitado, esto es aún más por su pasado. ¿Cuándo el paisaje y la selva amazónica surgen? ¿Qué procesos climáticos, químicos, geológicos y otros no biológicos estuvieron involucrados en el desarrollo de los ecosistemas y mantenerlos ahora, y qué función desempeñaron en la desaparición previa episódica de estos ecosistemas? Con el fin de evaluar la elasticidad de los ecosistemas es fundamental entender los procesos históricos (es decir, geológicos) que han dado forma a paisajes de la Amazonia y su biota (Hoorn & Wesselingh 2010). Los diferentes procesos tectónicos y climáticos que interactúan en diversas escalas temporales y espaciales han, sin duda, jugado un papel importante en la conformación y desarrollo de los paisajes y biota de la Amazonia.

Cuestiones clave para los interesados en la biodiversidad y la conservación de la Amazonia son: ¿Cuándo surge la diversidad del Amazonas? ¿Qué tan estable son

estos sistemas a través del tiempo? ¿Y qué resistentes son ellos al cambio climático? No obstante de la importancia de la selva amazónica, hay mucho por descubrir acerca de su biogeografía moderna y la historia del Cuaternario (Behling *et al.* (2010).

El número de estudios sobre la composición de especies y su distribución es aún limitado. Nelson *et al.* (1990), mencionan cómo los puntos de acceso (“*hotspots*”) de diversidad parecen coincidir con las estaciones biológicas de campo y expediciones específicas a gran escala, y que hoy en la segunda década del siglo XXI indican simplemente cómo la investigación básica aún es requerida. Incluso la clasificación de los hábitats en la Amazonia es nada sencillo, ya que como la mayor parte de la región es difícilmente accesible y la teledetección no puede captar la variedad sin comprobación substancial sobre el terreno.

El paisaje del noroeste del Amazonas incluye la mayor parte de las unidades representativas de paisaje que caracterizan la Amazonia, y por esta razón constituye un excelente lugar para investigar las relaciones entre el ambiente abiótico (geología, geomorfología, suelos) y la biodiversidad. El noroeste amazónico (llanuras aluviales y sedimentarias de Colombia, Ecuador, Perú), merece una atención especial en materia de conservación, ya que es una de las pocas zonas tropicales donde la diversidad de especies de plantas en zonas locales de los bosques es extremadamente alta (Gentry 1988b, cita en Duivenvoorden & Duque 2010). A pesar de no ser forestal el uso del suelo es, por ahora, limitado a la precordillera andina en el oeste, los Llanos Orientales (cuenca de drenaje del Orinoco) en el norte y los alrededores de Iquitos, el aumento de la deforestación es inminente (*e.g.* Etter *et al.* 2006). Incluso en las zonas que están cubiertas de bosques, la biodiversidad ya puede haber sido seriamente afectada por la explotación excesiva o de larga data de caza comercial (Peres & Palacios 2007). Agregaría la pesca extractiva excesiva comercial (sobrepesca) en determinadas zonas, por ejemplo alrededores de Leticia, río Amazonas, Araracuara en el río Caquetá, al igual que en muchos otros sistemas de ríos del norte de Suramérica, continua sin ningún control metodológico de sostenibilidad faunística.

En la última década del siglo XX y primera del siglo XXI, los estudios geológicos en la Amazonia siguieron rápidamente uno al otro. Los ambientes sedimentarios en la Amazonia y su edad, la naturaleza antigua de la selva tropical, la importancia de la heterogeneidad del suelo y la distribución en relación con la biodiversidad florística, la dinámica del clima pasado y la edad exacta del establecimiento del río Amazonas, son sólo algunas de las ideas emocionantes que se han obtenido (Hoorn & Wesselingh 2010 y referencias allí).

Al mismo tiempo, una rama relativamente joven de las ciencias, los estudios de ADN, cada vez sugiere que el origen de la biodiversidad existente se remonta a mucho antes de que el Cuaternario (Antonelli, 2008, Rull 2008, citas en Hoorn & Wesselingh

2010) pudiera haber coincidido con los eventos geológicos regionales (Pennington & Dick 2010, Antonelli *et al.* 2010, Lovejoy *et al.* 2010). En consecuencia, en el comienzo del nuevo siglo XXI, la geología y la biología fueron atraídas una a la otra en un esfuerzo concertado para explicar el origen de la biodiversidad y los paisajes de la Amazonia.

La mayor parte de las anteriores evaluaciones se basaron en el conjunto de publicaciones resultantes de investigaciones y extensas revisiones de trabajos anteriores hechas por gran número de especialistas, que han estudiado básicamente el noroeste de la Amazonia, editadas por Hoorn y Wesselingh (2010) en el libro titulado Amazonia. Los autores muestran que el desarrollo de la diversidad amazónica está íntimamente ligado a la evolución del paisaje, y que los ecosistemas modernos de la Amazonia se formaron durante los procesos geodinámicos del Cenozoico. La inferencia de este trabajo es que antes del Cuaternario hubo períodos con ecosistemas aún más diversos. Además, resaltan un periodo de intensas investigaciones, pero también podría anunciarse el comienzo de una nueva era de las investigaciones que se esperan nos lleven a las respuestas de muchas de las preguntas que durante mucho tiempo han permanecido sin respuesta, y directrices más claras que aseguren el futuro de nuestra Tierra y sus habitantes que la habitan, como lo expuso Thomas van der Hammen (2010) en el prólogo de Amazonia (Hoorn & Wesselingh eds. 2010).

La cuenca hidrográfica del Amazonas es compartida básicamente por Brasil, Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia (Fig.Cap.6:1). Exceptuando la cuenca occidental, la gran mayoría del curso de este río presenta una pendiente sumamente baja. Por ejemplo, desde Iquitos, ciudad ubicada a 530 msnm, baja a tan solo 106 msnm en un recorrido de 3.646 km hasta su desembocadura en el Océano Atlántico, con caudal medio de 225.000 m³/s, alcanzando hasta

300.000 m³/s en la temporada lluviosa. El volumen de descargas en la desembocadura en el Océano Atlántico cerca de la línea Ecuatorial (50°O), es de 175.000 m³/s promedio anual (Sioli 1975). En efecto, el Amazonas es responsable de la quinta parte de toda el agua dulce incorporado a los océanos del planeta tierra. Además, esa agua es perfectamente dulce mar adentro de la desembocadura, hasta una distancia no visible desde la costa. La salinidad del océano Atlántico es notablemente inferior en un radio de varios miles de kilómetros alrededor de aquel punto hacia el norte de su desembocadura: cabe recordar que en esta zona las corrientes marinas traen el agua salada hacia la desembocadura y no al revés.

Las lluvias estacionales dan origen a grandes inundaciones a lo largo del curso del río y sus tributarios. La profundidad promedio en el pico de la estación lluviosa es de unos 40 m y el ancho promedio es de unos 40 km. Esta se inicia en noviembre y va hasta junio, para luego decrecer a fines de octubre. La crecida del río Negro es

parcialmente asincrónica, ya que la estación lluviosa comienza en febrero o marzo. Para junio se encuentra en su punto culminante, y comienza el descenso de las aguas ahora sí en consonancia con el Amazonas. El río Madeira, la tercera de las subcuencas mayores del Amazonas, presenta un desfase de dos meses, comenzando a crecer en septiembre e iniciando a decrecer en abril.

La abundancia de agua en el sistema amazónico se debe a que gran parte del territorio se encuentra ubicado en la zona de convergencia intertropical, donde la caída de lluvias es máxima. Asimismo la región se halla en el área de intercambio de vientos donde la humedad del Atlántico es empujada hacia el oeste y eventualmente forzada a ascender sobre la cordillera de los Andes. Este ascenso enfría las masas de aire, creando lluvias intensas que se precipitan a lo largo de una superficie enorme. La suave planicie aluvial (= *vargem*) que constituye la mayor parte del territorio por donde corre el río, queda inundada de agua hasta una altura de 15 m. El nivel en Iquitos es de 6 m, en Teffe de 15 m, en óvidos de 11 m, y en Pará 4 m sobre el nivel fluvial mínimo que caracteriza la estación seca.

El sistema fluvial del Amazonas tiene más de 1.000 ríos tributarios de importancia, siendo más de 25 los que superan los 1.000 km de longitud. Se suele considerar que el río Amazonas nace nominalmente en Perú, en la confluencia de los ríos Ucayali y Marañón, aunque al llegar a la triple frontera en el trapecio amazónico, y entrar en territorio brasileño tiene un trayecto que se conoce como río Solimões, que llega hasta la confluencia con el río Negro, cerca a Manaus. Aguas abajo vuelve a recuperar el nombre de río Amazonas. Por ello, para facilitar la localización de los afluentes, se ha dividido el sistema fluvial del río Amazonas en cinco secciones: Ucayali → Marañón → Amazonas → Solimões → Amazonas.

El volumen del río es tan grande que su descarga puede ser observada 300 km adentro del océano. 40.000 km de los ríos del sistema del Amazonas son navegables. En el noreste de la Amazonia colombiana la confluencia de los ríos Guainía/Negro, Casiquiare, Isana y Vaupés, ya en el Brasil conforman la parte alta del río Negro, el cual a su vez une los sistemas del río Amazonas y del Orinoco a través del río Casiquiare→Guainia (Figs.Cap.2: 5 & 2: 6).

Alfred Russel Wallace (1852-1853) fue el primer naturalista en dividir las aguas de la cuenca hidrográfica del Amazonas en tres grandes tipos: aguas blancas, aguas claras (o agua azul) y ríos de aguas negras, clasificación seguida posteriormente por sobresalientes limnólogos del Amazonas. El concepto de que pueden existir aguas de diferentes calidades en la Amazonia se apoya en la existencia de ríos y arroyos con diferentes colores de agua. Sioli (1950) clasificó los ríos amazónicos en tres tipos, según su color: aguas blancas, aguas negras y aguas cristalinas. Sioli remontó arroyos de aguas claras y arroyos húmicos teñidos afluentes en la región superior del río Negro. Él afirmó que los arroyos de aguas claras del río Negro siempre tenían sus

cabeceras en el bosque alto de tierra firme, mientras que los arroyos de aguas negras eran casi similares a comunidades de plantas arbustivas raquílicas o matorrales que crecen en suelos extremadamente arenosos en suelos podzólicos.

Leenheer (1980) encontró, sin embargo, que no todos los suelos podzólicos de la región producen aguas negras. Así, Leenheer concluye que la capa orgánica gruesa que se acumula en los suelos podzólicos del río Negro sugiere lenta decadencia, y en consecuencia los componentes orgánicos en descomposición (litter), junto con los demás factores antes citados, proporcionan una fuente continua de sustancias húmicas solubles, que luego se mueven a través del agua subterránea y son responsables de la coloración de las aguas del río Negro.

Goulding *et al.* (1988), al igual que Humboldt (1852) a principios del siglo XX y el etnólogo alemán Koch-Grunberg (1909-1910), en la primera década del siglo XX, sugieren claramente que los grupos Amerindios familiarizados con el río Negro vincularon su color a los subproductos de la descomposición de plantas, y que en sus entrevistas con los indígenas del medio y alto río Negro, a ellos les parecía que el río estaba teñido por compuestos vegetales originarios de las zonas de matorrales que crecen en suelos arenosos. Goulding *et al.* (1988, y referencias allí), presentan una revisión *in extenso* de la hidroquímica, origen de las aguas negras del río Negro, los suelos podzólicos y las aguas subterránea como productoras de aguas negras en la cuenca del río Negro.

Ríos de aguas blancas, aguas claras y de aguas negras

Ríos de aguas blancas (Fig.Cap.6: 4a). Están cargados de sedimentos provenientes de los Andes. Son aguas cargadas de material en suspensión de erosión de origen básicamente andino, que le dan un color a sus aguas blanco-amarillento y turbido correspondiente a los drenajes que nacen en los Andes y que por su caudal y alto contenido de sedimentos y nutrientes generan un ambiente propicio para la productividad de la ictiofauna amazónica y la renovación periódica de cultivos de vega: cuencas ríos Caquetá, Putumayo, Amazonas, Ortegua, Caguán y Fragua, entre otros.

Ríos de aguas claras verdosas transparentes (Fig.Cap.6:4a). Que nacen en terrenos cristalinos y sus cursos son largos con pendiente pequeña sobre rocas primitivas cuya erosión es muy escasa, p.ej. ríos y quebradas de montañas y pie de monte de los Andes, y también los que nacen en las sabanas de Los Llanos, como los ríos Tomo, Tuparro, Vichada, y drenajes que nacen en la alta Amazonia central, que se caracterizan por su baja fertilidad.

Ríos de aguas negras (Fig.Cap.6: 3). Según Junk & Furch (1985), el origen del agua negra es el resultado de procesos orgánicos. El color oscuro del agua es causado por



Figura Cap.6: 4a. El Parque Nacional Natural Chiribiquete fue creado como área protegida en 1989. Foto: Cortesía Parques Nacionales Naturales/Redacción Vivir (Google). Arriba río serpenteando de agua blanca, abajo río de agua clara verdosa transparente.

sustancias orgánicas disueltas (ácido húmico y fúlvico). Estas sustancias se derivan de la descomposición de la hojarasca bajo condiciones ácidas y procesos edáficos subsiguientes que ocurren en los suelos de la Amazonia. Pueden tener alto peso molecular, son resistentes a la descomposición adicional y contribuyen al bajo valor de pH del agua debido a su acidez. Además, son capaces de capturar metales disueltos que ya son escasos en el agua. En los suelos caolínicos, una gran parte de las sustancias húmicas se fijan sobre las partículas de arcilla. En suelos arenosos una gran parte es arrastrada a los arroyos, dando al agua un color oscuro. Algunos suelos arenosos, los llamados podzoles, son las principales fuentes de agua negra en la Amazonia. Las otras fuentes son las áreas pantanosas donde el material orgánico del bosque inundado es acumulado y lixiviado por el agua. Ambas condiciones se encuentran con frecuencia en la Amazonia Central y en la región periférica norte. La intensidad del color de la quebrada o del agua del río depende del porcentaje de dichas áreas en las cuencas hidrográficas y de la calidad de la materia orgánica disponible. Normalmente se acumulan sustancias orgánicas durante la estación seca y se lixivian durante la temporada de lluvias. Por lo tanto, el agua corriente tiene un color más oscuro al principio de la estación lluviosa que en la estación seca. Los Podzoles ocupan áreas limitadas sólo en la Amazonia Central. Por lo tanto, el agua de una corriente puede tener un color oscuro, mientras que el agua de la siguiente puede ser casi incolora.

Además de su color, los tipos de agua pueden caracterizarse por algunos parámetros hidroquímicos. El agua blanca tiene concentraciones relativamente altas de electrolitos

totales y un pH cercano a 7, mientras que las aguas negras tienen concentraciones bajas de electrolitos y un pH muy bajo alrededor de 4. El agua clara se coloca entre estas dos, mostrando sin embargo una gran heterogeneidad hidroquímica (Sioli 1965).

Algunas especies de peces prefieren ya sea agua rica en electrolitos y poco ácida, o pobre en electrolitos y rica en ácido. El pez cardinal *Cheirodon axelrodi*, famoso pez ornamental, existe sólo en corrientes pobres en electrolitos. De las dos especies de disco, *Symphysodon aequifasciatus* se limita a aguas blancas, mientras que *S. discus* ocurre en aguas claras. Según Schneider (1976, en Junk & Furch 1985), la diferencia en el contenido de calcio en el agua se refleja en la composición química del esqueleto de ambas especies. En comparación con *S. aequifasciatus*, *S. discus* tenía menor porcentaje de calcio en su esqueleto y una mayor cantidad de magnesio y bario. *Macrobrachium amazonicum* existe en grandes cantidades en aguas blancas, mientras que *M. nattereri* ocurre en aguas negras. En pequeñas corrientes de aguas negras podemos encontrar un número relativamente grande de peces, pero esto no se debe a la capacidad de producción del agua misma. En estos arroyos, los peces y la mayoría de los demás animales acuáticos dependen de insectos, frutas, polen y otros alimentos autóctonos que caen al agua del bosque circundante.

Sioli (1954, 1956) menciona la relación entre los ríos de aguas negras y los podzoles de la Amazonía en sus trabajos sobre ríos de aguas negras del sistema del río Negro, destacando que estos ríos fluyen de los suelos arenosos húmedos cubiertos con caatinga (Klinge 1967 y citas allí). El hecho de que estas aguas negras contienen aluminio libre que nunca antes se encontraron en cualquier otra agua del río Amazonas, indujo a la conclusión de que el contenido de aluminio de las aguas negras se debe a la descomposición de silicatos de aluminio en los suelos arenosos de los cuales fluye el agua negra y que la podzolización está ocurriendo en estos suelos.

Podzol (palabra rusa) significa “suelo bajo cenizas” y se aplica a los suelos de humus crudos ácidos cuyo proceso esencial se denomina podzolización, es decir, la destrucción de minerales primarios y arcillosos y la translocación de sesquióxidos y/o humus desde el suelo hasta el subsuelo (Anon 1964, Muir 1961, citas en Klinge 1967). En 1962, varios autores publicaron sobre podzoles amazónicos (e.g. Sioli & Klinge 1962) discuten las relaciones entre los podzoles, los ríos de aguas negras y la vegetación de los podzoles, especialmente del río Negro. Ríos de aguas negras se han relacionado con la percolación lateral en podzoles (e.g. Dost 1964). von Humboldt (1860) investigó sobre las aguas negras de los ríos de Suramérica ecuatorial y su tinte, y reporta sobre las espesas esteras de hierba y las raíces de la zarzaparrilla (*Smilax*), como fuentes de las tinturas del agua, Muntz & Marcano (1888) discuten el origen del colorante del agua negra, y revisan la literatura sobre el agua negra en Suramérica. Muchas teorías sobre los ríos de aguas negras y las sustancias colorantes también han sido emitidas.

Los lagos amazónicos son en su mayoría lagos de inundación (Junk 1980). Estos lagos reciben agua cuando el río sube, la almacenan durante el período de inundación y la devuelven, en parte, al río cuando el nivel baja. En consecuencia, están intermediados entre sistemas abiertos y cerrados. El patrón básico de los parámetros hidroquímicos está fuertemente influenciado por los respectivos ríos conectados. Sin embargo, dentro de los lagos de inundación la corriente de los lagos se reduce. Se desarrolla una estratificación termal de 2-4 C de diferencia de temperatura entre la capa superficial del agua (epilimnion) y el agua cerca del fondo (hipolimnion). Esta estratificación no es muy estable, sin embargo, impide la mezcla de todo el cuerpo de agua durante las aguas altas.

Río Amazonas y bosques inundables. Según Junk & Soares (2001), la cuenca del río Amazonas es la cuenca de agua dulce más grande y diversa del mundo. La cuenca del Amazonas cubre alrededor de 4.982.000 km² (67,79%) en Brasil, 956.751 km² en Perú (13,02%), 824.000 km² en Bolivia (11,20%), 406.000 km² en Colombia (5,52%) y 123.000 km² en Ecuador (1,67%), 53.000 km² en Venezuela (0,72%) y 5.370 km² en Guyana (0,08%). Descarga 214.000 m³ s⁻¹ en promedio (Goulding *et al.* 2003) al Océano Atlántico, con un 15-17% del total de agua de río en la Tierra. Esta cuenca nace en los Andes y drena territorios de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y tiene sus llanuras de inundación más espectaculares en Brasil. La mayor parte del río Amazonas corre a través de los bosques tropicales del continente, y la extensión de los bosques inundables de la cuenca vertiente del río es de cerca de 840.000 km², en un tipo de hábitat de grandes sistemas de ríos, ubicados geográficamente en la región central de Suramérica, en un estado de conservación relativamente estable/intacto. Estos bosques de inundación representan uno de los cuatro principales tipos de vegetación: selva de tierra firme, comunidades arbustivas, sabanas y bosques sujetos a inundaciones estacionales.

Los ecosistemas de agua dulce de la várzea (aguas blancas) y del igapó (aguas negras) de la cuenca del Amazonas representan algunos de los bosques inundables estacionalmente más extensos del mundo. Cada año, los peces y otros animales acuáticos migran a estos nuevos hábitats disponibles para alimentarse y reproducirse, y luego volver a los canales principales cuando las aguas de inundación retroceden. Este ciclo de inundaciones, y la regeneración anual que produce, representan a nivel mundial un fenómeno ecológico excepcional.

Esencial para la reproducción de muchos árboles de las llanuras de inundación es la dispersión de sus semillas por animales que comen frutas, incluyendo varias especies de peces (*e.g. Colossoma macropomum*). Ambos, Serrasalminae y bagres tienen muchas especies que comen frutos carnosos. Las frutas carnosas más comunes que se comen son drupas (similares en estructura a las aceitunas) y bayas (generalmente

pequeñas llenas con mucho material carnoso que las rodea). También hay tipos especiales de frutos carnosos que tienen un crecimiento pulposo en la semilla, llamado aril. Las frutas carnudas comidas por los peces tienen una gran variedad de tamaños, texturas y formas. En general, el material carnoso es dulce o agrio. Sobre peces predadores y agentes de dispersión de semillas (*vide* Goulding 1985, 1988).

Peces de bosque inundado y población humana. Los suelos y aguas amazónicas, vistos en general, son un espejo doble que refleja la pobreza de nutrientes del ecosistema más grande del bosque lluvioso del mundo. La masiva biomasa de la selva amazónica parece contradecir este hecho, pero las “mansiones” verdes son ilusorias. El banco de nutrientes de la selva tropical se ha acumulado durante millones de años y no se puede reponer muy rápidamente desde el lecho de roca subyacente. La selva ha adaptado específicamente sistemas radiculares que actúan como un tamiz de nutrientes, por lo que no permite que iones preciosos escapen a los arroyos y ríos. El nutriente, entonces, se recicla rápidamente de nuevo dentro de la vegetación viva del detritus. Porque los suelos son pobres. También lo son la mayoría de los cuerpos de agua de las tierras bajas de la Amazonía. Sin embargo, la selva inundable ofrece una cadena alimenticia alternativa, frente a los ríos pobres en nutrientes, que es capaz de sostener biomasa relativamente grandes de animales acuáticos, especialmente peces.

La especie de pez comercial más importante en la Amazonia Central ha sido durante muchos años el tambaquí o cachama (*Colossoma macropomum*), y alrededor de los años 80 sólo representó alrededor del 45% de todo el pescado consumido en Manaus, la ciudad más grande de la región. Hasta la fecha, la pesquería ha sido la fuente más importante de proteína animal para los habitantes de la Amazonia. En muchos lugares el pescado es casi la única fuente de proteína animal, sin embargo, esto no puede seguir ocurriendo porque la población está superando el rendimiento pesquero y el rendimiento comienza a disminuir debido a la mala administración. Parte de esa disminución es recuperable a través de la regulación de la pesquería para permitir su recuperación, como en muchos otros sistemas fluviales ricos en pesquerías (es decir, los ríos Orinoco y Magdalena).

Cuenca hidrográfica de la Amazonia Colombiana (ríos).

La Amazonia colombiana, una de las cinco grandes regiones naturales del país, junto con la Orinoquia, Andina, Caribe, Insular y Pacífica (Fig.Cap.6: 5), alberga, como toda la región suramericana, variados ambientes ecológicos y biogeográficos que la hacen difícil de demarcar, pues su naturaleza sobrepasa los límites administrativos y políticos creados por el hombre, como también los de la cuenca hidrográfica y los del bioma de selva húmeda neotropical de tierras bajas. Tampoco se puede determinar con

precisión cuál es el alcance de la distribución de especies de fauna y flora, debido a que no tienen un área de vida estricta, como lo demuestran los estudios florísticos del botánico Alwyn H. Gentry, quien comprobó que hasta una altitud aproximada de 1.500 m, la composición del bosque andino, donde abundan las leguminosas, es bastante similar a la de las selvas bajas amazónicas que crecen en terrenos relativamente fértiles.



Figura Cap.6: 5. Regiones naturales de Colombia: Cortesía Wikipedia la enciclopedia libre.

Los afluentes mayores al norte de la cuenca alta del Amazonas son los ríos Pastaza, Tigre, Napo, Putumayo→Iça, Caquetá→Japurá, Vaupés, Guainía/Negro, Trombetas, Paru, Jarí. Al sur, los tributarios mayores son los ríos Ucayali, Javará, Juruá, Purús, Madeira, Tapajós, Xingú (Figs.2: 6 & 6: 2). La cuenca hidrográfic₂ de la Amazonia colombiana (Figs.Cap.2: 6 & 6: 2) tiene un área de 477.274 km², y otras cuencas menores (53.000 km²). El clima varía dependiendo de los desplazamientos de la zona de convergencia de los vientos alisios, generando dos estaciones de lluvias bien definidas. Las formaciones vegetales principales de la zona son bosques húmedos no inundables (*hylea*) e inundables (*várzea*), además de sabanas aisladas de Chiribiquete, Araracuara y en el alto Cahuinarí y Yarí.

En la vertiente del Amazonas se destacan las extraordinarias formaciones geológicas del Escudo Guayanés denominadas Serranías (tepui), grandes masas graníticas de paredes casi verticales, que durante millones de años se han erosionado y formado mesetas que sobresalen en el paisaje. Los tepuyes se han convertido en ecosistemas muy especiales sobre rocas desnudas y ácidas y pobres en nutrientes, con frecuente

exposición permanente a fuertes vientos y alta evaporación por su exposición solar, cuyas mesetas han permitido una larga colonización y evolución y alto endemismo de especies tanto vegetales como de animales. Hay mesetas que alcanzan 800 msnm en Chiribiquete y 1.000 en la de Naquen. La Serranía de Chiribiquete es una meseta rocosa en la región amazónica colombiana, originada a partir del Escudo Guayanés, que con el conjunto de la Serranía de Naquén, son los sistemas montañosos más importantes en la llanura de la Amazonia colombiana (Fig.Cap.6:4b).

Se estima que el 9% del hábitat natural original en esta zona de bosques y sabanas perhúmedas, ha sido modificado por actividades antrópicas (Fandiño & van Wyngaarden 2005). Las áreas protegidas en la Amazonia colombiana son los Parques Nacionales Naturales Amacayacu, Cahuinarí, Chiribiquete, La Paya, Tinigua y las Reservas Nacionales Naturales Nukak y Puinawai (Garcés-G. & de la Zerda-L. 1994).

La Amazonia colombiana está conformada por seis cuencas y 78 subcuencas hidrográficas: Guainía (9 subcuencas), Vaupés (10), Apaporis (9), Caquetá (20), Putumayo (11) y Amazonas (3) en el Trapecio amazónico, con un rendimiento hídrico promedio estimado en 81 l/s-km^2 y la mayor escorrentía superficial de las cuencas, calculada en $27.830 \text{ m}^3/\text{s}$, o 39% del total del país (Ideam 2010).

Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca en las zonas que tienen mayor cobertura de humedales: Caquetá (750.000 ha), Putumayo (580.000 ha) y Apaporis (320.000 ha). La cobertura predominante en el Caquetá y Putumayo es el bosque denso alto inundable (dosel mayor a 15 metros) con una gran proporción de cuerpos de agua lenticos. En el Apaporis predomina el bosque denso inundable (Ideam 2010). Prácticamente toda la región amazónica está surcada por ríos medianos y grandes con sus vegas de inundación, donde la vegetación está presente como gramalotes (flotantes y arraigados), bosque inundable de ríos de aguas blancas (várzea) y bosques inundables de aguas negras (igapó).

Estos sistemas hídricos fluctúan de una manera drástica durante el año en términos de caudal y nivel de sus aguas, asociado a las condiciones pluviométricas de sus cuencas de captación, influenciadas por el paso de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). Esta produce en ríos del hemisferio norte los valores mínimos de caudal y nivel en los primeros meses del año, mientras que en los ríos del hemisferio sur (en especial el Amazonas), la temporada seca corresponde al segundo semestre del año (Sinchi 2007).

Río Caquetá. Nace en el Macizo Colombiano, en el Páramo de Letras, Parque Nacional Natural Puracé ($76^{\circ}40'O$; $1^{\circ}55'N$), a unos 2,5 km del nacimiento del río Magdalena. En su curso alto el Caquetá discurre en dirección sur. Gira luego en dirección sureste, internándose en la densa selva amazónica en un largo tramo de más de 400 km, cerca de la localidad de Solano recibe al río Orteguaza (con una longitud de 210 km y un caudal de $980 \text{ m}^3/\text{s}$), luego le tributa el río Mecaya. Más, abajo tras cruzar

la línea ecuatorial, recibe el caudaloso río Caguán, con 630 km de largo y caudal de 1.090 m³/s). Sigue el río en dirección cada vez más al este otro largo tramo de cerca de 500 km donde hay varios raudales y cascadas. Cerca de los cerros de Munoir forma el raudal de Araracuara y recibe a uno de sus más importantes afluentes, el sistema del río Yarí (de 620 km de largo y caudal de 2.360 m³/s), punto a partir del que el río se adentra en el departamento del Amazonas y recibe los ríos Cahuinari (de 550 km de longitud y una cuenca de 980 m³/s) y Mirití Paraná (de 320 km y 570 m³/s de caudal). En la frontera con Brasil recibe el río Apaporis cerca de La Pedrera, para seguir en territorio brasileño (Fig.Cap.2:3). El Caquetá tiene una longitud de 1.600 km y más de 200.000 km² de cuenca en Colombia y un caudal de 9.212 m³/s.

El río Caquetá→Japurá (Figs.Cap.2: 3 & 2: 6) es un río de “aguas blancas” que, como todos los ríos que descienden de los Andes lleva una importante carga de sedimentos aluviales que deposita en parte al desembocar al río Solimões (Amazonas medio). Esos sedimentos acumulados en las riberas han configurado una boca compleja que se extiende cientos de kilómetros. La longitud del río Caquetá-Japurá se calcula entre 2.200 y 2.800 km. puesto que los límites entre las cuencas de otros afluentes y subafluentes del sistema amazónico son poco claros en esta área de selva llana, inundada y pantanosa, donde algunos afluentes del río Japurá nacen muy cerca del río Solimões (río Auati Paraná), y algunos afluentes del río Negro nacen cerca del Japurá (ríos Uneiuxi, Cuiuni y Unini), con conexiones y bifurcaciones entre ellos durante la época de crecidas e inundaciones, su área total de la cuenca hidrográfica del Caquetá es difícil de calcular.

Río Apaporis. Se inicia con la fuente más lejana, el río Tunia, que nace cerca de San Vicente del Caguán en el departamento del Caquetá, y en su curso forma el límite norte del parque Nacional Natural de la Serranía de Chiribiquete hasta la confluencia con el río Ajayú (con una longitud de 260 km y una cuenca de 7.800 km²), en el sitio Dos Ríos. A partir de esta confluencia, toma el nombre de río Apaporis, y de este punto marca límites de varios departamentos. Ya abajo recibe el río Cananarí de 200km de longitud, y también el río Pira Paraná, de 250 km de longitud y cuenca de 5.900 km² (Fig.Cap.2: 3).

El Apaporis es navegable desde las bocas del Cananarí hasta su confluencia con el Caquetá, que lo convierte en un medio de transporte esencial para la población mayoritaria indígena en esta región selvática. Aguas arriba tiene numerosos raudales, siendo el de mayor majestuosidad el raudal de Jirijirimo (Fig.Cap.6: 6a), obstáculos para muchos viajeros tipo misioneros, caucheros, comerciantes y expedicionarios, conservando por ello sus selvas y diferentes poblaciones indígenas casi en su estado prístino. La región es un gran puente entre las selvas del río Caquetá y las del río Negro. En el tramo final, tras describir un gran meandro, recibe por el norte al

río Taraira de 160 km de largo, y forma en un tramo de cerca 50 km la frontera internacional entre Colombia y Brasil antes de desembocar en el río Apaporis, y éste a su vez confluye con el río Caquetá luego de un recorrido total (incluido el río Tunia) de 1.370 km, con una cuenca de 54.300 km² y caudal medio de 3.900 m³/s.



FiguraCap.6:6a. Majestuosidad del raudal Jirijirimo (la cama de la anaconda, en lengua local indígena) en el río Apaporis. Cortesía www.ellider.com.co -Wikipedia La enciclopedia libre.



Figura Cap.6:6b. Majestuosidad del raudal Jirijirimo en el río Apaporis. Cortesía: Compartir en WhaptsUpp.

Río Putumayo. Nace en los Andes colombianos ($76^{\circ}55'O$; $1^{\circ}15'N$) a 2.440 m de altitud, en la región del Nudo de Los Pastos, en el municipio de Sibundoy, a unos 50 km al este de la ciudad de San Juan de Pasto, siendo esta la región más húmeda de la cuenca del Amazonas. El Putumayo se dirige hacia el sureste, abandonando pronto la montaña andina y llega a Puerto Asís. A sólo 120 km de su fuente, ya es navegable y alcanza un caudal de $470 \text{ m}^3/\text{s}$ con solo una cuenca de 2.900 km^2 , o sea un récord de caudal de 160 l/s por km^2 . Cerca de Puerto Asís recibe por su margen derecha al río Guamuéz proveniente de la laguna de La Cocha, a $77^{\circ}08'13'O$; $1^{\circ}01'-09'N$, 2.800 msnm, 75 m de profundidad media, $41,5 \text{ km}^2$ de superficie. Unos 120 km aguas abajo recibe su segundo gran afluente, el río San Miguel cerca de Puerto Ospina.

Entre las confluencias del Guamuéz y el San Miguel, comienza un tramo de 1.500 km en que el Putumayo forma la frontera sur de Colombia, primero con Ecuador y luego con Perú (Fig.Cap.2: 3 & 2: 6). En este sector las localidades o puertos reconocidos, como Puerto Leguizamó, Puerto Alegría, Puerto Arturo, El Encanto donde recibe el río Cara Paraná (260 km), *Puerto Belén*, *Puerto Tumaco*, *Puerto Arica* donde tributa el Igará Paraná, de 440 km de longitud y el más largo de sus afluentes. Finalmente el río Putumayo cruza el Trapecio Amazónico colombiano para desembocar en el río Amazonas en Brasil (Fig.Cap.2: 3 & 2: 6), luego de un recorrido de $1.813 \frac{1}{3} \text{ km}$, con una cuenca hidrográfica en Colombia de 148 km^2 y caudal medio de $8.760 \text{ m}^3/\text{s}$.

Río Vaupés. Nace en el departamento de Guaviare, al oeste de Calamar ($2^{\circ}3'0''N$, $72^{\circ}53'0''W$), con la unión de los ríos Itilla y Unilla. Discurre en dirección este, pasando las localidades de Miraflores, Puerto Silvania, Santa Rosa, Mítú (capital del Vaupés), formando bellos raudales como los de Cachiveras de Aracapurí, majestuosos como los del río Apaporis (Fig.Cap.6: 6a & 6: 6b), y tras recibir al río Cuquairi, ya en la frontera con Brasil recibe al río Querari. A partir de aquí durante un trayecto forma frontera entre Colombia y Brasil, ya luego para confluir en el río Negro (Fig.2.6). El Vaupés es un largo río amazónico, y uno de los principales afluentes del río Negro. El Vaupés discurre por Colombia 1.050 km en un área aproximada de 50.000 km^2 de cuenca. El Vaupés, junto con los ríos Guainía→Casiquiare→Naquén→Isana, son los afluentes mayores de la cuenca alta del río Negro, el río tributario más caudaloso del río Amazonas.

Río Guainía→Negro. Es un largo río que junto con otros ríos que nacen en Colombia, constituyen las cabeceras del río más caudaloso de todos los afluentes del río Amazonas por su margen izquierda y también el mayor río de aguas negras a nivel global. Nace en la selva tropical del este de Colombia y fluye hacia el este, luego hacia el noreste y sureste, formando parte de la frontera entre Colombia y Venezuela. Tiene sus fuentes a lo largo de la divisoria de aguas entre la cuenca del Orinoco y Amazonas. Después de 640 km, recibe el río Casiquiare (340 km), cerca de San Carlos de Río Negro. Este río se ve como un mar de café o té, según apreciación.

En la región del alto río Negro, de hecho, la extensión occidental del Escudo Guayanés está tan erosionada y nivelada que forma una penillanura que rara vez sube por encima de 100 m de altitud y, superficialmente, parece ser una continuación de las tierras bajas del Terciario reciente que conforman gran parte de la Amazonía Central. La presencia subyacente del Escudo Guayanés en las cabeceras de los ríos que conforman el río Negro en la Amazonia colombiana, está claramente revelado por los raudales que fluyen sobre las rocas antiguas y restos como panes de azúcar, o colinas de resistente granito, que se proyectan por encima de la selva tropical de la Amazonia colombiana (Figs.Cap.6: 4a & Cap.7: 9).

Río Casiquiare (Fig.Cap.2:5). Es un río/canal natural que une las inmensas cuencas del Orinoco y el Amazonas. En cierto punto del Orinoco, aguas abajo de la población venezolana de Esmeraldas, se separa un brazo del río Orinoco en dirección suroeste, hacia la cuenca del río Guainía→Negro. Habitualmente, la dirección del agua es Orinoco→Amazonas, pero cuando este último baja más crecido, el flujo es a la inversa. La explicación hidrogeológica de este fenómeno se da por el escaso desnivel de los territorios por los que escurre el Casiquiare (>3 mm por km) y por la incierta divisoria de aguas entre ambas cuencas, que es una vasta planicie de áreas inundables. En 1800 Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland en su viaje río arriba por el Orinoco constataron la veracidad de las fuentes que mencionaban el extraño fenómeno de la comunicación fluvial de las dos cuencas vertientes más grandes del mundo, la Amazonia y la Orinoquia, y lo registraron cartográficamente. De la expedición nació la que sería la obra más emblemática de Humboldt *“Del Orinoco al Amazonas: Viaje por las regiones equinocciales del Nuevo Continente”*.

Río Amazonas: *“A river is timeless – it will never have an end and it never had a well defined beginning, different parts of a river system may have different ages”* (Potter 1997).

El sistema del río Amazonas (Figs.Cap.6: 2 & Fig.Cap.2: 3), incluyendo el río Tocantins, domina el drenaje del continente, con una superficie de más de 8 millones de km², que incluye la mayor parte del norte y centro de Brasil, partes de Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú y Bolivia, con una longitud de 6.400 km desde su nacimiento en los Andes hasta su desembocadura en el Atlántico (Sioli 1984). Su promedio de descarga de alrededor de 175.000 m³/seg (Sioli 1975), es aproximadamente el 20% del aporte de agua dulce a los océanos del mundo. Principales afluentes de la orilla sur, que todos fluyen desde, o casi la mayoría, del Escudo Brasileño son los Tocantins-Araguaia, Xingú y Tapajós. El Madeira también recibe el drenaje de la parte oeste y noroeste del Escudo Brasileño, pero la mayoría de las aguas del Madeira vienen de los Andes peruanos y bolivianos. Otros principales afluentes del Amazonas, con origen andino o cercano andino son los ríos Purús, Juruá,

Ucayali, Huallaga, Marañón, Pastaza, Napo, Putumayo→Iça (Colombia→Brasil), Caquetá→Japurá (Colombia→Brasil); más los ríos colombianos Vaupés, Guainía e Isana, son afluentes cabeceras principales del río Negro en Brasil. Los ríos Negro y Branco, una ramificación importante del norte, drenan gran parte del suroeste del Escudo Guayanés. El río Casiquiare (Fig.Cap.2: 5) es un distribuidor del Orinoco de unos 322 km de largo en el Sur de Venezuela, que desemboca en el río Guainía en la frontera Colombia-Venezuela, y luego más al sur recibe los ríos colombianos Naquén, Isana y Vaupés, los cuales forman las cabeceras y parte alta del río Negro (Fig.Cap.2: 3 & Cap.6: 2), para finalmente conectar los sistemas Orinoco-Amazonas. Otros afluentes de la parte norte del Amazonas que drenan del sur del Escudo Guayanés son el Uatumã, Trombetas, Paru y Jari.

El Amazonas con 116 km de longitud en la parte limítrofe de Colombia con Brasil y Perú en el Trapecio Amazónico colombiano, tiene un área de cuenca en este trayecto de 3.242 km² y caudales entre 12.400 a 60.800 m³/s (Ideam 2010). En las riveras del Amazonas colombiano, se sitúa la ciudad capital del departamento del Amazonas Leticia, un puerto fluvial que permite anclar barcos tipo oceánico, que en combinación con su aeropuerto, es una fuente de importancia económica, ya que atrae buen turismo en la región.

La Amazonia proporciona beneficios fundamentales humanitarios a personas de todo el mundo por ser el mayor “pulmón del universo”, productor de una alta cantidad del oxígeno que requiere la humanidad y otras especies animales. Además de proveer sustento a millones de personas, incluyendo a por lo menos 300 mil amerindios o indígenas de cientos de culturas diferentes que allí cohabitan. Colombia tiene casi una tercera parte de la superficie cubierta por bosques neotropicales amazónicos.

En esta zona existen organizaciones que trabajan con comunidades indígenas, gobiernos locales y gobierno nacional para monitorear la deforestación y promover la conservación de hábitats naturales. Así, se han establecido áreas especialmente vulnerables por su alta biodiversidad, que requieren de un manejo ecológico diferente al resto de las zonas prístinas, representativas de la selva tropical amazónica. Ya motivo de reconocimiento para Colombia es su extenso sistema de parques nacionales y reservas biológicas.

Por ser la Amazonia colombiana la selva neotropical altamente representativa en biodiversidad vegetal y animal, además de ser la región mejor conservada en parte por su hidrografía y terrenos de llanura inundable, allí se han establecido parques y reservas naturales muy sobresalientes, como el Parque Serranía de Chiribiquete, Parque Amacayacu y otros cuantos más.

Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete. Establecido jurídicamente como área protegida en 1989, cubre cerca de 1,3 millones de hectáreas. Según medios de comunicación, el 21 de agosto de 2013, el Presidente de la República de Colombia Juan M. Santos dio un salto histórico al doblar el tamaño del Parque Nacional Natural Chiribiquete a 2,7 millones de hectáreas, así se convierte en el parque más extenso de Colombia. Una extensión que se transforma en una apuesta por la vida, la sostenibilidad y el bienestar humano, que en este momento contribuye a resguardar la quinta parte de la Amazonia colombiana (14.227.911 de hectáreas), es decir, el 11 por ciento de la superficie continental del país.

El parque se encuentra ubicado principalmente en el departamento del Caquetá y Guaviare, en la jurisdicción de los municipios de San Vicente del Caguán y Puerto Solano en el Caquetá, y San José del Guaviare en el departamento del Guaviare. La Serranía de Chiribiquete constituye uno de los remanentes importantes de la cadena rocosa perteneciente a las formaciones del Precámbrico y Paleozoico que son parte del Escudo Guayanés, son las extensas formaciones rocosas denominadas tepuis.

Uno de los argumentos que justificó la expansión de Chiribiquete es que esta área de reserva se vuelve una muralla para proteger la zona mejor conservada de la Amazonia colombiana, donde antes de la ampliación se había registrado 238 especies de peces, 900 de plantas y 492 de aves – es un región de interés global para la conservación de aves (Aica) y que con esta adición de área, se incrementan 60 especies de reptiles, 57 de anfibios y 209 de mariposas, además de resguardar 35 especies de mamíferos amenazados de extinción. Muchas décadas del siglo XXI necesitaran los biólogos especialistas en sistemática moderna para definir la biodiversidad específica de la flora y fauna de esta bellísima reserva colombiana. A esto se suman los jaguares, pues al incrementarse el área de Chiribiquete, aumenta sustancialmente la posible conservación de este felino en vía de extinción en Colombia. En esta reserva puede haber centenares de jaguares adultos, que podrían garantizar el futuro de la especie en el peor de los casos.

Los densos bosques tropicales de Chiribiquete (Fig.Cap.6: 4a & Fig.Cap.6: 4b) albergan una biodiversidad muy diversa y única en la Amazonia, con especies de vida silvestre más aisladas y únicas de la Amazonia, como la Esmeralda del Chiribiquete (*Chlorostilbon olivaresi*), un colibrí que sólo se encuentra en Colombia. La diversidad biológica del medio es sorprendente y vulnerable a la vez. Según expertos nacionales e internacionales, el Parque de Chiribiquete es uno de los *hotspots* de biodiversidad a nivel mundial. Y cuando a un lugar se le define así, se establece una especie de pulso entre el bien y el mal, pues esta palabra indica que es un sitio con un valor natural y arqueológico incalculable, pero con todos esos recursos en riesgo -es la combinación perfecta entre una noticia mala y una buena.



Figura Cap.6: 4b. Formaciones rocosas (tepuy) en la Serranía de Chiribiquete. Foto: Andrés Hurtado G. (Wikipedia la enciclopedia libre). Superficie: 12.800 km², altura máx. 1000 m; 0°55'10"72°47'30"

La mayor concentración de tepuis se encuentra en el sur de Venezuela y el noroccidente del Brasil. En Colombia, estas serranías se encuentran principalmente entre los ríos Guaviare y Caquetá. Se destacan por su elevación: la Serranía de Chiribiquete (Fig.6: 4a & Fig.Cap.6: 4b) en el departamento del Caquetá, las Mesetas de Iguaje en el departamento del Guaviare, la Serranía de Naquén en el departamento del Guainía, la Serranía de La Macarena en el Meta (Fig.Cap.2: 4) y los Cerros de Mavicure en las orillas del río Inírida (Fig.Cap.7: 7). Estas Serranías rodeadas de ese bosque denso de tiernos colores verdes (*e.g.*Fig.Cap.6: 4b) constituyen un paisaje verdaderamente hermoso, que nunca debe desaparecer para bien y deleite de la humanidad. Chiribiquete es una serranía de más de 250 km de longitud y considerada como el conjunto de tepuyes más importante del país, cuya evolución morfológica es producto de la combinación de factores tectónicos, estructurales, estratigráficos, climáticos y temporales, que unidos entre sí lograron crear una de las grandes maravillas de Colombia.

Los tepuis del Arawak son formaciones sedimentarias muy antiguas, con relieve montañoso del tipo meseta de cúspide plana, cuya conformación geológica de gran belleza alberga una fauna y particularmente una flora única y peculiar, desarrollada sobre suelos generalmente muy ácidos, derivados de la descomposición de rocas areniscas de la formación Roraima. Esta formación de tipo sedimentario, cuya antigüedad se calcula entre 1,93 y 1,59 Ga (Ga = Giga año = 1.000 millones),

hace parte de la macroformación del Escudo Guyanés, el cual contiene otras tres formaciones más antiguas: Imaca, Pastora y Cuchivero, todas ellas de tipo ígneo y metamórfico. A su vez, Roraima está compuesta por cuatro unidades formadas en diferentes etapas: Uairen, Kukenán, Uiamapué y Mataui la única presente en territorio colombiano (Castaño Uribe 1999).

La unidad geográfica del Parque Nacional Natural Serranía de Chiribiquete fue el territorio tradicional de la etnia aborigen Karijona, cuyos integrantes tenían costumbres sobresalientes como el uso de las ceñidas fajas que llevaban entre el tórax y las caderas, elaboradas con fibras vegetales y teñidas con vivos colores; el pelo muy largo y pelucas hechas con fibras vegetales de color negro. Entre los tepuyes o altas montañas con paredes verticales, algunas con más de 1.000 metros, hay centenares (miles dice alguien) de pinturas de arte rupestre que han perdurado por siglos, que aún tienen una calidad gráfica excepcional y son vestigios de procesos ceremoniales de comunidades primitivas.

Los alrededores de Chiribiquete están sujetos a enormes presiones, como la ampliación de la frontera agrícola, la ganadería extensiva, una eventual explotación de hidrocarburos, los cultivos ilícitos – que, aunque se han reducido, no desaparecen del todo – y la deforestación de la selva que avanza desde La Macarena. Por algo, según el Ideam, la región más afectada por la pérdida de recursos madereros es la Amazonia, donde se concreta el 46 por ciento de la tala incontrolada de las selvas y bosques nacionales. Además, en los límites de Chiribiquete existen ya solicitudes de legalización de explotaciones de minerales como oro, plata, platino, cobre, plomo y vendrán los petroleros, con todo el desastre que esta explotación minera implicaría para una selva virgen.

Parques Nacionales Naturales, junto con otras entidades nacionales e internacionales, considera que Chiribiquete es quizá una de las áreas protegidas del país más importantes por su biodiversidad y ser el área mejor conservada de la Amazonia – por lo menos en Colombia. Pero Parques Nacionales sabe que vendrán muchos retos, entre ellos, cuidar los nuevos terrenos de una zona compleja y de difícil acceso. Parques Nacionales trabaja de la mano con la Agencia Nacional de Hidrocarburos para eximir al parque de la exploración y la explotación petrolera. También es clave decir que en Chiribiquete no habrá solicitudes de títulos mineros.

La decisión de duplicar el área del parque Chiribiquete se concretó un año después de que el Gobierno anunció, durante la Cumbre Río + 20, la creación de una reserva minera de 17 millones de hectáreas (en la Amazonia, al igual que en la Orinoquia y Chocó), para que allí se realicen grandes proyectos para sacar minerales. Precisamente, el parque blindará recursos naturales clave de ese impulso extractivo. Su ampliación se produce, además, en medio de una decisión de Minambiente de

crear áreas temporales de reserva, en 10 millones de hectáreas en todo el país, para excluirlas de un posible daño (Prensa nacional 2013).

Silva Herrera (2013), publica en El Tiempo un reportaje acerca del Senador estadounidense Patrick Leahy, muy enterado del lo que hay por allí, quien hizo un reconocimiento especial a Colombia, y personal al Presidente Juan Manuel Santos, por la ampliación del Parque Nacional Natural Chiribiquete: *“Señor Presidente, quisiera hablar brevemente sobre un reciente acontecimiento en Colombia que muchos senadores pueden no conocer. Un solo plumazo del Presidente Santos ha hecho más por la conservación del medio ambiente de lo que muchos jefes de estado hacen en toda una vida. Por ello, lo elogio a él y felicito al pueblo colombiano. Colombia nos ha dado un gran ejemplo a quienes nos interesamos por el medio ambiente y reconocemos que tenemos la responsabilidad de protegerlo para las futuras generaciones”* (cursivas del autor).

El mandatario había declarado 44 resguardos indígenas y 5 áreas protegidas con extensión de casi 20 millones de hectáreas. “Entre ellas, consolidó el resguardo Putumayo (5,5 millones de hectáreas), que es un símbolo mundial de la justicia social y ambiental, al haber sido erigido sobre las tierras de la Casa Arana, empresa cauchera que dejó una huella indecible de destrucción y de sufrimiento en los pueblos indígenas que hoy habitan este territorio”, dice en un estudio del tema publicado por la familia Barco.

“Motivo de reconocimiento para Colombia es su extenso sistema de parques nacionales y reservas biológicas. Siempre he estado convencido de que a medida que mejore la seguridad en ese país, y mucho después de que se hayan drenado los pozos petroleros, sus parques nacionales y otras áreas protegidas estarán entre los más valiosos recursos de Colombia, atrayendo ecoturistas de todas partes del mundo”. Habría que agregar a esta sentencia un poco imprecisa: Pero siempre y cuando que no se incluya el drenado de los pozos petroleros y la minería en general en los parques y reservas naturales, y no sea una ¡Ironía!

En el discurso del senador estadounidense hay algo obscuro y contradictorio, como si la explotación minera en estas áreas por ser sagradas no se causara impacto ambiental alguno, o será que la extracción minera en estas reservas se haría desde el cielo, en vez de a cielo abierto, sin apertura de carreteras, introducción de tractores para derrumbar la selva y destruir el encanto prístino de la selva que nunca resucitaría – que sentido egoísta creer en la ignorancia del pueblo, en la explotación económica capitalista a como sea, qué mentira: solo yo en el presente, no respeto a estos santuarios para nuestros hijos, nietos, bisnietos, tataranietos y a la humanidad entera presente y futura que también tienen derecho a que les dejemos algo de los recursos y riquezas naturales, y no ambientes destrozados, desérticos y polucionados. ¿Serán más bien

estos los paisajes que el senador de USA irónicamente nos está prediciendo para nuestros santuarios los parques nacionales, estrellas fluviales o páramos, y otras áreas naturales protegidas bellísimas de Colombia y del mundo? Pues ya la explotación minera y su espejismo de riqueza dominan la escena (Figs.Cap.1: 2 & Fig.Cap.1: 3).

Hay que darle un valor a la naturaleza. Cuando decidimos hacer un proyecto, no se calcula el valor de un bosque o de una determinada área natural y por eso no se valora. Sabemos cuánto vale un proyecto minero dentro de una selva, por ejemplo, pero no sabemos cuánto podría costar esa selva dejándola quieta o cuánto le va a costar al país perderla o destruirla. Si hiciéramos esas cuentas, nos daríamos cuenta de que muchos proyectos mineros no son el mejor camino, sale más caro hacerlos que luego reparar lo que se daña. Colombia está llena de proyectos mineros, incluso en zonas ambientalmente claves como la Amazonia... En el mundo hay muchas minas de cobre y oro (casi 4.000), también de carbón. *Buscar una más, y en un lugar como el Amazonas, es como hacerle un hueco a la capilla Sixtina para sacar petróleo.* Hay sitios adecuados para hacer esos proyectos, pero abrir una mina en sitios estratégicos, como una selva o un páramo, no es lógico (etnobotánico W. Davis en entrevista con J. Silva H. para El Tiempo 2014).

Sin ninguna duda, continúa el Etnobotánico/investigador de la Amazonia Davis: El país más biodiverso del mundo no merece el nivel de exploración que hoy tiene. Apenas estamos comenzando a entender la ecología del Amazonas, con 80.000 especies de plantas con propiedades terapéuticas, de las cuales menos del 5 por ciento han sido analizadas para entender bien su composición química. Los colombianos deben reconocer y corregir esto. *“Tal vez en 500 años ningún país del mundo tendrá tanta riqueza como Colombia, por eso el camino es invertir en ciencia e investigación”*, predice Davis. Uno de los graves problemas que enfrentan la Amazonia y la Orinoquia es la deforestación, un problema que atenta directamente contra la flora.

Ten presente, que uno de los criterios de uso frecuente en la definición de nivel mental del hombre, es su capacidad de predecir las consecuencias de sus acciones. Sabio o prudente por la experiencia, la elección de las acciones se rige por las preferencias entre las posibles consecuencias.

En la minería a cielo abierto la Ley manda: Una vez extraigan todo el mineral, las carboneras tienen la obligación de rellenar los cráteres con el mismo ‘estéril’ que sacaron y con capa vegetal, a fin de que la llanura recupere su fisonomía original: cuando será que la “eficiente” autoridad pertinente estatal de nuestra hermosa Colombia hará cumplir la obligación legal y desaparecen estas lomas, regresando estas tierras para cubrir los cráteres que han dejado atrás en la explotación del carbón???

Para hacerse una idea de la envergadura de la tarea, extraer los 50 millones de toneladas de carbón previstos implica remover 500 millones de metros cúbicos de tierra (HernándezMora). Será por eso, que después de lustros de trabajo, aún ninguna compañía ha colmado el primer cráter. Y la eficiente burocracia de los respectivos entes administrativos donde está, o algo más lucrativo no les permite dirigir la mirada a estas inmensas serranías artificiales de contaminantes ambientales.

En Colombia la minería es un sector estratégico para su desarrollo. En una carrera sin control ni reglas claras, esta actividad hace trámite en el territorio, arrastrando una estela de problemas sobre la sociedad, el ambiente, el bienestar y la salud de las personas. Aunque la prensa ha evidenciado problemas de salud sobre la minería en Colombia, con duras imágenes del daño causado por la minería ilegal en el Cauca, que ha destruido 360 hectáreas de bosque nativo en zona rural ubicada entre los municipios de Almaguer, Bolívar y Mercaderes, que se nutren por el río San Bingu (*e.g.* El Tiempo 23-01-2016), poco está disponible en la literatura científica (*vide* Cala & Södergren 1995, 1999, 2001b).

El problema con la minería aurífera a cielo abierto, es que en ellas se remueven cientos de miles de metros cúbicos de suelo, incluida desde luego toda la cobertura vegetal que exista, utiliza millones de metros cúbicos de agua y miles de galones de arsénico y mercurio para obtener unos granos de oro. El resultado es literalmente un peladero y suelos, aguas y aire muy contaminados con químicos altamente no aptos para los seres humanos al consumirlos en su dieta alimenticia o inhalarlos directamente en la labor misma de la minería.

La explotación aurífera a cielo abierto sería un golpe mortal para una reserva destinada a “contribuir a la conectividad de los ecosistemas de las cuencas del río Caquetá y del río Negro”. Como lo sería también para las etnias que habitan el Resguardo. Los impactos negativos son físicos, bióticos, sociales y de salud, tanto en el aire, en el agua, en el suelo y el subsuelo como en la población humana.

En Colombia, en teoría, los parques nacionales naturales son intocables y allí está prohibido cualquier tipo de actividad humana que amenace su conservación (específicamente, la extracción minera es ilegal desde 1977). Pero en la práctica el escenario es otro, en el 2013 existían 37 títulos mineros al interior de estos territorios, amenazando su equilibrio. En la práctica, la Procuraduría General de la Nación, a través de la delegada para Asuntos Ambientales y Agrarios, tiene que dar la orden para que se cancelen todos los títulos presentes en estas zonas, y la Nación lleva más 15 años incumpliendo la norma.

Sin ninguna duda. El país más biodiverso del mundo no merece el nivel de exploración que hoy tiene. Apenas estamos comenzando a entender la ecología del Amazonas, con 80.000 especies de plantas con propiedades terapéuticas, de las cuales menos

del 5 por ciento han sido analizadas para entender bien su composición química. Los colombianos debemos reconocer y corregir esto. Tal vez en 500 años ningún país del mundo tendrá tanta riqueza como Colombia, por eso el camino es invertir en ciencia e investigación (Davis 2014). Uno de los graves problemas que enfrentan la Amazonia y la Orinoquia es la deforestación, un problema que atenta directamente contra la flora y el ecosistema en general. Lo importante es lograr el balance entre el desarrollo económico, que es parte de la causa de esa tala, y la conservación.

El desarrollo de nuevos medicamentos es necesario, pero vale mucho dinero y hay que reconocer que no está al alcance de muchos países, dependemos de unos pocos que tienen la tecnología y los recursos. Pero, al mismo tiempo, es necesario que exista legislación que obligue a esas empresas a hacer un reconocimiento económico y social a los dueños de las plantas, a los indígenas que las han descubierto y a los países de donde se extraen esas materias primas para desarrollar nuevos medicamentos.

Hay mucha destrucción, sobre todo en Brasil y en Perú, dice Davis. Pero puedo decirlo hoy que, a pesar de las amenazas y por la cantidad de terrenos protegidos por ley, la parte de esta selva tropical que quedará como legado para la humanidad en un futuro será la Amazonia colombiana. Qué savia advertencia y profecía en el momento más álgido del manejo de estas áreas de reserva actual, y la responsabilidad de hacer cumplir de las generaciones y gobernantes actuales y futuros. Pero actualmente la tala ilegal de selva amazónica en los lados de vías terciarias del Guaviare, zona que afecta las selvas de la Amazonia y bosque Andino, que conducen al Parque Natural Serranía del Chiribiquete y al complejo que agrupan los parques Tinigua, La Macarena y Picachos, en el Meta.

Amenazas

En los bosques inundados, la tala selectiva de la ceiba y virola, está acelerando la deforestación y acabando con las poblaciones de estas especies sobre grandes regiones. Abrir las llanuras de inundación, se está utilizando para la cría de ganado, que pueden incluir el exótico e introducido búfalo de agua (*Bubalus bubalis*). Otras amenazas son la sobrepesca, en particular de las especies comerciales más grandes, la contaminación con mercurio de la minería del oro en pequeñas corrientes, el aumento de los centros de población y los residuos del alcantarillado no tratados, la construcción de carreteras y presas que tienen el potencial de bloquear los movimientos de las especies, de especial atención las de los peces migratorios, y alterar la hidrología.

A pesar de un período de intensas actividades humanas en la cuenca del Amazonas durante el boom del caucho de 1850 a 1910, la Amazonia siguió siendo una cuenca de río prístina. La reducción de los caimanes, los manatíes y las tortugas de río afectó la fauna de los principales ríos, pero no afectó seriamente a los ecosistemas. Esta

situación ha estado cambiando desde la década de 1970 con velocidad acelerada. Hoy en día, más del 50% de los 2 millones de km² de vegetación brasileña de cerrado y más de 550.000 de los 3,7 Km² de bosque amazónico brasileño (alrededor del 14,9%) se transforman en tierras agrícolas. Con los nuevos planes del gobierno brasileño presentados en el proyecto “Advance Brazil” ascienden a alrededor de \$40 mil millones durante los años 2000-07 para nuevas autopistas, ferrocarriles, proyectos hidroeléctricos, proyectos de canalización de ríos, etc. Los proyectos fragmentarán áreas inalteradas y abrirán vastas áreas a actividades incontroladas de desarrollo. Suponiendo optimismo y no optimismo para el año 2020 entre el 25 y el 42% de la cuenca amazónica se verá fuertemente degradada (Laurance *et al.* 2001).

Esta intensificación del uso de la tierra en la Amazonia afectará seriamente los humedales y cuerpos de agua, y los asociados hábitats de peces. Las áreas utilizadas para la agricultura a gran escala como la plantación de soja y la ganadería demuestran que los arroyos y pequeños ríos se están convirtiendo cada vez más afectados principalmente por la colmatación de las corrientes y la legislación existente para la protección de las masas de agua no se impone, o porque los humedales no se consideran como tales y por lo tanto no reciben protección. Junk & Soares (2001) suponen que el 50% de las especies de peces amazónicos están restringidos a pequeños tributarios y cabeceras de los grandes ríos. Por ejemplo, se describen alrededor de 140 especies de *Corydoras* de Suramérica (Glaser *et al.* 1996) y más se detectarán en el futuro. Muchas ocurren en los ríos amazónicos y tienen un área de distribución restringida. La pérdida importante de especies puede ya ocurrir inadvertida debido a la intensificación intensa del uso de la tierra con poco control de la erosión y falta de corriente y la protección de humedales.

En grandes áreas de la Amazonía, los hábitats de peces todavía están en un estado prístino debido a la baja densidad de población y el uso limitado de la tierra. Pero como se muestra en las secciones anteriores, esta protección se limita en el tiempo y terminará con una colonización humana intensificada. El hecho de que la Amazonia esté dominada por arroyos, ríos y humedales asociados dificulta la protección específica del hábitat. Sin embargo, la protección de estos sitios no tiene mucho sentido, cuando las compañías mineras o agroindustrias a gran escala en la cuenca alta contaminan los ríos y aumentan drásticamente su carga de sedimentos.

El Amazonas sigue siendo, con mucho, el sistema fluvial que sustenta la mayor biodiversidad y que sigue manteniendo un estado natural en la mayor parte de su curso. Glenn Switkes (com. pers. *in* Roach 2010), llama la atención internacional en los esfuerzos del gobierno brasileño para construir más de 60 grandes represas en los principales afluentes del Amazonas. De igual modo, la solicitud es también válida para la construcción de represas en las cuencas hidrográficas andinas de la Amazonia colombiana en un futuro no muy lejano, pues ya se están construyendo

sobre la misma cuenca alta del río Magdalena en la ladera occidental de la Cordillera Oriental en Colombia.

Una oportunidad histórica para la Amazonia colombiana. Según reportes mediáticos (e.g. junio 2 de 2016), embajadores en Colombia (Lars Vaagen, Günter Kniess y Peter Tibber), suscriben una alianza para que en cuatro años no se talle más bosque en la Amazonia colombiana. Blindar la Amazonia contra la tala significa que unas 44 megatoneladas de gases efecto invernadero no entrarán a la atmósfera. Dicen que en Alemania, el Reino Unido y Noruega están orgullosos de lanzar su apoyo en el marco del proyecto “Visión Amazonia 2020”, la estrategia de Colombia que busca llegar a una deforestación neta cero en la Amazonia en el año 2020. Esta visión innovadora para reducir la deforestación no solo es importante para Colombia, las comunidades de la región amazónica y la biodiversidad del mundo, sino que también establece un importante ejemplo mundial de cómo las naciones pueden trabajar conjuntamente para mitigar el cambio climático y promover el desarrollo sostenible. Esperar y ver, lo que pase con las entidades pertinentes y políticos gobernantes de turno, sin mucha visión futurista y por lo demás egoístas.

Colombia se ha consolidado como un pionero mundial en la protección de sus bosques tropicales. Ha creado un extenso sistema de áreas protegidas cubiertas de selvas tropicales y se ha propuesto importantes y ambiciosos objetivos de reducir la deforestación y promover el uso sostenible de los recursos naturales. Así, reconociendo estos alcances, los gobiernos de Colombia, Alemania, Noruega y Reino Unido han conformado una alianza que fue oficialmente lanzada en la Cumbre de París sobre el Cambio Climático de 2016. Colombia implementará un ambicioso paquete de acciones intersectoriales para reducir la deforestación y promover el desarrollo sostenible. A partir de la estrategia Visión Amazonia proporcionaremos financiación basada en resultados para apoyar a Colombia en la consecución de sus objetivos nacionales de deforestación. Es la primera vez que tres cooperantes unen fuerzas con un país de selva tropical para concretar una colaboración basada en la disminución de emisiones de gases de efecto invernadero mediante la reducción de la deforestación. La protección de los bosques debe ser una prioridad urgente si se quiere mantener el calentamiento global por debajo de dos grados. Lograr reducciones en la deforestación es esencial para alcanzar objetivos climáticos tanto a nivel global como en Colombia.

Los bosques amazónicos de Colombia tienen un papel fundamental para la población y su bienestar económico, social y ambiental, así como para la riqueza natural y cultural del país. La Amazonia colombiana cubre el 40 % del territorio nacional. Más de la mitad de la pérdida de bosques que ocurre anualmente en el país tiene lugar en esta región. Para reducir la presión sobre sus bosques, la región amazónica

necesita un nuevo modelo de desarrollo que permita aprovechar las oportunidades de crecimiento verde y mejorar las condiciones de vida de las poblaciones locales. Es lo que la Visión Amazonia busca alcanzar.

Apoyan Visión Amazonia a través del programa pionero de REDD (Reducción de Emisiones causadas por la Deforestación y la Degradación de bosques) implementado a través del Banco de Desarrollo de Alemania (KfW). El punto de partida de la cooperación es la reducción de la deforestación en la región amazónica “lograda por Colombia en 2013 y 2014”. El éxito futuro de la colaboración depende de los esfuerzos continuos por mantener la base natural del territorio y aprovechar la riqueza de bienes y servicios ambientales que esta genera.

Si Colombia logra reducir la deforestación en la Amazonia, los pagos efectuados por el programa podrán llegar hasta los 100 millones de dólares. Al menos el 60% de los recursos beneficiarán directamente a los actores locales como pequeños productores campesinos, comunidades dependientes de los bosques y amerindios en la región, para empujar esquemas agroforestales, incentivar la conservación de bosques y promover actividades productivas sostenibles. El resto de los recursos serán para fortalecer la institucionalidad y la gobernanza forestal, la planificación regional y las medidas de monitoreo e inventario forestal. Visión Amazonia debe servir como ejemplo para el resto del país. Si es exitoso, y si Colombia logra reducir la deforestación en todo el país, los pagos adicionales podrían llegar hasta 140 millones de dólares más, según el compromiso de los países en París.

La Visión es una estrategia nacional que converge alrededor de una tarea clave: construir un compromiso social e involucrar a todos. Cada uno tiene un papel que desempeñar, una contribución que hay que hacer. Un ejemplo es la participación activa de las poblaciones amerindias. Más de la mitad de la Amazonia de Colombia se encuentra en los territorios indígenas. Reconociendo su contribución a la conservación, su capacidad de gestión de recursos y sus tradiciones productivas sostenibles, un componente importante en el programa Visión Amazonia está destinado a los pueblos indígenas para actividades desarrolladas y priorizadas por ellos.

Pero se requiere de una institucionalidad capacitada y comprometida. Los gobiernos locales y las autoridades ambientales conjuntamente con las comunidades deben ser los protagonistas principales detrás de la Visión Amazonia. Hay que aumentar la productividad en el sector ganadero y agrícola; fomentar la política nacional en relación con la minería ilegal y con los cultivos ilícitos, y también promover incentivos para una producción agrícola sostenible que no se expanda a costo de los bosques naturales, ya que puede ir de la mano con la ganadería extensiva. Pareciera que es la vía de la visión del etnobotánico y etnólogo Davis (2014) quien menciona que a pesar de las amenazas y por la cantidad de terrenos protegidos por ley, la parte

de esta selva tropical que quedará como legado para la humanidad en un futuro será la Amazonia colombiana. ¿Será que esta profecía se cumplirá?

Todavía no se han mencionado las consecuencias biológicas de la deforestación a gran escala en la Amazonia. Un extenso inventario de genes y combinaciones de genes vegetales y animales ha evolucionado en la Amazonia durante una larga historia nunca interrumpida por un período glacial. Esto es probablemente único en la tierra, y la mayoría de las especies se encuentran sólo en la Amazonia (Sioli 1980). Por lo tanto, no es sólo de importancia práctica si es oportuno para la humanidad extinguir, por deforestación, tal reservorio con su incondicionalidad de posibilidades futuras, sólo por un lucro económico incierto, limitado y efímero. Esta cuestión no es sino un aspecto de la responsabilidad ética que tenemos frente a nuestros descendientes en cuanto al uso del medio ambiente que se nos entrega.

La selva amazónica genera una fracción significativa (aproximadamente la mitad) de sus propias precipitaciones. Esto se debe a la combinación de la capacidad de los bosques para devolver el agua a la atmósfera mediante la evapotranspiración y la evaporación directa, además de la capacidad de los suelos bajo las lluvias para absorber el agua de lluvia y posteriormente disponible en gran medida para el transporte a la atmósfera por evapotranspiración. Los suelos desnudos como en las condiciones de pastoreo absorben el agua a menos de una décima parte de la velocidad, con la consecuente mayor: escorrentía y la erosión. El agua simplemente no está disponible bajo la condición deforestada para ser devuelta a la atmósfera.

Efecto de la deforestación de la selva. De acuerdo con Sioli (1985), sobre los efectos de la deforestación en la Amazonia se tiene que empezar con una introducción a las más importantes peculiaridades o principios de la ecología de la región. El primer científico para reconocer y esbozar las características ecológicas básicas más llamativas de esa área fue el suizo Hans Bluntschli que declaró que el viento y la llanura, el bosque y el agua actúan intrínsecamente juntos. Percibimos que todo en la Amazonía debe estar bajo su influencia, desde el ser más pequeño hasta la actividad y el comportamiento de la humanidad (Bluntschli 1921, en Sioli 1985). Bluntschli observó que en las interrelaciones estructurales el bosque y el agua actúan intrínsecamente entre sí, dependen unos de otros y son expresiones mutuas entre sí.

A pesar de su infertilidad, un bosque exuberante se encuentra en los suelos amazónicos. A primera vista esto parece una paradoja y debe aclararse. La respuesta es que la parte viva de ese ecosistema forestal, la mayor parte de la vegetación en sí, responde a ese desafío mediante una circulación estrictamente cerrada de nutrientes con los biomas vivos (Stark 1969, Klinge & Fittkau 1972). Este constante reciclaje de las mismas moléculas nutrientes a través de generaciones de organismos forestales debe ser entendido como uno de los principios básicos en el funcionamiento del sistema forestal amazónico.

Una vez que estos procesos de reciclaje han superado la dificultad básica de perpetuar el ecosistema forestal amazónico, es decir, la falta de un suministro constante de nutrientes frescos, la naturaleza ha desarrollado aquí el ecosistema más diverso que conocemos en la tierra (Fittkau 1973 & Klinge 1973b, en Sioli 1985). El mayor número de especies vegetales y animales que conocemos (estimadas entre 1,5 y 2 millones de especies) divide el gran ciclo general de nutrientes en un número inmenso de subciclos. El hombre amerindio en su cultura nativa está perfectamente adaptado e integrado en ese sistema. La diversidad de especies puede considerarse como otro “principio” del ecosistema forestal amazónico.

Esta biota amazónica extremadamente compleja, diversa y rica se ha desarrollado durante millones de años, sin interrupción por períodos glaciales o aridificación general. Representa el mayor fondo genético y reserva que conocemos en la tierra, y es al mismo tiempo la base y el material de partida para la futura evolución biótica. Con estas peculiaridades ecológicas básicas o principios de Amazonas tierra firme y su ecosistema en mente, podemos intentar una encuesta de algunas consecuencias que se predecirán cuando se llevan a cabo proyectos de actuales “desarrollo”. Todos ellos interfieren con el bosque amazónico e involucran deforestación a gran escala, casi todos para fines de exportación.

La deforestación interrumpe el reciclado cerrado de nutrientes dentro del ecosistema. Los componentes inorgánicos de la biomasa, en particular los nutrientes, se liberan quemando el bosque caído y que están contenidos en las cenizas, ya que no son fijados en los suelos, como ya se ha demostrado. La mayoría son lavados por las primeras lluvias y son removidos del medio ambiente por escurrimiento superficial de las áreas desnudas o por el agua subterránea. Los restos son absorbidos por los cultivos o a través de los pastos por el ganado, y se exportan con la cosecha o la carne. El resultado de esta actividad son suelos empobrecidos, privados de la reserva de nutrientes contenidos en la biomasa viva anterior. La capacidad de carga de los pastos artificiales en una antigua sección hylaeana de las carreteras Belém-Brasilia disminuyó de 0,9-1 cabezas de ganado en pastizales jóvenes a sólo 0,3 cabezas después de unos seis años (H. O’R. Sternberg, en Sioli 1985).

Erosión superficial y compactación del suelo. Los suelos, los sedimentos y las capas gruesas de erosión de la tierra firme del Amazonas se erosionan fácilmente. Con la deforestación, estos suelos y capas están privados de la protección por la densa cubierta forestal, y expuestos al impacto directo de fuertes lluvias y tormentas tropicales.

Sandificación en la capa superficial de la base del suelo es otro efecto. El impacto directo de las fuertes gotas de lluvia provoca lo que se puede llamar “erosión selectiva”, el lavado de los más finos segmentos de arcilla, mientras que la arena más

gruesa y más pesada se queda atrás. Este efecto también se puede observar en áreas pequeñas que quedan sin vegetación protectora por un tiempo más largo.

El cambio climático será uno de los efectos más graves de la deforestación a gran escala en la Amazonia. Los claros pequeños y temporales (rosas de los nativos, tanto de los indígenas como de los mestizos para cultivo) son meros pinchazos en un bosque coherente, que pronto sana y cicatriza después del abandono y no afecta notablemente al reciclaje general de nutrientes ni reduce la evapotranspiración generalmente alta de la selva entera. Sin embargo, el efecto sobre ella de grandes claros será peor, cuanto más amplia sea la deforestación. Con la reducción de la evaporación del agua de lluvia de la selva original, la tasa de reciclado también disminuirá. Se estima que la evapotranspiración de la estepa es sólo un tercio de la de los bosques latifolios de hoja perenne, y la disponibilidad de agua para las plantas de estepa que se transfiere por evaporación se reduce en la misma proporción. La consecuencia será que las precipitaciones anuales totales disminuirán considerablemente cuando se destruya un cierto porcentaje de la selva amazónica, y la estacionalidad de las lluvias se verá más pronunciada (Sioli 1985). También, esto probablemente tendrá un efecto desastroso en la supervivencia de las áreas boscosas que se prevean como “reservas naturales” o similares.

Con temporadas secas más largas y más severas, el suministro de agua de lluvia a los sistemas de raíces generalmente superficiales de los árboles forestales será interrumpido por periodos más largos. Como el nivel de agua subterránea de Amazon terra firme es generalmente muy profundo y no es alcanzado por las raíces de la mayoría árboles, estos dependen de tener sólo cortos períodos sin lluvia, sólo las estaciones relativamente secas llamadas “Verano” en la Amazonia. A través del cambio climático, es inevitable que las limitadas reservas forestales previstas también mueran automáticamente.

La aniquilación del enorme número y diversidad de especies de organismos que constituyen el único ecosistema selvático amazónico probablemente tendrá un efecto más incisivo en toda la vida en la tierra y su futuro. No sólo se empobrecerá su diversidad, riqueza y belleza actual, sino que un porcentaje muy alto de las existencias y reservas genéticas globales será exterminado irremediablemente por la deforestación a gran escala y con ella se cortará la base de su futuro potencial evolutivo (Sioli 1985). Por lo tanto surge la pregunta: ¿Qué hay detrás de los proyectos peligrosos cuyos proponentes no muestran “respeto” por ese ecosistema, sino que sólo pretenden explotar la Amazonia?

Lo que se necesita es preocuparse por la población local, que también se está multiplicando, y sobre sus necesidades y su futuro. Los proyectos actuales de gigantescas empresas de exportación y de mega colonización por parte de colonos

extranjeros son desagradables para la población y ecosistema de Amazonia y para las generaciones futuras. En cambio, una utilización realmente racional y duradera de la Amazonia debe beneficiar a sus verdaderos habitantes y debe basarse en la estricta observancia de las conocidas peculiaridades ecológicas del país. Eso significa lo contrario de las ideas presentes. La diversa selva amazónica debe mantenerse como un *continuum*, en el espacio y en el tiempo.

Salati & Vose (1984) estimaron que la deforestación total de la Amazonia conduciría a una reducción de 600 mm en la precipitación promedio anual. En el Amazonas central, como en el área de Manaus, una considerable reducción de las precipitaciones podría tener graves consecuencias para la biología local; parece que las precipitaciones en la zona son suficientes pero no superiores a la cantidad necesaria para sostener la selva tropical. Obviamente los bosques y los árboles se cubren en alguna combinación y en algún área total es necesario mantener la integridad del ciclo hidrológico. El monto necesario no se conoce, y dependerá en parte de las contribuciones (actualmente desconocidas) que pueden dar diversas formas de uso de la tierra al ciclo hidrológico. Hay, sin duda, una variedad de combinaciones de usos de la tierra de diferentes tipos que podrían proporcionar esto, lo cual requiere estudios urgentes. También es apropiado que la mayor parte de la superficie de la cuenca se mantenga en bosque

o en cubierta arbórea. Nuevamente es de interés que las formas de uso de la tierra más propensas a sostener el ciclo hidrológico sean las que se aproximen más a la vegetación natural.

También, se han presentado analices de la importancia y consecuencias de proyectos sobre preservación de la Amazonia: Explotación ganadera; Impacto de la agricultura; Tasas de deforestación; Áreas de conservación; Reservas indígenas y Política forestal amazónica. Por lo tanto, es importante prestar atención al establecimiento de áreas de conservación para salvaguardar las importantes fracciones de la diversidad biológica de este planeta (estimada de manera muy conservadora en 10%) que alberga la Amazonia. Afortunadamente, este asunto ha recibido una atención cada vez mayor en varios países amazónicos (*e.g.* Wetterberg *et al.* 1981), y más particularmente en Brasil. Sin embargo, esta cuestión es mucho más difícil de lo que parecería al principio, debido al limitado conocimiento de este importante segmento de la diversidad biológica planetaria. Hay mucha razón para proseguir con una gestión razonable, la legislación y el establecimiento de una red de reservas adecuadas.

CAPÍTULO 7

CUENCA VERTIENTE ORINOCO

«A nuestro alrededor la llanura parecía extenderse hasta el cielo; esta profunda e ilimitada soledad daba la impresión de ser un océano cubierto de algas».

Alexander von Humboldt, en el Orinoco.

Orogenia y evolución de la cuenca. La intensificación de las investigaciones sobre orogenia de los Andes y evolución de las cuencas vertientes del norte de Suramérica durante las dos últimas décadas de 1900 y primera década de 2000 (*e. g.* Aguilera 1994 en Lundberg 1998, Räsänen *et al.* 1995, Díaz de Gamero 1996, Lundberg *et al.* 1998, Lundberg *et al.* 2010), han revelado, además, que la rica fauna fósil de vertebrados de agua dulce de la Formación Urumaco en el noroeste de Falcón, del Mioceno tardío, pertenece biogeográficamente al sistema del río Orinoco. Este hallazgo, junto con otras evidencias, se puede utilizar para trazar el curso cambiante del río Orinoco durante el Neógeno y por lo tanto la fecha del levantamiento de varias cordilleras que afectan a la variación en este trayecto.

Presencia del delta Misoa en el Eoceno medio de la Cuenca de Maracaibo se ha sugerido como evidencia de un gran río, corriendo en dirección sur-norte y drenando la Cordillera Central de Colombia y las montañas de Guayana. El levantamiento del Eoceno medio de Venezuela occidental cambió la configuración paleogeográfica, y la formación de un nuevo delta se desplazó hacia el sur, representada por la extensa formación Carbonera del Eoceno tardío a Oligoceno en la cuenca de Los Llanos de Colombia y Venezuela del suroeste.

En el Mioceno temprano, la cuenca de Falcón situada al este de la cuenca de Maracaibo, fue principalmente el sitio de la sedimentación marina de lutitas. Evidencia estratigráfica y microfaunal sugiere la posibilidad de la presencia del río proto-Orinoco, en el margen occidental de la cuenca. En cualquier caso, a partir de mediados del Mioceno temprano hasta el final del Mioceno medio, una secuencia fluvio-deltaica se depositó en el noroeste de Falcón, con un espesor total de 4,7 km. La Formación Urumaco se superpone a esta secuencia y su fauna de vertebrados indica que el río que formó el delta anterior fue sin duda el proto-Orinoco. La deformación y levantamiento de la Cordillera Oriental de Colombia y del extremo suroeste de

los Andes de Mérida, desviaron el curso distal del Orinoco en dirección oeste-este. Este cambio de curso en el Mioceno tardío está fechado precisamente en la evidente presencia de la microfauna marina.

Río Orinoco. Se localiza al norte del Amazonas (Fig.Cap.7: 1 & Fig.Çap.3: 3), compartido entre Colombia y Venezuela, con una cuenca de 830.000 km². La desembocadura del Orinoco emerge de sus 20.000 km² de delta en el Atlántico. Las cabeceras principales del río Orinoco están en el suroeste de Venezuela en el Escudo de Guyana y sus principales afluentes del sur que también fluyen en el escudo son los ríos Caroní, Caura y Ventuari. Los grandes afluentes del Orinoco que nacen en la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia son, de sur a norte, los ríos Guaviare-Inírida, Vichada, Tuparro, Tomo, Meta, Arauca (Colombia-Venezuela); sistemas que por sus grandes caudales de agua podrían conformar la principal cabecera del río Orinoco (Fig.Cap.2: 3). Más al noroeste en Venezuela, los ríos Sinaruco, Capanaparo y Apure. Los ríos Pao y Guárico son dos de los más grandes afluentes de la orilla norte que drenan el flanco sur de la Cordillera de la Costa de Venezuela (Fig.Cap.7: 1).



Figura Cap.7: 1. Cuenca hidrográfica del río Orinoco (P. Cala & J. Páez).

La cuenca hidrográfica del río Orinoco (Orinoquia), en el norte del continente suramericano, es rodeada por las montañas de la Codillera Oriental de los Andes en el oeste y norte, las montañas del Escudo Guayanés al este, y por la cuenca del Amazonas al sur. Es una de las cuencas hidrográficas de mayor extensión del planeta, considerado el tercer río del mundo en extensión, con cerca de 1.110.000 km², de los

cuales el 35% corresponde a Colombia y el 65% a Venezuela. Su caudal descarga al océano Atlántico 36.000 m³ de agua por segundo. Además, la cuenca del Orinoco tiene una gran importancia económica petrolera para Venezuela, y últimamente también para Colombia. Si el nacimiento del río Guaviare se tomara como el nacimiento del Orinoco, la longitud oficial de éste sería 2.800 km.

La cuenca de antepaís de Los Llanos Orientales de Colombia incluye registro del Paleoceno-Mioceno medio con discordancias regionales, cambios abruptos de patrones de apilamiento/litologías, y superficies de inundación, limitando unidades reservorios y sellos. En una cuenca flexural, la composición de las areniscas, los patrones de acomodación y aporte de sedimentos varían dentro de la cuenca. La Cuenca de Los Llanos comprende la región entre el este de la Cordillera Oriental de los Andes y de la parte norte de la Serranía de la Macarena-río Guaviare, en el este de Colombia, y el sur de la adyacente Cuenca de Barinas-Apure en Venezuela.

La Cordillera Oriental es un cinturón de empuje doblemente convergente colocando rocas del Cretácico y Paleógeno sobre una gruesa sucesión cenozoica en el Valle del Magdalena hacia el oeste y la cuenca de Los Llanos al este. Rocas del Paleozoico y otras del basamento están expuestas y la zona axial de la Cordillera Oriental (macizos Santander y Floresta), y a lo largo de las estribaciones del segmento sur de Los Llanos -macizos Quetame y Garzón (Bayona *et al.* 2007). Sobre evolución geológica de las cordilleras de los Andes colombianos (Occidental, Central y Oriental), véanse más detalles en Cediel *et al.* (2003), Lobo Amaya (2009) y Cap.2 de este libro.

Durante la mayor parte del Cenozoico, una amplia llanura aluvial se extendía entre la Cordillera Central de Colombia y las tierras altas de Guayana, la tectónicamente activa Cordillera Andina drenaba hacia el este y el estable Escudo de Guayana hacia el oeste (*e.g.* van Houten & Trawis 1968).

La Cordillera Central de Colombia consiste de un núcleo ígneo metamórfico con una cubierta sedimentaria de edad mesozoica. Ha sido una fuente activa de sedimentos desde el Cretáceo tardío, cuando comenzó el levantamiento (Case *et al.* 1990). La secuencia sedimentaria total, ahora expuesta en el valle del Magdalena, es de origen continental, representada por ciclos sedimentarios que se relacionan con la actividad tectónica de la Cordillera de los Andes. La denudación progresiva de la Cordillera Central puede ser documentada a través del estudio de estas secuencias. También el inicio de la actividad volcánica en el área puede ser datada, con los materiales volcánicos más antiguos que ocurren en el Grupo Honda del Mioceno medio (Wellman 1970, Van der Wiel & van der Berg 1992).

La evidencia petrológica y sedimentológica de estas secuencias, incluyendo direcciones de paleocorrientes, indican que la cordillera central era la única fuente importante de sedimentos, con la adición del Macizo de Garzón durante el Mioceno

medio. Los ríos que depositaban estas secuencias fluviales tenían direcciones del paleodrenaje al este. De acuerdo con esta evidencia, la Cordillera Oriental fue elevada a principios del Plioceno, durante la sedimentación de la parte superior del Grupo Mesa, ahora aflorando en el Valle del Magdalena (Howe 1974, Dengo & Covey 1993).

La historia sedimentaria del Eoceno, Oligoceno y Mioceno temprano en el occidente de Venezuela, en las cuencas de Maracaibo y Barinas-Apure, es fragmentaria, principalmente a causa de los movimientos tectónicos más jóvenes responsables de la deformación y el levantamiento de las cadenas de los Andes venezolanos. La principal unidad estratigráfica en esta región es la Formación Carbonera del Eoceno tardío al Oligoceno medio, con facies incluyendo ambientes de llanura delta y llanuras fluviales bajas. La arcillosa (“shaly”) Formación León, con escasa agua salobre y microfauna marina marginal, es del Oligoceno tardío (Díaz de Gamero 1996).

En los Llanos de Colombia, facies ligeramente más marinas caracterizan el Paleógeno tardío. Desafortunadamente, unidades de diferentes edades se les ha dado el mismo nombre como las de Venezuela y, presumiblemente, con la misma litología general. Por lo tanto, la Formación Carbonera en Colombia es enteramente del Oligoceno, mientras que la Formación León, un esquisto rocoso sedimentario marino, es del Mioceno temprano (Villegas *et al.* 1994).

La Formación Carbonera de la cuenca de Los Llanos de Colombia fue depositada en un ambiente deltaico en el que se han definido cinco ciclos transgresivos-regresivos (Molina 1991). En resumen, el proto-Magdalena-Orinoco del Paleógeno fluía hacia el norte hasta el Caribe, en la actualidad al este del Lago de Maracaibo, a través de vastas tierras de bajo relieve entre la Cordillera Central de Colombia y el Escudo Guayanés.

Durante el Eoceno, una extensa cuenca fluvial existía entre la Cordillera Central y el Cratón de Guayana, drenando hacia el norte hasta el Caribe, en la actualidad la región del Lago de Maracaibo. Un gran serpenteante río de baja energía atravesó la parte central de esta cuenca, que recibe afluentes de alta energía tanto de tierras altas del oeste como del este (Martínez del Olmo & Méndez Castiblanco 1991).

Este río ha recibido diferentes nombres. Stephan (1985, cita en Díaz de Gamero 1996) lo llamó el proto-Magdalena porque drena hacia el Caribe y tenía un flujo dirigido hacia el norte. Otros autores (*vide e.g.* Rod 1981, Dickey 1991) utilizan el nombre proto-Orinoco. A caso no sería el nombre más adecuado “Proto-Magdalena-Orinoco”?, pues en una época estas cuencas, incluso la del alto Amazonas, eran una gran cuenca de antepaís denominada Sistema de Pebas (~23 a 10 Ma) que fluía hacia el Caribe al este del lago de Maracaibo (Fig.Cap.2: 2(C), hasta que los emplazamientos tectónicos de la Cordillera Oriental y Andes de Venezuela fragmentó la amplia fauna del Neógeno amazónico y la aisló de las nacientes cuencas de drenaje del Magdalena y Maracaibo. En estas áreas, ahora periféricas a los grandes ríos de las tierras bajas

cisandinas, hay casos bien conocidos de extirpación local del Mioceno tardío o del postmioceno de peces que aún prosperan en la Amazonia (Lundberg *et al.* 2010), y también en la cuenca del Orinoco.

Trabajos de Hoorn (1993, 1994) y Hoorn *et al.* (1995), basados en investigaciones paleontológicas y sedimentológicas del Mioceno de la intracratónica cuenca amazónica (noroeste de la Amazonia), permite relacionar la evolución del “proto-Magdalena” y Orinoco con los actuales ríos Magdalena y Amazonas. Durante el Oligoceno tardío al Mioceno medio inferior de la Cordillera Central de Colombia fue drenada hacia el este, mientras que el Escudo de Guayana fue drenado hacia el noroeste. Estos ríos formaron probablemente afluentes del antiguo sistema de los ríos Magdalena y Orinoco. Además, Hoorn *et al.* (1995), reportan dos transgresiones marinas que alcanzaron el noroeste de la Amazonia durante el Mioceno, y propusieron un origen norte caribeño para las invasiones marinas, entrando por la zona del Lago de Maracaibo.

Hoorn *et al.* (1995) concluyen que la evolución inicial del río Amazonas, a finales del Mioceno medio, no tenía ninguna conexión con el océano Atlántico, formando en cambio un sistema fluvio-lacustre interno, que estaba conectado a la parte antigua del Orinoco. Por esta época, los primeros efectos del levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia fueron notables y el área del actual valle del alto y medio Magdalena, previamente conectado a las tierras bajas de los Llanos y Amazonia, se hizo por separado.

Entre el Mioceno tardío y el Holoceno, los Andes y sus drenajes alcanzaron su configuración actual. El río Amazonas evoluciona como un sistema de drenaje transcontinental, drenando al Atlántico. El Orinoco abandonó la zona del Lago de Maracaibo y cambió a su actual curso, y el río Magdalena comenzó a drenar las cordilleras Central y Oriental (Hoorn *et al.* 1995).

Esta nueva cordillera era lo suficientemente alta para dividir permanentemente la antigua cuenca antepaís en las cuencas del Magdalena y Llanos (Guerrero 1993, 1997; Hoorn *et al.* 1995), y con el levantamiento del Arco de Vaupés se separan definitivamente las cuencas del Orinoco y Amazonas, quedando así separadas las 4 grandes cuencas vertientes del noreste de Suramérica: Magdalena, Maracaibo, Orinoco y Amazonas. Aparentemente, la reorganización de estos ríos coincide con el levantamiento tectónico del nordeste y las montañas del Caribe. Ahora, el río puede ser correctamente llamado el Orinoco, ya que como hoy, drena la Cordillera Oriental de Colombia, la de los Andes de Mérida, las Montañas del Caribe y el Escudo de Guayana, y fluye hacia el este al Océano Atlántico.

La zona de la actual cuenca del valle del Magdalena estaba dominada por un sinuoso a trezado sistema fluvial con una dirección de transporte E-SE (*e. g.* Guerrero

1997, Hoorn *et al.* 1995). Este sistema drenaba en la cuenca de los Llanos que en ese momento estaba ocupada o influida por un ambiente marino (Formación León: Cooper *et al.* 1995). En el Mioceno Medio (13,5-11,5 Ma), la fauna acuática de la Venta en el presente valle del Magdalena de Colombia, documenta un gran sistema fluvial que contiene numerosos peces, con parientes de géneros que hoy viven en el Amazonas y el Orinoco, como *Lepidosiren*, *Arapaima*, *Colossoma*, *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus* (Lundberg 1997). Coincidente o subsecuente a la posterior formación tectónica y el aislamiento del valle del Magdalena, cuando muchos elementos de su primera biota acuática fueron extirpados (Lundberg 1997).

Desde el Mioceno tardío, el sistema hidrográfico que drena al este de la Cordillera Oriental de Colombia, la de los Andes de Mérida, las regiones occidental y central de la Cordillera del Caribe, así como la Guayana venezolana, puede ser correctamente llamado La Cuenca Vertiente del el río Orinoco. La información de Ladd *et al.* (1990), Díaz de Gamero (1996 y citas allí), soportan la inferencia de que el río Orinoco cambió repentinamente su curso inferior en cerca de 90° a la derecha hacia el este a principios del Mioceno tardío, y fluye hacia el este de la subcuenca de Maturín y el área general del sur de Trinidad, con desplazamientos laterales de menor importancia desde entonces (Fig.Cap.7: 1).

Antes de 1982-83, y cuando se hizo el descubrimiento de petróleo de Caño Limón, la información sobre esta región era muy escasa y se restringía sobre todo en los archivos privados de las compañías petroleras. Posteriormente, la información comenzó a ser liberada y publicada, en particular en los volúmenes de Transactions de los Simposios Sub-Andinos entre Colombia y Venezuela, con gran beneficio de las actividades de exploración hidrocarburos de la zona (Duque-Caro (1997). Sin embargo, el conocimiento estratigráfico de la cuenca se debe mejorar si se quiere comprender mejor la historia geológica y la evolución de la región. Según Duque-Caro (*op. cit.*), hay dos grandes dificultades:

La mayor parte de la nomenclatura estratigráfica utilizada en los Llanos de Colombia se ha tomado de la cuenca de Maracaibo, en Venezuela. Con grandes diferencias entre las dos. La tradicional, y hasta la fecha, la única, herramienta utilizada para establecer correlaciones formales dentro de la cuenca de los Llanos, y para fechar, ha sido la palinoestratigrafía. Duque-Caro (1997) describe ampliamente el tema de la zonificación palinológica y la estratigrafía del subsuelo de esta joven región, poco desarrollada, pero con alto potencial en la cuenca de los Llanos.

Se ha aceptado el nacimiento del río Orinoco al sur del Macizo de las Guayanas en la Sierra de Parima, en el Pico Delgado-Chalraud a los 1047 msnm. Luego desciende en dirección oriente-occidente hasta encontrarse con el río Mavaca. Desde ese punto tuerce su curso hacia el noroeste hasta encontrarse con el gran río Guaviare. Casi

en la mitad de ese trayecto, una peculiaridad del sistema fluvial del Orinoco es el río Casiquiare, que se abre en su margen izquierda del Orinoco y se desvía para desembocar en el río Guainía que nace Colombia y hace de frontera Colombo-Venezolana, el cual junto con otros ríos al sur que fluyen de Colombia, constituyen el río Negro, uno de los afluentes importantes del Amazonas. El río Casiquiare, con una longitud de 250 km, forma un canal natural entre las cuencas del Orinoco y del Amazonas, para desembocar en el Guainía, río colombiano y parte alta del río Negro (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.2: 5). Este hecho de interconexión, o *anastomosis*, es de inmensa importancia porque, además de servir de medio de intercambio de fauna (e.g. peces), es canal navegable entre dos de las tres cuencas hidrográficas mayores del mundo. El río Orinoco es un río relativamente reciente que ha existido, en su actual forma, solo a partir del Mioceno tardío.

El río Orinoco está conformado por subcuencas que recogen las aguas de los sistemas fluviales al este de los Andes colombianos y venezolanos que nacen en el costado oriental de la Cordillera Oriental de los Andes, en el Macizo de las Guayanas donde nacen los tributarios del sur, en las planicies centrales donde nacen las corrientes de morichales y serranías (e.g. Serranía de La Macarena), que confluyen en su mayoría a los afluentes que bajan de los Andes (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.3: 3). Desde su “nacimiento” en el sur en el cerro Delgado Chalbaud, localizado a 1047 msnm en la sierra Parima, hasta la zona baja del litoral, el alto Orinoco recorre cerca de 1900 km. El río Orinoco recibe aproximadamente 100 afluentes principales que descienden del Macizo Guayanés, siendo los más caudalosos los ríos Caura, Cuchivero, Ventuari y el Paragua. La cuenca de la Guayana cubre 425.000 km² y es considerada una de las grandes reservas de agua a nivel mundial (Rivera Ospina 1905).

La Cordillera Oriental de Colombia, y su prolongación en Venezuela (Cordillera de Mérida), forma un arco montañoso de casi 1.800 km de longitud a partir de los páramos del sur del Sumapaz a 4.000 msnm hasta el extremo norte de la Sierra Nevada del Cocuy, donde la divisoria de aguas de la cuenca vertiente del Orinoco alcanza cerca de 5.000 m de altitud. En el flanco occidental y noroccidental de la cuenca del Orinoco se levanta la Cordillera Oriental de los Andes, cuya influencia en el sentido occidente–oriente es tan fuerte que incide en los cambios del clima de la región, y genera la dinámica hidrológica de las fuentes de agua que allí nacen. Al detener los vientos húmedos procedentes del Atlántico, la enorme barrera montañosa produce abundantes lluvias, que origina y permite las formaciones de los ecosistemas vegetales conocidos como bosque andina y el páramo.

Los principales afluentes del Orinoco que nacen al este en la Cordillera Oriental (margen oeste del Orinoco) son, de sur a norte, el Guaviare y su gran afluente el Inírida, el Meta y sus decenas de afluentes que fluyen de los Andes y de la misma llanura, entre los que resaltan los ríos Metica, Guayuriba, Upía, Manacacías, Cusiana,

Cravo Sur, Cravo Norte, Casanare y los ríos de aguas claras de la sabana o Llanos, como el Vichada, Tuparro, Tomo, Bitá, y numerosos afluentes menores. Otro río es el Arauca frontera colombo-venezolana en su parte alta del río (Fig.Cap.2:3 & Fig. Cap.7: 2).

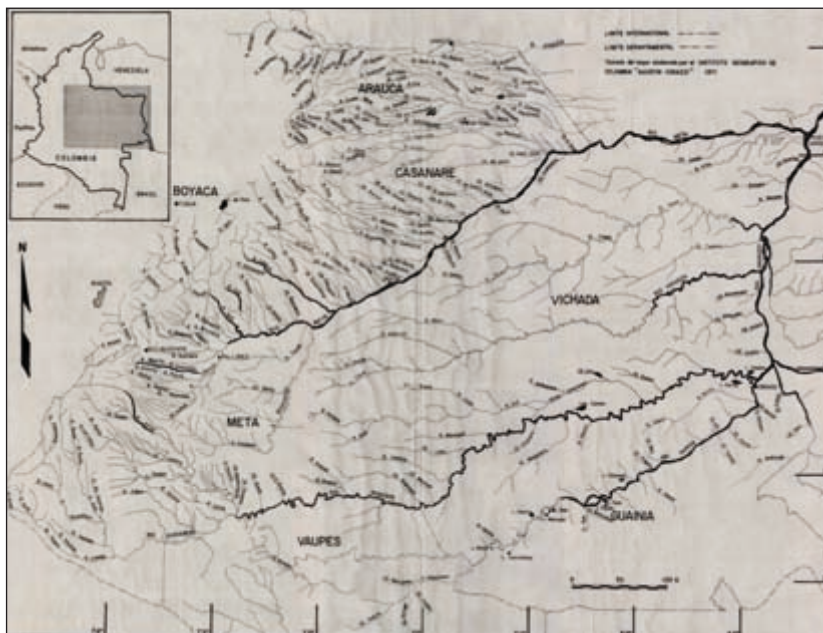


Figura. Cap.7: 2. Cuenca Orinoquia colombiana al este de la Cordillera Oriental (Cala 1977).

La cuenca del río Orinoco es la más extensamente explanada de las grandes cuencas fluviales del mundo. Las grandes llanuras aluviales y la alta sabana, denominadas Llanos Orientales, se han formado en las superficies del antepaís andino de Colombia y Venezuela. Los Llanos se forman en los materiales desprendidos de las laderas orientales especialmente en el levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes, por lo menos desde los primeros tiempos del Terciario. Las llanuras aluviales se inclinan suavemente lejos del piedemonte de los Andes, y paran sólo cuando sus bordes distales estén encima de las laderas opuestas del lecho rocoso del Escudo Guayanés – o hasta extenderse hasta el cielo, como dijo Humboldt. Cuatro estructuras geográficas conforman esta vasta región: el Escudo Guayanés que delimita la cuenca por el oriente y el suroriente; el sistema de la Cordillera Oriental Andina, la más reciente en la historia geológica, que marca su límite occidental y noroccidental; la planicie y sabanas del Orinoco, denominada también Llanos, que se localizan entre las montañas del Escudo de las Guayanas, la cordillera Oriental de los Andes y la subregión costera del delta del Orinoco, en la desembocadura del río en el océano Atlántico.

El Escudo Guayanés está relacionado con una de las formaciones geológica más antigua del continente, cuyo origen se remonta al Precámbrico, cuando la superficie terrestre estaba constituida por un solo continente llamado y es, junto con el Escudo Brasileño, el basamento del Continente Suramericano. El Escudo Guayanés forma parte del territorio de seis países: Colombia en su región oriental, Venezuela hacia el centro y sur, el norte de Brasil y gran parte del sur de Guayana, Surinam y Guayana Francesa. El conjunto ocupa una superficie de más de un millón de kilómetros cuadrados desde la Guayana Francesa, hasta la Serranía de La Macarena en Colombia al este de la Cordillera Oriental de los Andes (Fig.Cap.2:3), pero después de prolongados procesos de fractura, disección y erosión, solamente subsiste un 20 a 25% de su área original compuesta por pequeños fragmentos con forma de cerros y mesetas aisladas (tepuis). En Colombia, el Escudo ocupa cerca de 250.000 km² y se extiende por los departamentos de Guainía, Vichada, Vaupés, Guaviare y Caquetá, donde se ubica la mayor parte.

El escudo Guayanés forma un conjunto de mesas y serranías dispersas en la Orinoquia, como los cerros de Mavicure, las serranías de Tunahí, Naquén, La Lindosa y La Macarena, siendo esta última la más importante, ubicada en el extremo suroccidental de la Orinoquia colombiana, a corta distancia de la ladera este de la Cordillera Oriental de los Andes, entre los ríos Güejar→Ariari y Duda→Guayabero→Guaviare en el departamento del Meta (Fig.Cap.2:3). La divisoria actual entre las cuencas de los sistemas de ríos del alto Amazonas y alto Orinoco en Colombia se produce en el Arco de Vaupés, que se extiende desde el oeste del Escudo Guayanés a las proximidades de la Serranía de la Macarena (*e. g.* Hoorn 1993a, Hoorn *et al.* 1995, Díaz de Camero 1996).

La Formación León en la cuenca de los Llanos de Colombia es contemporánea con la parte superior de la Formación Pebas, y se compone de lutitas oscuras laminadas y lutitas con intercalaciones de algunas arenas. La asociación palinológica es similar a la de la formación Pebas del Mioceno medio, con un ambiente de agua dulce con algunos breves episodios marinos (Bayona *et al.* 2007).

El verdadero río Orinoco? Existen diferentes opiniones acerca de cuáles son las verdaderas cabeceras del Orinoco a partir de la triple confluencia de este río con el Guaviare y el Atabapo. Además de Humboldt (1985), otros autores en la celebración de los “500 años” del Orinoco en actos realizados en 1998 en la sede de la Biblioteca Nacional de Venezuela, se hizo una exhibición bibliográfica de más de 1500 obras referentes a la cuenca del gran río suramericano, para señalar que el verdadero Orinoco era el Guaviare, y por lo tanto el Orinoco/Guaviare tendría su nacimiento en Colombia (Domínguez 1998). Para fundamentar esta tesis, además de la superior longitud del Guaviare (1550 km) a la del actual alto “Orinoco” en el punto de confluencia (940 km), señalan el hecho de que una vista aérea de la triple

confluencia nos muestra que las aguas oscuras (negras) del Orinoco casi desaparecen por completo ante el caudal de aguas blancas supuestamente superior del Guaviare, cosa fácil de observar directamente en el área o ver en las imágenes satelitales de Google Earth o de Wikimapia. Así, aguas abajo de la triple confluencia, casi el 60% del caudal procede del Guaviare y 40% del “alto Orinoco”.

El sistema del río Orinoco drena la mayor parte de Venezuela y una quinta parte del área de Colombia. Fluye desde el Mioceno entre los ascendentes Andes al oeste y el Escudo de Guayana al este. El área conocida hoy como la Amazonia fue una vez parte de la región “Panamazónica” mucho más grande, que antes de finales del Mioceno, hasta hace 10 millones de años (Ma), incluía el área de las actuales cuencas de drenaje del Amazonas, Orinoco y Magdalena (Fig. Cap2: 2(A). A veces esta región se extendió hacia el sur, en la región norte de Paraná. Esta vasta región se le llama Panamazonia, porque se sabe del registro fósil que existía una fauna diversa, algunos de cuyos elementos son ahora restringidos a la Amazonia. Para mayor información (*vide* Cap.2, este libro).

El Orinoco, con sus afluentes, constituye una extensa red hidrográfica con ríos muy caudalosos y de longitudes considerables. El afluente de mayor longitud es el río Guaviare, más largo que el propio Orinoco al punto de su confluencia, mientras que el más caudaloso es el río Caroní en su margen derecha. Muchos de sus afluentes son ríos navegables, especialmente los de la margen izquierda del Orinoco, que proceden de los Andes y de Los Llanos colombianos y venezolanos, mientras que los ríos guayanese son afluentes de la margen derecha (Fig.Cap7: 1). Así, podemos hablar de una subregión Guayasense-Orinocense, otra Andino-Orinocense, y de una planicie Orinocense en la cual están incluidas las llanuras herbáceas denominadas Llanos del Orinoco, o Llanos Orientales.

El drenaje de la cuenca vertiente del Orinoco es muy diverso y complejo, debido a la gran variedad de estructuras geomorfológicas que deben recorrer las numerosas corrientes que conforman esa cuenca hidrográfica. El Escudo de las Guayanas, la Planicie y los Andes, generan tipos muy diversificados de corrientes fluviales.

Durante el Plioceno inferior al Plioceno medio, ocurrió el levantamiento final de la Cordillera Oriental y quedó conformada la vertiente andina de la Orinoquia colombiana, que presenta un mosaico de ambientes, desde las cumbres nevadas y paramunas de las montañas, hasta el piedemonte llanero. El eje montañoso de la cordillera comienza al norte con la Sierra Nevada del Cocuy, la parte más alta, con masas glaciares y un relieve que guarda las huellas de los deshielos del pasado; hacia el sur y con una altitud menor, se encuentran los macizos de Chingaza y Sumapaz, cuyas cimas de 4.000 -4.500 msnm no permiten la conservación de los nevados.

Después de estos páramos la cordillera pierde altitud y forma una depresión en La Uribe, para luego levantarse en la cuchilla de Los Picachos a 3.800 msnm, punto que marca el extremo sur de la vertiente andina de la Orinoquia. Este sector de elevada pluviosidad, con valores cercanos a 5.000 mm de precipitación, es muy diferente del resto de la vertiente, pues su formación geológica ocurrida en el Precámbrico, hace unos 1.200 Ma (Díaz Merlano & Robertson 2013), es tan antigua como la de la sierra de La Macarena; en dicho sector nacen los afluentes del verdadero “alto Orinoco” que dan origen al caudaloso río Guayabero, el cual al unirse con el río Ariari se convierten en el caudaloso río Guaviare, que después de 1.000 km de recorrido desemboca en el río Orinoco (Fig.Cap.2: 3).

A lo largo de su canal principal, se forma una planicie de inundación de aproximadamente 7.000 km², de los cuales cerca del 80% está cubierto por selvas lluviosas tropicales de tierras bajas. Esta llanura de inundación se forma a los lados del río en las áreas que tienen una pendiente muy baja o casi plana, lo que permite que las crecidas durante la estación de lluvias inunden las tierras adyacentes. Debido a este fenómeno estacional, se forman diferentes tipos de ecosistemas pantanosos como bosques inundables, morichales, sabanas pantanosas y esteros que albergan una gran diversidad de fauna acuática y terrestre. El nivel del agua alcanza varios metros de altura sobre la superficie del suelo, que al bajar al nivel mínimo de aguas al disminuir las lluvias en el periodo de verano o sequía, deja una marca o anillo de barro fino en los tallos de los árboles y la hojarasca quedan cubiertas de limos.

El curso del río Orinoco dibuja un amplio arco elipsoidal que rodea al Escudo Guayanés, primero hacia el noroeste, luego hacia el oeste hasta la triple confluencia con el Guaviare y el Atabapo, después al norte marca la frontera Colombiana con Venezuela hasta la confluencia con el río Meta, luego en dirección este-noreste a partir de la confluencia con el Apure hasta finalizar en el océano Atlántico. Se puede considerar su curso dividido en cuatro tramos de longitud desigual que, aproximadamente, se corresponden con la zonificación longitudinal típica de un gran río (Fig.Cap.7: 1).

***Alto Orinoco.** 242 km de longitud, un tramo que va desde su cabecera en Venezuela en el cerro Delgado Chalbaud, en la serranía Parima, ubicado al sur del estado Amazonas hasta los rápidos o raudales de Guacharibos en el que fluye a través de un paisaje montañoso en dirección noroeste.

***Orinoco Medio.** Con 750 km de largo, un tramo dividido a su vez en dos sectores: el primero de unos 480 km, en el que el río discurre en dirección general oeste hasta la confluencia con los ríos Atabapo y Guaviare. El segundo de unos 270 km, fluye hacia el norte formando la frontera de Colombia con Venezuela, flanqueado a ambos lados por los afloramientos graníticos más occidentales del Escudo Guayanés,

que impiden el desarrollo de una llanura de inundación, llega hasta los rápidos de Atures, cerca de la confluencia con el río Meta en Puerto Carreño. Ese tramo del Orinoco se caracteriza por los grandes raudales que impiden la navegación continua, especialmente los rápidos de Atures y Maipures. En este trayecto, el caudal del río aumenta básicamente por los grandes ríos que le caen por su orilla izquierda colombiana. La mayoría de ellos nacen en los Andes. Casi todos son navegables por embarcaciones medianas de entre 50 y 300 toneladas. Además del río Guaviare están: el Vichada con 700 km de longitud, el Meta con 1.000 km, el Arauca con

1.000 km. Algunos de los afluentes de estos ríos llegan a ser gigantescos, tal es el caso del Inírida (afluente del Guaviare), el Casanare (afluente del Meta).

***Bajo Orinoco.** 959 km de largo, un tramo con una llanura aluvial bien desarrollada en que el Orinoco fluye en dirección noreste, desde los rápidos de Atures hasta Piacoa, frente a la ciudad de Barrancas.

***Delta del Orinoco/Amacuro.** 200 km de largo, en el que el río desemboca en el golfo de Paria en el Atlántico formando un gran delta ramificado en cientos de ramales, denominados *caños*, que cubren una zona de selva húmeda y bosques pantanosos entre 22.500 a

41.000 km² y 370 km en su punto más ancho (Fig.Cap.7: 1). En la temporada de lluvias, el Orinoco puede aumentar hasta una anchura de 22 km y una profundidad de 100 m. La región de llanuras aluviales al norte del río, cuya altitud no supera los 100 msnm, se inunda en esa época de lluvias, dejando el resto del año terrenos cuya vegetación es de pastizales intertropicales de sabana.

El delta del Orinoco, es un inmenso abanico cuyo arco mayor mide 300 km. Tiene 12 canales importantes y una multitud de pasos menores por pequeñas islas. Los canales de mayor navegación son de norte a sur: Manamo, Pedernales, Tucupita, Araguao, Laran y Río Grande. Es un laberinto de pantanos muy insalubres.

Los sedimentos transportados por grandes ríos (barro, limo, arena o grava), al desembocar en una masa tranquila de agua o mar, se produce una deposición de materiales debido a la rápida reducción de la velocidad del agua al penetrar en la masa de aguas litorales, desatancándose primero los materiales más gruesos, mientras que las arcillas y otros materiales finos en suspensión continúan hasta caer en aguas más profundas. Este acumulamiento de materiales de arrastre de los ríos provenientes de tierras más altas y montañas, con el tiempo se convierten en formaciones con numerosos canales separados de distribución radial denominado **Delta**. El depósito de materiales es motivado por la rápida reducción de velocidad que experimenta la corriente al penetrar en la masa de agua; las partículas gruesas se estancan primero, mientras que las arcillas y otros materiales finos siguen en suspensión hasta que caen

en aguas profundas. Estos procesos son los responsables de los cambios permanentes del relieve en los deltas.

El borde noroeste de la cuenca está formado por las vertientes andinas colombo-venezolanas y las laderas meridionales de otros relieves montañosos del norte de Venezuela, mientras que el borde meridional de la cuenca está marcado en su mayor parte, por la divisoria de aguas entre el Orinoco y el Amazonas, la cual está ubicada sobre el Escudo Guayanés. Entre ambos bordes se extienden la Guayana venezolana en la margen derecha del Orinoco y los Llanos, tanto colombianos como venezolanos, en la margen izquierda (Fig.Cap.7: 1).

La cuenca hidrográfica del río Orinoco tiene una superficie total de 991.587 km², de los cuales 347.165 km² (35%) están en territorio colombiano (Domínguez 1998), y el restante 65% en territorio venezolano.

A semejanza con la cuenca del Amazonas, en la Orinoquia colombiana existen los tres tipos de aguas, diferenciadas a primera vista por su color: ríos con aguas blancas, p.ej. Meta, Guaviare; aguas negras/color te, p.ej. el Inírida y Guaviare (Fig.Cap.3: 9) y aguas claras, p.ej. corrientes originadas en la alta sabana como el Vichada y el Tomo.

La Orinoquia colombiana es una llanura sobre una superficie de tierras arenosas, con moles de rocas oscuras casi desnudas de vegetación en la región más oriental. Hay bosques de galería asociados a los cursos de los ríos, y la alta estacionalidad de precipitación genera un ciclo anual de lluvias-inundaciones y sequía/verano. En el piedemonte de la Cordillera Oriental hay selva húmeda. Se estima que el 16,1% del área total de bosques y sabanas, han sido modificados por las actividades antrópicas (Fandiño & van Hyngaarden 2005). Según el Ideam (2004), la cuenca colombiana del Orinoco está conformada por 8 cuencas y 95 subcuencas (Figs.Cap.2: 3, Cap.2: 6 & Fig.Cap.7: 2); Orinoco, Inírida, Guaviare, Vichada, Tomo₃, Meta, Casanare y Arauca. La escorrentía superficial de la cuenca es de 19.230 m³/s, que representa el 27% del total del país, y el rendimiento hídrico promedio es de 55 l/s-km. Los mayores volúmenes de agua drenados en la cuenca son aportados por los ríos Guaviare (26%) y Meta (20%) (Ideam *op. cit.*).

La Orinoquia en Colombia incluye una diversidad de ambientes acuáticos de ríos y arroyos de corrientes fuertes provenientes de la región andina, y algunos ríos menores de la Sierra La Macarena (altitud de 1500 msnm), que forman los yacimientos cabeceras de las cuencas hidrográficas de los ríos principales que fluyen a través de las tierras bajas o llanuras de sabana de la Orinoquia, para verter sus aguas en el río Orinoco. Además, ríos tributarios del bosque lluvioso de la ribera izquierda del Orinoco, como los ríos Inírida y Atabapo, que se elevan también en la misma cuenca, pero en la selva de transición con clima húmedo tropical, y un gran número

de caños y arroyos que nacen en la llanura, lagunas marginales, esteros, charcas de aguas estancadas, humedales, pantanos boscosos, morichales y sabana inundada dependiendo del ciclo anual de lluvias.

El ciclo anual de los periodos de agua alta y baja es otro factor importante que determina el carácter de este sistema fluvial. La precipitación en la cuenca del Orinoco es de intensidad estacional, creando fluctuaciones en el nivel de agua de unos pocos metros a unos 10 metros en Puerto López, en la parte alta del río Meta. Las formaciones acuáticas en la Orinoquia proporcionan una variedad de hábitats no típicamente asociados con la descripción en el lenguaje de la Limnología de las zonas templadas. El factor de la fluctuación estacional en el nivel del agua, un sistema fluvial perennemente extenso y un bajo relieve topográfico se combinan para producir un ambiente acuático complejo y extenso en el que las condiciones lóxicas y lénticas se unen. Las formaciones en la llanura de inundación del río principal incluyen no sólo el canal principal del río, sino una diversidad de medios ambientes acuáticos de ríos y corrientes con planos fuertemente inundables, pozos o lagunas, esteros, morichales, pantanos de bosque, bancos de sabana inundables (bajos y esteros), brazos laterales y canales anastomosados. También ocurren bosques inundados y sabanas pantanosas que a veces se fusionan en formaciones de aguas abiertas.

En la Orinoquia hay un régimen de precipitación bimodal, con lluvias que van de abril a diciembre y un periodo seco de enero a marzo, que inciden directamente en el volumen de agua del sistema hidrográfico en general. En especial, los ríos Orinoco y Guaviare pueden variar de nivel entre 9 y 12 m en el periodo de lluvias/sequía), mientras que la variación de los ríos Arauca y Meta, alcanza entre tres y seis metros. El área de los Llanos tiene un clima fuertemente estacional dividido generalmente en seis meses húmedos (mayo a octubre), cuatro meses secos (diciembre a través de marzo) y dos meses de transición (abril y noviembre). Sin embargo, tanto la cantidad como la duración de las lluvias son extremadamente variables. La sabana cubre el área más grande de la cuenca del Orinoco y, junto con la selva tropical, es la formación más extensa de la cuenca del Orinoco.

La sabana se ha definido como un ecosistema natural y estable que ocurre bajo un clima tropical, que soporta una capa relativamente continua de hierbas xeromorficas y juncos, y a menudo con una capa discontinua de árboles bajos o arbustos. Blydenstein (1967), en los Llanos de Colombia, concluyó que varios factores actuaron concurrentemente, debido a que las sabanas y el bosque ocurrieron bajo condiciones climáticas y de suelo idénticas. La presencia de sabanas (en Suramérica: una llanura de pastizales y herbosa sin árboles), en el Neotrópico sigue siendo uno de los problemas biogeográficos y ecológicos. Varias clases de Sabanas cubren la mayor parte de la vertiente de la Orinoquia colombiana que junto con bosques de terraza de tipo tropical lluvioso son las formas de vegetación orinocoense más generalizada.

Al igual que en el drenaje amazónico, las aguas negras (marrones o color Te) se encuentran en las zonas forestales donde el suelo está siempre húmedo o inundado. Estas corrientes no se elevan en las tierras altas, sino en la llanura, como el río Atabapo. El agua negra se asemeja a aguas claras en su bajo contenido de materia suspendida, su color es debido a las sustancias húmicas de los suelos forestales donde se originan. Este tipo de aguas parece ser menos común en el drenaje del Orinoco.

Los ríos de aguas blancas (turbias) fluyen fuera de los Andes y se les da su color pálido y fangoso por la gran carga de sedimento suspendido. Estas cabeceras se encuentran en suelos marrones limosos y no sujetos a inundaciones permanentes, por ejemplo cursos de agua de piedemonte del alto río Metica.

Las aguas claras (transparentes) son incoloras y altamente transparentes. Se forman en los Llanos (sabana), como los ríos Tomo, Vichada e Inírida, y un gran número de afluentes menores que fluyen a través de los depósitos terciarios de tierra firme, o fluyen a través de la roca terciaria de la Cordillera Oriental, y las aguas más claras provienen del bosque de galería a lo largo de los ríos en la sabana. Estos tipos de agua recuerdan aquellos descritos por Fittkau (1967) y Fink (1979) en la cuenca amazónica.

Principales sistemas de ríos de Colombia en la Orinoquia

Los Llanos Orientales de Colombia (Orinoquia) es un área de extensas aguas cálidas poco profundas y ríos en una cuenca casi de planicie que se extiende desde los límites con Venezuela al oriente hasta el piedemonte al este de la Cordillera Oriental de los Andes (Fig.Cap.7: 2 & Fig.Cap.2: 3).

Río Guaviare. Toma su nombre en la confluencia de los ríos Guayabero y Ariari; a su vez el Guayabero toma su nombre en la confluencia de los ríos Duda y Lozada que nacen en la ladera este de la Cordillera Oriental de los Andes; en la parte alta el Duda se abre paso a través de estrechas paredes verticales de más de 100 m de altura, coronadas por una espesa selva. Abajo de la población de La Macarena, en el municipio que lleva también el nombre de La Macarena, al noroeste del río Guayabero, o margen izquierda, desemboca el Caño Cristales, que es un riachuelo que nace en la parte sur de la Serranía de la Macarena, entre los ríos Guayabero y Ariari, cabeceras del río Guaviare (Fig.Cap.2: 3), y sus aguas corren por una sucesión de rápidos, cascadas, pocetas y hondonadas en un trayecto aproximado de 100 km, y no más de un ancho de 20 m.

Caño Cristales, afluente del río Guaviare, se le denomina el río de los cinco colores: rojo, amarillo, azul, verde y negro; son 5 colores maravillosos, por el trabajo del agua sobre la roca y su fondo tapizado por plantas acuáticas de colores vistosos, al

incrementarse sus aguas al nivel óptimo en tiempos de lluvias, crece y florece una vegetación acuática especial (junioseptiembre), siendo el mejor periodo del año para disfrutar al máximo el colorido que le dan los llamativos colores iridiscentes que convierten al río en un esplendor visual que lo hace ser llamado el “el río más bello de Colombia y patrimonio de la humanidad”. El color rojo se lo da la especie vegetal *Macarenia clavigera* (Fig.Cap.7: 3).



Figura Cap.7: 3. Caño Cristales. El color rojo es de la especie vegetal acuática *Macarenia clavigera*. Foto: Cortesía Wikipedia la enciclopedia libre.

La longitud de río Guaviare es de 1497 km y 140.000 km² de área de cuenca, de los cuales 630 km son navegables. En la parte baja del Guaviare de aguas blancas, desemboca el río Inírida de aguas negras (Fig.Cap.3: 9), de 1300 km de longitud, cerca de la población de El Coco, para luego desembocar en el Orinoco con un caudal medio de 8200 m³/s, en la confluencia con el río Atabapo (Fig.Cap.2: 6). Durante gran parte de su recorrido, el Guaviare delimita las regiones de la Orinoquia y Amazonia colombiana, y que durante años estuvo circundado por bosque de galería y colindado de selvas tropicales, pero el avance de la ganadería ha reducido los bosques y expandido las sabanas.

Río Inírida. El río nace en la serranía de Tuhaní a ~200 msnm, bien al noroeste hacia San José del Guaviare y escurre hacia el sur-nororiente de las llanuras de los departamentos de Guaviare y Guainía, para entregar sus aguas negras, puras y brillantes al río Guaviare (Fig.Cap.7:4), y ambos serían las “cabeceras del Río Orinoco”, para lue-

go confluir a unos 25 km de la triple confluencia de los ríos Guaviare→Atabapo→Orinoco y formar la Estrella fluvial del Inírida (Fig.Cap.2: 6), frente a la población de San Fernando de Atabapo. Caño Grande es un afluente importante en la parte alta del Inírida muy peculiar por su serpenteo o deslizamiento en forma de S como queriendo bañar gran parte de selva amazónica, altamente representativo del serpenteo de la gran mayoría de los ríos de de la selva amazónica de Colombia (Fig.Cap.7: 4). Posee el conjunto de raudales más bellos de Colombia.



Figura Cap.7: 4. “Caño Grande”, Foto: Mauricio Agudelo (Google 2009). Con razón, Juan Tello (Google 2011) comenta a Mauricio: “esta foto aérea del río Guaviare es espectacular lo felicito, pero debo hacerle una respetuosa observación, la foto está ubicada sobre el Caño Grande: afluente del río Inírida. Pero no sobre la topografía el río Guaviare”. El serpenteo de los ríos de aguas blancas en la planicie inundable de la selva de la Amazonia colombiana es muy frecuente.

El sistema hidrográfico del río Inírida, además de los raudales, cuenta con características relevantes, como son los Cerros de Mavicure, que son un conjunto de tres colinas (tipuyes) ubicadas a 50 km al sur de la ciudad de Puerto Inírida, sobre el mismo río Inírida (Fig.Cap.7:5). Estas serranías pertenecen al Macizo Guayanés, y se denominan: Pajarito, Mono y Mavicure (de 712, 480 y 170 metros de altura respectivamente), que solo pueden ser accedidas por vía fluvial. Estos cerros son considerados uno de los principales sitios de interés turístico del departamento del Guainía, ubicados justo en medio de la reserva indígena Puinave “El Remanso”. Cerca a la desembocadura del río Inírida; a sus orillas se encuentra Puerto Inírida,

una ciudad pequeña y agradable, que se visita mayormente como punto de partida hacia destinos como *los Cerros de Mavicure* o *la Estrella Fluvial del Sur*.



Figura Cap.7: 5. Cerros de Mavicure se componen de tres grandes rocas que se sitúan en el río Inírida. Todo lo demás en el área es relativamente plano, lo que exagera su escala y hace que el acercamiento es muy impresionante. De izquierda a derecha (como en esta foto, el más pequeño al más grande), los tres cerros son Mavicure, Mono y Pajarito. Foto cortesía Friedrich Kircher: Wikipedia la enciclopedia libre.

El denominado complejo de humedales de la Estrella Fluvial Inírida (EFI), también pertenece a la cuenca hidrográfica colombiana del Orinoco, se localiza entre los meridianos 3°40' y 4°10' y los paralelos 68° y 67°30'. Tiene un área aproximada de 200.000 hectáreas, con todos los ecosistemas acuáticos incluidos desde el sur en los cerros de Mavicure (Fig.Cap.7: 5) en las márgenes del río Inírida, hasta el noreste en la desembocadura del caño Jota en el río Orinoco; al oriente limita con el río Atabapo (límite político Colombia-Venezuela) y al occidente con la franja de inundación del río Inírida y sus tributarios, especialmente caño Bocón. En el área se encuentra uno de los llamados “refugios plioleístocénicos”: El Refugio de Ventuari considerado como área de alta biodiversidad y endemismo.

Río Meta. Recibe aguas de diferentes ríos y caños que nacen al este de la Cordillera Oriental de los Andes y del pie de monte (Fig.Cap.2: 3 & Fig.Cap.7: 2). Ya en la llanura y pie de monte de la cuenca cabecera se le conoce como río Metica, que luego toma el nombre de río Meta abajo de Puerto López en la confluencia de los ríos Guayuriba y Guatiquía. Discurre en dirección noreste a través de los Llanos Orientales de Colombia a lo largo de 1000 km en una cuenca hidrográfica de 112.800 km², siendo en su tramo superior muy amplia. Por el oriente, el límite del río Meta está

definido por una falla geológica que se desarrolla en sentido suroriente-nororiente. El río sigue el rumbo de esta falla y socava las paredes del bloque oriental o la altillanura, que está casi 40 a 50 m de altitud.

El río Meta divide los Llanos de Colombia en dos regiones diferentes, la parte occidental o izquierda es más húmeda y el río se desborda en la estación lluviosa, recibiendo sedimentos de los ríos andinos relativamente ricos en nutrientes, y la parte oriental, de Llano alto o altillanura, tiene una larga estación seca y sus suelos y aguas superficiales son oligotróficos (pobres en nutrientes), las cuales no van al río Meta sino a las cuencas hidrográficas de los ríos Tomo, Tuparro, Bitá y Vichada, que junto con una serie de menores drenajes desembocan directamente al río Orinoco (Fig. Cap.2: 3).

El río Meta recibe pocos afluentes al este, solo los ríos Yucao y Manacacías y unos cuantos caños que nacen en la sabana, siendo que la gran mayoría de tributarios se originan al noroeste en el flanco oriental de la Cordillera Oriental, tales como los ríos Upía que nace en el lago de Tota, el Cusiana, Cravo Sur, Guanapalo, Pauto, Guachiría, Ariporo, Casanare (Fig. Cap.2: 3 & Fig. Cap.7: 2) y su afluente principal el río Cravo Norte, y además, un centenar de caños que nacen en el pie de monte y sabanas de llanura en los departamentos de Casanare y Arauca. Finalmente, el río Meta es frontera natural colombo-Venezolana por cerca de 200 km, en dirección este hasta verter sus aguas en Puerto Carreño en el río Orinoco con un caudal medio de 6.490 m³/s.

El Meta junto con el río Guaviare, son los ríos más caudalosos e importantes en la Orinoquia colombiana por su pesca y ser navegables: el Meta a partir de Puerto López y el Guaviare en los últimos 630 km de la parte baja.

Río Vichada. Se forma en el departamento del Meta en la confluencia de los ríos Planas y Tigre, en el municipio de Puerto Gaitán. Discurre en dirección oeste-este y recorre todo el departamento del Vichada, para desembocar en el río Orinoco al sur de Puerto Carreño, luego de un recorrido de 580 km de longitud, en una cuenca de 25.000 km², con un caudal medio de 2.000 m³/s (Fig. Cap.7: 2). El río Muco es el principal tributario del río Vichada.

Serranía La Macarena. Está localizada al norte en el departamento del Meta, entre los ríos cabeceras de la cuenca del río Guaviare: ríos Guayabero y Ariari (Fig. Cap.2: 6), y el eje del río Amazonas al Sur haciendo parte del Escudo Guyanés, formación geológica ubicada hacia el nororiente del Continente Suramericano, considerada como una de las más antiguas del mundo, junto con el Escudo Brasileiro; su origen se remonta al Precámbrico, primer período geológico de la Tierra hace ~ 4.500 Ma, cuya duración fue de 4.000 años.

Durante la Conferencia Panamericana sobre bellezas escénicas, flora y fauna silvestre, realizada en Washington en 1942, un grupo de participantes recomendaron al gobierno de Colombia que iniciara acciones para proteger la Serranía de La Macarena. En ese momento no se tenía una idea exacta de su ubicación, puesto que en los mapas oficiales figuraba como «sabanas y selvas deshabitadas». A finales de los años cuarenta se declaró La Macarena Reserva Biológica. Las primeras exploraciones de connotados científicos abrieron una de las páginas más memorables, respecto del conocimiento del país. Las investigaciones y reportes permitieron una aproximación a la realidad de este tepuy o macizo enclavado en el Escudo Guayanés y, geológicamente relacionado con una de las formaciones más antiguas del continente.

Se constató que La Macarena es un “Continuo Biogeográfico”, con un área de aproximadamente 1.130.000 hectáreas, donde se manifiestan con particular intensidad las relaciones botánicas, bióticas y ecosistémicas, además es un hito fundamental para los procesos de especiación y dispersión de especies. Todo esto, sumado a su carácter de insularidad, permite entender su papel biológico, que integra elementos andinos, amazónicos, orinocenses y guyaneses, lo que le da un papel fundamental para la conservación e investigación científica.

En La Macarena existen extensos refugios selváticos, que durante el Pleistoceno (hace algo menos de un millón de años), conservaron sus características fundamentales más o menos inalteradas, mientras que en el resto del país variaban drásticamente las condiciones climáticas, ocasionando cambios profundos en los hábitats y ecosistemas naturales. Igualmente, fue un área donde confluyeron varias rutas de dispersión biológica, hecho claramente demostrado por la presencia de los principales grupos taxonómicos, especialmente de mesofauna (animales medianos) y macrofauna (animales grandes), que incluyen elementos típicos de otras unidades mayores (biomas o Provincias Biogeográficas). La Macarena albergó y conservó una síntesis de las principales especies amazónicas y guyanesas, mucho antes de que se iniciara el levantamiento de los Andes, a finales de Cretáceo ~65 Ma

Las formaciones más antiguas del basamento Precámbrico, y pertenecientes al Escudo de la Guayana, se hallan bajo la Serranía, en sus sectores central y septentrional, así como al occidente del río Guayabero; su antigüedad aproximada es de 1205 Ma. La mayor parte de la planicie ondulada que circunda la Serranía está formada por rocas sedimentarias, que datan del Oligoceno al Plioceno (35 a 5 Ma), de origen fluvial o lagunar marino y que constan de conglomerados de areniscas y arcillolitas. A lo largo del cauce de los ríos Duda, Guayabero, Losada y Yarumales se localizan vegas con sedimentos recientes del Cuaternario, compuestas por cantos rodados, arenas y arcillas de origen fluvial.

Desde el punto de vista biogeográfico, la Serranía La Macarena pertenece a la Amazonia, pero desde el punto de vista hidrográfico, todo el drenaje del área

pertenece a la cuenca del Orinoco. La mayoría del área hace parte de la cuenca del río Guayabero, que tiene los rasgos característicos de un río meándrico, con un cauce definido y zonas inundables bajas. Forma además dos principales estrechos o rápidos con areniscas cretáceas: el raudal de Angostura I, aguas arriba de la cabecera municipal de La Macarena y el raudal de Angostura II, localizado entre la confluencia de los caños de la Ceiba y del Limón y el río Cafre.

Según el sistema de Holdridge (1977), este macizo contendría formaciones de bosque seco tropical, bosque húmedo tropical y bosque muy húmedo tropical, y de acuerdo con la clasificación de Cuatrecasas (1958), corresponden a formaciones vegetales de selva neotropical inferior y sabana (citas de Castaño Uribe 1999).

La fauna es muy diversa y vistosa. En las zonas bajas de La Macarena se presentan elementos amazónicos y orinocenses, y en la parte alta se localizan elementos andinos con especies endémicas y elementos guyaneses consistentes en relictos de una antigua biota de gran interés zoogeográfico.

En la Serranía existen ocho especies de primates: macaco, socay, mico de noche o tutamono, tití, maicero, marimonda, araguato y el choyo. De estas especies, siete se encuentran en la cuenca del río Duda, lo que ha permitido el establecimiento de una estación científica de observación del comportamiento de estas especies de primates en relación con la vegetación. Otros animales prefieren vivir permanentemente entre el follaje ensombrecido de la selva tupida, como los tapires y el pecarí. Otra especie de La Macarena es la del roedor más grande denominado capibara o chigüiro, que puede llegar a pesar más de 50 kg. Además, existe allí el venado sabanero o coliblanco y los venados rojos.

La avifauna se compone de unas 550 especies. Resaltan los tinamúes, como la gallineta azul muy apetecida en la caza de los nativos; entre las crácidos se encuentran el paujil, el tente, el gabán, el camungo o jamuco que posee un apéndice córneo sobre la frente a manera de antena, y las guacamayas.

La herpetofauna está representada principalmente por el caimán del Orinoco, las babillas, las tortugas matamata, terecayes, sabaneras, morrocoyes y la tortuga hedionda o tapaculo. Los peces son abundantes y diversos, dentro de ellos se destacan peces de consumo como el valentón (*Brachyplatystoma* sp.), el bagre amarillo (*Brachyplatystoma* sp.), el bocachico o coporo (*Prochilodus mariae*), la cachama (*Piaractus brachypomum*); la raya tigre (*Potamotrygon* sp.), la piraña o caribe rojo (*Pygocentrus cariba*); especies de peces Siluriformes endémicos de la región: *Heptapterus guayabensis* Dahl 1961, *H. macarenensis* Dahl 1961, *Leyvaichthys castaneus* Dahl 1960, etc. etc. En relación con las rayas, es importante tener en cuenta la presencia de estos especímenes en medio de la selva pluvial, como otra evidencia del carácter marino de la Orinoquia y Amazonia, antes de que los Andes, con su

levantamiento, cambiaran el drenaje de la macrocuenca del Caribe a la del Atlántico. Mayor información sobre serranías de Colombia, biogeografía y biodiversidad de la Macarena, véase por ejemplo el trabajo de Castaño Uribe (1999).

Los Llanos Orientales. Los Llanos de la Orinoquia se forman a finales del Terciario y durante el Cuaternario entre 5Ma a 10.000 años, por el gran transporte de rocas y detritus que descendieron a través de los cañones y valles montañosos y se depositaron en el pie de las montañas formando abanicos o conos de deyección, llegando los sedimentos más finos a gran distancia de la cordillera. En el Pleistoceno (600.000 a 10.000 años), se levantó todo el bloque de tierras al oriente del río Meta, que formó la altillanura, una franja plana a la que no llegaron más sedimentos aluviales. Los Llanos Orientales abarcan un área superior a los 150.000 km², en territorio colombiano, que se continúa en Venezuela a lado y lado del río Orinoco (Fig.Cap.7: 1).

La cuenca hidrográfica de la Orinoquia comprende la región entre el este de la Cordillera Oriental de los Andes y la parte norte de la Serranía de la Macarena, en el este de Colombia, y el sur de la adyacente Cuenca de Barinas-Apure en Venezuela. Bajo el primer cinturón de nubes, generalmente ubicado a los 1.000 msnm, aparecen los Llanos Orientales de Colombia, una extensa sabana que llega hasta el río Orinoco por el oriente y se extiende en sentido norte sur desde el río Arauca hasta el río Guaviare; tiene una superficie aproximada de 266.300 km², en la cual se pueden identificar tres grandes paisajes: El piedemonte llanero, la Llanura de inundación, la altillanura plana y ondulada.

El piedemonte Llanero. Es el terreno ubicado en la base este de la pendiente de la Cordillera Oriental, es una estrecha franja ubicada entre los 700 y 500 msnm, con un clima típico del Llano y temperaturas medias entre 23 y 30 °C, y un régimen de lluvias biestacional de 3.000 a 4.000 mm de precipitación anual. La selva del piedemonte sólo se conserva en las márgenes de ríos y caños y en franjas reducidas y fragmentadas, porque ha sido fuertemente intervenida para el establecimiento de cultivos y pastizales para la ganadería (Fig.Cap.7: 7).

Durante cada creciente los ríos al llegar al piedemonte de la cordillera transportan una carga elevada de sedimentos que se depositan sobre el cono mismo, formando una extensa zona de explayamiento con un cauce trenzado que en algunos casos puede alcanzar cientos de metros. Debido a los flujos torrenciales y a su desborde, el terreno del piedemonte se torna inestable, lo que conlleva a deslizamientos de tierra que representa una gran amenaza para las comunidades, ecosistemas y obras de infraestructura.

El piedemonte de la cordillera de los Andes posee un elevado nivel de endemismo de plantas y animales, también relacionado con la gran variedad de hábitats que ofrece



Figura Cap.7: 7. Pie de monte y alta Llanura de los Llanos Orientales de Colombia. Antes selva en la Llanura, hoy convertida en pastizales. Foto: cortesía A. Rendón (David): Wikipedia la enciclopedia libre.

y con las condiciones ambientales favorables que se presentan durante la temporada de verano. Se destaca la gran diversidad de mamíferos, como los félidos y variedad de especies de primates, mono churuco, mico araña o marimonda, macaco, mono ardilla, mico nocturno o marteja y mono aullador.

Biogeográficamente el piedemonte se considera ser una extensión de la selva orinoquense y, a la vez, una prolongación de la selva amazónica, pero con empobrecimiento de especies amazónicas debido a su carácter de península, con una orientación de sur a norte. En los estudios sobre diversidad biológica en Colombia, el piedemonte se reconoce como una de las regiones más ricas en aves (542 especies). Cada vez que se emprenden investigaciones se descubren nuevas especies en todos los grupos taxonómicos. Recientemente los ornitólogos Paul Salaman y Gary Stiles (*vide* Rivera Ospina 2005), registraron 35 especies de aves de las que no se tenía conocimiento en esta zona, así como una especie nueva de colibrí (*Campylopterus villaviscensio*). Diez especies muy poco conocidas en esta vertiente resultaron ser más comunes de lo que se creía, y el rango de distribución de muchas otras se amplió significativamente. Los nuevos datos ponen de manifiesto la importancia de tomar medidas de conservación en una región tan rica en aves, y aún muy poco conocida su biodiversidad. En cuanto a los peces, los ríos y quebradas del pie de monte, y hasta los 800 metros de altitud, son hábitats de dos familias ícticas endémicas de las laderas de las cordilleras de los Andes: Trichomycteridae y Astroblepidae, además de

especies pequeñas de Loricariidae y Characidae, también muy particulares en estas zonas.

L.A. Holdridge y J. Tosi (cita en Rivera Ospina 2005), ecólogos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi, hacen las siguientes observaciones sobre la destrucción de la selva de la Orinoquia: «Al oriente de Villavicencio se puede apreciar cómo se desprende la planicie oriental de la Cordillera, en forma de un plano suavemente inclinado, recorrido por ríos, que a manera de anchurosas heridas, cortan la espaciosa llanura. Las selvas aquí han quedado reducidas a rastrojos, con uno que otro árbol como mudo testigo sobre potreros donde crecen solitarias las palmeras y ceibas corpulentas».

El proceso de tumba de la selva en el pie de monte, roza y quema para el establecimiento de pastizales para la ganadería y zonas de cultivo, culmina muchas veces con suelos erosionados y empobrecidos que después de abandonados, son colonizados por especies pioneras de rápido crecimiento como el balso, un árbol de madera extraordinariamente liviana y el yarumo. La deforestación se presenta en dos frentes: el que desciende de la montaña y el que sube del llano, entre estos se encuentran los últimos remanentes de selva húmeda tropical. Hay muchos lugares en los que este tipo de bosque ha desaparecido completamente, rompiendo la comunicación entre la selva andina, la selva del piedemonte y el bosque de galería, que se adentra en las sabanas.

Los incendios periódicos, la pérdida de nutrientes del suelo y el pastoreo mantienen el paisaje transformado por largo tiempo. La eliminación de este hábitat es sin duda una de las principales amenazas de la biota, con desaparición de especies de árboles en general, pero en especial de las especies maderables; además de especies de animales silvestres de primates del piedemonte llanero, como el tití, el mico choyo y marimondas, que se encuentran entre los más amenazados de toda la región. Desafortunadamente, este proceso también comienza a afectar las áreas de conservación de los parques nacionales naturales de la Orinoquia, con especial detrimento de la biota de la Serranía de la Macarena.

Los suelos de las sabanas tropicales, constituidos por arcillas en su gran mayoría, impiden la filtración de las aguas en el invierno, fenómeno que acelera el lavado de los estratos superiores y determina la aparición de grandes áreas inundadas. Este efecto es magnificado por una topografía poco pendiente, que toma en el paisaje usualmente la forma de ondulaciones. En oposición, durante la temporada seca los suelos tienden a cuartearse ya que no recuperan el agua que pierden por evapotranspiración. Por otra parte, la resequead de la vegetación durante este período, facilita que se den grandes incendios, ya sea por fenómenos atmosféricos o causados por el hombre, contribuyendo a la pérdida de nutrientes en los horizontes superiores.

En la llanura de inundación los procesos ecológicos, los suelos, la flora, la fauna y el uso de la tierra están determinados por el comportamiento de las inundaciones y conforman conjuntos que involucran varios ecosistemas, por lo cual son considerados macrosistemas en los que hay permanentes ambientes acuáticos, temporales y sabana de tierra firme, siendo el área mayor ambientes acuáticos temporales. En la llanura de inundación hay numerosos canales superficiales de drenaje que adquieren el carácter de caños, cuyas aguas claras y fondos limosos arcillosos están cubiertos por diferentes especies de plantas acuáticas sumergidas y emergentes, como la lamedora y los junquillos. La mayor parte de los cursos de agua que atraviesan la llanura aluvial no producen una clara segregación de sedimentos, por lo que generalmente no se observan formas de relieve como diques u orillares elevadas; sin embargo, estos se presentan en la planicie de desborde de los grandes ríos como Meta, Casanare y Arauca.

Tanto en la sabana de inundación como en la altillanura y en las planicies de inundación de los grandes ríos, existen ambientes acuáticos de poca profundidad que ocupan extensas cubetas lacustres estacionales, donde el suelo permanece anegado hasta bien entrado el verano y conserva suficiente humedad para mantener la vegetación acuática; este tipo de ambiente se denomina localmente estero, refugio de aves acuáticas, como el pato canadiense migratorio. A pesar de la aparente homogeneidad espacial, en la llanura de inundación existe un mosaico de formas de relieve y una variedad de ambientes y ecosistemas, como las sabanas húmedas o hiperestacionales, las sabanas eólicas o semiestacionales, los zurales, esteros, morichales y bosques inundables.

Algunos de los últimos reductos de las selvas de inundación se encuentran en las llanuras de desborde de los ríos Meta, Cusiana, Pauto y Casanare, sobre un paisaje enriquecido por los sedimentos aluviales de origen andino, depositados durante las últimas inundaciones de Pebas. La dinámica fluvial ha modelado un complejo de geoformas en la llanura de desborde, como diques naturales o acumulaciones de materiales gruesos a los lados de los cauces, depresiones amplias (*bacines*) entre los diques de uno y otro río y cauces abandonados que forman lagunas o madre viejas.

La altillanura de la Orinoquia colombiana. Corresponde al bloque levantado al oriente del río Meta, que se originó hace unos 600.000 años por la acumulación de sedimentos; presenta dos grandes tipos de paisaje: uno plano y otro de paisaje de lomerío, llamado localmente serranías, se creó por erosión eólica. La gran zona de la altillanura está situada entre los ríos Meta y Guaviare; comienza en el piedemonte de la Cordillera Oriental comprendido entre el río Humadea y la Sierra de La Macarena y llega hasta el río Orinoco, la parte más baja y oriental, conocida como el andén Orinoqués, un territorio de pendientes suaves de aproximadamente 100 kilómetros de

ancho, que corre paralelo al río Orinoco y se conecta con valles aluviales inundables de ríos como Vichada, Tuparro, Tomo y Bitá.

Los bosques que siguen el curso de los ríos y caños en la altillanura, denominados bosques de galería o ripario, generalmente tienen una forma angosta y alargada, un patrón de drenaje de tipo dendrítico sobre el relieve plano, plano ondulado o colinado y, en ambas orillas, están rodeados por sabanas. De acuerdo con la profundidad del cauce y la pendiente de la cuenca, se encuentran dos tipos de bosque de galería: inundable y no inundable.

Desde el punto de vista ecológico las sabanas tropicales, en especial las del norte de Suramérica, se deben considerar como ecosistemas naturales. Un largo proceso histórico de evolución bajo ciertas condiciones ambientales, permitió que se desarrollaran una flora y una fauna características y se mantuvieran procesos ecológicos propios de las sabanas, marcados por pulsos estacionales en los que la sequía y el fuego son factores determinantes para su dinámica y su equilibrio. Mayor información general sobre la Orinoquia se puede ver en la publicación de Ospina (2005).

Otro tipo de sabana sorprendente por su composición florística y sus endemismos, y probablemente el más desconocido, corresponde a las sabanas de la altillanura y planicies con suelos arenosos del Escudo Guayanés, una extensa franja de pastizales con arbustos (Ciperáceas y Rapatáceas), que se encuentra en el extremo oriental del Llano, desde Puerto Carreño hasta Puerto Inírida.

Las sabanas del Orinoco medio, entre los ríos Meta y Apure, conocidas como Llano bajo o Llanura de inundación, se caracterizan por la pendiente casi nula de sus ríos y la gran precipitación que reciben durante el periodo de lluvias. Esas grandes masas de agua vierten hacia el río Orinoco, desbordando los cauces e inundando centenares de miles de km². Las aguas de los ríos y caños se juntan en una intrincada red de canales, lagunas marginales y esteros. La Llanura de inundación cumple un importantísimo papel ecológico para la biota, al mismo tiempo que es la gran válvula de seguridad que evita el desbordamiento masivo del cauce principal del río. Si en nombre del progreso, se desecan los esteros del Lipa, Ele, Arauca, Sinaruco, Capanaparo y Apure, el nivel del río Orinoco ascenderá varios metros durante el “invierno”, arrasando las ciudades ribereñas del bajo Orinoco (Rivera 2005). Pero si así fuese el caso, no hay que olvidar el impacto ambiental que se causaría y a la biota de la sabana en tiempos de sequía.

Las sabanas de Casanare y Arauca, al occidente del río Meta, son probablemente la mayor extensión de tierras del norte del continente suramericano que se encuentra por debajo de los 200 m de altitud. Estas planicies, sujetas a inundaciones durante aproximadamente siete a ocho meses al año, presentan un período de lluvias entre marzo y noviembre y un corto verano o sequía de diciembre a febrero, que a veces se prolonga hasta abril con consecuencias.

La sequía en estas sabanas de los Llanos, será más intensa a medida que en éstas áreas se intensifique y tecnifique la agricultura, especialmente la siembra de arroz acuático o en terrenos que requieren ser inundados, la ganadería, la extracción de material aluvial que altera el lecho de los ríos y quebradas y el auge de la minería concentrada en el petróleo. Industrialización que requiere de infraestructura vial adecuada, que muchas veces separa la sabana inundable o seca, o parte de ella. En marzo 2014, finalizando el periodo de sequía, las sabanas de Casanare atraviesan la séptima sequía más intensa de los últimos 40 años, que ha causado la muerte de 20.000 chigüiros, según los campesinos de la región (el Ministerio de Ambiente habla de 6.000), y 4.000 reses de acuerdo con FEDEGAN, también tortugas, venados, cerdos, babillas, peces, además de causar serios problemas ambientales que afectan la economía agropecuaria y la biota silvestre.

Voluntarios recorren esas llanuras llevándoles agua y comida a esos animales que solo les espera la muerte por hambre y sequía (Fig.Cap.7: 6). Ricardo Murillo cuenta que en recorrido por carretera encontró 420 animales muertos en un trayecto de 100 metros, y así fue a lo largo de cinco kilómetros. Eran chigüiros, 6 o 7 vacas, babillas y tortugas enterradas en el barro, y el joven asegura que son muchas las causas de esta tragedia, entre ellas los cultivos, las explotaciones de material de río, las petroleras y hasta la carretera que divide esas sabanas inundables sin ninguna previsión técnica hidrográfica y ambiental (El Tiempo 2014).



Figura Cap.7: 6. Sequía en sabanas de inundación de Casanare: Cientos de animales, la mayoría chigüiros, regresan a los abrevaderos que se habían secado y que ahora vienen siendo llenados con agua transportada con carrotaques. Foto: Cortesía Gilmar Villamil (El Tiempo 2014).

Murillo fue solo uno de las 264 personas que se movilizaron por los secos cauces de caños y esteros recogiendo los cuerpos sin vida de animales y ayudando a verter

el agua fresca que 52 carrotanques de la petrolera que transportan desde cerca de la cabecera municipal de Paz de Ariporo, además de la donación de 10 toneladas de concentrado para animales sobrevivientes. También, habitantes de 30 veredas más reportan que lagunas y esteros se estaban secando. Los problemas ambientales, especialmente causados por el mal manejo de la explotación de los suelos en la agricultura y ganadería, la tala de bosques y selvas y la minería, especialmente la aurífera en lechos y bosques de galería o ribereños de las corrientes que son destruidos y sus aguas polucionadas, especialmente con mercurio y cianuro (*e.g.* Fig.Cap1: 2. La explotación del oro en páramos a cielo abierto, donde nacen ríos y quebradas, donde se destroza y destruye la capa vegetal especializada que retiene y acumula el agua, caso Páramo de Santurban en Santander (Fig.Cap.1: 3). Todo esto, no obstante de haber tenido Colombia el primer “Código de Recursos Naturales Renovables de Colombia” en Latinoamérica en la década de 1970, y años después un Ministerio del Medio ambiente. Un ministerio que aún hoy en la década de 2010 no se destaca su función como tal, cuando a nivel global el tema del medio ambiente es de vital importancia. Así, la explotación aurífera colombiana se sigue haciendo al 90% ilegal y en manos de grupos criminales y terroristas. Tristemente, hoy () se rubrica en medios de comunicación escrita (*e. g.* El Tiempo-02.04.2014): Colombia, primero en conflictos ecológicos en Latinoamérica.

Los grandes depósitos de agua, temporales y permanentes, que se forman entre los ríos Meta y Apure son, también, santuarios para la fauna orinocense de todo tipo y refugio para las aves migratorias, como el pato canadiense. Esas lagunas son lugares para el desove de peces, fuente de alimentación para los saurios y quelonios, áreas de pastoreo para los chigüiros y manatíes, orillas de anidación protegida para las aves y saurios, áreas de caza y reproducción para las anacondas y las boas, y zonas de caza para los jaguares, tigrillos, pumas y otros seres de los bosques y sabanas.

El otro tipo de sabanas conocidas como secas o estacionales con dos estaciones contrastantes: un período de sequía, seguido de un período de lluvias que pueden prolongarse entre 6 a 9 meses, siendo durante el resto del año la precipitación mínima o nula. En cada uno de estos ambientes se desarrollan conjuntos de plantas especialmente adaptadas, como el pasto rabo de zorro y una gramínea que tolera bien las condiciones de sabanas inundadas, en tanto que la paja lisa crece en ambientes de sabana secos y bien drenados.

Los suelos en casi toda la cuenca del Orinoco son bastante pobres, sobre todo en la parte guayanesa de la cuenca, que es donde predominan las superficies rocosas y arenosas. Son suelos muy ácidos, como corresponde al clima intertropical y a la absorción del anhídrido carbónico (procedente de la descomposición de material vegetal) por parte de las aguas de lluvia, las cuales transforman al CO² en ácido

carbónico, que se acumula en el suelo. Sin embargo, la vegetación es muy variada, sobre todo en la Guayana venezolana, lo cual equivale a decir que los suelos en la Cuenca del Orinoco no tienen tanta relevancia en los cultivos o la vegetación natural, salvo algunas excepciones, ya que otros elementos del medio ambiente, como la temperatura y pluviosidad, tienen mucha mayor importancia.

Según el Consejo Nacional de Política Económica y Social (CONPES), el potencial agrícola, pecuario y forestal de la altillanura se calcula en 2,8 millones de hectáreas de los 13,5 millones de hectáreas, ubicados en los departamentos de Meta y Vichada, equivalentes al 52 % de los 5,3 millones de hectáreas cultivadas en el territorio colombiano. Pero para estos propósitos, la altillanura cuenta con cuatro obstáculos fundamentales:

1. Los suelos de las sabanas de los Llanos son ácidos, alto contenido de aluminio y bajo contenido de materia orgánica, que los hacen ser de baja fertilidad, lo cual exigiría inversiones millonarias por hectárea.
2. La alta variación climática en la zona exige diseño tecnológico especializado y avanzados modelos de pronósticos del tiempo que garanticen la viabilidad económica y sostenibilidad ambiental de los proyectos que se ejecuten en el área.
3. La creciente inseguridad jurídica en la tenencia de la tierra que puede ser negativa para la inversión local. Esto hace necesario que el Estado resuelva esta situación, sin la cual no habrá desarrollo tecnológico e inversión en la altillanura o Llanos Orientales.
4. La inexistencia de infraestructura de transporte efectivo, golpea la competitividad de la región e interconexión con mercados nacionales e internacionales lo cual es inminente para el desarrollo y sostenibilidad económica de la región Llanos Orientales de Colombia.

En la parte guayanesa de la cuenca del Orinoco predominan las selvas ecuatoriales. La existencia de varios niveles de árboles de muy variadas especies, resultado de una lucha continuada de supervivencia por conseguir una dotación suficiente de rayos solares. Y en los Llanos compartidos entre Colombia y Venezuela, predominan las sabanas, praderas de pastos estacionales con bosques de galería, matas (pequeñas agrupaciones aisladas de árboles), esteros y morichales con palma llanera especialmente. Los morichales representan gran influencia de las inundaciones y es frecuente encontrarlos en las riberas de los cursos de agua, así como aislados en medio de sabanas inundables.

En el sur de la Orinoquia colombiana se presenta una extensa franja selvática de poca altura, mezclada con vegetación abierta de sabana amazónica, que limita al oriente con las catingas de la planicie aluvial del Orinoco y se extiende hacia el occidente, desde el sur del río Vichada, pasa por el sur de los ríos Guaviare y Ariari y termina

en la serranía de La Macarena y las sabanas del Refugio. De acuerdo con el botánico Otto Huber (cita Rivera Ospina 2005), las sabanas amazónicas fueron, hace más de 600.000 años, centros de diversificación florística que se desarrollaron a partir de una fase selvática, y son anteriores a las sabanas llaneras que se generaron durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno ~100.000 a 10.000 años antes del presente. Sin embargo, según Rivera Ospina (*op.cit.*), otros investigadores (Holdrich & Cuatrecasas) afirman que la flora de los sustratos arenosos de las sabanas amazónicas se generó en ambientes oligotróficos hace más de 70 millones de años, durante el Cretáceo superior o el Paleógeno, en una etapa muy temprana de la historia evolutiva del Escudo de Guayana.

En el aspecto florístico, esta región, que drena hacia el Orinoco, hace parte de la Amazonia noroccidental. Algunos investigadores, tomando un criterio puramente fisonómico, la han catalogado como una zona de transición del bosque húmedo tropical de la Amazonia y la vegetación más seca de la Orinoquia, denominándola «selva transicional norte»; es un área de vegetación baja que cubre aproximadamente 140.000 km² y está formada por un conjunto de microcuencas que llegan al río Atabapo y siguen hacia el norte por la cuenca de los ríos Inírida, Matavén, y parte de la vertiente del Vichada.

Los Llanos se consideran las llanuras tropicales más ricas del mundo. Éstos albergan una población de aproximadamente 1.300 especies de aves, 115 migratorias y más de 100 especies de mamíferos, centenares de especies ícticas; además de ser el hogar de uno de los reptiles más amenazados del planeta, el caimán del Orinoco. Fauna actual en peligro, incluyendo la extinción de algunas especies, resultado de la gran explotación de sus recursos naturales (proyectos agropecuarios en las sabanas, minería, caza y pesca, tala de bosques, etc.), construcción de carreteras atravesando cuerpos de agua o áreas inundadas, y todo lo demás que trae consigo la industrialización de una región prístina.

Colombia ha determinado que los Llanos se conviertan en un polo de desarrollo económico y despensa del país. Para ello, ha iniciado planes para la promoción y establecimiento de industrias (principalmente agrícolas), exploración y explotación de petróleo y gas, y el establecimiento de un sistema de carreteras que unan esta vasta zona con el interior del país. El país está viviendo un momento crítico, pues debe balancear la búsqueda de la prosperidad económica con la conservación de su patrimonio biológico, que incluye una biodiversidad de las más ricas y única del planeta.

Además, el Paleozoico en la cuenca de Los Llanos Orientales de Colombia se viene convirtiendo en nuevo objetivo exploratorio de hidrocarburos. Según charla en la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales del geólogo H. Dueñas (2013), en 13 pozos perforados en la Cuenca de los Llanos Orientales, se han reportado manifestaciones de hidrocarburos relacionados con estratos Paleozoicos.

Esta nueva dinámica ha traído impactos negativos en los ecosistemas llaneros, como la deforestación, fragmentación de hábitats por la construcción de caminos y asentamientos humanos y la contaminación del aire y el agua. La expansión agrícola y ganadera ha generado también degradación del paisaje llanero.

Hasta mediados de 1970, cuando el autor hace un alto en la investigación de los peces de la Orinoquia colombiana en los afluentes tributarios de la cuenca oriental del río Meta iniciados en 1972, y continua con los peces de los ríos tributarios de las sabanas aún muy prístinas de Casanare de la cuenca occidental del Meta. Eran tiempos cercanos a la explotación petrolera, y con ello la llegada de la construcción de grandes carreteras. Su fauna silvestre entonces era muy diversa, rica y de gran interés económico. Pues, además de la riqueza pesquera, existía una enorme población de miles de chigüiros, buena población de venados, de mirada curiosa al intruso, que me permitieron contar cerca de 100 bellos ejemplares en una mañana temprana de sol saliente de enero durante un recorrido lento de jeep por la sabana durante una hora, además de otras especies relacionadas con fuentes acuáticas.

También, era fácil ver buena población de garzas de variados colores, patos migratorios del norte, armadillos y hasta osos palmeros, babillas y cocodrilos que de vez en cuando se enredaban en la atarraya en aguas lenticas, cuando en busca del material de interés científico del proyecto eran los peces de fácil captura dentro de su gran riqueza poblacional y diversidad de especies. Pienso que hoy año 2017 y casi medio siglo después, no sería agradable regresar a esas sabanas por no mirar el impacto ambiental causado en la región por un desarrollo económico-industrial sin un control ecológico adecuado, especialmente por el boom petrolero, en ese bellísimo paisaje y rica fauna silvestre de esas inmensas y bellas sabanas de los Llanos Orientales.

Desde los años de la década de 1950, la expansión de las fronteras agrícolas en el Meta, Vichada y Casanare, así como la ganadería, el comercio de fauna y flora, los monocultivos y la llegada de grandes proyectos petroleros, han transformado los paisajes de la Orinoquia, que vienen amenazando el hábitat de especies como los caimanes, tortugas, pumas y jaguares y otra fauna silvestre. Especialmente dejen de mirar a los jaguares como una amenaza a la que hay que eliminar, o un animal al que muerto puede sacársele provecho. Mentalidad que en las últimas décadas llevó a los “tigres” americanos (*Panthera onca*) casi hasta la extinción.

En los años de 1900 la cacería y el tráfico de pieles pusieron a estas especies en peligro. Para mediados de los 60 Colombia era “importante” exportadora de plumas de garza, pieles de reptiles, comercialización de millones de especímenes de cientos de especies de peces como pets de acuario, pumas, jaguares, micos, aves vivas y disecadas, insectos y huevos de tortuga, y hasta serpientes. Eran tiempos de cazadores, donde los hombres disfrutaban de posar arrodillados al frente de

decenas de cueros extraordinarios extendidos sobre el suelo. Sólo en la Amazonia colombiana, entre 1969 y 1973 el país exportó 452.500 pieles de babillas, tigrillos, jaguares, venados, chigüiros, saínos y nutrias. Y entre 1968 y 1970 Estado Unidos le compró a Latinoamérica 31.000 pieles de jaguar (Cuevas 2013).

Animales en vías de extinción en la Orinoquia colombiana de especies mayores, resultado de grandes proyectos de explotación petrolera, minería, ganadería y agricultura, y nuevos asentamientos humanos. Esto está ya afectando especialmente a la fauna dependiente de los recursos acuáticos, como la ictiofauna, reptiles, chigüiros, aves. Animales que dependen de corrientes de agua: ríos, quebradas, esteros y pantanales (Figs. Plancha Cap. 7: 13), que con frecuencia se drenan y secan con fines agrícolas, así muchos de estos animales que desaparecen, hasta la extinción de especies nativas. La Orinoquia requiere de un manejo ambiental muy especial por sus características de sus suelos, etc.



Figura 7.13. Garzas en los esteros de la sabana de Los Llanos.



Figura 7.13. Patos migratorios y garzas locales en Casanare. Cortesía: D. Uribe ([Google/birdingtourscolombia.com](https://www.google.com/search?q=birdingtourscolombia.com))



Figura. 7.13. Chigüiros, *Hydrochoerus hydrochaeris*, en las Sabanas de Casanare. Cortesía **Fundacion Senderos Colombia (Facebook)**.



Figura.Cap.7:9. Un venado asustado, una babilla tomando el sol cerca al agua y un hojo palmero en el Hato Palmarito. Cortesía: [Google/fundacionpalmaritocasanare.org](https://www.google.com/search?q=fundacionpalmaritocasanare.org).



Figura.Cap.7:9. Perro de agua, *Pteronura brasiliensis*. Cortesía: www.animales-extincion.es



Figura.Cap.7:9. Culebra Anaconda de ríos del Amazonas y Orinoco. Cortesía: Google/mototimer.biz.



Figura. 7.13. Ejemplar de una de las especies de armadillos de los Llanos: el armadillo de 8 anillos, *Priodontes maximus*. Cortesía: [faunanativademapiripan .blogspot.com](http://faunanativademapiripan.blogspot.com)



Figura. 7.13. Pareja de venados en Los Llanos de Casanare



Figura 7.13. Vaquero llanero cruzando ganado en un río en Casanare. Foto: A. Navas, en Lasso, C.A., J.S. Usma, F. Trujillo & A. Rial 2010 (Eds. 2010). *Una forma de trasladar de la sabana las reses adultas macho hacia el piedemonte para su ceba final en pastos mejorados no existentes en la llanura – costumbre que se viene perdiendo a medida que la infraestructura vial se incrementa en los Llanos Orientales de Colombia.*



Figura 7.13. Jaguar en la sombra (*Panthera onca*). Foto Craig. Hamnett (Wikipedia la enciclopedia libre). En Colombia el jaguar, *Panthera onca*, habita principalmente en las selvas húmedas de la Amazonia y Llanos Orientales. El Jaguar está muy amenazado por la deforestación y los ganaderos, además de la caza ilegal. Actualmente las mayores poblaciones de este felino en Colombia se encuentran en el Vichada y en la selva húmeda del Amazonas en el Parque Serranía de Chiribiquete.



Figura 13. Traslado de cientos de vacas en Hato Corozal Casanare – actividad primaria en la economía de Casanare, y en general en Los Llanos. Cortesía: www.hatocorozal-casanare.gov.co



Figura 7.13. El cocodrilos o caimanes del Orinoco, *Crocodylus intermedius*, en la Estación Biológica Roberto Franco de la Universidad Nacional de Colombia en Villavicencio. Es la única especie de cocodrilo cuya distribución es exclusivamente (endémica) de la cuenca hidrográfica del río Orinoco, y su estado de conservación está en peligro crítico (UICN 2.3), especialmente en la región de la Orinoquia colombiana. El caimán del Orinoco es una de las especies mayores de cocodrilo, que puede alcanzar una longitud cercana a los 5-6 m. Cortesía Universidad Nacional de Colombia: Estación Biológica Roberto Franco (Wikipedia la enciclopedia libre).

CAPÍTULO 8
DIVERSIFICACIÓN DE
LOS PECES DE AGUA DULCE EN LA HISTORIA
DE LOS RÍOS DEL NOROESTE DE SURAMÉRICA

Ningún lugar en la tierra rivaliza con Suramérica por su increíble variedad de vida de animales y plantas. Desde esta región espectacular y diversa también contiene dos tercios del suministro mundial de agua dulce, no es de extrañar que sus grandes ríos sean las fuentes más ricas de peces tropicales en el mundo (Sands 1988). En Suramérica, Colombia ocupa el segundo lugar, después de Brasil, en el número de especies de peces. Sin embargo, si tenemos en cuenta las especies por unidad de área de los dos países, Colombia es el más diverso.

Vertebrados acuáticos: Peces cartilagosos y óseos

Los vertebrados se originaron en el mar, y más de la mitad de las especies de vertebrados vivientes son los productos de linajes evolutivos que nunca han dejado un ambiente acuático. Ahora el agua cubre el 73 por ciento de la superficie de la tierra (el porcentaje ha sido mayor en el pasado) y proporciona hábitats que se extienden desde los profundos océanos, lagos y ríos caudalosos de corrientes de flujo rápido, y pequeños pozos en los desiertos. Los peces se han adaptado a todos estos hábitats.

De las 68.511 especies de vertebrados vivientes del mundo (IUCN 2017), más de la mitad (34.401) de especies son peces. Ellos surgieron y comenzaron a propagarse hace más de 500 millones de años y tanto ahora como en el pasado exhiben incomparable diversidad en su morfología, en los hábitats que ocupan, en su fisiología, y en su comportamiento. Esta diversidad es, en parte, lo que hace la comprensión de su historia evolutiva y el establecimiento de una clasificación tan difícil y sin embargo fascinante. De mixinos y lampreas a los tiburones, peces pulmonados y los peces planos, los peces incluyen una amplia gama de adaptaciones sorprendentes para casi todos los ambientes acuáticos de la tierra. Las cerca de 2.160 especies de peces vivientes actualmente descritas para Colombia son objeto central de este libro.

Según Eschmeyer & Fong (2017), el número total de especies válidas reportadas de peces a nivel universal de 34.401, 7.484 fueron descritas desde los años 1998 a 2017, y 3.924 se describieron durante los últimos 10 años (2007-2017, clasificadas en cerca

de 5.130 géneros válidos; con lo cual a la fecha se sobrepasa con creces el último número calculado por Vari & Malabarba (1998).

La biodiversidad. Es el resultado de una mezcla compleja de procesos que interactúan en una variedad de escalas espaciales y temporales. El hábitat determina qué especies pueden vivir en un lugar determinado, pero cuántas especies pueden coexistir depende de una amplia gama de factores adicionales (Gaston & Blackburn 2000). La zoogeografía es la ciencia que estudia, describe y trata de explicar la distribución actual de los animales. Su objetivo último es reconstruir la evolución y la historia de la dispersión de los diferentes linajes de una de las faunas en su conjunto, o para hacer una síntesis de la historia del mundo animal.

Los peces son el grupo más antiguo de vertebrados vivos, y con mucho el más numeroso en especies. De las 34.401 especies reconocidas de peces vivos, la mayoría viven en aguas cálidas del mundo, clasificadas en 5.201 géneros válidos (Eschmeyer & Fong 2017-02-04). En términos de riqueza y abundancia total de especies se clasifican comúnmente en tres divisiones (Myers 1949, 1966).

En ambientes acuáticos, los factores causales de los patrones de diversidad han sido en gran parte examinados para los peces, pero estos estudios se han centrado principalmente en factores a escalas locales como factores físicos, diversidad de hábitat e interacciones bióticas. A escala regional, la riqueza de especies y la composición de la comunidad se han relacionado con factores que incluyen, entre otros, las cuencas hidrográficas, la disponibilidad de energía, historia evolutiva, el clima y la riqueza de especies regionales (*e.g.* Jackson & Harvey 1989, Oberdorff *et al.* 2001, Currie *et al.* 2004, Tales *et al.* 2004).

Aunque en general se acepta que la diversidad es alta en los trópicos, las causas de este patrón siguen en gran medida sin explicación para los ecosistemas de agua dulce. Además de una escasez de listas de especies, una interpretación de la información disponible es oscurecida por la influencia de factores de confusión de diferentes historias evolutivas en las comunidades acuáticas (Boulton *et al.* 2008).

Los peces de agua dulce de Suramérica y América Central, o sea del Neotrópico, son el resultado de una espectacular evolución de diversas formas, funciones y hábitats. Cambios paleogeográficos y paleoambientales del Neógeno, tales como refugios del Pleistoceno, el levantamiento de los Andes, las incursiones de aguas marinas en los sistemas antiguos de agua dulce, levantamiento de los paleoarcos, la reorientación de las desembocaduras de los ríos principales y conexiones históricas permitiendo el drenaje transversal de dispersión, han tenido efectos profundos en la evolución de la biota acuática de Suramérica.

Las ictiofaunas megadiversas de Suramérica evolucionaron sobre un período de >100 millones de años, con la mayoría de los linajes que remontan orígenes de Gondwana

y el adyacente mar Tethys, durante la formación de ecosistemas de selva tropical y arrecifes de coral (Reis *et al.* 2016, y citas allí). Esta alta diversidad se mantuvo en parte al escapar de las extinciones masivas y las pérdidas bióticas asociadas con el enfriamiento climático cenozoico, la formación de zonas boreales y templadas en altas latitudes y la aridificación en muchos lugares en latitudes ecuatoriales. En parte como resultado, Suramérica tropical tiene la mayor diversidad de cualquier región del área comparable en la Tierra y muchos taxones de agua dulce (Tisseuil *et al.* 2013).

Debido a los amplios cambios y pérdida de hábitats en el uso de la Tierra: energía hidroeléctrica, división/desviación de agua para riego, urbanización, contaminación del agua, minería, sedimentación, además de la sobrepesca: 4-10% de todas las especies de peces en Suramérica enfrentan cierto grado de riesgo de extinción debido principalmente a la pérdida y degradación del hábitat. Estas cifras sugieren que el estado de conservación de las faunas de peces de agua dulce de Suramérica es mejor que en la mayoría de las otras regiones del mundo, pero los peces marinos están tan amenazados como en otras partes (Reis *et al.* 2016, y citas allí). La conservación de los hábitats acuáticos que llaman la atención y peces de Suramérica es un reto cada vez mayor ante los rápidos cambios antropogénicos del siglo XXI y merece la atención de los ecólogos y protectores del medio ambiente, y máxime la responsabilidad política.

Lundberg *et al.* (2010), resumen la historia de la diversificación de los peces de agua dulce de Suramérica, así: “La evidencia fósil directa muestra que por el Mioceno medio la fauna de peces de América del Sur, incluyendo Amazonia, fue esencialmente moderna a través de una amplia distribución taxonómica y ecológica. Gran parte de la diversificación de los modernos peces neotropicales se produjo por lo menos durante el período aproximado de 60 millones años desde el Cretáceo superior hasta el Mioceno. Hay muchos casos de extirpación local del Mioceno tardío y post-Mioceno de grupos modernos de áreas ahora periféricas a los grandes ríos de tierras bajas cis-andinas (pendiente oriental). Los conjuntos de peces fósiles de las etapas Pebas y Acre en el megahumedal del Mioceno son muy similares. Además, peces de agua dulce del Mioceno medio de la fauna La Venta y la fauna Urumaco del Mioceno superior son similares a las de los conjuntos del megahumedal del Mioceno y apoya así un alto grado de relación biótica e hidrológica. La mayoría de los peces del Neógeno de la Amazonia eran estrictamente habitantes de agua dulce con poca o ninguna tolerancia para las condiciones de agua salobre. Prácticamente no hay fósiles de peces del Neógeno del interior profundo de la Amazonia, incluyendo los tiburones (Carcharinidae), peces sierra (Pristidae), rayas (Potamotrygonidae), bagres de la familia Ariidae, corvinas (Sciaenidae), seguros indicadores de aguas marinas o incluso salobres”.

La complejidad de la historia geomorfológica de los ríos tropicales suramericanos descrita por Lundberg *et al.* (1998), junto con la alta accidentalidad topográfica de algunas áreas de la región, como la de las Cordilleras de los Andes de Colombia, hacen de la ictiofauna neotropical una fuente potencial de gran valor para los estudios de biogeografía histórica. Análisis biogeográficos de varios grupos de peces neotropicales de agua dulce basados en hipótesis filogenéticas sobre sistemas múltiples de caracteres, incluyen diversos tópicos que van desde cuestiones relativas con la edad de los componentes de la ictiofauna dulceacuícola de Suramérica (Buckup 1998, Lundberg 1998, Reis 1998, Vari 1998), pasando por la importancia evolutiva de la formación de la cuenca amazónica sobre la diversidad de faunas de peces (Vari 1995), hasta la identificación de posibles eventos vicariantes a nivel de especies. Otros trabajos también siguen ésta tendencia de hipótesis biogeográficas sobre Characiformes (Buckup 1998, Malabarba 1998, Hubert & Reno 2006), Siluriformes (Reis 1998), Gymnotiformes (Albert & Campos-da-Paz 1998), Atherinomorpha (Dyer 1998, Ghedotti 1998) y Cichlidae (Wimberger *et al.* 1998).

Más información sobre análisis filogenéticos y biogeográficos de estos autores sobre los peces de agua dulce suramericanos, con énfasis en los peces de Colombia, se pueden ver en la revisión histórica de trabajos de Cala (1980, 1998, 2001). Finalmente, resalta la reciente revisión de Hubert y Reno (2006) sobre biogeografía histórica de los peces de agua dulce sudamericanos, con especial énfasis en Characiformes.

Un componente mayor en el análisis biogeográfico es la identificación de áreas de endemismo, o biotas únicas, y las relaciones históricas entre dichas áreas (Rosen 1978, Nelson & Platnick 1991). Biotas únicas pueden resultar tanto de procesos reductivos como productivos; la definición de Rosen (1978, p: 174) solo incluye el último proceso. Tanto los procesos reductivos como productivos pueden producir áreas de endemismo, hecho que debe ser considerado en las explicaciones mecanicistas en biogeografía histórica (Lundberg & Chernoff 1992).

En la literatura del siglo XX hubo, sobre diversificación y biogeografía de los peces neotropicales, y otros grupos, una tendencia prevalente y engañosa a simplificar los escenarios para la estimación de la edad y las causas de la diversificación (Lundberg *et al.* 1998, véase también Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988).

La imagen extraída del Neógeno de la Amazonia y temporalmente registros con más profundidad de los peces neotropicales es que la diversificación y diferenciación tanto a nivel de modernos géneros, y posiblemente incluso algunas especies de carácidos, bagres y otros grupos suramericanos, precedió al Pleistoceno por lo menos 11 millones años (Lundberg *et al.* 2010). Roberts (1972, 1975) sugiere que la gran diversidad de peces neotropicales sea el producto de solo unos millones de años de evolución a partir de un grupo ancestral de 200300 especies “fundadoras”, durante el Terciario inferior o parte en el Terciario medio.

Varios autores han enfatizado el levantamiento “final” (por lo general significa Mioceno a Pleistoceno) de los Andes como el evento por excelencia en la formación de la cuenca hidrográfica de la Amazonia como el corazón de la diversificación de los peces (*e. g.* Eigenmann 1909, Géry 1969, Roberts 1975, Brooks *et al.* 1981, Vari 1988). Lundberg *et al.* (2010) concluyen que estas ideas precedentes o pasan por alto el conocimiento de la historia más antigua de: (i) peces neotropicales (Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988, Lundberg 1997, Lundberg *et al.* 1998); (ii) el desarrollo de los Andes al menos en ~ 90 Ma (*e. g.* Lundberg *et al.* 1998, Mora *et al.* 2010); y (iii) las inmensas cuencas hidrográficas de tierras bajas que han existido continuamente en la Amazonia occidental y hacia el norte por lo menos los últimos ~ 67 Ma (Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998), refutando así la hipótesis de la diversificación del Cuaternario.

Géry (1984) y Frailey *et al.* (1988) proponen, por analogía con las ricas faunas de peces de los grandes lagos ancestrales, que el desarrollo de los grandes lagos de la Amazonia durante el Terciario o Cuaternario provocó la radiación explosiva de los peces neotropicales. Esta propuesta también está en desacuerdo con la mayor edad de los peces neotropicales, no especifica un mecanismo de especiación en sí mismo, y no es apoyada por la evidencia paleontológica en la diversificación de los peces en depósitos lacustres conocidos o sospechados (Lundberg *et al.* 2010). Excepto los peces de agua dulce, sin embargo, los moluscos del Mioceno “Lago Pebas” fueron sometidos a una radiación importante que está siendo documentada (*e. g.* Wesselingh 1993).

El refugio del Pleistoceno y el modelo de divergencia alopatrica (*e.g.* Prance 1982) es probablemente la más conocida y a menudo el mecanismo invocado para explicar la riqueza de la diversidad biológica en Suramérica. Sin embargo, la teoría del refugio del Pleistoceno es difícil de aplicar a una amplia gama de especies de peces de agua dulce (Weitzman & Weitzman 1982), y, dado el record temporal más antiguo de la diversificación, el modelo podría aplicarse solo a los eventos cladogenéticos más terminales dentro de la mayoría de los peces neotropicales. Fenómenos mucho más antiguos que el Pleistoceno deben tenerse en cuenta en la búsqueda de pistas sobre las causas de la diversificación evolutiva y biogeografía de los peces (Lundberg *et al.* 2010). Para todos, sin embargo, una primera pregunta esencial es ¿qué clados de peces estuvieron presentes durante los últimos ~ 90 millones de años? (Lundberg *et al.* 1998).

Curiosamente, cuanto más se descubre en el registro fósil y cuanto más se resuelven las relaciones filogenéticas de los peces, mucho más antiguas son nuestras estimaciones obtenidas del origen “táxico” (*taxic*) (Lundberg 1998, Gayet & Meunier 1998, M. C. Malabarba 1998, Arratia & Cione 1996). Sabemos que a finales del Cretáceo algunos grupos familiares neotropicales se habían originado y diferenciado (*e. g.* Lepidosirenidae, algunos Characiformes y Siluriformes, Osteoglossiformes como

Arapaima). Es razonable esperar que se produjera una cierta diversificación de clados neotropicales de mayor categoría, como órdenes de Otophysi antes de la separación completa de África y América del Sur. Los acontecimientos más profundos de diversificación de muchas de las jerarquías taxonómicas más grandes de peces neotropicales probablemente ocurrió antes que nuestra historia de los ríos comenzara en detalle, y desde luego mucho antes de los últimos episodios del levantamiento andino y la organización del patrón de drenaje moderno. Reconstruir la historia anterior de los ríos será una tarea de enormes proporciones (*e. g.* Lundberg 1993).

Aunque pocos en número, los peces fósiles del Paleoceno a través del Oligoceno indican claramente que la evolución de una amplia variedad de peces neotropicales modernos ya estaba en marcha en el Terciario temprano. Fósiles del Paleógeno de bagres Pimelodidae y Callichthyidae, Characiformes (Cheirodontinae, Curimatidae), y Percichthyidae son fácilmente asignados a taxones modernos a nivel genérico. Así, la historia del Cenozoico tardío y Cretácico temprano de los hábitats acuáticos debe ser muy relevante para entender la diversificación de algunos clados de peces modernos. Durante este tiempo, la extensa regresión marina fue acompañada por la propagación de las aguas continentales, y la evolución de los Andes proveyeron el paisaje de los sistemas de ríos muy grandes en la cuenca de ante país, *i. e.* el flujo norte “Paleo-Orinoco-Amazonas” y el Paraná fluyendo hacia el sur. El crecimiento y el levantamiento de los Andes a principios del Terciario habrían proporcionado oportunidades de vicarianza cis-trans-intraandina, así como el desarrollo de nuevos hábitats de alto gradiente en las tierras altas.

Quizás algunos de los clados marinos derivados de los peces de agua dulce neotropical, como las rayas (Potamotrygonidae) o corvinas (Sciaenidae), se establecieron durante estas fases de transgresión-regresión, pero será difícil decir cuáles son las edades de estos clados sin mejores puntos de referencia (Lundberg *et al.* 1998).

Durante el Mioceno una gran diversidad de pequeños clados clasificaron como géneros, grupos de especies, e incluso algunas especies de peces neotropicales modernos aparecen en el registro fósil (Lundberg 1998). La colocación de muchos de estos dentro de sus marcos filogenéticos permite la inferencia de la diversidad de peces mucho mayor en ese momento, pero todavía no se conoce directamente en el registro fósil. A finales del Mioceno, por lo tanto, la fauna de peces neotropicales fue esencialmente moderna a través de todos los ámbitos taxonómicos y ecológicos. Así, el Paleógeno tardío a través del Mioceno cambia el paisaje neotropical y el drenaje pudo haber sido uno de los más importantes influyentes en la diversificación de los peces. Fue durante este intervalo en la cuenca del “antepaís” (*foreland*) que hábitats lacustres fueron cada vez más extensos. Incursiones marinas desde el norte y el sur penetraron lejos al interior del continente, causando flujos de hábitats fluviales y lacustres (Lundberg *et al.* 1998).

Un caso más discreto de vicarianza impulsado tectónicamente tuvo lugar entre mediados y finales del Mioceno con el levantamiento de los Andes Orientales de Colombia y la Cordillera Costera del Caribe. Esto fue de gran importancia biogeográfica, ya que se forman nuevas divisorias que separan las cuencas del Magdalena y Maracaibo del Orinoco y de una y de otra. Los nuevos sistemas de drenaje con especies endémicas que probablemente se originaron después del vicariante aislamiento. Importante también es la extirpación de ambas regiones del Magdalena y Maracaibo de peces que siguen viviendo en el Amazonas o en el Orinoco (Lundberg 1997). Otros casos de extirpación de peces neotropicales de las zonas periféricas tropicales, núcleo de las tierras bajas de América del Sur se encuentran en Argentina (Arratia & Cione 1996), Chile (Rubilar 1994), y la cuenca intermontana de Ecuador (Roberts 1975).

Hoy en día ningún *Phractocephalus* vive al oeste o al norte de los Andes o serranías costeras venezolanas. La importancia biogeográfica de *Phractocephalus* del Mioceno superior en el sitio Urumaco al norte de Venezuela, fue discutida por Lundberg *et al.* (1988) y posteriores autores (Aguilera 1994; Lundberg 1997, 1998, Sánchez-Villagra *et al.* 2003). El reconocimiento de †*Phractocephalus nassi* (Lundberg & Aguilera 2003), de Urumaco como especie nueva, no altera la conclusión obvia de que este bagre cajaro o de cola roja marca una conexión antigua grande de agua dulce entre la región costera del Caribe y el sistema del Orinoco (Lundberg & Aguilera 2003). Estos dos últimos autores confirman que otros fósiles de Urumaco muestran la misma relación biogeográfica: las tortugas matamata (*Chelus*), delfines de agua dulce Iniidae, los cocodrilos (*Caimán*), corvinas de agua dulce (*Plagioscion*), doradidos indeterminados, loricáridos, pimelodidos y carácidos Serrasalminae.

Las relaciones filogenéticas de las actuales y múltiples especies endémicas de peces de agua dulce o géneros de la cuenca de Maracaibo también corroboran una relación anterior con el Orinoco y más ampliamente con el Amazonas y el sistema del Magdalena. Ejemplos de estos son entre los Pimelodidae: *Perrunichthys perruno*, género hermano de *Leiarius* del Orinoco-Guayana-Amazonas; *Platysilurus malarmo* y *Cheirocerus abuelo*, pertenecientes a géneros monofiléticos con especies en el Orinoco, Amazonas y las Guayanas; y *Megalonema psammium*, *Sorubim cuspicaudatus*, que pertenecen a géneros con especies en el Orinoco, Amazonas, las Guayanas, Magdalena y Paraná (Lundberg *et al.* 2010).

Cerca del final del Mioceno (~8 Ma), el conjunto del actual flujo oeste a este de los sistemas Amazonas y Orinoco dio lugar a dos grandes fusiones bióticas del oeste-este, y al presuntamente enriquecimiento fáunico. Los resultados de estas fusiones no han sido examinados en detalle hasta donde se sabe, pero el establecimiento de simpatria entre las especies relativamente cercanas en clados de peces de las tierras bajas es una expectativa y estos patrones se han notado (*e. g.* Mago-Leccia *et al.* 1985, Vari 1988, Reis 1998).

Los peces modernos del Lago Titicaca son poco informativos sobre las relaciones biogeográficas de la biota. Estos son el enigmático género endémico *Orestias* (Cyprinodontinae) y los generalizados bagres andinos *Trichomycterus*. Aunque parezca increíble el grupo hermano de *Orestias* es un clado lejano del hemisferio norte (Parenti 1984c, Costa 1997). La historia biogeográfica de *Orestias* es oscura, pero presumiblemente evolucionaron a partir aproximadamente de un grupo ancestral de las tierras bajas adyacentes. En el actual marco tectónico de propagación hacia el este del frente de acometida de los Andes, es posible que un grupo ancestral de tierras bajas fuera elevado con la formación de la cuenca del Altiplano.

Una conclusión importante es que los eventos históricos del Plioceno y Pleistoceno temprano del continente suramericano no tienen nada que ver con la creación de la mayor diversidad taxonómica de especies neotropicales. Como señaló Weitzman & Weitzman (1982) y Lundberg *et al.* (1998), la teoría de los refugios del Pleistoceno, aparentemente tiene poco que ver con los peces de agua dulce, incluso en pequeña escala. Sin embargo, después de alguna vicarianza o dispersión del Cenozoico tardío, divergencia alopatrica y especiación de las especies neotropicales comenzó y continúa probablemente (Lundberg *et al.* 1998). Ejemplos que son claros: el aislamiento de los ríos por el alto nivel del mar durante el Pleistoceno (Weitzman *et al.* 1988); captura de la corriente o dispersión basada por habitación de los peces de los sistemas de drenajes nuevos en el emergente istmo de Panamá (Bussing 1985) y vertientes del Caribe y Pacífico del norte de Suramérica (Lundberg *et al.* 1998).

La región Neotropical exhibe un patrón biogeográfico complejo, y varias hipótesis basadas en diferentes procesos han sido propuestas para explicar el origen de la riqueza de especies tropicales y los patrones de distribución en Suramérica. Según Hubert & Renno (2006), estos incluyen la hipótesis de gradiente (gradiente escarpado del medio ambiente: Endler (1977, 1982); la hipótesis paleográfica (cambios geológicos resultantes de la dinámica de antepaís andina durante el Terciario: Räsänen *et al.* (1990, 1992, Patton *et al.* 1994, Hoorn *et al.* 1995, Patton & Da Silva (1998); la hipótesis de río (la fragmentación de la biota terrestre con posterioridad al establecimiento definitivo de la cuenca del Amazonas durante el Terciario tardío: Wallace (1852), Patton *et al.* (1994), Bates *et al.* (1998), Hall & Harvey (2002); la hipótesis de la perturbación-vicarianza (enfriamiento climático que resulta en un hábitat ecológicamente inadecuado: Colinvaux (1987, 1993), Colinvaux *et al.* (1996); la hipótesis de los refugios (las fluctuaciones climatológicas del Pleistoceno que conduce a fragmentaciones alternativas y coalescencias del ecosistema forestal: Haffer (1969, 1997), Prance (1982, Whitemore & Prance (1987); la hipótesis de río-refugio (refugios de mejora de la diferenciación alopatrica a través de los ríos: Ayres & Clutton-Brock (1992), Haffer (1997); y la hipótesis de museo (especies originarias de la diferenciación alopatrica en los bosques de montaña estables durante

el “nivel marino alto” (marine highstand) y acumulación más tarde por dispersión en las tierras bajas, que actúan como “museos”: Fjeldså (1994), Roy *et al.* (1997), Nores (1999). A pesar de que surjan de diferentes campos de la biogeografía y la participación de diferentes procesos a escalas de espacio y tiempo Bush (1994), Haffer (1997), Tuomisto & Ruokolainen (1997), Bates *et al.* (1998), Nores (1999), Racheli & Racheli (2004 para una revisión), todos los autores anteriores reconocen algunas concordancias entre conocidos acontecimientos geológicos y climáticos y los patrones de distribución (Hubert & Renno 2006).

Hasta el momento, la biogeografía amazónica ha sido intensamente dirigida a los animales terrestres (*vide* Hall & Harvey 2002 para una revisión). Máxima que probablemente se puede aplicar para el resto del norte suramericano, si es que nos es válida para toda Suramérica. Sin embargo, el reconocimiento de patrones biogeográficos similares para biotas terrestres y de agua dulce es de gran importancia para dilucidar en qué medida los acontecimientos paleogeográficos que han tenido lugar en el continente Suramericano han causado la diversidad existente (Hubert & Reno 2006). Los afluentes del valle del Amazonas tienen una historia compleja e incluye varias áreas de endemismo, según lo expuesto por Vari y Weitzman (1990).

Superposiciones en lugares de las áreas de endemismo entre biotas terrestres y de agua dulce han sido descritas para la Amazonia en la distribución de peces y vertebrados terrestres, como por ejemplo el endemismo de varios grupos de vertebrados terrestres (aves, anuros, lagartos) y de especies de Characiformes en el alto Amazonas, igualmente en otras áreas de endemismo de la Amazonia similares para vertebrados terrestres y peces. Para una revisión véase Hubert & Reno (2006). Las comunidades de peces mostraron que las cuencas costeras de Guayana se diferencian de los afluentes cercanos del interior y más estrechamente relacionados con las cuencas orientales del valle del Amazonas y del Orinoco.

Las áreas Paraguay-Paraná (I), Atrato-Maracaibo (IV) y San Juan (V) también albergan un alto número de especies endémicas y pocas especies que comparten con otras áreas, lo que sugiere división de zona antigua, de acuerdo con anteriores estudios biogeográficos (Hubert & Reno 2006).

El alto Amazonas alberga pocas especies compartidas con las otras áreas de la cuenca del Amazonas, que a su vez sugiere que las biotas acuáticas fueron moldeadas más por una diferenciación este-oeste y una sur-norte en vertebrados terrestres (Hall & Harvey 2002). Esto se relacionó al hecho de que el establecimiento del curso inferior del Amazonas no afectó biotas terrestres y de agua dulce del mismo modo, proporcionando una capacidad limitada de dispersión para la primera al tiempo que mejora la dispersión para la última.

Incursiones marinas y refugios de agua dulce. Constituyen algunos de los importantes acontecimientos que dieron forma a la biota amazónica (Bates *et al.*, 1998, Lovejoy *et al.* 1998, Nores 1999, 2004, Hall & Harvey 2002, Boeger & Kritsky 2003, Donato *et al.* 2003). El último acontecimiento de una gran incursión del mar, antes del establecimiento definitivo de la Amazonia, fue fechado con anterioridad a 15 y 10 Ma (Hubert & Renno 2006) y que se ha postulado producir un nivel marino de 150 m de altura (*e.g.* Haq *et al.* 1987, Hoorn 1996). Al menos un mar continental, el Paraná se formó en Argentina (Marshall & Lundberg 1996). Evidencia de agua dulce se registró en la parte alta del Amazonas *ca.* 11 Ma (Hoorn 1994, Potter 1994, Wesselingh *et al.* 2002) en la ubicación hipotética del lago de Pebas (Lundberg *et al.* 1998). En este momento, la dirección de las corrientes en el valle del Magdalena cambiaron hacia el oeste en relación a una etapa de levantamiento del noroeste de los Andes, y este nuevo alcance fue lo suficientemente alto como para aislar a la cuenca del Magdalena (Hoorn *et al.* 1995).

Los niveles de endemismo en las 11 áreas de endemismo descritas por Hubert y Reno (2006) sugieren que el alto nivel marino de 100-m ocurrido ~ 5 Ma influyó profundamente en la distribución de las especies de peces. Trabajos previos han hecho enfatizado este tipo de relaciones entre endemismo y la tierra emergida durante el Terciario tardío para biotas terrestres (*e. g.* Nores 1999, 2004; Hall & Harvey 2002). Fjeldså (1994) y Roy *et al.* (1997) postularon que la evolución de los ecosistemas tropicales podría ser impulsada por un proceso dinámico de diferenciación local de las tierras emergidas durante las incursiones marinas y la acumulación más tarde en las tierras bajas durante las etapas bajas del nivel del mar. Siguiendo esta hipótesis, las tierras bajas tropicales actúan como “museos” donde un gran número de especies se acumulan (*hipótesis museo*: Nores 1999).

Esta hipótesis identifica las incursiones marinas como los mayores eventos vicariantes que promueven la divergencia, y dos predicciones podrían ser esperadas para obligar a peces de agua dulce siguiendo esta hipótesis: (1) altos niveles de endemismo en las áreas de endemismo situadas en los terrenos emergidos del Mioceno, y (2) alto número de especies en las tierras bajas que contrastan con un bajo nivel de endemismo.

Hubert y Reno (2006) observan que las áreas de endemismo alojadas en tierra emergente durante la incursión del Mioceno tardío (Paraná-Paraguay, São Francisco, alto Amazonas, Parnaíba, Guayana, Tocantins-Xingú, Orinoco-alto río Negro, Atrato-Maracaibo y San Juan) albergaban más alto nivel de endemismo que las áreas ubicadas en las tierras bajas (bajo Amazonas, Maranhão). Este resultado contrasta con el elevado número de especies observadas en la baja Amazonia. A pesar de las evidencias geológicas de la incursión del Mioceno es escasa para el continente suramericano en este momento, resultados que estuvieron de acuerdo con

observaciones anteriores que apoyan la hipótesis de museo (*vide* Nores 1999 para una revisión).

La hipótesis museo predice que refugios de agua dulce ocurrieron durante las incursiones marinas del Mioceno, y la distribución de las 11 áreas de endemismo permite a Hubert y Reno (2006) postular la existencia por lo menos de ocho refugios de agua dulce relacionados en parte a la incursión marina del Mioceno. I: Noroeste de los Andes; II: Paraná-Paraguay; III: São Francisco; IV: Parnaíba; V: alto Amazonas; VI: Guayana; VII: Tocantins-Xingú; VIII: Orinoco.

El refugio I está asociado con las áreas de endemismo Atrato-Maracaibo y San Juan. El refugio V es la hipótesis de agua dulce en el alto Amazonas, ya que se aisló de los ríos Orinoco y Paraná cerca de 8 Ma, y aún más aislado de las otras partes del Amazonas a 5 Ma. Los refugios VI y VIII se postularon en el escudo de Guayanas, ya que el Orinoco y Guayana constituían dos áreas distintas de endemismo apoyado en un gran número de especies endémicas y fueron físicamente aisladas durante las incursiones marinas del Mioceno. Finalmente, se postulan cuatro refugios (II, III, IV y VII) de agua dulce para el escudo Brasileño, de acuerdo a una inequívoca de cuatro las áreas de endemismo en la parte emergida del escudo entre 5 y 4 Ma. El área de endemismo Paraná-Paraguay la hipotetizan para albergar un refugio distinto, ya que evidencia geológica arguye a favor de una diversificación del río Paraná-Paraguay, que precede al alto nivel marino del Mioceno (Lundberg *et al.* 1998). Estudios filogenéticos previos argumentan que el área de endemismo de São Francisco ya estaba aislada de las áreas de endemismo Tocantins-Xingú y Parnaíba a 5 Ma (Costa 2003, Montoya-Burgos 2003), lo que sugiere la existencia de distintos refugios en cada área (Hubert & Reno 2006: refugios III, IV, VII).

Las observaciones de distribución geográfica congruente (CGD: *Congruent Geographic Distribution*) apoyadas en trabajos previos centrados en patrones de distribución o filogenética, que un cambio de sur-norte en la distribución de las especies o diversidad genética puede ser atribuido al canal principal del río Amazonas actuando como una barrera física a la dispersión – hipótesis de barrera de río de Wallace (1852), y demás referencias citadas por Hubert y Reno (2006).

Paleoarcos y llanuras inundables. La tectónica andina durante el Terciario tardío promovió el levantamiento de varios arcos, y los datos geológicos han demostrado su control sobre las perturbaciones fluviales en la Amazonia occidental (hipótesis paleogeográficas de: Räsänen *et al.* 1987, 1990, 1992, Hoorn *et al.* 1995, Irion *et al.* 1995). Hubert y Reno (2006) mencionan los paleoarcos (Purús, Caravari, Vaupés, Iquitos-Florencia, Fitzcaraldo, Michicola), y las posibles rutas de dispersión (São Francisco-Paraguay, Madeira-Paraná, Tapajós-Paraná, Rupununi, Trombetas-Esequibo, Casiquiare). Estos paleoarcos se hipotetizan ser responsables de la divisoria

Orinoco-Amazonas (arco Vaupés), divisoria Paraná-Amazonas (arco Michicola), y el establecimiento definitivo del oeste de la Amazonia (revisado por Lundberg *et al.* 1998).

Los paleoarcos contribuyeron a formar comunidades amazónicas de peces. La delimitación de la zona de endemismo del alto Amazonas sugiere que los arcos Vaupés y Michicola mejoraron la diferenciación alopátrica en el oeste de América del Sur, que fue más influenciada por las incursiones marinas (Hubert & Reno 2006). Además, varios arcos en el alto Amazonas siguieron promoviendo divergencias alopátricas, como lo ilustra la diferenciación bien soportada del clado Putumayo + Caquetá del clado Ucayali + Marañón + Solimões + Juruá relacionado con el arco Iquitos-Florencia y del clado Guaporé + Mamoré + Madre de Dios + Beni separado del clado del Ucayali por el arco Fitzcaraldo y del bajo Madera por los arcos Purús y Caravari.

A pesar de que los arco de Fitzcaraldo, Purús y Caravari estuvieron relacionados con la gran diferenciación del río Purús, la influencia del arco Purús en la diferenciación del alto Amazonas de la zona baja de endemismo del Amazonas es más ambigua, ya que las incursiones marinas concomitantemente aumentan la diferenciación del alto Amazonas. Sin embargo, a pesar de una conexión continua entre el Solimões y el bajo Amazonas, la gran diferenciación de fauna de Characiformes de cada lado del arco como se revela por el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE: *Parsimony Analysis of Endemism*) parece confirmar su papel en la conformación de la presente estructura biogeográfica (Hubert & Reno 2006).

Múltiples conexiones históricas entre áreas. Trabajo paleontológico y biogeográfico sugiere que la diversificación de los peces hasta el nivel de las especies modernas son anteriores al Pleistoceno (Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988, 1989a-b, Vari & Weitzman 1990) y pone de relieve el hecho de que la fauna de peces de Suramérica fue esencialmente moderna a través de un amplio rango taxonómico y ecológico durante el Mioceno tardío (25-5,2 Ma) (Gayet & Meunier 1998, Lundberg *et al.* 1998, Malabarba 1998). Según Lundberg *et al.* (1998), gran parte de la diversidad de peces de agua dulce puede ser el resultado de cambios paleohidrológicos que promovió la dispersión seguida por divergencia alopátrica, y esta teoría se formalizó aún más como la hipótesis hidrogeológica (Montoya-Burgos 2003). El alto apoyo estadístico para un encaje del alto Negro con el Orinoco argumentada por el alto

intercambio de especies entre estos ríos. Este resultado es consistente con grandes intercambios faunísticos entre el Orinoco y el Negro a través de la ruta de dispersión Casiquiare, como fue previamente discutido por Lovejoy & De Araujo (2000). Sin embargo, la fuerte diferencia ictiológica entre el alto río Negro y el Amazonas sugiere un evento reciente de captura de cabecera entre los dos ríos. Hubert y Reno (2006),

analizan ampliamente las múltiples rutas de dispersión íctica entre las diferentes cuencas hidrográficas de Suramérica

Regresiones marinas y la dinámica del antepaís andino entre los 10 y 8 Ma están asociadas con el establecimiento definitivo de la cuenca del Amazonas. El Paraná-Paraguay se separó del proto-Amazonas alrededor de 10 Ma (Hubert & Reno 2006), pero no hay evidencia de eventos de captura de agua dulce en la cabecera del sistema del Paraná por parte del Amazonas que ocurrieran dentro de los últimos 10 millones de años (Räsänen *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998). La separación del Orinoco se produjo con el arco del Vaupés entre 8 y 5 Ma (Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995). La ruptura final del río Amazonas hacia su moderno curso se produjo con el levantamiento final de la Cordillera Central andina (Gregory-Wodzicky 2000), relacionado con la subida del Arco de Purús (Lundberg *et al.* 1998). Al mismo tiempo, el levantamiento final del noroeste de los Andes llevó al establecimiento del lago de Maracaibo (Hoorn 1993, Hoorn *et al.* 1995). Evidencias de las fluctuaciones del nivel del mar proporcionan una estimación de la “altura marina” de unos 100 m alrededor de 5 Ma con una duración de c. 800.000 años (Haq *et al.* 1987, Nores 1999, 2004, Hubert & Renno 2006 para una revisión). El alto Amazonas fue aislado de los ríos Orinoco y Paraná, ubicados en los escudos de Guayana y Brasil (Irion *et al.* 1995, Nores 1999). Después de las regresiones marinas, la dinámica del antepaís andino condujo a la fragmentación del alto Amazonas, con varios arcos de formación y el establecimiento definitivo de los principales afluentes durante los últimos 4 millones de años (Räsänen *et al.* 1987, 1990, 1992, Hoorn *et al.* 1995).

Diversificación de los peces de agua dulce en la historia de los ríos del noroeste de Suramérica

Los planteamientos más completos sobre la diversificación de los peces epicontinentales del norte de Suramérica (cuencas transandinas) han sido los de Eigenmann (1906, 1912a-b, 1920a-d, 1921a-b, 1922), Myers (1947), Géry (1969). Roberts (1972) propone que la extrema diversidad morfológica existente en los peces de la Amazonia puede ser producto de solo unos millones de años de evolución a partir de un grupo ancestral de 200 a 300 especies “*fundadoras*” provenientes de los escudos de Brasil y Guayanas (Weitzman & Weitzman 1982, Lundberg *et al.* 1986, Cala 1990, Lundberg & Chernoff 1992, Albert *et al.* 2006). Lundberg y Chernoff (1992) demuestran que las faunas de peces del norte de Suramérica son muy antiguas y no de solo unos millones de años como lo describió Roberts (1972).

Eigenmann (1922), resalta la existencia de muchos más grupos de peces en el oeste húmedo del norte suramericano, y en la parte norte de las cuencas de los ríos Magdalena y Sinú, mientras que desde el sur del Ecuador, pero particularmente

del Perú hacia el sur, donde prevalecen condiciones más séricas, los peces de agua dulce de todos los grupos van desapareciendo rápidamente. Simpson (*e.g.*1975), en su síntesis del levantamiento de los Andes, menciona que pudo haber sido que las corrientes relativamente cortas y más o menos caudalosas del occidente de la Cordillera Central de los Andes, repetidamente se hayan secado debido a condiciones alternas húmedas y secas durante el Pleistoceno; lo cual habría eliminado parte de la ictiofauna de dichas corrientes.

En general, los principales drenajes en Suramérica se desarrollaron después de su separación de África. Existe un consenso general en que la diversificación de los peces neotropicales de agua dulce ocurrió antes de esta separación (Bussing 1985, Lundberg 1993, Buckup 1998, Gayet *et al.* 2003, Filleul & Maisey 2004), y son esencialmente una composición moderna (Weitzman & Weitzman 1982, Lundberg 1998), que consta de sólo unos pocos grupos básicos.

La evolución del principal eje de drenaje neotropical (cuencas Orinoco y Amazonas) fue fuertemente restringida por varias estructuras geológicas prominentes como la Plataforma Sudamericana, escudos Guyanés y Brasileño, centro y norte de los Andes, foreland subandino, Centroamérica y Suramérica. La formación de la fauna de peces de agua dulce neotropical moderna también fue influenciada por el clima global y los cambios eustáticos del nivel del mar (desde el invernadero del Cretáceo superior y del Cenozoico temprano hasta la glaciación del Neógeno tardío), y por la tectónica global y regional (por ejemplo, el Cretáceo inferior, Paleógeno Incaico y Neógeno Quechua 1-4 etapas de orogenias). Por último, el paisaje regional y las características ecológicas, como la altitud, el gradiente del arroyo, la lluvia, la temperatura, la cubierta forestal y la química del agua también afectan la diversidad de las comunidades locales.

La densidad de drenaje en la mayor parte del continente suramericano es muy alta, con una inmensa diversidad de peces de cuerpo pequeño que habitan en los arroyos de tierra firme y en los pequeños ríos que cubren el 98% del paisaje. Los tributarios de las corrientes de agua de tierra-firme suelen aislarse entre sí a través de cuencas de baja altura, lo que reduce el flujo de genes entre las poblaciones y contribuye a altos niveles de endemismo en toda la cuenca.

La fauna de peces de agua dulce neotropical rica en especies evolucionó durante más de 100 x 10⁶ años, bajo la influencia de numerosos cambios geológicos y climáticos, involucrando la formación y evolución de las cuencas hidrogeográficas y otras formaciones de paisaje a gran escala, así como en condiciones tropicales húmedas que prevalecieron a lo largo de este largo intervalo (Albert & Reis 2011). Los peces de agua dulce están restringidos por su fisiología a los ríos y lagos, y generalmente poseen capacidad limitada para dispersarse a través de barreras terrestres o marinas

(Albert & Carvalho 2011). Como resultado, a menudo hay una estrecha coincidencia entre la historia evolutiva de las cuencas fluviales y los linajes de peces que los habitan.

La comprensión de las causas de la riqueza de especies requiere un conocimiento detallado a nivel de especies de las distribuciones geográficas y las relaciones filogenéticas. Para los peces de agua dulce esta información biológica debe ser interpretada en el contexto de las historias geológicas y geográficas de las cuencas hidrográficas. Muchos patrones de biodiversidad y biogeografía en la fauna de peces de agua dulce neotropical son universales, por ejemplo, gradientes latitudinales y altitudinales de las especies, relaciones entre especies y áreas y descarga entre especies y río, típico de los taxones continentales, por ejemplo, núcleo vis disposición periférica de la riqueza de especies y endemismo, respectivamente, o distintos para los peces (*e.g.* linajes generalmente limitados a cuencas individuales, máxima diversidad en las elevaciones más bajas). Sin embargo, otros patrones emergen de la historia geográfica única de la región, por ejemplo la Amazonia occidental como el área de mayor diversidad. La riqueza de especies y el endemismo son espacialmente heterogéneos, con mayor riqueza de especies en el núcleo Amazonas-Orinoco-Guyana, y el endemismo de especies más alto en la Periferia continental (Albert *et al.* 2011, en Reis *et al.* 2016).

La relación especie-área es más pronunciada en las cuencas de drenaje del núcleo Amazonas-Orinoco-Guyana que en la periferia continental, lo que indica una mayor diversificación dentro de la cuenca en el núcleo y una mayor influencia de los límites de la cuenca en las acumulaciones de especies en la Periferia. La mayoría de las especies tienen rangos geográficos pequeños, con más de la mitad restringidas a una única ecorregión, y hay una alta diversidad gamma de cambio de especies en todo el paisaje. Estos patrones resultan tanto de la limitación de la dispersión en relación con los eventos históricos (aislamiento a través de los límites de la cuenca) y (*i.e.* el hábitat) de filtrado del medio ambiente.

La investigación en aguas tropicales presenta algunos problemas especiales. Por ejemplo, a menudo es muy difícil determinar las edades de los peces y las tasas de crecimiento en las aguas ecuatoriales donde las estaciones están mal definidas, ya que el pez puede carecer de controles estacionales en el crecimiento. En los peces de agua templada, sin embargo, los ciclos de crecimiento aparecen como anillos anuales en las escamas y estructuras esqueléticas (huesos, rayos de aleta, otolitos). Además, las estaciones de desove más extendidas en muchos peces tropicales dificultan el rastreo de las tasas de crecimiento a partir de las progresiones de los modos de frecuencia de talla. La naturaleza multiespecífica de los recursos ícticos en aguas tropicales también complica la investigación, porque muchas de las especies de peces que viven juntas se parecen mucho y pueden ser muy difíciles de distinguir.

La fauna de peces neotropicales de agua dulce es la más diversificada y rica del mundo, que comprende el mayor número de géneros y especies, con cerca de 6.000 de las cercanas 13.000 especies de agua dulce del mundo. En CLOFFSCA se reporta 4.475 el número exacto de especies válidas y 1.550 especies sin describir según diferentes especialistas, clasificadas en 71 familias (Reis *et al.* 2003: 2-3); un poco menor al número tradicional estimado de más de 8.000 especies de peces de agua dulce para el Neotrópico (Schaefer 1998: 377), y 5.000 de estas para Suramérica (Schaefer 1998: 378). Aún hoy finales de 2017, aún se sostiene el cálculo de unas 2.000 y tantas de estas especies se encuentran en Colombia (Cala 1987, 2001), clasificadas en 14 órdenes y 47 familias. La ictiofauna suramericana series Otophysi (Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes), del superorden Ostariophysi, no sólo es más rica que la de cualquier otro continente, especialmente Characiformes y Siluriformes evolucionaron por espectaculares radiaciones adaptativas iniciadas durante largo aislamiento de Suramérica durante el Terciario. Las cuatro familias de peces suramericanos no Ostariophysi son: Lepidosirenidae (Amazonas y África), Osteoglossidae (Amazonas, Orinoco, África, Australia y Asia), Polycentridae (África occidental y nordeste de Suramérica) y Percichthyidae (percas de la región Austral: Chile y Argentina y sur de Australia).

Arapaima, *Heterotis* de la subfamilia Heterotidinae, y sus relativos de la familia Osteoglossinae, son a menudo mencionados en discusiones sobre los patrones de distribución y vicarianza de Gondwana (Nelson 1969, Greenwood 1973, Patterson 1981). Otros miembros vivientes de la familia son los géneros *Osteoglossum* con dos especies en aguas dulces de Suramérica, *Scleropages* con dos especies en aguas dulces a salobres en el norte de Australia y sureste asiático y *Pantodon* con una especie de agua dulce en África occidental. La evidencia resumida en Lauder y Liem (1983), que los Osteoglossinae y *Pantodon* forman un clado monofilético, y que Notopteridae y Mormyridae forman también un *clado* monofilético, fue confirmada por Li y Wilson (1996), y aceptada por Nelson (2006). Así, *Arapaima gigas* del Amazonas y *Heterotis niloticus* del occidente de África constituyen la subfamilia Heterotidinae; *Osteoglossum bicirrhosum*, *O. ferreirai* de la Amazonia-Orinoquia, *Scleropages* spp., en el norte de Australia, Nueva Guinea y sureste de Asia y *Pantodon buchholzi*, conforman la subfamilia Osteoglossinae.

En Otophysi, posiblemente los primeros fósiles van hasta el Cretáceo temprano, algunos marinos incluyen †*Chamoides*, †*Clupavus*, †*Lusitanichthys*, †*Salminops* y †*Satanichthys* (Patterson 1984a-b, Filleul & Maisey 2004). Fink y Fink (1981, 1996) dieron fuertes evidencias morfológicas para las relaciones filogenéticas de los Otophysi, incluyendo los órdenes Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes y Gymnotiformes. Sus resultados muestran que los *Chanooides* fósiles son los hermanos de todos los restantes Otophysi (los Cypriniphysi), siendo los Cypriniformes el

taxón hermano primitivo de los restantes tres grupos (los Characiphysi), y los Characiformes hermanos del clado (Siluriphysi) de los Siluriformes y su grupo hermano los Gymnotiformes. Dimmick y Larson (1996) dieron gran soporte a esta hipótesis filogenética. Además, Dimmick y Larson también discuten las implicaciones biogeográficas de las anteriores relaciones postuladas. Briggs (2005) presenta un análisis biogeográfico alternativo, donde los Siluriformes son considerados hermanos del clado Characiformes y Gymnotiformes. Los 4 órdenes de Otophysi, comprenden alrededor de 1.068 géneros y 7.894 especies, clasificados en 64 familias.

Otophysi son el grupo dominante de peces de agua dulce de Suramérica. Los Characiformes con 14 familias; los Siluriformes con 15 familias y los Gymnotiformes con 5 familias, son los grupos dominantes de peces primarios obligados de agua dulce en Suramérica, que por su alto endemismo pueden constituir grupos de elección para estudios de biogeografía histórica de peces de agua dulce suramericanos. De interés particular es el fósil del Brasil †*Santanichthys* del Cretáceo temprano, que es considerado, con reservación, ser el más viejo de los Characiformes y Otophysi, y fue probablemente tanto marino como de aguas salobres (Filleu & Maisey 2004). El record fósil de Siluriformes suramericanos se extiende del Cretáceo tardío al Paleoceno con la extinta familia †*Andinichthyidae*, con †*Andinichthys*, †*Incaichthys* y †*Hoffstetterichthys* del Cretáceo tardío de Bolivia (Gayet & Meunier 2003). La mayoría de los linajes de este orden exhiben un alto nivel de endemismo (Ortí & Meyer 1997, Calcagnotto *et al.* 2005 (Hubert *et al.* 2005a-b), y por tanto, constituyen un modelo de elección para el estudio de la biogeografía histórica de los peces de agua dulce suramericanos.

Así las cosas, la investigación en aguas tropicales presenta algunos problemas especiales. Por ejemplo, a menudo es muy difícil determinar las edades de los peces y las tasas de crecimiento en las aguas ecuatoriales donde las estaciones están mal definidas, ya que el pez puede carecer de controles estacionales en el crecimiento. En los peces de agua templada, sin embargo, los ciclos de crecimiento aparecen como anillos anuales en las escamas y estructuras esqueléticas (huesos, rayos de aleta, otolitos). Además, las estaciones de desove más extendidas en muchos peces tropicales dificultan el rastreo de las tasas de crecimiento a partir de las progresiones de los modos de frecuencia de talla. La naturaleza multispecífica de los recursos pesqueros en aguas tropicales también complica la investigación, porque muchas de las especies de peces que viven juntas se parecen mucho y pueden ser muy difíciles de distinguir.

Referente a la vertiente occidental del norte de Suramérica, Weitzman & Weitzman (1982) mencionan un problema en la generalización de la hipótesis según la cual la evolución de éstos peces tuvo lugar en el Terciario inferior, puesto que la vertiente occidental de los Andes carece de muchos de los géneros y aún de algunas de las

familias de peces encontrados en el flanco oriental (Eigenmann & Eigenmann 1921, 1922). Ellos concluyen que por lo menos algunos de estos grupos se habrían dispersado en esta área simultáneamente con el levantamiento de los Andes durante el Terciario.

Composición filogenética de la ictiofauna neotropical

Está dominada por peces que tienen una asociación relativamente antigua con los hábitats de agua dulce, *i. e.* los Characiformes y Siluriformes. La distribución geográfica de estos taxones en agua dulce, tanto de Suramérica y África (y de otros continentes, en el caso de los Siluriformes), sugiere que su diversificación inicial se produjo antes de la separación de Gondwana en el Cretáceo -verdaderos (primarios) peces de agua dulce resultan más significativos en zoogeografía que invertebrados de agua dulce. Ellos no son capaces de cruzar barreras de agua salada, y la aparición de peces de agua dulce primarios relacionados con masas de tierra separadas demuestra una antigua conexión continental. Sin embargo, grandes cuencas como el Amazonas, Orinoco y Magdalena son también hogar de un grupo muy diverso de agua dulce representantes de peces predominantemente de linajes marinos, como rayas de la familia Potamotrygonidae, peces aguja de la familia Belontiidae, anchoas o Clupeidae (*e. g.* Roberts 1972, Goulding 1980). Según Lovejoy *et al.* (2006), estas especies o grupos de agua dulce, con base en datos biogeográficos disponibles, filogenéticos y/o taxonómicos, parecen haber entrado más recientemente en el continente suramericano (desde el aislamiento del continente por la apertura del Atlántico en el Cretáceo). Sin embargo, la mayoría de los peces del Neógeno fueron estrictamente habitantes de agua dulce con poca o ninguna tolerancia para condiciones de agua salobre (Lundberg *et al.* 2010).

Tales taxones muestran una diversidad de patrones biogeográficos y filogenéticos, clasificados como cuatro tipos: (1) las especies cuyas áreas de distribución en la actualidad ocupan hábitats de agua dulce, estuarios y marinas que suben largos trayectos de grandes ríos, como el tiburón toro *Carcharhinus leucas* (Myers 1952, Dahl 1971, Thorson 1972, de Carvalho & McEachran 2003, para una revisión) y el pez sierra *Pristis pristis* (de Carvalho & McEachran 2003b). Cala (1969) observó un ejemplar de *C. leucas* de cerca de 1,5 m de longitud capturado por pescadores en los alrededores de Leticia a 3480 km arriba de la desembocadura del Amazonas en el océano Atlántico. (2) Especies cuyos recorridos incluyen los tramos inferiores de los ríos y sus estuarios y son probablemente tolerantes de agua salobre, tales como los arenques *Rhinosardinia amazonica* y *Rhinosardinia bahiensis* (Whitehead 1985). (3) las especies que son únicas y endémicas en agua dulce representantes de clados marinos y cuyas distribuciones son a veces distantes de las de aguas marinas, como la anchoa *Jurengraulis juruensis*, y pristigasteridae (*e. g.* *Pellona* spp). (4) las

especies que parecen ser miembros de radiaciones endémicas neotropicales de agua dulce con distribuciones que abarcan cuencas de varios ríos, como las rayas de la familia Potamotrygonidae en los grandes sistemas fluviales como los ríos Amazonas, Orinoco, Magdalena (*e. g.* Lovejoy 1996, Lovejoy *et al.* 1998).

Gran parte de ictiólogos están de acuerdo en que los peces dulceacuícolas suramericanos han evolucionado en la región amazónica, de donde se extendieron a otras partes del Neotrópico. Myers (1947), Géry (1964), Menezes (1972) y Roberts (1972), brevemente comentan acerca del origen de la ictiofauna del Amazonia. Todos ellos aceptan en mayor o menor grado las aseveraciones de Eigenmann (1906, 1912, 1917) en relación con la importancia de la cuenca del Amazonas como área de origen de esta compleja y numerosa ictiofauna.

Géry (1964, 1969) afirma que la distribución de los peces de agua dulce de Suramérica sugiere un patrón complejo que la simple dispersión desde la cuenca del Amazonas, como lo sugirió Eigenmann (1909, 1912, 1917). Géry señala cómo algunos de los peces de la periferia de la cuenca amazónica muestran más similitudes entre sí que entre los de la cuenca misma, sugiere que dicha distribución es el resultado de la dispersión alrededor de la cuenca desde el Escudo de las Guayanas.

Weitzman & Weitzman (1982) mencionan cómo la ictiofauna de la cuenca amazónica, casi sin duda, se derivó de la antigua fauna de los escudos guayanés y brasileño y de sus áreas periféricas. El levantamiento de los Andes durante el Terciario superior, la formación de las cuencas del Amazonas y del Orinoco, los antiguos lagos y las profundas bahías marinas, y su intercomunicación a través del Casiquiare, y el incremento de la pendiente de las corrientes, fueron factores decisivos en la evolución reciente de la actual ictiofauna suramericana.

En los últimos años los peces neotropicales de agua dulce han sido asignados a 71 familias, numerosas subfamilias y tribus (Reis *et al.* 2003, Nelson 2006). Todas estas familias están presentes en América del Sur, excepto la familia Lepisosteidae con dos especies al sur de USA -*Atractosteus tristoechus* en el oeste de Cuba y la Isla de la Juventud, la otra *A. tropicus* en drenajes del Pacífico del sur de México y parte de Centroamérica. La ictiofauna de la subregión suramericana – la más diversificada y rica de continente alguno -se diferencia de la de África porque los peces suramericanos derivaron de menor número de ancestros básicos, no estando representadas acá las familias más o menos primitivas y endémicas de África y los Cypriniformes; siendo la ictiofauna suramericana más rica en Characiformes y Siluriformes, derivados por radiaciones adaptativas espectaculares iniciadas durante el aislamiento de Suramérica ocurrido en el Terciario.

Los sistemas de ríos del Neotrópico albergan la ictiofauna de agua dulce más diversa del mundo, que incluye cerca de 6.000 de las cercanas 13.000 especies de agua dulce

del mundo (Reis *et al.* 2003), con c. 4.500 el número exacto de especies válidas hoy por hoy y 1550 especies sin describir según diferentes especialistas, clasificadas en 71 familia; un poco menor al número tradicional estimado de más de 8.000 especies de peces de agua dulce para el Neotrópico (Schaefer 1998: 377), y 5.000 de estas para Suramérica (Schaefer 1998: 378). Cala (1987, 2001), calcula entre 2.000 y 3.000 el número de especies de agua dulce para Colombia, clasificadas en 14 órdenes y 47 familias.

Aunque el aumento de las perturbaciones antropogénicas de los ecosistemas terrestres y acuáticos ha hecho de la Amazonia una prioridad para la conservación (Myers 2000, Bates & Demos 2001, Laurance *et al.* 2002, Verissimo *et al.* 2002, Ferraz *et al.* 2003), los patrones biogeográficos entre los peces neotropicales y las fuerzas subyacentes que los generan son aún muy lejos de entender (*vide* Hubert & Renno 2006 para una revisión). Programas de conservación también son inminentes para otras cuencas del norte de Suramérica hoy en vía de una explotación de los recursos naturales a pasos gigantes y sin mayor control gubernamental, especialmente sensible para los sistemas fluviales de los Andes colombianos y demás sistemas de ríos de la vertiente del Caribe al noroeste de la Cordillera Oriental de Colombia.

Los estudios basados en la morfología de la biogeografía filogenética de los peces de agua dulce sudamericanos comenzaron hace poco más de dos décadas (Weitzman & Weitzman 1982, Vari 1988, 1989a, b, Vari & Weitzman 1990). Estas investigaciones apoyan la idea de que una importante diversificación de los peces neotropicales es anterior al Pleistoceno y desafió con ello la hipótesis de refugios como una de las principales explicaciones de los patrones biogeográficos de los niveles taxonómicos más altos que la población. Recientes reflexiones desde una perspectiva paleontológica confirmaron que la fauna era esencialmente moderna a través de un amplio intervalo taxonómico y ecológico durante el Mioceno tardío: 25-5,2 Ma (Gayet & Meunier 1998, Lundberg 1998, Malabarba 1998).

Lundberg (1998) destaca que el establecimiento de las cuencas más importantes del Neotrópico (Amazonas, Orinoco, Paraná) ocurrió durante los últimos 10 Ma, y apoya el papel de la dinámica de antepaís andino y los paleoarcos en la formación de las cuencas hidrográficas modernas por vicarianza y las cabeceras de los eventos de captura (hipótesis hidrogeológica, Montoya-Burgos 2003).

Este primer conjunto de hipótesis ha sido recientemente probado por un número creciente de estudios de filogenética molecular y filogeográficos (Bermingham & Martin 1998, Lovejoy & De Araújo 2000, Sivasundar *et al.* 2001, Montoya-Burgos 2003, Turner *et al.* 2004, Moyer *et al.* 2005). Tales estudios confirman que una etapa de diversificación importante, relacionada con eventos de dispersión múltiple, precedido de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, y además, enfatiza que

la historia biogeográfica de los peces de agua dulce del continente Suramericano podría ser mucho más compleja de lo esperado (Hubert & Renno 2006). Aunque los registros fósiles apoyan la idea de que la fauna de Characiformes era casi moderna a 10 Ma (Gayet & Meunier 1998, Lundberg 1998, Malabarba 1998), los impactos relativos de los eventos paleogeográficos están siendo objeto de debate a nivel de la comunidad, y los patrones biogeográficos de los peces suramericanos todavía no se ha dilucidado. Hipótesis filogenéticas detalladas y robustas para la mayoría de los peces de América del Sur siguen siendo escasos. Sin embargo, existe una creciente cantidad de datos disponibles, que pueden ser de uso práctico para la conservación, así como para propósitos biogeográficos (Rosen 1988, Cracraft 1991, Morrone 1994).

Entre las 68 familias de peces teleósteos que existen en los ríos del continente suramericano, 14 pertenecen al orden Characiformes, la mayoría de los linajes de este orden exhiben un alto nivel de endemismo (Ortí & Meyer 1997, Calcagnotto *et al.* 2005, Hubert *et al.* 2005a-b), y por tanto, constituyen un modelo de elección para el estudio de la biogeografía histórica de los peces de agua dulce de Suramérica. Los Siluriformes con 15 familias y los Gymnotiformes con 5 familias, son junto con los Characiformes, los grupos dominantes de peces primarios obligados de agua dulce en Suramérica, que por su alto endemismo, al igual que los Characiformes, podrían también ser selectos para estudios de biogeografía histórica de peces de agua dulce suramericanos.

Para la caracterización y el análisis de la endemidad y la diversificación de las biotas de regiones relativamente bien delimitadas, como el Neotrópico, los componentes más fundamentales son los clados, sin tener en cuenta rango taxonómico, que se originaron *in situ* y que son totalmente inclusivos de especies descendientes. Es el caso de los bagres “*doradoidos*” neotropicales de las familias Doradidae y Auchenipteridae que cada taxón es monofilético y endémico. Pero estas dos familias juntas forman un clado más grande (la superfamilia Doradoidea), más completamente incluido y ancestralmente Neotropical, cuyo supuesto grupo hermano no pertenece a la biota neotropical (*i.e.* la familia africana Mochokidae). El clado que encierra a las dos familias de doradoidos neotropicales, es por lo tanto una unidad biótica más fundamental que cualquiera de sus subgrupos debido a que todo el clado se cuenta como único suceso de origen basal en la historia de la fauna de peces neotropicales, posiblemente relacionado con el evento de la deriva (*drift*) Afro-América del Sur (Lundberg 1993). Contando los dos grupos doradoidos neotropicales por separado a nivel de familia, o de cualquier otro rango, en algún recuento de los componentes en un “área de endemismo” o en un índice de biodiversidad se reflejarían las decisiones arbitrarias de clasificación taxonómica más que una historia única.

No debemos asumir que los clados fundamentales de peces neotropicales son o deberían ser de rango taxonómico equivalente, o de la misma edad. Esta es, sin

duda, una biota históricamente compleja (Lundberg *et al.* 1998). Diogo *et al.* (2004a) proporcionaron adicional apoyo a la hipótesis de que Doradidae y Auchenipteridae están estrechamente relacionadas. Los orígenes “táxicos” (*taxic*) de los clados hermanos Gymnotiformes y Siluriformes, son probablemente anteriores a la separación completa de América del Sur y África en el Cretácico inferior. Debido a la amplia distribución e intrarrelaciones mal resueltas, la línea ancestral de los bagres sigue siendo vaga y no se puede suponer haber estado en Suramérica o en el lado americano de los continentes unidos del sur. Otros ejemplos de clados pre-deriva pueden ser identificados dentro de los Siluriformes y Characiformes (Lundberg 1993).

En los niveles taxonómicos más inferiores que los anteriores, y casi con seguridad de edad mucho más joven, algunas especies individuales o grupos de especies pueden contarse como clados fundamentales de peces neotropicales. Uno de ellos es *Colomesus asellus*, el pez globo exclusivo del Amazonas y el Orinoco cuyo aparente grupo hermano vive en el Atlántico adyacente (Tyler 1964). Varios otros peces de agua dulce neotropicales que tienen evidentes relaciones estrechas con grupos marinos probablemente encajen patrones más jóvenes: algunos clupeidos, engráulidos, ariidos, belonidos, corvinas, batrachoididos, eleotrididos y achiridos (Lundberg 1998).

Clados fundamentales pueden ser estrictamente autóctonos (es decir, de origen neotropical y limitados a esa biota), o de origen neotropical, pero con uno o más subgrupos distribuidos en otros lugares debido a vicarianza subsecuente o dispersión de los emigrantes, *i.e.* parafiléticos en términos de sus miembros neotropicales en sentido estricto, como el clado de cíclidos del Nuevo Mundo, que incluye algunos miembros que se han dispersado a América del Norte (Lundberg 1998).

Tres líneas de evidencia y argumentación se utilizan comúnmente para estimar las edades absolutas de los acontecimientos filogenéticos y la diversificación biótica: paleontología, vicarianza biogeográfica y los relojes moleculares. Todo esto, *aprioris*, requiere algún tipo de marco filogenético de los taxones bajo investigación. De lo contrario los tres enfoques difieren en los supuestos, resultados, problemas y la eficacia. Lundberg (1998) destaca el valor y el tratamiento de los datos paleontológicos en la reconstrucción de un marco temporal para la historia de los peces neotropicales.

Paleontología. Los fósiles Proporcionan el único medio directo, la evidencia física de los taxones antiguos, su morfología y la procedencia geográfica anterior. Marshall (1990) argumentó que la edad absoluta de un linaje puede ser estimada si su registro fósil es abundante y muestreado suficiente y meticulosamente, para facilitarnos un intervalo de confianza en el límite inferior. Este enfoque no puede ser aplicado a pe-

ces neotropicales por su registro paleontológico escaso. A pesar del escaso registro, algunos fósiles de peces neotropicales proporcionan puntos de referencia mínimos altamente informativos de edad. Identificación y ubicación sistemática de los fósiles es, en principio, un ejercicio sencillo en

sistemática filogenética que es de vital importancia donde los datos paleontológicos se utilizan para inferir patrones “táxicos” (*taxic*) y biogeográficos. Niveles de confianza en la identificación de fósiles varían ampliamente. Las identificaciones más sólidas, en todos los niveles de la jerarquía taxonómica, se basan en la evaluación cuidadosa de similitudes sinapomórficas, y diferencias autapomórficas y plesiomórficas entre un fósil y sus parientes más cercanos. Siempre, las bases para la identificación de los fósiles deben ser explícitas. La evidencia fósil muestra que muchos clados de peces modernos en Suramérica se originaron y diversificaron en el Paleógeno y Neógeno temprano. Esto proporciona el tiempo mínimo para la investigación de los eventos y mecanismos de diversificación (Lundberg 1998).

Vicarianza biogeográfica. Taxones hermanos alopátricos separados por una barrera son generalmente inferidos haberse originado por el terreno o evento de la historia biótica que interrumpió su distribución ancestral. Tal inferencia es especialmente apremiante donde varios conjuntos de taxones hermanos muestran congruentes patrones de distribución alopátrica (*e. g.* Nelson & Platnick 1981, Grande 1985a, 1994, Lundberg 1998 para una revisión). En Suramérica la formación separada de las altas cuencas hidrográficas andinas ha sido razonablemente sugerida como la causa vicariante de la gran disyuntiva y la diferenciación generalizada de los peces de las tierras bajas (Eigenmann 1920, Vari & Weitzman 1990, Reis 1998), y otros organismos. Las estimaciones de la edad de los eventos de vicarianza andina están generalmente en el intervalo 9 a 12 Ma. Por lo tanto, independiente de los datos paleontológicos, vicarianza biogeográfica ha sido utilizada para proporcionar las edades de referencia de los orígenes táxicos (*taxic*). Al igual que las estimaciones de edad basadas en fósiles datados, las estimaciones de edades biogeográficamente basadas aplican indirectamente a grupos externos adjuntando clados del grupo par hermano vicariante hasta donde sus relaciones se resuelven. El análisis de Vari (1983, 1988) de la familia Curimatidae es un buen ejemplo. Otro es el reporte de Hubert y Reno (2006) de que los rangos de distribución de las especies de Characiformes fueron consistentes con la hipótesis de que los arcos de Vaupés y Michicola actuaron con eventos mayores que promovieron divergencia alopátrica entre los ríos Amazonas, Orinoco y Paraná, reforzada por las incursiones marinas que fragmentaron el sistema de río en al menos ocho refugios de agua dulce.

Es cada vez más evidente que los grandes eventos de vicarianza se prolongan durante largos períodos de tiempo, ninguno de ellos es “instantáneo”. Tal es el caso de dos

de los ejemplos más intensamente estudiados y ampliamente citados de vicarianza neotropicales: **primero**, la separación de África y Suramérica con la apertura del Atlántico Sur aproximadamente 150 a 112 Ma (*e. g.* Bengtson & Koutsoukos 1991, Koutsoukos 1992, y Lundberg 1998 para una revisión); **segundo**, la separación del Pacífico oriental y el Caribe con el desarrollo del Istmo de Panamá entre 15 hasta 3,1 Ma (Coates & Obando 1996). En ambos casos, a lo largo de una serie de cambios ecológicos y geográficos que pueden haber ocurrido por separado interrumpen los rangos de los componentes bióticos en diferentes momentos (Maisey 1993, Coates & Obando 1996). **Un tercer** caso importante es que las montañas de los Andes que fueron construidas por eventos tectónicos que abarcan aproximadamente los últimos 90 millones de años (Lundberg 1998). Por lo tanto, el aumento de los Andes no fue un “evento singular” en el Cenozoico tardío con una serie de consecuencias biogeográficas que ocurren alrededor de 11 Ma, sino que en su lugar la evolución andina potencialmente causó múltiples eventos de vicarianza durante el Cretáceo superior y en todo el Cenozoico.

Relojes moleculares. Entre las propuestas más atractivas, pero muy debatidas que se desprenden de la biología molecular es que los datos genéticos proporcionan divergencia “relojes moleculares” para la datación de eventos evolutivos. Los relojes moleculares no son auto-ajuste, por supuesto, sino que deben ser calibrados antes de las fechas de referencia de paleontología o biogeografía (Marshall 1990, Smith 1992, Rand 1994, Hillis *et al.* 1996, Lundberg 1998 para una revisión). Reloj “tasa = % de divergencia genética/tiempo” (Smith, 1992), y tanto el numerador como denominador están sujetos a error. La variación entre las tasas de divergencia molecular se conoce a través de las posiciones de nucleótidos, los genes y las proteínas (Li & Graur 1991, Avise 1994, Hillis *et al.* 1996, Collins 1996, citados Por Lundberg 1998). Asimismo, es empíricamente bien documentado que una tasa de variación considerable de divergencia existe entre y dentro de linajes taxonómicos (Gillespie 1986, Knowlton *et al.* 1993). La conclusión general ha sido que una tasa estimada para un taxón no se puede suponer que se mantenga para grupos filogenéticamente distantes. Avise (1994: 108) señaló que “sí los relojes precisos existen, son más locales que universales” (*vide* Lundberg 1998 para una revisión).

Lundberg (1998) concluye que entre los peces neotropicales existen unos pocos casos de fósiles bien determinados y fechados, y hay datos moleculares disponibles. La revisión de los enfoques paleontológico, biogeográfico y molecular para estimar las edades de los acontecimientos evolutivos, Lundberg (1998) llegó a la conclusión de que los datos paleontológicos ofrecen los puntos de referencia más sólidos y comprobables. Los fósiles, sin embargo, deben ser tratados de una manera explícita en el marco filogenético y con especial atención a la calidad de la datación geológica. El enfoque de vicarianza, que se aplica especialmente a los grupos neotropicales que

carecen de un registro fósil, se enfrenta a una rudeza significativa de la escala de tiempo debido a la larga duración y naturaleza iterativa de la evolución del paisaje.

Ictiofauna del Neógeno de la Amazonia y cuencas relacionadas: Orinoquia, Magdalena-Cauca

A partir de la última década de 1990 y primera de 2000, las faunas más diversas de peces fósiles de agua dulce de Suramérica han sido estudiadas por Gayet (1991), Cappetta (1992) y Gayet y Meunier (1998), quienes revisan e ilustran faunas del Cretáceo tardío al Paleógeno de Bolivia. Maisey (1993a) describe un nuevo pez fósil *Clupeomorpha* de la formación Santana (Albiano) del NE de Brasil. Brito y Séret (1996) describen el nuevo género de rayas †*Iansan* de agua dulce del Cretáceo inferior de Brasil. Arratia y Cione (1996) produjeron una gran síntesis de información sobre peces fósiles marinos y de agua dulce del sur de Suramérica, donde el registro es más extenso. Lundberg (1997) trata el informativo record de peces de agua dulce del Mioceno medio de La Venta en Colombia; M. C. L. S. Malabarba (1998) detalla los Characiformes de la fauna de Tremembé de Brasil de finales del Mioceno o principios del Oligoceno. Gayet *et al.* (2003) describe nuevos carácidos del Cretáceo superior y Paleoceno de Bolivia, del Mio-Plioceno de Brasil y la posición filogenética e implicaciones paleobiogeográficas. Filleul & Maisey (2004) hacen una redescipción de †*Santanichthys diasii* Silva Santos, 1958, descrita inicialmente como †*Leptolepis diasii* Silva Santos, 1958; todos los especímenes estudiados son de la Formación Santana de la cuenca del Araripe, noreste de Brasil. La especie también es reportada del Tacuarí miembro de la formación del Riachuelo (cuenca Sergipe) y la formación Codo, cuenca Parnaíba (Silva Santos 1985, 1991, *vide* Filleul & Maisey 2004). †*S. diasii* era un pequeño pez, con una longitud total rara vez superior a 30 mm. †*Santanichthys* se considera ser el caraciforme más antiguo conocido hasta la fecha, y junto con †*Chanoides* es uno de los fósiles Otofisios mejor conservados (Filleul & Maisey *op. cit.*).

Lundberg *et al.* (2010), reportan peces fósiles conocidos de siete fuentes del Neógeno (múltiples localidades en las formaciones rocosas o de otras unidades geológicas) en la actual Amazonia occidental (Brasil, Bolivia, Perú y el sur de Colombia), y adyacentes cuencas andinas del Terciario de Ecuador, el grupo Honda en el centro de Colombia, y formaciones mezcladas (de agua dulce/marina) Castillo y Urumaco en el norte de Venezuela. Ellos consideran que el número de horizontes fosilíferos de peces y localidades del Neógeno son pocos y las edades estimadas para ellos son a groso modo. La lista taxonómica de peces fósiles de agua dulce no es impresionantemente larga y muchas de las identificaciones son incompletas. Muchos peces que se podían esperar en el Neógeno no están representados.

El alcance taxonómica de especímenes identificables (tanto de agua dulce y marina) es amplia, con alrededor de 80-85 taxones distintos en representación de 5 órdenes (8 familias) de elasmobranquios, 4 órdenes (19 familias) de actinopterigios, y peces pulmonados (Lundberg *et al.* 2010). Entre estos, cerca de 40 taxones distintos de 16 familias (6 órdenes) tienen parientes modernos que son estrictamente de agua dulce, 16 taxones de 6 familias (5 órdenes) tienen parientes modernos tanto de agua dulce como marinos, 26 taxones en 10 familias (6 órdenes) tienen parientes marinos modernos, y dos taxones (†*Acregoliath rancii* y el Sciaenidae †*Xenotolithus sasakii*) están sin parientes modernos conocidos. Igualmente, la diversidad ecológica del Neógeno es significativa. Finalmente Lundberg *et al.* (*op. cit.*), presentan a nivel de familia una secuencia taxonómica de los peces del Neógeno de la Amazonia y biotas relacionadas adyacentes de los registros de fósiles publicados y nuevos, con los nombres y edades de las faunas y los hábitats inferidos de la configuración geológica o faunística y la comparación con los parientes existentes.

El registro fósil de peces del Neógeno en la Amazonía y adyacentes regiones de Suramérica es diversa, con alrededor de 40 taxones distintos en 16 familias que tienen parientes modernos que son estrictamente de agua dulce, 17 taxones en seis familias tienen parientes modernos de agua dulce y marina, y el único †*Acregoliath rancii* sin parientes modernos conocidos (Lundberg *et al.* 2010). La gran mayoría de los peces del Neógeno son fundamentalmente modernos en cuanto a su morfología, relaciones taxonómicas y su ecología inferida. Los orígenes de las familias y géneros de peces neotropicales datan del Cretáceo al Paleógeno. Las faunas de peces fósiles del Mioceno medio de la Venta y Mioceno tardío Urumaco de Colombia y norte de Venezuela son similares a los conjuntos del megahumedal del Mioceno, demostrando así una fauna amazónica extendida de lo que hoy en día es (Lundberg *et al.* 2010).

Paleoambiente. En general, los peces amazónicos del Neógeno son característicos de un conjunto de tierras bajas modernas. Con la posible excepción del carácido Parodontidae reportado por Roberts (1975), estos son peces cuyos parientes congéneres viven hoy en la vasta extensión central y baja de la Amazonia, en la mayoría de los casos en el Orinoco, y en algunos casos en el Magdalena, Paraná-Paraguay, y los drenajes de la costa de las Guayanas, por debajo de unos 200 metros de altitud (Lundberg *et al.* 2010).

El mezclado conjunto de peces del Neógeno representa a todos los hábitats de tierras bajas esperados de los grandes y profundos canales de los ríos hasta sus llanuras aluviales poco profundas. Los habitantes de cauces de los ríos grandes incluyen el pelágico tiburón toro, el semibentónico Goliat (*Brachyplatystoma*) y el bague de cola roja (*Phractocephalus*) y rayas (Potamotrygonidae) bentónicas de ríos, peces sierra

(Pristidae), bagres sierra (*Doras*, *Oxydoras*, *Rhinodoras*) y el loricárido *Acanthicus*. Rayas de río y *Oxydoras* también son comunes en lagos de llanuras de inundación de poca profundidad y lagunas marginales, especialmente aquellos con fondos arenosos, y las segundas se encuentran en bosques inundados durante las aguas altas (Goulding 1980).

Estructura de la comunidad. La comunidad de peces del Neógeno contiene un amplio espectro de dietas generalistas y especialistas (Lundberg et al. 2010). La mayoría de los peces, como rayas de los ríos, cíclidos, bagres *Pimelodus* y carácidos *Leporinus*, son depredadores generalizados que, dependiendo de su tamaño, seleccionan presa entera a partir de una amplia gama de tamaños de pequeños invertebrados (e.g. insectos acuáticos y terrestres, crustáceos, moluscos y lombrices) a peces grandes u otros vertebrados. Los grandes bagres *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus*, las pirañas y payaras (*Hydrolycus*) son piscívoros. Las pirañas y las payaras han especializado notablemente denticiones para cortar y perforar carne, respectivamente. Los loricáridos son raspadores algivores, o comedores de madera y detritus. El bagre con placas óseas o blindado *Hoplosternum*, y bagre espinoso o sierra *Oxydoras* son detritívoros. Otra sierra, *Doras* y algunas especies de *Rhinodoras* forrajea el fondo por insectos acuáticos.

Los Characiformes son el grupo morfológicamente más diverso de vertebrados en la tierra. Tres grupos de Characiformes se adaptan para triturar las semillas. Dentro de este trío hay dos tipos principales de dentición. El más común consiste en dientes como molariformes, relativamente amplios incluidos en mandíbulas fuertes; Los dientes individuales son por lo general multicúspides y por lo tanto puede cortar, así como triturar. Los Serrasalminae (*Colossoma*, *Mylossoma*, *Myleus*, *Piaractus*, *Serrasalmus*) con dentadura especializada para triturar frutos carnosos y semillas. Cuando las semillas de árboles de caucho de abeto están cayendo en el agua, el gigante pez Serrasalminae (*Colossoma macropomum*), llamado tambaquí en el Amazonas y cachama en la Orinoquia, se alimenta de casi nada más. El pez encuentra árboles de caucho, cuyas cápsulas están explotando, y espera de cerca el momento en que golpean el agua. Debido a que las semillas flotan son un objetivo fácil para los grandes Serrasalminae. Los peces parecen esperar debajo de un árbol hasta que su cosecha de semillas se agota, y luego pasa a otro donde se repite el mismo comportamiento (Goulding 1985). Los bagres son excelentes agentes de dispersión de semillas porque, con un par de excepciones menores, son incapaces de triturar las paredes de la nuez. Los Serrasalminae comen muchas de las mismas especies de frutos carnosos apreciados por los bagres. Sin embargo, como los bagres, los Characiformes pueden machacar las semillas, y hacerlo y no, dependiendo de las especies de plantas.

Cronología de la diversificación de los peces amazónicos

Aunque los fósiles generalmente subestiman las fechas de origen evolutivo de sus clados, el registro paleontológico es la única fuente directa de datos sobre las edades filogenéticas de los taxones. Fósiles con precisión de fechas colocados en un marco filogenético ofrecen estimaciones de las edades mínimas para su taxón propio, de su grupo hermano y los linajes superiores de encaje a los que pertenecen (Lundberg *et al.* 2010).

La mayoría de los peces del Neógeno de la Amazonia muestran fuertes similitudes y relaciones con los taxones vivientes. Los fósiles de rayas de río, pez pulmonado, *Arapaima*, varios carácidos y bagres, cíclidos y corvinas, indican claramente diversificación y diferenciación del pre-Mioceno para estos diversos grupos. De hecho, el registro fósil general de peces suramericanos revela que a través de un amplio rango taxonómico y ecológico, la fauna fue esencialmente moderna por el Mioceno tardío. Las pocas especies fósiles del Neógeno descritas como miembros extintos de géneros vivientes son muy similares a sus relativos modernos. Además, sólo hay un taxón del Neógeno que parece representar una línea extinta remota: el enigmático †*Acregoliath rancii*, basado únicamente en las escamas que son totalmente diferentes de todos los peces modernos (Lundberg *et al.* 2010).

Una imagen temporal más profunda de la diversidad neotropical de los peces viene a partir de fósiles encontrados fuera de la Amazonia, principalmente en el Paleógeno y Rocas del Cretáceo de Bolivia, Argentina y sureste de Brasil. Fósiles del Paleógeno de bagres Pimelodidae y Callichthyidae, carácidos Cheirodontinae y Curimatidae son fácilmente asignados a modernos géneros que sugieren, de nuevo, diversificación y diferenciación dentro de sus clados incluyentes. Las más reveladoras especies fósiles que indican la diversidad en el Terciario temprano de peces vivientes es el Callichthyidae †*Corydoras revelatus*, sobre la base de especímenes de cuerpo entero desde el Paleoceno tardío de la Argentina, alrededor de 59 Ma (Lundberg 1998, Reis 1998). Los registros más antiguos de arapaimas, carácidos, bagres y peces pulmonados son del Cretácico superior, alrededor de 70 Ma.

A principios del Cretáceo suramericano hay una fauna arcaica de peces conocida de la bien conservada y abundante fundamentalmente de peces actinopterigios, incluyendo los primeros teleósteos (Maisey 2000). Sin embargo, el registro Cretácico inferior carece de peces que se asemejen a los grupos neotropicales endémicos que dominan hoy en día la Amazonia y norte de Suramérica. El Cretácico *Santanichthys diasii* (Filleul & Maisey 2004), una vez tentativamente sugerido ser un caraciforme arcaico, aparentemente no lo es (*com. Pers* de R. Vari en 2008 a Lundberg *et al.* 2010). Acerca de la diversificación histórica de la ictiofauna del Amazonas y cuencas relacionadas,

las siguientes hipótesis acerca de la diversificación de peces suramericanos son presentadas por Lundberg *et al.* (2010).

Diversificación cretácica. A través del registro fósil, hoy se conoce que por el Cretáceo tardío algunos grupos familiares neotropicales se habían originado y diferenciado, por ejemplo los lepidosirenidos, algunos Characiformes y Siluriformes, y osteoglosomorfos como *Arapaima* (Arratia & Cione 1996, Gayet & Meunier 1998, Lundberg 1998). En su distribución, biología y registro fósil, los peces pulmonados, arapaimas africanossuramericanos son consistentes con una explicación vicariante de deriva Gondwana (Lundberg 1993). También es razonable que alguna diversificación neotropical de clados superiores en la clasificación de los Ostariophys se originó antes de completarse la separación de África y América del Sur. Por ejemplo, tanto los análisis morfológicos y moleculares filogenéticos de Characiformes han identificado tres profundas, supuestamente basado en vicarianza, divisiones entre los subgrupos de África y Suramérica (Buckup 1998, Calcagnotto *et al.* 2005, Zanata & Vari 2005). Recientes estudios moleculares de las interrelaciones de las familias de bagres, no apoyan ninguno de los grupos hermanos pares africanos-suramericanos sugeridos por la investigación morfológica (Lundberg 1993, de Pinna 1998). En su lugar, los datos moleculares de los bagres recuperan una disposición parafilético de grandes subclados, endémicos neotropicales en la base del árbol de los Siluriformes, sugiriendo orígenes Cretácico y principios de la diversificación de los Siluriformes en América del Sur (Sullivan *et al.* 2006, Lundberg *et al.* 2007).

Diversificación del Terciario. La evolución Cretácica y Terciaria de los paisajes del continente suramericano, el patrón de drenaje y hábitats acuáticos fueron controlados en gran medida por el levantamiento de los Andes y fluctuaciones globales de los niveles del mar (Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998). El ajuste de las placas tectónicas para América del Sur desde la apertura del Atlántico Sur en el Cretáceo inferior (Albiano) ha sido una compresión este a oeste, lo cual ha impulsado el crecimiento de los Andes, alrededor de 90 Ma (Mora *et al.* 2010). Varias fases de levantamientos progresivos de las montañas de oeste a este, y el hundimiento este de la parte frontal de empuje creó el rumbo norte a sur de la cuenca de antepaís. Cuando la cuenca de antepaís no estuvo colmatada de sedimentos, esta sirvió para guiar a los drenajes principales, es decir el “paleo-Amazonas-Orinoco” corriendo al norte (Lundberg *et al.* 1998) y el Paraná corriendo al sur.

La cuenca de antepaís fue el asiento del mega humedal de la Amazonia que fue influenciado por incursiones marinas de diferente extensión desde el Caribe (*vide* Hoorn *et al.* 2010, Behling *et al.* 2010). Incursiones marinas al interior del continente pudieron haber influido con hábitats fluviales y lacustres, aunque grandes cuerpos de agua dulce estuvieron seguramente siempre presentes. Cuando las aguas salobres y

marinas se extienden hasta el interior, peces de agua dulce intolerantes a la salinidad pudieron haberse fragmentado alopatricamente en los sistemas de ríos tributarios adyacentes. IncurSIONES marinas al interior del continente pudieron haber fluctuado con los hábitats fluviales y lacustres, aunque grandes cuerpos de agua dulce estuvieron seguramente siempre presentes. La extensión hacia el interior de aguas marinas proveyó a organismos salobres con el acceso lejos dentro del interior. Es posible que algunos de los grupos derivados marinos de peces neotropicales de agua dulce, como las rayas de los ríos (Potamotrygonidae), las anchoas (Engraulidae), peces aguja (Belonidae) o corvinas (Sciaenidae), se establecieron en la Amazonia durante alguna de las fases de transgresión-regresión (Lovejoy 1996), pero será difícil decir cual sin correlacionar estas fases con las edades de los clados de peces. Además, dado que muchos de los peces marinos tolerantes de agua dulce hoy comúnmente entran en el Amazonas y otros grandes ríos tropicales, no está claro que las intrusiones marinas de gran alcance en el interior son necesarias para tal colonización (Lundberg *et al.* 2010)

A lo largo del lado occidental de la cuenca de antepaís andino, incluyendo Amazonia, el levantamiento de las montañas y la modificación de los sistemas de drenaje en los megafanes (Wilkinson *et al.* 2006, Mora *et al.* 2010, Wilkinson *et al.* 2010) pudo haber proporcionado oportunidades para la vicarianza cis/trans-e intra-/andina (Lundberg 1998, Lundberg *et al.* 1998), así como la apertura de nuevos hábitats en corriente de alto gradiente en las tierras altas. Los ejemplos más claros de vicarianza de peces impulsada por el levantamiento de los Andes son la formación de las cuencas del valle del Magdalena y el Lago de Maracaibo. En ambos casos, las áreas y biotas, una vez unidas hidrológicamente a la Amazonia fueron aisladas por divisorias de drenajes de gran altura que fueron barreras impasables para los peces de tierras de bajo nivel.

La zona de la actual cuenca del valle del Magdalena estaba dominada por un sinuoso a trezado sistema fluvial con una dirección de transporte E-SE (*e. g.* Guerrero 1997, Hoorn *et al.* 1995). Este sistema drenaba en la cuenca de Los Llanos que en ese momento estaba ocupada o influida por un ambiente marino (formación León: Cooper *et al.* 1995). En el Mioceno medio (13,5-11,5 Ma), la fauna acuática de La Venta en el presente valle del río Magdalena, documenta un gran sistema fluvial que contiene numerosos peces fósiles, con parientes de géneros que hoy viven en el Amazonas y el Orinoco -*Lepidosiren*, *Arapaima*, *Colossoma*, *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus* (Lundberg 1997). Coincidente o subsecuente a la posterior formación tectónica y el aislamiento del valle del Magdalena, muchos elementos de su primera biota acuática fueron extirpados (Lundberg 1997).

Cerca del final del Mioceno (~11 Ma), el conjunto de los actuales sistemas Amazonas y Orinoco fluyendo de oeste a este causó mayores fusiones bióticas oeste-este, y presumiblemente enriquecimiento de la fauna. Los resultados de estos acontecimientos no han sido examinado en detalle, pero el establecimiento de simpatria entre especies

relativamente cercanas dentro de clados de peces de tierras bajas es una expectativa y estos patrones se han observado (*e. g.* Mago-Leccia *et al.* 1985, Vari 1988, Reis 1998). Coincidente, o casi, con lo anterior fue el evento de vicarianza Orinoco-Amazonas (Lundberg *et al.* 2010).

Dentro de las familias de teleósteos de agua dulce del NSA, la diversidad específica está correlacionada significativamente con un número mínimo de clados cis-/trans-andinos, lo cual indica que la diversidad relativa y distribuciones biogeográficas de las especies de peces amazónicos fueron modernas, efectivamente hacia el Mioceno medio tardío. La diversa composición taxonómica de la ictiofauna transandina, aún más sugiere que el tectonismo del Mioceno fragmentó enteramente la fauna acuática del NSA, dejando señales claras en todos los taxones mayores.

Algunos atributos ecológicos de comunidades de peces suramericanos

Hay un grupo de peces que habitan aguas marginales relativamente poco profundas y tranquilas o estancadas que pueden ser cálidas y pobres en oxígeno disuelto, especialmente durante el periodo de verano o sequía. Los peces han desarrollado diversas estrategias adaptativas para sobrevivir en aguas muy hipóxicas a través de los periodos de sequía. La mayoría de las especies de peces utilizan solo respiración acuática (respiradores obligados de oxígeno disuelto en el agua), muchas otras especies poseen la capacidad para extraer oxígeno del agua y del aire (respiradores facultativos de aire), y muchas especies se han vuelto tan dependientes de aire que se mueren si se les impidiera llegar a la superficie (respiradores de aire obligados).

Hay dos fuentes de las que los peces pueden obtener oxígeno suplementario en aguas hipóxicas, desde el aire por encima del agua y de la fina, pero bien oxigenada capa superficial que a menudo es sólo unos pocos milímetros de profundidad. Muchas de las especies de peces que a menudo permanecen en las aguas estancadas de la llanura de inundación del Orinoco en Colombia durante la estación seca tienen modificaciones que les permiten beneficiarse de una u otra de estas fuentes. Carter y Beadle (1931) encontraron que 8 de 20 especies halladas en los pantanos del Chaco paraguayo tenían adaptaciones morfológicas para la respiración aérea, mientras que las demás utilizaban el estrato superficial como fuente de agua normóxica.

Carter y Beadle (1931) demostraron que algunas vejigas natatorias de peces del Chaco paraguayo funcionaban en la respiración aérea, mientras que otros utilizaban modificadas porciones del intestino, el estómago, la faringe, la cavidad bucal. La expedición canadiense Alpha Helix de 1976, extendió estas investigaciones sobre peces de la Amazonia (*e. g.* Kramer *et al.* 1978, Johanssen *et al.* 1978, b, Riggs 1979). Cala (1987c) realiza observaciones sobre peces en aguas estancadas del verano o

periodo de sequía en la Orinoquia colombiana. Cala (1987b) y Cala *et al.* (1990) describen la respiración aérea de *Eremophilus mutisii* en aguas hipóxicas de zonas contaminadas por desperdicios industriales y aguas negras en el río Bogotá. *E. mutisii* utiliza la parte central del estómago como órgano de respiración aérea (Cala 1987b) como en *Trichomycterus striatus* (Gee 1976). Hay peces con respiración bimodal (acuática y aérea), sin ser respiradores aéreos obligatorios, sino que toman oxígeno del aire cuando el medio acuático se vuelve hipóxico, o la proporción de su respiración bimodal se ve alterada por la tensión del O₂ disuelto en el agua.

Eremophilus mutisii (Cala *et al.* 1990) y *Trichomycterus striatus* (Gee 1976), en aguas normóxicas, suben a la superficie del agua para inspirar aire cuando están estresados por la falta de escondites. Esto puede ser esperado puesto que estos peces son de actividad nocturna. Graham *et al.* (1977) encontraron que *Piabucina festae* también respira aire regularmente en aguas normóxicas, pero demostraron que no era obligatoria. También hay otros peces suramericanos que tienen respiración aérea obligada, no obstante habitar aguas normóxicas o saturadas de oxígeno, como el temblón eléctrico (*Electrophorus electricus*).

Dentro de los Siluriformes, un grupo de peces compuesto por varias familias: Loricariidae, Callichthyidae y Trichomycteridae, que se distinguen por tener una vejiga natatoria tan extremadamente pequeña, por lo general compuesta de dos sacos ubicados lateralmente que están parcial o completamente encapsulados dentro del hueso de Weber (Aparato de Weber) formado a partir de las apófisis transversas de la cuarta o quinta, o de ambas vértebras (Gee 1976). El volumen reducido de la vejiga natatoria de los bagres resulta en flotabilidad negativa, una adaptación a un hábitat bentónico, sobre todo en aguas rápidas, y pueden haber evolucionado para compensar la mayor flotabilidad que resulta del gas que se mantiene en el órgano respiratorio accesorio (*e. g.* Alexander 1964).

En nueve especies de bagres -un Trichomycteridae, un Callichthyidae, seis Loricariidae, un Astroblepidae -Gee (1976) encontró que durante la respiración aérea todos los ejemplares fueron flotantes negativos, y en general se mantuvieron en o cerca del fondo, aunque *Hoplosternum thoracatum* estuvo a punto de flotación neutral. Los cíclidos y el carácido *Leporinus*, con algunas excepciones, son peces de aguas marginales de poca profundidad, relativamente aguas tranquilas. Los peces pulmonados del Amazonas (*Lepidosiren paradoxa*) son respiradores de aire obligados que estivan en madrigueras de barro durante los periodos de desecación temporal, la *Arapaima* y *Hoplosternum* también de aguas relativamente poco profundas y tranquilas o estancadas que pueden ser cálidas y pobres en oxígeno disuelto, especialmente durante el periodo de sequía o verano. Estos peces tienen órganos adaptados para la respiración aérea o toma de oxígeno del aire. *Osteoglossum*, al igual *Brycon melanopterus* y *Colossoma macropomum*, en circunstancias hipóxicas

toman el oxígeno del agua de la capa superficial (interface aire-agua), en donde existe la mayor concentración de oxígeno (Cala 1987b-c, y referencias allí). En estos carácidos la toma óptima de esta agua superficial es posible a través de una dilatación dermal en la mandíbula inferior que se expande rápidamente con la iniciación de la hipoxia y retorna a su tamaño original en aguas ricas en oxígeno disuelto (Braun & Junk 1982). Peces capaces de usar este estrato mantienen su respiración acuática a bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el agua. Observaciones indican que este es un patrón muy común entre los peces no respiradores aéreos en la Orinoquia colombiana (Cala 1987c). Esta adaptación es menos asequible para peces con bocas grandes o ventrales o con flotabilidad negativa que en peces con flotabilidad positiva y con bocas pequeñas orientadas hacia arriba.

Para una mayor profundización sobre la respiración aérea de peces suramericanos en general y, en particular de la Orinoquia y su medio ambiente, véase Cala (1987b). Allí se reporta la respiración aérea y medio ambiente para diferentes especies de las familias: Osteoglossidae (*Osteoglossum ferreirai*), Synbranchidae (*Synbranchus marmoratus*), Erythrinidae (*Hoplerythrinus unitaeniatus*), Trichomycteridae (*Eremophilus mutisii*), Astroblepidae (*Astroblepus*), Callichthyidae (*Hoplosternum thoracatum*, *Corydoras aeneus*), Loricariidae (e. g. *Hypostomus plecostomus*), Electrophoridae (*Electrophorus electricus*).

Según Dorn (1983), todos los órganos de respiración aérea se derivan del conducto alimentario. La superficie respiratoria que capta el oxígeno del aire está formada por un epitelio respiratorio: un epitelio de paredes finas ricamente vascularizadas. Los peces suramericanos más comunes que respiran el oxígeno del aire, y presentes en Colombia son:

La anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*), es un respirador de aire obligado. Su órgano respiratorio es la mucosa ricamente plegada y vascularizada de la cavidad bucal. La superficie del epitelio contiene una red densa de capilares de paredes extremadamente delgadas.

Synbranchus es un respirador de aire facultativo. En el agua saturada de oxígeno el pez respira por las branquias. Cuando el oxígeno disminuye, el pez nada a la superficie del agua, llenando su boca y cámaras de las agallas con aire, y capta el oxígeno del aire para la respiración. Los órganos respiratorios son el epitelio ricamente vascularizado de la cavidad bucofaríngea y, curiosamente, las branquias, cuyas delgadas lamelas no colapsan en el aire.

Entre Callichthyidae *Brochis* es un respirador de aire facultativo. Su órgano de respiración de aire es la mayor parte del intestino que es de paredes delgadas y ricamente vascularizadas. La estructura fina de esta parte es muy diferente de la de las otras partes del intestino: la superficie interna es un epitelio respiratorio.

Los Loricariidae *Plecostomus* y *Pterygoplichthys* son respiradores aéreos facultativos. El estómago se modifica para respirar aire, y Siempre se encuentra lleno de aire. Hay glándulas del estómago sólo en parte de su delgada pared. Las branquias tienen una estructura especial.

Erythrinidae (*Hoplerythrinus*) es un respirador de oxígeno del aire, que utiliza la vejiga natatoria como órgano de respiración aérea.

“Diversidad igual a especiación menos extinción”. Según Lundberg *et al.* (2010), la especiación es el primer término de la ecuación de la diversificación. La extinción es el segundo. Una parte significativa de la modernización de la ictiofauna neotropical del Neógeno implica la desaparición de especies. Ejemplos de especies perdidas de la fauna del Neógeno de Amazonia son los enigmáticos †*Acregoliath rancii* y el bagre †*Phractocephalus acreornatus*. La extinción completa de los taxones es mucho menos común que su extirpación o extinción local. Casos principales de extirpación se encuentran en lo que ahora son la cuenca drenaje del Magdalena (Lundberg 1997, 2005) y la costa norte de Venezuela (Lundberg & Aguilera 2003, Sabaj Pérez *et al.* 2007).

Los movimientos tectónicos que crearon y aislaron sistemas de drenaje “periamazónicos”, tales como el de Magdalena y Maracaibo, proporcionaron oportunidades para la especiación alopátrica, cuyos resultados de hoy en día son las especies endémicas en estos sistemas. Sin embargo, varios fósiles de una o ambas de esas regiones de casos documentos de extirpación de especies de peces ampliamente distribuidos, aún prosperan en la Amazonia: pez pulmonado, *Arapaima*, cachama (*Colossoma*), pirañas, *Hydrolycus*, bagres goliat (*Brachyplatystoma*), cajaro o bagre de cola roja (*Phractocephalus*) y el bagre sierra (*Doras*).

La extinción local fue una parte importante de la modernización fuera del Amazonas de las faunas de peces de Venezuela y Colombia hasta Argentina y Chile (Lundberg *et al.* 2010). Las causas exactas de estas desapariciones son desconocidas. Cambios climáticos pasados trajeron inviernos fríos al sur del río Paraná y severa aridez a muchas partes del noroeste de América del Sur. La formación de las montañas de los Andes se habría reducido y trastornado algunos ríos. Es significativo que los sistemas periféricos no han recuperado su antigua diversidad de peces. La pobreza continua de estas ictiofaunas seguramente se debe en parte a su aislamiento de la rica fauna cisandina por las divisorias de alta montaña, así como severos o inestables ambientes. Extirpación sucede y ríos fuera de su alcance serán pobres (Lundberg *et al.* 2010).

Una disminución en la diversidad de peces se puede observar tanto de este a oeste y de norte a sur de Suramérica. Hacia el oeste, la diversidad de peces disminuye de 79 a 41 especies por la ausencia de las familias Gymnotidae, Hemiodidae, Crenuchidae, Trichomycteridae, Lebiasinidae y Aspredinidae. En particular, la

cuenca endorreica Salí-Dulce contiene sólo el 20% de las especies Paraná-Platenses (p. ej. Clupeiformes y Beloniformes) y ninguno de los grandes pimelodidos, como los del género *Pseudoplatystoma*. Hacia el sur, el Río de la Plata contiene sólo el 30% de la especies de la Provincia Paraná-Platense. La Cuenca del Salado (Buenos Aires), siendo el límite más meridional de Curimatidae y Loricariidae, tiene sólo el 10% de la especies de la Provincia Paraná-Platense (Cussac *et. al.* 2009, y referencias allí). La diversidad más baja se produce en la isla Tierra del Fuego, la zona más meridional (54°S) del mundo con una fauna de peces de agua dulce, donde sólo se encuentran los salmónidos y cuatro especies nativas de la familia Galaxiidae (Pascual *et al.* 2007).

Planteamientos finales acerca de la biogeografía de los peces de agua dulce de Suramérica requieren mayor información que la que hoy existe sobre la ictiofauna reciente. La presente distribución se podrá explicar mejor cuando tengamos mejores conocimientos taxonómicos y sistemáticos y alcancen un alto nivel de sofisticación. Un problema agravante en relación con los estudios biogeográficos de los peces dulceacuícolas suramericanos es el poco conocimiento en cuanto a las relaciones filogenéticas existentes entre la inmensa diversidad específica y genérica, y aún a nivel de familias. Además, los hábitats de muchos, sino de la mayoría, de pequeños y medianos peces neotropicales epicontinentales no han sido adecuadamente investigados. Sigue siendo válida la anotación de Cala (1987), acerca de que el problema se acentúa aún hoy más debido a la insuficiencia de información bioecológica, sumada a la dificultad de la identificación y clasificación adecuada de un gran número de taxones y de especies, no obstante los grandes adelantos en estas áreas alcanzados especialmente en las dos últimas décadas. Al igual que en Colombia, en Suramérica todavía faltan muchas especies de peces por describir, revisar, mejores estudios sobre filogenia, mayor información sobre la distribución y más registros fósiles, son temas que nos seguirán ocupando gran parte del siglo XXI.

CAPÍTULO 9

DISTRIBUCIÓN DE LA ICTIOFAUNA DE AGUA DULCE EN LAS CUENCAS HIDROGRÁFICAS Y VERTIENTES DE COLOMBIA

Tres grandes cuencas de agua dulce dominan el continente suramericano: Amazonas, Orinoco y Paraná-Paraguay (también llamado La Plata), que en conjunto abarcan 11.300.000 km² y 3.599 especies de peces. La cuenca del Amazonas es la cuenca de agua dulce más grande y diversa del mundo. Tiene 7.130.000 km² y descarga 214.000 m³ s⁻¹ en promedio (Goulding *et al.* 2003) al Océano Atlántico, con un 15-17% del total de agua de río en la Tierra. Esta cuenca drena territorios de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, y tiene sus llanuras de inundación más espectaculares en Brasil.

La evolución del principal eje de drenaje neotropical (cuencas Orinoco y Amazonas) fue fuertemente restringida por varias estructuras geológicas prominentes como la Plataforma Suramericana, escudos Guyanés y Brasileño, centro y norte de los Andes, foreland subandino, América Central y del Sur. La formación de la fauna de peces de agua dulce neotropical moderna también fue influenciada por el clima global y los cambios eustáticos del nivel del mar (desde el invernadero del Cretácico superior y del Cenozoico temprano hasta la glaciación del Neógeno tardío), y por la tectónica global y regional (por ejemplo, el Cretáceo inferior, Paleógeno Incaico y Neógeno Quechua 1-4 etapas de orogenias). Por último, el paisaje regional y las características ecológicas, como la altitud, el gradiente del arroyo, lluvia, la temperatura, la cubierta forestal y la química del agua también afectan la diversidad de las comunidades locales.

La vicariancia y la geodispersión son procesos complementarios de la historia de la tierra, cada uno de ellos dando lugar a patrones biogeográficos concordantes entre los múltiples linajes que constituyen una biota regional (Lieberman 2003, en Reis *et al.* 2016, Albert & Crampton 2010). La captura de la corriente principal de agua a través de una división de captación involucra geodispersión y vicariancia, conectando y separando porciones de cuencas adyacentes, formando rutas de dispersión para algunos taxones acuáticos y barreras para la dispersión en otros. Estos cambios hidrogeográficos a través de las divisiones de las cuencas contribuyen al ensamblaje de las faunas de la cuenca, así como a la formación de nuevas especies.

Finalmente, y que puede resultar ser muy significativa, es el impacto potencial de la introducción de especies exóticas y el trasplante de peces sobre la actual ictiofauna

nativa neotropical. Estas introducciones hechas por agencias gubernamentales o por particulares tienen impactos negativos sobre las ictiofaunas nativas, incluyendo especies comerciales de máxima importancia, tanto en regiones templadas (*e. g.* Norteamérica: Williams *et al.* 1989) como en regiones tropicales (*e. g.* Kaufman 1992, Cala 1995, Cala & Bernal 1997).

Un ejemplo excepcional para el trópico es la devastación de gran número de especies de cíclidos del lago Victoria, que fueron comercialmente importantes, como consecuencia, por lo menos parcial, de la introducción de un pez no nativo y predador (Kaufman 1992). Estos riesgos se pueden potenciar si se substantia la hipótesis de que los ecosistemas naturales tropicales con alta diversidad son muy frágiles comparados con las zonas templadas. Un entendimiento oportuno de la inmensamente diversa ictiofauna neotropical es un requisito para que podamos evaluar, predecir y posiblemente mejorar las consecuencias de las modificaciones antropogénicas presentes y futuras de los sistemas dulceacuícolas neotropicales.

Los peces neotropicales de agua dulce habitan una amplia gama de hábitats acuáticos continentales, desde lagos alpinos y rápidos torrenciales de los Andes, extensas planicies de inundación, sabanas y estuarios inundados por temporadas, bosques inundados y canales profundos de grandes ríos de tierras bajas y canales subterráneos y cavernas de paisajes kársticos en el Escudo Brasileño.

Algunos de los principales conjuntos faunísticos de peces neotropicales de Suramérica se asocian con la química del agua, influenciada especialmente por la geoquímica del sustrato de las fuentes de agua de cabecera, cobertura vegetal dominante y tipos de suelo. Los ríos sedimentarios ricos en aguas blancas se originan en los Andes (*e.g.* Madeira, Marañón, Magdalena, Guaviare, Meta y Napo). Los ríos de aguas negras ricos en taninos (*e.g.* Atabapo, Guainía, Japurá, Negro y Tefé) se originan en las tierras bajas boscosas, tienen cargas de sedimento muy bajas y pueden tener valores de pH muy bajos (<4). Los ríos de aguas claras drenan las rocas cristalinas antiguas y bien erosionadas de los escudos de Guyana y del Brasil. Las diferencias regionales en la calidad del agua se basan también en la composición química de los suelos y roca madre.

Los humedales inundados estacionalmente de Suramérica albergan una enorme diversidad de peces especializados. La cuenca del Amazonas abarca > 300.000 km² de llanuras inundables estacionales conocidas como várzeas para ríos de aguas blancas e igapós para ríos de aguas negras. Las sabanas inundadas estacionalmente incluyen los Llanos de la cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela con cerca de 450.000 km², y el Pantanal del Alto Paraguay en zonas fronterizas de Brasil, Bolivia y Paraguay con cerca de 195.000 km². La densidad de drenaje en la mayor parte de Suramérica es muy alta, con una inmensa diversidad de peces de cuerpo pequeño

que habitan en los arroyos de tierra firme y en los pequeños ríos que cubren el 98% del paisaje. Los tributarios de las corrientes de agua de terra-firme suelen aislarse entre sí a través de cuencas de altitud baja, lo que reduce el flujo de genes entre las poblaciones y contribuye a altos niveles de endemismo en toda la cuenca.

Algunos hábitats acuáticos peculiares de Suramérica no tienen muchas especies, sino especies especializadas y endémicas. Los peces que habitan ríos y lagos de alta altitud de los Andes están altamente especializados para la vida en aguas frías, bien oxigenadas y de flujo rápido. Algunos miembros de la familia Rivulidae son conocidos como peces anuales, que viven únicamente en charcos de agua dulce temporales formados durante el periodo de lluvias, pues los adultos desovan durante el último periodo de lluvias de fin de año, y los huevos sobreviven el periodo seco (diciembre-abril) enterrados en el sustrato, mientras que los adultos mueren, por ejemplo *Austrofundulus myersi* (Dahl 1971) en el noroeste de Colombia (Sucre y Córdoba). La eclosión se produce normalmente durante la próxima temporada de lluvias.

Algunos de los principales conjuntos faunísticos de peces neotropicales de Suramérica se asocian con la química del agua, influenciada especialmente por la geoquímica del sustrato de las fuentes de agua de cabecera, cobertura vegetal dominante y tipos de suelo. Los ríos sedimentarios ricos en aguas blancas se originan en los Andes (*e.g.* Madeira, Marañón, Magdalena, Guaviare, Meta, Napo). Los ríos de aguas negras ricos en taninos (*e.g.* Atabapo, Guainía, Japurá, Negro y Tefé) se originan en las tierras bajas boscosas, tienen cargas de sedimento muy bajas y pueden tener valores de pH muy bajos (<4). Los ríos de aguas claras drenan las rocas cristalinas antiguas y bien erosionadas de los escudos de Guyana y Brasil. Las diferencias regionales en la calidad del agua se basan también en la composición química de los suelos y roca madre.

En general, la mayoría de especies de peces de agua dulce viven en las regiones tropicales; tierras templadas del norte contienen una fauna bastante diversa, principalmente de ciprínidos y percas. Hay menos peces de agua dulce en la zona templada del sur. Characiformes y Siluriformes (bagres) son mucho más diversos en América del Sur que en África.

Los peces de agua dulce neotropical habitan una amplia gama de hábitats acuáticos continentales, desde lagos alpinos y rápidos torrenciales de los Andes, extensas planicies de inundación, sabanas y estuarios inundados por temporadas, bosques inundados y canales profundos de grandes ríos de tierras bajas y canales subterráneos y cavernas de paisajes kársticos en el Escudo Brasileño.

La región colombiana es fuertemente influenciada por la tectónica de placas, viéndose sus dinámicas geomorfológicas marcadas por las interacciones de las placas de

Nazca, los Cocos, Suramericana, Caribe y la placa de Panamá (Fig. Cap.3: 1), que han generado fallamientos y surgencias en las zonas del Chocó en donde se presenta una subducción y en la zona andina donde se presenta toda una línea de fallamientos. Esto ha conllevado a fuertes movimientos en regiones colombianas, con riesgos sísmicos.

La geología histórica de las cuencas de los ríos en el noroeste de Suramérica (NSA) durante el Neógeno es compleja e incompleta. Análisis de datos de trazos de fisión, sedimentología, palinología y paleontología sugieren que hasta el Mioceno medio (~16 Ma), la mayoría de las áreas de lo que es el contemporáneo oeste del Amazonas drenaba hacia el norte a un delta localizado en el área de la moderna cuenca del golfo de Maracaibo y que a ese tiempo, el NSA estaba separado del sur de Centroamérica por más de 200 km de mar abierto (Albert *et al.* 2006).

Gran parte de la diversificación de los peces de aguas dulces neotropicales y otros organismos acuáticos tuvo lugar en los dinámicos cambios de los ríos y cuencas de Suramérica durante el Cretáceo tardío y el Cenozoico. Estas aguas continentales eran a la vez los agentes y los productos de la evolución del paisaje. Las características y los procesos tectónicos a gran escala controlados alteran los contornos de la tierra y, de ese modo, los cursos de ríos y los límites de las cuencas hidrográficas.

Para explicar la presencia de especies de peces, por ejemplo de *Cynodonichthys*, *C. pacificus* y *C. leucurus* en la costa del Pacífico al oeste de la Cordillera Occidental y *C. Chucunaque* en la conexión del Istmo de Panamá, es necesario entender la complejidad de la historia geológica de la zona. Tan temprano como el Paleoceno (50-60 Ma), la orogenia andina se inició con gran elevación coincidiendo con el aumento de actividad volcánica a lo largo del arco oriental de la zona de subducción.

El norte de los Andes está constituido por tres cordilleras relativamente distintas y paralelas, cada una el resultado de diferentes procesos geológicos que ocurren en diferentes momentos.

La Cordillera Occidental es un arco formado a principios del Paleoceno por deformación compresional causada por la colisión de arcos volcánicos occidentales con la margen continental. El margen noroeste fue causado por la subducción de la placa de Nazca. Colisión del arco de islas de Panamá-Chocó con el margen noroeste de la placa de Suramérica, 12 a 6 Ma, fue la principal responsable del levantamiento de la Cordillera Oriental (Duque-Caro 1990). El estrecho Graben o fosa tectónica Cauca-Patía separa las cordilleras occidental y central, mientras que el más amplio valle y alargado del Magdalena separa a las cordilleras Central y Oriental.

Alternantes episodios de levantamiento y erosión continuaron durante el Cenozoico, con aproximadamente un tercio de la actual elevación alcanzada en 10 Ma (Gregory-Wodzicki 2000). Por lo tanto, gran parte de los Andes, en las regiones del centro y

norte es muy joven, y levantamientos modernos se lograron no antes de 2,7 Ma. El bloque del Chocó probablemente se originó lejos de América del Sur, al menos tan lejos como a las latitudes del norte de América Central, previo a su acreción sobre los flancos del noroeste de la Cordillera Occidental.

La subducción de la Placa del Caribe por debajo de la Placa Sudamericana causa la elevación de la Cordillera Central de Colombia, mientras que las islas volcánicas comenzaron a aparecer en la región que hoy ocupa el Istmo de Panamá. Una extensa y generalizada ictiofauna de tierras bajas, probablemente entre ellos miembros del grupo de *Cynodonichthys elegans*, estaba en su lugar antes de este evento de vicarianza. La mayoría de los taxones del grupo *Cynodonichthys elegans* tienen su distribución en los tributarios de las cuencas de los ríos Cauca y Magdalena. La última gran y extensa incursión marina en el norte de Suramérica está fechada alrededor de 15-10 Ma mientras el nivel del mar subió entre 30 y 40 metros por encima del nivel en la actualidad. Sin importar el nivel exacto de aumento, la transgresión marina habría causado la retracción y la extinción parcial de las faunas de peces de tierras bajas en muchas partes del norte de América del Sur. Durante los períodos de bajo nivel del mar, sin embargo las especies de peces de las tierras bajas podrían beneficiarse de las tierras bajas más amplias con hábitats de agua dulce a lo largo de la costa y hacer posible la migración hacia el Istmo de Panamá y hacia el bloque Chocó en el lado del Pacífico de la Cordillera Occidental. Esto podría ser una explicación de su presencia en el sur de Panamá y el Depto. de Chocó.

La zona de la actual cuenca del valle del Magdalena estaba dominada por un sinuoso a trezado sistema fluvial con una dirección de transporte E-SE (e. g. Guerrero 1997, Hoorn *et al.* 1995). Este sistema drenaba en la cuenca de Los Llanos que en ese momento estaba ocupada o influida por un ambiente marino (formación León: Cooper *et al.* 1995). En la edad media del Mioceno (13,5-11,5 Ma), la fauna acuática de La Venta en el presente valle del río Magdalena, documenta un gran sistema fluvial que contiene numerosos peces, con parientes de géneros que hoy viven en el Amazonas y el Orinoco: *Lepidosiren*, *Arapaima*, *Colossoma*, *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus* (Lundberg 1997). Coincidente o subsecuente a la posterior formación tectónica y el aislamiento del valle del Magdalena, muchos elementos de su primera biota acuática fueron extirpados (Lundberg 1997).

Un modelo simplificado para el aislamiento secuencial de las cuencas de drenaje del NSA (Noroeste de Suramérica) resultantes del tectonismo del Mioceno, elaborado por Albert *et al.* (2006), es el siguiente: (1) El levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que establece un fecha mínima para el aislamiento hidrológico de las cuencas Magdalena y Cauca y la vertiente del Pacífico de Colombia de la cuenca cisandina proto-Orinoco (actual oeste del Amazonas y del Orinoco); (2) la formación inicial del moderno fan de sedimentos de Amazonas con un aumento de diez veces de

depósitos terrígenos en el alto Ceara (~ 8-9 Ma), que establece una fecha mínima para la separación de las cuencas del oeste del Amazonas y del Orinoco (Piper *et al.* 1997, Dobson *et al.* 1997, 2001); y (3) el surgimiento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma), que establece una fecha mínima para el aislamiento de las modernas cuencas de Maracaibo y del Orinoco (Mullins *et al.* 1987, Hoorn *et al.* 1995, Lundberg *et al.* 1998).

Filogenias de especies de peces son parcialmente coincidentes con los patrones de aislamiento de la cuenca de drenaje generados a partir de datos geológicos del Mioceno en el noroeste de Suramérica, que asocian el levantamiento inicial de la Cordillera Oriental (~ 12 Ma) con el aislamiento hidrológico del Magdalena, las regiones de la vertiente del Pacífico y el levantamiento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma) con el aislamiento de las modernas cuencas de Maracaibo y Orinoco. Aunque algunas filogenias unen taxones de Maracaibo y del Orinoco cisandino; un conjunto de relaciones más comunes de la zona se produce entre clados exclusivos de las cuencas de Maracaibo y transandina del Magdalena (Albert *et al.* 2006)

El origen combinado de la ictiofauna de Maracaibo puede ser debido a extinción parcial de taxones cisandinos que resultaron de una incursión del mar en el Mioceno tardío y posterior invasión por congéneres de la adyacente cuenca del Magdalena. Las cuencas de Maracaibo y Magdalena comparten la mayoría de clados exclusivos entre las cuencas del noroeste de Suramérica (*vide* Reis 1998). En combinación, los datos agrupados en filogenias y distribuciones de especies sugieren los orígenes de la fauna de peces transandinos de agua dulce ser anteriores a los eventos tectónicos del Mioceno que seccionaron el paisaje (Albert *et al.* 2006).

La gran variedad de ecosistemas epicontinentales, costeros, marinos y terrestres hace de Colombia un país megadiverso; cuenta de esto la dan las aproximadamente 30.000 especies de plantas, 1220 especies de peces dulceacuícolas descritas; y cerca de 5000 especies marinas (1000 especies de crustáceos, 1400 especies de moluscos, 153 especies de corales, 290 especies de equinodermos y 900 especies de briozoos), 750 especies de anfibios y 524 de reptiles, 1898 especies de aves y 471 especies de mamíferos. En América del Sur, Colombia ocupa el segundo lugar, después de Brasil, en el número de especies de peces. Sin embargo, si tenemos en cuenta las especies por unidad de área de los dos países, Colombia es el más diverso.

Colombia es un país muy privilegiado con una ictiofauna muy diversa y rica, y tener una riqueza pesquera más representativa transandina en las cuencas hidrográficas de las vertientes Caribe y Pacífico, y compartir una inmensa ictiofauna de las dos grandes cuencas del continente suramericano: cuenca del Amazonas y del Orinoco. Sin embargo, esta gran diversidad se ve vulnerada por la rápida modernización industrial, la explotación incontrolada de los bosques y la selva prístina, la minería y contaminación ambiental especialmente de las aguas por desechos industriales y

agrícolas, pesticidas, la introducción de especies exóticas por parte del ser humano, la caza ilimitada y la sobrepesca, convirtiéndose en un factor determinante de amenaza a la diversidad nativa. Dentro de la zona continental de Colombia cinco cuencas hidrográficas principales son reconocidas: Amazonas, Orinoco, Pacífico, Caribe y Catatumbo (Fig.Cap.3: 3).

En Colombia se han registrado alrededor de 1220 especies nativas de peces que viven en agua dulce, 541 distribuidas en la cuenca vertiente Caribe (Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-cala *et al.* 2016), incluyendo las 90 especies en la región colombiana de la cuenca del Catatumbo vertiente Caribe (Ortega-Lara *et al.* 2012), 137 en la vertiente Pacífico (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012); 788 de la cuenca de los ríos de la Amazonia colombiana y 685 de la Orinoquia colombiana (Lasso 2010). Estas especies representan 22 órdenes y 54 familias. Los ordenes con el mayor número de especies ícticas en aguas continentales de Colombia son los Characiformes (471 especies), Siluriformes (529 especies), Gymnotiformes (60 especies), Cichliformes (68 especies), Cyprinodontiformes (31 especies), con los restantes 17 ordenes, con 1 a 16 especies cada uno. A nivel de familia, Characidae tiene el mayor número de especies (196), seguida por Loricariidae (156 especies), Cichlidae (68 especies), Trichomycteridae (56 especies), Pimelodidae (53 especies), y las restantes 49 familias con 1 a 49 especies.

La distribución de los peces en Suramérica

Géry (1969) reconoció 8 regiones faunísticas en Suramérica: (1) La región de la Guayana amazónica con interconexiones a (2) la región del Orinoco venezolano al norte, y (3) el Paraná hacia el sur; (4) Magdalena y (5) Trásandina en el noroeste; (6) Andina y (7) Patagónica al sur de esta, con la (8) al este de Brasil en ríos drenando a la costa atlántica. El principal patrón de distribución de los peces es de una riqueza Central, más grande en la Amazonia, con algo menos en drenajes norte y sur, menos en el aislado Magdalena y un moderadamente pobre fauna en los drenajes occidentales de Colombia y Ecuador. Los Andes tienen una fauna pobre, principalmente de peces de torrente especializados y una radiación de peces del género *Orestias* (Cyprinodontidae) en los lagos de gran altitud (Parenti 1984a,b); en el extremo sur hay una transición a una fauna completamente diferente de peces antárticos periféricos.

Teniendo en cuenta la distribución de los peces en Colombia, Cala (1987a) propuso 8 regiones biogeográficas: Altiplano andino, sistema del río Atrato, sistema del río Sinú, vertiente noroccidental del Caribe, sistemas de los ríos Magdalena, Catatumbo, Orinoco y Amazonas. Después del análisis de Abell *et al.* (2008) sobre la distribución de los peces de agua dulce alrededor del mundo, el río Atrato se incorporó a las

pendientes del Pacífico norte Andino, el río Magdalena con el río Sinú, y los drenajes del Caribe suramericano fueron incorporados a la región Trinidad. Recientemente, Albert *et al.* (2011) avanzado más allá de la clasificación de Abell para definir endemismo de peces y densidades de especies alrededor de todas las 44 ecorregiones de Suramérica. Ellos encontraron que aunque las ecorregiones en el norte de SA no son diversas como otras en la Orinoquia o Amazonas, su fauna de peces es altamente endémica (50% de endemismo).

El número de especies de peces en las cuencas de los ríos (*e.g.* Magdalena-Cauca) cambia a lo largo del gradiente altitudinal que muestra el valor más alto a menores alturas (Jiménez-Segura *et al.* (2014a; Carvajal-Quintero *et al.* 2015). No obstante, el número de especies se reduce a medida que aumenta la altitud, el valor de la diversidad β es alta, y el porcentaje de especies endémicas es más alto (Carvajal-Quintero *et al.* 2015; Jiménez-Segura, Galvis, Cala *et al.* (2016: Fig.Cap.9: 2).

La distribución altitudinal de la fauna de peces a lo largo de los lechos de los ríos de los Andes está influenciada por la pendiente, la velocidad, la temperatura del agua y la altura de la columna de agua; estas características físicas de los sistemas acuáticos inducen a la zonificación de altitud de comunidades de peces. Los ecosistemas acuáticos del río Magdalena entre 5 y 100 m de altitud (*i.e.* pantanos, ciénegas o lagos dentro de la zona de inundación) son hábitat de 62 especies; entre 100 y 300 m el número de especies puede llegar a 92 y los conjuntos de hasta 2300 m pueden tener entre tres y seis especies. Las especies dominantes en los conjuntos entre 5 y 100 m de altitud son *Cyphocharax magdalanae*, *Pimelodus blochii*, *Triporthesus magdalanae*, *Hyphessobrycon proteus*, *Prochilodus magdalanae*, *Hoplosternum magdalanae* y *Astyanax magdalanae*. A medida que aumenta la altitud, los ríos andinos cambian de ensamblaje y otras especies llegan a ser abundantes como *Chaetostoma* spp, *Andinoacara latifrons*, *Astyanax* spp, *Bryconamericus* spp y *Creagrutus magdalanae*. Entre 200 y 700 m, *Brycon henni* y los géneros *Astroblepus*, *Trichomycterus* y *Lebiasina* caracterizan la fauna piscícola. Trechos del canal entre 100 y 300 m de altitud son los más ricos en especies. Aunque el número de especies en el conjunto se correlaciona negativamente con la altitud, este modelo presenta una interrupción en algunos rangos de altitud (Jiménez-Segura, Galvis, Cala *et al.* 2016).

Biogeografía y distribución de los peces de agua dulce de las cuencas hidrográficas transandinas: vertientes Caribe, Catatumbo y Pacífico

Los estudios científicos formales sobre peces Neotropicales de agua dulce, se inician en Colombia con los peces andinos por (Humboldt 1805a). Las investigaciones de carácter científico de los peces transandinos continuaron con Steindachner (1878, 1880), Boulanger (1887), Eigenmann (*e. g.* 1912b, 1913, 1917a-b, 1919, 1920a-b,

1921a, publica sobre los peces de la Cordillera de Bogotá y la distribución horizontal y vertical de los peces de la cuenca del río Magdalena), Miles (1947), Dahl (1941, 1943, 1955, 1958a, 1958b, 1960, 1971). Trabajos más recientes son por ejemplo Cala (1990, 1995), Maldonado-Ocampo *et al.* (2005) publican una guía ilustrada de campo de los peces de los Andes de Colombia. Sobre diversidad de sistemas acuáticos de los Andes tropicales, Maldonado *et al.* (2011), presentan un análisis de los peces andinos por gradientes altitudinales en las cuencas de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Anderson *et al.* (2011), Anderson y Maldonado-Ocampo (2011), Maldonado-Ocampo *et al.* (2011), tratan la diversidad de los peces andinos, conservación, cambios y contaminación del medio ambiente andino.

El trabajo más reciente sobre las faunas de peces de agua dulce, hábitats y retos para su conservación en las cuencas de los ríos del Caribe del noroeste de América del Sur, es el de Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-Cala & siete autores más (2016). Los peces andinos, generalmente están conformados por dos grupos morfológicamente diferenciables: peces de torrentes y peces fusiformes. DoNascimento *et al.* (2017) publican una lista actualizada de los peces de agua dulce de Colombia.

Desde su separación del continente Gondwana hace ~100 Ma, los sistemas acuáticos del norte de Suramérica evolucionaron a partir de un río proto Amazonas-Orinoco que drenaba hacia el este hasta al Atlántico occidental a un conjunto de cuencas que drenan al Caribe, a causa del levantamiento de diversas ramas de las cordilleras Occidental, Central y Oriental de los Andes, y las ramificaciones de Venezuela y de Mérida. Periodos glaciares e interglaciares del Pleistoceno, causaron cambios en el nivel del mar y el avance y retirada de agua salada en los sistemas de agua dulce de las tierras bajas. La elevación del nivel del mar durante los períodos más cálidos puede haber generado las extinciones masivas de la biota de agua dulce, así como la conexión de las llanuras de inundación de todas estas cuencas del norte que llevan a la dispersión potencial de la fauna de agua dulce a lo largo de la costa (Rodríguez-Olarte *et al.* 2013).

En la región Andina, durante la mayor parte del periodo Terciario hubo muy poca actividad orogénica. En la época del Paleoceno (65 Ma) la formación Guaduas de la Cordillera Oriental, que para entonces era una planicie, tuvo numerosos paleocauces meándricos y muchos de ellos vertían sus aguas por el flanco oriental hacia la cuenca Marginal. Esta cuenca al colmatarse se transformó en una gran planicie y cuenca fluvial a la que desembocaban ríos provenientes tanto del Escudo guayanés al oriente, como de la cordillera Central al occidente y cuyo cauce principal (proto-Orinoco) desembocaba en la actual cuenca del lago de Maracaibo.

La costa occidental de la Cordillera Central que emergía como una isla al comienzo del Terciario (65 Ma) es la actual falla Romeral (se extiende desde Calamar en el

río Magdalena, sigue los valles de los ríos Cauca y Patía y penetra en Ecuador) que marca el límite occidental de la corteza continental. Desde allí hacia el occidente se extendía el océano Pacífico, y en su borde los sedimentos marinos y el volcanismo submarino comenzaban a formar la Cordillera Occidental en el Terciario medio ~30 Ma (Duque-Caro 1978). Su elevación es más acentuada al sur con alturas cercanas o superiores a 4.000 m (Serranía de los Paraguas y cerro de Tatamá en los límites de los departamentos de Chocó y Valle del Cauca, y los farallones de Citará entre Chocó y Antioquia). En el extremo norte de la Cordillera Occidental, la emergencia fue menor, las serranías de San Jacinto y los Montes de María no alcanzan alturas de 1000 m.

Hacia finales del Eoceno ~ 37 Ma, el borde de la plataforma continental próxima a la Serranía de San Jacinto (extremo norte del ramal andino Occidental) sufrió fracturación y hundimiento, lo que permitió la formación de un mar somero entre ella y la nueva línea de costa. En el Oligoceno (34 Ma b. p.) al occidente de la Serranía de San Jacinto, en lo que hoy es el valle del Sinú y la Serranía de las Palomas, hubo una sedimentación pelágica de turbiditas que hoy cubren el fondo del valle y su borde occidental. A finales del Mioceno (12 Ma b. p.) mientras las serranías continuaban su levantamiento, la plataforma continental se hundió y el mar cubrió casi toda la Depresión Momposina durante la transgresión marina. Al ocurrir esto el río Magdalena, que desembocaba en el lago de Maracaibo (la Serranía de Perijá aun no se levantaba), vertió sus aguas en la Depresión Momposina dando origen a un gran lago con sedimentación fluvial y lacustre.

Durante el Mioceno temprano-medio (24-11 Ma), los mega humedales Pebas (Hoorn *et al.* 1995, Hoorn *et al.* 2010b) se extienden desde las cuencas subandinas del norte hacia el este, y ocupan parte de la Amazonia occidental durante el Mioceno inferior, y la mayoría del Mioceno medio. En su punto máximo esta vasta red de lagos y pantanos cubrían un área de más de un millón de km². Los hábitats acuáticos eran más o menos continuos, pero su configuración debe haber cambiado con los cambios de nivel de base. Hacia el norte, el sistema Pebas estuvo abierto a ajustes marinos. Además, es la época del establecimiento de los bosques tropicales modernos de Suramérica.

La zona de la actual cuenca del valle del Magdalena estaba dominada por un sinuoso a trezado sistema fluvial con una dirección de transporte E-SE (*e. g.* Guerrero 1997, Hoorn *et al.* 1995). Este sistema drenaba en la cuenca de Los Llanos que en ese momento estaban ocupados o influidos por un ambiente marino (formación León: Cooper *et al.* 1995). En la edad media del Mioceno (13,5-11,5 Ma), la fauna acuática de La Venta en el presente valle del río Magdalena, documenta un gran sistema fluvial que contiene numerosos peces, con parientes de géneros que hoy viven en el Amazonas y el Orinoco: *Lepidosiren*, *Arapaima*, *Colossoma*, *Brachyplatystoma* y *Phractocephalus* (Lundberg 1997). Coincidente o subsecuente a la posterior

formación tectónica y el aislamiento del valle del Magdalena, muchos elementos de su primera biota acuática fueron extirpados (Lundberg 1997).

La extraordinaria diversidad de peces en los ríos del Caribe del noroeste de Suramérica se desarrolló bajo la influencia de los dramáticos cambios ambientales del Neógeno en el norte de América del Sur las oscilaciones climáticas de la orogénesis Quechua y Pleistoceno. Aunque, incluyendo esta región no es la más rica en América del Sur, el endemismo es muy alto. La estructura del conjunto de peces es única para cada uno de los cuatro sistemas acuáticos identificados (ríos, arroyos, lagos/ciénagas de llanuras de inundación y embalses) y dinámica de las comunidades están muy sincronizadas con el pulso de inundación bimodal de las temporadas de lluvia. La pesca multiespecífica altamente estacional se basa en las especies migratorias.

Adicionalmente, la descripción de decenas de nuevas especies, en especial para la Vertiente Caribe (*e. g.* Ardila Rodríguez 2006, 2007a-b; 2008, 2011a-c; Román-Valencia (1900, 2001); Román-Valencia *et al.* (1999, 2007, 2008a-b, 2013); Castellanos-Morales (2007); Vermeulen (2013), y que no se conocen en cuencas cisandinas, incrementa el endemismo en la región transandina.

La acción combinada del choque de las placas Caribe y la placa continental de Suramérica hizo que se plegara la antigua cuenca marginal ya colmatada y comenzara a emerger la Cordillera Oriental 12 Ma b. p. (Hoorn 1994). Con ella, se levantó el Macizo de Garzón (actual sector de la Cordillera Oriental, que es límite entre los departamentos de Huila y Caquetá), cuyo levantamiento formó el alto valle del río Magdalena el cual continuó desembocando al proto-Orinoco hasta que se levantó por completo la Cordillera Oriental. Al mismo tiempo pero más al norte, ocurría el desplazamiento hacia el oriente de la placa Caribe haciendo desprender la Sierra Nevada de Santa Marta de la Serranía de San Lucas, y en un movimiento semicircular se desplazó hacia su posición actual. A finales del Mioceno (8 Ma b. p.) emergen los Andes de Mérida y con ello se separan así la cuencas Magdalena-Catatumbo de la cuenca del Orinoco. En la transición Plioceno-Pleistoceno (2,6 Ma b. p.) se produjo el levantamiento de la Serranía de Perijá como un gran pliegue anticlinal, con lo cual la cuenca del Magdalena se separó completamente de la del río Catatumbo.

Reorganización tectónicamente controlada de drenajes de gran importancia biogeográfica ocurrió en Colombia, Bolivia y sur de Brasil. Estratos del Mioceno conocidos como Pebas y/o formaciones Solimões, en adelante descritas como Formación Pebas (Wesselingh *et al.* 2006a) que afloran a lo largo de los ríos en la Amazonia del noreste de Perú, sureste de Colombia y la zona fronteriza adyacente de Brasil, son conocidos por su rica fauna fósil (Nuttall 1990, Wesselingh *et al.* 2002). En la Formación Pebas, Lundberg *et al.* (1998) citan faunas de invertebrados acuáticos bivalvos (Corbulidae), gastrópodos (Hydrobidae), ostrácodos (Cyprididae y

Cytherididae). Wesselingh *et al.* (2006a) reportan faunas de moluscos caracterizadas por especies endémicas de Corbulidae y Cochliopidae, en estratos tipo Pebas que cubren un área de más de un millón de km² en Colombia, Perú, Ecuador y la Amazonia brasileña (Wesselingh *et al.* 2002). El marco estratigráfico de la Formación Pebas se ha basado en zonas de polen que se correlacionan con las sucesiones marinas del Caribe (Hoorn 1993b, 1994b). Afloramientos de la formación Pebas en la Amazonia colombiana y peruana fueron atribuidos por Hoorn (1994b) en tres zonas de polen que cubren un intervalo entre el Mioceno temprano tardío y finales del Mioceno temprano.

Una biozona en base de moluscos se propone para los depósitos del Mioceno de la Amazonia occidental (Perú, Colombia y Brasil), comúnmente conocida como la formación Pebas (Wesselingh *et al.* 2006a). La nueva zonificación refina zonificaciones existentes de polen y proporciona una clave para la rápida evaluación de la posición estratigráfica de los depósitos neógenos en el campo. La distribución regional de las doce zonas de moluscos revela una gran estructura, el “*antecline*” Iquitos-Araracuara. En base a este trabajo Wesselingh *et al.* (2006a) proponen un marco bioestratigráfico para los depósitos del Mioceno de la Amazonia occidental, incluyendo los depósitos fosilíferos de las cuencas adyacentes: Putumayo y las cuencas de Los Llanos y del Magdalena en Colombia).

Los emplazamientos tectónicos de la cordillera Oriental y Andes de Venezuela fragmentó la amplia fauna del Neógeno amazónico y la aisló de las nacientes de las cuencas de drenaje del Magdalena y Maracaibo. En estas áreas ahora periféricas a los grandes ríos de las tierras bajas cis-andinas hay casos bien conocidos de extirpación local del Mioceno tardío o del postmioceno de peces que aún prosperan en la Amazonia (Lundberg *et al.* 2010), y también en la cuenca del Orinoco. Además, ver contextos paleogeográficos y drenaje (Cap. 6, esta publicación).

Filogenias de especies de peces son parcialmente coincidentes con los patrones de aislamiento de la cuenca de drenaje generados a partir de datos geológicos del Mioceno en el noroeste de América del Sur, que asocian el levantamiento inicial de la Cordillera Oriental (~ 12 Ma) con el aislamiento hidrológico del Magdalena y las regiones de la vertiente del Pacífico, y el levantamiento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma) con el aislamiento de las modernas cuencas de Maracaibo y del Orinoco. Aunque algunas filogenias unen taxones de Maracaibo y el cisandino Orinoco, un conjunto de relaciones más comunes de la zona se producen entre clados exclusivos de las cuencas de Maracaibo y transandina del Magdalena (Albert *et al.* 2006).

La combinación de datos agrupados en filogenias y distribuciones de especies, sugiere que los orígenes de la fauna de peces de agua dulce trasandinos son anteriores a los eventos tectónicos del Mioceno, que diseccionó el paisaje. Entre las familias de teleosteos de agua dulce del noroeste de América del Sur, la diversidad de especies se

correlaciona significativamente con un número mínimo de clados cis-/trans-andinos, lo que indica que la diversidad de especies relativa y distribuciones biogeográficas de peces amazónicos fueron efectivamente modernas a finales del Mioceno medio (Albert *et al.* 2006).

Según Albert *et al.* (2006), la ictiofauna de las cuencas de los ríos transandinos en el noroccidente de Suramérica es ancestral y diversa, su riqueza de especies agrupa el 14% (558 de 4.085) de las especies de teleósteos neotropicales, pero a su vez representa el 88% de los órdenes y el 79% de las familias. De la distribución geográfica de todas las 39 familias y 641 géneros de peces primarios y secundarios de aguas dulces neotropicales, 139 géneros y 565 especies (ahora 574), son exclusivamente transandinos. De los 123 géneros neotropicales de agua dulce con distribución cis-/transandina, 83 son de la cuenca Magdalena-Cauca y 48 de la del Atrato y subcuencas del Salí. Adicionalmente la descripción de nuevas especies para la Vertiente Caribe (*e. g.* Ardila Rodríguez 2006, 2007a-b, 2008, 2011a-c); Román-Valencia (1900, 2001); Román-Valencia *et al.* (1999, 2007, 2008a-b, 2013); Castellanos-Morales (2007), Buitrago-Suárez y Burr (2007), Vermeulen (2013, 2014), y que no se conocen en cuencas cisandinas, incrementa el endemismo en la región.

En las colecciones paleontológicas llevadas a cabo por personal de *Duke University* y el Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras (INGEOMINAS) de Colombia, han recuperado abundantes restos de vertebrados del Mioceno de la formación *Villa Vieja* en la parte alta de la cuenca del río Magdalena. El conjunto de fósiles comprende la fauna *La Venta*. Lundberg y Chernoff (1992) mencionan que algunos de los fósiles de peces incluidos en el material (*e. g.* el pez pulmonado *Lepidosiren cf. paradoxa* y el carácido herbívoro *Colossoma cf. macropomum*) están cercanamente relacionados con formas vivientes que no ocurren hoy en la cuenca del Magdalena (Bondesio & Pascual 1977, Lundberg *et al.* 1986), fechando sus edades aproximadas en 13 millones de años y sitios extralimitados. Estos fósiles son de considerable interés para la historia de los peces de la cuenca del Magdalena, y para Suramérica como un todo. †*Brachyplatystoma promagdalena* y *Brachyplatystoma cf. Vaillantii*, también ocurren en la fauna *La Venta* (Lundberg 1997, 2005).

Esta información paleontológica muestra que las faunas de peces del norte de Suramérica son muy antiguas y fueron más dispersas en el pasado que hoy, y dejan serias dudas sobre hipótesis que explican la actual diversidad y distribución de los peces neotropicales como resultado de los eventos del Pleistoceno (Lundberg & Chernoff 1992). Además, estos autores reportan el descubrimiento y significancia de un pez distintivo de Amazonia en la fauna *La Venta* del Mioceno entre las cordilleras Central y Oriental de Colombia. Este fósil es cercano a *Arapaima gigas*, el pirarocú o arapaima, una especie que actualmente está dispersa a través del sistema amazónico, Bahía y Guayanas, pero ausente en las regiones del Magdalena, Orinoco y Maracaibo.

Estos descubrimientos corroboran con evidencia neoontológica, un evento vicariante que contribuyó a que especies de la fauna del Mioceno del Amazonas-Orinoco hicieran parte de la fauna original regional del Magdalena. Además, el hallazgo colombiano de *Arapaima* provee un caso adicional ilustrativo de 4 patrones de evolución y biogeografía de peces neotropicales esbozada por Lundberg *et al.* (1986, 1988). Hoorn (1994), reporta que hasta finales del Oligoceno (33 Ma b. p.), la mayoría de los sedimentos que se acumularon en la cuenca marginal que bordeaba los Andes eran casi en su totalidad provenientes del Escudo guayanés, que indica que el levantamiento de los Andes hasta entonces era incipiente.

El levantamiento de la Cordillera Oriental y su unión con la Serranía de Mérida aisló las cuencas del Catatumbo, Magdalena y todas las demás que se formaron al occidente de ésta cordillera, lo que determinó que la cuenca del Orinoco dejara de verter sus aguas junto con el río Magdalena al Golfo de Maracaibo y desvió su curso al oriente, hace aproximadamente unos 11 millones de años (Hoorn 1994). Los ríos Magdalena y Catatumbo compartieron una cuenca común hasta finales del Terciario, cuando el levantamiento de la Serranía de Perijá dividió en dos este drenaje común. Así es como la afinidad de las ictiofauna del Magdalena y Catatumbo es mayor que la afinidad entre cada una de éstas y la del Orinoco. Lo que evidencia aún más que las dos compartieron un área común durante unos 8 millones de años. La cuenca vertiente Pacífico, entre la Cordillera Occidental de los Andes y la Cordillera de la Costa, en la esquina noroeste de América del Sur, el río Atrato fluye hacia el norte al Caribe a partir de su reducida separación con el río San Juan que corre hacia el suroeste al Pacífico. En el extremo oriental de Panamá, el río Tuira que desemboca en el Pacífico, está estrechamente separado del Atrato por la Serranía del Darién. Al sur del río San Juan, ríos cortos y corrientes menores drenan la llanura costera más occidental y estrecha de los Andes. El mayor de los ríos es el Patía al sur (Fig.Cap.2: 3).

Lundberg (1992) concluye que la similitud cercana entre el fósil y la *Arapaima* moderna demuestra bajas tasas de evolución transformacional de complejas estructuras morfológicamente y taxonómicamente diagnósticas desde por lo menos el Mioceno, y que él denomina conservadorismo morfológico. Ahora hay varios otros casos de conservatismo taxonómico conocidos del Terciario medio al reciente, entre otros peces de Suramérica: pez pulmonado (*Lepidosiren*, Bondesio & Pascal 1977), grandes y pequeños carácidos (*Colossoma*, Lundberg *et al.* 1986; *Hoplias*, *Leporinus*, *Parodon*, Roberts 1975), bagres (*Phractocephalus*, Lundberg *et al.* 1988), y de otros records de fósiles de géneros sin publicar de Pimelodidae, Doradidae, Callichthyidae. Aunque la mayoría de los fósiles de peces son huesos desarticulados y cráneos parciales, sus diversidades taxonómicas y anatómicas sugieren que estasis de largo término de por lo menos estructuras esqueléticas no parecen ser raras en peces neotropicales. Albert *et al.* (2006) listan un resumen del record de 25 géneros con peces fósiles neotropicales primarios y secundarios de agua dulce.

Vicarianza transandina. El Magdalena es un río grande que drena el valle entre las cordilleras Oriental y Central al Caribe. La fauna fósil La Venta está situada en la parte alta o sur del presente valle del Magdalena. El pez fósil *Arapaima* es un marcador prominente de una conexión faunística anterior directa entre la región del río Magdalena y el sistema Amazónico (Lundberg 1992). Este pez junto con otros de la fauna La Venta, como el pez pulmonado *Lepidosiren* (Bondesio & Pascual 1977), el Serrasalminae *Colossoma* sp. (Lundberg *et al.* 1986), y los bagres *Brachyplatystoma* cf. *Vaillantii* y †*Brachyplatystoma promagdalenae* también ocurren en la fauna La Venta (Lundberg 1997, 2005). Los Pimelodidae del género *Brachyplatystoma*, ahora están ausentes de la cuenca del río Magdalena. La distribución actual de estos taxones incluyen los grandes ríos de llanura y lagunas del Amazonas, y para algunos, el Orinoco, Guayanas o Paraguay.

Ya en 1920, Eigenmann concluyó que la ictiofauna del Magdalena fue principalmente derivada de las grandes faunas de la vertiente Caribe, en base a la gran proporción de modernos taxones de peces compartidos por el Magdalena, Orinoco y Amazonas. Eigenmann concluye que el levantamiento de la Cordillera Oriental de los Andes, que ahora forma el alto drenaje divisorio entre el Magdalena, aconteció después del origen y dispersión de sus peces comunes. Evidencias geológicas lo confirman, ya que no había mayor levantamiento en la Cordillera Oriental durante el periodo Honda cuando existía la fauna La Venta. Los macizos locales comenzaron a formarse en el Oligoceno tardío, pero la cordillera de montaña no se desarrolló hasta el Mioceno tardío o Pleistoceno temprano cuando las rocas del Mesozoico y Cenozoico temprano fueron levantadas más de 3.500 m (Julivert 1970, Megard 1989).

Cuando la deposición del grupo Honda, la paleovertiente era hacia el este y sureste (Wellman 1970). La fuente del sedimento fue de la volcánicamente activa Cordillera Oriental. La región actual del valle del Magdalena era entonces un plano fluvial de piedemonte, corriendo paralelamente a la presente Cordillera Central. Anterior a la presencia de la cadena de montañas y del mismo Magdalena, las largas corrientes del Amazonas y el Orinoco de los Llanos colombianos se extendían hacia el oeste, junto con sus peces de llanura.

Los elementos amazónicos y orinocenses en la fauna La Venta, sugieren que el río inicial del Magdalena originalmente contenía un conjunto diverso de peces como resultado de normal vicarianza de una fauna ancestral ampliamente difundida. La mayor similitud faunística en el pasado de estos, hoy separados, sistemas de ríos arguye en contra de la dispersión por casualidad de los elementos amazónicos y orinocenses como mecanismo para la semejanza fáunica (Lundberg & Chernoff 1992).

Pérdida de diversidad. La cachama, *Colossoma macropomum*, el *Arapaima* y algunos otras especies de peces de llanura de la fauna *La Venta*, sufrieron extinción local

en la región del Magdalena. La ictiofauna del actual río Magdalena está depauperada por un orden de magnitud comparado a la del Orinoco y Amazonas. Géry (1969) y Dahl (1971) reportaron aproximadamente 150 especies de peces que conformaban la ictiofauna del Magdalena, mientras que hay cerca de 1000 especies en el Orinoco, y probablemente más de 2000 especies en el Amazonas (Lundberg 1992). Con el renacer moderno de los estudios ictiológicos en Colombia, especialmente a partir de 1980, se han registrado y descrito numerosas nuevas especies a lo largo y ancho del territorio nacional. Así que en este periodo se han descrito solo para la cuenca del río Magdalena-Cauca 16 especies nuevas, principalmente de tributarios menores de ésta cuenca, para un total cercano a 224 para la cuenca Magdalena-Cauca (Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-Cala *et al.* 2015).

El Magdalena es un sistema ecológico diverso, especialmente en la extensa parte baja de ésta cuenca pareciera que cualquier pez de la parte baja del Orinoco o Amazonas pudiera ahora sobrevivir, como lo hacen, de hecho, algunos grandes bagres, *e.g.* *Pseudoplatystoma magdalenae*, *Sorubim cuspicaudi*, *Pimelodus chagresi*; Characiformes, como *Prochilodus magdaleniatum*, *Salminus hilalari*, y diversos Gymnotiformes del Magdalena.

Para explicar su condición relativamente depauperada, Lundberg *et al.* (1986) lanzan la hipótesis de que hubo un elemento de catastrofismo en la historia de la ictiofauna del Magdalena durante el Cenozoico tardío: el acompañante disturbio del volcanismo del hábitat en la Cordillera Central de los Andes y el levantamiento de los Andes orientales, pudieron haber llevado a la extinción de algunas especies. La pérdida de hábitats acuáticos debido a los crecientes climas áridos en la parte alta del valle del Magdalena, o a la aridez más amplia difundida durante el Pleistoceno, pudieron haber aumentado la extirpación. La persistencia de algunas especies de peces de tierras bajas, sin embargo, demuestra que la aridez no fue suficientemente severa para causar extinción general, como aparentemente sucedió en el norte de Venezuela (Lundberg *et al.* 1988).

Aislada por un alto drenaje divisorio de los adyacentes cuerpos de agua del Amazonas, Orinoco y Maracaibo, la ictiofauna del Magdalena pudo crecer en diversidad específica por dispersión por acaso o diversificación *in situ*. Las docenas de especies endémicas en la ictiofauna del sistema del Magdalena verifican que alguna especiación ha ocurrido allí. Pero si la región del Magdalena empezó con una riqueza de especies de la fauna Amazonas/Orinoco, como sugieren los fósiles de *La Venta*, del Terciario tardío hasta la reciente historia de la ictiofauna de la cuenca del río Magdalena, entonces hubo una erosión neta de diversidad a través de la extinción.

Los fósiles de *Colossoma*, *Arapaima*, *Brachyplatystoma*, y otros peces anteriormente presentes en la región del Magdalena, nos fuerzan a reconocer reducción de

diversidad consecuente con algún fenómeno vicariante. Pero otros peces de llanura antes mencionados, como *Pseudoplatystoma*, *Sorubim*, *Prochilodus*, sobrevivieron el levantamiento andino, subsecuente aislamiento y alteración de condiciones climáticas en la cuenca del Magdalena. Así que, una selecta fracción de la fauna original se extinguió, resultando en una pérdida de diversidad y un concomitante cambio en el patrón neoontológico aparente de endemismo, e.g. *Colossoma*, *Arapaima*, *Lepidosiren*, restringidos a ciertos drenajes cisandinos.

Ictiofauna transandina. La ictiofauna de las cuencas de los ríos transandinos en el noroeste de Suramérica (NSA) es ancestral y diversa, incluyendo 14% (558 de 4.085) de las especies de teleósteos neotropicales, representa el 88% de los órdenes y 79% de las familias (Albert *et al.* 2006). De la distribución geográfica de todas las 39 familias y 641 géneros de peces primarios y secundarios de aguas dulces neotropicales, 139 géneros con ca. 560 especies son transandinas del NSA. A mediados de 2015, con las nuevas especies descritas por Ardila Rodríguez (2006-2011), Castellanos-Morales (2007), Vermeulen (2013, 2014), el número registrado de especies transandinas es de 625. De los 123 géneros de peces Neotropicales de agua dulce con distribución cis-/trans-andina, 83 son de las cuencas Magdalena-Cauca y 48 del Atrato y subcuencas del Salí, 55 de la cuenca-vertiente Pacífico de Colombia y Ecuador, 64 de Catatumbo/Maracaibo, 87 de las cuencas cisandinas del Amazonas-Orinoco (*vide* Albert *et al.* 2006: Tabla 3). Las historias evolutivas de estos linajes proveen varios ejemplos para probar modelos de los levantamientos tectónicos que aislaron las cuencas transandinas.

Las filogenias de las especies de peces son parcialmente concordantes con los patrones de aislamiento de los sistemas de drenajes generados a partir de datos geológicos en el Mioceno del NSA, el cual asocia el levantamiento inicial de la Cordillera Oriental (~ 12 Ma) con el aislamiento hidrológico del Magdalena y las regiones de la vertiente del Pacífico; y el levantamiento de los Andes de Mérida (~ 8 Ma) con el aislamiento de las cuencas modernas de Maracaibo y del Orinoco. Aunque algunas filogenias unen taxones de Maracaibo y el Orinoco el cisandino, un conjunto de relaciones más comunes de la zona se produce entre clados exclusivos de las cuencas de Maracaibo y del Magdalena (Albert *et al.* 2006).

Entre las familias de teleósteos de agua dulce del NSA, la diversidad específica está significativamente correlacionada con un número mínimo de clados cis-/transandinos, lo cual indica que la diversidad relativa y distribución biogeográfica de las especies de peces amazónicos son modernas, efectivamente hacia el Mioceno medio tardío. La diversa composición taxonómica de la ictiofauna transandina, aún más sugiere que el tectonismo del Mioceno fragmentó enteramente la fauna acuática del NSA, dejando señales claras en todos los taxones mayores.

Altitudinalmente los peces dulceacuícolas de la vertiente Caribe colombiano, están distribuidos en una ictiofauna de valles-llanuras y ciénagas o lagunas laterales y una andina. Los peces básicamente andinos se encuentran en las tres cordilleras desde los nacimientos de los ríos en las partes altas de la cordillera (~ 3600 m.s.n.m.) hasta una cota de altitud aproximada de 500 m.s.n.m., y su presencia ahí no se atribuye al levantamiento de los valles longitudinales.

Las zonas hidrográficas determinadas en este trabajo no incluye alguna de las ecorregiones de aguas dulces propuestas por otros autores (*e.g.* Abell *et al.* 2008), no obstante de resultar más informativo en términos de áreas de endemismo regional, hasta cuando podamos confidencialmente delimitar la distribución de la mayoría de las especies de peces de agua dulce de Colombia. De este modo, la distribución biogeográfica se hace en tres grandes conjuntos faunísticos de peces: cuenca Río Magdalena-Cauca Vertiente Caribe colombiano: principalmente los sistemas de los ríos de oriente a occidente: Ranchería, corrientes del norte de la Sierra Nevada de Santa Marta, sistema río Sinú, unas cuantas más corrientes menores que drenan directamente a la Vertiente Caribe, tanto al este como al oeste de la desembocadura del río Magdalena, y la cuenca del río Atrato.

El río Atrato hace parte del drenaje al oeste de la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia, pero del conjunto de la fauna de peces de la Vertiente Caribe que corresponde a los drenajes de las escorrentías del flanco oeste del norte de la Cordillera Occidental, las escorrentías del sector norte del flanco este de la Serranía de Baudó, y las del flanco este de la Serranía del Darién. En su conjunto aportan la totalidad de las aguas de la cuenca del río Atrato y las de unos pocos ríos menores localizados entre el delta del Atrato y las poblaciones de Acandí y Unguía, en límites con Panamá.

El estudio de los patrones espaciales y temporales en peces de las montañas andinas al norte de Suramérica han sido poco estudiados en relación con las prospecciones sobre la biodiversidad regional, aun cuando estas ictiofaunas son diversas, con elevado endemismo y se encuentran en riesgo en algunos drenajes (*e. g.* Anderson & Maldonado-Ocampo 2011). En estos ríos de montaña al disminuir la altura aumentan la diversidad, composición de especies y gremios; mientras que en los cauces disminuyen el tamaño de las granulometrías y la velocidad de la corriente, y se incrementan las concentraciones de sólidos en las aguas.

La menor variación ambiental en los ríos de montaña sugiere una mayor estabilidad de las comunidades de peces a largo plazo, que puede estar asociado con hábitats menos complejos y poco cambiantes en el tiempo. La estabilidad varía con la altura en arroyos del piedemonte andino del Orinoco, donde los cambios temporales en las comunidades de peces son predecibles y estas pueden ser más estables respecto

a aquellas en los llanos altos a menor altitud (Winemiller, Agostinho & Pellegrini 2008), pero este gradiente no es conocido a mayores alturas en la región, donde existen notorios gradientes climáticos y antropogénicos.

La estabilidad de las comunidades de peces obedece también al estado de conservación de los ríos, pues aquellos que son perturbados, ya sea en su granulometría, aguas o por la fragmentación en sus bosques ribereños, generalmente tienen comunidades de peces simplificadas y/o con baja integridad respecto a condiciones ideales. En general, el estado de conservación de los ríos de montaña en las cuencas andinas ha sido poco evaluado.

Peces de las cuencas hidrográficas vertiente Caribe

La vertiente Caribe incluye las cuencas hidrográficas que vierten sus aguas al mar Caribe: cuenca hidrográfica del río Catatumbo y otros drenajes al oriente de la Cordillera Oriental-Serranía Perijá; cuenca Magdalena-Cauca y ríos que vierten al Caribe tanto al este como al oeste de la cuenca del Magdalena-Cauca y los ríos al oeste de la Cordillera Occidental de los Andes que desembocan al Caribe, como el río Atrato (Fig.Cap.2: 3). Información detallada de las cuencas hidrográficas de esta Vertiente Caribe se describen en el Cap.3.

La cuenca del Magdalena en Colombia es la quinta más grande de América del Sur, con una superficie de 271.000 km² y una descarga media de agua de 7.200 m³ s⁻¹ (Ducharne 1975). En este caso concreto, el complejo de la Cuenca del Magdalena incluye el río Sinú (FEOW 302), que se suma a la superficie total de 357.000 km². En la Cuenca del Magdalena ocurren 36 familias de peces, con 96 géneros y 205 especies, de las cuales siete géneros (7 %) y 125 (61%) son endémicos. Aunque la Cuenca del Magdalena es menos de la mitad del tamaño (en km²) de la Cuenca del São Francisco, las dos tienen números similares de géneros y especies Reis *et al.* 2016).

Algunos peces notables en la Cuenca del Magdalena son los Prochilodontidae comercialmente importantes y migratorios: *Prochilodus magdalenae*, *P. reticulatus* y *Ichthyoelephas longirostris*, este último endémico en los ríos Magdalena y Atrato. Otros géneros endémicos son *Centrochir* (Doradidae), *Eremophilus* (Trichomycteridae), *Genycharax* (Characinae) y *Grundulus* (Characidae). El monotípico *Dupouyichthys sapito* (Aspredinidae) es compartido con la cuenca del Lago de Maracaibo. Los peces de las corrientes de montaña que viven en ríos de alta energía, altamente oxigenados, como *Astroblepus* (Astroblepidae), *Chaetostoma* (Loricariidae) y *Trichomycterus* (Trichomycteridae), tienen relevancia ecológica en los tramos superiores de la cuenca del Magdalena. A pesar de que cada año se describen nuevas especies de peces (e. g. carácidos y loricáridos), procedentes de la cuenca del Magdalena, esta cuenca

vertiente está bien explorada taxonómicamente en comparación con otras cuencas suramericanas.

En la distribución geográfica de todas las 39 familias y 641 géneros de peces neotropicales primarios y secundarios de agua dulce, 139 géneros y 558 especies son exclusivamente peces transandinos (*vide* Albert *et al.* 2006: Tabla 2). En la actualidad son 659 especies, incluyendo la vertiente Pacífico. De los 123 géneros neotropicales de agua dulce con distribución cis/transandina, 83 son de la cuenca Magdalena-Cauca y 48 del sistema del río Atrato y subcuencas del Salí, 55 de la cuenca-vertiente Pacífico de Colombia y Ecuador, 64 de Catatumbo/Maracaibo, 87 de las cuencas cisandinas del Amazonas-Orinoco (*vide* Albert *et al.* 2006: Tabla 3). Adicionalmente la descripción de nuevas especies, en especial para la Vertiente Caribe (*e. g.* Ardila Rodríguez 2006, 2007a-b; 2008, 2011a-c; Román-Valencia 1900, 2001; Román-Valencia *et al.* 1999, 2007, 2008a-b, 2013; Castellanos-Morales (2007), Vermeulen (2013, 2014), y que no se han reportado en cuencas cisandinas, incrementa el endemismo en la región transandina. DoNascimento *et al.* (2017), reportan 220 especies para el sistema del Magdalena-Cauca, 223 para la cuenca del Caribe y 130 para el Pacífico.

Respecto a los lagos de llanura de inundación, llamados comúnmente en la parte norte de Suramérica ciénagas, hay relativamente pocos estudios de estos cuerpos de agua, cuando se considera que Colombia posee 1.900 ciénagas con un área total de 478.418 ha. (Roldan Según la literatura disponible, el sistema cenagoso colombiano más estudiado ha sido la Ciénaga Grande de Santa Marta (Gocke *et al.* 2004; Montoya-Moreno & Aguirre (2013) estudian los planos inundables de la ciénaga de Ayapel. En Colombia se encuentran en menor proporción publicaciones sobre la productividad primaria en los embalses (*e. g.* Cala 1995, 2005, Cala *et al.* 1996, Cala & Bernal 1997, Naundorf 1990), ya que estos últimos sistemas acuáticos han sido sometidos a diferentes investigaciones de consultoría ambiental, los cuales no terminan en publicaciones en revistas especializadas.

Las áreas de llanuras de inundación de los ríos del norte de Sudamérica incluyen casi 1.900 cuerpos de agua con una superficie total de 4.700 km² (Roldán & Ramírez 2008), cuyos límites se pierden cuando toda la llanura de inundación se inunda durante la pleamar. Las lluvias, conectividad con el canal principal del río, forma (perímetro) y el área son factores definitivos que influyen en la comunidad de peces y de la producción pesquera. La comunidad de peces está dominada por especies de Characiformes y Siluriformes.

Estos lagos de llanuras de inundación (lagos/ciénagas) son un componente importante del ciclo migratorio de algunas especies de peces y juegan un papel importante en la amortiguación de las más altas descargas de los ríos de la cuenca del río Magdalena. Son importantes para la sostenibilidad de la cuenca Magdalena-Cauca.

La estacionalidad climática es determinante para las características de los lagos y el comportamiento está sincronizado con ella. En esta comunidad de peces uno puede reconocer diferentes grupos de estrategias de la historia de vida: migrantes y peces no migrantes, peces blancos y negros (Welcomme 1985). El grupo migrante de peces se mueve entre el lago y el río tal como los niveles de agua varían, y los peces no migrantes permanecen en los lagos o ciénegas, independientemente de este cambio.

Algunas de las especies migratorias más famosas del sistema del río Magdalena-Cauca son:

Prochilodus magdalenae, *Brycon moorei*, *Salminus affinis*, *Ichthyoelephas longirostris*, *Pimelodus blochii*, *Pimelodus grosskopfii*, *Pseudoplatystoma magdaleniatum*, *Sorubim cuspicaudus*.

De las 37 familias de peces primarios (peces que pasan sus ciclos de vida completos en sistemas dulceacuícolas) presentes actualmente en aguas dulces en la vertiente Caribe de Colombia, y una marina (Ariidae) con una especie de agua dulce, y la mayoría de las especies de ésta familia son marinas o estuarinas que remontan ríos. Por consiguiente, en este capítulo no se consideran otras familias marinas con especies que remontan temporalmente las corrientes de agua dulce. Igualmente, se excluyen las especies de peces exóticas introducidas,

o nativas trasplantadas de otras cuencas nacionales. Cala (1989), Cala & Bernal (1997), Alvarado-Forero y Gutiérrez-Bonilla (2002), reportan sobre estas especies exóticas o trasplantadas y su distribución en aguas dulces continentales colombianas.

El número y lista actualizada de las especies válidas de las cuencas hidrográficas vertiente Caribe es de 290, clasificadas en 37 familias y distribuidas así: río Atrato 118 (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012; río Sinú 55, ríos Magdalena-Cauca 228, Ranchería 50, clasificadas en 41 familias (Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-Cala *et al.* 2016: Anexo 1). Para el sistema del río Catatumbo, sistema colombiano, 123 especies (Ortega-L. *et al.* 2012: Anexo 1).

Aunque el río Cauca al final de su recorrido confluye con el río Magdalena, y en consecuencia se incluye en la cuenca anterior (Magdalena,) en la mayoría de las clasificaciones sobre estudios ictiofaunísticos, también se debe considerar como una unidad biogeográfica separada y distinta, porque las dos cuencas hídricas son realmente diferentes a mayores altitudes, y sus regiones cabecera y media están separadas por la Cordillera Central. Esto podría explicar las diferencias encontradas en los grupos de especies de peces (*e. g. Cynodonichthys elegans*) dentro de la cuenca del Cauca-Magdalena en la actualidad.

Históricamente, sobresalen para la región transandina, las investigaciones de Steindachner (1878, 1880), Eigenmann (1912b, 1913, 1917a-b; 1920b-d; 1921b,

1922), Eigenmann y Fisher (1914), Miles (1947), Dahl (1941, 1960, 1971), Dahl y Medem (1964), Cala (1982, 1987, 1990, 1995, 1996, 1997, 2005), Vari y Weitzmann (1990), Román-Valencia (1900, 2001), Cala *et al.* (1990, 1996), Cala y Román-Valencia (1994, 1999), Harold y Vari (1994), Silfvergrip (1996), Román-valencia & cala (1997), Vari (1998), Vari y Harold (1998, 2001), de Santana *et al.* (2004), Mojica *et al.* (2004, 2006a-b), de Santana y Maldonado-Ocampo (2005), Torres-Mejía y Vari (2005), Maldonado-Ocampo *et al.* (2005, 2006), Mojica *et al.* (2006a, 2006b), Ardila Rodríguez (2006, 2007a-b; 2008, 2011a-c), Román-Valencia y Ruiz-C. (2007), Román-Valencia y Arcila-Mesa (2008), Román-Valencia *et al.* (1999, 2007, 2008a-b), Castellanos-Morales (2007), Buitrago-Suárez y Burr (2007), Galvis & Mojica (2007), García-Alzate y Román-Valencia (2008), Schaefer y Arroyave (2010), Maldonado *et al.* (2011), Anderson *et al.* (2011), Maldonado-Ocampo *et al.* (2012), Román-Valencia *et al.* (2013), Vermeulen (2013, 2014) y recientemente Jiménez-Segura, Galvis-Vergara, Cala-Cala *et al.* (2016), DoNascimento *et al.* (2017).

Cala y Södergren (1999), publican resultados de una investigación pionera sobre el estado de la contaminación por productos organoclorados industriales persistentes (pesticidas: DDT, aldrín, PBCs: bifenilos policlorinados) en Colombia, principalmente de los peces de los ríos Magdalena y parte alta del río Meta, y el efecto nocivo en la salud de la población humana por el consumo de peces contaminados y el impacto en la reproducción de las poblaciones de peces. Cala (2001b), publica los resultados de la investigación paralela sobre la contaminación por mercurio (Hg) de los peces del Magdalena y el posible efecto en la salud humana por ingerir peces contaminados con mercurio.

Ictiofauna andina. La biodiversidad es el resultado de una mezcla compleja de procesos que interactúan en una variedad de escalas espaciales y temporales. El hábitat determina qué especies pueden vivir en un lugar determinado, pero cómo muchas especies pueden coexistir depende de una amplia gama de factores adicionales (Gaston & Blackburn 2000). Los Andes tropicales son un tesoro de biodiversidad mundial, con diversos biomas y dramáticos levantamientos de montañas geológicamente recientes, ofrecen un sistema para estudiar las contribuciones relativas de la historia geológica y biomas a la riqueza de especies.

Hay indicios preliminares de que el conjunto histórico de especies en los Andes ha sido influenciado por la heterogeneidad fisiográfica y que diferentes biomas han evolucionado en relativo aislamiento a pesar de la proximidad física (Särkinen *et al.* 2011). Aquí ponen a prueba esta “hipótesis andina de separación biótica”, centrándose en la baja altitud, bioma de bosque tropical estacionalmente seco (caducifolio) para determinar si los patrones de diversificación de las plantas de bosque tropical seco difieren de los biomas de mediana y gran altitud. En esta región habitan dos tipos de peces: peces de torrente y peces fusiformes.

Los peces de torrente presentan adaptaciones morfológicas como ventosas bucales que les permiten adherirse a rocas y remontar las corrientes (e. g. Astroblepidae y Loricariidae), o poseen odontodes operculares que permiten fijarse a rocas, como en los Trichomycteridae; en ambos casos se trata de peces de fondo de tamaño pequeño/mediano, con vejiga natatoria reducida o atrofiada que les permite aumentar su densidad corporal. Además, especies de la familia Astroblepidae presentan movilidad de la cintura pélvica, cualidad especial del grupo, y los primeros radios de las aletas pectorales y ventrales modificados que les ayuda a adherirse a las rocas. *Astroblepus*, *Trichomycterus* y algunos Characidae se encuentran distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal desde alrededor de los 800 hasta los 3.600 m. Algunas especies de Loricariidae remontan los 1.000 m.

La única especie de Characidae, *Grundulus bogotensis*, endémica de la cuenca del río Bogotá en el altiplano de Bogotá a los 3.600 msnm, hoy dispersa por transporte humano en todo el Altiplano Cundiboyacense, especialmente en la laguna de Fúquene, lago de Tota y embalses como el de Tominé y Neusa, y posiblemente en la laguna de La Cocha. Román-Valencia *et al.* (2003) describen una nueva especie de *Grundulus*, *G. cochae*, para el lago de La Cocha.

Los peces fusiformes, por su forma hidrodinámica remontan corrientes, por ejemplo, peces de buen tamaño como *Prochilodus*, *Ichthyocephalus* y *Salminus*, *Brycon*, y otros peces más pequeños de *Bryconamericus*, *Hemibrycon*, etc. Estos géneros se encuentran en los flancos de las cordilleras, y se dispersan tanto por los grandes ríos de las zonas bajas, como por la captura fluvial en zonas altas, o llevados por las aguas al descender el nivel del mar en la vertiente del Pacífico. La dispersión de especies de estos géneros, principalmente sigue los flancos de las cordilleras.

Los peces andinos de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental, están representados primordialmente por especies de géneros de las familias Parodontidae (*Parodon*, *Saccodon*); Curimatidae (*Cythocharax magdalenae*); Prochilodontidae (*Ichthyocephalus longirostris*, *Prochilodus magdalenae*); Anostomidae (*Leporellus viataus*, *Leporinus*); Crenuchidae (*Characidium*); Characidae (*Astyanax*, *Bryconamericus*, *Creagrutus*, *Grundulus bogotensis*, *Hemibrycon*, *Salminus affinis*, *Brycon*, *Gephyrocharax*); Erythrinidae (*Hoplias malabaricus*); Lebiasinidae (*Lebiasina*); Aspredinidae con tres géneros monotípicos (*Bunocephalus*, *Dupouyichthys*, *Xylophius*); Trichomycteridae (*Eremophilus mutsii*, *Trichomycterus* con 16 spp.); Callichthyidae con solo dos especies recientemente descritas para la cuenca del Magdalena-Cauca (*Callichthys fabricioi* y *Callichthys oibaensis*); Astroblepidae (*Astroblepus* con 43 especies); Loricariidae, con predominio de *Chaetostoma* con 6 spp. y *Lasiancistrus*; Pseudopimelodidae con dos especies de interés comercial por su excelente carne y sabor, talla de hasta 100 cm y 20 kg (*Pseudopimelodus bufonius* en el alto Magdalena-Cauca, río Atrato y *Batrochoglanis*

acanthochiroides en el río Suárez, tributario del río Sogamoso-Magdalena); Heptapteridae, con *Cetopsorhamdia*, *Pimelodella*, *Pimelodus blochii* y *P. grosskopfii* dos especies ampliamente distribuidas en la cuenca Magdalena-Cauca de especial importancia comercial por su exquisitez de carne con alto contenido de grasas esenciales (Omega); Apterodontidae (*Apterodontus*); Cichlidae (*Aequidens pulcher* y *Caquetaia kraussi*). *Astroblepus* es un género con más de 70 especies, difícilmente diferenciables que requieren de un análisis filogenético.

El estimativo total del número de especies que habitan los Andes tropicales es corrientemente truncado por incertidumbres taxonómicas y vacíos en el conocimiento geográfico. Maldonado *et al.* (2011), reportan un número grande de especies en Colombia (220), siendo la gran mayoría de las especies de la vertiente Caribe (Tabla Cap.10.1.), seguido por Bolivia (162), Perú (125) y Ecuador (92). La zona de montaña (500-3000 m), es un área fluvial predominantemente caracterizada por una alta biodiversidad de peces, algas y macro invertebrados bentónicos. El número de especies de peces en las zonas altas andinas y montaña media (2.200-3.300 y >3.300 m, respectivamente) no es muy numeroso ni diverso.

La zona alta andina (>3.000 m), con condiciones climáticas extremas, se caracteriza como un paisaje lacustre, con una flora y fauna característica. En Colombia y Ecuador la diversidad de peces es más baja en estas zonas y caracterizada por la presencia de Trichomycteridae, Astroblepidae y Characidae. La diversidad de peces es más grande en Perú y Bolivia a las mismas elevaciones, con *Orestias* como género característico. Para zonas altoandinas, encontramos las especies *Grundulus bogotensis*, *Trichomycterus bogotense*, *Eremophilus mutisii* y para la montaña media (>3.300 m) *Trichomycterus bogotense*, *Rhizosomichthys totae* y *Astroblepus*.

Es generalmente aceptado que en sistemas de montaña tropical, los patrones altitudinales de diversidad prevalecen sobre los latitudinales, y ellos son más pronunciados en algunos grupos tales como peces (Winemiller *et al.* 2008), pero menos evidentes en otros como invertebrados (Jacobsen *et al.* 2008). Patrón válido para los peces andinos, cuya diversidad decrece al aumentar la altitud. Aunque determinar el número de especies endémicas o nivel de endemismo es dificultoso, dado los vacíos generales regionales del conocimiento, se observa un alto endemismo evidente en peces. Un estimativo preliminar entre 35 y 40% de los peces andinos pueden ser endémicos, incluyendo casi todas las especies altoandinas (Maldonado *et al.* 2011).

Los ecosistemas acuáticos altoandinos, probablemente los más vulnerables, podrían servir como indicadores muy sensibles del cambio climático. Como los patrones de distribución altitudinal de las especies están cambiando, los límites más bajos de organismos adaptados a temperaturas bajas del agua podrían desplazarse hacia

arriba por varios cientos de metros. El aumento de la temperatura y los cambios en el régimen hidrológico de los ríos debido a los cambios en las precipitaciones y retroceso de los glaciares afectarán los procesos claves y las características del hábitat, ciclos de vida, el montaje de la comunidad, el procesamiento de la materia orgánica y la productividad primaria (Jacobsen 2008).

El aislamiento de la región transandina por ~ 10.000 Ma, ha hecho que las faunas de peces de la región posean un alto número de endemismos, y cuanto mejor se estudian, aumenta el endemismo y se constata que géneros y especies que se creían comunes con la región cisandina, realmente no lo son, como fue el caso de *Sorubim lima* y *S. cuspicaudus* (Littman 2000), *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. magdaleniatum* (Buitrago–Suárez & Burr 2007). Además, decenas de especies endémicas y más de una decena de especies recientemente descritas para la vertiente Caribe (*e. g.* Ardila Rodríguez 2006, 2007a-b; 2008, 2011a-c; Román-Valencia 1900, 2001; Román-Valencia *et al.* 1999, 2007, 2008-b); Castellanos-Morales (2007); Vermeulen (2013, 2014), por ende hoy son endémicas hasta que estudios finales faunísticos demuestren lo contrario. La fauna de peces transandinos de largo aislamiento es altamente endémica, con vínculos ancestrales con las ictiofaunas del Amazonas y Orinoco.

Filogenias publicadas de especies de taxones de peces de agua dulce neotropicales proporciona 37 taxones con distribuciones cis-/trans-andinas, de los cuales 35 se presumen ser resultado de vicarianza debido al tectonismo del Mioceno. Estos taxones incluyen representantes del 57% (4 de 7) órdenes, 33% (13 de 39) familias, y el 19% (26 de 134) géneros con distribuciones transandinas -para referencias (*vide*: Albert *et al.* 2006: Table 1).

Las zonas hidrográficas determinadas en este trabajo no incluye algunas de las ecorregiones de aguas dulces propuestas por otros autores (*e. g.* Abell *et al.* 2008), no obstante de resultar más informativo en términos de áreas de endemismo regional, hasta cuando podamos confidencialmente delimitar la distribución de la mayoría de las especies de peces de agua dulce de Colombia. De este modo, la distribución biogeográfica se hace en tres grandes conjuntos faunísticos de peces: el sistema cuenca de los ríos Magdalena-Cauca, vertiente Caribe colombiano, principalmente los sistemas de los ríos de oriente a occidente: Ranchería, corrientes del norte de la Sierra Nevada de Santa Marta, sistema río Sinú, más unas cuantas corrientes menores que drenan directamente a la vertiente Caribe: tanto al este como al oeste de la desembocadura del río Magdalena, las cuencas de los ríos Atrato, Catatumbo, y las cuencas de los ríos que vierte sus aguas en la cuenca vertiente Pacífico.

El río Atrato hace parte del drenaje al oeste de la Cordillera Occidental de los Andes de Colombia, pero del conjunto de la fauna de peces de la vertiente Caribe

que corresponde a los drenajes de las escorrentías del flanco oeste del norte de la Cordillera Occidental, las escorrentías del sector norte del flanco este de la serranía de Baudó, y las del flanco este de la serranía del Darién. En su conjunto aportan la totalidad de las aguas de la cuenca del río Atrato y las de unos pocos ríos menores, como el Acandí, localizados entre el delta del Atrato y las poblaciones de Acandí y Unguía, en límites con Panamá.

Maldonado-Ocampo *et al.* (2012), reportan 116 especies, para 2016 son 118; de las cuales 12 especies son endémicas para el río Atrato. Las 118 especies son clasificadas en 30 familias y 7 órdenes, siendo las familias Characidae y Loricariidae las que presentan el mayor número de especies (37 y 17, respectivamente), cuando el resto de familias están representadas por 1 a 8 especies (Tabla Cap.10: 2). Una lista actualizada a nivel de especies (en su mayoría con fotos a color) y por cuenca hidrográfica de los peces de la vertiente Pacífico, se presenta en el libro de Maldonado-Ocampo *et al.* (2012).

Estas cifras, y la historia de la ictiología en Colombia (Cala 2011), nos demuestran la concentración inicial y reciente de trabajos en las vertientes transandinas, iniciados con los trabajos pioneros del gran naturalista von Humboldt (1805a, 1805b, 1821).

La ecología general de los ríos andinos sigue carente de investigaciones, y aún más desconocidas son las consecuencias específicas de las alteraciones del flujo de las corrientes para la biodiversidad de las aguas dulces de los Andes, y el impacto ambiental por los grandes asentamientos humanos en estas regiones. Sin embargo, algunas predicciones se pueden hacer basadas en pasadas investigaciones de las corrientes andinas (*e. g.* Cala & Södergren 1999, Allan *et al.* 2006, Cala 2001, McClain & Naiman 2008, Anderson *et al.* 2011).

Muchas especies de Siluriformes ampliamente distribuidas a lo largo de gradientes altitudinales son consideradas especies de torrentes potencialmente susceptibles a alteraciones del flujo de las corrientes de agua y subsecuentes cambios del hábitat (*v. gr.* *Astroblepus*, *Trichomycterus*, *Chaetostomus*, *Batrochoglanis acanthochiroides*, *Pseudopimelodus*). Algunas especies migratorias de importancia en las pesquerías regionales (*e. g.* *Prochilodus magdalenae*, *Brycon*, *Salminus affinis*, *Pimelodus*) también habitan corrientes alteradas de ríos andinos, como consecuencias de represas, contaminación y mal manejo en general de los sistemas de agua de estas cuencas. Los Andes tropicales incluyen las cabeceras de las cuencas de dos ríos más largos y más diversos biológicamente del mundo, es decir, el Orinoco, Magdalena-Cauca, y especialmente el Amazonas, que influyen notablemente sobre varias características fundamentales de la geomorfología, biogeoquímica y la ecología de estas tres grandes cuencas de ríos de Colombia.

Alteraciones del medio ambiente de la cuenca del Magdalena impactan la ictiofauna

La cuenca del río Magdalena es la región más importante de Colombia en términos de desarrollo y economía. Alrededor del 80% de su población vive en esta cuenca y tradicionalmente sus aguas han producido más de 60% del pescado que se consume en el país. No obstante, a partir de una producción de casi 80.000 toneladas año en la década de 1970, en la actualidad las pesquerías producen sólo una décima parte de esa cantidad. Este trabajo analiza las diferentes razones de este colapso, y concluye que las causas son sociales, debido a la sobrepesca de campesinos desplazados sin tierra que tratan de sobrevivir como pescadores (Galvis & Mojica 2007). En la cuenca del Magdalena, además de la deforestación aparecen otras grandes amenazas, en especial para la calidad del agua y la ictiofauna, como la contaminación, construcción de hidroeléctricas y canalización de afluentes y lagos (ciénagas), con fines de ganar terrenos para con fines agropecuarios.

Polución. La deficiencia en la recolección y disposición de basuras y falta de tratamiento de aguas negras, en especial provenientes de las dos grandes ciudades capitales: Bogotá, con otras poblaciones aledañas en la cuenca del río Bogotá, y la ciudad de Cali junto con las poblaciones de la cuenca del río Cauca. Donde la mayor parte de los residuos municipales, industriales y agrícolas, sin tratamiento, se vierten indiscriminadamente directamente en los arroyos y ríos. La ciudad de Bogotá D.C. en 1997 con cerca de 7 millones de habitantes (hoy con 9 millones) botaba diariamente al río Bogotá, un río tributario primario que desemboca en el río Magdalena a una altitud de 280 m en el municipio de Girardot, cerca de 5 toneladas de detergentes y 2 toneladas de material sólido en suspensión, además de apreciable cantidad de metales pesados; y se calculaba que Colombia producía más de 6.300 toneladas de desechos sólidos por día (Cala 1999 y citas allí). En la actualidad la contaminación anual solo del río Bogotá se calcula en más de 640.000 toneladas de desechos sólidos (El Tiempo: 28 marzo 2014).

Cala y Södergren (1999), realizan en Colombia una investigación pionera sobre el estado de la Polución por productos organoclorados industriales persistentes (pesticidas: DDT, Aldrín y PBCs: bifenilos policlorinados), principalmente de los peces de consumo alimentario de la parte media y alta del río Magdalena, y parte alta del río Meta, en relación con el efecto nocivo en la salud de la población humana por el consumo de peces contaminados y el impacto en la reproducción de las poblaciones de peces. Los resultados del estudio de 33 especies diferentes de peces fueron sorprendentes y esperados. Los niveles de residuos en la carne de los peces fueron más altos en la parte media y baja del río Magdalena, lo que indica una polución de toda la comunidad íctica. Los resultados muestran que el

Magdalena, especialmente en su parte baja después de la confluencia del río Bogotá, está fuertemente contaminado con compuestos químicos persistentes de efectos antropogénicos. El río Bogotá en la actualidad, no obstante que está en un periodo de descontaminación estatal, sigue siendo muy contaminado con desechos sólidos, desperdicios industriales y domésticos que se vierten directamente a la corriente del río (Figs.Cap.4: 2, 4: 3a-b).

Los contaminantes que en la actualidad, seguramente están aumentado, especialmente debido al incremento de la minería, en particular la incontrolada e ilegal extracción aurífera en las cuencas de los ríos y quebradas, que además del destructor dragado de los lechos naturales de las corrientes (Fig. Cap.1. 3), contaminan las aguas con químicos persistentes prohibidos y utilizados en la extracción del oro, como mercurio y cianuro que no solo contaminan las aguas sino que se acumulan en los tejidos de los peces, y por último en los humanos al ser ingeridos estos peces contaminados (Cala 2001b). Más información sobre la contaminación de las corrientes de agua y peces con químicos persistentes y nocivos para los humanos, se encuentra en las investigaciones de Cala y Södergren (1999).

Construcción de hidroeléctricas. Colombia es uno de los países neotropicales que posee, y sigue construyendo, un importante número de represas, principalmente en la cuenca del río Magdalena, que se utilizan en la producción de energía eléctrica, abastecimiento de agua potable y riego. Las represas hidroeléctricas del Magdalena, al igual que en otros ríos secundarios como Páez, Prado, Sogamoso, constituyen la segunda amenaza para la ictiofauna y la pesca.

Según el plan maestro, comentado en diferentes medios nacionales de comunicación escritos (v.g. La Nación.com.co: 08.10.2014; Portafolio.co: 08.10. 2014) el futuro del Magdalena será generación de energía, navegación y protección ambiental de la cuenca, son los principales objetivos, que debería estar listo en el 2030. El informe incluye tres aspectos centrales de interés para el Estado: navegación, generación de energía y protección ambiental. De acuerdo con el “Plan Maestro para el Manejo y la Utilización del río Magdalena”, incluye la construcción de 13 a 16 hidroeléctricas de diferente capacidad, a lo largo y en aguas del río.

Al presente, 67% del suministro de energía en Colombia proviene de las hidroeléctricas (Jiménez-Segura *et al.* 2014a) producida por 32 embalses. En los ríos Magdalena y Cauca, la mayoría de estos embalses se encuentran en tributarios del canal principal. El embalse Urrá I fue construido en el cauce principal del río Sinú. Los embalses bloquean las migraciones aguas arriba y aguas abajo de algunas especies de peces de alto valor comercial, cambiar regímenes de flujo natural afecta las señales ambientales a las especies de peces migratorios de desove y de las inundaciones estacionales importantes para las etapas de reclutamiento temprano en los lagos de llanuras de

inundación, y reducir la carga de sedimentos de llanura de inundación lateral. Así, el futuro es incierto para los peces migratorios y sigue siendo un desafío porque las agencias gubernamentales planean duplicar la producción de energía hidroeléctrica para el año 2027. Otros análisis relacionados con el tema, se detallan en Jiménez-Segura *et al.* (2014).

Los puntos potenciales identificados para la ubicación de las represas en el plan maestro, son: Guarapo, Chillurco, Oporapa, Pericongo, Quimbo, Betania, El Manso, Veraguas, Bateas, Balsillas, Carrasposo, Nariño, Lame, Ambalema, Cambao, Honda y Piedras Negras. El periodo de ejecución del Plan a corto plazo es al 2020, y a largo plazo se extiende hasta el 2030. Es decir, se construirán 4 represas hidroeléctricas tipo escalera en las zonas altas del río Magdalena, además de Quimbo que ya entró en producción a finales de 2015. Pero lo más atrevido del plan de hidroeléctricas sobre el Magdalena es la construcción de la hidroeléctrica de Honda, pues el estudio concluye que es económico y técnicamente viable la construcción de una represa en Honda, la cual representa grandes beneficios. “Sin embargo, implicaría la reubicación de la población”.

El problema no es solo la reubicación de la población, sería la gran catástrofe para la subienda de peces migratorios en época del desove, y para la pesca que se ha convertido en algo folclórico y festivo en Honda. Sería un golpe mortal a la ictiofauna nativa del Magdalena que acabaría definitivamente con la pesca de Honda hacia arriba en la cuenca. Grotesco proyecto desvertebrar el río más importante y significativo en la historia bioecológica y evolución geológica del paisaje transandino de Colombia. Si el Estado colombiano llegase a aceptar este plan en su totalidad tal como se presenta en los medios divulgativos nacionales, sin el debido sentido de responsabilidad política y menos ecológica de las entidades responsables del manejo ecológico y ambiental de la cuenca, y solo el económico.

De llevarse a cabo en forma total o parcial, los impactos sociales y ambientales serían de proporciones gigantescas, ya que se cambiaría la estructura del río y el paisaje, modificaría radicalmente el medio ambiente y transformaría la cultura y el modo de vida de miles de habitantes de la región y de la cuenca. Además, el impacto negativo que diezmaría las poblaciones y la pesca más importante de cuenca alguna de Colombia, y posible extinción de especies ícticas del sistema del río, consecuencias imposibles de prever “de un proyecto incoherente con el medio ambiente” y sus poblaciones humanas presentes y futuras. Gran ironía, que las dos entidades (Cormagdalena y Ministerio del Medio Ambiente) a cargo del manejo del paisaje y medio ambiente de la cuenca, que resulten ser responsables directas de semejante magnicidio bioecológico de la región natural transandina más significativa de Colombia.

Un estudio basado en revisión de trabajos del caso a nivel global y nacional sobre la ictiofauna y desarrollo hidroeléctrico en la cuenca de los ríos Magdalena y Cauca, incluyendo experiencias ambientales y ecológicas equivalentes en otros lugares de Suramérica y Centroamérica, publicado por Luz Fernanda Jiménez-Segura *et al.* (2014), se encontró que el número de especies es inversamente proporcional a la altitud, mientras que los endemismos son directamente proporcionales, y que la localización de embalses abajo de los 700 m de altitud influirá en el estado de conservación de las especies migratorias. Se evidencia que un embalse crea nuevos gradientes de riqueza y modifica los cauces que son utilizados por especies migratorias como áreas de desove. Concluye que el desarrollo del sector eléctrico basado en el uso del agua de los ríos andinos, así como otras actividades asociadas con el desarrollo económico de la sociedad colombiana, ha generado cambios en los sistemas acuáticos dulceacuícolas en la cuenca Magdalena y río Cauca, e influye en la estructura de los ensamblajes de especies de peces y en la dinámica migración-reproducción de las especies de peces importantes para la pesca en general comercial y artesanal.

Así las cosas, la “tragedia” es un hecho, con la construcción de hidroeléctricas en la cuenca del Magdalena y Cauca. La construcción de la represa de Betania ha cortado la subienda de peces migratorios en épocas de reproducción o desove a las zonas altas del sistema del río Magdalena, acabando con un pesca muy significativa para las poblaciones rivereñas de la cuenca de peces comerciales, como el bocachico: *Prochilodus magdalenae*, el nicuro: *Pimelodus blochii*, la dorada: *Brycon moorei*, la picuda: *Salminus affinis*, como sucedió aguas arriba del embalse de Betania (Cala 1995). Ahora tenemos un represamiento/captura de especies de peces entre las represas de Betania y Quimbo, donde desaparecerán algunas peces que no puedan adaptarse a este encerramiento del río, y así se repetiría el efecto “trampa” o dominó entre represa y represa en el futuro a lo largo de río. Sería criminal que la única especie de más alto valor comercial y alimentario de la cuenca que logró sobrevivir aguas arriba de la represa de Betania, el capaz del “Magdalena”, *Pimelodus grosskopfii* (Cala *et al.* 1996), ahora desaparezca en este nuevo encerramiento por falta de espacio habitacional y movimiento reproductivo.

También, hay que mirar lo que esté pasando aguas arriba de la nueva represa Hidrosogamoso en el río Sogamoso, construcción que interrumpe la subienda de peces migratorios para cumplir su ciclo reproductivo en aguas arriba de la presa en los ríos Sogamoso, Lebrija y Suarez. En mi niñez y juventud (años 1940-1960), recuerdo las subiendas de bocachico, dorada, picuda, nicuro y capaz con menos frecuencia, que llegaban aguas arriba hasta el río Suarez a la altura de los municipios de Palmar, Simacota y Socorro, en los meses de aguas bajas o verano de fin y principios de año.

Al presente, 67% del suministro de energía en Colombia proviene de las hidroeléctricas (Jiménez-Segura *et al.* 2014a) producida por 32 embalses. En los ríos Magdalena y Cauca, la mayoría de estos embalses se encuentran en tributarios del canal principal. El embalse Urrá I fue construido en el cauce principal del río Sinú. Los embalses bloquean las migraciones aguas arriba y aguas abajo de algunas especies de peces, cambiar regímenes de flujo natural afectan las señales ambientales para las especies de peces migratorios de desove y las inundaciones estacionales importantes para las etapas de reclutamiento temprano en los lagos de llanuras de inundación, y reducir la carga de sedimentos de llanura de inundación lateral. Y así, el futuro es incierto para los peces migratorios y sigue siendo un desafío porque las agencias gubernamentales planean duplicar la producción de energía hidroeléctrica para el año 2027.

Para finalizar este capítulo energético, qué están pensando las futuristas autoridades que tienen en sus manos el manejo del medio ambiente: Ministerio del Medio Ambiente, las tantas corporaciones alrededor del país, políticos en especial los del partido “verde” y demás entidades gubernamentales respecto de no depender solo de las hidroeléctricas y utilizar otras fuentes de energía de tipo ecológico que están en auge en países de punta con políticas responsables de avanzada con fines futuristas y el bien comunitario, como los es la utilización de la energía eólica altamente adelantada en USA y países industrializados de la Unión Europea, que viene reemplazando no a las hidroeléctricas, sino a las planta nucleares. Hasta cuando tenemos que seguir alterando los hermosos ríos de Colombia, antes que empecemos a destruir nuestros bellos raudales de los ríos de la Amazonia.

Desecación y drenaje de lagos/ciénagas. La canalización de lagunas y ciénagas para sacar agua con fines de regadío de cultivos y otros usos industriales en fincas aledañas; desvío de aguas de quebradas y riachuelos con los mismos fines antes mencionados, es cada día más generalizado, no obstante ser un proceso que va en contra de la legislación del mal uso de los recursos naturales, que causa problemas a las poblaciones acuáticas y en muchos casos presentan disturbios en el ciclo de reproductivo de peces migratorios de importancia comercial en las pesca, ya que el grupo migrante de peces se mueve entre el lago-ciénaga y el río tal como los niveles de agua varían, y los peces no migrantes permanecen en los lagos o ciénagas, independientemente de este cambio. Estos lagos/ciénagas se convierten en guarderías. Algunas de las especies migratorias más famosas del sistema del río Magdalena-Cauca son: *Brycon moorei*, *Salminus affinis*, *Prochilodus magdalenae*, *Ichthyoelephas longirostris*, *Pimelodus blochii*, *Pimelodus grosskopfii*, *Pseudoplatystoma magdaleniatum*, *Sorubim cuspicaudus*.

Una amplia gama de las crisis ecológicas y humanas resultan de la falta de acceso a, y el manejo inadecuado de los recursos de agua dulce. Estos incluyen la destrucción

de los ecosistemas acuáticos y la extinción de especies, millones de muertes por enfermedades relacionadas con el agua, y un riesgo cada vez mayor de conflictos regionales e internacionales sobre los escasos suministros de agua compartidos. Mientras las poblaciones humanas siguen creciendo, estos problemas pueden llegar a ser más frecuentes y graves.

Nuevos enfoques para la planificación y la gestión del agua a largo plazo que incorporen los principios de la sostenibilidad y la equidad son necesarios, y que ahora se están estudiando por expertos y organizaciones nacionales e internacionales sobre el agua. Siete “criterios de sostenibilidad” se discuten aquí, como parte de un esfuerzo para remodelar la planificación y la gestión del agua a largo plazo. Entre estos principios están garantizados el acceso a una cantidad básica de agua necesaria para mantener la salud humana y para sostener los ecosistemas, las protecciones básicas para la renovabilidad de los recursos hídricos, y las recomendaciones institucionales para la planificación, gestión y resolución de conflictos. “Retrospección” una visión positiva a futuro de los recursos hídricos en el mundo como una herramienta para el desarrollo de políticas racionales y enfoques para reducir los problemas relacionados con el agua también se discute en el contexto de la evaluación global del agua dulce preparado en la Asamblea General de las Naciones Unidas en 1997 (Gleick 1998b).

Peces de la cuenca del río Catatumbo y medio ambiente. La cuenca del río Catatumbo vertiente Caribe posee un área de 25.600 km² de territorio compartido entre Colombia y Venezuela, de los cuales, la cuenca alta y parte de la cuenca media se ubican en territorio colombiano con un área de 16.565 km² que corresponde al 76,5% de la superficie de la cuenca, en la cual se encuentra inmerso en su totalidad el departamento de Norte de Santander (IGAC 2003). Por otro lado, parte de la cuenca media y toda la región de la planicie de inundación en la cuenca baja, corresponde a territorio venezolano, con un área de 9.035 km² (23,5% de la cuenca) en el estado Zulia.

EL sistema del río Catatumbo aporta el mayor volumen de agua dulce al Lago de Maracaibo, cerca de 1.140.000 litros, alrededor del 60% del total de agua dulce, pero adicionalmente es una fuente de problemas graves de contaminación debido fundamentalmente a derrames de petróleo, plaguicidas, organoclorados, diques marginales construidos para el control de las inundaciones y el denominado saneamiento de tierras, la extracción directa de agua para el uso agropecuario (riego), tala de bosques para la extracción de madera, minería, y actividades ilegales de grupos armados, entre otros (Rodríguez 2000, Colonnello & Lasso-Alcalá 2011). Además, de las actividades terroristas demenciales de la guerrilla que dinamita el oleoducto produciendo derrames de crudo que van a contaminar terrenos, ríos y quebradas, causando grandes perjuicios al medio ambiente, especialmente de los ríos, con grandes mortalidades de peces, y problemas de sanidad y económicos en general, y en particular a la población de la región.

En este sistema hidrográfico se reconocen cuatro microcuencas, la principal la del río Catatumbo conformada por los ríos Catatumbo, Tarra y Socuavó en Colombia; Orú, San Miguel y río De Oro; microcuenca del río Sardinata compuesta por los ríos Sardinata, Tibú y Nuevo Presidente que confluyen en el río Tarra en Venezuela; microcuenca del río Zulia por los ríos Zulia, Arboledas, Cucutilla, Peralonso y Salazar, y por último la microcuenca del río Pamplonita compuesta por los ríos Pamplonita y Táchira (Galvis *et al.* 1997, IGAC 2003). A pesar del tamaño reducido de la subcuenca por su complejidad, la riqueza por unidad de área es alta. Esta condición ha llamado la atención desde el punto de vista biogeográfico, sin embargo son muy pocos los estudios referidos específicamente al río Catatumbo, debido a un largo historial de problemas de orden público (actividades de grupos terroristas de la guerrilla que dinamitan el oleoducto, secuestros en la población civil y narcotráfico junto con bandas criminales de tipo mafia) que no permitieron acceder en Colombia a la cuenca del río Catatumbo por varias décadas.

El conocimiento de la ictiofauna de la cuenca del lago de Maracaibo se inició con la descripción de algunas especies por Valenciennes y Peters en el siglo XX. Regan (1903) describe dos de las especies consideradas endémicas para la cuenca, *Trichomycterus meridae* y *Chaetostoma anomalum*. Los estudios ictiológicos en forma sistemática en la cuenca del lago de Maracaibo comenzaron a raíz de los trabajos de Schultz (1944a, 1944b, 1949, cita Lara-Ortega *et al.* 2012), quien registra 88 especies y hace mención de 14 de ellas para la subcuenca del Catatumbo. Más adelante en los primeros listados conocidos sobre los peces de Colombia y Venezuela, Díaz del Basto (1970) registra 92 especies y Mago (1970) lista 108 especies para la cuenca del Lago de Maracaibo vertiente Caribe. Ortega-Lara *et al.* (2012), presentan el listado actualizado de la ictiofauna de la cuenca del río Catatumbo, integrado a partir de la revisión de literatura, colecciones biológicas y realización de muestreos complementarios.

En el listado, Ortega-Lara *et al.* (2012), se incluyen 123 especies, 109 especies nativas de agua dulce y 14 de origen marino y estuarino que habitan la cuenca hidrográfica del río Catatumbo, constituyéndose el sistema del río Catatumbo con mayor diversidad de especies de peces de la cuenca del lago de Maracaibo. Estas especies pertenecen a 10 órdenes, 39 familias y 91 géneros. Los órdenes con mayor número de familias, géneros y especies son Siluriformes con 12 familias, 42 géneros y 60 especies; Characiformes con 11 familias, 24 géneros y 32 especies. Las familias con mayor riqueza fueron Loricariidae, con 16 géneros y 25 especies; Characidae, con 13 géneros y 18 especies; Pimelodidae, con 6 géneros y 8 especies; incluyendo las restantes 37 familias entre una y cinco especies. De las 68 especies consideradas endémicas para la cuenca del lago de Maracaibo, 61 de éstas fueron registradas en el sistema del río Catatumbo. Se establecen como especies pesqueras 40, de las

cuales seis fueron marino-estuarinas y 34 dulceacuícolas. Mojica (1999), reporta 101 especies en la cuenca del Catatumbo para Colombia, y en la lista de Ortega-Lara *et al.* (2012), se pueden identificar 90 especies para la parte colombiana de la cuenca.

Peces cuencas hidrográficas vertiente Pacífico y medio ambiente

En las dos primeras décadas del siglo XXI se incrementaron los estudios en la región, y se han descrito 16 nuevas especies, lo cual hace necesario incrementar los muestreos y estudios taxonómicos, principalmente en los ríos de la vertiente Pacífica, antes que el desarrollo agrícola, de infraestructura y en especial la desbordada minería ilegal, hagan desaparecer algunas especies privando a sus poblaciones campesinas de uno de su principal fuente de proteína y reduciendo el patrimonio ambiental y biodiversidad de Colombia, a tal punto que incluya la desaparición de alguna especie que no se alcanzó a conocer siquiera a nivel científico. Desde el punto de vista ecológico, las cuencas hidrográficas requieren de un manejo especial del medio ambiente en general, con especial atención al uso sostenible de la selva tropical húmeda y de los bosques del pendiente oeste de la Cordillera Occidental de los Andes. Pero la minería, especialmente la ilegal ejercida por grupos terroristas y bandas delincuenciales, están destruyendo los lechos de los ríos a través del dragado (Fig.Cap.1: 3), y contaminado con pesticidas y metales pesados persistentes, como el mercurio Hg., especialmente el Metilmercurio (MeHg.) que contamina los peces y lesivo para la salud de la población consumidora de pescado.

En el capítulo 5 se describe la importancia de la región del “Chocó Biogeográfico” colombiano (oeste de la Cordillera Occidental de Colombia), la cual ha sido reconocida por muchos autores como una región de enorme valor biológico por su alta diversidad, grado de endemismo en flora y fauna, y punto clave para entender los procesos de dispersión de la biota suramericana a Centroamérica y viceversa (*e. g.* West 1957, Myers 1966, Hernández-Camacho *et al.* 1992, Bermingham & Martin 1998, de Porta 2003, Smith & Bermingham 2005).

La alta humedad y precipitación del Chocó biogeográfico, convierte la región en la más húmeda del mundo, con la localidad mundial con la mayor precipitación media anual, llegando a alcanzar promedios anuales de lluvias de 13.600 mm a 14.000 mm (Hernández-Camacho 1992, Lobo-Guerrero 1993). Este hecho, de gran relevancia para la riqueza hídrica de la región, ha sido presentado como un factor que puede incidir en la baja riqueza de peces de algunas cuencas de la región Pacífica, debido a la corta longitud de sus ríos con alto caudal de agua en una pendiente abrupta que descienden del este de la Cordillera Occidental de los Andes.

El estudio de los peces al oeste de la Cordillera Occidental de Colombia se inicia a finales del siglo XIX cuando se realizaron expediciones de investigadores

norteamericanos, como parte de los estudios relacionados con la comunicación marítima entre los océanos Pacífico y Atlántico, que luego se concretó con el Canal de Panamá. En la segunda década de el siglo XX “The Atrato River is better known than most of the rivers of South America” (Eigenmann 1920c). Para esta vertiente resaltan las investigaciones de Regan (1913, 1914), Eigenmann (1918, 1920c, 1921b, 1922), Eigenmann & Fisher (1914), Eigenmann, Henn y Wilson (1914), Rendahl (1941), Fowler (1944), Schultz (1944), Dahl (1960a), Kullander (1983), Mago-Leccia (1994), Silfvergrip (1996), Maldonado-Ocampo *et al.* (2008), Ortega-Lara, A. & P. Lehmann (2006), Ortega-Lara *et al.* (2006b), Román-Valencia (1990, 1993). Maldonado-Ocampo *et al.* (2012) presentan una revisión ilustrada de los peces dulceacuícolas del Chocó Biogeográfico de Colombia; amena guía de campo en la identificación de los peces de la región.

En el Chocó Biogeográfico se han registrado actualmente 188 especies de peces dulceacuícolas agrupadas en 78 géneros, 33 familias y 8 órdenes, los cuales se distribuyen en los ríos de las cuencas hídricas que desembocan directamente en el mar Caribe (río Atrato y ríos menores al este del Atrato), y 137 especies en las cuencas hidrográficas de los ríos de la vertiente Pacífico. Esta alta diversidad incluye 63 especies endémicas (33% de su riqueza) y 30 especies con valor comercial (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012).

Los peces Siluriformes, con 70 especies, son el grupo dominante de la fauna íctica de los drenajes al oeste de la Cordillera Occidental de Colombia. La norma generalizada para las demás cuencas vertientes de Colombia y Suramérica, es el dominio de especies de Characiformes, como se puede observar en la distribución correspondiente de las especies de peces en las demás vertientes colombianas en esta publicación. La cuenca del Atrato se convierte en el límite más occidental para las familias Potamotrygonidae, Hemiodidae, Ageneiosidae, Auchenipteridae, y Callichthyidae, de las cuales no se han encontrado representantes en los drenajes del Pacífico colombiano. Se incluye listado actualizado de las especies de peces presentes en 13 de las cuencas hidrográficas de la vertiente Pacífico (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012), donde se registra un total de 137 especies, clasificadas en 8 órdenes, 26 familias y 49 géneros (Tabla.Cap.5: 1).

En el número de especies presentes en los ríos principales en el drenaje del Pacífico se observa un predominio en las familias del orden Siluriformes: Trichomycteridae, Astroblepidae y Loricariidae, las cuales son más características de ambientes de pendiente y piedemonte andino con aguas de corriente rápida. Lo que ha sido descrito como planicie costera del Pacífico consiste realmente en grandes conos de acumulación fluvial deltaica que presentan en toda su longitud una ligera pendiente hasta el litoral mismo (IGAC 1983).

El número de especies de peces compartidas en las cuencas hidrográficas al oeste de la Cordillera Occidental, entre el Atrato y las de la vertiente Pacífico, se observa como el mayor número de especies compartidas (57) entre las cuencas del Atrato y el San Juan. Sin embargo, sí se analiza en términos porcentuales el número de especies compartidas por cada cuenca respecto al río Atrato, más próximo a la cuenca del Magdalena, se observa un gradiente aproximado de similaridad decreciente de norte a sur, en el cual el río Baudó comparte con el Atrato 73%, el San Juan 51,2%, el Dagua 53,3%, el Patía 51% y el Mira sólo 36%. Esto demuestra que la ictiofauna del río Atrato corresponde más a la ictiofauna del Magdalena, cuya presencia disminuye con la distancia al sur de este río. Ya en el río Mira es notoria la presencia de elementos comunes con los ríos del Pacífico ecuatoriano.

En la región del Pacífico colombiano, resalta el hecho de que la cuenca del río San Juan tenga elevado número de especies, cercano al número de especies del Atrato (118), a pesar del reducido tamaño de su cuenca, que podría ser atribuido al alto caudal de sus aguas. El número de especies de peces en las diferentes cuencas hidrográficas del Pacífico va disminuyendo de norte a sur, indicando una ictiofauna empobrecida, atribuible posiblemente a expansiones del pasado de la zona árida costera de Ecuador y Perú.

La vertiente Pacífica a pesar de la enorme oferta hídrica, los ríos de la región son pobres en pesca (30 especies con valor comercial), pues están poblados por especies de tallas pequeñas y con una diversidad muy inferior a la que se presenta en otros grupos bióticos como plantas y anfibios. Las cuencas hidrográficas de la vertiente Pacífica, especialmente los ríos y arroyos menores, requieren muestreos más representativos de las diferentes áreas geográficas antes de poder tener un conocimiento global de la ictiofauna en la región, aunque recientemente un grupo de especialistas han hecho un gran esfuerzo en el conocimiento de la ictiofauna del Chocó geográfico (Maldonado-Ocampo *et al.* 2012). Sin embargo esta vertiente es aún la menos conocida del noroeste de Colombia en cuanto a la composición y riqueza íctica, comparativamente con la cuenca vertiente Caribe, incluida la cuenca del río Atrato, no obstante que “*is one of the strategic points in the geographical distribution of South American fishes*”, como Eigenmann (1920c) lo reconoció.

Comunidades de peces en el Amazonas central y su medio ambiente

Amazonia, Paisaje y sistemas de la selva y los ríos más grandes del mundo. Es el escenario para una asombrosa diversidad de la vida. Con un estimado de 2000 a 3000 especies de peces, fauna de peces amazónicos que representa más del 20% de las especies de peces de agua dulce del mundo (Lundberg *et al.* 2000, Reis *et al.* 2003).

Geisler *et al.* (1971), analizan los efectos ecológicos y fisiológicos de las condiciones bioquímicas extremas, prevalentes en muchas de las aguas amazónicas, sobre la rica fauna de peces de ese sistema de ríos. La fuerte diferenciación morfológica, especialmente en la dentición de los peces characoides, puede estar relacionada con su biología nutricional y, por tanto, con la situación limnológica correspondiente. Los cambios temporales en la química del agua también pueden influir en la biología de los peces comerciales.

La región neotropical aún cuenta con cientos de miles de kilómetros cuadrados de áreas prístinas de bosque y sistemas acuáticos asociados. Gran parte de esta región se encuentra en Brasil, Colombia, Bolivia, Perú, Guyana y Venezuela. Países que albergan la mayor diversidad de especies, biomasa vegetal, ecosistemas naturales y agua dulce del planeta tierra. Pero actualmente, el crecimiento demográfico de poblaciones humanas, aumentan la demanda de consumo a nivel mundial, aceleran la explotación de lo que en un momento fue la mayor reserva de alimento, minerales, belleza, energía y biogenética del mundo (Machado-Allison *et al.* (2100 y citas allí).

La cuenca del río Amazonas cubre 7.350.621 km², que convierte al río Amazonas en la mayor cuenca hidrográfica de Suramérica, y del mundo, y en las inundaciones máximas son inundados aproximadamente 300.000 km² anualmente. En Colombia ocupa una extensión de

380.200 km², que equivale al 33,4% del área continental del país (PRORADAM 1979). Metes *et al.* (1995) estiman que los bosques de llanuras de inundación aguas abajo comprenden el 37% de la vegetación de humedales. Por el contrario, en los tramos aguas arriba y medianos, más del 70% de la vegetación de los humedales es bosque de llanuras inundables, lo que demuestra la importancia de estas áreas. El bosque amazónico está siendo progresivamente deforestado. Bayley (1989) reporta que el 50% del bosque cerca de Manaos ya ha sido despejado. La tasa de deforestación es más alta aún más abajo, donde grandes áreas han sido limpiadas para ganado y ganadería de búfalos, así como para la agricultura.

Varios estudios han abordado aspectos de esta relación entre bosques y peces, principalmente en la Amazonia Central (*e. g.* Goulding 1980, 1985; Goulding *et al.* 1988) relacionaron la fructificación de algunas especies arbóreas con la propagación ictiofórica. Goulding *et al.* (1996 cita Saint-Paul *et al.* 2000) calcula entre 132.000 y 610.000 toneladas de peces año en aguas blancas, basándose únicamente en la producción de frutos de los bosques de llanuras inundables. La producción anual total de todo el bosque inundado puede estimarse entre 16 y 53 millones de toneladas de frutas, lo que corresponde a un valor monetario de la producción de peces de las llanuras de inundación en el rango de US \$ 320 a 530 millones (Waldhoff *et al.* 1996). Para el tambaquí o cachama, *Colossoma macropomum*, solamente calculan un ingreso

del bosque inundado de al menos US\$ 8,4 millones. La producción anual total de todo el bosque inundado puede estimarse en entre 16 y 53 millones de toneladas de frutas, lo que corresponde a un valor monetario de la producción de peces de las llanuras de inundación en el rango de US \$ 320 a 530 millones. Los datos de la literatura revelan una estimación de 200 especies de peces en Amazonia que se alimentan de frutos y semillas (*e. g.* Gottsberger 1978, Goulding 1980, Kubitzki & Ziburski 1994).

Los characines son los principales depredadores de semillas de los bosques amazónicos. Parecen tener un peaje mucho más pesado en las semillas que incluso las aves, y tal vez incluso más que los insectos hongos y bacterias (los últimos tres cuando las semillas están en el suelo) en el caso de muchas especies de plantas. Para ser un depredador de semillas, un pez parece requerir dentición fuerte que le permite machacar paredes de nuez dura. Estos peces son el grupo morfológicamente más diverso de los vertebrados. Tres grupos de characines están adaptados para triturar semillas. Dentro de este trío hay dos tipos principales de dentición. El más común consiste en dientes molariformes de aspecto relativamente amplio que están incrustados en mandíbulas fuertes; Los dientes individuales son por lo general multicúspides y por lo tanto puede cortar, así como triturar. Los géneros de este tipo de dentición incluyen *Colossoma*, *Myleus*, *Mylossoma*, *Triporthus* y *Brycon*. El segundo tipo de dentición se encuentra en las pirañas, un grupo diverso de peces que han sido estereotipados como todos muy carnívoros, pero que de hecho muestran una variedad de hábitos alimenticios. Los dientes de Pirañas tienen un solo filo de corte, a menudo afilado, y este carácter ha llevado a la voracidad putativa del grupo. Los dientes afilados de la Pirañas, sin embargo, son también eficaces para triturar y masticar semillas.

Las aves suelen ser los primeros animales que vienen a la mente, y de hecho son importantes difusores de semillas en el mundo de hoy. Pero también lo son los peces, como en el Amazonas. Las aves suelen ser los primeros animales que vienen a la mente, y de hecho son importantes difusores de semillas en el mundo de hoy. Pero también lo son los peces, como en el Amazonas. Finalmente, muchos peces comedores de frutas amazónicas son relativamente grandes y pueden acomodar cantidades mayores de semillas que cualquier ave o mico. Por ejemplo, un bagre grande (*Phractocephalus hemiliopterus*), que pesa entre 15 y 30 kg. Puede empaquetar más de 60 grandes semillas de palma con un peso superior a 2 kg. En su estómago e intestinos (Goulding 1985).

Se ha reportado, *e. g.* por Lowe-McConnell (1975), Goulding (1980), que al comienzo de las inundaciones algunas especies de peces migran de las llanuras de inundación a los tramos superiores del río para reproducirse y luego migrar río abajo después del desove a medida que el agua retrocede. En otras palabras, los lagos de la llanura

inundable conectados con el río por los canales son sistemas abiertos que permiten los intercambios orgánicos.

En la actualidad, los peces de la selva del Amazonas, especialmente las especies comerciales, están amenazados en dos frentes. En primer lugar, las pesquerías comerciales están siendo sobreexplotadas y los peces frugívoros son los más atacados debido a su gran tamaño y carne altamente apreciada. En segundo lugar, los desarrolladores agrícolas están observando las planicies de inundación como arrozales potenciales y pastos de ganado. Si se implementa una agricultura a gran escala, esto llevará a la deforestación de la planicie de inundación y al uso de insecticidas y herbicidas. Los peces y la fauna se verán gravemente afectados por ambas actividades si alcanzan las proporciones deseadas por los promotores.

El río tiene una longitud de 6.800 km desde su nacimiento, con una anchura media cercana a los 10.000 m. y una máxima de 14.000 m. en aguas altas, frente a la desembocadura del río Xingú, Brasil (Goulding *et al.* 2003). Durante el estiaje, el caudal en su desembocadura es de 80.000 m³/s, mientras que durante el período de máximo caudal en aguas altas, alcanza los 160.000 m³/s (IGAC 1996), Sioli (1967) reporta 218.000 m³/s. La precipitación anual varía entre 1500-3000 mm (Haffer 1974). La profundidad de la parte baja del Amazon (aguas abajo de la confluencia con el río negro) varía entre 25-30 m y se aumenta a dos y tres veces más en algunos lugares (Lowe-MacConnell 1975), Sioli (1967); un equipo de estudio geológico de los U.S. encontró 10 lugares en el bajo Amazonas con una profundidad de 90 m o más (Sioli 1967).

La mayoría de los afluentes más importantes del Amazonas forman “boca-lagos” muy profundos cuando entran al Amazonas; la profundidad de la “boca-lago” del Río Negro se encuentra registrada a 93 m, muy por debajo del nivel del mar. Otro factor importante que contribuye al carácter único de este sistema fluvial es la topografía muy plana de la mayoría de la zona de la cuenca, con la sola excepción de los Andes en el borde occidental del continente, no hay grandes cadenas montañosas en el drenaje del Amazonas. Un lecho de lago de agua dulce del Terciario cubre un área grande, en forma de cuña inmediatamente al este de los Andes y se extiende en una franja a lo largo del curso del bajo Amazonas; la mayor parte del resto del drenaje está formado de rocas ígneas y metamórficas del Precámbrico y Paleozoico de los escudos de Brasil y Guayana y están rodando suavemente, pronunciadas a intervalos por lomas que representan las raíces de antiguas montañas.

Como resultado de esta topografía, hay algunos rápidos extensos de la cuenca fuera de los Andes, y la propia Amazonas cae solamente 65 m entre el borde oriental del Perú y el Océano Atlántico, a una distancia de cerca de 3000 km (Meggers 1971, cita Fink & Fink 1979). En el territorio colombiano, el río Amazonas tan solo recorre

un trayecto de 116 km que delimita la zona sur del Trapecio Amazónico y marca la frontera con el Perú (Marín 1992).

En la parte central de Amazonas, se forman tres factores de fluctuación estacional del nivel del agua, un perennemente extenso sistema fluvial, y un relieve topográfico bajo se combinan para producir un “paisaje” acuático complejo y extenso en el que las condiciones fluviales y lacustres se fusionan. Formaciones en la llanura de inundación del río principal (la “Várzea”) incluyen no sólo el canal principal del río, sino una red de lagos, brazos, y arroyos y canales anastomosados. Bosque inundado (igapó) y pastizales pantanosos (campos) también se producen, a veces fundiéndose en formaciones de aguas abiertas. La zona sobre la que ocurre dicha formación várzea es muy amplia, ya que los promedios de la várzea 48-100 km de ancho en algunas áreas (Junk 1970). La cantidad de lago como hábitat en la várzea es mucho más extensa durante aguas altas que en los períodos de aguas bajas. Las fluctuaciones estacionales de nivel de agua, que tipifican el ciclo hidrológico del río Amazonas en la región de Leticia, oscilan aproximadamente en 11 m, aunque durante crecientes excepcionales pueden alcanzar los 18 m. Estos ciclos periódicos de nivel se traducen en grandes contracciones y expansiones horizontales del sistema acuático, que ocasionan modificaciones profundas en el funcionamiento general de los sistemas ribereños, incluyendo, desde luego, los peces.

Puesto que poco se conoce de las historias de vida y ecología de la mayoría de los peces amazónicos, las formas precisas en que el ciclo de las estaciones húmedas y secas afecta a los peces sólo pueden ser adivinadas. Sin embargo, las enormes alteraciones en la extensión y calidad del hábitat tienen algunas consecuencias generales que pueden ser delineadas. En las llanuras de inundación amazónica, el ciclo de inundación del río se está convirtiendo en el factor de estacional dominante, y las comunidades de peces fluctúan a lo largo del año. Durante la inundación, los peces migran a los bosques de llanuras de inundación para alimentarse de frutas y semillas, en un área de más de 300.000 km². Cuando las aguas son altas, los peces se dispersan en los afluentes de los ríos principales o sobre el suelo de la sabana, y la comida es abundante. Durante el periodo seco, cuando los niveles de agua han caído, muchos peces se ven obligados a aguas abajo o a pozos y acomodados cada vez más a restringidos espacios para vivir. Recursos alimenticios para la mayoría de los peces (excepto peces depredadores) se convierten en muy escasos, a tal grado que en muchas especies la alimentación cesa por completo y las reservas de grasa almacenadas son utilizadas (Fink & Fink 1979). Algo parecido sucede en la Orinoquia.

Tensiones de oxígeno, aunque siempre más bajas que lo habitual en las aguas dulces de los climas más fríos, son especialmente bajas en las condiciones de estancamiento que se producen durante los picos tanto de aguas altas como períodos de aguas bajas. En medianas a grandes formaciones lacustres, termoclinas estables pueden

desarrollarse durante los períodos de aguas altas y el resultado en condiciones hipóxicas a anóxicas en capas aguas inferiores. Tal hipoxia, al parecer se extiende durante varios meses, se ha observado en formaciones lacustres de la várzea, pero puede ser menos pronunciada en lagos de tierra firme (Schmidt 1,973, 1,967 Marlier, cita en Fink & Fink 1979).

Pozos, lagos y pantanos son más propensos a experimentar rotación periódica debido a la mezcla inducida por el viento, pero cuando las mezclas se detienen o se impiden por el bosque circundante, puede resultar la hipoxia de nuevo, particularmente en capas de agua inferiores. El estancamiento y la hipoxia también ocurren en aguas del bosque inundado, debido principalmente a la falta de mezclado tanto del viento y de la fotosíntesis bajo el dosel de sombra (Krammer *et al.* 1978). Durante la estación seca, pequeños pozos dejados por retroceso de las aguas puede desarrollar extrema hipoxia cuando la demanda biológica de oxígeno por metro cúbico es tan alta que incluso en las capas de agua superficial se agota.

Diversas estrategias de los peces amazónicos han evolucionado para hacer frente a la escasez de oxígeno y con la desaparición de grandes extensiones de hábitat durante los períodos bajos de agua son algunos de los temas principales de su historia evolutiva. Como era de esperarse, los peces que habitan en los hábitats bentónicos o en aguas poco profundas del litoral, muestran las adaptaciones más sorprendentes. Estas adaptaciones incluyen la capacidad de respirar aire atmosférico (*e.g. Arapaima, Hoplerythrinus, Hoplosternum, Electrophorus, Synbranchus*); tomar el oxígeno de la capa superficial delgada del agua (*Osteoglossum*, algunos Cyprinodontidae); el estivar (el pez pulmonado, *Lepidosiren*); permanecer en el barro húmedo por largos períodos (*Synbranchus*); y producir huevos que pueden resistir la desecación y eclosionar cuando el nivel del agua sube de nuevo (algunos cyprinodon).

Algunos peces, tales como *Hoplosternum* y *Synbranchus*, pueden habitar bastante bien en superficies secas o casi secas y por tanto son capaces de pasar de un pozo seco a áreas húmedas. Además, algunos peces son capaces de utilizar el metabolismo anaeróbico en gran medida (Hochachka & Somero 1971, cita Fink & Fink 1979). Por otra parte, la mayoría de los peces amazónicos son capaces de sobrevivir en agua con contenido de oxígeno mucho más bajo y más alta acidez que lo que soportarían peces de zonas más templadas.

Debido a las características ambientales de los ríos del Amazonas, los organismos tienen una sola opción: deben sobrevivir hipoxia crónica. Capacidades glucolíticas siempre se esperan en organismos que sobreviven largos períodos de anoxia, y ocurre que se producen en anaerobios tales como la tortuga acuática y goldfish (Hochachka 1980, 1993: cita Val & de Almeida-Val 1995). Por otra parte, los avances más recientes en este campo han demostrado que sobrevivir a las limitaciones crónicas

de O_2 implica diferentes cambios metabólicos en los organismos. Estos cambios incluyen la reducción de la capacidad oxidativa con el fin de disminuir la demanda de O_2 , y maximizar la utilización de O_2 , es decir, la producción de más ATD por mol de O_2 consumido. Mayores detalles sobre peces respiradores de aire y metabolismo respiratorio de los peces de la Amazonia se reportan en Val & de Almeida-Val (1995).

Luego de una breve descripción de los ecosistemas acuáticos de la Amazonía Central, corresponde ahora dar una visión general de los peces amazónicos. Esta región presenta un excelente sitio experimental para el biólogo y el bioquímico comparativo debido a la naturaleza de su ictiofauna; tiene un representante de los antiguos peces pulmonados (*Lepidosiren*), varios miembros de un grupo de teleósteos muy antiguo (Osteoglossidae), un bien circunscrito grupo de teleósteos de gran éxito que ha evolucionado de una manera explosiva (Ostariophysi), además de algunos altamente evolucionados, avanzados peces tales como Cichlidae y Synbranchus (*Acanthopterygii*).

La fauna de peces amazónicos evolucionó constantemente a lo largo del Cretáceo y el Cenozoico (Lundberg *et al.* 1998, Lovejoy *et al.* 2010). En el Mioceno medio se trataba fundamentalmente de una fauna moderna, con todos los principales clados modernos presentes (Lundberg *et al.* 2010). Posteriormente, ocurrió extirpación local, así como modesta especiación. Faunas de peces han sido muy importantes en los esfuerzos para reconstruir los cambiantes ambientes de los ecosistemas acuáticos amazónicos. Durante el Paleógeno y Neógeno estos sistemas incluían áreas que actualmente se encuentran en las cuencas hidrográficas de los Andes y del Orinoco. La separación de estas áreas periamazónicas de las tierras bajas de la Amazonia en el Mioceno tardío condujo a especiación alopátrica adicional, así como a extinción (Albert *et al.* 2006, Lundberg *et al.* 2010, Lovejoy *et al.* 2010).

La distribución y diversidad de especies de peces en la cuenca del Amazonas es impresionante, ya que 57 familias, 525 géneros y 2.411 especies ocurren allí. De éstos, 111 géneros (21%) y 1.089 especies (45%) son endémicos de la cuenca (Reis *et al.* 2016). Como en la mayor parte de América del Sur, la fauna de peces de la cuenca del Amazonas está dominada por varios grupos de Ostariophysi y cíclidos. Varios otros grupos de peces son también emblemáticos para la cuenca. Las rayas de agua dulce no se limitan a la Amazonía, pero su mayor diversidad ocurre allí. Las cuencas de la Amazonia y Paraguay comparten el único pez sarcopterigio sudamericano (aletas lobuladas), el pez pulmonado *Lepidosiren paradoxa*. También es muy importante, tanto evolutiva como económicamente, el pirarocú *Arapaima gigas*, el mayor pez de agua dulce de Suramérica. Junto con el pirarocú, dos especies de aruana (*Osteoglossum* spp.) representan el orden primitivo Osteoglossiformes en el continente. La anguila eléctrica *Electrophorus electricus*, junto con las pirañas, figuran entre los peces más temidos de la cuenca. Finalmente, los peces migratorios

de largo alcance del género *Brachyplatystoma*, algunos migran entre 3.000 y 4.000 km entre el bajo Amazonas y sus afluentes en la parte alta en Colombia, Perú y Bolivia para desovar, son peces notables en la cuenca del Amazonas. El estuario del Amazonas y las pequeñas cuencas costeras tanto al sur como al norte de la boca tienen extensas áreas de manglares de agua salobre, donde se pueden encontrar bagres de los géneros *Aspredo* y *Aspredinichthys* (Aspredinidae).

En la actualidad, en la región Amazónica de Colombia, se registra un total de cerca de 780 especies para la zona hidrogeográfica del Amazonas. Bogotá-Gregory & Maldonado-Ocampo (2006), listan 753, agrupadas en 14 órdenes y 47 familias. Los órdenes con mayor representación específica son: Characiformes (367), Siluriformes (228), Cichliformes (87) y Gymnotiformes (34). Los 10 órdenes restantes presentaron de 12 a una sola especie. La familia con el mayor número de especies es Characidae (208) que representa el 27,6% del total de las especies. Le siguen Cichlidae (80), Loricariidae (56), Pimelodidae (40), Doradidae (37), Anostomidae (36), Curimatidae (32) y Auchenipteridae (30). Las restantes 39 familias tienen de 35 a una especie.

La familia de Characoidei con más especies es Characidae, y en su mayoría consiste de peces generalizados de tamaño relativamente pequeño. Muchos están familiarizados como los coloridos Tetras del comercio de acuarios: *Paracheirodon axelrodi* y *Chalceus*, ambos son peces de cardumen.

La ictiofauna de la Amazonia es inmensa, y el porcentaje de especies sin describir es aún muy alto. La identificación de peces de agua dulce de Colombia, especialmente de las cuencas del Amazonas y del Orinoco, el ictiólogo siente la frustración de trabajar con los peces a los que no se podría aplicar nombre específico, y a veces incluso los nombres genéricos eran inciertos

o de poco significado filogenéticamente. Aunque la frustración sigue, tal vez, su intensidad puede ser aliviada si se comprenden las razones de las dificultades. Como resultado, es prácticamente imposible identificar muchos peces suramericanos con bibliografía o incluso de las pocas colecciones de referencia de museo. Otros factores que complican la identificación de las especies son la “explosiva” evolución en muchos grupos de estos peces (*e.g.* varios géneros incluyen 100 o más especies), la compleja evolución de las características morfológicas que conducen a la confusión sobre la delimitación de los límites genéricos, y mucha convergente y evolución reductiva (Fink & Fink 1979). Grandes áreas de la Cuenca del Amazonas, tanto al norte como al sur del canal principal del río, están severamente bajo muestreo y revelarán un gran número de especies no descritas cuando sean apropiadamente muestreadas. Considerando la distribución proporcional de las diferentes familias de peces en la cuenca, la mayor parte de la diversidad desconocida se encontrará probablemente en la familia Characidae y entre los bagres pequeños, especialmente de las familias Loricariidae y Heptapteridae (Reis *et al.* 2016).

El otro aspecto de la biología sistemática moderna, tan importante para los biólogos comparativos como la identificación de especies, es la tarea de formar hipótesis de relaciones evolutivas (filogenética) y la producción de las clasificaciones que representan esas relaciones. Debido a la complejidad evolutiva mencionada anteriormente, la creación y prueba de hipótesis de filogenia en peces suramericanos está todavía en su infancia. La mayoría de las clasificaciones de estos peces, al nivel genérico e incluso el de familia son aún muy tipológicas y reflejan grados evolutivos generales en lugar de relaciones genealógicas. Categorías superiores de peces son menos tipológicas, al menos entre los grandes grupos, como los órdenes: Myliobatiformes, Osteoglossiformes, Clupeiformes, Characiformes, Siluriformes, Cyprinodontiformes, Synbranchiformes, Perciformes, Pleuronectiformes, Tetraodontiformes, Lepidosireniformes.

La importancia de una conciencia de linajes genealógicos quizá puede ser mejor enfatizada por la mención de los enormes períodos de tiempo entre los orígenes de los principales grupos de peces. Por ejemplo, el pez pulmonado *Lepidosiren* comparte un ancestro común con otros peces de más de 350 millones de años y ha tenido una historia independiente desde entonces. De hecho, en términos de relaciones genealógicas, peces pulmonados están más estrechamente relacionados con el *Homo sapiens*, como descendientes de peces Sarcopterygii, que cualquier otro pez viviente, con la excepción de *Latimeria* (Fink & Fink 1979). La *Arapaima* y *Osteoglossum* (Osteoglossiformes), comparten un ancestro común con los carácidos y bagres (Superorden Ostariophysi) y con los cíclidos y Hemirhamphidae (superorden Acanthopterygii) alrededor de 200 Ma, durante la era de los dinosaurios. El ancestro común de Ostariophysi y Acanthopterygii, a su vez, vivieron hace unos 160 a 190 millones de años (Ma) y estos dos grupos han ido evolucionando de forma independiente desde entonces. En vista de estos largos períodos de tiempo, las semejanzas entre estos grupos de peces pueden ser de hecho más sorprendentes que las diferencias (Fink & Fink, 1979).

El grupo de peces más antiguo representado en las aguas amazónicas es la de los peces cartilaginosos, Clase Chondrichthyes, incluye tiburones y rayas. Una familia de los tiburones y dos de familias de rayas, entre ellas una familia de peces sierra, ocurren en la Amazonia. Las rayas *Potamotrygon* (Potamotrygonidae) son peces que habitan el fondo del canal del río, que se entierran en los sedimentos de barro blando, presentando un peligro para los vadeadores. La picadura es muy dolorosa y tardía en sanar, especialmente cuando hay infección secundaria.

El pez pulmonado, *Lepidosiren paradoxa* (Lepidosirenidae), es miembro de un antiguo grupo de peces óseos, Clase Sarcopterygii o peces con aletas lobuladas. Los peces pulmonados fueron ampliamente distribuidos y exitosos desde el Devónico hasta el fin del Triásico hace unos 1,36 millones de años, pero sólo tres géneros

ocurren hoy en día. Un género y especie, *Neoceratodus forsteri*, se encuentra hoy en día en Australia, y varias especies de *Protopterus* ocurren en África. *Lepidosiren* y *Protopterus* están ambos reportados cavar madrigueras y estivar durante los períodos de aguas bajas (Carter & Beadle 1930). *Lepidosiren* se encuentra en la Amazonia en pantanos, pozos y también en lagos, aunque por lo general sólo cerca de las zonas costeras donde existen condiciones pantanosas. Estos peces son bastante grandes (hasta aproximadamente 1,2 m) de movimiento lento y según Carter y Beadle (1930), probablemente se alimentan principalmente de plantas acuáticas cuando adultos.

Osteoglossidae, o “peces con lengua ósea”, es también un grupo antiguo con pocas especies existentes. Estos y todos los grupos a seguir son parte de la clase Actinopterygii o peces “con aletas radiadas”. Dos géneros y tres especies de Osteoglossidae ocurren en la Amazonía: *Arapaima gigas*, *Osteoglossum bicirrhosum* y *O. ferreirai*. Las tres especies exhiben cuidado parental, y son respiradores de aire (extraen el oxígeno del aire). *A. gigas* es uno de los peces de agua dulce más grandes en el mundo, reportado de alcanzar 4 m de longitud and 200 kg (Gudger 1943). Especímenes de 2,5 m de longitud son bastante frecuentes, pero es un pez protegido por sobrepesca debido a su excelente carne y valor comercial. *Arapaima* es un pez principalmente piscívoro que navega lentamente o acecha a su presa, que se encuentra con mayor frecuencia en formaciones similares a lagos. *Osteoglossum bicirrhosum*, que alcanza un metro de longitud, es un nadador lento muy gracioso y se alimenta de insectos, peces y otros pequeños vertebrados. Se encuentra en grandes cardúmenes cerca de pequeñas bocas de arroyos en el canal Lago Janauacá (Fink & Fink 1979). *Osteoglossum* es un incubador bucal.

Pristigasteridae (*arenques*), representada por *Ilisha amazonica* distribuida en cuencas de los grandes ríos de la Amazonia, por ejemplo Colombia. Típico de la familia la forma y color, esta especie es un pez plateado fuertemente comprimido.

Ostariophysii (corrientemente ubicado a nivel superorden), es el grupo de peces de agua dulce dominante en Suramérica. Es posible que los Ostariofísios en Suramérica hayan evolucionado a partir de muy pocos ancestros comunes en un ecosistema relativamente poco utilizado, con una radiación resultante “explosiva” en casi todos los nichos de agua dulce imaginables. Este fenómeno evolutivo iguala o supera cualquier otra radiación de los vertebrados. La evolución de carácidos se ha considerado solo mucho más espectacular que la de los marsupiales de Australia (Weitzman 1962). Ostariophysii es, de hecho, el grupo de peces de agua dulce dominante del mundo. El aparato weberiano parece proveer los Ostariofísios con mayores habilidades auditivas que otros peces.

Acanthopterygii (corrientemente ubicado como superorden), incluye el grupo más numeroso de Suramérica, los Cichlidae, un grupo de peces caracterizado por un

aparato de mandíbulas faríngeas complejo (solamente *Cichla* entre los géneros de Suramérica carece de él. Este aparato permite los cíclidos tomar bocanadas de residuos del fondo u otra materia mixta, ordenar objetos de alimentos deseables, y expulsar la materia no comestible; Cichlidae son evolutivamente peces avanzados con complejos patrones de comportamiento y, especialmente en África, con historias evolutivas muy complejas. Y en muchos aspectos son los más interesantes de los peces estudiados de la Amazonia en términos de complejidad de hemoglobinas (Fink & Fink 1979). La mayoría de estas especies son peces “rondadores” que nadan lentamente sobre el sustrato y mordisquean cuando el alimento es detectado. Por ejemplo, los miembros del género *Geophagus* se mueven sobre el fondo tomando bocanadas de arena, separando los alimentos y, o bien escupiendo la arena o pasándola a través de las cámaras branquiales. Sólo los miembros del género *Cichla* son predominantemente piscívoros, y la estrategia de captura de los alimentos es probablemente una de acecho de o lentamente acechando a sus presas. *Cichla* es el género de Cichlidae más grandes de Suramérica, y la desordenada sistemática de los Cichlidae ha sido tratada por Kullander (e. g. 1983, 1986, 1998, 2003). *Cichla ocellaris* y *Cichla temensis* pueden sobrepasar los 50 cm de longitud y cerca de 4 kg.

No obstante, e independientemente de su número real, las especies de la cuenca no se distribuyen de manera homogénea sino que lo hacen principalmente de acuerdo con los tipos de agua descritos por Sioli (1967), y en ellos con una marcada preferencia por hábitats particulares. En este sentido puede hacerse referencia a comunidades típicas de peces de aguas blancas, claras (Lowe-McConnell 1987) o negras. Goulding *et al.* (1988) presentan evidencia para sugerir que niveles altos de componentes húmicos o bajo pH, o una combinación de estos factores, puede limitar la entrada de algunas especies de peces en el río Negro. Muchas de las especies para las que las aguas del río Negro parecen representar una barrera ecológica pertenecen a géneros que se encuentran entre los peces más comunes de ríos de aguas turbias y claras en la cuenca del Amazonas. Por ejemplo, peces del género *Prochilodus* son, en su conjunto, los peces de alimento más comunes en los grandes ríos de Suramérica (Lowe-McConnell 1984), pero no son capaces de establecerse en el río Negro.

Las cuencas de la zona hidrogeográfica de la Amazonia en Colombia son la región colombiana con más distribución de peces. Bogotá-Gregory y Maldonado-Ocampo (2006) reportaron 753 especies; Maldonado-Ocampo *et al.* (2012: Listados 1 & 2); Laso *et al.* (2011) reportaron 788, de las cuales 88 son especies de consumo y pesca comercial. Clasificadas en 14 órdenes y 47 familias. Los órdenes con mayor representación específica fueron: Characiformes (367 spp.), Siluriformes (228 spp.) y Perciformes (87 spp.) Los 11 órdenes restantes presentaron de 34 a una sola especie (Cuadro 1). La familia con la mayor riqueza fue Characidae (208 spp.) que representa el 27.6% del total de las especies. Le siguen Cichlidae (80 spp.), Loricariidae (56

spp.), Pimelodidae (40 spp.). Las restantes 42 familias tienen de 37 a una especie. Con las nuevas revisiones (2003-2016) a nivel filogenético de las familias con alto número de especies, por ejemplo Characidae, Trichomycteridae, y Cichlidae, el número de especies de estos taxones se ha reducido por sinonimia, así Perciformes queda sin especies y desaparece en Colombia, pero aún hay más de una especie por describir en nuestros sistemas hidrográficos.

El número de especies registradas por cuenca dentro de la región es presentado por Bogotá-Gregory y Maldonado-Ocampo es: Amazonas 510, Caquetá 356, Putumayo 234, Apaporis 128, Vaupés 24 y Guanía→Negro 22. Estas cifras más que ser una evidencia de la riqueza por cuencas, es resultado de los esfuerzos de colecta que se han desarrollado para ésta zona hidrogeográfica, por lo tanto las mismas podrían utilizarse para definir prioridades para el desarrollo de inventarios que ayuden a llenar los vacíos de información existentes.

La pesca de grandes bagres sobresale en esta área de la Amazonia en colombiana, con los centros de acopio comerciales Leticia sobre el río Amazonas y Araracuara sobre el río Caquetá. La pesca de los grandes bagres del Chorro de Araracuara se inicia con la localización allí de la Colonia Penal de Araracuara hacia 1939, iniciándose la presión sobre las poblaciones de los grandes bagres para el sustento del personal de la penitenciaría y comercialización a escala pequeña de pescado seco, y de otros animales de caza silvestre del área como la danta, venado, saínos y borugos, fueron la fuente principal de proteína animal hasta la década de 1950, cuando la ganadería bovina y porcina comenzaron a suplir la dieta carcelaria (Useche 1994:141). La pesca de grandes bagres del Araracuara incluye más de 12 especies de géneros como: *Brachyplatystoma*, *Paulicea*, *Phractocephalus*, *Pseudoplatystoma*, *Goslina*, *Sorubimichthys*, denominada época del pescado seco entre 1940 e inicios de la década de los 60 (Rodríguez Fernández 1999).

En la región de Leticia, tanto el río Amazonas como sus lagos asociadas y los ríos y arroyos selváticos que vierten directamente al propio Amazonas o indirectamente a través de lagunas adyacentes, conforman un mosaico de ecosistemas acuáticos muy variado (Arbeláez *et al.* 2000), intercomunicados entre sí y con al menos tres tipos diferentes de aguas: blancas en el propio río y sus lagunas, negras y mixtas en los arroyos selváticos (Duque *et al.* 1997). Los lagos amazónicos constituyen áreas de criaderos y de alimentación de gran importancia de muchas especies de peces (v. g. Goulding 1980, Saint-Paul *et al.* 2000), además, sirven como dispensadores de semillas y alimento de peces.

También el río Amazonas y su plano de inundación mantienen una elevada riqueza de especies. Galvis *et al.* (2006) reportan 344 especies de peces de la cuenca del río Amazonas en Colombia, región de Leticia, clasificadas en 14 órdenes y 42 familias

(Tabla 1 & Tabla 2). Allí parece existir un predominio de las especies con tallas superiores a los 15 cm de longitud y con una alta dependencia de alimento de origen autóctono (Mojica, Galvis, Arbeláez *et al.* 2005, y citas allí). Finalmente, se considera que este listado cubre, en lo que corresponde a los arroyos selváticos de la región, un alto porcentaje de las especies allí presentes, no así respecto al río Amazonas y sus planos de inundación, que no han sido muestreados en forma exhaustiva. DoNascimento *et al.* (2017) listan 706 para la Amazonia colombiana.

La especie de pez comercial más importante en la Amazonia Central que ha sido durante muchos años es el tambaquí o cachama (*Colossoma macropomum*), y alrededor de los años 80 sólo representó alrededor del 45% de todo el pescado consumido en Manaus, la ciudad más grande de la región. Como adultos, la cachama se alimenta casi exclusivamente de frutas y semillas procedentes de bosques inundados. Muchas de las otras especies de peces comerciales también son comedores de frutas y semillas, o insectívoros o detritívoros que se alimentan principalmente en bosques inundados. Los peces alimentados por el bosque inundado, considerados en conjunto, representan aproximadamente el 75% de la captura total vendida en Manaus y ciudades más pequeñas de la Amazonia Central (Goulding 1985). También debe señalarse que el pescado es la fuente más importante de proteína animal en la región, y que el área alrededor de Leticia es un centro de acopio de peces capturados en el mismo río Amazonas, o en el bosque inundado del departamento de Leticia en Colombia, pescado que es fuente básica de proteína para la región, además que la gran mayoría de especies de mayor tamaño, especialmente los bagres, son enviados a centros de acopio principalmente de Bogotá.

Lowe-McConnell (1975, 1987) presenta una descripción general de los peces tropicales de agua dulce y sus hábitats, incluida la fauna de peces de la Amazonia. Welcomme (1979) proporciona información mundial sobre el sistema de llanuras de inundación de los grandes ríos, incluida la Amazonia, con especial referencia a las pesquerías continentales. Goulding (1980) describe los hábitats de alimentación de especies de mayor importancia económica en el bosque de llanuras aluviales del río Madeira y las correlaciona con las condiciones ambientales. Goulding *et al.* (1988) describen la fauna de peces del río Negro y su llanura de inundación y proporcionan información importante sobre las condiciones del hábitat. Saint-Paul *et al.* (2000) realizan estudios comparativos sobre la fauna de peces de aguas negras en el archipiélago de Anavilhanas del bajo río Negro y un lago de inundación de aguas blancas del río Amazonas central. Descripciones de geocología, biodiversidad, conservación y manejo del área se encuentran, por ejemplo Hanagarth & Szwagrzak (1998), y Herrera-Macbride *et al.* (2000).

Las condiciones ecológicas son bastante conocidas en la llanura de inundación de la parte central del río Amazonas, y la parte baja del río Negro (Sioli (ed.) 1984, Junk

1997, y citas allí). Estudios con redes de arrastre a lo largo del fondo del canal del río Amazonas revelaron especies y géneros gimnótidos desconocidos (Lundberg *et al.* 1996; Cox 1995). Según Junk *et al.* (1997), el predecible pulso de inundación del río Amazonas conduce a una fauna de peces altamente móvil con reacciones flexibles a los cambios en la disponibilidad de alimentos y condiciones fisicoquímicas.

El importante río Amazonas presenta una barrera ecológica para muchas de las especies de peces más pequeños; condiciones ecológicas de las corrientes periféricas son muy parecidas y estas comparten muchas de las mismas especies. Esto sugiere que una primitiva fauna se distribuyó alrededor de la cuenca del Amazonas (entonces posiblemente un golfo marino y más tarde los grandes lagos), y que la apropiada rica fauna de la Amazonía se diversificó más tarde. Cuánto de las distribuciones se explican por las condiciones ecológicas y qué parte por la historia geológica de la zona, aún no está claro (Lowe-McConnell 1987).

Otros trabajos sobre peces de la Amazonia Colombiana son por ejemplo: Castro (1988), Castro (1994), Fernandes (1997), Agudelo Córdoba *et al.* (2000), Salinas Coy y Agudelo Córdoba (2000), Rodríguez Fernández (1992, 1999).

La zona hidrogeográfica de la Amazonia en Colombia recibe el aporte de ocho cuencas y 78 subcuencas. Las principales cuencas corresponden a los ríos Guainía→Negro, Vaupés, Apaporis, Caquetá, Putumayo y Amazonas (IDEAM 2004).

La selva amazónica es un vasto paisaje heterogéneo que abarca una área de aproximadamente 5.000.000 km². Casi el 50% del área de selva tropical moderna se encuentra dentro de la cuenca del Amazonas, formando la mayor superficie continua de los bosques tropicales del planeta – o será que estamos próximos a perder este record mundial si seguimos destruyendo la selva Amazónica, de sur a norte por Brasil y Perú, y de norte a sur por Colombia? Hay mucha destrucción, sobre todo en Brasil y en Perú, pero con optimismo se puede decir hoy que a pesar de las amenazas y por la cantidad de terrenos protegidos por ley, la zona de esta selva tropical que quedará como legado para la humanidad en un futuro será la Amazonia colombiana (Davis 2014) “*aleluya*”.

Peces de la Orinoquia colombiana y su medio ambiente

La segunda cuenca de agua dulce más diversa de Suramérica es el río Orinoco (FEOW 305, 306, 307, 308 y 309). Tiene 1.212.000 km² y descarga 33.000 m³ s⁻¹ (García & Mechoso, 2005, Field 2007, en Reis *et al.* 2016) en promedio al Océano Atlántico, siendo el tercer volumen de descarga de agua de río en el mundo. Esta cuenca abarca áreas de Colombia y Venezuela, con el mayor humedal de Suramérica, Los Llanos con 450.000 km² de área inundada. Si el nacimiento del río Guaviare, por ser el río

afluente más caudaloso de la parte alta del sistema del río Orinoco, se tomara como el nacimiento del Orinoco, la longitud oficial de éste sería 2.800 km.

Los límites de la Orinoquia corresponden al área delimitada por la divisoria de aguas de la Cordillera Oriental en Colombia y de Mérida en Venezuela, desde las nacientes en las partes altas de la Cordillera hasta una cota altitudinal de 500 m.s.n.m. Se extiende desde las cabeceras del río Duda y Guayabero en Colombia hasta el Yacambú en Venezuela. En Colombia incluye ríos subcuencas que nacen en altitudes considerables, algunas cercanas a 3000 metros, en la ladera oriental de la Cordillera Oriental, como el Guayabero, Ariari, Guainía, Upía en el lago de Tota, Cusiana, Cravo Sur, Pauto, Casanare, Arauca (Figs.Cap.2.6, 2.10).

La confluencia de los ríos, Guaviare (aguas blancas), Inírida (aguas negras), Atabapo (aguas negras) y alto Orinoco en el Dpto. de Inírida, forman la Estrella Fluvial de Inírida (EFI), complejo de humedales situado en la zona transicional Orinoco-Amazonas, pues sus bosques inundables pertenecen al bioma amazónico, mientras que sus diversos ecosistemas hidrológicos con diferentes tipos de aguas blancas, negras y claras son parte de la Orinoquia.

Abanicos de ríos trenzados del piedemonte andino, delimitados al sur por la Serranía de la Macarena, es una franja a lo largo de la Cordillera Oriental que limita con los Llanos a una altura entre 150-500 m, desde el río Guayabero en Colombia hasta el río Cojedes en Venezuela, que incluye ríos en la parte media y alta que aportan gran cantidad de sedimentos y nutrientes a los Llanos inundables.

Son ríos de montaña con un perfil longitudinal con una pendiente pronunciada, que permite acelerar la velocidad de escurrimiento a los ríos con aspecto torrencioso por lechos pedregosos, con alta capacidad de arrastre y transporte de sedimentos. Los ríos corren por cañones angostos, y agua abajo reciben quebradas de aguas claras. También, incluye toda la región de páramos andinos, con presencia de turba y pantanos, además de pequeñas lagunas altoandinas sin ictiofauna autóctona.

Al abrirse en la llanura aluvial estos ríos andinos depositan el material arrastrado y forman extensos abanicos y causes trenzados de cantos rodados y arena básicamente. Estos abanicos estaban cubiertos de selva o bosque que han sido talados en la región de Villavicencio, y en proceso de deforestación en el Sarare. Incluye ríos de piedemonte andina, conformados por relieve colinoso, altiplanos estructurales y pequeñas llanuras aluviales. Los ríos del piedemonte poseen una alta diversidad de especies de peces. Bonilla *et al.* (2005), registraron 169 especies de peces en los ríos de piedemonte de Casanare, de las cuales 36 fueron nuevos registros para el sistema del río Meta y cuenca del río Orinoco.

Los tipos de agua de los drenajes de la subregión andina son blancas, claras andinas (andinas) y negras andinas (teñidas por pizarras). Los drenajes de esta región

generalmente son de aguas ricas en nutrientes, ya que se originan en las areniscas de la Formación Guadalupe (Cretáceo superior), que le dan a sus aguas el color claro característico. Al erosionar las pizarras de origen marino que subyacen a estas areniscas (Formación Guaduas y Cáqueza), se cargan de nutrientes y adquieren un color casi negro debido al material en suspensión proveniente de las pizarras, caso del río Negro de las cabeceras del río Metica abajo de la población de Cáqueza vía Villavicencio.

La transición entre los Llanos Orientales y la Cordillera Oriental (zona subandina), constituye una franja geológicamente deformada, con excelentes trampas petrolíferas. Su litología está constituida por sedimentos del Terciario, areniscas, lutitas, cuarzoarenitas y arcillolitas.

Los Llanos bajos de inundación en Colombia corresponden a la depresión de Casanare y Arauca. Predominan aguas claras de origen pluvial y de desborde de ríos y caños, y aguas muy cargadas con sedimentos y poco transparentes, aunque hay aguas blancas en menor proporción. Estos Llanos tienen poca altitud y durante el periodo de lluvias las llanuras de sabana son inundadas tanto por la acumulación de aguas lluvias, como por el represamiento de estas y la subida de los niveles de agua de los grandes ríos como el Arauca y Meta. La inundación ocurre a lo largo de miles de kilómetros en Colombia y Venezuela. Los ríos de los Llanos, o sabana baja, de Colombia tienen extensas áreas a menudo con maleza, donde la corriente es lenta sobre todo durante la época de sequía.

El substrato de estos Llanos de inundación es sedimentario proveniente de depósitos aluviales conformados por areniscas y lutitas acumulado por ríos de alta energía y gran capacidad de carga del lecho (IGAC 1999). Sabanas de varios tipos cubren la mayor parte de la cuenca hidrográfica y junto con la selva húmeda tropical es la formación vegetal más extendida de la Orinoquía.

La región tiene un clima fuertemente estacional, generalmente dividido en seis meses húmedos (mayo a octubre) y cuatro meses secos (diciembre a mayo), y dos meses de transición (abril y noviembre). Esto crea fluctuaciones en el nivel de las aguas desde unos pocos hasta varios metros. Las aguas de estas áreas de inundación se contraen del cauce principal y eventualmente secan en los sitios más altos de menor profundidad. Los sistemas acuáticos presentes allí, incluyen ríos, caños, lagunas marginales profundas, esteros (lagunas o sabanas de inundación), y bosques de galería inundables, todos, regulados por una dinámica o flujo hídrico biestacional.

Igualmente, en estas áreas se produce un intercambio cíclico de biomasa, importante para la convivencia y desarrollo intenso de una variedad de poblaciones significativas de organismos acuáticos, incluyendo fitoplancton y otras y plantas flotantes y arraigadas que pueden ser utilizadas por larvas y juveniles de peces como refugio o

alimento; zooplancton, como larvas de insectos acuáticos (*Trichoptera*, *Plecoptera*, *Diptera*, *Ephemeroptera*, etc.), y crustáceos (*Macrobrachium* spp.), que se constituyen en fuente en parte de una dieta natural de muchas especies de peces. Así, estas lagunas marginales permanentes y/o sabanas de inundación (esteros) a lo largo de los principales afluentes del Orinoco, se han considerado como áreas criaderos de importancia para numerosas especies de peces de aguas epicontinentales. En estos sistemas se han reportan 82 especies más comunes de peces, algunos comerciales, que habitan sabanas de inundación o esteros y lagunas en la Llanura baja de Colombia y Venezuela (Machado-Allison *et al.* 2010: Tabla 7.1, y citas allí).

Durante el temporada seca los ríos en los llanos se restringen a su canal principal, drenando sabanas inundadas, esteros y lagunas, secando miles de kilómetros cuadrados de hábitat acuático, quedando solo pozos o lagunas rodeados de inmensas sabanas, o parcialmente arroyos secos o quebradas, que pueden desarrollar hipoxia extrema cuando la demanda biológica es tan alta que incluso las aguas superficiales se agoten. Este fenómeno aumenta cuando estas someras reservas de agua están expuestas a la radiación solar directa con la temperatura $>30^{\circ}\text{C}$.

Dos de los principales parámetros ambientales que ejercen una influencia considerable sobre la ecología de los peces de la sabana o Llanos del Orinoco son los cambios cíclicos en el nivel del agua y las fluctuaciones asociadas en la disponibilidad de oxígeno. Estos mismos parámetros afectan la biología de los peces de la Amazonía Central (Fink & Fink 1979).

El agotamiento de oxígeno es evidente en grandes áreas de la cuenca de la Orinoquia, como en otras áreas tropicales de Suramérica. La disponibilidad de oxígeno no es solo el factor que afecta la respiración en peces, pues hay mucho menos información con respecto a la influencia del bióxido de carbono, bajo pH, metano, sulfuro de hidrógeno, una carga de lodo, toxinas vegetales; los posibles efectos de estos materiales no deben ignorarse (Kramer *et al.* 1978). Según Cala (1987), especímenes de especies de peces respiradores aéreos representan una pequeña proporción de los peces de la Orinoquia en comparación con los hallazgos de Carter & Beadle (1931) en los pantanos del Chaco paraguayo en relación con su entorno.

A medida que el nivel de agua baja, muchas especies comienzan a salir de la zona de inundación principal, volviendo a los cursos de agua principales de los ríos y con frecuencia con movimientos mayores en el río alejándose del área de inundación. Peces de este grupo son los migratorios o de subienda, resaltan en el grupo especies Characiformes, algunos con espectaculares migraciones como *Prochilodus*; algunos Siluriformes también realizan migraciones. Algunas cuanta especies están confinadas a vivir en todos los tiempos en el canal principal del río y nunca penetran la llanura. Los peces que quedan en la llanura de inundación son apiñados en los reducidos

cuerpos de agua. Muchas especies dejan las lagunas y charcos en grandes cantidades antes que la conexión con el río se haya interrumpido. Estas migraciones explican la ausencia total de algunas especies de peces de pozos de la estación seca.

Los peces que quedan en los pozuelos de evaporación o arroyos y riachuelos parcialmente secos mueren por hipoxia o son capturados por los pescadores y las aves piscívoras que se congregan en gran número alrededor de los pozos o charcos. Casi toda la fauna de peces muere cuando los pozos se secan por completo. Las excepciones son, por ejemplo con *Synbranchus marmoratus*, que sobrevive enclavado en el barro, y el muy resistente *Hoplosternum thoracatum* que puede vivir en barro líquido caliente (Cala 1987c). La mortalidad de los peces parece ser muy alta, según lo registrado para otras llanuras de inundación durante la estación seca (Bonetto *et al.* 1969, Junk *et al.* 1983).

Algunas especies de peces han desarrollado diferentes estrategias de adaptación para sobrevivir en aguas altamente hipóxicas y a través de los períodos secos. En algunos peces los órganos accesorios de la respiración aérea son la vejiga natatoria, mientras que otros utilizan porciones modificadas del intestino, la faringe, la cavidad bucal, o el estómago. La mayoría de las especies parecen utilizar solamente respiración acuática (respiradores obligados de agua), muchas especies tienen la capacidad de extraer el oxígeno del agua y del aire: respiradores de aire facultativos, *e. g.* *Hoplosternum thoracatum*, y varias especies se han vuelto tan dependientes del oxígeno del aire que se mueren si no suben a la superficie: respiradores de aire obligados, por ejemplo *Eremophilus mutisii* (Cala 1987b, Cala *et al.* 1990), y *Electrophorus electricus*.

Hay dos fuentes de las que los peces pueden obtener oxígeno suplementario en aguas hipóxicas: del aire por encima del agua y de la capa delgada de agua de la superficie, pero bien oxigenada que es a menudo sólo unos pocos milímetros de profundidad. Una descripción de los patrones de respiración aérea de especies de peces de la Orinoquia ha sido documentada por Cala (1987c), la cual es en gran parte válida para la ictiofauna equivalente de la Amazonia. Como complemento a este párrafo ver: Algunos atributos ecológicos de comunidades de peces suramericanos (Cap.8). Los peces sin respiración aérea deben utilizar los estratos oxigenados superficiales o reducir su demanda de oxígeno, o ambas cosas (Kramer *et al.* 1978). Uno puede notar que la mayoría de las especies de peces respiradores aéreos están presentes en la mayor parte de Suramérica tropical, es decir no existe una relación particular entre la cuenca del Orinoco y los peces con respiración aérea per se.

Determinadas especies de peces que habitan las aguas lenticas de la planicie inundable del Orinoco son muy sensibles a los niveles bajos de oxígeno disuelto. Peces Serrasalminae de las especies *Serrasalmus nattereri* y *Serrasalmus rhombeus*, muestran los primeros síntomas de asfixia cuando la concentración de oxígeno

desciende bajo 20% de saturación (Welcomme 1979:101). Dichas especies son especialmente sensitivas a caídas inesperadas de oxígeno disuelto del agua, y están dentro de las primeras en sufrir mortalidades catastróficas.

Aunque las especies con respiración aérea son una proporción pequeña de los principales grupos taxonómicos, especímenes de especies ícticas con órganos accesorios para la respiración aérea son tanto numerosas como diversas en la Orinoquia en comparación con aguas dulces de Zonas templadas o ecosistemas marinos. De las 10 o más familias con especies con respiración aérea en aguas dulces suramericanas, seis familia incluyen especies de peces capaces de respiración aérea en los Llanos Orientales de Colombia. Entre los Characiformes está la especie *Hoplerythrinus unitaeniatus* de la familia Erythrinidae; entre los Siluriformes se reportan especies como *Corydoras aeneus* y *Hoplosternum thoracatum* de la familia Callichthyidae; algunas especies de los géneros *Ancistrus*, *Chaetostoma*, *Hypostomus*, *Loricaria*, *Pterygoplichthys* de la familia Loricariidae; entre los Gymnotiformes se han observado especies como *Gymnotus carapo* de la familia Gymnotidae; *Electrophorus electricus* de la familia Electrophoridae; entre los Synbranchiformes la especie *Synbranchus marmoratus* de la familia Synbranchidae. Cala (1987c) describe más en detalle las estrategias y respiración aérea de los peces de la Orinoquia.

La Orinoquia colombiana incluye una diversidad de ambientes acuáticos de ríos y arroyos de corrientes fuertes provenientes de la región andina, y algunos ríos menores de la Sierra La Macarena (altitud de 1.500 m.s.n.m), que forman los yacimientos cabeceras de las cuencas hidrográficas de los ríos principales que fluyen a través de las tierras bajas o llanuras de sabana de la Orinoquia, para verter sus aguas en el río Orinoco. Además de ríos y un gran número de caños y arroyos que nacen en la llanura, lagunas marginales, esteros, charcas de aguas estancadas, pantanos boscosos, morichales y sabana inundada dependiendo del ciclo anual de lluvias. Mayores detalles (*vide* Cap.7). Subregiones ictiogeográficas de la Orinoquia colombiana, según Machado-Allison *et al.* (2010).

La diversidad íctica en la Cuenca del Orinoco incluye 53 familias, 363 géneros y 1.002 especies de peces (Reis *et al.* 2016), ampliamente distribuidos habitando una gran diversidad de ambientes que incluyen canales principales de ríos de aguas blancas, claras y negras, caños, madre viejas, lagos y lagunas de rebalse, sabanas (esteros) y bosques inundados; biótotos frágiles y especiales como los morichales (Cala 1987c, Machado-Allison *et al.* 2010). Según Reis *et al.* (2016), de éstos, 14 géneros (3,8%) y 153 especies (15%) son endémicos de la cuenca. Muchos géneros y especies de peces se comparten con la cuenca del Amazonas, resultando en un número comparativamente menor de grupos endémicos. Entre las endemias, cerca del 40% son bagres Loricariidae, especialmente de la tribu Ancistrini, por ejemplo *Neblinichthys roraima*, *Micracanthicus vandragti*, *Soromonichthys stearleyi* y

Pseudolithoxus kelsorum. Otros ejemplos de endemias son el primitivo *Lithogenes wahari* (Loricariidae), el monotípico *Acanthobunocephalus nicoi* (Aspredinidae) y *Ammoglanis pulex* (Trichomycteridae), un bagre diminuto que alcanza su madurez cerca de 10 mm LE (longitud estándar), además, uno de los vertebrados más pequeños. En los Llanos hay algunos géneros monotípicos, como los especializados peces asesinos (*killifishes*) *Terranatos dolichopterus* y *Llanolebias stellifer* (Rivulidae), y los tetras *Schultzites axelrodi* y *Gymnotichthys hildae* (Characidae).

El conocimiento de la rica ictiofauna de la región es imperante para su aprovechamiento sostenido, además de la evaluación de las amenazas actuales y futuras que tiene la Orinoquia, como son las implicaciones que conlleva la extracción petrolera y el nuevo auge agrícola y ganadería. Esto adquiere mayor importancia hoy, si aún se considera que Suramérica cuenta con el mayor reservorio de agua potable de continente alguno, y un recurso pesquero y biodiverso estratégico a nivel global (Gleik 1998, Machado-Allison *et al.* y citas allí).

En el complejo de humedales de la EFI se ha registrado una alta biodiversidad, con 470 especies de peces, alrededor del 50% de la ictiofauna de toda la cuenca del Orinoco incluyendo 11 migratorias en Colombia (Lasso *et. al.* 2009); 903 especies de flora; 324 especies de aves, incluyendo 25 migratorias; 200 especies de mamíferos; 40 especies de anfibios y 60 de reptiles (Usma *et. al.* 2009). Para los ríos Tomo, Tuparro, Bitá y Vichada Maldonado-Ocampo & Bogotá-Gregory (2007), reportan 229 especies de peces.

Los sistemas hidrográficos o cuencas de ríos, cuyas especies han sido mejor estudiadas son el Meta, Tomo, Bitá, vertientes de la Macarena, Guaviare, Inírida; los menos son los caños que nacen en la sabana y terrenos bajos afluentes directos del Orino en la parte suroriental de la Orinoquia colombiana, así como la parte alta y media de los ríos afluentes andinos al norte y sur de la de la ladera oriental de la Cordillera Oriental.

Los estudios taxonómicos de los peces de la Orinoquia colombiana se inician, según Eigenman (1922), con la primera colección de peces hecha por Manuel González en la pendiente oriental de la Cordillera Oriental de los Andes, a lo largo del camino de entonces de Bogotá a Villavicencio, pero solo hasta Barrigón en 1912. Estos peces, junto con los coleccionados más tarde por el Hermano Apolinar, para un total de 60 especies, fueron estudiados y publicados por Eigenman (1922). Esta publicación fue el compendio único hasta 1960, pues cuando Fowler (1942), publica la lista de los peces de Colombia, 20 años más tarde solo se adicionan 4 nuevas especies publicadas por Myers (1930) para la Orinoquia colombiana, ahora ya con un total de 64 especies. Cala (1977), reporta para la Orinoquia colombiana 191 especies, clasificadas en 129 géneros y 37 familias. Una década más tarde, Cala (1987c) reporta alrededor de 320

especies, en 240 géneros y 41 familias. Cala (1987d), adiciona la lista anterior con nuevos registros de especies a 394, calculando el número final de especies para la Orinoquia Colombiana en alrededor de 500 (Cala 1987d), ampliamente distribuidas habitando una gran diversidad de ambientes que incluyen canales principales de ríos de aguas blancas, claras y negras, caños, madrevejas, lagos y lagunas de rebalse, sabanas (esteros), humedales y bosques inundados; biótopos frágiles y especiales como los humedales y morichales (Cala 1987c, Machado-Allison *et al.* 2010).

La ictiofauna de la Orinoquia colombiana es diversa en número, tamaño y forma, coloración y hábitos alimentarios, como también en patrones respiratorios. Es una ictiofauna perteneciente a un grupo de teleósteos muy primitivos (*e. g.* Osteoglossidae), a un grupo de teleósteos bien circunscrito y altamente exitoso que ha evolucionado de una manera “explosiva” (Ostariophysi), más peces teleósteos altamente evolucionados y modernos, como los Cichlidae. También los peces cartilaginosos están representados por rayas (Potamotrygonidae). La Orinoquia, y en general Suramérica, se caracteriza por tener pocos grupos básicos de peces de agua dulce, comprada con otras ictiofaunas tropicales. Como la de África, no obstante ahora Suramérica cuenta con el número mayor de especies de peces en sus aguas epicontinentales que cualquier otra zona zoogeográfica. Esta diversificación es el resultado de extensas radiaciones adaptativas dentro de estos grupos, iniciada durante el largo aislamiento del continente en el Terciario. Los peces de esta cuenca colombiana están dominados por especies Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes y Cichliformes.

La Orinoquia colombiana es la segunda región con mayor diversidad de peces, de las cerca de 1.220 especies dulceacuícolas de Colombia, 658 especies están dispersas en esta región (Machado-Allison *et al.* 2010). DoNascimento *et al.* (2017) reportan 663 especies. Para toda la cuenca del Orinoco se reconocen 181 especies endémicas, con patrones de distribución interesantes y precisos en algunos casos a nivel de subcuencas y en otros restringidos a las cabeceras de los afluentes. Patrón de distribución que se replica en ríos transandinos de las cuencas vertientes del Caribe.

CAPITULO 10
COMPOSICIÓN DE LA ICTIOFAUNA
DE AGUA DULCE DE COLOMBIA

“I truly believe that in Colombia there is abundance of infinitely admirable things, whereof God alone hath knowledge”.

Modificado de Laurent Vital en: Voyage Charles Auint 1518.

Resumen. Los peces son el grupo más antiguo de los vertebrados vivos, y por mucho, los más numerosos en especies. Las radiaciones adaptativas maravillosas que se muestran en muchos grupos de peces han llevado a estudios de gran importancia para comprender los mecanismos de la evolución. Cerca de 2000 especies válidas de peces de agua dulce han sido registradas en la literatura para Colombia, clasificadas en 22 órdenes con 57 familias (Tabla.Cap. 10:1). Los órdenes con el mayor número de especies en la ictiofauna continental de Colombia son: Characiformes (644 especies), Siluriformes (588 especies), Gymnotiformes (78 especies), Cichliformes (94 especies), Cyprinodontiformes (42 especies), con los restantes 19 órdenes teniendo de 1 a 16 especies. A nivel de familia, Characidae tiene el mayor número de especies (325), seguida por Loricariidae (187 especies), Cichlidae (94 especies), Trichomycteridae (66 especies), Doradidae (56 especies) y Pimelodidae (53 especies), Heptapteridae (52 especies); las restantes 49 familias incluyen 1 a 42 especies. Cerca de 2000 especies vivientes en agua dulce en Colombia representan aproximadamente 5% de todas las especies de agua dulce y peces marinos ahora reconocidos en todo el mundo y aproximadamente el 29% de las especies de peces de agua dulce que se sabe que habitan en los drenajes en toda la extensión de la frontera sur de México hasta Chile y Argentina. Varios factores históricos y ecológicos potencialmente contribuyen a la riqueza a nivel de especies de la fauna de agua dulce de Colombia (por ejemplo: la geología, el clima, fisiografía, la química del agua). En este capítulo se describen categorías superiores, hasta nivel de familia, subfamilia; número de especies por género y especies, y especies por género cuando no incluye no más de tres especies de peces de agua dulce de Colombia. Lista (Checklist) actualizada de las especies de peces de agua dulce de Colombia ha sido publicada por DoNascimento et al. (2017), con un total de especies de 1494. En esta publicación se registran 2996, incluyendo nuevos registros de 1918.

Alrededor de 34.401 especies, del recuento de los vertebrados vivientes del mundo de 68.511 especies, son los peces (IUCN 2017). Nelson *et al.* (2016) reportan más de 60.000 especies. Ellos surgieron y comenzaron a irradiar hace más de 500 millones de años y tanto ahora como en el pasado exhiben incomparable diversidad en su morfología, en los hábitats que ocupan, en su fisiología y en su comportamiento. Esta diversidad que hace que, la comprensión de su historia evolutiva y el establecimiento de una clasificación tan difícil, y sin embargo fascinante. De mixinos y lampreas a tiburones, peces pulmonados y los peces planos o lenguados. Los peces incluyen una amplia gama de adaptaciones sorprendentes a casi todos los ambientes acuáticos de la tierra.

En los últimos 10 años (2007-2016), más de 3.992 especies han sido descritas o denominadas (Eschmeyer & Fong 2016). Los números de especies de peces que figuran en el texto, como en ediciones de textos anteriores (*e.g.* Nelson 2006, Nelson *et al.* 2016), se pretende que sean estimaciones conservadoras de especies descritas válidas, y no de todos llamadas especies, ni de lo que podrían ser descritas. Se basan, en la medida de lo posible, en las últimas revisiones taxonómicas de las familias y géneros y las opiniones de los especialistas. Nelson *et al.* (2016) reconocen 85 órdenes y 536 familias con 32.000 especies. Eschmeyer & Fong (2017) reconocen alrededor de 34.592 especies válidas, clasificadas en 5.184 géneros.

Una revisión de la tasa de descripciones de nuevas especies de peces de agua dulce de Suramérica de los últimos años indica que la diversidad a nivel específico de ésta fauna es mucho mayor que la estimada previamente. Se estima que la ictiofauna de agua dulce neotropical puede totalizar 8.000 especies y representar cerca del 25% de toda la diversidad íctica del mundo, incluyendo tanto peces marinos como de agua dulce. De igual manera, los peces epicontinentales de Colombia pueden totalizar 3000 especies. También, hipotéticamente la diversidad morfológica de la ictiofauna Neotropical es la mayor de cualquier ictiofauna epicontinental en el mundo.

Sabemos que el mundo ha sido dividido en seis regiones faunísticas: (1) Etíope, la mayor parte de África, al sur del Sahara, Etiopía, junto con la parte tropical de la península arábiga y Madagascar; (2) Oriental: Asia tropical y las islas estrechamente asociadas; (3): Paleártica: Eurasia por encima de los trópicos y África septentrional; (4) Neártica: América del Norte; (5) Australia: Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea, Tasmania y algunas islas más pequeñas; (6) Neotropical: Suramérica y Centroamérica. La Región Neotropical, que contiene la mayor diversidad de fauna de peces de agua dulce, se subdivide en ocho regiones, incluyendo la región amazónica. Situada en el corazón de esta riqueza está la cuenca del Amazonas.

Categorías de peces que habitan aguas dulces a nivel universal

Especies que se encuentran normalmente en el mar y entran en aguas dulces o bien rara vez o con frecuencia; las especies que pasan habitualmente de mar a agua dulce o viceversa y las especies restringidas al agua dulce. Algunas especies de esta última categoría están estrechamente relacionadas con peces marinos, mientras que otros pertenecen a géneros, familias o incluso taxones superiores exclusivamente de agua dulce (peces primarios que pasan su ciclo biológico/reproductivo en aguas dulces). Existen especies de peces diadromos que regularmente migran entre agua dulce y salada en un periodo definido del ciclo de vida pasan la mayor parte de su ciclo de vida en el mar salmón (*Salmo salar*) y regresan a los ríos en donde nacieron para desovar, y viceversa, la anguilla europea (*Anguilla anguilla*), un pez catádromos, que desciende los ríos y entra el mar para hacer su largo recorrido al lugar de nacimiento para su desovar en el mar Sargazo. Las larvas una vez nacen empiezan su regreso a Europa, recorrido que dura cerca de tres años, y suben ríos donde crecen y una vez adultas inician su regreso al lugar donde nacieron a una edad de 15 a 20 años para cumplir un nuevo ciclo reproductivo y de vida, ya que luego del desove estos peces mueren allí en el lugar donde nacieron.

Los peces son el grupo más antiguo de vertebrados vivos, y con mucho el más numeroso en especies. De las cerca de 32.000 especies reconocidas de peces vivos (Nelson *et al.* 2016), la mayoría viven en aguas cálidas del mundo. Eschmeyer y Fong (2017-02-04) reportan 34.218 especies válidas, clasificadas en 5.201 géneros válidos. En términos de riqueza y abundancia total de especies se clasifican comúnmente en tres divisiones (Myers 1949, 1966).

La división primaria, incluye los Ostariophysi y cuatro familias pequeñas de teleósteos que se originaron y diversificaron en hábitats de agua dulce, y fueron a parar en Suramérica en su separación final del resto de Gondwana.

Los Ostariophysi comprenden cerca del 30% de todos los peces vivos y el 70% de todos los peces de agua dulce en todos los continentes, excepto Australia. La fauna de peces de agua dulce neotropical está dominado por tres clados de peces de agua dulce obligatorios: Characiformes, Siluriformes y Cichliformes, todos los cuales se originaron en Gondwana durante el Cretáceo Inferior (145-100 millones de años atrás, Ma) y todos de los cuales sufrieron radiaciones evolutivas durante el Paleógeno 66-23 Ma (López-Fernández & Albert 2011). La evidencia paleontológica de al menos dos familias modernas de agua dulce, Callichthyidae y Cichlidae, sugiere que estos grupos de teleósteo no se diversificaron en formas reconocidas como familias y géneros modernos hasta el Cretáceo superior o Paleógeno inferior (Malabarba *et al.* 2010). En Suramérica, los tetras y sus aliados Characiformes con alrededor de 1.700 especies; anguilas eléctricas y peces cuchillo o Gymnotiformes con cerca de 212

especies; y los bagres o Siluriformes con cerca de 1.915 especies, representan el 74% de todos los peces del continente (Reis *et al.* 2016). Las familias de peces a menudo tienen numerosas especies viviendo juntas en aguas tropicales, en comparación con las pocas en las templadas.

Además de los Ostariophysi, la división primaria incluye tres a cinco especies de pirarocús, incluyendo los peces de agua dulce más grandes del continente (Arapaimidae), dos especies de aroanas (Osteoglossidae), tres especies de peces hoja (Polycentridae) y una especie de peces pulmonados (Lepidosirenidae).

La división secundaria, se compone de familias de peces de agua dulce que están estrechamente relacionadas con grupos marinos, pero están totalmente confinados a hábitats continentales. Las familias de esta división también han sido atrapadas en el continente por la desintegración de Gondwana, e incluyen los Cichlidae con 480 especies, Rivulidae o peces anuales altamente amenazados con 270 especies, los Cyprinodontidae andinos con 59 especies, los vivíparos de las familias Anablepidae con 17 especies y Poeciliidae con 250 especies.

La división periférica, completa la ictiofauna continental suramericana, un conjunto de representantes de 28 familias de teleósteos marinos y elasmobranquios que han invadido aguas dulces en diferentes momentos de la historia del continente (Albert *et al.* 2011, Bloom & Lovejoy 2011). La mayoría de estos grupos incluyen una o pocas especies, aunque algunos pueden alcanzar alrededor de 100 especies, como en los de lados plateados (Atherinidae y Atherinopsidae). Otros grupos periféricos de peces de agua dulce incluyen anchoas (Engraulidae), peces tambores (Sciaenidae), Anguillidae, peces planos (Achiiridae), gobios (Gobiidae), salmonetes (Mugilidae), pez aguja (Belonidae), pipetas (Syngnathidae), sopladores (Tetraodontidae), Sardinas (Clupeidae y Pristigasteridae), rayas (Potamotrygonidae) y otros.

Este compendio está centrado en los peces primarios de agua dulce vivientes en Colombia, y peces marinos visitantes que remontan largos trayectos de los ríos, así como las especies de agua dulce introducidas (exóticas), argumentos se dan para cada uno de ellos. Los peces esporádicos, o peces marinos que entran agua dulce solo esporádicamente (*e. g.* Lutianidae, Mugilidae) no se tendrán en cuenta.

Los patrones en la historia filogenética de los peces de los ríos del noroeste de Suramérica (NSA) son en gran parte coincidentes con la información geológica acerca del tiempo de aislamiento de la cuenca de drenaje. Los efectos de los cuatro eventos importantes geológicos en el Neógeno dejaron fuertes señales filogenéticas en muchos taxones de peces: (1) el levantamiento de la Cordillera Oriental (~12 Ma), que hidrológicamente aisló las ictiofaunas de las vertientes del Magdalena que fluyen al norte y al Pacífico de la del río proto-Orinoco;

(2) la captura hidrológica de la cuenca occidental del Amazonas en la cuenca de la Amazonia oriental (~9 Ma), lo que permitió un amplio intercambio de especies entre estas dos regiones y la formación de las modernas asociaciones de especies de peces amazónicos, y la formación del moderno río Amazonas que fluye hacia el este, que aisló las ictiofaunas del Orinoco y Amazonas occidental; (3) la elevación de la parte occidental de los Andes de Mérida (~ 8 Ma), que aisló las ictiofaunas modernas de Maracaibo y Orinoco.

Cabe recordar que el río Atrato corre 400 millas americanas (643,720 km) del sur hacia el norte, drenando el Chocó, la región más húmeda de América del Sur, 30.000 millas cuadradas (77.699.643 km²) de selva tropical húmeda separada hace millones de años del Amazonas por el levantamiento de la Cordillera de los Andes (Davis 1996: 126).

La ictiofauna de la cuenca de Maracaibo tiene un origen compuesto por una extinción parcial cisandina de taxones en el Mioceno superior, y posterior invasión de taxones de la cuenca vecina del Magdalena; y (4) el surgimiento del Istmo de Panamá (~ 3 Ma), que constituyó la primera conexión terrestre entre América Central y Suramérica. En cuanto a la composición de las especies, las ictiofaunas de todas las cuencas hidrográficas del NSA eran en gran parte modernas para la época de eventos tectónicos del Mioceno tardío que secciona el paisaje (Albert *et al.* 2006), además ver *Cap.1* de este trabajo.

La fauna colombiana de peces está dominada por el superorden Ostariophysi (clase Actinopterygii), con tres órdenes predominantemente primarios: Characiformes, Siluriformes, seguidos por Gymnotiformes (peces endémicos de Suramérica). Roberts (1972), reporta para la Amazonia que estos tres grupos representan el 43, 39 y 3 %, respectivamente. La ictiofauna suramericana está constituida por:

- 1) Unos pocos representantes de grupos ampliamente representados en otros continentes, como Ceratodontiformes o peces pulmonados con la familia Lepidosirenidae (*Lepidosiren paradoxa*); Osteoglossiformes, con la familia Osteoglossidae (*Arapaima gigas*, *Osteoglossum ferreirai*, *Osteoglossum bicirrhosum*); una especie del pequeño pez hoja *Monocirrhus polyacanthus* (Guayana y tierras bajas del norte del Amazonas) de la familia Polycentridae (Perciformes); numerosos Cyprinodontiformes que incluyen las familias endémicas neotropicales, familia Rivulidae (rivulines del nuevo mundo), Anablepidae, familia Poeciliidae (vivíparos), y un grupo de Cyprinodontidae del género *Orestias*, con cerca de 57 especies que se han especializado en el lago Titicaca y otros lagos de los Andes (Parenti 1981, 1984a-c, Costa 1998, 2003).
- 2) Cerca de 50 representantes de grupos predominantemente de origen marino, tales como rayas (Potamotrygonidae), sardinatas (Clupeidae), anchoas (Engraulidae),

pacoras o corvinas (Sciaenidae), lenguados o media cara (Soleidae), peces aguja (Belonidae), peces sapo (Batrachoididae, *e. g. Daector quadrizonatus*), y por algunas especies de peces endémicos de agua dulce pertenecientes a 6 familias (*e.g.* Scoloplacidae, Electrophoridae). El nivel altitudinal del terreno generalmente bajo, las amplias bocas de los ríos con grandes áreas eurihalinas y las profundas bahías con aguas marinas antes del levantamiento de los Andes, permitieron una penetración más fácil y una mejor adaptación a las aguas dulces de peces marinos en Suramérica, no así en África.

- 3) Los peces neotropicales de agua dulce originarios de Gondwana (Fig.Cap.2: 1) son Characiformes, Siluriformes y Perciformes (Familia Cichlidae), siendo los cíclidos la familia con mayor número de especies, alrededor de 1.300 y 200 géneros, que en general están mejor diferenciados en los ríos suramericanos que en los ríos africanos, hecho notable en las lagunas laterales de los sistemas de ríos. En Suramérica no hay agrupaciones de especies de la familia Cichlidae comparables con la de los lagos de África, aunque el género *Cichlasoma* se ha diversificado en Centroamérica en cerca de 70 especies. En África hay por lo menos 900 especies, con un estimativo total de 1.300 cuando todas las especies sean colectadas y descritas (Turner *et al.* 2001, Nelson 2006), 111 en Norte y Centroamérica, y 291 en Suramérica (Kullander 2003, con cifras actualizadas de Kullander 1998), cifras finales que pueden llegar al estimativo total de 1.532 especies hecho por Kullander (1988).

El número total de especies de peces de agua dulce registradas por cuencas hidrográficas colombianas, según DoNascimento *et al.* (2017), las del Amazonas con 706, Orinoco con 663 son las más ricas, seguidas por la del Caribe con 443: (220 en el Magdalena-Cauca y 223 el resto de drenajes de la vertiente Caribe). Además, 130 especies para las cuencas hidrográficas vertiente Pacífico, para un total de 573 especies transandinas, incluyendo el Catatumbo colombiano. Estas cifras, y la historia de la ictiología en Colombia (Cala 2011), nos demuestran la concentración inicial y reciente de trabajos en la vertiente Caribe, iniciados con los trabajos pioneros del gran naturalista von Humboldt (1805a, 1805b, 1821).

Siguiendo las recientes revisiones taxonómicas y sistemáticas de la clasificación de los peces (Nelson *et al.* 2016), en la actualidad, un total de 1494 especies válidas de peces de agua dulce han sido registradas en Colombia, clasificadas en 22 órdenes y 54 familias (Tabla Cap.10:1). Aún existen gran número de localidades sin coleccionar y revisar sus taxones, especialmente de la parte central de la Amazonia, sur de la Orinoquia y ladera/pie de monte oriental de la Cordillera Oriental de Colombia. De estas, cerca de 74 especies descritas de 2001-2016, 33 han sido nuevas especies descritas de la Zona Hidrográfica (ZH) del Magdalena-Cauca, 17 de la ZH del Orinoco, 9 para la ZH del Caribe, 8 para la ZH del Pacífico y 7 para la ZH del

Amazonas. Esto quiere decir que el 67% de las especies descritas en los últimos años son de la región transandina del país, destacando la importancia de esta región en cuanto a la singularidad de su ictiofauna y resaltando que a pesar de ser considerada una de las regiones mejor exploradas en el país, requiere continuar con el levantamiento sistemático de su riqueza íctica. En general, un sinnúmero de cuencas de gran importancia aún no han sido exploradas, especialmente en ZH del Amazonas y Orinoco, por lo cual es de esperar que el número de especies se siga incrementando. Así, se viene cumpliendo lentamente el número previsto de más de 2000 especies de peces de agua dulce en Colombia (Cala 1997a, 2001a), de las posibles 8.000 especies de peces de agua dulce para Suramérica (Vari 1998).

En Suramérica ya nos estamos acercando al número tradicional estimado por Schaefer (1998: 378 y 377) de más de 8.000 especies de peces de agua dulce para el Neotrópico, y 5.000 de estas para Suramérica. Algo semejante se viene cumpliendo para acercarnos al número estimado por Cala (1997a, 2001a) de 2.000 y tantas de estas especies de peces se encuentran en Colombia, clasificadas en 18 órdenes y 54 familias. La ictiofauna suramericana está conformada por la Serie Otophysi (Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes), del superorden Ostariophysi, y las cuatro familias de peces suramericanos no Ostariophysi: Lepidosirenidae (Amazonas y África), Osteoglossidae (Amazonas, Orinoco, África, Australia y Asia), Polycentridae (África occidental y nordeste de Suramérica) y Percichthyidae (percas de la región Austral: Chile y Argentina y sur de Australia).

La clasificación general seguida en esta publicación es la de Reis *et al.* (2003), de los peces neotropicales, Catalog of Fishes de Eschmeyer & Fong (through 2017), y Nelson *et al.* (2016). Las categorías superiores (mayores al rango de familia) de peces de agua dulce, incluidas aquí son solo las que incluyen taxones presentes en la ictiofauna colombiana. Siguiendo a Nelson *et al.* (2016), las categorías utilizadas en este texto, y sus terminaciones en paréntesis cuando consistentes, son las siguientes: Phylum, Subphylum, superclase, grado, clase, subclase, infraclase, división, Cohorto, superorden; las siguientes categorías: serie, subserie, orden (-iformes), suborden (-oidei), superfamilia (-oidea), familia (-idae), subfamilia (-inae), tribu (-ini), género y especie.

Categorías superiores, hasta nivel de familia, subfamilia, género y especies de los peces presentes en agua dulce de Colombia

Phylum CHORDATA. Holland *et al.* (2015) revisaron las teorías más populares acerca del origen de los cordados. El filum Chordata ha sido utilizado por la mayoría de los especialistas modernos para abarcar miembros del Subphylum Urochordata (tunicados o ascidias marinas), Cephalochordata (*lancelets*), y Craniata (peces, anfibios, reptiles, aves, y mamíferos).

Existe bastante desacuerdo respecto a la interrelación y la clasificación de los Chordata. Muchos emocionantes encuentros de fósiles en los últimos años, ponen de manifiesto lo que los primeros peces pueden haberse aparecido, y estos hallazgos hacen retroceder el registro fósil de los peces hasta el principio de Cámbrico (~ 530-540 Ma) mucho más antes de lo que se sabía anteriormente. Todavía hay mucha diferencia sobre la posición filogenética de estas nuevas especies fósiles del Cámbrico, todavía hay mucha diferencia de opinión sobre la posición filogenética de estas nuevas especies del Cámbrico, y gran número de nuevos descubrimientos y cambios en la sistemática de los primeros peces se puede esperar (Nelson *et al.* 2006).

Desde que se publicó la 4th edición de “Fishes of the World” (Nelson 2006), en el campo de la ictiología se ha visto una explosión de investigaciones publicadas, la sistemática molecular se ha convertido en la principal corriente, nuevas descripciones de especies han florecido.

La clasificación en Nelson et al. (2016) está bajo fuego y no es universalmente adoptada, ver por ejemplo Britz, R. 2017. Revisión del libro. Peces del mundo. Quinta edición. Por J.S. Nelson, T.C. Grande & M.V.H. Wilson. 752 especies Publicado por John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, Nueva Jersey, U.S.A, 2016. Precio £ 110.00.ISBN978-118-34233-6. Journal of Fish Biology, 90: 451-59. También puede ser bueno señalar que las clasificaciones cambian continuamente, mientras que la MS es supuestamente relevante durante años (Sven Kullander: comunicación personal).

Subphylum CRANIATA. Notocordio nunca se extiende por delante del cerebro; cráneo presente; vértebras suelen estar presentes; cartílago o hueso o ambos presentes; corazón con cámaras; glóbulos rojos normalmente presentes; cerebro bien desarrollado; 10 a 12 pares de nervios craneales. Los tres principales clados de Craniata que tienen especies vivientes son: mixinos, lampreas, vertebrados mandibulados, con un total de alrededor de 60.000 especies (incluyendo los tetrápodos).

Superclase GNATHOSTOMATA (vertebrados mandibulados). Mandíbulas presentes, derivadas de arcos branquiales modificados; endocondral hueso presente (véase Smith & Hall 1990 en Nelson *et al.* 2016); aletas pares presentes primitivamente, aletas pares o extremidades pares generalmente presentes excepto cuando perdidas secundariamente; tres canales semicirculares (y dos o más máculas) siempre presentes, incluso en mandibulados fósiles tempranos como placodermos; branquias cubiertas con ectodermo y dirigidas externamente; arcos branquiales no se fusionan con el neurocráneo, interno a las lamelas; aperturas branquiales; las branquias salen a la superficie a través de las hendiduras (apertura opercular, cuando está presente, pueden ser similares a poros).

En total, hay alrededor de 34.090 especies vivientes de peces con mandíbulas (Eschmeyer & Fong 2016) y cerca de 62.500 especies de vertebrados mandibulados (gnatóstomos) existentes (Nelson *et al.* 2016). Esto representa un aumento desproporcionado en el número de peces con mandíbulas más de la de los tetrápodos desde la tercera edición del libro de Nelson (1994), momento en el cual los totales para peces y tetrápodos eran más similares (un estimado de 24.535 especies de peces con mandíbulas existentes y aproximadamente 48.100 especies de gnatostomados en total).

Los Eugnathostomata, sin rango aquí (Nelson *et al.* 2016), incluyen los Chondrichthyes (tiburones y rayas), los †Acanthodii, y los Osteichthyes (peces óseos, incluyendo todos los tetrápodos). Los †Acanthodii tal como se entienden previamente (*e. g.* Nelson 2006) son probablemente parafiléticos, con algunos de ellos estando relacionados con Osteichthyes, algunos con Chondrichthyes, y algunos de ellos siendo quizás basales del grupo Eugnathostomata.

Grado CHONDRICHTHYOMORPHI. Dentro de Eugnathostomata, los Chondrichthymorphi son el grupo hermano del Grado Teleostomi y contienen una clase, Chondrichthyes.

Clase CHONDRICHTHYES (peces cartilaginosos). Su característica básica diferencial es su esqueleto cartilaginoso, que aunque existen alguna calcificación endoesquelética prismática, los huesos son totalmente ausentes en estos peces con esqueleto dermal formado por dentículos, o escamas placoides. En las formas vivientes no hay suturas en el cráneo; generalmente los dientes no están fusionados a las mandíbulas y son reemplazados serialmente; radios de las aletas blandos, no son segmentados (denominados ceratotrichia); vejiga natatoria y pulmón ausentes; la mayoría son marinos, con cloaca (excepto las quimeras); fertilización interna en casi todos los taxones conocidos, fósiles y existentes, por medio de cláspes pélvicos (de los machos, derivados del eje de la aleta pélvica y denominado myxopterygia) que se insertan en la cloaca y oviducto (s) de la hembra; períodos de gestación de dos años son conocidos, el más largo de cualquier vertebrado; concentración en sangre de urea y óxido de trimetilamina (conversión de amoníaco tóxico) generalmente alto, permitiendo que el agua pueda extraerse libremente en el cuerpo. Carácter soportando a Chondrichthyes (holocefalos y elasmobranquios) un grupo monofilético se dan por ejemplo en Didier (1995), Janvier (1996), Grogan y Lund (2004), según cita Nelson *et al.* (2016). Las dos sinapomorfias claves son la calcificación endoesquelética prismática y los cláspes pélvicos (Grogan & Lund 2004).

La mayoría son peces marinos con metabolismo y crecimiento relativamente lentos. Todos los grupos actuales vivientes de rayas, tiburones y quimeras divergen en alto grado de los peces cartilaginosos que habitaron los mares de los tiempos prehistóricos.

Los tiburones y las rayas pertenecen al grupo más antiguo de vertebrados vivos y se han modificado sorprendentemente poco durante los últimos 400 millones de años.

Solo unas 40 especies de tiburones y rayas llevan una vida pelágica, igual número de especies se han adaptado parcial o totalmente en aguas dulces. Estos peces cartilaginosos no se encuentran igualmente a grandes profundidades como algunos peces óseos. Normalmente no bajan más que cerca de 1000 metros, aunque en casos excepcionales se han reportado tiburones a 3000 metros de profundidad.

Aunque Chondrichthyes tienen fecundación interna, existe mucha diversidad en uno y otro caso en cuanto en donde los últimos estadios de desarrollo embrionario ocurren (viviparidad, antes conocida como ovoviviparidad, y oviparidad), y en el origen de la nutrición fetal (lecitotrofia y matrotrofia). Por razones expuestas por Musick & Ellis (2005), es probable que la viviparidad sea el modo primitivo de reproducción en Chondrichthyes, aunque Grogan y Lund (2004) fueron los de la propuesta original. En su desarrollo embrionario los condriactos exhiben tanto viviparidad (en la cual huevos fertilizados son retenidos por la hembra y hasta que los jóvenes nacen nadando libremente) como oviparidad (huevos fertilizados con una envoltura parecida al cuero, denominados originalmente “*mermaid purses*”, los ponen libremente a flotar en el agua marina hasta que se adhieren con frecuencia a algas marinas, siendo la eclosión fuera de la madre). Son peces con fertilidad baja, ponen a menudo solo de 2-6 huevos. En varias especies los huevos son grandes, al igual que los jóvenes recién nacidos.

Nelson (2006), resume las diferentes formas de obtener la nutrición en el desarrollo embrionario de los condriactos propuestos por Musick & Ellis (2005):

A. Toda la nutrición proviene del saco vitelino. La mayoría de los embriones de tiburones y rayas, al igual que los Actinopterygii (peces con aletas radiadas), es lecitotrofica (*Lecithotrophic*), obteniendo toda su nutrición del saco vitelino. En esta categoría, puede haber:

1. Viviparismo del saco vitelino o viviparidad lecitotrófica (antes conocido como ovoviviparidad), el estado más común en por lo menos algunos miembros de los órdenes vivos de elasmobranchios, excepto en Heterodontiformes, Lamniformes y Rajiformes.
2. Oviparidad del saco vitelino o oviparidad lecitotrofica, ocurre en todos los holocefalos vivos, algunos selacios (*e. g.* todos los Heterodontiformes, todos los Rajidae). Todos los individuos que exhiben oviparidad son lecitotrofos.

B. Alguna nutrición proviene de la hembra (directa o indirectamente). En contraste con lo anterior, algunos embriones de condriactos, donde hay viviparidad, obtienen

al menos algún tipo de nutrición de la hembra, ya sea a partir de las secreciones uterinas, óvulos, hermanos, o una placenta en lo que se denomina.

3. **Matrotrofia** (*Matrotrophy*). Hay varias versiones de esta, incluyendo nutrición de secreciones uterinas (*histotrofia*) -o bien hay histotrofia limitada que ocurre en muchos tiburones Squaliformes y Carcharhiniformes, o histotrofia de lípidos en Myliobatiformes; nutrición comiendo huevos no fertilizados (*oofagia*) en todos los Lamniformes y en algunos Carcharhiniformes. En *Carcharias taurus*, los embriones más grandes se alimentan de los embriones más pequeños y luego de los huevos no fertilizados; nutrición de la placenta en algunos Carcharhiniformes.

Dos principales líneas evolutivas existentes de Chondrichthyes son reconocidas con rango de subclases: los Holocephali y los elasmobranquios. En conjunto, los dos grupos se consideran monofilético (por ejemplo, Inoue, Miya, Lam *et al.* 2010, cita en Nelson *et al.* 2016). Dentro de los elasmobranquios, hay dos divisiones, Selachii (tiburones) y Batomorphi (rayas) (véase la discusión más adelante bajo Euselachii). Los tiburones están a su vez divididos entre Galeomorphi y Squalomorphi. Durante las últimas décadas ha habido un buen aumento en los conocimientos de la diversidad de los condriictios, especialmente de taxa del Paleozoico. Un buen record de fósiles se conoce a partir del Devoniano (*e. g.* Ginter 2004). Los elasmobranquios son típicamente tiburones predadores, que utilizan tanto olfato y la vista para la obtención de sus alimentos.

Los peces cartilaginosos carecen de vejiga natatoria y no pueden, como los peces óseos, regular su peso específico para equivaler con este órgano el del agua. Para evitar no hundirse ellos deben mantenerse en movimiento. Su liviano esqueleto cartilaginoso también le favorece. Ellos llenan el cuerpo con sustancias semejantes a aceites livianos. Además, su gran hígado que está lleno de aceite aumenta su fuerza de desplazamiento. En muchas especies el hígado equivale casi a una tercera parte del peso del cuerpo y el 90% de éste puede estar compuesto de aceite. En aguas dulces de Colombia se encuentran peces de la infraclase Elasmobranchii del orden Carcharhiniformes (tiburones), y Myliobatiformes (rayas).

Infraclase ELASMOBRANCHII (= NEOSELACHII). Esta infraclase incluye todos los tiburones y rayas vivientes. Siguiendo a Maisey (2012), los Neoselachii de Compagno (1977), según Nelson *et al.* (2016), se consideran sinónimos de Elasmobranchii de Bonaparte (1838). Se reconocen dos clados de elasmobranquios, la división Selachii (tiburones) y la división Batomorphi (las rayas y skates, a menudo llamados Batoidea). Son peces típicamente predadores que utilizan tanto el olfato y la vista para obtener su alimento.

La clasificación actual de euselachii está muy dividida en comparación con la de otros peces. El número promedio de especies por familia es de 18 y el número promedio es de 5,3. Aproximadamente la mitad de las especies de tiburones y rayas están en cuatro de las 51 familias (Rajidae, Scyliorhinidae, Dasyatidae y Carcharhinidae) mientras que 11 familias (alrededor de un quinto del total) son monotípicas, teniendo solamente una especie en cada una.

Trece órdenes, 51 familias, 189 géneros y cerca de 1.150 especies vivientes de elasmobranquios o euselacios. Algunas 513 especies de tiburones y 636 son skate y rayas (los nombres comunes de skates y rayas se utilizan a veces para referirse a grupos mutuamente excluyentes (donde skates sería un grupo monofilético, pero rayas sería un grupo parafilético), incluyendo más de 150 descritas desde la última edición del libro de Nelson (2006). Hay muchas especies tanto de tiburones como de rayas aun no descritos, con las especies de rayas aun superando en número a los tiburones. Al menos 28 especies de tiburones y rayas son conocidas principalmente en agua dulce.

División SELACHII (tiburones). Aberturas branquiales laterales principalmente; borde anterior de la aleta pectoral no conectado al lado de la cabeza; aleta anal presente o ausente; mitades de la faja pectoral no unidas dorsalmente (pero los scapulocoracoides fusionados ventralmente en ambos, tiburones y rayas). Estas características, aunque no representa características derivadas compartidas del clado, sirven para distinguir los tiburones de las rayas.

Orden CARCHARHINIFORMES (peces de profundidad).

Tiburones con cinco hendiduras branquiales con la última, o tres últimas hendiduras, sobre la aleta pectoral; dos aletas dorsales; ojos con membrana nictitante. Tiburones con dos aletas dorsales (una sola en *Pentanchus profundicolus*), sin espinas; aleta anal presente; cinco hendiduras branquiales; con la última o tres de ellas sobre la aleta pectoral; branquiespinas ausentes; ojos sin membrana nictitante. Clasificados en 8 familias, 51 géneros y al menos 287 especies (Eschmeyer & Fong 2016)), constituyéndose en el orden con la mayoría de las especies de tiburones. En agua dulce de Colombia se ha registrado solo la familia Carcharhinidae, con la especie *Carcharhinus leucas*.

Familia CARCHARHINIDAE (tiburones réquiem). Marinos, ocasionalmente en ríos de agua dulce y lagos, siendo los únicos tiburones recurrentes y de registros confirmados en agua dulce. Estos peces son circunglobales de mares cálidos templados a tropicales. Longitud máxima 7,4m en *Galeocerdo cuvier*. 12 géneros con 58 especies. Siete especies entran aguas dulces y recorren largas distancias en ríos tro-

picales, como el tiburón toro, *Carcharhinus leucas*, y el tiburón del Ganges, *Glyphis gangeticus*, éste último puede estar confinado a agua dulce y salobre.

Hay evidencia de que el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*, se ha registrado en Colombia) es el tiburón que probablemente asciende cualquier río dentro de su rango de distribución que tenga apropiada profundidad, corriente, temperatura y comida animal para depredar, siendo el único tiburón eurihalino con amplia distribución en ríos tropicales.

Durante el II Simposio y Foro de la Asociación de Biología Tropical, realizado en Colombia (Leticia) en enero de 1969, tuve la oportunidad de observar un espécimen de *Carcharhinus leucas* adulto de alrededor de 2 m de longitud, capturado por pescadores de Leticia en el río Amazonas, 3.480 km aguas arriba del océano Atlántico. La presencia de ésta especie ha sido confirmada también en el Amazonas a la altura de Iquitos, Perú, a 4.000 km aguas arriba (Myers 1952, Thorson 1972). Dahl (1971) reporta a *Carcharhinus leucas*, ser muy frecuente en el Caribe y penetrar aguas arriba en el río Magdalena hasta la altura de Magangué y Zambrano, lo mismo que en el bajo río Atrato. Este tiburón, además se le ha capturado en Centro y Norte América, en el sistema del Lago Nicaragua-río San Juan (1976) y parte alta del río Mississippi (Thorson 1977). Dahl (1971: 18), menciona que “en una ocasión se observó un tiburón réquiem tratando de atacar un pez sierra (*Pristis pectinata*) capturado en una red, pero con tan mala suerte que el pacífico pez sierra asestó al enemigo un golpe mortal con su sierra rostral”.

División BATOMORPHI (rayas). Aberturas branquiales ventrales; borde anterior de la aleta pectoral muy alargada unida al lado de la cabeza a través del cartílago anteorbital, anterior a las aberturas branquiales; aleta anal ausente; ojos y espiráculos en la superficie dorsal; membrana nictitante ausente, la córnea unida directamente a la piel alrededor de los ojos; cuerpo generalmente fuertemente deprimido. Mandíbulas protractiles en la mayoría porque el palatoc cuadrado no articula con el eurocranium directamente; en la mayoría, el agua para la respiración principalmente es tomada a través del espiráculo en lugar de la boca (a excepción de los que viven arriba del fondo); la mayoría de los rayas paren crías vivas (sin embargo, Rajidae son ovíparos, es decir, las ponedoras de huevos, tienen los huevos encajados en una cápsula córnea). El hocico puede funcionar como un órgano electroreceptivo (como en todos los elasmobranquios). Aunque la mayoría de Batomorphi con cuerpo muy deprimido, algunos son relativamente similares a los tiburones. Dos formas básicas son evidentes en la forma externa: Rajiformes tienen cláspes que son largos, delgados y decaídos distalmente, mientras que los otros Batomorphi, hasta donde estudiado, tienen cláspes que son cortos, robustos, y cilíndricos a moderadamente decaídos. Cuatro órdenes, 17 familias, 83 géneros y al menos 636 especies (Nelson *et al.* 2016).

Orden PRISTIFORMES (peces guitarra y peces sierra).

Dos familias extintas con 24 géneros; cuatro familias existentes con 10 géneros y 63 especies. De distribución circunglobal en aguas costeras someras tropicales y subtropicales, Atlántico, Pacífico e Índico, estuarios, desembocadura de ríos y aguas continentales. Algunas poblaciones se reproducen en agua dulce (Thorson 1976). En la costa del Caribe colombiano se han registrado dos especies de la familia Pristidae, que suben buenas distancias aguas arriba en los ríos caudalosos.

Familia PRISTIDAE (peces sierra). Marinos (rara vez ocurren en agua dulce y ríos ascendentes), circuntropicales, plataformas continentales; Atlántico, Índico y Pacífico. Hocico en forma de una larga espada plana con dientes en cada lado (los dientes de igual tamaño e incrustados en profundos alveolos); barbos ausentes; cuerpo algo de tiburón, aunque la cabeza está deprimida; dos aletas dorsales distintas y una aleta caudal. Longitud máxima de más de 6 m. Dos géneros *Anoxypritis* es monotípico y *Pristis* incluye 7 especies (de Carvalho & MacEachran 2003; Compagno (1999, 2005; Eschmeyer & Fong 2005). Las especies de peces sierra están en la lista roja de IUCN (www.redlist.org), pero las poblaciones de agua dulce pueden estar en mayor riesgo (e. g. Nicaragua).

Para Colombia se han registrado dos especies de *Pristis*: *Pristis pectinata* para el río Atrato y *P. pristis* en las partes bajas de los ríos Magdalena, Sinú y Atrato. Para mayor información y observaciones sobre peces sierra de agua dulce, basadas en excelentes revisiones bibliográficas, consultar Carvalho y MacEachran (2003b).

Myers (1952) reportó *Pristis* a considerable distancia aguas arriba en el río Amazonas. *P. pristis*, especie circunglobal, ha sido capturado a 12 km arriba de la confluencia del río Negro con el río Amazonas (Thorson 1974), siendo la mayor distancia conocida (1.340 km aguas arriba) por un pez sierra en río alguno. Puesto que no hay mayores diferencias en el medio ambiente a cientos de kilómetros aguas arriba en el Amazonas, no sería sorprendente que se pueda registrar en aguas colombianas de los alrededores de Leticia. A diferencia, *P. pectinata* parece no remontar aguas más arriba de las áreas reportadas de su presencia en Pará, Belem (Engelhardt 1912, Bigelow & Schroeder 1958, cita de Thorson 1974), y esta especie es altamente eurihalina y puede ocurrir en los mismos estuarios y lagunas costeras junto con *Pristis pristis* (Bigelow & Schroeder 1953, Dahl 1971).

Orden MYLIOBATIFORMES (rayas con aguijón).

Monofilia de este taxón se reconoce después del trabajo de MacEachran y Aschliman (2004). Hendiduras branquiales ventrales, pero con espiráculos grandes dorsales, por donde toman principalmente el agua para la respiración y prevenir atascamiento

de las branquias, ya que la boca está frecuentemente sobre los fondos arenosos. Borde anterior de la aleta pectoral, ampliamente agrandado, unido al borde de la cabeza y anterior a las hendiduras branquiales; aleta anal ausente. Ojos con la córnea unida directamente a la piel rodeando los ojos y sin membrana nictitante. Cuerpo generalmente fuertemente deprimido. La mayoría dan nacimiento a juveniles vivos. El hocico puede funcionar como un órgano electroreceptor, como puede ser el caso para todos los elasmobranquios. Se reconocen 10 familias, con 29 géneros y 221 especies, clasificadas en tres subórdenes (Nelson *et al.* 2016).

Las rayas son peces marinos de amplia distribución geográfica, excepto algunas especies de la familia *Dasyatidae* que penetran aguas salobres y dulces; mientras que las especies de la familia *Potamotrygonidae* son todas tropicales solo conocidas de aguas dulces de ríos suramericanos de la vertiente del Atlántico (*e. g.* Carvalho & McEachran 2003). Primariamente, las rayas son de hábitos bentónicos. Un grupo remarcable lo constituyen las rayas eléctricas (familia *Torpedinidae*), cuyos órganos eléctricos localizados en sus cabezas pueden deliberar hasta 200 voltios. Los *Myliobatiformes* de mayor tamaño llegan a sobrepasar los 6 metros entre los extremos de las aletas pectorales extendidas y pesar más de 1.360 kg. Algunas rayas tienen puyas en la cola (*Dasyatidae*, *Potamotrygonidae*, *Myliobatidae*), que en ocasiones están conectadas con glándulas venenosas (*v. g.* *Potamotrygonidae*), reconociéndose este grupo a nivel ordinal (*Myliobatiformes*) siguiendo a Compagno (1973), por tener numerosas sinapomorfias tal como un espinazo caudal dentado y carencia de nervios torácicos.

Suborden Myliobatoidei. Monofilia de este clado fue soportada por de Carvalho *et al.* (2004), que reconocieron este grupo, a nivel ordinal (*Myliobatiformes*) siguiendo a Compagno (1973), por tener numerosas sinapomorfias tal como una espinazo caudal serrado y carencia de nervios torácicos. Las familias están en secuencia filogenética aproximada como se sugiere por los resultados morfológicos y moleculares recientes (*e. g.* Aschliman *et al.* 2012a, b).

Familia DASYATIDAE (rayas con cola larga delgada y aguijón). Unas pocas especies de *Dasyatis*, *Himantura* y *Pastinachus sephen* ocurren en ríos y lagos tropicales y zonas templadas cálidas. Monofilia de este clado fue soportada por Carvalho *et al.* (2004), Disco corporal más o menos angular, su ancho menor de 1,3 veces su longitud; sin aleta caudal, cola larga: distancia de la cloaca a la punta, mayor que el ancho del disco. Ocho géneros, con por lo menos 88 especies (Compagno, 1999,2005; Last & White, 2008, 2013, cita Nelson *et al.* 2016). Los géneros *Dasyatis* y *Himantura* (fácil de reconocer por su disco casi redondo u ovoide), están presentes en aguas colombianas del Caribe, y representantes de ambos géneros penetran aguas estuarinas y dulces, aunque no suben aguas arriba los ríos por largas distancias, ej. *Dasyatis say* y *Himantura schmardae* (Dahl 1971).

Las confusiones y malas interpretaciones relacionadas con las especies de peces de agua dulce distribuidas en el territorio colombiano y las asignaciones de nombres erróneos que se incluyeron en listas de verificación anteriores a nivel local, regional o nacional (*e. g.*, Mojica 1999, Maldonado-Ocampo *et al.* 2008), han sido corregidos en el exhaustivo proceso de verificación taxonómica de los peces de agua dulce de Colombia: una alternativa de Darwin Core al problema de actualización por DoNascimento *et al.* (2017), *checklist list* de especies de peces epicontinentales de Colombia, que en esta publicación se presenta (Tabla 10:1).

Familia POTAMOTRYGONIDAE (rayas de ríos con agujijón). Disco o cuerpo más o menos redondeado; proceso medial largo dirigido anteriormente desde la cintura pélvica (rayas de río). Especies de rayas de aguas dulces neotropicales de Suramérica se encuentran solo en las cuencas de los ríos Atrato, Magdalena, Orinoco, Amazonas y Paraná, en la vertiente del Atlántico (*e. g.* Compagno & Roberts 1982, Roberts & Karnasuta 1987), donde han tenido una amplia radiación en cerca de 26 especies (Nelson *et al.* 2016). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 37 especies, 16 de estas se han descrito entre 2008-2017, clasificadas en 4 géneros (Compagno 2005; Eschmeyer & Fong 2017). Potamotrygonidae son rayas netamente primarias de agua dulce, como evidentemente lo demuestra la glándula rectal reducida (utilizada para la secreción de sal) y baja concentración de urea en la sangre (*e. g.* Thorson *et al.* 1983).

Los potamotrigonidos, además, son un grupo de rayas claramente monofilético que comparten especializaciones morfológicas y fisiológicas únicas, incluyendo una pelvis con un protuberante proceso medial prepélvico expandido anteriormente. Estas rayas poseen un arma tremenda -un agujijón o puya dorsal localizado en la cola, que es una espina rígida serrada modificada de origen dermal que termina en su parte distal en una punta rígida, con una glándula de veneno en su base, con la que estos peces pueden causar heridas muy dolorosas a pescadores y bañistas cuando se les pisa. Heridas que a veces se complican con severas infecciones secundarias difíciles de curar. A diferencia de los otros géneros de potamotrigonidos, la espina es reducida y situada cercanamente a la base de la cola en las especies de *Potamotrygon*. La mayoría de las especies de Potamotrygonidae tienen coloridos arreglos dorsales, incluyendo manchas de diferentes tamaños, ocelos, patrones reticulados y marcas vermiformes, las cuales son generalmente distintivos específicos, y coloración gris, marrón, rojo-marrón o básicamente negra.

Estos peces o rayas habitantes de fondo de las corrientes y lagos, son de tamaño medio a largo, variando el ancho del disco entre alrededor de 25 y 100 cm. Adultos de algunas especies (*e. g.* *Potamotrygon aiereba*) se alimentan generalmente de crustáceos y otros invertebrados. Estas rayas son ovovivíparas (vivíparas sin placenta) y los embriones en desarrollo se alimentan de leche uterina secretada por

trofonemas (Thorson *et al.* 1983, cita de Carvahlo *et al.* 2003). La gestación puede ser estacionaria o a través del año, y el número de individuos por gestación varía según la especie, entre 2 y 7.

Potamotrygonidae incluye 39 especies válidas, 16 de estas especies se han descrito entre 2008-2017, clasificadas en 4 géneros (Compagno 2005; Eschmeyer & Fong 2017): *Heliotrygon* (2, 1 en Colombia: *Heliotrygon gomesi*), *Paratrygon* (2, 1 en Colombia: *Paratrygon aiereba*), *Plesiotrygon* (2, 2 en Colombia: *Plesiotrygon iwamae*, *Plesiotrygon nana*) y *Potamotrygon* (21, 7 en Colombia: *Potamotrygon costellata*, *Potamotrygon magdalenae*, *Potamotrygon motoro*, *Potamotrygon orbignyi*, *Potamotrygon schroederi*, *Potamotrygon scobina*, *Potamotrygon yepzi*). Así, para Colombia se han registrado 11 especies, 7 de *Potamotrygon*; una en los ríos Magdalena y Atrato, las otras en los sistemas de los ríos Orinoco y Amazonas. Ambas familias, y el género *Potamotrygon*, aparecen en el registro fósil en el Mioceno; hay cuatro especies extintas reconocidas (Cappetta 2012).

Clase OSTEICHTHYES (peces óseos y tetrápodos) = Euteleostomi de Nelson 2006).

Esqueleto, al menos en parte, con hueso (hueso endocondral o membrana); cráneo con suturas; de pulmón (s) usualmente presente, ya sea que funcione como órganos de respiración aérea o como vejigas natatorias de flotabilidad de control o ambas cosas; válvula espiral intestinal en sólo unos pocos grupos inferiores.

Los Osteichthyes (peces óseos) ahora comprenden las dos clases monofiléticas restantes de los Teleostomi (Nelson *et al.* 2016). En la cuarta edición de Fishes of the world (Nelson (2006), el grupo se llamó Euteleostomi, porque se pensaba que el uso histórico anterior del nombre Osteichthyes pudiera conducir a error a los lectores al pensar en ellos como un parafilético conjunto de peces exclusivo de los tetrápodos. Sin embargo, es cada vez más ampliamente aceptado que los tetrápodos, incluidos nosotros mismos, simplemente son modificados peces óseos, y así somos cómodos utilizando el taxón Osteichthyes como un clado, que ahora incluye a todos los tetrápodos, como también fue utilizado por Rosen *et al.* (1981) y posteriormente por muchos paleontólogos de vertebrados (*e. g.* Janvier 1996; Ahlberg 2001, y algunos otros; cita Nelson *et al.* 2016).

En este taxón se incluyen todos los Sarcopterygii (peces de aletas lobuladas incluyendo los Tetrapoda) y todos los Actinopterygii (peces con aletas radiadas), lo cual implica una nueva reorganización taxonómica y sistemática que se venía intentando hace un tiempo atrás.

Subclase SARCOPTERYGII (peces con aletas lobuladas y tetrapodos). Los Sarcopterygii, tal como se utilizan Nelson *et al.* (2016), forman el taxón monofilético

que incluye varios grupos de peces, tanto recientes como fósiles, y los tetrápodos. Todos los peces incluidos son por lo tanto más estrechamente relacionados con los tetrápodos de lo que son para otros peces. El grupo hermano más cercano a los tetrápodos entre los peces vivientes es probablemente los peces pulmonados (no los celacantos), aunque existen diferentes teorías.

En un hallazgo excitante Zhu y Yu (2002, cita Nelson *et al.* 2016), describen un pez fósil sarcopterigio del Devónico temprano de China, †*Styloichthys*, que mostraba características sugiriendo que podría estar cerca del último ancestro común de los tetrápodos y peces pulmonados. Al parecer, para cerrar la brecha entre el grupo morfológico vástago de Sarcopterygii y Tetrapodomorpha primitivos o Dipnoi. Los Sarcopterygii existentes reconocidos por Nelson *et al.* (2016) son una subclase, que incluyen aproximadamente 30.500 especies, de las cuales 8 son especies de peces.

Los Sarcopterygii están conformados por la infraclase Actinistia, con el orden Coelacanthiformes (*latimerias*), y la infraclase Dipnomorpha (Peces pulmonados), con el orden Ceratodontiformes.

Infraclase DIPNOMORPHA. En su mayoría extintos, con sobrevivientes en el orden Ceratodontiformes.

Orden CERATODONTIFORMES (Peces pulmonados vivientes y sus parientes fósiles). Las tres familias existentes son incluidas en este orden, sin subórdenes. En lugar de reconocer un suborden separado para los peces pulmonados africanos y suramericanos. Nelson *et al.* (2016) los incluyen en la secuencia de las familias Ceratodontiformes, listándolos como las dos familias últimas en la secuencia son suficientes para demostrar que son los parientes más cercanos, y colectivamente hermanas de Neoceratodontidae.

Aunque las tres familias con especies vivientes se limitan a muy distantes continentes, aparentemente esto no siempre fue así. Placas dentales de †*Ceratodus* y *Lepidosiren* ocurren juntas en el Paleoceno inferior de Bolivia, y †*Ceratodus* también se conoce de África y Madagascar. Esto, y el hecho de que algunos †*Ceratodon* y *Lepidosirenidae* suramericanos fósiles tienen sus parientes más cercanos de África y Australia, puede sugerir que las especies involucradas fueron dispersadas en agua dulce en un supercontinente unido.

Los peces pulmonados suramericanos y africanos viven en pantanos que son factibles de secarse, entonces se convierten en respiradores obligados aéreos para sobrevivir. A medida que las aguas disminuyen en sus pantanos, ellos construyen madrigueras en el fango en los que pueden sobrevivir (estivar) por cerca de medio año durante el verano o periodo de sequía hasta el regreso de nuevas lluvias. En las especies africanas y la suramericana la respiración aérea es obligada. Los peces pulmonados se utilizan en

el comercio de peces de acuario a pesar de que deberían estar protegidos teniendo en cuenta que es la única especie suramericana viviente.

Familia LEPIDOSIRENIDAE (peces pulmonados suramericanos). Agua dulce, Brazil, Paraguay y Colombia. Aletas pectorales y pélvicas filamentosas, sin radios, con aletas dorsal y anal formadas por ceratotrichia y una “verdadera” aleta caudal *diphycercal* es ausente; escamas pequeñas. Lepidosirenidae carece de los huesos de las mejillas y como en otros dipnoos, carecen del premaxilar y maxilar, así como las placas gulares y los radios branquiostegales; vejiga natatoria (pulmones pares), 5 arcos branquiales y 4 hendiduras, cuerpo muy alargado. La hembra de *Lepidosiren paradoxa* deposita los huevos en un túnel que ella construye y el macho los vigila. Las larvas tienen branquias externas. Alcanzan una longitud total cercana a un metro. Ellos tienen placas con dientes adentro en el paladar que están especializados para triturar y moler el alimento, el cual está basado fundamentalmente en insectos, crustáceos y moluscos, y a veces incluye peces.

La especie viviente, *Lepidosiren paradoxa*, está distribuida en agua dulces del Neotrópico en la cuencas del Orinoco y Amazonas de Colombia, Brasil, río Paraguay (Paraguay), bajo río Paraná, cuenca río Bermejo (Salta y Chaco, Argentina). Todos los Lepidosireniformes excavan nidos en los bancos de fango o fondos, donde la hembra pone sus huevos y el macho los cuida. Fósiles de *Lepidosiren cf. paradoxa* se conocen del Cretáceo superior del Perú y del Cretácico Superior-Paleoceno de Bolivia, la moderna *Lepidosiren paradoxa* se conoce desde el Eoceno de Argentina. Adicionalmente, en el pasado, otra familia dipnoa vivía en Suramérica, Ceratodontidae (Arratia 2003). Para información sobre peces pulmonados suramericanos fósiles y existentes ver Schultze (1992), Arratia y Cione (1996). *Lepidosiren paradoxa* fue la primera especie de peces pulmonados viviente que se describe formalmente en 1837.

Infraclase TETRAPODA (tetrapodos). Este taxón, de alrededor de 30.500 especies existentes, incluye los anfibios, mamíferos, reptiles y aves, junto con sus tantos parientes fósiles. Los fósiles de tetrápodos más antiguas conocidos, tales como † *Acanthostega* y † *Ichthyostega*, tenían extremidades completas con dígitos (seis a ocho dígitos por extremidad, en lugar de cinco) en lugar de aletas pares bien desarrolladas, sin embargo, eran acuáticos. Caracteres adicionales propuestos por Cloutier y Ahlberg (1996) son: nasales pares reunidos en la línea media del cráneo; extraescapulares ausentes; huesos operculares y subopérculo ausentes; gular lateral ausente (cita Nelson *et al.* 2016). Clack (2000) revisa lo que se conoce a la fecha de la transición de tetrápodos de agua a la tierra. Los tetrápodos aparecen en el registro fósil en el Devónico. Los esqueletos más completos de tetrápodos del Devónico acuáticos o semiacuáticos son del este de Groenlandia.

Subclase ACTINOPTERYGII (peces con aletas radiadas). Son los peces con aletas radiadas, escamas ganoides, cicloides o ctenoides (escamas ausentes en muchos grupos – otros con placas óseas). Radios en las aletas pectorales unidos al complejo escapulo-coracoide, excepto en Polypteriformes; radios interoperculares y branquiostegales suelen estar presentes; placa gular usualmente ausente; fosas nasales relativamente en lo alto de la cabeza; placa gular usualmente ausente. En Chondrostei algunos taxones poseen espinas neurales pares a través de la columna vertebral, el presunto estado primitivo; otros, incluyendo *Polypterus*, tiene espinas neurales mediales en la región caudal; la mayoría de los teleósteos tienen espinas neurales mediales anteriormente (e.g. Arratia 1991); narinas relativamente arriba en la cabeza.

La subclase Actinopterygii, uno de los principales taxones de vertebrados, no se diagnostica por fuertes conjuntos de caracteres derivados, pero sin embargo se cree que es un grupo monofilético. Los restos fósiles más antiguos son de escamas de finales del Silúrico *Andreolepis*, †*Ligulalepis*, †*Naxilepis*, †*Lophosteus*, y †*Orvikuina*. Además, hay material Devónico de por ejemplo †*Cheirolepis*, †*Dialipina* (ver arriba), †*Howqualepis*, †*Limnomis*, y *Moythomasia* (e. g. Choo 2015, cita Nelson *et al.* 2016). También, hay material abundante del Carbonífero, por ejemplo †*Aesopichthys*, †*Cyranorhis*, †*Discoserra*, †*Guildayichthys*, *Kalops*, †*Melanecta*, †*Mesopoma*, †*Mimia*, †*Proceramala*, †*Wendyichthys* y *Woodichthys* (Cloutier & Arratia 2004).

A principios del Carbonífero hace unos 340 millones de años, estos peces de aletas radiadas ya eran los dominantes en agua dulce y habían iniciado la invasión de los mares. La rápida y exitosa evolución fue posible por ciertas estructuras fundamentales, de las cuales el desarrollo de las mandíbulas evidentemente fue lo más decisivo. Una refinada interacción durante la evolución entre diferentes huesos y músculos junto con las variaciones en tamaño hicieron posible a los peces con aletas con radios más avanzados utilizar muchos tipos diferentes de alimentación y especializarse en comer casi cualquier material orgánico.

Los actinopterigios son el grupo de peces modernos óseos más evolucionado, numeroso y diverso de todos los vertebrados, tuvieron su origen hace unos 400 millones de años en el Siluriano superior. Ya en el Devoniano medio los Osteichthyes han tenido una radiación extensa, con adaptaciones para todos los hábitat acuáticos. Para éste período (Devoniano medio) los peces óseos ya se habían dividido en dos líneas distintas. Actinopterygii incluye los peces óseos modernos (la radiación mayor de todos los vertebrados), son todos los peces que nos son familiares – con cerca de 29.900, clasificadas en 44 órdenes y 453 familias. El 44% de las especies son conocidas solamente o casi solo en agua dulce (Nelson 2006).

La evolución de las aletas mejoran la capacidad de nado de estos peces, así que los peces pudieran escapar mejor de los enemigos y a su vez cazar a otros. También el

saco neumático o vejiga, que regulan el peso específico del cuerpo y con ello liberan las aletas de la función natatoria, fue clave en el éxito. Y si uno añade a todo esto un efectivo aparato respiratorio, con la posibilidad de muchas especies principalmente tropicales de utilizar órganos accesorios para la respiración aérea en ambientes temporalmente hipóxicos, y escamas delgadas que permiten un cuerpo más flexible entonces uno no necesita preguntarse por qué los peces con aletas con radios pronto dominaron los ambientes acuáticos del mundo.

Infraclase TELEOSTEOMORPHA. Los Teleosteorpha fueron elegidos por Arratia (2001) para incluir todos los peces teleósteos existentes, además de todos los taxones fósiles más estrechamente relacionados con teleósteos existentes que a ningún otro grupo existente de peces. Por lo tanto, Teleosteorpha son un taxón “total del grupo”: incluyen todos los teleósteos del grupo superior más todos los teleósteos del grupo troncal.

División TELEOSTEI. Los Teleósteos probablemente surgieron en el Triásico temprano o medio, hace unos 250-230 millones de años, poco antes de la aparición del triásico superior

o tardío en el registro fósil de los primeros teleósteos, los †Pholidophoridae. Los Teleósteos tienen un registro fósil rico (*e.g.* Patterson 1993, Arratia, 2004). Los Teleostei son el grupo más rico en especies y diversificado de todos los vertebrados. Dominan ríos, lagos y océanos del mundo, con alrededor de 29.585 especies existentes, de los cuales aproximadamente el 10% son nuevas de los últimos diez años, que comprende alrededor del 96% de todos los peces existentes, y se clasifican en 63 órdenes, 469 familias, y alrededor de 4.610 géneros (Nelson *et al.* 2016).

Orden ELOPIFORMES (Tarpones o Sábalos).

Aletas pélvicas abdominales; esbelto cuerpo, generalmente comprimido; aberturas branquiales anchas; aleta caudal profundamente bifurcada; aleta caudal con siete hipurales; escamas cicloides; mesocoracoide y postcleitra presentes; placa gular bien desarrollada (mediana); branquiostegales 23-35; bordeado por la boca con premaxila y maxila dentada; la mandíbula superior se extiende más allá del ojo. Leptocéfalos pequeños, longitud máxima de unos 5 cm, con una bien desarrollada aleta caudal profundamente bifurcada en forma de horquilla; aleta dorsal posterior, y alrededor de 53-86 miómeros (ver Smith en Böhlke 1989: 961-972). Dos familias, dos géneros y nueve especies. La especie más grande se llama simplemente Tarpón del Atlántico y puede medir hasta 2,50m, y peso de 140kg. En aguas colombianas se ha registrado la familia Megalopidae.

Peces principalmente marinos tropicales y subtropicales, pero algunas especies entran aguas salobres y dulces, y el mismo individuo puede fácilmente sin problema

moverse entre agua salada y dulce. Se reconocen fácilmente por sus grandes y plateadas escamas, que pueden alcanzar un diámetro de 5 cm.

Los sábalos son otro grupo primitivo antiguo de peces óseos cuyos fósiles se encuentran ya en los sedimentos del Cretáceo hace 100-135 millones de años. Estos peces necesitan respirar oxígeno atmosférico desde su estado de alevino, no obstante tener branquias bien desarrolladas, y se asfixian rápidamente si se les obstaculiza subir a la superficie para respirar (= respiración aérea obligatoria).

Familia MEGALOPIDAE (tarpones). Principalmente marina (entra agua dulce); océanos tropicales y subtropicales. Cuerpo comprimido; boca terminal o superior; tubos de la línea lateral ramificados (que irradian sobre la superficie de las escamas en la línea lateral); el único elopiforme con la vejiga natatoria se extiende contra el cráneo; longitud máxima de 2,5 m y unos 150 kg, alcanzada en *Megalops atlanticus* (Dahl 1965). Dos especies, *Megalops atlanticus* (sinónimo = *Tarpon atlanticus*) del Océano Atlántico tropical occidental y estuarios conexos, lagunas y ríos (Carolina del Norte, en raras ocasiones al norte de Nueva Escocia, hasta Brasil y en alta mar) y fuera de África tropical húmeda (rara vez al sur de Europa). *Megalops ciprinoides* del Indo-Pacífico occidental.

El sábalo o tarpón, *Megalops atlanticus*, en las costas del mar Caribe colombiano era muy común en la pesca de los años de 1950 -1960 en la Ciénaga Grande de Santa Marta y en las bocas del río Sinú. En el río Magdalena subía hasta Honda, y en el río Sinú hasta la boca del río Manso. Esta bella especie, muy apetecida entonces por los pescadores deportivos en yate, era en la Ciénaga Grande de Santa Marta: una atracción turística de primera clase. Una vez vi en esta ciénaga a un sábalo convertirse en un gran regalo a un pescador de oficio a canoa cuando uno de estos peces en uno de sus bellos saltos caía dentro de su canoa – cuan sería la alegría, luego del susto, de ese humilde pescador en ese día de verano de 1962, cuando me encontraba allí, por primera vez, en un yate realizando mi primera salida de “pesca científica” junto con el Profesor George Dahl, como candidato a un postgrado en Ecología e Ictiología de agua dulce en Suecia.

Para mal de la riqueza del sábalo entonces, en vez de utilizar redes agalladeras con malla grande, cuando pasaba un cardumen de sábalos, los mal llamados “pescadores”, salen de sus botes y les lanzan “tacos” (cargas de dinamita). Con este método dinamitero y redes de agalladeras de malla pequeña, el futuro de los sábalos y otros peces comerciales estaba echada, naturalmente también la de los pescadores. Así, la pesca de deportiva y comercial de *M. atlanticus* ha terminado, como la de otros peces marinos que entraban a la Ciénaga de Santa Marta, no solo disminuyó como lo predijo Dahl (1971), sino que no llegó al año 2000.

El siguiente resumen del trabajo de Dahl (1965, 1971), es sobre el ciclo reproductivo de *M. atlanticus* en el estuario del río Sinú. El sábalo desova en las costas del Caribe colombiano, hacia finales de abril y parte de mayo. La eclosión de las ovas resulta en pequeñas larvas transparentes denominadas *Leptocephalus* (leptocefalo), con apariencia de cintas transparentes y solo visibles sus ojos. Cuando su longitud es de 26-28 mm, migran hacia lagunas costeras y zonas estuarinas para entrar en agua salobre a dulce de alguna corriente – caso río Sinú. Al entrar en estas aguas, los *Leptocephali* (leptocefalos), comienzan su metamorfosis para convertirse en alevinos o verdaderos pececitos. Durante esta transformación metamórfica, la longitud esquelética disminuye en un 60% (16 mm). Ya “anguillas” pececito comienza su dieta alimenticia carnívora voraz, inicialmente de zooplancton, pequeños crustáceos, peces pequeños y así sucesivamente.

Orden ANGUILLIFORMES (anguillas).

Aleta pélvicas y esqueleto ausentes; aletas pectorales, cuando están presentes, aproximadamente en posición en la mitad lateral; aletas dorsal y anal confluentes con la aleta caudal; escamas generalmente ausentes o, cicloides e incrustadas si están presentes; cuerpo muy alargado (*Anguilla*); aberturas branquiales por lo general estrechas; arcos branquiales alargados y las branquias posteriormente; maxilar dentado rodeando la boca; costillas presentes o ausentes; branquiostegales de 6-49. Las anguillas están especializadas principalmente para acuñamiento a través de pequeñas aberturas, algunas, además, están adaptadas para excavar en sustratos blandos o para una vida pelágica. Los *Leptocephali* difieren de los elopiformes y Notacantiformes (pero no Sacofaringiformes), en que tienen la aleta caudal pequeña y redonda, continua con las aletas dorsal y anal. Hay ocho subórdenes que contienen 19 familias, 159 géneros y alrededor de 938 especies, la mayoría de las cuales son marinas. Miembros de varias familias se reproducen en agua dulce, y unas seis especies son conocidas sólo de agua dulce.

Suborden ANGUILLOIDEI. Este grupo de tres familias, 7 géneros, y cerca de 40 especies, es sugerido por algunos estudios moleculares incluyendo Inoue, Miya, Miller *et al.* (2010 citan Nelson *et al.* 2016), y por la evidencia morfológica que incluye un patrón similar de forma.

Familia ANGUILLIDAE (anguillas de agua dulce). Por lo general son catádrocos; de mares tropicales y templados, excepto el este del Pacífico y el sur del Atlántico, y de agua dulce en las zonas costeras del este de América del Norte (incluyendo el sistema de río San Lorenzo y el lago Ontario) y América Central (rara vez ocurren en el lado del Atlántico de Colombia y entran las partes bajas de las corrientes o ríos que drenan al mar Caribe en la parte noroccidental del macizo o Serranía de Santa Marta),

Europa y el área mediterránea (incluyendo África septentrional), el este de África, la India en el sureste de Asia y Japón, Australia y Nueva Zelanda.

Incluye una pequeña familia, que pueden diferenciarse de otras familias de anguillas por la presencia de escamas pequeñas incrustadas en el cuerpo. Escamas diminutas incrustadas presentes; la mandíbula inferior sobresale ligeramente; forma de semilunar; línea lateral completa en el cuerpo y la cabeza; aletas pectorales bien desarrolladas; 100-119 vértebras. Las anguillas adultas viven la mayor parte de su vida en agua dulce o en estuarios. Dejan de alimentarse a la madurez, cuando retornan al mar para reproducirse. Los leptocéfalos vuelven a las zonas costeras, experimentan la metamorfosis, y entran el agua dulce como angulas o estadio translúcido (*glass eel*). Las anguilas de agua dulce de América del Norte (*Anguilla rostrata*) y Europa (*A. anguilla*) desovan en la zona del Mar de los Sargazos. La distribución de *A. rostrata* es de Norte, Centro y Suramérica y las islas del Caribe: Océano Atlántico y los ríos de drenaje del Caribe norte. Alcanza una longitud total máxima de 150 cm.

Minegishi *et al.* (2005 citan Nelson *et al.* 2016) reconstruyen la filogenia de 18 especies y subespecies del género *Anguilla*, encontrando que *A. mossambica* es la especie más basal, y que las otras especies formaron tres clados separados geográficamente correspondientes a las regiones Oceanía, Atlántico y del Indo-Pacífico. Un estudio filogenético molecular más reciente (Inoue *et al.* 2015) acordó que las anguilas de agua dulce (Anguillidae) son Anguilliformes altamente derivados y probablemente se originaron a partir de antepasados que habitaban aguas medias de las regiones oceánicas profundas.

Según Nelson *et al.* (2016 y citas allí), esta familia incluye dos géneros, *Anguilla*, con 22 especies (e.g. Smith en Böhlke 1989: 24-47; Watanabe *et al.* 2009), y *Neoanguilla*, con una especie de Nepal (Shrestha 2008). Una sola especie es conocida del lado occidental de la cuenca del océano Atlántico, *Anguilla rostrata*. Estas especies han sido denominadas con muchos nombres (sinónimos) debido en parte, a los marcados cambios morfológicos por los que la especie pasa en su metamorfosis (*Leptocephalus* a anguilla) durante el cambio de medio ambiente en su viaje del mar de los Sargazos dejando el agua salada hasta entrar en agua dulce.

Cohorto OSTEOGLOSSOMORPHA. Este es un clado de teleósteos primitivos existentes con representantes en cinco regiones biogeográficas y representantes extintos en seis continentes. Los miembros notables incluyen *Arapaima gigas*, el pez más grande de agua dulce en América del Sur y uno de los peces más grande en existencia, *Gymnarchus niloticus*, que produce descargas eléctricas en el agua a través de órganos eléctricos, y *Heterotis niloticus*, que es capaz de respirar aire atmosférico. La mayoría de los Osteoglossomorpha presentan algún tipo de cuidado parental (incubación bucal ocurre en *Osteoglossum* y *Scleropages*). A diferencia de la

mayoría de los teleósteos, Osteoglossomorpha adultos, excepto *Pantodon* y *Hiodon*, que no presentan cuidado parental, poseen sólo el ovario izquierdo, estando ausente el de la derecha. Referencias de eventos adicionales sobre morfología y estudios filogenéticos moleculares clado son referidos en Nelson *et al.* (2016).

Hay numerosos miembros fósiles del Osteoglossomorpha, incluyendo peces procedentes de China, África, Europa y las Américas. Aunque osteoglossomorfos existentes son totalmente peces de agua dulce, como también lo son la mayoría osteoglossomorfos fósiles, unos pocos osteoglossomorfos fósiles parecen haber vivido en aguas marinas (*e. g.*, algunas especies de †*Phareodus*). Existen dos órdenes y seis familias.

Orden OSTEOGLOSSIFORMES (Peces con lenguas óseas).

Intestino pasando posteriormente a la izquierda del esófago y el estómago; huesos del paraesenoide y de la lengua por lo general con los dientes bien desarrollados y forman una mordedura de cizalla (mesopterigoide y por lo general también el hueso entopterigoide dentados); premaxila pequeña y fija al cráneo; sin supramaxila; aleta caudal con 16 o menos radios ramificados; hueso intermuscular epipleural ausente; uno o dos apéndices pilóricos, uno ciego en *Pantodon* y dos en otros Osteoglossiformes.

Nelson *et al.* (2016). Reconocen cinco familias, cerca de 31 géneros y 244 especies. Todas las especies se encuentran en agua dulce; sólo algunos Notopteridae entran en aguas salobres. Estos peces son circuntropicales de agua dulce de Suramérica, África, y sureste de Asia hasta el norte de Australia; algunas especies poseen un órgano suprabranquial y pueden utilizar oxígeno del aire (respiración secundaria aérea).

Familia OSTEOGLOSSIDAE (osteoglósidos o lenguas óseas). Agua dulce; circuntropicales, América del Sur, África y el Sureste de Asia hasta el norte de Australia. La mayoría de Osteoglossidae omnívoros o carnívoros. Maxilar dentado; sin penetración intracraneal de la vejiga natatoria; seis rayos de la aleta pélvica; aletas pélvicas distintivamente detrás de la base de las aletas pectorales; algunos poseen un órgano suprabranquial y pueden utilizar el aire atmosférico para respiración secundaria; escamas de la línea lateral 21-55; 60-100 vértebras.

En la familia se incluyen cuatro géneros y unas 16 especies. Un número de fósiles son reconocidos, por ejemplo † *Joffrichthys* del Paleoceno de Alberta, † *Phareodus* del Eoceno de Wyoming, y † *Brychaetus* del Paleoceno y Eoceno de Europa y África. Según Nelson *et al.* (2016), adicionalmente fósiles fueron listados por Li y Wilson (1996), Hilton (2003), y Zhang (2004). También, se han reconocido fósiles de esta familia en la región del río Magdalena (*e.g.* Lundberg & Chernoff 1992). Nelson (2006), divide los Osteoglossidae en dos subfamilias; Ferraris, Jr. (2003a), reconoce

dos familias: Osteoglossidae para las aruanas con 2 géneros y 6 especies de aguas tropicales, dos de ellas neotropicales, y Arapaimidae, con 2 géneros y 3 especies. Nelson *et al.* (2016) reconocen las subfamilias: Heterotidinae y Osteoglossinae de Nelson (2006).

Subfamilia HETEROTIDINAE. Osteoglossidos sin barbos mandibulares; branquiostegales 10-11 (*Arapaima*), con dos géneros y unas seis especies. *Arapaima gigas* (pirarocú) de Suramérica. Además, Castello & Stewart (2008), y Stewart (2013a) han abogado por el reconocimiento de las especies *Arapaima agassizii*, *Arapaima mapae*, y *Arapaima arapaima*. También, Stewart (2013b) ha denominado la nueva especie *Arapaima leptosoma*. *Arapaima gigas*, una de las especies más grandes del mundo de peces de agua dulce de escama, crece hasta alrededor de 2-21/2 m de longitud, aunque los especímenes más grandes probablemente existían antes de la pesca moderna. *Heterotis niloticus*, de África occidental, con 7-9 branquiostegales, crece hasta casi un metro de longitud.

Arapaima gigas, con boca terminal grande con prognatismo de la mandíbula inferior; escamas cicloides granuladas y ásperas de hasta 6 cm de longitud, las escamas abdominales de la mitad posterior del cuerpo ribeteadas de rojo oscuro. Pez piscívoro. Habita sistemas lenticos (lagunas, Várzea). En la época de la reproducción la hembra deposita sus huevos en nidos cavados en el sustrato, posteriormente hay cuidado parental al permanecer los alevinos alrededor de la cabeza del pez. En la Amazonia colombiana *A. gigas* se encuentra en los alrededores de Leticia y parte baja del Putumayo y Caquetá hasta La Pedrera. Está en peligro por la sobrepesca ya que su gran tamaño y carne de excelente calidad y sabor, por lo tanto apetecida y de alto precio en el mercado en comparación con la de otros peces de la región. Su reproducción y cultivo en cautiverio es posible, con buen crecimiento ya que un juvenil de 15 cm llega a 60 cm en un año y un metro a los tres años (Kodera *et al.* 1992, cita de Salinas-Coy & Agudelo-Córdoba 2000), con un incremento de peso de 10 kg al año.

Subfamilia OSTEOGLOSSINAE. *Osteoglossum* y *Scleropages*, con barbos mandibulares; 1017 branquiostegales. Incluye *Osteoglossum bicirrhosum* (arowana, aroana o aruana plateada), y *Osteoglossum ferreirai* (arowana negra), ambas de Suramérica, tienen 42-57 radios dorsales. *Scleropages* con unas 7 especies distribuidas en el sureste de Asia (incluyendo Sumatra y Borneo), norte de Australia y New Guinea. Barbos mandibulares; 1017 branquiostegales.

En Colombia hay dos especies en Amazonia y Orinoquia: *Osteoglossum bicirrhosum*, la aroana plateada de la Amazonia, con 42-50 radios en la aleta dorsal y 84-92 vertebras; *Osteoglossum ferreirai*, la aroana negra del río Negro afluente del Amazonas, y el río Tomo afluente del río Orinoco, departamento de Vichada, en los Llanos Orientales

de Colombia, con 52-58 radios dorsales y 96-100 vertebras (Cala 1973), son ambas especies suramericanas.

La aroana plateada es ampliamente conocida para Amazonia, especialmente entre los peces ornamentales, caracterizada por tener una boca grande angular modificada para la incubación y cuidado parental bucal en una especie de bolsa. Alcanza longitudes de alrededor de 1 metro, es un pez predador de otros peces y pequeños animales que caen al agua o que captura de las ramas de la vegetación inundada en el periodo de lluvias, mediante saltos fuera del agua de más de un metro de altura. *Osteoglossum bicirrhosum* ocurre ampliamente en las aguas de tierras bajas de la cuenca del Amazonas. Esta especie se le conoce para Amazonia colombiana en los sistemas de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá.

Osteoglossum ferreirai (aroana negra) fue descrita para el río Negro (Kanazawa 1966), y luego Cala (1973) hace el segundo registro, esta vez para la Orinoquia colombiana en el Río Tomo. Schwartz y Levy (1968), mencionan la presencia de *Osteoglossum ferreirai* en aguas ácidas y *Osteoglossum bicirrhosum* en aguas alcalinas del sistema del río Negro.

La población observada por Cala en el río Tomo era abundante, ya que una noche de verano, con cielo azul y de luna llena en febrero de 1972, se observaron varios ejemplares de alrededor de 60-80 cm de largo, nadando superficialmente en las primeras horas de la noche en aguas someras a solo pocos metros de las arenosas y bellas playas del Tomo, lo cual facilita su captura con atarraya.

Osteoglossum ferreirai, al igual que *Osteoglossum bicirrhosum*, los machos incuban en su boca los huevos (entre 200-300) fecundados luego del desove. Además, ambas especies tienen cuidado parental de las larvas que después de la absorción del saco vitelino permiten nadar libremente, pero en caso de peligro rápidamente el padre les recoge y protege en su boca.

Es notoria la transformación anatómica de la vejiga natatoria de *Osteoglossum ferreirai* al terminar el celoma y entrar la musculatura caudal, donde forma un canal medio ventral de tejido conjuntivo fuerte de sacos transparentes equidistantes y separados por tabiques a nivel de cada espina vertebral, lo cual contrasta con la parte anterior de la vejiga cilíndrica y membranosa y muy vascularizada (Cala 1973). Probablemente ésta modificación anatómica de la vejiga se convierte en un verdadero saco aéreo que le permite al pez su acostumbrado nado lento sobre la superficie en aguas lentas o de poca corriente, que además aprovecha para su respiración aérea.

Cohorto OTOCEPHALA. Una fuerte evidencia ha existido desde hace algún tiempo para una estrecha relación entre Clupeomorpha y Ostariophysi, basada tanto en la evidencia molecular y morfológica (e. g. Lê *et al.* 1993, Lecointre & Nelson 1996,

Arratia 1997,1999, 2004, 2010b, Zaragueta-Bagils *et al.* 2002, Near *et al.* 2012 & Betancur-R *et al.* 2013a: entre otros, según Nelson *et al.* 2916). El nombre adoptado aquí para esta subdivisión, se refiere a la posesión de una conexión auditiva entre el oído interno y vejiga natatoria en la mayoría de los miembros.

Orden CLUPEIFORMES (arenques).

Recessus lateralis presente (parte de la conexión auditiva en la que varios canales sensoriales se fusionan dentro de una cámara en la región ótica del neurocráneo, no se conoce en ningún otro grupo); dientes parasfenoides ausentes; no hay grandes agujeros en el ceratohial anterior; parietales separados por el supraoccipital. La clasificación superior del orden Clupeiformes que aquí se presenta, se basa principalmente en el trabajo de Grande (1985) y los trabajos citados allí, con aportes más recientes por otros (*e. g.* Di Darío 2009, Di Darío & de Pinna 2006). Más detalles sobre la clasificación de este orden, se discuten en Nelson *et al.* (2016).

Muchas especies tienen un abdomen comprimido en forma de quilla, a menudo con escamas especializadas en forma de escudos en la línea media, dirigidas posteriormente. Estos peces aparecieron en el Jurásico superior. La mayoría se alimentan de plancton, con largas y a veces muy numerosas branquiespinas que sirven como dispositivos de colación. Los arenques son muy importantes en las pesquerías comerciales del mundo, *e. g.* el arenque (*Clupea harengus*) en los países europeos del norte o Escandinavia, y la anchoveta (*Engraulis ringens*) del Perú. Incluye 5 familias, cerca de 92 géneros con 405 especies. Aproximadamente la mitad de las especies son del Indo-Pacífico occidental, y casi una cuarta parte están en el Atlántico occidental. Alrededor de 79 especies se encuentran principalmente en agua dulce. En Colombia hay dos familias con 11 especies en agua dulce, clasificadas en el Suborden Clupeoidei.

Familia PRISTIGASTERIDAE (arenques aleta larga). Peces Primariamente marinos, algunos de agua dulce en Suramérica y el sureste de Asia, Atlántico, Índico y Pacífico en mares tropicales y algunos subtropicales. Boca usualmente superior, de lo contrario terminal; dientes de las mandíbulas pequeños, caninos solamente en *Chirocentron*; escudos abdominales presentes; aleta anal larga, con 30-92 radios; seis radios branquiostegales; escamas en las series laterales alrededor de 35-55; 40-55 vértebras por lo general, hasta 62 en *Raconda*. Las aletas pélvicas están ausentes en varias especies. Longitud máxima 55 cm SL, alcanzada en *Pellona flavipinnis* del Orinoco y Amazonas, la mayoría de menos de 25 cm.

Nueve géneros con 38 especies (*e. g.* Whitehead 1985, Randall, 1994, de Pinna & Di Darío 2003), 4 son de agua dulce; las restantes son marinas, ocasionalmente entran

aguas salobres. En Colombia se encuentran tres géneros con 4 especies: *Ilisha* (16, 1 en Colombia: *Ilisha amazonica*), *Pellona* (7, 2 en Colombia: *Pellona Castelnaeana* y *Pellona flavipinnis*), *Pristigaster* (2, 1 en Colombia: *Pristigaster cayana*).

Familia ENGRAULIDAE (anchoas). Peces marinos, ocasionalmente en agua dulce; Atlántico, Índico y Pacífico. 17 géneros (5 en Colombia: 3 monotípicos) con 146 especies. Al menos 17 especies son de agua dulce, de las cuales 6 presentes en Colombia, clasificadas en los géneros: *Amazonsprattus* (1, 1 en Colombia), *Anchoviella* (16, 2 en Colombia:), *Jurengraulis juruensis* (1, 1 en Colombia) *Lycengraulis* (5, 1 en Colombia), *Pterengraulis atherinoides* (1, 1 en Colombia); las demás son marinas, raras veces entran en agua dulce (e. g. Kullander & Ferraris 2003; Nelson *et al.* 2016).

Los Engraulidae son peces de tamaño pequeño a mediano, hocico obtuso, prominente, que se proyectan más allá de la punta de la mandíbula inferior en la mayoría de las especies (sólo un poco más allá en algunas anchoas del Viejo Mundo); branquiespinas 10-50 o más en la rama inferior del primer arco; los dientes en las mandíbulas ausentes a bien desarrollados; 719 branquiostegales; escamas en las series laterales generalmente 30-60; 38-49 vértebras por lo general, más en *Coilia*; cuerpo a menudo translúcido y con una franja plateada por el costado de algunos.

La mayoría de las especies se alimentan de plancton, algunas son filtradoras, pero las grandes especies son piscívoras. La mayoría de las especies de agua dulce existen en Suramérica, incluidas en la subfamilia Engraulinae. El tamaño máximo es de 37 cm, alcanzado por *Thryssa scratchley* de los ríos en Papúa Nueva Guinea; la mayoría de las especies menores de 20 cm. La anchoas marinas son importante recurso alimentario, con más de 4 millones de toneladas recolectadas en todo el mundo en 1982 y un pico record de pesca anual de 13 millones de toneladas (Whitehead *et al.* 1988, cita de Kullander & Ferraris 2003). Pesquería con fines alimentarios de anchoas en aguas dulces es bastante local y artesanal.

Subfamilia ENGRAULINAE. Escudos presentes delante de la aleta pélvica sólo en *Encrasicholina* y *Stolephorus*, ausente detrás de la aleta pélvica; aleta anal suele ser corta, por lo general 13-37 radios. La mayoría de los miembros de esta subfamilia se limitan al Norte, América Central y Suramérica. Algunas especies de *Engraulis* y especies de otros dos géneros ocurren en otros lugares. La diminuta *Amazonsprattus scintilla* y sin escamas de Brasil, la *Clupeomorpha* más pequeña conocida y alcanzando sólo 19,5 mm de longitud estándar, probablemente pertenece a esta subfamilia (Nelson *et al.* 2016).

Incluye 11 géneros: *Amazonsprattus* (1, en Colombia: *Amazonsprattus scintilla*), *Anchoa* especies, *Anchovia* 3 especies, *Anchoviella* con 16 especies (2 en Colombia: *Anchoviella guianensi*, *Anchoviella jamesi*), *Cetengraulis* con 2 especies, *Encrasicholina* con 5 especies, *Engraulis* con 9 especies, *Jurengraulis* (1, 1 en

Colombia: *Jurengraulis juruensis*), *Lycengraulis* con 5 especies (1 en Colombia: *Lycengraulis batesii*), *Pterengraulis* (1, 1 en Colombia: *Pterengraulis atherinoides*), y *Stolephorus* con 20 especies; para un total cerca de 98 especies, de las cuales 6 especies clasificadas en 5 géneros para Colombia (Grande 1985, Whitehead *et al.* 1988, Kullander & Ferraris 2003, Nizinski & Munroe 2003, Kimura *et al.* 2009, Loeb & Alcantara 2013: cita Nelson *et al.* 2016).

Superorden OSTARIOPHYSI. Los peces de este grupo poseen una reacción de miedo provocado por una sustancia de alarma (Schreckstoff). Esta fue documentada por primera vez por Karl von Frisch en 1938 y descrita en detalle por Pfeiffer (1963, 1977). La sustancia de alarma es una feromona que es químicamente similar en todos los ostariofísios y producida por el club de células epidérmicas. Las lesiones en la piel de la liberación de la sustancia de alarma, que es detectado por el sentido del olfato y provoca una reacción de susto (escape) en los peces cercanos de la misma especie (o, a veces en las especies relacionadas). Aunque los ostariofísios están ampliamente distribuidos, no es presencia universal. Algunos miembros del superorden carecen de la reacción de susto, pero poseen una sustancia de alarma (e. g. Serrasalminae), mientras que otros carecen tanto de la sustancia de alarma como de la reacción a las sustancias de alarma de otras especies (e. g. Loricariidae y Gymnotiformes).

El reconocimiento de los cinco linajes principales y su secuenciación usualmente sigue a Fink & Fink (1981). Ellos postularon, como es aún generalmente aceptado, Gymnotiformes ser parientes de los Siluriformes y Characiformes ser el grupo primitivo hermano de ambos, con los Cypriniformes siendo el grupo hermano de todo este conjunto. El superorden Ostariophysi es dividido en dos series, Anotophysi y Otophysi (Nelson *et al.* 2016). Incluye cinco órdenes, alrededor de 80 familias, 1347 géneros y alrededor de 10.388 especies.

Las tres familias más grandes: Cyprinidae (3006) Characidae (1306) y Loricariidae (915), con un total de de 5227 (o 50%) de las especies (Nelson *et al.* 2016). Los Ostariophysi incluyen aproximadamente el 28% de las especies de peces conocidas en el mundo, mientras que representa aproximadamente el 68% de las especies de agua dulce. Están presentes en todos los continentes y grandes masas de tierra excepto la Antártida, Groenlandia y Nueva Zelanda (Australia tiene algunos bagres secundariamente derivados de grupos marinos). Alrededor de 123 especies son marinas (Chanidae, Gonorynchidae, la mitad de los Plotosidae y la mayoría de Ariidae).

Serie ANOTOPHYSI. Un orden (Gonorynchiformes), el grupo hermano de todos los demás Ostariophysi. Tres familias, siete géneros y aproximadamente 37 especies, de las cuales 31 son de agua dulce. El orden tiene una amplia distribución geográfica en ambientes marinos y de agua dulce del sudeste de Asia, África y el Indo-Pacífico. La

familia Chanidae, son peces marinos y aguas salobres (agua dulce de vez en cuando); tropicales y subtropicales de la India y el Pacífico (raros en el este del Pacífico sur de California hasta Perú)

Serie OTOPHYSI. Estos peces básicamente se diferencian por su modificación distintiva de cuatro o cinco vértebras anteriores; osículos óseos móviles conectan la vejiga natatoria al oído interno para la transmisión de sonido, acompañados de modificaciones a la región ótica del cráneo. Estos osículos son conocidos como los huesecillos de Weber (nombre en honor de E. Weber quien los describió en 1820).

Fink & Fink (1981, 1996), Wiley & Johnson (2010), dieron una fuerte evidencia morfológica de las relaciones filogenéticas de los Otophysi, presentadas en Nelson *et al.* (2016). Comprendiendo aquí cuatro órdenes: Cypriniformes, Characiformes, Siluriformes y Gymnotiformes). Dimmik & Larson (1996) proporcionaron un fuerte apoyo a esta hipótesis filogenética utilizando un análisis combinado de caracteres moleculares y morfológicos y en general encontraron alta congruencia entre los datos moleculares y morfológicos en el apoyo a su visión de una relación de grupo hermano entre los Gymnotiformes y Siluriformes, que en conjunto forman un grupo hermano de los Characiformes, con la separación de los Cypriniformes de todos los demás Otophysios que representan la división filogenética más temprana dentro de los Otophysi. Incluyen 4 órdenes, 77 familias, 1.340 géneros, y 10.350 especies (Nelson *et al.* 2016).

Subserie CHARACIPHYSI. Este clado, denominado originalmente por Fink & Fink (1981) para incluir tres órdenes, el presente documento incluye sólo el orden Characiformes. Su grupo hermano es Siluriphysi. Para el soporte de caracteres ver Fink & Fink (1996).

Los primeros fósiles (tan antiguos como el Cretáceo temprano) que pueden ser Otophysios basales incluyen †*Chanoides macropoma*, †*Lusitanichthys*, †*Nardonoides*, y †*Santanichthys* (Patterson 1984a-b, Malabarba & Malabarba 2010, Mayrink *et al.* 2014: cita Nelson *et al.* 2016).

Orden CHARACIFORMES (caracínidos).

Peces con hábitos predadores con dientes bien desarrollados y multicúspides hasta edentados detritívoros, la mayoría son carnívoros; aleta adiposa usualmente presente; cuerpo casi siempre escamado (escamas casi totalmente ausentes en adultos del carácido tetra, *Gymnocharacinus bergii*, de Argentina, el cual carece de una aleta adiposa y es el caraciforme más meridional conocido); escamas ctenoides o como ctenoides en algunos; aleta pélvica presente con 5-12 radios; línea lateral a menudo decurvada, algunas veces incompleta; barbicelos ausentes; 3-5 radios

branquiostegales; 19 radios principales en la aleta caudal. Algunos caraciformes no tienen aleta adiposa.

Son peces con dientes por lo general bien desarrollados y multicúspides (la mayoría son carnívoros), con dientes de reemplazo en la premaxila y dentario; abertura dorsomedial en la fosa posttemporal presente (Wiley & Johnson 2010); aleta adiposa usualmente presente; cuerpo casi siempre escamado (escamas casi totalmente ausentes en adultos del carácido tetra *Gymnocharacinus bergii* de Argentina, que también carece de una aleta adiposa y es el más conocido caraciforme al sur); escamas ctenoides o como ctenoides en algunos; aleta pélvica presente con 5-12 radios; aleta anal corta a moderadamente larga, con menos de 45 radios; línea lateral a menudo curvada hacia abajo, a veces incompleta; maxilar superior por lo general no realmente protráctil; dientes faríngeos normalmente presentes, pero por lo general no especializados como en Cypriniformes (Anostomidae tienen dientes faríngeos altamente modificados); barbos ausentes; branquiostegales 3-5; por lo general 19 radios principales en la aleta caudal.

Los Characiformes son peces estrictamente primarios de agua dulce, distribuidos en su mayoría en el Neotrópico y África, con gran diversidad en el sentido amplio de la palabra. Morfológicamente los Characiformes son el grupo más diverso dentro de los peces Ostariophysi: en la forma del cuerpo, estructura de las mandíbulas, dentición, y anatomía interna (Vari 1998). En la forma del cuerpo ellos varían desde los alongados agujones predadores (Ctenoluciidae) hasta los de cuerpo altamente aquillado o palometas (Gasteropelecidae). Las adaptaciones para habitar el fondo de las corrientes de géneros como *Characidium*.

También son muy diversos en cuanto al tamaño del cuerpo, desde los gigantes peces tigres de África de hasta 1,4 m de longitud alcanzada por *Hydrocynus goliath* del Congo, hasta una serie de especies miniatura del Neotrópico de cerca de 3 cm (Weitzman & Vari 1988), y el más pequeño alcanza un máximo de cerca de 13 mm. Generalmente pequeños y con variados colores (muchos son plateados), populares en los acuarios. Algunos miembros de este orden son muy coloridos (muchos de ellos son plateados), siendo muchas de estas especies peces de acuario populares (a menudo conocidas como tetras). En Suramérica, muchas especies son también importantes peces de consumo (*e. g. Brycon, Prochilodus, Ichthyoelephans*).

Los fósiles incluyen *Paleohoplias* y *Tiupampichthyes* de Suramérica (Gayet *et al.* 2003). De interés general, a principios del Cretácico (Albiano) *Santanichthys* del Brasil, con reserva, para ser el caraciforme más antigua (y Otophysi) y fue probablemente marino o salobre (Filleul & Maisy 2004). Conceptos filogenéticos dentro de este orden fueron revisados por Vari (1998).

El orden contiene al menos 24 familias, alrededor de 520 géneros y cerca de 2.300 especies. Todos los caracínidos existentes se limitan a agua dulce. Más de

200 especies se encuentran en África, y el resto en el suroeste de Estados Unidos, México y América Central y Suramérica. Los miembros africanos comprenden tres linajes: citarinoideos, alestiidos, y la única especie de *Hepsetus*. Número de especies de taxones de Centroamérica y Suramérica fueron enumerados por Reis *et al.* (2003). En Colombia se han registrado 644 especies (*vide* lista DoNascimento *et al.* 2017).

La clasificación de este gran conjunto de especies poco conocidas, con mucha diversidad morfológica y donde la evolución convergente es común, sigue siendo controvertida. La historia de las hipótesis filogenéticas para este fin fueron revisadas por Vari (1998), Dahdul (2010), y Malabarbara & Malabarbara (2010). Una filogenia morfológica completa es la de Buckup (1998), clasificación seguida de cerca por Nelson (2006). Otros documentos filogenéticos moleculares recientes incluyen los de Calcagnotto *et al.* (2005) y Oliveira *et al.* (2011). El último estudio mencionado sugiere algunos reordenamientos de varias familias, algunas de las cuales adoptadas por Nelson *et al.* (2016). Calcagnotto *et al.* (2005) publican la filogenia molecular más completa de los Characiformes, incluyendo 27 taxones de Characidae. Algunos otros aspectos importantes permanecen sin cambios en esta edición, incluyendo la división básica en dos subórdenes: Citharinoidei (peces de agua dulce de África) y Characoidei.

Suborden CITHARINOIDEI. Las familias Citharinidae y Distichodontidae (con 20 géneros y cerca de 109 especies) conforman este suborden, como grupo hermano de Characoidei que incluye todos los Characiformes restantes (Vari 1979, Fink & Fink 1981, 1996), Buckup (1998), Calcagnotto *et al.* 2005). La clasificación adoptada de taxa a nivel superior (subfamilia y superiores) generalmente sigue el Catalog of Fishes de Eschmeyer & Fong (2018), y Fishes of the World (Nelson *et al.* 2016).

Suborden CHARACOIDEI. Este suborden contiene todos los demás Characiformes, que constituyen la gran mayoría de los taxones, al menos 22 familias, tal vez 500 géneros y 2.200 o más especies. Monofilia es apoyada por evidencia morfológica y molecular.

Los Ostariophysi neotropicales son considerados más generalizados ya que están menos modificados que los bagres o peces cuchillo (Gymnotidae) en la morfología corporal bruta. Sin embargo, el rango de especialización de carácidos ahora en términos de estructuras tróficas y en términos de estrategias ecológicas y reproductivas es verdaderamente espectacular. Characoidei ahora ocupan nichos similares a los de lucios, truchas, carpas, peces aguja, arenques y especies de *Rivulus*, y también llenan nichos no ocupados por otros peces. La mayor evolución se centra alrededor de especializaciones tróficas, y la mayoría de las familias se definen basándose en estructuras de alimentación. Aunque ninguna investigación ha podido demostrar hasta qué o cuando estas especializaciones se utilizan realmente, los trabajadores

en carácidos han planteado la hipótesis de que unos pocos antepasados tempranos de carácidos modernos se adaptaron a alimentarse de manera que minimicen la competencia con los relativos, y que la evolución posterior ha acentuado esas especializaciones. Este fenómeno de la separación ecológica (partición de hábitat) es poco conocida (Fink & Fink 1979).

El análisis filogenético confirma la hipótesis previa de una larga historia biogeográfica de los peces Characiformes. Tres africanos y al menos siete grupos monofiléticos neotropicales son considerados de haberse originado antes de la ruptura definitiva de Gondwana y la apertura del Océano Atlántico Sur (Buckup 1998).

Superfamilia CRENUCHOIDEA. Una familia, con dos subfamilias

Familia CRENUCHIDAE (darderos (*darters*) suramericanos). Agua dulce, este de Panamá y Suramérica. Forámenes pares en los huesos frontales, posterodorsalmente a las órbitas (pronunciados en Crenuchinae pero muy pequeños en Characidiinae). Los crenunchides son relativamente pequeños, por lo general menos de 10 cm LS.

Ambas subfamilias fueron reconocidas como subfamilias de una amplia familia Characidae en Nelson (1994); se incluyen aquí como un grupo monofilético en la familia Crenuchidae siguiente Buckup (1998, 2003). 12 géneros y 82 especies, de ellas 28 se han registrado en Colombia según lista de DoNascimento *et al.* (2017).

Subfamilia CRENUCHINAE. Forámenes ampliados frontal lateral, Buckup (1998), lista características sinapomórficas adicionales que apoyan la monofilia de este taxón). *Poecilocharax* carece de una aleta adiposa. Longitud máxima de sólo 5,7 cm de longitud total. Norte de Suramérica. Incluye 2 géneros con 2 especies, los dos están presentes en Colombia: *Crenuchus* (1, 1 en Colombia: *Crenuchus spilurus*). *Poecilocharax* (1 en Colombia: *Poecilocharax weitzmani*).

Subfamilia CHARACIDIINAE. Aleta anal con menos de 14 radios. Buckup (1993a) lista algunas 13 características sinapomórficas soportando la monofilia de este taxón y provee un diagnóstico de los géneros y especies entonces conocidas. El este de Panamá y Suramérica hacia el sur hasta el norte de Argentina y Uruguay. Algunas especies de *Characidium* tienen la notable capacidad de escalar cascadas usando sus aletas pares para aferrarse a la parte inferior de las rocas (Buckup *et al.* 2000). Como se ha señalado por estos autores, algunas especies de *Awaous* y, según informes, Trichomycteridae, Astroblepidae, Rivulidae, y Balitoridae son capaces de superar cascadas (adultos *Entosphenus* y juveniles *Galaxias* al parecer también pueden superar las cascadas y/o represas).

Characidiinae Incluye 8 géneros. En Colombia se han registrado 8 géneros con 25 especies: *Ammocryptocharax* (4, 2 en Colombia: *Ammocryptocharax elgans*, *Ammocryptocharax minutus*), *Characidium* (56, 12 en Co), *Elachocharax* (4, 2 en

Colombia: *Elachocharax geryi*, *Elachocharax mitopterus*), *Klausewitzia* (1, 1 en Colombia), *Leptocharacidium* (1, 1 en Colombia: *Leptocharacidium omspilus*), *Melanocharacidium* (6, 3 en Colombia), *Microcharacidium* (3, 3 en Colombia), *Odontocharacidium* (1, 1 en Colombia: *Odontocharacidium Weitzmani*).

Estos peces están presentes en la mayoría de los drenajes de agua dulce en áreas tropicales y subtropicales del Neotrópico, desde el este de Panamá (*Characidium marshi*) hasta el río La Plata (*Characidium rachovii*). Sin embargo, la mayor parte de la diversidad taxonómica está situada en los drenajes de los ríos que rodean el Escudo Guayanés, incluyendo la cuenca del Orinoco y los afluentes del norte de la cuenca del Amazonas. Todos los géneros, excepto *Characidium*, se limitan a estas cuencas del norte. *Characidium*, por otra parte, es un taxón ampliamente distribuido y rico en especies, con 56.

La mayoría de las especies de Crenuchidae son habitantes de pequeñas corrientes caudalosas, donde rondan guijarros, rocas y vegetación. Algunas ocurren en rápidos y pequeñas cascadas, donde a menudo se encuentran adhiriéndose al sustrato o aferrados a las plantas acuáticas. Otras especies, como *Characidium rachovii*, viven en aguas lentas que fluyen tierras bajas. Algunas especies tienen distribuciones restringidas en corrientes de laderas y lagos de agua dulce. Un número de especies son especies miniatura (*sensu* Weitzman & Vari 1998), que alcanzan su madurez por debajo de 25 mm LS (Buckup 1993). Algunas especies son bien conocidas en el comercio de peces ornamentales.

Superfamilia ERYTHRINOIDEA. El más antiguo nombre disponible del grupo familiar (Van der Laan *et al.* 2014), dentro de esta superfamilia parece ser Erythrinidae Valenciennes, 1847, que es la base para el nombre de la superfamilia Erythrinioidea adoptada aquí.

Evidencia molecular (Oliveira *et al.* 2011, Fig. 4) sugiere la existencia de este clado, que incluye Anostomidae, Chilodontidae, Curimatidae, Cynodontidae, Erythrinidae, Hemiodontidae, Parodontidae, Prochilodontidae y Serrasalminidae. La secuencia en la que se enumeran las familias se aproxima a sus relaciones filogenéticas sugerido. Nueve familias con unos 56 géneros y unas 466 especies válidas (Nelson *et al.* 2016).

Familia ERYTHRINIDAE (tairas de agua dulce de Suramérica). Abertura de la boca larga, que se extiende más allá del margen anterior de la órbita ocular, 5 radios branquiostegales. Los peces de esta familia se caracterizan por tener una forma de cuerpo cilíndrico, aleta pectoral con 9-14 radios, aleta dorsal con 8-15 radios (más tres más rudimentarios), aleta anal con 10-11 radios cortos, sin aleta adiposa, aleta caudal redonda, numerosos dientes en el paladar y línea lateral con 34-47 escamas.

Las especies de esta familia están estrictamente restringidas a Suramérica, generalmente en la cuenca del Amazonas, donde la mayor diversidad de especies tiene lugar. Se encuentran en una variedad de hábitats como lagos, lagunas pequeños y grandes ríos. Con la excepción de *Hoplias malabaricus*, aparentemente generalizada a través de casi toda la cuenca hidrográfica de América del Sur, todas las demás especies de *Hoplias* se limitan a algunas áreas pequeñas, por ejemplo, *Hoplias microlepis* restringidos a la parte oeste de los Andes en Colombia y Ecuador. Algunos son depredadores. Algunos pueden respirar aire, e. g. *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Cala 1987), y moverse a través de la tierra entre lagunas o pantanos. Máxima longitud cercana de 1,0 m, alcanzada en *Hoplias lacerdae* y *Hoplias macrophthalmus*.

Tres géneros son reconocidos en la familia con 4 especies (Oyakawa 2003). En Colombia se encuentran estos géneros: *Erythrinus* (2, 1 en Colombia: *Erythrinus erythrinus*), *Hoplerythrinus* (3, 1 en Colombia: *Hoplerythrinus unitaeniatus*) y *Hoplias* (12, 2 en Colombia: *Hoplias curupira*, *Hoplias malabaricus*), con 4 especies. Los dos primeros géneros incluyen especies de tamaño medio, alcanzando por lo menos 40 cm LS. *Hoplias* es un género con especímenes de tamaño medio a grande, con largo que van desde 30 a 100 cm LS.

Familia PARODONTIDAE (parodontidos). Agua dulce, bentónicos; arroyos de las montañas del este de Panamá y la mayor parte de América del Sur, excepto en algunas cuencas costeras, la Patagonia y el canal principal del Amazonas. Peces con bocas ventrales y dientes modificados para raspar las algas de las rocas; premaxilares de gran movilidad y muy agrandados; parpado adiposo ausente; escamas de la línea lateral 35-43; aletas pectorales expandidas y aplanadas; cuerpo fusiforme; 35-41 vértebras. Longitud máxima de 15 cm por lo general.

La familia Incluye 3 géneros con 31 especies, de las cuales 4 nuevas especies se han descrito entre 2009-2018 (Eschmeyer & Fong (2018). En Colombia hay dos géneros con 9 especies: *Parodon* (15, 8 en Colombia) y *Saccodon* (3, 1 en Colombia: *Saccodon dariensis*).

Familia CYNODONTIDAE (cinodontidos de agua dulce de Suramérica). Boca oblicua, caninos dentarios bien desarrollados (como sables en algunos); aletas pectorales relativamente grandes: longitud máxima de 65 cm. Dos subfamilias fueron reconocidas por Toledo-Piza (2003), Cynodontinae para *Cynodon*, *Hydrolycus* y *Rhaphiodon* con las especies más grandes y aquellos con los colmillos más largos; y Roestinae para *Gilbertolus* y *Roestes*. Roestinae ahora es una subfamilia de Acestrorhynchidae (Eschmeyer & Fong 2015: ver abajo).

La familia no es muy diversa, y muy representada en Colombia con todos los 3 géneros y 7 especies: *Cynodon* (3, 2 en Colombia: *Cynodon hybbus*, *Cynodon*

septenarius), *Hydrolycus* (4, 4 en Colombia) y *Rhaphiodon* (1, 1 en Colombia: *Rhaphiodon vulpinus*) que son los miembros más grandes, pues algunos alcanzan los 65 cm en longitud y poseen los caninos más largos dentro de la familia. Distribuidos principalmente en los ríos de las cuencas del Amazonas y Orinoco, y en los ríos de la vertiente del Atlántico de las Guayanas.

Cynodontidae fósiles están representados por caninos dentarios, originados en los depósitos del Mioceno de la fauna de La Venta, situada en el presente valle del río Magdalena al oeste de Colombia (Lundberg 1997).

Familia SERRASALMIDAE (pacús y pirañas). América del Sur (introducidos en otras áreas). Longitud máxima de aproximadamente 80 cm de longitud estándar. Se cree que las pirañas son en su mayoría carnívoras, pero otros miembros de la familia son principalmente herbívoros (Jégu en Reis *et al.* 2003). Thompson *et al.* (2014) elaboraron una filogenia molecular de la familia. Lundberg *et al.* (1986) describieron los restos fósiles de una especie viviente de *Colossoma* del Mioceno en la cuenca del río Magdalena de Colombia, lo que sugiere una historia muy conservadora para un pez herbívoro especializado. Los fósiles del Mioceno de una piraña muy grande, un metro de largo llamada *Megapiraña*, dice que es un vínculo entre pacús y pirañas, fueron encontrados recientemente en Argentina (Cione *et al.* 2009 en Nelson *et al.* 2016). Si era carnívora o herbívora todavía se discute.

Serrasalmidae son peces con un cuerpo profundamente comprimido lateralmente, con una serie de espinas abdominales medioventrales, salvo en *Colossoma*, *Piaractus* y *Mylossoma*; con una espina dirigida hacia adelante justo anterior a la aleta dorsal. Algunas especies poseen solo una hilera de dientes en cada mandíbula. Estos dientes están entrelazados, afilados y puntiagudos; tricúspides en *Pygocentrus*, *Pystobrycon* y *Serrasalmus*, pentacúspides en *Pygopristys*. Los dientes son mamiformes y sobresalen fuera de la boca en *Catoprion*. Todas las demás especies tienen dos filas de dientes en la mandíbula superior y, a menudo un par de dientes cónicos justo detrás de la fila principal de la mandíbula inferior. En *Acnodon*, *Colossoma*, *Piaractus*, *Metynnis*, *Myleus*, *Mylossoma* y *Utiaritchthys*, los dientes son molariformes, fuertemente unidos a la mandíbula, y se utilizan principalmente para moler frutos y semillas. En *Mylesinus*, *Obssubtus* y *Tometes*, los dientes son inciciformes y tricúspides, débilmente unidos a la mandíbula y principalmente utilizados para cortar hojas (*e. g.* Jégu 2003).

La especie de pez comercial más importante en la Amazonia Central ha sido durante muchos años el tambaquí o cachama (*Colossoma macropomum*), y alrededor de los años 80 sólo representó alrededor del 45% de todo el pescado consumido en Manaus, la ciudad más grande de la región. Como adultos, la cachama se alimenta casi exclusivamente de frutas y semillas procedentes de bosques inundados.

Son peces suramericanos de las cuencas del Amazonas y Orinoco, algunos se han introducido en otras regiones (Pacús, metines y pirañas). La cuenca del Amazonas alberga todos los géneros de Serrasalmidae. Ocurren en todos los biótotos de agua dulce, excepto en pequeños arroyos de bosques muy estrechos, zonas bentónicas de ríos profundos y drenajes andinos. Longitud estándar máxima *ca.* 80 cm.

Especies de *Colossoma*, *Piaractus* y *Mylossoma* son ampliamente consideradas como alimento de alta calidad en Suramérica. Estas son las especies más importantes de la familia en pesca comercial y en la acuicultura: *Tometes*, *Mylesinus* y algunos *Myleus* son entre los más importantes peces para los amerindios del Escudo Guayanés. Algunos *Metynnis* son reconocidos como peces de acuario. Víctimas de su mala reputación, las pirañas, especialmente *Serrasalmus* y *Pygocentrus*, son capturadas y secadas para ser vendidas como suvenires, no obstante su excelente carne. El desarrollo de la pesca comercial y la acuicultura de Pacús a dado lugar a un aumento de los conocimientos sobre la biología de sus especies comerciales, en la biología del crecimiento, el metabolismo respiratorio, sobre los hábitos alimentarios, en biología de la reproducción, de la parasitología y citogenética (*e. g.* Jégu 2003 y autores allí citados). Esta Familia ha sido bien estudiada en las llanuras de inundación y áreas de fácil acceso a lo largo de los principales ríos, con especial dedicación a las cuencas del Amazonas y Orinoco.

Las 94 especies válidas de Serrasalmidae, están clasificadas en 16 géneros (Jégu 2003, Eschmeyer & Fong 2017, Nelson *et al.* 2016). 12 de estas especies fueron descritas entre 2008-2017 (Eschmeyer & Fong 2017). En Colombia se han registrado 11 géneros con 39 especies (DoNascimento *et al.* 2017): *Catoprion* (1, 1 en Colombia: *Catoprion mento*), *Colossoma* (1, 1 en Colombia: *Colossoma macropomum*), *Metynnis* (11, 4 en Colombia), *Myleus* (15, 3 en Colombia), *Myloplus* (11, 3 en Colombia), *Mylossoma* (3, 3 en Colombia), *Piaractus* (5, 1 en Colombia: *Piaractus brachypomus*), *Pristobrycon* (5, 5 en Colombia), *Pygocentrus* (4, 2 en Colombia: *Pygocentrus cariba*, *Pygocentrus nattereri*), *Pygopristis* (1, 1 en Colombia: *Pygopristis denticulata*), *Serrasalmus* (28, 15 en Colombia).

Familia HEMIODONTIDAE (hemiodontidos). Peces de agua dulce, generalmente pelágicos; ocurren en la mayoría de los ríos y cuencas del norte de Suramérica, como en los principales canales de la cuenca del Amazonas, hasta la cuenca del Paraná-Paraguay. Son peces con cuerpo subcilíndrico a fusiformes de nado rápido; párpado adiposo bien desarrollado; dientes ausentes en la mandíbula inferior en adultos; membranas branquiales libres; 18-23 radios en la aleta pectoral; 9-11 radios ramificados en la aleta pélvica; la mayoría de las especies con manchas redondas en el lado de la parte media del cuerpo y franja a lo largo del lóbulo inferior de la aleta caudal; 40-45 vertebras. Langeani (1998 en Nelson *et al.* 2016) lista las sinapomorfias para la familia y sus taxa inferiores. Longitud máxima cerca de 30 cm LS.

La familia incluye 5 géneros con 31 especies (Langeani 2003). En Colombia se han registrado 4 géneros con 14 especies (DoNascimento *et al.* 2017): *Anodus* (2, 2 en Colombia: *Anodus elongatus* y *Anodus orinocensis*), *Argonectes* (2, 1 en Colombia: *Argonectes longipces*), *Bivibranchia* (6, 1 en Colombia: *Bivibranchia fowleri*), *Hemiodus* (21, 10 en Colombia).

Las siguientes dos familias: Anostomidae y Chilodontidae, han sido propuestas para formar un grupo monofilético (Vari 1983) aunque los resultados de algunos análisis moleculares (*e.g.* Oliveira *et al.* 2011) no han confirmado ni rechazado energicamente la agrupación. Mandíbula relativamente corta; dentición faríngea superior e inferior; dos o más cúspides sobre todos los dientes faríngeos; única fila de dientes en cada mandíbula. Muchas de las especies nadan en una posición oblicua con la cabeza abajo, de ahí el nombre de parados de cabeza (*headstanders*) común para el grupo. La mayoría de las especies son herbívoras o detritívoras

Familia ANOSTOMIDAE (*toothed headstanders -peces dentados parados con la cabeza hacia abajo*). Agua dulce de Suramérica y sur de Centroamérica. Nadan y se alimentan en un ángulo oblicuo con la cabeza hacia abajo y de ahí su nombre de parados de cabeza. Boca pequeña (volteada hacia arriba en muchas especies); series de dientes de solo tres o cuatro en las mandíbulas superior e inferior, dispuesto en escalera; premaxila mucho más larga que la maxila, y con dientes agrandados. La boca terminal o subinferior en los géneros *Abramites*, *Leporinus*, *Schizodon*, *Leporellus*, *Rghythiodus* y *Laemolyta*; y elevada, casi superior, en los demás 6 géneros de Anostomidae (Garavello & Britski 2003). Cuerpo generalmente alargado y totalmente cubierto con grandes escamas, con la serie lateral perforada variando de 32-34 a 42-44 escamas; Membranas branquiales firmemente unidas al istmo; aleta anal corta, generalmente con menos de 11 radios ramificados. Longitud estándar (LS) máxima de 80 cm LS.

Los Anostomidae ocupan grandes cuencas fluviales y sus afluentes, incluyendo los ríos Magdalena y Atrato en Colombia, el río Orinoco y el sistema del Lago de Maracaibo, hasta drenajes interiores de Brasil desde Amazonas hasta sur de Buenos Aires. Incluye 14 géneros, con por lo menos 148 especies, 21 de estas fueron descritas nuevas especies entre 2008-2017 (Eschmeyer & Fong 2016). En Colombia se han registrado 11 géneros con 43 especies: *Abramites* (2, 2 en Colombia: *Abramites eques*, *Abramites hypselonotus*), *Anostomoides* (1, 1 en Colombia: *Anostomoides laticeps*), *Anostomus* (5, 2 en Colombia: *Anostomus anostomus*, *Anostomus ternetzi*), *Gnathodolus* (1, 1 en Colombia: *Gnathodolus bidens*), *Laemolyta* (9, 4 en Colombia), *Leporellus* (4, 1 en Colombia: *Leporellus vitattus*), *Leporinus* (90, 22 en Colombia), *Megaleporinus* (2, 2 en Colombia: *Megaleporinus muyscorum*, *Megaleporinus trifasciatus*), *Pseudanos* (5, 2 en Colombia: *Pseudanos trimaculatus*, *Pseudanos winterbottomi*), *Rhythiodus* (16, 2 en Colombia: *argenteofuscus*, *Rhythiodus microlepis*), *Schizodon* (3 en Colombia:

Schizodon corti, *Schizodon fasciatus*, *Schizodon scotorhabdotus*), *Synaptolaemus* (2, 1 en Colombia: *Synaptolaemus latofasciatus*). Un análisis osteológico integral y la filogenia resultante fueron publicados por Sidlauskas & Vari (2008).

Familia CHILODONTIDAE – headstanders (nadan y se alimentan en un ángulo oblicuo con la cabeza hacia abajo). En agua dulce, norte de Suramérica. Premaxila relativamente pequeña, maxilar muy alargado; 7-10 radios ramificados en la aleta dorsal; escamas de la línea lateral cerca de 25-31; sexta escama de la línea lateral más pequeña que las otras escamas; aparato faríngeo altamente modificado; simple serie de dientes relativamente pequeños móviles unidos a las mandíbulas. Longitud máxima de 18 cm.

Los miembros de esta familia están ampliamente distribuidos en la región cisandina o este de las 3 Cordilleras de los Andes, tanto en las cuencas de los ríos Orinoco como Amazonas, la serie de ríos independientes que drenan la vertiente atlántica de las Guayanas, y la cuenca del río Paraíba del norte de Brasil. Esta familia incluye dos géneros con 8 especies, de las cuales 5 especies se han registrado en Colombia: *Caenotropus* (4, 3 en Co) y *Chilodus* (4, 2 en Co: *Chilodus gracilis*, *Caenotropus punctatus*).

Las siguientes dos familias constituyen un clado de acuerdo tanto por evidencia morfológica (Vari 1983,1989; Buckup 1998), como molecular (e.g. Oliveira *et al.* 2011). Estas dos familias fueron reconocidas en Nelson (1994) como subfamilias de Curimatidae. Ellas comparten un gran órgano epibranchial muscular en forma de saco que se extiende a los elementos dorsales mediales de las porciones dorsales de los arcos branquiales; y la reducción o pérdida de la dentición en la quinta placa dental y la pérdida de la faringe superior en el ceratobranquial. Muchas de las sinapomorfias que las unen se asocian con la recogida y manipulación de alimentos. Típicamente detritívoras. Cerca de 11 géneros y 124 especies.

Familia CURIMATIDAE (caraciformes sin dientes). Agua dulce; sur de Costa Rica hasta el norte de Argentina. Dientes de las mandíbulas ausentes (*Anodus* es el otro único caraciforme carente de dientes de las mandíbulas), branquiespinas ausentes o poco desarrolladas; cuatro radios branquiostegales; membranas branquiostegales unidas al istmo; vértebras generalmente 30-36.

Los curimatidos habitan los drenajes transandinos de la vertiente Caribe desde el río Atrato en el noroeste de Colombia hasta los drenajes occidentales de la cuenca del lago de Maracaibo. Al este de las cordilleras de los Andes, curimatidos ocupan la mayoría de las cuencas de los ríos desde la cuenca del río Orinoco hasta un poco al sur de Buenos Aires, siendo más espaciosos en las cuencas del Amazonas y del Orinoco (Vari 1989c). Durante la migración masiva anual de varias especies de curimatidos

son explotados tanto en la pesca comercial como de subsistencia desde Colombia a través de Venezuela, Amazonas y en algunos otros lugares de Suramérica. Son peces micrófagos, longitud máxima de cerca de 32 cm, obtenida en *Curimata mivartii*.

La familia comprende 8 géneros, con 103 especies (e.g. Vari, 1991, 1992a, b, 2003a, Vari *et al.* 2010), 7 especies nuevas fueron descritas entre 2006-2015. En Colombia se encuentran los 8 géneros con 47 especies: *Curimata* (15, 9 en Colombia), *Curimatella* (5, 4 en Colombia), *Curimatopsis* (5, 4 en Colombia), *Cyphocharax* (39, 12 en Colombia), *Potamorhina* (5, 4 en Colombia), *Psectrogaster* (8, 5 en Colombia), *Pseudocurimata* (6, 2 en Colombia: *Pseudocurimata lineopunctata*, *Pseudocurimata patiae*), *Steindachnerina* (23, 7 en Colombia). Los ocho géneros que son reconocidos actualmente fueron propuestos por Vari (1992b).

Familia PROCHILODONTIDAE (flannel-mouth -caraciformes boca de franela). Agua dulce; América del Sur, principalmente la mitad norte, al sur de Ecuador y Brasil, ocurren al este de los Andes en la cuenca del lago de Maracaibo de Colombia y Venezuela, en los ríos de la cuenca vertiente del Caribe al noroeste de Colombia y ríos de la vertiente del Pacífico del noroeste y suroeste de Ecuador. Al este de las cordilleras de los Andes existen en la Orinoquia, Amazonia, Tocantins, sistema del río La Plata, ríos costeros de las Guayanas, río Sanfrancisco y otros ríos costeros del este de Brasil.

Miembros de la familia pueden distinguirse fácilmente de otros peces, excepto larvas, por su boca protráctil en forma de disco de succión, con carnosos a muy carnosos labios (particularmente en *Ichthyoelephans*), equipados con dos series de numerosos pequeños dientes falciformes en forma de espátula, móviles unidos a los labios. Dientes presentes en las mandíbulas, numerosos y pequeños. Espina predorsal presente. Son peces de tamaño moderado a grande, alcanzando los 74 cm LT en *Prochilodus lineatus*, con escamas relativamente grandes.

Prochilodontidae aprovechan el detritus y perifiton (*aufwuchs*) en superficies subacuáticas (e.g. Bowen 1984, y obs. pers.). Todos los peces de Prochilodontidae son muy importantes tanto en la pesca comercial como de subsistencia. En el sistema del río Magdalena, *Prochilodus* (bocachico) representa el mayor volumen de la pesca en general, así como también es muy dominante en la pesca del río la Plata, en la parte central de la cuenca del río Amazonas, bajo río Negro, con el 40% en el río Paraná, 86% en el río de La Plata, y 95% en el río Uruguay. Además de *Prochilodus*, *Semaprochilodus* es de similar importancia en la pesca en otras regiones como en la Orinoquia colombiana y venezolana. *Ichthyoelephans*, aunque no es abundante en la pesca es de especial importancia por su valor económica de su exquisita carne. Todos los Prochilodontidae son de importancia en la pesca comercial como en la artesanal.

Prochilodontidae incluye tres géneros con 21 especies válidas: *Ichthyioelephans* (2, 1 en Colombia: *Ichthyioelephans longirostris*), *Prochilodus* (13, 5 en Colombia), *Semaprochilodus* (6, 4 en Colombia), de las cuales 10 especies han sido reportadas para Colombia (e.g. Vari 1983, Castro & Vari 2003).

Superfamilia CHARACOIDEA. Actualmente hay cinco familias en esta superfamilia muy grande.

Las siguientes dos familias constituyen un grupo que es propuesto por Oliveira *et al.* (2011) de ser hermano de todos los restantes Characoidea. La secuencia en la que las familias se enumeran a continuación se aproxima a la implícita en la filogenia de Oliveira *et al.* (2011 en Nelson *et al.* 2016).

Familia LEBIASINIDAE (peces lápiz). Peces distribuidos en agua dulce en Costa Rica, Panamá y todos los países de Suramérica, excepto Chile. Weitzman & Weitzman (2003) divide Lebiasinidae en dos subfamilias con 7 géneros (*Derhamia* con una especie no asignada en subfamilia) y 75 especies; 30 de estas presentes en Colombia. El tamaño varía desde la miniatura de *Nannostomus anduzei*, 16 mm en Pyrrhulininae, a tamaños medianos de 150 mm LS en Lebiasininae. Este es el grupo hermano de Ctenoluciidae según evidencia molecular (Oliveira *et al.* 2011).

La mayoría de las especies se encuentran en corrientes de aguas lenticas claras o negras, desde nivel del mar hasta los 250 metros de altitud, pero algunas especies de Lebiasininae habitan elevaciones mayores sobre los 1.000 m. Todas las especies tienen una forma del cuerpo algo alargado, cilíndrico con escamas relativamente grandes, 17-33 en series longitudinales. El sistema del canal latero-sensorial en el cuerpo se reduce a siete escamas, o ausentes; una aleta adiposa puede estar presente o ausente, aleta anal con 8-14 radios, aleta dorsal al frente de la aleta anal, usualmente sobre las aletas pélvicas (a menudo detrás en los *Pyrrhulininae*, que también tiene un lóbulo alargado superior de la aleta caudal), 3-4 radios branquiostegales. Muchas de las especies de Pyrrhulininae, especialmente *Nannostomus* spp., son importantes peces de acuario. Lebiasinidae incluye 5 géneros con 67 especies distribuidas en dos subfamilias.

Subfamilia LEBIASININAE. Cuatro radios branquiostegales y maxilar relativamente larga. Un género: *Lebiasina*, con cerca de 18 especies, de las cuales 12 están registradas en Colombia.

Subfamilia PYRRHULININAE. Tres radios branquiostegales y maxila corta. Dos Tribus son reconocidas (Nelson *et al.* 2016): Pyrrhulinini, con cerca de 29 especies, en *Copeina* (2), *Copella* (9), *Pyrrhulina* (18); y Nannostomini, que incluye el único género *Nannostomus* (20, sinónimo de *Poecilobrycon*). Pyrrhulininae incluye 4 géneros válidos con 49 especies. En Colombia se registran los 4 géneros con 18

especies: *Copeina* (2, 1 en Colombia: *Copeina. guttata*), *Copella* (9, 3 en Colombia), *Pyrhulina* (18, 7 en Colombia). *Nannostomus* (20, 7 en Colombia).

Familia CTENOLUCIIDAE (pike-characids) -agujetas. Peces de agua dulce de Panamá y Suramérica, que se distribuyen a través de drenajes de las tierras bajas y terrenos de poco relieve a ambos lados de las Cordilleras de los Andes. Cuerpos alargados como lucios; aleta dorsal y anal posicionadas muy atrás en el cuerpo, aleta pélvica con 8 radios; escamas ctenoides, aleta pélvica con 8 radios, son características que diferencian los peces de esta familia de otros caraciformes. Longitud máxima de por lo menos de 67,5 cm LS (Vari 1995, 2003b; obs. Pers.)

Las especies de *Ctenolucius* son depredadores en aguas calmadas (e.g. Dahl 1971: 106), con especímenes juveniles reunidos en cardúmenes, siendo los adultos predadores solitarios. Las especies de *Boulengerella* son todas predatoras, aparentemente alimentándose exclusivamente de peces cuando adultos (Goulding *et al.* 1988: 135, 139-140, 144). *Boulengerella* está ampliamente distribuido en las cuencas de los ríos Orinoco, Amazonas y Tocantins. *Ctenolucius* oscila entre los ríos de la vertiente del Océano Pacífico en el oeste de Panamá, a través de los sistemas de ríos del noroeste y el norte de Colombia, a los afluentes orientales de la cuenca del Lago de Maracaibo en el noroeste de Venezuela (Vari 2003).

Ctenoluciidae incluye dos géneros: *Boulengerella* (5, 5 en Colombia) y *Ctenolucius* (2, 2 en Colombia: *Ctenolucius beani*, *Ctenolucius hujeta*), para un total de 7 especies (Vari 1995, 2003). Tanto los dos géneros como sus 7 especies están presentes en Colombia.

Familia ACESTRORHYNCHIDAE (acestrorinchidos). Son peces enteramente confinados en agua dulce de Suramérica, con mayor diversidad en las cuencas del Orinoco y Amazonas. Cuerpo alargado (semejantes a lucios) cubiertos con escamas relativamente pequeñas. Dientes cónicos y caninos fuertes presentes en el premaxilar, parte anterior del maxilar y dentario, que los hacen predadores muy especializados dentro de los Characiformes. La mayoría de las especies se alimentan principalmente de peces. Origen de la aleta dorsal muy cercano a la base de la caudal (Menezes 2003). Incluye 7 géneros y 26 especies agrupados en tres subfamilias.

Subfamilia ACESTRORHYNCHINAE (lucios caracinos de escama pequeña). Un único género elevado a la categoría de subfamilia, *Acestrorhynchus* (14, 8 en Colombia).

Subfamilia HETEROCHARACINAE. Mirande (2009) reconoció esta subfamilia. Incluye 4 géneros con 6 especies, antes miembros de la subfamilia Characinae (e.g. Lucena & Menezes 2003). Los cuatro géneros están presentes en Colombia con 5 especies: *Gnathocharax* (1, 1 en Colombia: *Gnathocharax steindachneri*),

Heterocharax (3, 2 en Colombia: *Heterocharax macrolepis*, *Heterocharax virgulatus*), *Hoplocharax* (1, 1 en Colombia: *Hoplocharax goethei*) y *Lonchogenys* (1, 1 en Colombia: *Lonchogenys ilisha*).

Subfamilia ROESTINAE. Según Nelson *et al.* (2016), Mirande (2009, 2010) no estudió los siguientes dos géneros, previamente incluidos en Cynodontidae, pero Oliveira *et al.* (2011) dio evidencia molecular para colocarlos como una subfamilia dentro de Acestrorhynchidae: *Gilbertolus* (3, 3 en Colombia) y *Roestes* (3, 2 en Colombia: *Roestes molossus*, *Roestes ogilviei*), dos géneros con 6 especies, 5 de ellas en Colombia. *Gilbertolus* se distribuye en los drenajes transandinos de los ríos Atrato y Magdalena, y las cuencas del Lago de Maracaibo de Colombia y Venezuela (Toledo-Piza 2003), *Roestes* en el Amazonas.

Familia CHARACIDAE (carácidos). Peces de agua dulce; suroeste de Texas, México, América Central y Suramérica. Mirande (2009, 2010) publicó un análisis filogenético morfológico detallado de la familia. Mirande (2009) propuso la monofilia y una clasificación de los Characidae basado en un análisis filogenético. La mayoría de los géneros *Incertae sedis* fueron asignados a una clado subfamiliar o nivel de subfamilia, al menos provisionalmente. El papel de Mirande (2009) fue, sin embargo, ocuparse principalmente de aspectos analíticos. Mirande (2010) publicó la mayoría de las descripciones morfológicas, y discusiones y comentarios sobre las implicaciones taxonómicas o la filogenia.

La composición de esta familia ha cambiado mucho con la eliminación de las subfamilias reconocidas anteriormente Crenuchinae y Characidiinae, ahora se reconocen en la familia Crenuchidae, y la eliminación de los taxones de África (el antes Alestiinae, ahora una familia). Esto deja ahora los osteoglosidos como la familia de peces de agua dulce solamente completamente autóctonos de África y Suramérica.

De hecho, los Characidae son la cuarta familia más diversa de los peces, después de Cyprinidae, Cichlidae y Gobiidae (Eschmeyer & Fricke 2015). Los Characidae en América aparecen a partir del sur de USA hasta el norte de la Patagonia en Argentina, siendo especialmente diversa en las cuencas del Orinoco, Amazonas y del río de La Plata.

Las subfamilias Crenuchinae y Characidiinae, que pasaron a formar la familia Crenuchidae, y la eliminación de la subfamilia africana Alestiinae, ahora una familia. La composición de esta familia Characidae ha cambiado mucho, y ahora solo quedan los Osteoglossidae como la única familia de peces de agua dulce completamente autóctona de África y Suramérica.

Gran parte de la información sobre las subfamilias consideradas monofiléticas por Reis *et al.* (2003: 170-230) es de los capítulos individuales en esa obra, escrita

por especialistas, y citadas a continuación por Nelson *et al.* (2016). O sea, sólo se describen las subfamilias para las que existe evidencia de monofilia, dejando una gran parte de la diversidad de los carácidos listados bajo géneros *Incertae sedis*. Una vez dada la enorme diversidad y la variación entre estos géneros, varios especialistas sirvieron como revisores en un esfuerzo de varios autores para aclarar la situación de los géneros *Incertae sedis* (Scharpf & Lazara 2015). Así, Characidae incluye 13 subfamilias con cerca de 782 especies (Nelson *et al.* 2016).

Eschmeyer & Fong (2017), reportan cerca de 1151 especies válidas y 234 *incertae sedis*, de las cuales se han descrito 230 especies entre 2008-2017, distribuidas en 10 subfamilias. La familia Characidae, talvez aún, representa más de la mitad de las especies del orden Characiformes, y es un componente clave de los ecosistemas de agua dulce neotropicales. Characidae, consiste en su mayor parte de peces generalizados de tamaño relativamente pequeño. Muchos están familiarizados con los coloridos tetras del comercio de acuarios.

The ETYFish Project -Fish Name Etymology Database, la base de datos más reciente sobre etimología de nombres de peces Characiformes y sistemática a nivel de familia/subfamilia/especie, proyecto terminado en enero 7 (Scharpf & Lazara 2015), ha sido la base de partida para referir las especies de Characidae, y a su vez complementada con la base de datos de Eschmeyer & Fong (2015). En esta publicación, las 325 especies clasificadas en cerca de 71 géneros de Characidae actualmente descritas en Colombia, cambian de categoría de subfamilias a familias según DoNascimento *et al.* (2017).

Familia GASTEROPELECIDAE. Peces de agua dulce distribuidos en Panamá y Suramérica, ausentes en Chile. Cabeza y cuerpo fuertemente comprimido, con un hueso y región muscular del pecho convexo y altamente extendido y sobresaliente; línea lateral extremadamente corta, que se extiende hasta la aleta caudal, o curvada hacia abajo para acercarse al origen de la aleta anal; 10-17 radios en la aleta dorsal; 22-44 radios en la aleta anal; aletas pélvicas y los huesos asociados diminutos; 4 o 5 radios branquiostegales; aleta adiposa presente en las especies de mayor tamaño o ausente en las especies más pequeñas; hueso frontal tiene una fuerte cresta longitudinal. Estos peces son capaces de saltar fuera del agua y hacer vuelos cortos. Para mayor información sobre sus habilidades de salto, consultar, por ejemplo Weitzman y Palmer (1996). Los miembros de esta familia son recolectados en el mercado para el comercio de acuarios. Longitud máxima alrededor de 6,8 cm LS.

Para Colombia se reportan 4 géneros con 9 especies en esta familia: *Carnegiella* (4, 4 en Colombia), *Engraulisoma* (1, 1 en Colombia: *Engraulisoma taeniatum*), *Gasteropelecus* (3, 3 en Colombia) y *Thoracocharax* (2, 2 en Colombia: *Thoracocharax securis*, *Thoracocharax stellatus*), con 9 especies (Weitzman & Palmer 203). Para Colombia se han registrado los tres géneros y las 9 especies.

Familia BRYCONIDAE. Están distribuidos en el Neotrópico, desde Guatemala (*i.e. Brycon guatemalensis*) a través de las cuencas de los ríos transandinos de Colombia y Ecuador, y cisandinos hasta Argentina. Son peces medianos y de gran tamaño, alcanzando una longitud estándar máxima de 15 cm en *Brycon pesu* a unos 70 cm en *Brycon orbygnianus* y *Brycon amazonicus*. *Brycon* es particularmente diverso en los ríos de Panamá, y en las cuencas de los ríos transandinos de Colombia y Ecuador.

Brycon incluye importantes peces de consumo, distribuidos a través de Centroamérica y Suramérica. Especies de este género son de importancia en la pesca comercial y deportiva en muchos sistemas de ríos, y también hacen parte en la acuicultura en varios países del continente. Los *Brycon* son omnívoros, dependiendo en mayor medida de elementos alóctonos, tales como frutas caídas, semillas e insectos (*e.g. vide* Goulding 1980, Horn 1997, Sabino & Sazima 1999). Algunas especies realizan largas migraciones reproductivas.

Especies de Bryconidae están presentes en Panamá y ríos transandinos del norte de Suramérica fueron estudiadas en cierto detalle por Eigenman (1922), Hildebran (1938), Dahl (1971), Mirande (2009, 2011) y Oliveira *et al.* (2011). La familia incluye cuatro géneros, *Brycon* (75), *Chilobrycon* (1), *Henochilus* (1) y *Salminus* (2), con cerca de 79 especies (Lima en Reis *et al.* 2003:174-181). Un estudio filogenético molecular reciente de este grupo por Abe *et al.* (2014 en Nelson *et al.* 2016), quien sugiere que *Brycon* es parafilético, varias especies están más cerca de *Chilobrycon*, y que *Henochilus* es un sinónimo junior de *Brycon*. En Colombia se encuentra 22 especies de los géneros *Brycon* (75, 20 en Colombia) y *Salminus* (2, 2 en Co: *Salminus affinis*, *Salminus hilarii*).

Familia TRIPORTHEIDAE. Peces distribuidos en Suramérica en las cuencas de los ríos Amazonas, incluyendo sus principales tributarios, Orinoco, Paraguay y Tocantins. El grupo ha sido bien estudiado por Böhlke (1954), Géry (1970, 1993), Vari (1977). Son peces con cuerpos alargados, dientes multicúspides, membrana branquial unida y libre del istmo. En Colombia se registran 2 géneros con 12 especies: *Agoniates* (2, 2 en Colombia: *Agoniates Anchovia*, *Agoniates halecinus*) y *Triportheus* (18, 10 en Colombia).

Familia IGUANODCTIDAE. Peces distribuidos en Suramérica en las cuencas de los ríos Amazonas, incluyendo sus principales tributarios, Orinoco, Paraguay y Tocantins. El grupo ha sido bien estudiado por Böhlke (1954), Géry (1970, 1993), Vari (1977). Son peces con cuerpos alargados, dientes multicúspides, membrana branquial unida y libre del istmo. Tres géneros, *Bryconops* (19), *Iguanodectes* (8) y *Piabucus* (3), con 30 especies (Moreira en Reis *et al.* 2003:172-173). En Colombia se registran los géneros *Bryconops* (19, 8 en Colombia) y *Iguanodectes* (8, 4 en Colombia), con 12 especies.

Familia CHALCEIDAE. DoNascimento *et al.* (2017), listan esta familia con un género: *Chalceus* con tres especies para Colombia (*Chalceus epakros*, *Chalceus erythrurus* y *Chalceus macrolepidotus*).

Subserie SILURIPHYSI. Siluriphysi son clasificados aquí como la tercera y última subserie, dentro de la serie Otophysi. El clado estaba sin rango cuando fue nombrado por Fink & Fink (1996) para contener los órdenes Siluriformes y Gymnotiformes. Siluriphysi son el grupo hermano de la subserie Characiphysi incluyendo solo el orden Characiformes. Fink & Fink (1996) revisaron el extensivo carácter soporte de Siluriphysi. Véase la discusión anterior para la serie Otophysi en cuanto a las filogenias alternativas. Siluriformes + Gymnotiformes se diagnostican mediante un conjunto de caracteres discutidos en Fink & Fink (1981) y que figuran en Wiley & Johnson (2010 en Nelson *et al.* 2016).

Orden SILURIFOMES -*catfishes* (bagres).

La mayoría de los ríos de Suramérica tienen un alto número de especies de bagres, que dominan sobre todas las otras familias de peces de agua dulce, excepto con los Characiformes. Algunas de las características morfológicas diferenciales de los Siluriformes según Nelson *et al.* (2016): huesos simpléctico, subopercular, basihial e interopercular ausentes; radio distal también ausente en silúridos, aleta adiposa normalmente presente, radios como espinas (= espinosos) a menudo presentes en las aletas dorsales y pectorales (referidas como espinas en las descripciones de la familia), la aleta dorsal de la mayoría de los bagres técnicamente tiene dos espinas, la primera es muy corta y forma un mecanismo de cierre para la segunda espina, que suele ser la única a que se hace referencia en las descripciones de la familia; el cuerpo desnudo o cubierto de placas óseas; normalmente hasta cuatro pares de barbillas en la cabeza, una nasal y maxilar, y dos en el mentón (es decir, en el maxilar inferior o mandíbula), las barbillas nasales y del mentón pueden ser diversamente ausentes; maxilar sin dientes y rudimentario (excepto en Diplomystidae) soporta un barbicelo; radios principales de la aleta caudal 18 o menos (la mayoría con 17); esqueleto caudal variable entre tener seis placas hipurales separadas para completar la fusión de elementos caudales; esqueleto caudal varía entre tener seis placas hipurales separadas o completa fusión de los elementos caudales; ojos por lo general pequeños (barbicelos son importantes en la detección de alimentos). Las vértebras son tan pocas como 15 en algunos Pangasiidae y más de 100 en algunos Clariidae, sin incluir las vértebras weberianas (Arratia en Arratia *et al.* 2003: 127). El aparato weberiano de los Siluriformes es descrito en detalle por Chardon *et al.* (2003 en Nelson *et al.* 2016)). Para los caracteres específicos (*vide* Fink & Fink 1996, Wiley & Johnson 2010).

Hay más de 135 especies de peces Siluriformes de caverna o subterráneos, con representación mayor en Suramérica, distribuidas alrededor del mundo, con la excepción de Europa y la Antártica, son listadas con importante información sistemática y taxonomía, localización para cada especie por Proudlove (2005).

Diversas especies de Siluriformes son conocidas por ser tóxicas o venenosas (Perrière & Goudey-Perrière 2003), dan una revisión detallada. Ellos pueden causar heridas graves con sus espinas, sobre todo las de la aleta pectoral, e inyectar un veneno producido por las células glandulares en el tejido epidérmico que cubre las espinas. La mayoría de los ejemplares de las especies son picadores pasivos; otros pican en defensa cuando se les coge con la mano y ellos mueven su tórax a diestra y siniestra clavando sus punzantes espinas pectorales causando fuerte dolor y sangrado momentáneo (e.g. *Pimelodella*). Algunos, como *Heteropneustes fossilis* de la India, que tiene una picadura dolorosa y potencialmente peligrosa, tienen un comportamiento agresivo con registros de ataques a seres humanos y otros peces. Las picaduras de *Plotosus lineatus* pueden causar la muerte.

Algunos peces de la familia Clariidae (peces de agua dulce de África y sur y oeste de Asia), y Heteronopneustidae (bagres de agua dulce de Paquistán y Tailandia (principalmente de la India, Ceilán y Birmania) poseen órganos que les permiten extraer el oxígeno del aire o respiración aérea. Otros Siluriformes tienen la posibilidad para extraer el oxígeno del agua y del aire (respiradores facultativos) con respiración área que utilizan el aparato digestivo como órgano respiratorio accesorio, por ejemplo las branquias y estómago: *Eremophilus mutsii* utiliza parte del estómago y también respiración branquial; estómago en *Hypostomus*; intestino en *Corydoras aeneus* (Cala 1987b, 1987c). Entre los silúridos suramericanos, la respiración aérea es común en géneros de las familias Loricariidae, como en *Ancistrus*, *Chaetostoma*, *Hypostomus*, *Loricaria*, *Loricariichthys*; Callichthyidae, incluyendo los géneros *Brochis*, *Callichthys* y *Hoplosternum*; también en Trichomycteridae con *Eremophilus* y *Pygidium*, Astroblepidae con *Astroblepus* (Cala 1987c).

En muchas regiones los bagres son peces populares para la pesca deportiva y comercial, pues son un alimento valioso, además son ampliamente utilizados como peces tropicales de acuario. Todos los miembros de este orden son apropiadamente denominados bagres (*catfishes*). El más grande bagre es *Silurus glanis* que comúnmente alcanza los 3 m de longitud. Algunas especies de Pimelodidae de la Amazonia y Orinoquia son también conocidas de alcanzar excepcionalmente grandes tamaños >2m *Brachyplatistoma filamentosum* hasta 25mm en miniatura, especie no descrita de los canales profundos de la Amazonia (Lundberg & Littman 2003). Los adultos de la mayoría de las especies de Pimelodidae caen dentro de un rango de tamaño aproximado de 20-80cm LS. Muchos bagres tienen una longitud máxima bajo de 12 cm.

El actual orden Siluriformes incluye 40 familias con alrededor de 490 géneros y unas 3730 especies (Nelson *et al.* 2016); Eschmeyer & Fong (2017) incluyen cerca de 3850 especies en 39 familias. De estas, alrededor de 2053 especies (con exclusión de los estrictamente marinos de la familia Ariidae) se encuentran en las Américas. Además, 18 géneros fósiles y 70 especies fósiles (Ferraris, Jr. 2007), incluyendo para Suramérica la †familia Andinichthyidae del Maastrichtiano inferior del Cretácico Tardío al Paleoceno en Bolivia, con los géneros *Andinichthys*, *Incaichthys* y *Hoffsterichthys*. Dos familias, Ariidae y Plotosidae, consisten en gran parte de especies marinas, pero tienen representantes que se encuentran con frecuencia en aguas salobres y las aguas costeras y algunas veces solamente en agua dulce. Otras familias de bagres son grupos de agua dulce, aunque algunas tienen especies que pueden invadir agua salobre. Con la inclusión de los fósiles del Eoceno Oligoceno de la Antártida (Grande & Eastman 1986), los bagres son conocidos de todos los continentes. El grupo hermano de los Siluriformes es Gymnotiformes (*vide* arriba bajo Otophysi). La mayoría de los bagres recientemente descritos son pequeños (< 20 cm de LS) en aguas tropicales poco exploradas, pertenecen a géneros establecidos, a menudo recientemente revisados (Rodiles-Hernández *et al.* 2005).

La más reciente familia de bagres que ha sido descrita para las Américas por Rodiles-Hernández *et al.* (2005), fue Lacantuniidae, erigida para el nuevo género y la nueva especie *Lacantunia enigmática*, del río Lacantún, afluente del río Usumacinta, Chiapas, sur de México. *Lacantunia enigmatica* no puede ser ubicada dentro, o como un descendiente basal hermano de ninguna familia o clado multifamiliar conocido, excepto Siluroidei. Esta especie podría representar un grupo ancestral quizás del Terciario temprano o más antiguo, y se agrega otro interrogante biogeográfico a la biota Mesoamericana históricamente compleja (Rodiles-Hernández *et al.* 2005). Un estudio filogenético molecular y biogeográfico (Lundberg *et al.* 2007) más tarde llegó a la conclusión de que *Lacantunia* de hecho representa una familia separada, más cerca de Claroteidae y sorprendentemente en un clado sin nombre de bagres con distribuciones en África.

La clasificación de las familias de Siluriformes sigue básicamente a de Pina (1998), que describe detalles de las sinapomorfias de los diferentes clados. Opiniones valiosas de las clasificaciones anteriores, así como información sobre los grupos, se encuentran en los trabajos de Pina (1998), Diogo (2003), Teugels (2003) y Nelson *et al.* (2016). Las notas en las descripciones de las familias presentes en Colombia y listadas abajo no necesariamente ofrecen características de diagnóstico. Una revisión detallada de los nombres de nivel superior fue dada por Ferraris y de Pina (1999). El registro fósil, que se remonta al Cretácico superior (y los fósiles son conocidos de todos los continentes, excepto, al parecer, Australia), se revisa en Gayet y Meunier (2003) y Ferraris, Jr. (2007). La clasificación taxonómica de los Siluriformes:

familia: subfamilia: género: especie, sigue básicamente a Ferraris, Jr. (2007), Nelson *et al.* (2016), y en parte actualizada según el *Catalog of fishes* (Eschmeyer & Fong 2017). De las 40 familias de Siluriformes, se han reportado 12 para Colombia, con cerca de 588 especies (DoNascimento *et al.* 2017), que se reportan brevemente a continuación.

Suborden CETOPSOIDEI. La única familia hermana de todos los bagres existentes, excepto Diplomystidae según De Pinna (1993), Hardman (2005), y de Pinna *et al.* (2007), o forma una tricotomía con el †Hypsidoridae y un clado de todos los bagres restantes según de Pinna (1998). Posición filogenética alternativas para los Cetopsidae es como hermana de Siluroidei (Diogo 2004), en una politomía en la base de todos Siluroidei (Sullivan *et al.* 2006), o en una politomía efectiva (nodos clave que tiene un soporte muy débil) entre la mayoría de Siluroidei (Betancur-R. *et al.* 2013a, en Nelson *et al.* 2016).

Familia CETOPSIDAE (bagres ballenas) de agua dulce de Suramérica. Peces de talla pequeña a moderada que comparten una aleta anal con una base larga, generalmente con 20-49 radios; cuerpo desnudo; aletas pectorales y dorsales sin espinas, excepto en algunos Cetopsinae; tres pares de barbos no nasales; margen orbital libre y cuerpo desnudo carente de placas óseas. Incluye 5 géneros con 42 especies (Vari & Ferraris 2003; Vari *et al.* 2005; Vari & Ferraris, 2009), clasificadas en dos subfamilias. En Colombia se registran 15 especies, incluidas en 4 géneros.

Subfamilia HELOGENINAE. Aleta dorsal corta, con unos cinco radios blandos y sin espina; aleta pectoral sin espina; aleta adiposa, si está presente, pequeña (presente o ausente en algunas especies); aleta caudal con 15 o 16 radios principales; 12 o 13 radios branquiostegales; 41-45 vértebras (incluyendo la 5 vértebra weber). Longitud máxima de unos 7 cm SL. Con un género, *Helogenes* (4, 2 en Colombia: *Helogenes castaneus*, *Helogenes marmoratus*) (sinónimo *Leyvaichthys castaneus* Dahl 1960).

Subfamilia CETOPSINAE. Aleta adiposa ausente; vejiga natatoria muy reducida e incluida en una cápsula ósea; aleta dorsal hacia adelante. Longitud máxima de unos 26 cm de LS. En la revisión de Cetopsinae (Vari *et al.* 2005), describen un nuevo género *Cetopcidium* (6, 2 en Colombia: *Cetopcidium morenoi*, *Cetopcidium pemon*), y dan validez a *Cetopsis* (21, 10 en Colombia), *Denticetopsis* (7, 1 en Colombia: *Denticetopsis seducta*), para un total de 3 géneros con 37 especies, de las cuales 15 especies registradas en Colombia.

Suborden LORICARIOIDEI. Seis familias con 159 géneros y 1.453 especies. Loricáridos pueden ser hermanos de los demás existentes bagres (Sullivan *et al.* 2006) o hermanos de Siluroides entre los grupos existentes de bagres (Diogo 2004).

Familia TRICHOMYCTERIDAE (Pygidiidae) bagres lápiz, lauchas o parasitos. Agua dulce, Costa Rica, Panamá, y en toda Suramérica. Los peces incluidos dentro de la familia Trichomycteridae forman un grupo monofilético bien corroborado y coherente. La característica externa más visible del grupo es la presencia de un parche de odontodes en el interoperculo, visible en posición ventral o ventrolateral de la cabeza; con frecuencia sin aleta adiposa; la aleta dorsal situada en la mitad central o posterior. Cuerpo desnudo y alargado; mentón usualmente sin barbillas; barbos nasales suelen estar presentes, generalmente dos pares de barbillas maxilares; por lo general dos pares de barbillas maxilares; usualmente sin aleta adiposa. Las aletas pélvicas han desaparecido en al menos tres linajes: *Eremophilus*, *Glanapteryginae* y *Miuroglanis*.

La distribución de la familia Trichomycteridae cubre prácticamente todo Suramérica. Especies del género *Hatcheria* han sido reconocidas como el registro más austral de cualquier pez primario de agua dulce en todo el mundo (Darlington 1957 en Arratia & MenuMarque 1981), que se extienden en la Patagonia hasta los 45°30" S. Sólo los Trichomycterinae están presentes a lo largo de todo el rango de distribución de la familia, y son los únicos que ocurren al oeste de los Andes. La mayor diversidad de Trichomycteridae se encuentra en la cuenca del Amazonas, donde todas las subfamilias tienen su más rica representación, excepto para los Trichomycterinae, que son sorprendentemente menos allí, y los Copionodontinae y Trichogeninae, que son relictos endémicos a otras cuencas. El Orinoco tiene la misma representación a nivel de subfamilia como el Amazonas. El número total de especies es menor en el Orinoco. En los drenajes de los ríos de las Guayanas, solo Trichomycterinae, Stegophinae y Vandelliinae han sido hasta ahora reportadas. Esta familia y Nematogenyidae son probablemente grupos hermanos (de Pinna 1998). Ocho subfamilias reconocidas provisionalmente, con cerca de 41 géneros y unas 273 especies (de Pinna 1998, de Pinna & Wosiacki 2003, Teugels 2003 en Nelson *et al.* 2016). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 216 especies, con 65 nuevas especies descritas entre 2008-2017. En Colombia se registran 5 subfamilias con 66 especies.

La ecología de los tricomicteridos es una de las más fascinantes de todos los peces, sobre todo debido a la presencia de especializaciones parasíticas en el clado que incluye vandelines y estegofilines. Los hábitos hematófagos de vandelines son ampliamente conocidos, aunque la información detallada aún no está disponible. El examen del contenido estomacal de especímenes de museo muestran que todos los vandelines se alimentan exclusivamente de sangre, que se toman por la inserción de la cabeza en la cámara branquial del anfitrión y laceran un vaso sanguíneo mayor con sus especializados dientes. Al menos las especies más grandes de *Vandellia* parecen apuntar constantemente por una arteria o vena branquial, sin dañar los filamentos de las branquias. Los Stegophilinae son todos comedores de escamas y mucus.

También algunos de ellos raspan piel y carne superficial, se sujetan a pedazos de carne. *Pareiodon microps* está especializado en comer trozos de carne, especialmente de peces heridos o muertos.

El nombre de “bagres parasitarios” se deriva de los hábitos que se dan en especies de dos subfamilias. Miembros de Vandelliinae son hematófagos y perforan la piel de los peces vivos o de otros animales y se hartan de sangre; algunos viven de sangre obtenida dentro de las cavidades branquiales de otros peces. Además, se dice que individuos de *Vandellia* (un candirú) del Amazonas entran en la uretra de los seres humanos con graves consecuencias tanto para el pez y la persona (véase la revisión de Carvalho 2003, de un libro sobre el candirú). El candirú es un pequeño pez transparente delgado de unos 3-5 cm de largo. Miembros de Stegophilinae se alimentan de la mucosidad y escamas de otros peces.

De las muchas leyendas que emergen de la vasta cuenca del Amazonas, ninguna es más extraña que la historia del candirú. Este pequeño sinuoso bagre se dice forzar su camino en las aberturas urogenitales de los bañistas desprevenidos, causando un dolor insoportable. Stephen Spotte (2002) pasó cuatro años investigando la biología de estas criaturas casi míticas y los informes de sus ataques a los seres humanos, a partir de los cuentos de los primeros exploradores europeos. Su historia es un intrincado mosaico, convincente de la ciencia y las tradiciones. ¿Son ciertas las leyendas? Lea y averigüe: “Candirú” (Spotte 2002; revision de Carvahlo 2003), y ten presente la advertencia: “*Look away now...The candirú (Vandellia cirrhosa), a parasitic catfish from South America, has been known to enter the urethra of human bathers*”.

Según la extensa revisión bibliográfica (43 artículos) hecha por Bauer (2013), aunque el candirú se dice ser atraído por la orina, su predilección por la orina, o cualquier sustancia para el caso, nunca se ha demostrado. Literatura sobre la biología de peces, estudiando los hábitos de alimentación del candirú, no es concluyente, y no indica ninguna evidencia de ataques a humanos. Tal vez, es un caso de “entrada por error”? El tamaño de los peces permite sin duda su alojamiento en una uretra. Sin embargo, sin el oxígeno disponible y sin espacio para “nadar” arriba la uretra, es poco probable que el pez sobreviva incluso minutos. Definitivamente no puede “acomodarse” ahí. Las preguntas críticas planteadas por Vinton y Stickler (1941) aún hoy siguen sin respuesta.

Subfamilia TRICHOMYCTERINAE. América Central y Suramérica. Es la más grande y compleja de las subfamilias. Aunque pequeña en el principio, Trichomycterinae gradualmente llegó a incluir aproximadamente la mitad de las especies de la familia. A pesar de su inmensidad, en términos de número de especies y distribución, relativamente pocos géneros se reconocen en Trichomycterinae, y además la mayoría de ellos son monotípicos. La mayor parte de las especies

están incluidas en el género *Trichomycterus*, de nuevo una cesta de residuos no monofiléticos para las especies que carecen de los caracteres diagnósticos de los otros géneros. Costa y Bockmann (1993) muestran a un subconjunto relativamente grande de *Trichomycterus* formar un grupo monofilético, y lo dividen en un género separado, *Ituglanis*. Además, Costa y Bockmann hipotetizan *Ituglanis* como el grupo hermano en un gran clado compuesto por Glanapteryginae, Sarcoglanidinae, Tridentinae, Stegophilinae y Vandelliinae.

Aparte de *Ituglanis*, todo otro género de Trichomycterinae es de importancia filogenética cuestionable (de Pina & Wosiacki 2003). *Eremophilus* incluye su especie tipo del Altiplano de Bogotá, *Eremophilus mutisii* Humboldt 1805 -el primer Trichomycteridae descrito. Restantes géneros de Trichomycterinae: *Rhizosomichthys*, *Hatcheria*, *Bullockia* y *Silvinichthys* son monotípicos y solo sobre la base de autapomorfias. Su posición filogenética es desconocida y probablemente ello hace *Trichomycterus* más rampante no monofilético (de Pina & Wosiacki 2003). Trichomycterinae requiere revisión (de Pina 1998).

Trichomycterinae incluye 8 géneros, *Bullockia* (1), *Eremophilus* (1), *Hatcheria* (1), *Ituglanis* (22), *Rhizosomichthys* (1), *Scleronema* (3), *Silvinichthys* (5) y *Trichomycterus* (alrededor de 160), con cerca de 194 especies (de Pinna & Wosiacki 2003, Wosiacki & Garavello 2004, Bichuette & Trajano 2004, Fernández & de Pinna 2005, Campos-Paiva & Costa 2007, Wosiacki & de Pinna 2008, Barbosa & Costa 2010, Fernández & Vari 2012, Bichuette & Rizzato 2012, Fernández *et al* 2013, cita en Nelson *et al*. Se distribuyen desde el nivel del mar hasta 4.500 m de altitud. Algunas de las especies en la propagación inusualmente amplia del género *Trichomycterus* pueden habitar corrientes torrenciales. Una especie, *Trichomycterus catamarcensis* de los Andes de Argentina, carece de la cintura y aletas pélvicas. Esta subfamilia no puede ser un grupo monofilético y por lo tanto requiere revisión (*e. g.* de Pinna 1998, Datovo & Bockmann 2011).

En Colombia se han registrado 4 géneros con 46 especies: *Eremophilus* (1, 1 en Colombia: *Eremophilus mutisii*), *Ituglanis* (11, 2 en Co: *Ituglanis guayaberensis*, *Ituglanis metae*), *Rhizosomichthys* (1, 1 en Colombia: *Rhizosomichthys totae*) y *Trichomycterus* (163, 43 en Colombia), solo le supera Brasil con cerca de 82 especies. Estos peces se distribuyen generalmente desde los 800 m hasta los 4.500 m de altitud, algunas especies desde cerca del nivel del mar. Especies de *Trichomycterus* pueden habitar corrientes torrenciales y geofomas correspondientes a cavernas/cuevas. En Suramérica, Brasil cuentan con el mayor número de especies troglomorfas descritas para ecosistemas de cavernas, alcanzando más de 25 registros (Rizzato, Costa-Jr., Trajano & Bichuette 2011). Le sigue Colombia con 4 especies descritas, algunas por describir, de ambientes hipogeos (Castellanos-Morales & Galvis 212).

Subfamilia VANDELLIINAE. Suramérica. Incluye 4 géneros con 9 especies (de Pina & Wosiacki 2003, Teugels 2003, Fernández & Schaefer 2009, Nelson *et al.* 2016, Eschmeyer & Fong 2017). En Colombia se encuentran los 4 géneros, con 4 especies, *Paracanthopoma* (1, 1 en Colombia), *Paravandellia* (2, 1 en Colombia: *Paravandellia phaneronema*) y *Vandellia* (3, 2 en Colombia: *Vandellia beccarii*, *Vandellia cihrrrosa*).

Subfamilia STEGOPHILINAE. Peces de agua dulce, Suramérica. Proceso coronoides del dentario orientado horizontalmente; proyección posterior en forma de ala en la punta distal del premaxilar; proceso posterodorsal de la hiomandíbula medial a la lámina principal del hueso; apertura de la boca un amplio disco en forma de media luna (DoNascimento 2015). Son un conjunto de especies especializadas en comer escamas, mucosidad o la piel de otros peces.

Esta subfamilia incluye 12 géneros, *Acanthopoma* (1), *Apomatoceros* (1), *Haemomaster* (1), *Henonemus* (5), *homodiaetus* (4), *Megalocentor* (1), *Ochmacanthus* (5), *Parastegophilus* (2), *Pseudostegophilus* (2), *Pareiodon* (1), *Schultzichthys* (2), y *Stegophilus* (3), con cerca de 28 especies (de Pinna & Wosiacki 2003, Teugels 2003, DoNascimento & Provenzano 2006). En Colombia se han registrado 7 géneros con 12 especies: *Haemomaster* (1, 1 en Colombia: *Haemomaster venezuelae*), *Henonemus* (5, 2 en Colombia: *Henonemus punctatus*, *Henonemus triacanthopomus*), *Megalocentor* (1, 1 en Colombia: *Megalocentor echthrus*), *Ochmacanthus* (5, 3 en Co), *Pseudostegophylus* (2, 2 en Colombia: *Pseudostegophylus haemomyzon*, *Pseudostegophylus nemurus*), *Schultzichthys* (2, 2 en Colombia: *Schultzichthys bondi*, *Schultzichthys gracilis*), *Stegophilus* (3, 1 en Colombia: *Stegophilus septentrionalis*).

Subfamilia TRIDENTINAE. Peces suramericanos de agua dulce. Aleta anal relativamente larga, con más de 15 radios. Cerca de 4 géneros, *Miuroglanis* (1), *Tridens* sp. (1, 1 en Co), *Tridensimilis* (2, 1 en Colombia: *Tridensimilis venezuelae*), y *Tridentopsis* (1, 1 en Co: *Tridentopsis pearsoni*), con cerca de 7 especies (de Pinna & Wosiacki 2003, Teugels 2003). Para Colombia se reportan 3 géneros con 3 especies.

Subfamilia SARCOGLANIDINAE. Peces suramericanos de agua dulce. 6 géneros y 11 especies, la mayoría son monotípicos, *Ammoglanis* (3), *Malacoglanis* (1), *Microcambeva* (3), *Sarcoglanis* (1), *Stauroglanis* (1), y *Stenolicmus* (2). Se conocen especies no descritas (de Pinna & Wosiacki 2003, Teugels 2003, Mattos *et al.* 2008, Mattos & Lima 2010). Diminutos bagres especializados, poco conocidos. La mayoría conocidos solamente de unos pocos ejemplares de la cuenca del Amazonas (Costa *et al.* 2004, Mattos *et al.* 2010). En Colombia se ha registrado *Malacoglanis gelatinosus* en la cuenca del río Caquetá.

Familia CALLICHTHYIDAE – Armored catfishes (bagres acorazados). Agua dulce, Panamá y Suramérica. Cuerpo con dos hileras de placas óseas sobrepuestas en

cada lado; línea lateral reducida; dientes premaxilares ausentes en los adultos; vejiga natatoria encerrada en huesos: boca pequeña ventral; uno o dos pares de barbos bien desarrollados presentes; aletas pectorales y dorsal con fuertes espinas; espina con mecanismo de cierre presente en el borde anterior de la aleta adiposa; algunas especies pueden desplazarse a distancias cortas en la tierra, mediante la utilización de la respiración aérea extrayendo el oxígeno del aire en la parte posterior vascular del intestino (e.g. Cala 1987). Incluye dos subfamilias con 8 géneros y 202 especies, y una especie fósil (Ferraris, Jr. 2007). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 219 especies, incluyendo 21 nuevas especies descritas entre 2008-2017 en la subfamilia *Corydoradinae*. Para Colombia se han reportado 44 especies, incluidas en dos subfamilias.

de Pinna (1993, en Nelson *et al.* 2016), y Sullivan *et al.* (2006) encuentran estos peces ser los primeros de una secuencia de sucesivos grupos hermanos entre las restantes familias de Loricarioidei (Callichthyidae, Scoloplaxidae, Astroblepidae, Loricariidae). Reis (1998) discutió el registro fósil y la biogeografía de este taxón. *Corydoras* aparece en el registro fósil en el Paleoceno tardío de Argentina, y †*Hoplosternum* sp., se ha reportado desde el Mioceno de Colombia (Lundberg 1997).

Subfamilia CALLICHTHYNAE. Área del hocico deprimida. 5 géneros con 17 especies (Reis 2003c, Reis *et al.* 2005, Reis & Kaefer 2005), 4 en Colombia con 10 especies: *Callichthys* (4, 3 en Colombia), *Dianema* (2, 1 en Colombia: *Dianema longibarbis*), *Hoplosternum* (3, 3 en Colombia), *Lepthoplosternum* (6, 1 en Colombia: *Lepthoplosternum altamazonicum*), *Megalechis* (2, 2 en Colombia: *Megalechis picta*, *Megalechis thoracata*).

Subfamilia CORYDORADINAE. Área del hocico achatada o redondeada. Cuatro géneros: *Aspidoras* (cerca de 20 especies), *Brochis* (1) *Corydoras* (cerca de 160, 34 en Colombia) es el único género reportado para Colombia y *Scleromystax* (4), con cerca de 185 especies (Reis 2003c, Britto *et al.* 2009).

Familia ASTROBLEPIDAE (Argidae). *Bagres andinistas*. Peces habitantes de corrientes de alta montaña de los Andes desde Panamá al norte, Colombia, Venezuela hasta Bolivia en el sur, entre los 800 a 3.500 m de altitud. Su distribución incluye corrientes en ambos lados de las cordilleras de la región Andina, que drenan al Océano Pacífico, Mar Caribe, y cuencas del Amazonas/Orinoco al Océano Atlántico. Dos especies, *Astroblepus pholeter* y *Astroblepus ribeirae*, habitan cuevas y carecen de pigmento: la primera con ojos diminutos y ojos completamente ausentes en la última especie.

Astroblepidae se puede reconocer por la presencia de una boca carnosa con labios succionarios expandidos en forma de disco y cuerpo desnudo. La mandíbula superior es móvil articulada con el cráneo, ancho y plano, que lleva varias filas de dientes; dos

barbillas presentes, maxilar y nasal; aleta adiposa presente o ausente; aleta dorsal con espina y 6 a 7 radios blandos; espina de la aleta dorsal carece de mecanismo de cierre (presente en los emparentados Callichthyidae y Loricariidae), aleta anal con 4-6 radios; 34 vertebras -17+17 (Schaefer 2003). Algunos miembros del grupo son capaces de vivir en corrientes torrenciales de montaña, hasta los 3.500 msnm. Longitud máxima cerca de 30 cm.

Los Astroblepidae son únicos dentro de los Siluriformes en un número de accesorios. Lo más notable es la presencia de una musculatura derivada de la aleta pélvica en que el nervio isquiático del protractor está completamente separado del músculo *hypaxialis* y se desarrolló como un par de cuerdas finas entre los esqueletos de las aletas pectoral y pélvica. Alternando el nervio isquiático la contracción de los músculos contractor y retractor, junto con la adhesión a través de la boca suctoria, dan a *Astroblepus* la capacidad de escalar superficies verticales (Shelden 1937 en Schaefer 2003). Algunos *Astroblepus* son respiradores aéreos, extrayendo el oxígeno del aire (e.g. Cala 1987).

Astroblepidae incluye un género: *Astroblepus* Humboldt 1805. Especie tipo: *Astroblepus grivalvii* Humboldt 1805, localidad tipo: río Palacé, cerca a Popayán, Colombia. Un género con al menos 56 especies (Schaefer 2003b; Schaefer *et al.* 2011); Ferraris, Jr. (2007) reporta 60 especies; Eschmeyer & Fong (2017) listan 81 especies, de las cuales 26 han sido descritas entre 2008-2017. Para Colombia se registran 39 especies de *Astroblepus* (DoNascimento *et al.* 2017).

Incremento de especies, especialmente en Colombia, se debe a una serie de descripciones recientes de nuevas especies (e.g. Ardila Rodríguez 2015). Schaefer y Buitrago-Suárez (2002 en Nelson 2016), describen la piel y odontodes de los radios de la aleta y características de la superficie de la piel de especies andinas.

Familia LORICARIIDAE. *Suckermouth armored catfishes* (bagres acorazados boca suctora). Son peces de agua dulce distribuidos en la mayor parte del Neotrópico, que se extienden desde Costa Rica en el norte hasta Argentina en el sur. La mayoría de las especies se encuentran en el lado oriental de los Andes, pero varias especies se restringen en laderas occidentales de ese rango de montañas, desde niveles bajos hasta los 3.000 msnm. Cuerpo con placas óseas; boca ventral, con o sin barbillas evidentes; labio ventral papiloso; aleta adiposa, cuando está presente, por lo general con una espina en el borde anterior; intestino relativamente largo; 23-38 vértebras. Los miembros de esta familia se pueden encontrar desde elevaciones bajas a corrientes rápidas que fluyen hasta 3.000 m. “Pleco” o “*Plecotomus*” es un nombre usado en el comercio de acuarios para las especies en varios géneros de esta familia.

Cuerpo con placas óseas. Boca ventral, con o sin barbillas notorias; labio ventral papiloso; aleta adiposa, cuando presente, generalmente con un espina en el borde anterior; intestino relativamente largo; 23-38 vertebras. 7 subfamilias de Loricariidae son reconocidas actualmente: Lithogeneinae, Neoplecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Ancistrinae, Hypostominae, Delturinae, clasificación basada en Reis *et al.* (2003: 318-400, Eschmeyer & Fong 2015), que a su vez sigue de cerca, con modificaciones, la clasificación de Isbrücker (1980), quien junto con sus coautores, en especial su mentor Hans Nijssen, añadieron mucho a nuestros conocimientos.

Esta es la familia más grande de Siluriformes, con más especies descritas cada año. El reconocimiento de las siete subfamilias y su composición se basa en de Pinna (1998) y Reis *et al.* (2003), que a su vez seguido de cerca, con modificaciones, el estudio clásico de Isbrücker (1980) y coautores como Hans Nijssen. En Nelson (1994), *Lithogenes* se colocó en Astroblepidae. Ferraris, jr. (2007) lista cerca de 720 especies válidas, y más son descritas cada año, clasificadas en 96 géneros. Eschmeyer & Fong (2017) reconocen 951 especies (232 descritas entre 2008-2017), clasificadas en 110 géneros. Loricariidae está entre las más grandes de todas las familias de peces, solo Gobiidae, Cyprinidae, Cichlidae y Labridae incluyen más especies (Isbrücker 1980).

Nelson *et al.* (2016), reportan alrededor de 106 géneros y unas 915 especies, con una de las especies incertae sedis de esas listadas de Reis *et al.* (2003: 318-400). Información sobre las subfamilias listadas a continuación es a partir de los capítulos de Reis *et al.* (2003: 170-230), escritos por especialistas de la siguiente manera: Neoplecostominae (C. J. Ferraris, Jr.), Hypoptopomatinae (S.A. Schaefer), Loricariinae (C. J. Ferraris, Jr.), Ancistrinae (S. Fisch-Muller), Hypostominae (C. Weber). Siete subfamilias de Loricariidae son reconocidas actualmente: Lithogeneinae, Neoplecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Ancistrinae, Hypostominae, Delturinae, clasificación basada en Reis *et al.* (2003: 318-400, Eschmeyer & Fong (2016), que a su vez sigue de cerca, con modificaciones, la clasificación de Isbrücker (1980), quien junto con sus coautores, en especial su mentor Hans Nijssen, añadieron mucho a nuestros conocimientos. En Colombia se registran 4 subfamilias, con 44 géneros y 187 especies (DoNascimento *et al.* 2017).

Placas dérmicas de loricáridos ocurren como fósiles en el Eoceno u Oligoceno de Brasil, y otros restos de Suramérica son del Mioceno (Gayet & Meunier 2003). †*Taubateia paraiba* es un fósil denominado loricárido de finales del Oligoceno o Mioceno temprano del Brasil (Malabarba & Lundberg 2007).

Subfamilia HYPOPTOPOMATINAE. Ampliamente distribuidos a través de las tierras bajas cis-Andinas de Suramérica desde Venezuela al norte de Argentina, y se encuentran en corrientes pequeñas y ríos de taño moderado. Según Nelson *et al.*

(2016), incluye cerca de 140 especies, clasificadas en unos 21 géneros, de los cuales se registran para Colombia 7 géneros con 24 especies: *Pseudorinelepis* (1, 1 en Colombia: *Pseudorinelepis genibarbis*), *Acestridium* (4, 3 en Colombia), *Apistoloricaria* (4, 2 en Colombia), *Hypoptopoma* (8, 8 en Colombia), *Otocinclus* (15, 5 en Colombia), *Oxyropsis* (3, 3 en Colombia), *Parotocinclus* (23, 2 en Colombia: *Parotocinclus eppleyi*, *Parotocinclus variola*). Schaeffer (1991) propuso una filogenia basada en caracteres osteológicos. Además, véase Carvalho & Reis (2009).

Subfamilia LORICARIINAE. En general, los loricarines pueden ser diferenciados de los demás loricáridos por tener un pedúnculo caudal deprimido sin aleta adiposa y, a menudo, un hocico deprimido. La mayoría de las especies de loricarines son de tamaño pequeño a mediano. La especie más grande, *Spatuloricaria euacathagenys*, alcanza más de medio metro de longitud, mientras que la más pequeña, *Hartiella crassicauda*, sólo crece hasta aproximadamente una décima parte de ese tamaño (5 cm). Presentan una amplia gama de características de dimorfismo sexual, que son utilizadas para diagnosticar especies, como tamaño y posición de los odontodes en la cabeza, el cuerpo, la aleta pectoral y la forma del labio inferior. Los machos de las especies con el labio inferior ampliado, en los géneros *Loricariichthys*, *Hemiodontichthys* y *Pseudoloricaria*, llevan los huevos fertilizados unidos a su labio hasta que nacen las larvas.

Loricariinae, incluye 238 especies, clasificadas en 34 géneros (Nelson *et al.* 2016), y se han registrado para Colombia 15 con 49 especies: *Crossoloricaria* (5, 3 en Colombia), *Dentectus* (1, 1 en Colombia: *Dentectus barbarmatus*), *Farlowella* (25, 13 en Colombia), *Lamontichthys* (4, 3 en Colombia), *Limathulichthys* (2, 1 en Colombia: *Limathulichthys griseus*), *Loricaria* (9, 3 en Colombia). Ferraris, Jr. 2003 reconoce 11 especies, y luego Ferraris, Jr. 2007 reconoce solo 9), *Loricariichthys* (18, 2 en Colombia: *Loricariichthys brunneus*, *Loricariichthys hauxwelli*), *Rineloricaria* (22, 9 en Colombia [Ferraris, Jr. 2003 lista 47 especies, y Ferraris, Jr. 2007 reconoce solo 22]), *Spatuloricaria* (11, 8 en Colombia).

Subfamilia ANCISTRINAE. Los Ancistrinae están distribuidos a través de todas las principales cuencas de los ríos neotropicales, desde Panamá a Chile en el lado occidental de los Andes y hasta Argentina en el lado este. Los miembros de esta familia comparten odontodes en la mejilla que pueden ser evertidos, que les confieren una ventaja defensiva, así como ofensiva. Esta subfamilia, reconocida por Isbrücker (1980), no constituye un grupo natural de acuerdo con datos moleculares, por lo que se esperan nuevas combinaciones de géneros y sinonimias de especies, ya que requiere de una revisión (Fisch-Muller 2003).

Las especies típicas andinas, están representadas por *Chaetostoma* aunque otros numerosos Ancistrinae se encuentran en sustratos rocosos de ríos caudalosos y

cascadas. Mayor diversidad de especies se encuentra en la cuenca del Amazonas. Tres especies de loricáridos de vida rupestre han sido descubiertas. Ellas pertenecen al género tipo *Ancistrus* y presentan adaptación morfológica clásica a la vida en las cuevas, como la ceguera y pérdida de pigmentación.

Fuera de *Megalancistrus* y *Pseudacanthicus*, que pueden crecer cerca de un metro de longitud, la mayoría de Ancistrinae son de tamaño pequeño a mediano, siendo los últimos apropiados para la vida en acuarios, y algunas especies se reproducen con éxito en cautiverio. Parece que la mayoría de Ancistrinae son activos durante la noche mientras que permanecen en sus leñosos o rocosos refugios durante el día. Varias especies son gregarias, y no es raro observar varias especies de Ancistrinae compartiendo el mismo hábitat.

La subfamilia es particularmente diversificada, incluyendo alrededor de 276 especies agrupadas en 29 géneros (Nelson *et al.* 2016). En Colombia se han registrado 66 especies, clasificadas en 14 géneros: *Acanthicus* (2, 1 en Colombia: *Acanthicus hystrix*), *Ancistrus* (66, 8 en Colombia), *Baryancistrus* (6, 2 en Colombia: *Baryancistrus beggini*, *Baryancistrus demantoides*), *Chaetostoma* (50, 23 en Colombia), *Cordylancistrus* (6, 2 en Colombia: *Cordylancistrus daguae*, *Cordylancistrus pijao*), *Dekeyseria* (6, 4 en Colombia), *Dolichancistrus* (4, 4 en Colombia), *Hypancistrus* (6, 5 en Colombia), *Lasiancistrus* (7, 4 en Colombia), *Leporacanthicus* (4, 2 en Colombia: *Leporacanthicus galaxias*, *Leporacanthicus triactis*), *Panaqolus* (9, 2 en Colombia: *Panaqolus albomaculatus*, *Panaqolus maccus*), *Panaque* (6, 4 en Colombia), *Pseudancistrus* (17, 1 en Colombia: *Pseudancistrus sidereus* [Fisch-Muller 2003 incluye 5 especies. y Ferraris Jr. 2007 reconoce 12 especies]), *Pseudolithoxus* (5, 4 en Colombia).

Subfamilia HYPOSTOMINAE. Lo géneros de esta subfamilia difieren de Ancistrinae por la ausencia de odontodes en forma de pelos evertibles en la zona interopercular de Hypoptopomatinae, en tener la cintura escapular no expuesta, y de Loricariinae en tener un pedúnculo caudal comprimido o cilíndrico. En general estos peces parece ser restringidos a agua dulce, excepto de *Hypostomus watwata* que vive en aguas salobres estuarinas de los ríos de Guayanas. La mayoría de las especies viven en el fondo y los bancos de arena y ríos rocosos. Durante el día permanecen bajo rocas o bajo las ramas de árboles muertos. La mayoría de ellos comienzan a activarse después de la puesta del sol (Webber 2003). Los resultados del análisis filogenético de los géneros de Hypostominae y Ancistrinae sugieren que Hypostominae es grupo parafilético (Armbruster 2004).

La mayoría de las especies son de tamaño mediano. *Isorineloricaria spinosissima* es el más grande Loricariinae, que puede alcanzar los 50 cm en LT. La mayor diversidad de géneros se registra en las cuencas costeras del este y sudeste de Brasil, con 10

géneros, en su mayoría endémicos. El género con más especies es *Hypostomus*, con cerca de 143 especies.

Esta subfamilia incluye 202 especies, clasificadas en 13 géneros (Nelson *et al.* 2016 y ref. allí). En Colombia se han registrado 7 géneros y 31 especies: *Aphanotorulus* (4, 4 en Colombia), *Hypostomus* (143, 15 en Colombia), *Leptoancistrus* (4, 4 en Colombia), *Peckoltia* (19, 7 en Colombia), incluyendo tres nuevas especies descritas por Armbruster *et al.* (2015), *Peckoltia lujani* para la cuenca del río Orinoco y sistema del río Meta en Colombia, *Pterygoplichthys* (18, 8 en Colombia), *Pseudorinelepis* (1, 1 en Colombia: *Pseudorinelepis genibarbis*).

Superfamilia ARIOIDEA. Anchariidae y Ariidae pueden ser los parientes más cercanos de cada uno (de Pinna 1993, Diogo 2005, Sullivan *et al.* 2006 en Nelson *et al.* 2016).

Familia ARIIDAE (Tachysuridae)-sea catfishes (bagres marinos). La familia más distribuida alrededor del mundo, comprende un gran grupo de bagres de tamaño medio a muy grandes (20-120 cm LT). Las especies son generalmente de apariencia similar y principalmente marinas (a 100 m de profundidad), muchos de agua salobres o dulces tropicales a templadas cálidas. Con barbillas maxilares, mandibulares y mentales usualmente presentes, aunque los barbos maxilares o mandibulares pueden estar ausentes; algunas placas óseas en la cabeza y cerca del origen de la aleta dorsal; aletas pectorales y dorsales, cada una con una espina anterior; aleta pélvica con 6 radios blandos; aleta anal con 14-40 radios blandos; aleta caudal profundamente horquillada; línea lateral completa; aleta adiposa presente, su origen a la altura del origen de la aleta anal. En la mayoría, si no en todas las especies, las hembras incuban los huevos relativamente grandes, portándolos en su boca hasta la eclosión (Marceniuk & Ferraris, Jr. 2003).

Muchas especies de bagres marinos entran en agua dulce y algunas son especies primarias de agua dulce. Por ejemplo, en Estados Unidos, México, América Central y Suramérica alrededor de 43 especies de los géneros *Arius*, *Aspistor*, *Bagre*, *Cathorops*, *Galeichthys*, *Genidens*, *Hexanematichthys*, *Notarius* y *Potamarius*, ocurren en agua dulce (algunas exclusivamente) o por lo menos se extienden en el agua salobre en las bocas del río en el mar (Marceniuk 2003). Estos peces tienen un alto valor económico, puesto que su carne es de buena calidad.

Betancur-R. (2009), muestrea ampliamente los géneros para producir una filogenia molecular que muestra ariines del Nuevo Mundo ser parafiléticos mientras ariines del Viejo Mundo son monofiléticos con subgrupos distribuidos en diferentes regiones. Las especies dentro Ariidae a menudo se dividen en tres subfamilias: Bagreinae que contiene sólo *Bagre*, Galeichthyinae que contiene sólo *Galeichthys*, y Ariinae que contiene el resto.

Ariidae incluye 32 géneros con 145 especies, 56 especies *inquirendae* y 13 especies fósiles (Ferraris, Jr. 2007). Eschmeyer Fong (2017) reconocen 151 especies nuevas (8 descritas entre 2008-2017, para un total de 151 especies válidas, incluidas en tres subfamilias. En Colombia se registran dos subfamilias con 7 especies habitantes de ríos colombianos.

Subfamilia ARIINAE. Compuesta por 29 géneros y 137 especies válidas, ocurriendo la mayor diversidad en África. En Colombia se encuentran 4 especies de los géneros: *Arius* (22, 1 en Colombia), *Cathorops* (21, 2 en Colombia), *Notarius* (13, 1 en Colombia: *Notarius bonillai*). *Notarius bonillai* definitivamente se le reporta como especie de agua dulce del Magdalena.

Subfamilia BAGREINAE. Conformada por el género *Bagre*, con 4 especies. En Colombia se encuentran 3 especies: *Bagre bagre*, *Bagre marinus* y *Bagre pinnimaculatus*, en los drenajes de ríos del Pacífico y el Caribe.

Muchos fósiles de Ariidae se reconocen por sus espinas de las aletas. Los fósiles de Ariidae son primero reconocidos en el Cretácico superior de América del Sur, y son comunes en la mayoría de los continentes por el Eoceno (por ejemplo, los fósiles del género existente *Ariopsis* de África: Murray 2000, Gayet & Meunier 2003).

Superfamilia DORADOIDEA. Una agrupación de Aspredinidae, Auchenipteridae y Doradidae es sugerida en base a resultados moleculares de Sullivan *et al.* (2006), Diogo *et al.* (2004b), y Hardman (2005) también apoyan la hipótesis que Auchenipteridae y Doradidae están estrechamente relacionadas. Incluye tres familias, 61 géneros y 345 especies (Nelson *et al.* 2016).

Familia ASPREDINIDAE-banjo catfishes (bagres banjo). Peces endémicos de agua dulce de Suramérica tropical, ampliamente distribuidos a través de la mayoría de los sistemas de ríos en estas áreas (*e.g.* Magdalena, Orinoco, Amazonas, São Francisco y Paraguay-Paraná), varios ríos pequeños al oeste de los Andes (Atrato, San Juan y Patía), así como también en aguas salobres y marinas entre los deltas de los ríos Orinoco y Amazonas. Pueden ser encontrados en hábitats que van desde los remansos poco profundos a profundos cauces de ríos hasta los estuarios de marea.

Los Aspredinidae se conocen comúnmente como bagres banyo debido a su forma del cuerpo en general, una cabeza deprimida y pedúnculo caudal delgado, que cuando se ven en vista dorsal algo se parecen al instrumento musical (Myers 1960); son fácilmente diferenciados por la forma del cuerpo con piel rugosa cubierta por tubérculos queratinizados a menudo dispuestos en filas paralelas a lo largo de la superficie dorsal y lados del cuerpo; carecen de aleta adiposa; parte anterior del cuerpo deprimido; apertura opercular reducida a una hendidura; 10 o menos radios en la aleta caudal; cuando se manipulan, algunas especies producen sonidos estridulatorios mientras la

abducción y aducción de sus espinas pectorales como los bagres Doradidae (Friel 2003). Su tamaño se extiende desde especies miniatura como *Micromyzon akamai*, menos de 1,6 cm LS, a grandes especies alargadas como *Aspredo aspredo*, llegando hasta los 38 cm LS. La mayoría de las especies son menores de 15 cm de longitud, *Micromyzon akamai* carecen de ojos (Friel & Lundberg 1996). *Acanthobunocephalus* puede ser hermano de las restantes taxa, por lo tanto no pertenecería en la subfamilia Bunocephalinae (Nelson *et al.* 2016).

La familia contiene 13 géneros con 40 especies (*e. g.* de Pinna 1998, Friel & Lundberg 1996, Friel 2003), incluyendo el nuevo género y especie, *Pseudobunocephalus lundbergi* descrito por Friel (2008). *Micromyzon akamai* (Friel & Lundberg 1996) carece de ojos. En Colombia se han registrado 6 géneros y 18 especies, clasificados en dos subfamilias.

Subfamilia BUNOCEPHALINAE. Cuatro géneros con 11 especies, *Amaralia* (1, 1 en Colombia: *Amaralia hypsiura*), *Bunocephalus* (10, 6 en Colombia), *Pseudobunocephalus* (6, 3 en Colombia), y *Pterobunocephalus depressus*.

Subfamilia HOPLOMYZONTINAE. Tres géneros, *Dupouyichthys* (1, 1 en Colombia: *Dupouyichthys sapito*), *Hoplomyzon* (3, 2 en Colombia: *Hoplomyzon papillatus*, *Hoplomyzon sexpapilostoma*), *Xyliphius* (7, 4 en Colombia), con 7 especies.

Familia DORADIDAE (bagres espinosos). Es una familia monofilética de bagres endémicos de Suramérica distribuidos en todas las cuencas mayores de los ríos, en Colombia, Brasil, Perú y Guayanas, pero estos peces no han sido conocidos de drenajes costeros del Pacífico. Cuerpo con una hilera de placas óseas laterales, la mayoría con espinas; *Doraops zuloagai* tiene solamente en la parte posterior del cuerpo. La mayoría de las especies se caracterizan por un escudo cefálico bien desarrollado y boca subterminal. Tres pares de barbillas (no nasales), barbos mandibulares con ramificaciones en algunos; aleta dorsal con espinas y 4-6 radios blandos; aleta adiposa por lo general presente. Los Doradidae son también llamados “bagres parlantes” debido a su producción de sonido, hecho ya sea por los movimientos de la espina pectoral o por la vibración de la vejiga natatoria, denominados gemidos, rechinas o ronroneos. Su valor comercial es moderado. Unos cuantos de los pequeños y relativamente vistosos peces de especies de por ejemplo: *Acanthodoras*, *Agamyxis*, *Platyodoras*, que son exportados como peces ornamentales.

Longitud desde alrededor de 3,5 cm LS en *Physopyxis lyra*, hasta *Oxyodoras niger*, una especie ampliamente distribuida, que alcanza cerca de 120 cm LT y 20 kg. Unas otras pocas especies de grandes ríos de géneros como: *Lithodoras*, *Megalodoras*, *Pterodoras*, pueden llegar a exceder los 50 cm, pero la mayoría de doradidos alcanzan

longitudes entre 10 y 20 cm LS. Doradidae es una familia de bagres monofilética endémica de Suramérica continental, y compuesto de 93 especies válidas aquí colocados en 31 géneros. Hipótesis filogenéticas existentes para Doradidae se derivan de un amplio análisis de datos morfológicos, y un estudio basado en una sola molécula en un subconjunto limitado de taxones (Arce *et al.* 2013). Nelson *et al.* (2016), registra alrededor de 32 géneros, con cerca de 93 especies (*e.g.* Sabaj & Ferrari 2003, Higuchi *et al.* 2007, Sousa & Birindelli 2011). Los fósiles más antiguos de Doradidae indudables son cráneos parciales de *Oxydoras* del Mioceno de Venezuela, Perú y Argentina (Lundberg 1998).

Los Doradidae con frecuencia son separados en dos grupos fácilmente reconocidos, uno con barbos maxilares simples y el otro con barbos fimbriados; grandes procesos humerales expuestos, espinas de la aleta pectoral y dorsal robustas y serradas, y cuerpos aplanados ventralmente. En general los doradidos se consideran oportunistas en su dieta omnívora, alimentándose de detritus, frutas y otro material vegetal, moluscos, insectos acuáticos, crustáceos y pequeños peces (Sabaj & Ferraris Jr. 2003, y referencias allí), Goulding (1980), Galvis *et al.* (1997).

Más del 70% de las 93 especies válidas se encuentran en la cuenca del Amazonas, y 28 especies son conocidas en la actualidad solo en esta cuenca. La cuenca del Orinoco es compatible con la segunda mayor fauna de doradidos con cerca de 22 especies, 7 de las cuales parecen ser endémicas. Los doradidos son particularmente abundantes y ricos en especies en sistemas de grandes ríos y hábitats de tierras bajas (<200 metros) de Brasil, Colombia y Ecuador, que experimentan prolongadas inundaciones estacionales, y migran a los canales principales en tiempos de sequía. Por lo menos una especie (*Lithodorax dorsalis*) se presume tolerar aguas salobres, donde es espacialmente común en estuarios cerca de la desembocadura del río Amazonas; los individuos adultos estacionalmente migran aguas arriba mientras los juveniles permanecen en el estuario. *Lithodorax dorsalis* migra hacia los bosques inundados para alimentarse de frutas y pastos, y puede ser un agente de dispersión eficaz para ciertas especies de árboles (Goulding 1980).

Nelson *et al.* (2016) reportan cerca de 32 géneros con 93 especies. En Colombia se han reportado 21 géneros con 56 especies (DoNascimento *et al.*): *Acanthodoras* (3, 3 en Colombia), *Agamyxis* (2, 2 en Colombia: *Agamyxis albomaculatus*, *Agamyxis pectinifros*), *Anduzedoras* (1, 1 en Colombia: *Anduzedoras oxyrhynchus*), *Amblyodoras* (5, 5 en Colombia), *Anadoras* (4, 2 en Colombia: *Anadoras nauticus*, *Anadoras grypus*), *Astrodoras* (1), *Centrochir* (1, 1 en Colombia: *Centrochir crocodili*), *Centrodoras* (2, 2 en Colombia: *Centrodoras brachiatus*, *Centrodoras hasemani*), *Doraops* (1, 1 en Colombia: *Doraops zuloagai*), *Doras* (5, 1 en Colombia: *Doras phlyzakion*), *Hassar* (5, 1 en Colombia: *Hassar orestis*), *Hemidoras* (2, 2 en Colombia: *Hemidoras stenopeltis*, *Hemidoras stuebelii*), *Hypodoras* (1, 1 en Colombia:

Hypodoras forficulatus), *Leptodoras* (12, 5 en Colombia), *Lithotodoras* (1, 1 en Colombia: *Lithotodoras dorsalis*), *Megalodoras* (2, 1 en Colombia: *Megalodoras unanoscopus*), *Nemadoras* (5, 4 en Colombia), *Orinocodoras* (1, 1 en Colombia: *Orinocodoras eigenmanni*), *Opsodoras* (4, 2 en Colombia: *Opsodoras boulengeri*, *Opsodoras morrisi*), *Ossancora* (4, 1 en Colombia: *Ossancora punctata*), *Oxydoras* (3, 2 en Colombia: *Oxydoras niger*, *Oxydoras sifontesi*), *Physopyxis* (3, 2 en Colombia: *Physopyxis ananas*, *Physopyxis lyra*), *Platydoras* (4, 2 en Colombia: *Platydoras armatulus*, *Platydoras hancokii*), *Pterodoras* (2, 2 en Colombia: *Pterodoras granulatus*, *Pterodoras rivasi*), *Rhinodoras* (5, 3 en Colombia), *Scorpiodoras* (2, 1 en Colombia: *Scorpiodoras heckelii*), *Tenellus* (3, 3 en Colombia), *Trachydoras* (5, 3 en Colombia) (Sabaj & Ferraris 2003, Birindelli *et al.* 2007, Higuchi *et al.* 2007, Sousa & Birindelli 2011).

Familia AUCHENIPTERIDAE -driftwood catfishes (bagres en troncos de madera flotante). Peces de agua dulce (una especie en agua salobre); endémicos desde Panamá y tropical Suramérica hasta Argentina. La familia está formada por bagres de tamaño pequeño a mediano, que no sobrepasan los 25 cm LS, siendo la especie más pequeña *Gelanoglanis nanonotocolus*, que no sobrepasa los 2,2 cm. Cuerpo desnudo, región dorsal del cuerpo entre la cabeza y la aleta dorsal con placas óseas suturadas debajo de la piel; por lo general tres pares de barbillas, barbillas nasales ausentes, par axilar más largo; espinas fuertes en las aletas pectorales y dorsal; aleta adiposo presente pero pequeña, rara vez ausente. Los Auchenipteridae son únicos dentro de los Siluriformes en al menos un aspecto de su biología reproductiva: inseminación interna probablemente en todas las especies. Mayores detalles sobre la reproducción de estos peces los encuentra en Ferraris, Jr. (2003b).

También, estos bagres son típicamente nocturnos, excepto unas pocas especies. Los especímenes de la mayoría de las especies se alimentan de insectos autóctonos que caen en el agua, otras especies son planctívoras y otras son primariamente piscívoras. Durante el día, muchas de las especies nocturnas se retiran a aguas más profundas y se esconden. A menudo se pueden encontrar en las grietas o huecos de troncos sumergidos, dando lugar al nombre común de la familia: bagres en madera flotante o troncos.

Las especies de esta familia están ampliamente distribuidas en Suramérica. Algunas especies se han reportado en drenajes transandinos del Caribe y una en la cuenca del Pacífico: el río Turia de Panamá, y no se conocen Auchenipteridae de otros drenajes de la vertiente Pacífica de las Américas. Esta familia ahora incluye la familia previamente reconocida Ageneiosidae (los nariz de botella o bagres sin barbos) con *Ageneiosus* y *Tetranematichthys* (Ferraris, jr. 2003b). Los fósiles incluyen restos del Mioceno de Argentina (Arratia & Cione 1996).

Auchenipteridae incluye 21 géneros con 115 especies (Nelson *et al.* 2016). Eschmeyer & Fong (2016) reportan 123 especies, entre ellas habiéndose descrito 25 especies nuevas entre 2008-2017. En Colombia se han reportado 46 especies, incluidas en 16 géneros. Corrientemente se reconocen dos subfamilias: Centromochlinae con 4 géneros y Auchenipterinae con los restantes 18 géneros de la familia, incluyendo el nuevo género monotípico *Spinipterus acsi* (Akama & Ferraris, Jr. 2011).

Subfamilia AUCHENIPTERINAE. Incluye 21 géneros con 76 especies, 10 de estas se describieron entre 2008-2017). En Colombia se han reportado 13 géneros con 30 especies: *Ageneiosus* (15, 6 en Colombia), *Asterophysus* (1, 1 en Colombia: *Asterophysus batrachus*), *Tympanopleura* (3, 3 en Colombia), *Auchenipterichthys* (4, 3 en Colombia), *Auchenipterus* (11, 2 en Colombia: *Auchenipterus ambyiacus*, *Auchenipterus muchalis*), *Entomocorus* (4, 1 en Colombia: *Entomocorus gameroi*), *Epapterus* (2, 1 en Colombia: *Epapterus dispilurus*), *Liosomadoras* (2, 2 en Colombia: *Liosomadoras morrowi*, *Liosomadoras oncinus*), *Pseudepapterus* (3, 2 en Colombia: *Pseudepapterus cucuhyensis*, *Pseudepapterus hasemani*), *Tetranematchthys* (2, 1 en Colombia: *Tetranematchthys wallacei*), *Trachelyichthys* (2, 1 en Colombia: *Trachelyichthys decaradiatus*), *Trachelyopterichthys* (2, 2 en Colombia: *Trachelyopterichthys anduzei*, *Trachelyopterichthys teniatus*), *Trachelyopterus* (11, 5 en Colombia).

Subfamilia CENTROMOCHLINAЕ. Soares-Porto (1998) dio detalles sobre las sinapomorfias mostrando monofilia y relaciones de este grupo. Con 48 especies (Ferraris 2003b, Vari & Ferraris 2013). Eschmeyer & Fong (2017), reportan 76 especies, 10 de ellas descritas entre 2008-2017. Para Colombia se reportan 3 géneros con 16 especies: *Centromochlus* (13, 7 en Colombia), *Gelanoglanis* (4, 1 en Colombia: *Gelanoglanis stoudi*), *Tatia* (15, 8 en Colombia).

Superfamilia PIMELODOIDEA. Aunque no es recobrada por de Pinna (1993), y no reconocida por Nelson (2006), reunión amonoflectica de tres subfamilias (Heptapterinae, Pimelodinae y Pseudopimelodinae) fue sugerido por Diogo *et al.* (2004b). Un grupo similar con tres miembros, ahora clasificado como familias, fue recuperado en los estudios moleculares de Hardman (2005) y Sullivan *et al.* (2006), el último estudio añadiendo también la problemática del género brasileño *Conorhynchos* cerca o dentro de Heptapteridae. Sullivan *et al.* (2013) también reconocieron a Pimelodoidea como monofilético.

Familia HEPTAPTERIDAE. Peces endémicos de aguas dulces del Neotrópico, siendo uno de los componentes más representativos del orden Siluriformes en pequeños cuerpos de aguas desde México hasta Argentina (*e. g.* *Rhamdia quelen*). Piel usualmente desnuda, tres pares de barbillas, aleta adiposa larga, aleta caudal profundamente horquillada, narinas bien separadas y sin barbillas. Desafortunadamente

para identificación en el campo, los miembros de esta familia no siempre pueden ser separados de miembros del anterior Pimelodidae por características externas (las características anteriores no son exclusivas de esta familia. Sinapomorfias se presentan en Lundberg *et al.* (1991), de Pinna (1998), Bockmann & Guazzelli (2003), Shibatta (2003a).

Esta familia es equivalente a Rhamdiinae previamente reconocida (colocada en Pimelodidae, con los géneros nominales enumerados en Lundberg *et al.* 1991a), más Heptapterinae de de Pinna (1998). La diversidad de este grupo es todavía no bien conocida (Bockmann & Guazzelli 2003). Entre los géneros, sólo unos cinco tienen su estado taxonómico estudiado en detalle, por ejemplo: *Gladioglanis* fue revisado por Lundberg *et al.* (1991); el género *Rhamdia* sin duda paraflético, fue revisado por Silfvergrip (1996), quien redujo el número aproximado de 100 especies nominales a sólo 11 especies válidas. Calcular la diversidad de los Heptapteridae es una tarea dura, teniendo aún especies *inquirenda* o inciertas en algunos géneros (*e. g.* *Pimelodella* y *Rhamdia*).

La familia tiene varios representantes locales en todas las áreas de endemismo ictiológico reconocidas en el Neotrópico. Estos peces rara vez superan un tamaño de 20 cm LS (*e. g.* especies de *Heptapterus*, *Pimelodella*, *Rhamdia*), y se considera que más del 60% de las especies tienen una longitud máxima de 10 cm LS. *Horiomyzon retropinatus*, un poco más de 2 cm LS, fue incluida en la lista de peces miniatura de Suramérica (Weitzman & vari 1988). Algunas otras especies como *Gladioglanis imparales*, *Nemuroglanis* deberían ser también tratadas como miniaturas (Bockmann & Guazzelli 2003).

Heptapteridae incluye varios géneros con especies troglomorfas o de cueva. Buena parte de estos peces son carnívoros generalizados u omnívoros que consumen principalmente artrópodos en todos los estadios, de origen autóctono y alóctono, como también peces, nematodos, algas, desechos de plantas vasculares etc.

Heptapteridae incluye 25 géneros con aproximadamente 209 especies (*e.g.* Shibatta 2003a, Bockmann & Guazzelli 2003, Weber *et al.* 2003, Trajano *et al.* 2004, Bockmann & Miguelarena 2008). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 214 especies, 15 de éstas especies se describieron entre 2008-2017. En Colombia se han registrado 14 géneros con 52 especies: *Brachyrhamdia* (6, 3 en Colombia), *Cetopsorhamdia* (9, 5 en Colombia), *Chasmocranus* (10, 1 en Colombia: *Chasmocranus rosae*), *Gladioglanis* (3, 2 en Colombia: *Gladioglanis conquistador*, *Gladioglanis machadoi*), *Goeldiella* (1, 1 en Colombia: *Goeldiella eques*), *Heptapterus* (11, 1 en Colombia: *Heptapterus panamensis*), *Imparfinis* (18, 8 en Colombia), *Mastiglanis* (1, 1 en Colombia: *Mastiglanis asopos*), *Myoglanis* (3, 1 en Colombia: *Myoglanis koepckeii*), *Nemuroglanis* (4, 2 en Colombia: *Nemuroglanis maiiai*, *Nemuroglanis pauciradiatus*), *Pariolius* (1, 1 en Colombia: *Pariolius armillatus*),

Phenacorhamdia (11, 5 en Colombia), *Pimelodella* (70, 17 en Colombia), *Rhamdia* (24, 4 en Colombia).

Familia PIMELODIDAE (bagres con largos bigotes). Peces endémicos de agua dulce del Neotrópico, con la diversidad más alta en las cuencas del Orinoco, Amazonas, Paraná y grandes ríos de las Guayanas. Algunas especies tienen una amplia distribución a través de una vasta región. La familia tiene representantes endémicos en los sistemas del río Magdalena, Maracaibo y grandes ríos del noroeste de Colombia y este de Panamá y sureste de Brasil. Con piel desnuda; tres pares de barbos, narinas bien desarrolladas y sin barbillas; borde orbital libre; espinas de las aletas dorsal y pectoral punzantes presentes o ausentes, nunca completamente flexibles o mayormente segmentadas; aleta adiposa presente y bien desarrollada. Longitud máxima alrededor de 2,8 m LH (longitud horquilla), alcanzada en *Brachyplatystoma filamentosum*.

Muchas especies de Pimelodidae de gran tamaño son especialmente importantes recursos alimenticios en gran parte de Suramérica tropical, y en algunos lugares son sobreexplotadas. Las especies de *Brachyplatystoma* y *Pseudoplatystoma* son los peces más importantes en la pesca comercial. Algunas especies incluyendo los bagres nariz de pala (*Sorubim* spp.) y *Pimelodus* spp., son populares en la industria de los peces de acuario. El bagre de cola roja (*Phractocephalus hemioliopus*) y el bagre “tigre” (*Merodontodus tigrinus*) son especies ornamentales generalmente de alto precio.

La evidencia morfológica de monofilia de los Pimelodidae ha sido soportada por Lundberg *et al.* (1088, 1991), Nass (1991) y de Pinna (1998). Debido al alto número de géneros (22 de 30) monofiléticos o con 2 especies, y el complejo género parafilético *Pimelodus*, que incluye cerca del 30% de los pimelodidos, requieren aún estudios en sistemática filogenética.

Esta familia ahora incluye las anteriores familias reconocidas Hypophthalmidae (bagres que miran hacia abajo o bagres con los ojos en posición baja), se cree estar más estrechamente relacionada a *Parapimelodus*, parte del grupo *Pimelodus* (De Pinna 1998, Lundberg & Littmann 2003). Los bagres zooplantívoros del género impar *Hypophthalmus* fueron siempre aislados en su propia familia, pero han demostrado ser pimelodines (Howes 1983, Lundberg *et al.* 1991); de Pinna 1993, 1998). Así, ahora Pimelodidae incluye *Hypophthalmus* y excluye los muchos bagres siempre clasificados en Pimelodidae, pero ahora incluidos en Heptapteridae (Bockmann & Guazzelli 2003) y Pseudopimelodidae (Shibatta 2003).

Buitrago-Suárez & Burr (2007) revisan el género *Pseudoplatystoma*, que consistía de tres especies descritas entre 1766 y 1840: *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus

1766), *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes 1840), y *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz 1829); dos especies recientemente reconocidas: *Pseudoplatystoma punctifer* Castelnau, *Pseudoplatystoma reticulatum* Eigenmann & Eigenmann; y describen tres nuevas especies: *Pseudoplatystoma orinocoense*, *Pseudoplatystoma metaense* y *Pseudoplatystoma magdaleniatum* (Buitrago-Suárez & Burr 2007). Las ocho especies forman un grupo monofilético con dos clados que son compatibles con las características anatómicas (es decir, anatomía esquelética y miología). *Pseudoplatystoma tigrinum* y *Pseudoplatystoma metaense* están restringidas a las cuencas del Orinoco y Amazonas, y las 6 especies restantes, se encuentran en las cuencas de las Guayanas, Orinoco, Amazonas y Paraná. *Pseudoplatystoma punctifer* y *Pseudoplatystoma tigrinum* son simpátricas de la cuenca del Amazonas, *Pseudoplatystoma metaense* y *Pseudoplatystoma orinocoense* en la cuenca del Orinoco, *Pseudoplatystoma corruscans* y *Pseudoplatystoma reticulatum* son simpátricas en el Paraná. *Pseudoplatystoma magdaleniatum* (cuenca del río Magdalena) y *Pseudoplatystoma fasciatum* (Guayanas) cada una se presenta como única especie de *Pseudoplatystoma* en sus respectivos rangos individuales (Buitrago-Suárez & Burr *op.cit.*).

Los peces de estas ocho especies son apetecidas como alimento tanto en la pesca comercial como de subsistencia, y hay un mercado como ornamentales de peces de tamaño mediano y juveniles. Así, Lundberg & Littmann (2003) y Ferraris (2007), en sus revisiones de Pimelodidae reportan las tres mismas especies de *Pseudoplatystoma* reconocidas hace mucho tiempo.

En Nelson (1994), tres subfamilias fueron reconocidas, Rhamdiinae, Pimelodinae y Pseudopimelodinae, con miembros de la primera y última ahora colocados en otras taxa. Lundberg *et al.* (2011) estudian las intra e inter relaciones de Pimelodidae.

Pimelodidae incluye alrededor de 32 géneros con 113 especies, 13 especies descritas entre 2008-2017 (Eschmeyer & Fong 2017), y 4 especies fósiles. En Colombia se reportan 20 géneros con 53 especies, incluyendo una fósil y dos nuevas: *Aguarunichthys* (3, 1 en Colombia: *Aguarunichthys inpai*), *Brachyplatystoma* (7, 6 en Colombia) y una especie fósil:

†*Brachyplatystoma promagdalenia* Lundberg, 2005, *Calophysus* (1, 1 en Colombia: *Calophysus macropterus*), *Cheirocerus* (4, 2 en Colombia: *Cheirocerus abuelo*, *Cheirocerus goeldii*), *Duopalatinus* (2, 1 en Colombia: *Duopalatinus peruanus*), *Exallodontus* (1,1 en Colombia: *Exallodontus aguanai*), *Hemisorubim* (1, 1 en Colombia: *Hemisorubim platyrhynchus*), *Hypophthalmus* (4, 4 en Colombia), *Leiarius* (3, 3 en Colombia), *Megalonema* (8, 4 en Colombia), *Phractocephalus* (1, 1 en Colombia: *Phractocephalus hemioliopterus*), *Pimelodina* (1, 1 en Colombia: *Pimelodina flavipinnis*), *Pimelodus* (ca.34, 11 en Colombia) inclusive dos nuevas

especies transandinas (Villa-Navarro, Acero P. & Cala-Cala 1917), *Pirinampus* (1, 1 en Colombia: *Pirinampus pirinampu*), *Platysilurus* (3, 3 en Colombia), *Platystomatichthys* (1, 1 en Colombia: *Platystomatichthys sturio*), *Pseudoplatystoma* (8, 5 en Colombia), *Sorubim* (5, 4 en Colombia), *Sorubimichthys* (1, 1 en Colombia: *Sorubimichthys platiceps*), *Zungaro* (2, 1 en Colombia: *Zungaro zungaro*).

Familia PSEUDOPIMELODIDAE -bumblebee catfishes (bagres abejorro, bagres jaspeados enanos, o bagre sapo). Peces de agua dulce de Suramérica, que antes formaban parte de la familia Pimelodidae. Por la monofilia del grupo demostrada por Lundberg *et al.* (1991) y su relación con Loricarioidei por de Pinna (1998), es posible sostener el nivel de la familia. Boca ancha, ojos pequeños sin margen orbital libre y barbos cortos. Algunos son populares peces de acuario, con un hermoso patrón de coloración, con amplias manchas de color marrón oscuro en el tronco. El tamaño es variable, alcanzando los 80 cm LT en *Batrochoglanis acanthochoroides*.

La biología de los peces de esta familia es poco conocida. Algunas especies han sido algo estudiadas por su valor como peces de acuario (*e.g. Lophosilurus alexandri*). Los *Batrochoglanis* son especialmente apreciados por la excelente carne y sabor debido al buen contenido de grasa, que a su vez la hace portadora de buena concentración de Omega-3 (= ácidos grasos EPA y DHA esenciales polisaturados y nutricionales que el cuerpo humano requiere y no puede producir). Además, *Batrochoglanis* junto con *Microglanis* son queridos por los acuaristas porque son peces más sociables que, por ejemplo *Pseudopimelodus*

Familia relativamente pequeña, con 6 géneros y solo 39 especies (Shibatta 2003a, b). Ferraris, Jr. (2007) reporta 30 especies válidas y una *inquirenda* en *Pseudopimelodus*. Eschmeyer & Fong (2017) reportan 50 especies, 17 de ellas descritas entre 2008-2017. Los Pseudopimelodidae están ampliamente distribuidos en Suramérica. La distribución de *Microglanis* es la más amplia, con 12 especies que van desde la vertiente occidental de los Andes del Perú a la cuenca del río de la Plata en Argentina. Nuevas especies de este género se han descrito tanto en la región del Amazonas como en el este de Brasil (Shibatta 2003b). El segundo género de más distribución es *Pseudopimelodus* con 5 especies, presente desde los ríos en la vertiente del Pacífico de los Andes en Colombia hasta La Plata. *Batrochoglanis* está presente en las cuencas de los ríos Magdalena, Orinoco y Amazonas, y en la cuenca de Maracaibo.

En Colombia se han reportado 6 géneros y 12 especies: *Batrochoglanis* (5, 4 en Colombia), *Cephalosilurus* (4, 1 en Colombia: *Cephalosilurus apurensis*), *Cruciglanis* (1, 1 en Colombia: *Cruciglanis pacifici*), *Microglanis* (23, 3 en Colombia), *Pseudopimelodus* (5, 2 en Colombia: *Pseudopimelodus bufonius*, *Pseudopimelodus schultzi*), *Rhyacoglanis* (1, 1 en Colombia: *Rhyacoglanis annulatus*).

Orden GYMNOTIFORMES (peces cuchillo Neotropicales).

Peces con cuerpo de anguilla, comprimido o cilíndrico; cintura pélvica y aletas ausentes, aleta dorsal ausente (véase familia Apterontidae); aleta anal extremadamente larga, con más de 100 radios, extendiéndose desde cerca del origen de la aleta pectoral hasta cerca de la punta posterior del cuerpo, y utilizada en movimientos hacia delante y hacia atrás del pez; aleta caudal ausente o muy reducida (presente solo en Apterontidae); aberturas branquiales restringidas; abertura anal debajo de la cabeza o pectorales; pterigióforos basales de la aleta anal con una sola sección (radial) y una cabeza semiesférica cartilaginosa que articula los radios de las aletas, que les permite moverse en movimientos circulares; maxilar rudimentario, excepto en *Electrophorus*, dientes superiores ausentes, claustrum del complejo de Weber ausente, sustancia de alarma (Schreckstoff) ausente.

Órganos eléctricos presentes, en la mayoría de los grupos los órganos eléctricos son derivados de células musculares (miogénicos) en la mayoría de los grupos, o de células nerviosas en Apterontidae adultos (neurogénicos). Al igual que los bagres, los Gymnotiformes son nocturnos. Ellos probablemente surgieron en la región Neotropical. En base a un estudio cladístico de Fink & Fink (1981, 1996), se piensa que es el grupo hermano de los Siluriformes (véase arriba bajo Othophysini), una posición que es apoyada por numerosos sinapomorfias morfológicas (véase la discusión anterior en la serie Othophysini).

La diversidad y la historia natural de los peces eléctricos (Gymnotiformes) de los grandes canales de los ríos neotropicales han sido subestimadas debido a la enorme dificultad del muestreo de estos hábitats. Como resultado, muchas especies especializadas a este entorno han sido históricamente raras en las colecciones de museos. En años recientes sin embargo, peces eléctricos Gymnotiformes, en particular especies de la familia Apterontidae, han llegado a ser conocidas como uno de los más diversos y abundantes miembros de la fauna de los canales profundos en los grandes ríos neotropicales (*e. g.* Lundberg *et al.* 1987, Fernandes *et al.* 2004).

Los Gymnotiformes incluyen 5 familias, 33 géneros y por lo menos 208 especies y varias más están sin describir (Albert & Crampton 2005). Eschmeyer & Fong (2016) registran 244 especies, 99 de ellas se han descrito entre 2008-2017, clasificadas en 34 géneros. En Colombia (Co) se han registrado 21 géneros con 78 especies (DoNascimento *et al.* 2017). La clasificación seguida es la propuesta por Camposda-Paz & Albert (1998) y Albert & Camposda-Paz (1998), aceptada por Nelson (2006). Actualizada *online* según *The Catalog of Fishes* (Eschmeyer & Fong 2016). Nelson (2006), clasifica los Gymnotiformes en dos subórdenes. Véase la familia Sternopygidae abajo, para la única especie fósil conocida de este orden. El más

pequeño gymnotiforme es *Hypopygus lepturus*, alcanzando solo 8 cm LT (Albert & Crampton 2003).

Suborden GYMNOTOIDEI. Una familia, dos géneros, *Gymnotus* (38) y el monotípico *Electrophorus electricus* que equivalen a 39 species (Albert & Crampton 2005). Peces de cuerpo comprimido (raras veces cilíndrico), vertebras precaudales 12-26, excepto *Stenopygus*, que puede tener tantas como 30.

Familia GYMNOTIDAE—nakedback knifefishes. Peces de agua dulce; en el Norte solo el sur de México, Centroamérica y Suramérica. Incluye dos géneros: *Gymnotus* con 38 especies, y el género monotípico *Electrophorus* (Albert & Crampton 2005). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 41 especies, 8 nuevas especies descritas entre 2008-2017. Cuerpo subcilíndrico, profundidad del cuerpo del adulto mayor que la mitad de la anchura del cuerpo en el origen de la aleta anal; cavidad del cuerpo muy larga con 31 a 51 vertebras precaudales (más de 100 en *Electrophorus*, con adición continua de vertebras a lo largo de la vida). Longitud máxima alrededor de 2,2 m LT, alcanzada en *Electrophorus electricus*, especies de *Gymnotus* alcanzan hasta 100 cm. Escamas pequeñas presentes, boca superior, la aleta anal termina en el punto cercano a la punta de la cola. En especies de *Gymnotus* las descargas eléctricas son débiles. *Gymnotus*, aunque formalmente fue establecido por Linnaeus (1758), era ya conocido de previas contribuciones (*e. g.* Artedi 1738). A pesar de una serie de estudios morfológicos que han sido presentados (*e. g.* Mago-Leccia 1994); monofilia de este género fue discutida en un marco más objetivo (*e. g.* Campos-da-Paz & Costa 1996).

El género *Gymnotus* (peces cuchillo con bandas). Cuerpo con escamas pequeñas presentes; boca superior; aleta anal terminando cerca de la punta de la cola; cuerpo subcilíndrico; descargas eléctricas débiles. El género *Gymnotus*, actualmente con 38 especies (Campos-da-Paz, 2003; Crampton & Albert 2004, Albert & Crampton 2003a, 2005; Fernandes *et al.* 2005; Cognato *et al.* 2007; Maxime *et al.* 2011) es substancialmente más diverso que previamente reconocido (*e. g.* Nelson 1994, solo reconoció tres especies), con las 38 registradas en este trabajo, se erige como el género más ampliamente distribuido en hábitats de aguas poco profundas desde Argentina ~ 35° S (*Gymnotus inaequilabeatus*), hasta el sur de México ~18°N (*Gymnotus maculosus*), con registros en Trinidad (*Gymnotus carapo*), y regiones transandinas de Colombia y Ecuador (*e. g.* Ellis 1913, Eigenmann & Fisher 1914).

Electrophorus electricus (anguila eléctrica). Esta especie fue anteriormente reconocida en la familia Electrophoridae (pez cuchillo eléctrico), pero se colocó con los Gymnotidae en su propio suborden y género; la inclusión aquí en la misma familia con *Gymnotus* es basada en estudios que demuestran la estrecha relación (Albert & Campos-da-Paz 1998, Albert 2001). *Electrophorus electricus* es único entre los Gymnotiformes en tener grandes órganos eléctricos que producen descargas letales

(hasta de 600 voltios) para el aturdimiento de la presa (alto voltaje y bajo amperaje); es un respirador facultativo de oxígeno del aire, y su órgano respiratorio accesorio es la mucosa ampliamente plegada de la cavidad bucal que tiene un epitelio superficial que contiene una densa red de capilares de paredes muy delgadas (Dorn 1983, cita Cala 1987). Respiración aérea también ha sido reportada en *Gymnotus carapo* (Fink & Fink 1979, cita en Cala 1987c). Se reconoce fácilmente por su gran tamaño de hasta dos metros de longitud, su forma alargada y su coloración. Mientras que las larvas son uniformemente negras, los adultos exhiben un lado naranja-rojo que se extiende de la mandíbula sobre la mayor parte del abdomen; escamas ausentes; boca terminal; cuerpo redondeado; distribución en el norte de Suramérica, ante todo en las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas. Los machos construyen nidos de espuma en los que los huevos son depositados y fertilizados posteriormente. La masa de huevos en forma de disco se encuentra generalmente en el centro del nido de espuma. Dos meses después de la eclosión, las larvas habían alcanzado los 70-90 mm. Ya a una longitud de 55 mm, las larvas se hicieron menos sociales e hicieron varios nados aventurados fuera del grupo (Assunção & Schwassmann 1995).

Gymnotidae incluye 2 géneros con 40 especies, ambos géneros se encuentran en Colombia con 12 especies: *Electrophorus* (1, 1 en Colombia: *Electrophorus electrophorus*) y *Gymnotus* (39, 11 en Colombia).

Suborden STERNOPYGOIDEI. Cuerpo comprimido (raramente cilíndrico); vertebras precaudales 12–26 (excepto *Sternopygus*, que puede tener tantas como 30). Cuatro familias, 31 géneros y 169 especies (Nelson *et al.* 2016).

Familia RHAMPHICHTHYIDAE — sand knifefishes (Peces cuchillo hocico de tubo, o peces cuchillo de arenales). Peces de agua dulce de Suramérica. Son una familia de peces cuchillo eléctricos rabo de ratón que pueden ser fácilmente reconocidos por su cuerpo sumamente comprimido; hocico alargado y tubular; boca pequeña, desprovista de dientes en las mandíbulas orales; fosas nasales relativamente próximas entre sí; aletas dorsal y caudal ausentes (Planquette *et al.* 1996 en Ferraris 2003c). Una lista detallada de caracteres anatómicos diagnósticos de Rhamphichthyidae es presentada por Albert (2001).

Cuatro géneros con 26 especies; *Gymnorhamphichthys* (6, 2 en Colombia: *Gymnorhamphichthys hypostomus*, *Gymnorhamphichthys rondoni*), *Iracema* (1), *Rhamphichthys* (9, 4 en Colombia), *Hypopygus* (8, 2 en Colombia: *Hypopygus lepturus*, *Hypopygus neblinae*), *Steatogenys* (2 en Colombia: *Steatogenys duidae*, *Steatogenys elegans* (Ferraris 2003c, Albert & Crampton 2005, Carvalho *et al.* 2011). En Colombia se reportan los 4 géneros con 10 especies.

Familia HYPOPOMIDAE—bluntnose knifefishes (peces cuchillo con nariz chata). Peces de agua dulce de Panamá y Suramérica. Mandíbulas sin dientes; hocico

relativamente corto, no tubular; narinas bien separadas; origen de la aleta anal debajo o posterior a la base de la aleta pectoral; sin aleta caudal u órgano dorsal. Los Hypopomidae también poseen un multifásico (generalmente bifásico) órgano eléctrico de descarga producida en forma de pulsos discretos. Longitud máxima solo 35 cm obtenida en *Brachyhypopomus brevirotris*.

Hypopomidae incluye 4 géneros con 16 especies; en Colombia (Co) se han registrado 2 géneros con 9 especies: *Brachyhypopomus* (13, 8 en Co), *Hypopomus* (1), *Microsternarchus* (1, 1 en Co: *M. bilineatus*), *Stegostenopos* (1) (Albert & Crampton 2005, Giora & Malabarba 2009).

Familia STERNOPYGIDAE—glass knifefishes (Peces cuchillo translucidos cola de ratón). Distribuidos desde Panamá y a través de Suramérica. Hileras de dientes viliformes presentes en ambas mandíbulas; ojos relativamente grandes con diámetro igual o mayor que la distancia entre las narinas; origen de la aleta anal en el istmo. Los tamaños de estos peces son medianos a grandes, desde 12 cm en *Sternopygus vicentespelaea* a 140 cm en *Sternopygus macrurus*, *Sternopygus vicentespelaea* del Brasil son los únicos Gymnotiformes cavernícolas (Proudlove 2005). Los especímenes de muchas especies son muy comprimidos y translucidos en vivo (e. g. algunos *Eigenmannia* y *Rhabdolichops*). Los Sternopygidae son conocidos en todos los países suramericanos, excepto en Chile (Albert 2003a), y son más diversos, tanto taxonómica como ecológicamente, en la cuenca del Amazonas.

El único fósil que se conoce de Gymnothiformes, del Mioceno tardío †*Humboldtichthys* (anteriormente †*Ellisella*) *kirschbaumi* de Bolivia, pertenece a esta familia. Al igual que con Gymnotiformes vivientes, él podía regenerar su esqueleto caudal (Gayet & Meunier 2000, en Albert & Crampton 2005).

Sternopygidae incluye 6 géneros con 35 especies (Nelson *et al.* 2016); Eschmeyer & Fong (2017) registran 46 especies, de las cuales 17 nuevas especies se describieron entre 2008-2017. En Colombia se reconocen 4 géneros con 16 especies: *Distocyclus* (3, 1 en Colombia: *Distocyclus conirostris*), *Eigenmannia* (8, 6 en Colombia), *Rhabdolichops* (10, 4 en Colombia), *Sternopygus* (9, 5 en Colombia), y la especie fósil: †*Humboldtichthys kirschbauni*.

Familia APTERONOTIDAE -ghoht knifefishes (peces cuchillo fantasma). Peces de agua dulce distribuidos desde Panamá a través de Suramérica, excepto Chile (Albert 2003b). Estos peces son rápidamente reconocidos por ser los únicos Gymnotiformes con aleta caudal con finos radios que no está unida a la aleta anal; un órgano dorsal -una tira longitudinal de tejido carnoso firmemente unido a la línea media posterodorsal, semejando una aleta adiposa; origen de la aleta anal en, o anterior, al istmo. También poseen un órgano eléctrico neurogénico de alta frecuencia (más

de 750 Hz en adultos). Los adultos alcanzan diversos tamaños del cuerpo, desde los 16 cm en *Magadontognathus kaitukaensis* hasta los 1,3 m obtenida en *Apteronotus* (antes *Ubidia*) *magdalenensis*, y son taxonómica y ecológicamente más diversos en la cuenca del Amazonas, donde muchas especies están especializadas para habitar partes profundas del canal del río. Un aspecto importante de la diversidad en Apterodontidae es el dimorfismo sexual en el tamaño y forma del hocico. Por ejemplo, machos de *Parapteronotus hasemani* tienen mandíbulas muy alargadas, lo cual presume que participan en competencia entre machos.

Como en la mayoría de las familias de Gymnotiformes, la ecología y la historia natural de gran parte de especies de Apterodontidae son pobremente entendidas. Las especies de *Apteronotus* son las más ampliamente distribuidas, extendiéndose por todo el área de alcance de la familia, habitando tanto arroyos como ríos de llanuras de inundación y tierra firme. Los *Apteronotus* son predadores agresivos de pequeñas larvas de insectos acuáticos y peces, al igual que muchos otros Apterodontidae. Algunos Apterodontidae del canal principal del río son piscívoros agresivos (e. g. *Sternarchella*), mientras otros son planctívoros como *Adontosternarchus*; especies de *Magosternarchus* depredan las colas de otros peces eléctricos. Otras especies (e. g. *Sternarchorhynchus*) tienen hocicos tubulares y forrajean en los lechos de los fondos de los ríos las larvas de insectos acuáticos (Albert 2003b).

Nelson *et al.* (2016), incluyen en la familia Apterodontidae 14 géneros, con cerca de 87 especies válidas, según los trabajos de Albert (2001, 2003b), Albert & Crampton (2005, 2006), de Santana & Crampton (2006), de Santana *et al.* (2007), Triques (2011), de Santana & Vari (2012). Eschmeyer & Fong (2017), reportan 95 especies, de las cuales 26 se han descrito entre 2008-2017. En Colombia se han reportado 31 especies, clasificadas en 9 géneros: *Adontosternarchus* (6, 4 en Colombia), *Apteronotus* (23, 16 en Colombia), *Compsaraia* (2, 1 en Colombia: *Compsaraia compsus*), *Parapteronotus* (1, 1 en Colombia: *Parapteronotus hasemani*), *Platyurosternarchus* (2, 1 en Colombia: *Platyurosternarchus macrostomus*), *Sternarchella* (6, 3 en Colombia), *Sternarchogiton* (5, 1 en Colombia: *Sternarchogiton nattereri*), *Sternarchorhamphus* (1, 1 en Colombia: *Sternarchorhamphus muelleri*), *Sternarchorhynchus* (32, 3 en Colombia).

NEOTELEOSTEI (Neoteleostei). Seis superordenes, Ateleopodomorpha, Cycloquamata, Scopelomorpha, Lamprimorpha, Paracanthopterygii y Acanthopterygii incluyen los Neoteleostei, un grupo filogenético aún sin rango formal. Una revisión bibliográfica de los estudios acerca de la monofilia de Neoteleostei es presentada por Nelson *et al.* (2016). En Colombia los Acanthopterygii están bien representados por diferente taxones en aguas epicontinentales.

Superorden ACANTHOPTERYGII. Clados principales dentro de Acanthopterygii han sido reconocidos por Nelson *et al.* (2016) en el rango de series y secuencias para

indicar las relaciones probables. Algunos 34 órdenes, 284 familias, 2.422 géneros, y 14.797 especies (24% limitadas a agua dulce).

Serie PERCOMORPHA. Los Percomorpha han sido divididos en grupos en una secuencia filogenética sugerida en el rango de Subseries (*e. g.* Ophidiida, Batrachoidida, Gobiida). Percomorpha incluye 31 órdenes con 270 familias, 2.212 géneros, y 13.173 especies (Nelson *et al.* 2016).

Subserie BATRACHOIDIDA. Esta serie contiene un solo orden (peces sapo) con una familia.

Orden BATRACHOIDIFORMES (peces sapo).

Cuerpo generalmente sin escamas, pequeñas escamas cicloides en algunos; cabeza grande con ojos mas dorsales que laterales; boca grande y bordeada por premaxila y maxila; poros (foramen) en la axila de la aleta pectoral en algunos; aletas pélvicas yugulares (al frente de las pectorales), con una espina y dos o tres radios blandos; tres pares de branquias; membrana branquial ampliamente unida al istmo; seis radios branquiostegales; no tienen costillas. Algunos miembros pueden producir audibles sonidos con la vejiga natatoria, y pueden vivir fuera del agua durante varias horas. La mayoría son de color gris (*e. g.* Collette 2003, Nelson 2006). Incluye solo una familia con tres especies.

Familia BATRACHOIDIDAE–toadfishes (peces sapo). Peces marinos, principalmente bentónicos costeros; rara vez entran en agua salobre, varias especies entran ríos y unas pocas especies confinadas al agua dulce; Atlántico, Índico y Pacífico. Los peces sapo ocurren generalmente en fondos de arena y lodo, aunque las especies de *Sanopus* se reproducen en los arrecifes de coral. Fácilmente reconocibles por su característica forma: cabeza ancha y aplanada, a menudo con barbos y/o colgajos carnosos; ojos en la parte superior de la cabeza, dorsalmente dirigidos; boca ancha; dos aletas dorsales, la primera consta de 2 o 3 espinas puntiagudas fuertes, la segunda consiste en un gran número de radios blandos. Una a varias líneas laterales en la cabeza y el cuerpo. Color marrón en su mayoría monótono con manchas o monturas de negro. Distribución en el Atlántico, Índico y Pacífico. Greenfield *et al.* (2008) revisaron los peces sapo y erigieron una cuarta subfamilia, Halophryinae, que contiene la mayor parte de los géneros antes en Batrachoidinae.

Así, la familia está dividida en 4 subfamilias (Collette 1966, 2003a; Greenfield *et al.* 2008): Porichthyinae (2 géneros, 14 especies); Thalassophryinae (2 géneros, 11 especies). Batrachoidinae incluye 6 géneros con 24 especies, solo *Batrachoides goldmani* de agua dulce en Méjico y Guatemala, costa Pacífica; Halophryinae (12 géneros y 34 especies), para un total de 23 géneros y 83 especies validas para Batrachoididae (Nelson *et al.* 2016).

Subfamilia THALASSOPHRYNINAE. Es la única subfamilia presente en Colombia, con distribución en el Pacífico y Atlántico occidental. Dos espinas en la aleta dorsal; subopérculo sin espinas; espinas dorsales y operculares huecas y conectadas a las glándulas venenosas capaces de producir heridas muy dolorosas; dientes caninos ausente; cuerpo sin escamas ; no hay fotóforos; línea lateral única o ausente; radios de las aletas pectorales 13-18. Incluye dos géneros con 10 especies. En Colombia se han reportado ambos géneros con 3 especies en agua dulce: *Thalassophryne* (6, 1 en Colombia: *Thalassophryne amazonica*) cuenca del Amazonas y *Daector* (4, 2 en Colombia: *Daector gerringe*, *Daector quadrizonatus*) vertiente del Pacífico y Caribe (río Atrato).

Subserie GOBIIDA. Los Gobiida contienen dos órdenes, Kurtiformes y Gobiiformes, y son hermanos de todos los grupos siguientes (Nelson *et al.* 2016). Este clado fue sugerido, por ejemplo en el estudio de filogenia molecular de Betancur-R. *et al.* (2013).

Orden GOBIIFORMES-gobies (gobios).

Anteriormente los Gobiiformes fueron tratados como el suborden Gobioidi al orden Perciformes. Parietales ausentes; sistema de línea lateral reducido al desarrollo de canales variables cefálicos, excepto en el primitivo *Rhinichthys*; vejiga natatoria usualmente ausente; membranas branquiales generalmente unidas al istmo; sin apéndice pilórico; la primera dorsal espinosa con típicamente 4-10 espinas flexibles; segunda dorsal y anal con el primer elemento típicamente espinoso, y número variable de radios blandos; segunda dorsal y anal con el primer elemento típicamente espinoso, y número variable de radios blandos; aletas pélvicas debajo de las pectorales, con una espina y por lo general cuatro o cinco radios blandos, a menudo unidos; glándula espermática única; 25-35 vértebras (excepciones en ciertos caracteres ocurren en algunos Gobiidae).

Este orden comprende más de 2000 especies con variadas especializaciones ecológicas y características de historia de vida, que presentan un reto en la elucidación de relaciones entre los miembros. La gran diversidad de este orden ha obstaculizado un amplio y exhaustivo estudio de carácter morfológico. En consecuencia, no existe en la actualidad consenso familiar sobre la clasificación de los peces gobios. El grupo hermano de los gobios también es incierto, pero filogenias recuperadas de datos moleculares identifican Apogonidae y Kurtidae (Nelson *et al.* 2016). Los conocimientos sistemáticos y de diversidad de los Gobiiformes se están expandiendo rápidamente como lo demuestran las cerca de 30 contribuciones publicadas en este siglo que se citan en Nelson *et al.* (2016).

Nelson *et al.* (2016), incluyen en este orden 8 familias, cerca de 321 géneros, y aproximadamente 2.167 especies. Muchos gobios, probablemente por encima de

200 especies, ocurren en aguas dulces (por ejemplo en New Guinea y África). En Colombia se reporta la familia Eleotridae con un género y una especie.

Familia ELEOTRIDAE -spinycheek sleepers (peces durmientes de mejillas espinosas), antes incluida en el extenso orden Perciformes. Son peces marinos, agua salobre y dulce; en la mayoría de las áreas tropicales y subtropicales, raramente en zonas templadas. Aletas pélvicas separadas, sin disco succionario, boca nunca inferior; la dorsal espinosa con 2-8 espinas flexibles; escamas cicloides o ctenoides; 6 radios branquiostegales; 25-28 vertebras; longitud máxima cerca de 60 cm, alcanzada en *Dormitator maculatus* (Nelson 2006). Distribuidos en todo el mundo, por el norte hasta la costa Atlántica de los Estados Unidos y hacia el sur hasta las Islas Stewart, Australia, Nueva Zelanda, Indonesia. Habitan principalmente en ambientes de agua dulce y manglares.

En la amplia revisión bibliográfica reciente de Nelson *et al.* (2016), Eleotridae incluye 139 especies. Eschmeyer & Fong (2017), reportan 171 especies, de las cuales 17 descritas entre 2008-2017, clasificadas en 26 géneros, tales como *Dormitator*, *Eleotris*, *Gobiomorus*, *Hemieleotris*, *Mycrophilypnus*. Antes incluidos en la Subfamilia Eleotrinae (Nelson 2006). En Colombia se registra 1 género con una especie (DoNascimento *et al.* 2017): *Mycrophilypnus* (5, 1 en Colombia: *Mycrophilypnus ternetzy*).

Familia POLYCENTRIDAE -South American leaffishes (peces hoja suramericanos), antes incluida en el orden Perciformes. Peces de agua dulce de Suramérica tropical. Caracteres (también compartidos con *Polycentropsis*: familia Nandidae), larvas con una glándula de tejido óseo multicelular en la parte superior de la cabeza; y adultos con un procedimiento de desove único (Britz 1997). Ver Springer y Johnson (2004) para la musculatura del arco branquial dorsal. Cuidado parental es dado a los huevos y larvas. En Suramérica hay tres especies, *Monocirrhus polyacanthus* distribuido en las tierras bajas del Amazonas de Colombia, Brasil, Perú y Venezuela; *Polycentrus schomburgkii* Trinidad a Guayana y Brasil (Britz & Kullander 2003), y la nueva especie *Polycentrus jundia* (Coutinho & Wosiacki 2014). Eschmeyer & Fong (2017) reportan 5 especies, de ellas una descrita entre 2008-2017.

En Suramérica estos peces son pequeños, con cerca de 6-8 cm LS. La aleta dorsal tiene 16-18 espinas y 7-13 radios, la aleta anal 12-13 espinas y 7-14 radios; no hay línea lateral. Las especies tienen una boca característica y cabeza grande, con la mandíbula superior muy protractil en *Monocirrhus*. La nidada de huevos es depositada debajo de hojas de plantas acuáticas en *Monocirrhus*, o en la de raíz en pequeñas grietas en *Polycentrus* (Barlow 1967, cita Britz & Kullander 2003).

Polycentridae es el resultado de la división de la familia Nandidae en tres familias, Badidae, Nandidae y Polycentridae, pues no hay evidencia de una relación cercana entre Polycentridae y Nandidae+Badidae (e.g. Britz & Kullander 2003, Springer & Johnson 2004). En Colombia solo se registra el género y especie *Monocirrhus polyacanthus*.

Orden MUGILIFORMES – mullets. Ha habido mucho desacuerdo con respecto a las relaciones de la única familia colocada en este orden. Berg (1940) colocó las tres familias Atherinidae, Mugilidae y Sphyraenidae en el orden Mugiliformes. A la luz de la evidencia morfológica anterior relacionando Mugiliformes con Atherinomorpha (e.g. Stiassny 1993) y filogenias moleculares hasta ahora agrupándolos con Ovalentaria, que incluye a Atherinomorpha (Wainwright *et al.* 2012, Betancur-R *et al.* 2013a, en Nelson *et al.* 2016),

Familia MUGILIDAE (lisas, salmonetes). Son peces marinos costeros y de agua salobre, algunos de agua dulce, de todos los mares tropicales y templados. Algunas especies se alejan en las desembocaduras de los ríos, pero no se consideran generalmente ser habitantes de agua dulce. Unas pocas especies habitan en agua dulce por gran parte o todo su ciclo de vida.

En la región Neotropical, solo dos especies, representantes de dos géneros diferentes, son reportadas ser especies primarias de agua dulce. Adicionalmente, varias especies del género *Mugil* ocasionalmente entran en aguas continentales, pero no son tratados aquí como peces primarios de agua dulce. Las lisas son peces comestibles muy apreciados.

La familia consiste de 75 especies, clasificadas en 20 géneros. En Colombia se reporta la especie *Agonostomus monticola*, en los drenajes de los ríos costeros del Atlántico, el Caribe y el Océano Pacífico, río Dagua, Caldas (e. g. Ferraris 2003e).

Orden CICHLIFORMES -cichlids and convict blennies. Orden nuevo con una familia (Nelson *et al.* 2016).

Familia CICHLIDAE -cichlids (cíclidos). Agua dulce y ocasionalmente en agua salobre; Centroamérica y Suramérica (una especie se extiende al norte hasta Texas), West Indies, África, Madagascar, Israel, Siria, costa de la India y Sri Lanka. Fosa nasal única en cada lado; línea lateral interrumpida, por lo general 20-50 escamas en las líneas laterales, pero el número puede ser superior a 100; generalmente 7-25 espinas y 5-30 radios blandos en la aleta dorsal y 3-15 espinas (3 en la mayoría de las especies) y 4-15 radios blandos en la aleta anal. *Etroplus* tiene unas 12-15 espinas anales, pero la mayoría de las otras especies superiores a tres espinas tienen 4-9; unos cíclidos pueden tener más de 30 radios blandos en la aleta anal. Longitud máxima unos 80 cm, alcanzada en *Boulengerochromis microlepis* del lago Tangañica.

Entre los taxones neotropicales, longitudes oscilan entre aproximadamente 25 a 30 mm tamaño adulto en *Apistogramma* y *Taeniacara*, a aproximadamente 1 metro en *Cichla temensis*. Sin embargo, la mayoría de los taxones están en el intervalo de 10 a 20 cm.

Al igual que en muchas familias, hay bastante variabilidad en la forma del cuerpo entre algunas especies. La mayoría de cíclidos tienen un cuerpo moderadamente profundo y comprimido similar a *Cichlasoma*. Sin embargo, el cuerpo puede ser en forma de disco y tienen aletas extremadamente altas, en forma de vela, como en *Pterophyllum* (peces ángel),

o bajo las aletas, como en *Symphysodon* (peces disco); también pueden ser alargados, como en *Crenicichla*. Los cíclidos constituyen un importante grupo de relativamente grandes y, a menudo coloridos peces de acuario. Muchos patrones de color se han desarrollado a través de la cría selectiva en algunas de las especies para el comercio de acuarios. Hay una acuicultura extensiva para varias especies de tilapia, especialmente de *Oreochromis niloticus*, la cual ha sido introducida en Colombia con gran éxito en la piscicultura en estanques, embalses y ciénegas de la cuenca del Magdalena (*e. g.* Cala & Bernal 1997).

Especies de la familia desarrollan actividades de reproducción altamente organizada (ver Keenleyside 1991). Dos formas generales de cuidado de los padres pueden ser reconocidas: 1) los incubadores bucales, que suelen ser polígamos y por lo general sólo la hembra lleva los huevos fertilizados y recién salidos del huevo en la boca; y 2) criadores sobre el sustrato, que suelen ser monógamos y ambos sexos pueden cuidar de los huevos, y la hembra es más pequeña que el macho y asume la totalidad o la mayor parte del cuidado de los huevos y crías. Unas pocas especies se combinan ambos métodos, por ejemplo, los huevos son puestos y cuidados sobre el sustrato, pero los jóvenes recién salidos del huevo son llevados en la boca de los padres. La incubación bucal o incubación oral son comunes y parece haber surgido independientemente en varios grupos de cíclidos africanos, pero se conoce de sólo una parte relativamente de pocas especies en América Central y de Suramérica. Hembras de peces disco segregan una sustancia similar a la leche blanquecina de la piel para “cuidar” a sus crías.

Los Cichlidae han llamado mucho la atención en la biología evolutiva, debido a la existencia de bandadas de especies en África. Existe una gran cantidad de información sobre la biología, la radiación adaptativa, y la especiación de los cíclidos africanos. Cíclidos endémicos constituyen la mayor parte de la fauna de peces en los tres lagos africanos que contienen mayor cantidad de especies de peces de cualquier lago en el mundo, a saber, el lago Malawi, Lago Victoria, y Lake Tanganica. Estos cíclidos exhiben una gran diversidad de hábitos de alimentación, incluyendo especies especializadas para comer las escamas de otros peces (*e. g.* Berra 2001). Gran parte de

las recientes contribuciones importantes a la sistemática y taxonomía de los cíclidos de América Central y Suramérica se ha hecho por Kullander (*e.g.* 1983, 1986, 1998), Kullander y Nijssen (1989), Kullander *et al.* (2003), con un record cercano al centenar de publicaciones.

MacMahon *et al.* (2013) utilizaron datos moleculares para estudiar las tasas de evolución y los patrones de diversificación entre las subfamilias de cíclidos de África y el Neotrópico. Friedman *et al.* (2013) revisaron la evidencia fósil y molecular que son en gran parte congruentes, coincidiendo con Murray (2001) en la colocación del origen de los cíclidos a principios del Cenozoico, mucho después de la dislocación de Gondwana separando Suramérica de África.

Los cíclidos son los más ricos en especies de la familia no ostariofísios de agua dulce en todo el mundo (Kullander 2003). Varias especies de tilapias de los géneros *Sarotherodon* y *Oreochromis* son eurihalinas y pueden dispersarse a lo largo de algunos litorales salobres entre ríos. La distribución incluye África que estima albergar al menos 1.600 especies (*e.g.* Turner *et al.* 2001); cuatro especies en el valle del Jordán en el Oriente Medio, una especie en Irán, tres especies en la India y Sri Lanka (también en aguas salobres), al menos 17 en Madagascar (algunos también en aguas salobres), cuatro en Cuba y Española (algunos en agua salobre), 111 en América del Norte y Centroamérica, y 291 en Suramérica (Kullander 2003, con datos actualizados de Kullander 1998).

Ha habido bastante actividad en la taxonomía y sistemática de los Cichlidae. Indudablemente hay muchas especies aún por describir y talvez muchas aún en sinonimia con otras. La investigación actual y más reciente (2003-2016) en el grupo es de alrededor de 50 publicaciones citadas por Nelson *et al.* (2016). Para Centroamérica y Suramérica se incluyen por ejemplo: Kullander (1998, 2003, 2012); Kullander & de Lucena (2006); Kullander & Ferreira (2006); Lopez-Fernandez *et al.* (2005); Piálek *et al.* (2012); Lopez-Fernandez *et al.* (2010); De la Maza-Benignos & Lozano-Vilano (2013); Friedman *et al.* (2013); Malabarba *et al.* (2014); Lucena & Kullander (2006); Renno *et al.* (2006); Wijkmark *et al.* (2012); Willis *et al.* (2012, 2013). Los cíclidos son reconocidos por varias sinapomorfias (9) anatómicas inequívocas (*vide* Kullander 2003). Según Eschmeyer & Fong (2016), en Norteamérica y Centroamérica hay alrededor de 108 especies válidas, y en Suramérica 450 especies válidas.

Nelson *et al.* (2016) citan alrededor de 202 géneros reconocidos hasta la fecha, con un total de cerca de 1762 especies. Hay, sin duda, muchas especies por describir y quizás muchas aún no se han colocado en sinónimo con otras. Sin embargo, debido a que un objetivo es proporcionar el número de especies actualmente reconocidas como válidas en cada familia a nivel universal y de Colombia, se acepta la cifra de 1762 especies de cíclidos. Eschmeyer & Fong (2017) reportan 1707 especies, de las cuales se han descrito 187 nuevas especies entre 2008-2017. Nelson (1994) y

Kullander (2003) estimaron al menos 1300 especies de cíclidos. La estimación antes de Nelson *et al.* (2016) del aumento después de Kullander (2003), se basa en gran parte en las nuevas especies descritas desde la última edición de África, el sureste de Asia, Centroamérica y Suramérica.

La mayoría de los cíclidos neotropicales ocupan hábitats lénticos dentro de ríos y quebradas; pero también hay un número de especies moderadamente reofílicas a muy adaptadas en estos sitios. Estos últimos incluyen muchas especies de *Crenicichla* y los géneros *Teleocichla* y *Retroculus*, que se distribuyen principalmente en las tierras altas de Brasil y Guayana. La mayoría de los cíclidos neotropicales se alimentan de una variedad de invertebrados y algo de materia vegetal, y las especializaciones entre las especies aún poco investigadas. Especies de *Cichla*, especies grandes de *Crenicichla*, *Petenia*, *Caquetaia*, *Parachromis*, *Astronotus* y *Acaronia*, se alimentan de peces y grandes invertebrados. *Chaetobranchopsis*, *Chaetobranchus* y *Satanoperca acutipces* se alimentan de plancton (Kullander 2003).

Los rangos geográficos se limitan habitualmente a un solo río o incluso a una o pocas corrientes, lo que refleja tanto las limitaciones ecológicas como las historias de las cuencas de drenaje. Unos pocos cíclidos neotropicales han sido registrados de aguas salobres. Las especies más septentrionales son *Herichthys cyanoguttatus* desde la parte inferior del drenaje del río Grande, en Texas, USA, en la costa atlántica, y *Cichlasoma beani* que llega al norte hasta el río Yaqui en la costa del Pacífico de México.

En Suramérica los cíclidos se registran desde prácticamente todo el drenaje del río, pero rara vez ocupan elevaciones de más de 500 msnm. Y en general permanecen por debajo de los 200 msnm. Hay 4 especies de cíclidos permanentes en la isla de Trinidad, pero ningún cíclido se encuentra en las demás islas cercanas a Venezuela. La mayoría de los ríos de la costa atlántica del Brasil tienen 1 a 3 especies de cíclidos. El límite sur de la familia en Suramérica no está bien documentado, pero puede estar en el bajo río Negro en Argentina, donde el río marca el norte de la Patagonia. En la vertiente del Pacífico, los cíclidos se encuentran en una sucesión de ríos permanentes hasta el sur del río Jequetepeque o tal vez incluso a un poco al sur de Lima, Perú (Kullander 2003).

Debido al variado comportamiento y a menudo colores atractivos y tamaño moderado, los cíclidos son con frecuencia mantenidos como peces ornamentales. Prácticamente todos los géneros y mayor parte de sus especies han sido peces de acuario en algún momento. Las especies de acuario tradicionales más importantes son las de *Pterophyllum* y *Symphysodon*. La pesca deportiva es concentrada en especies de *Cichla*. Todos los Cichlidae más grandes se utilizan como peces comestibles, dentro de la pesca tradicional artesanal.

En Colombia se han registrado 94 especies de Cichlidae, clasificadas en 30 géneros: *Acarichthys* con una especie (1, 1 en Colombia: *Acarichthys heckelii*); *Acaronia* con dos especies (2, 2 en Colombia *Acaronia nassa*, *Acaronia vultuosa*); *Aequidens* con 19 especies válidas (19, 3 en Colombia); *Andinoacara* con 6 especies (6, 3 en Co); *Apistogramma* con 88 especies (88, 19 en Colombia); *Biotoma* (2, 1 en Colombia); *Biotocus* con dos especies (2, 1 en Colombia: *Biotocus dicentrarchus*); *Bujurquina* con 18 especies (18, 4 en Colombia); *Caquetaia* con 4 especies (4, 2 en Colombia: *Caquetaia ktaussii*, *Caquetaia myersi*); *Cichla* con 15 especies (15, 4 en Colombia); *Cichlasoma* con 43 especies (43, 6 en Colombia); *Crenicara* (2, 1 en Colombia: *Crenicara punctulatum*); *Crenicichla* con 90 especies (90, 11 en Colombia); *Chaetobranchus* (1, 1 en Colombia: *Chaetobranchus flavescens*); *Dicrossus* con 5 especies (5, 2 en Colombia: *Dicrossus filamentosus*, *Dicrossus gladicauda*); *Geophagus* con 28 especies (28, 9 en Colombia); *Heroina* (1, 1 en Colombia: *Heroina sonycterina*); *Heros* con 4 especies (4, 2 en Colombia: *Heros efasciatus*, *Heros severus*); *Hypselecara* (2, 2 en Colombia: *Hypselecara coryphaenoides*, *Hypselecara temporalis*); *Mesonauta* con 6 especies (6, 3 en Colombia); *Mikrogeophagus* (2, 1 en Colombia: *Mikrogeophagus ramirezi*); *Pterophyllum* con 3 especies (3, 2 en Colombia: *Pterophyllum altum*, *Pterophyllum scalare*); *Satanoperca* con 8 especies (8, 3 en Colombia); *Symphysodon* con 4 especies (4, 1 en Colombia: *Symphysodon aequifasciatus*); *Uaru* (2 en Colombia: *Uaru amphiacanthoides*, *Uaru fernandezyepezi*).

Orden BELONIFORMES–needlefishes (peces aguja)

Todas las especies de este orden tienen una mandíbula superior fija o no producible, o pérdida de movimiento de la premaxila. Dos subórdenes: Adrianichthyoidei (de agua dulce y agua salobre; desde la India al Japón y al archipiélago Indo-Australiana); y Exocoetoidei, seis familias, 34 géneros y 283 especies. Alrededor de 98 especies se limitan a agua dulce o poco salobre. (Beloniformes dominan la región epipelágica de las zonas tropicales y subtropicales (Nelson *et al.* 2016), inclusive el Neotrópico.

Suborden EXOCOETOIDEI (= Belonoidei). La línea lateral baja en el cuerpo, a lo largo del margen ventral del cuerpo detrás de la aleta pectoral (ausente en algunos Hemiramphidae de agua dulce y en *Cololabis adocetus*); apertura narial simple; radios branquiostegales 6-15; placa única de los dientes de la faringe inferior; mandíbula inferior alargada por lo menos en alguna etapa de la historia de la vida; basioccipital con un proceso similar a una placa vertical; sin espinas en las aletas; aletas dorsal y anal colocadas muy atrás en el cuerpo; aleta pectoral con 5-20 radios, aleta insertada en la parte alta del cuerpo en la mayoría de las especies; aleta pélvica con seis radios, abdominal; aleta caudal por lo general con 13 radios ramificados; gotitas de aceite en

diminutos huevos o ausentes (Rosen & Parenti 1981, en Nelson *et al.* 2016). Incluye dos superfamilias.

Superfamilia SCOMBERESOCOIDEA. Escamas pequeñas, de 70 a más de 350 en la línea lateral; apertura de la boca por lo general relativamente grande, por lo menos mandíbula superior ligeramente alargada (es decir, ambas mandíbulas generalmente alargada); Canal premaxilar presente. Lovejoy (2000) llegó a la conclusión de que el grupo hermano de saurios (Scomberesocidae) es *Belone*, y por lo tanto que Belonidae es monofilética sólo si se incluye saurios. Dos familias, 12 géneros y 51 especies.

Familia BELONIDAE (peces aguja). Peces marinos y de agua dulce (*e.g.* Suramérica, Paquistán, India y al sureste de Asia); epipelágicos en aguas tropicales y templadas costeras y oceánicas, Atlántico, Índico y Pacífico. Tanto las mandíbulas superior e inferior extendidas en largos picos con numerosos dientes en forma de aguja. Dos especies de *Belonion* de agua dulce de Suramérica tienen una mandíbula superior corta, similar a las mandíbulas de los Hemirhamphidae. Apertura de la boca grande; escamas pequeñas (generalmente 130-350 en la línea lateral fácilmente desprendibles); radios de la aleta dorsal generalmente 11-25, hasta 43; radios de la aleta anal 12-39; posttemporal bifurcado; vertebradas 52-07. Una especie, *Belonion apodion*, a diferencia de la única otra especie del género, carece de la aleta y cintura pélvica. Algunas especies son capaces de dar altos saltos fuera del agua. Longitud máxima cerca de 1,5 m.

Al nacimiento, los Belonidae tienen mandíbulas cortas de igual longitud, que luego durante el crecimiento, la mandíbula inferior primero se alarga formando la etapa de la punta de aguja; luego la mandíbula superior se alarga formando la fase de “punta de aguja”. Ver arriba bajo Belonoidei para evidencia de que esta familia no es monofilética sin la inclusión de Scomberesocidae. Lovejoy & Collette (2001) proponen múltiples invasiones independientes de agua dulce por taxones marinos.

Belonidae incluye 10 géneros, *Ablennes* (1), *Belone* (3), *Belonion* (2), *Petalichthys* (1), *Platybelone* (7), *Potamorrhaphis* (4), *Pseudotylosurus* (2), *Strongylura* (15), *Tylosurus* (10), and *Xenentodon* (2), con 47 especies (Collette *et al.* 1984; Collette 1999, 2003a, b; Collette & Banford 2001; Lovejoy & Collette 2001; Sant’Anna *et al.* 2012, citas en Nelson *et al.* 2016).

Eschmeyer & Fong (2017) incluyen 39 especies, con solo una especie descrita entre 2008-2017.

Alrededor de 12 especies están restringidas a agua dulce. En Norte America hay 10 especies (7 en el Atlántico, 2 en agua dulce, 5 en el Pacífico). Las 8 especies de *Belonion*, *Potamorrhaphis* y *Pseudotylosurus*, el clado del Nuevo Mundo, son endémicas de los ríos suramericanos (Lovejoy 2000, Lovejoy & Collette 2001), mientras las especies

de *Xenentodon* son endémicas de los ríos del Sureste asiático, y el generalizado *Strongylura* incluye tanto agua dulce (dos en América Central y Suramérica y una en Asia) y especies marinas (Lovejoy & Collette 2001; Collette 2003b). Más de la mitad de las especies están en *Strongylura* y *Tylosurus*, la filogenia y la historia biogeográfica de ellos fue estudiada por Banford *et al.* (2004). En Colombia se registran 3 géneros con 4 especies: *Belonion* (2, 1 en Colombia: *Belonion dibranchodon*), *Potamorrhaphis* (4, 2 en Colombia: *Potamorrhaphis guianensis*, *Potamorrhaphis petersi*), *Pseudotylosurus* (2, 1 en Colombia: *Pseudotylosurus microps*).

Orden CYPRINODONTIFORMES (Microcyprini) -killifishes.

La monofilia de este orden es reconocida en base de varios caracteres derivados. Por ejemplo: aleta caudal truncada o redondeada; esqueleto de la aleta caudal simétrico, con un epural; primera costilla pleural en la segunda vértebra en lugar de la tercera; inserción ventrolateral de la aleta pectoral; un brazo alveolar de la premaxila; período de desarrollo prolongado (Parenti 1981, Costa 1998, Nelson 2006). Adicionalmente, ellos poseen las siguientes características: canal de la línea lateral y poros principalmente en la cabeza, la línea lateral representada en el cuerpo sólo por cicatrices sin hueso; apertura narial pareada; radios branquiostegales 3-7; aleta pélvica y cintura presentes o ausentes; mandíbula superior bordeada sólo por premaxilar, protráctil; parietales presentes o ausentes; vértebras 24-54. Marcado dimorfismo sexual con machos a menudo de colores brillantes (Nelson 2006). Algunos de estos peces son populares de acuario y experimentales.

Los Cyprinodontiformes son peces de agua dulce de amplia distribución universal en las zonas templadas; boca generalmente protráctil, sin dientes. Nelson (2006) acepta los dos linajes, o subórdenes Aplocheiloidei y Cyprinodontoidei, propuestos por Parenti (1981). Nelson *et al.* (2016) incluyen los dos subórdenes, con 10 familias, cerca de 1257 especies (siendo más de 996 primarias de agua dulce), clasificadas en 131 géneros. En Colombia se registran 42 especies de Cyprinodontiformes con 4 familias:

Familia CYNOLEBIATIDAE (= Rivulidae) -New World Cynolebiatidae (cinolebidos del Nuevo Mundo). Aunque son peces primarios de agua dulce, algunos rivulines del género *Rivulus* son restringidos a áreas estuarinas, distribución desde el sur de la Florida a través de gran parte de Mesoamérica y Suramérica hasta Uruguay y noreste de Argentina. Membrana opercular y branquiostegal unidas y a menudo cubiertas con escamas, aletas pélvicas y esqueleto ausentes en algunas especies. Los patrones de llamativos colores y diversificados exhibidos por los machos son los rasgos más visibles para identificar Rivulidae entre los miembros de la ictiofauna neotropical, y son peces populares de acuario.

Supracleitrum no fusionado al posttemporal; primer postcleitrum ausente; opercular y la membrana branquiostegal unidas y a menudo cubiertas de escamas; aletas pélvicas y esqueleto ausentes en *Rivulus nudiventris* (Costa & Brasil 1991), y en *simpsonichthys boitonei*, *simpsonichthys parallelus* y *simpsonichthys choloptyx* (Wilson Costa, comunicación personal 2004, en Nelson *et al.* 2016). Longitud máxima de 20 cm LT, la mayoría de menos de 8 cm, y algunas especies miniatura de menos de 3 cm LT.

Algunos miembros de esta familia son conocidos como peces anuales, que viven únicamente en charcos de agua dulce temporales formados durante el periodo de lluvias, puesto que los adultos desovan durante el último periodo de lluvias de fin de año, y los huevos con un corion engrosado sobreviven el periodo seco (diciembre-abril) enterrados en el substrato, mientras que los adultos mueren, por ejemplo *Austrofundulus myersi* (Dahl 1971) en el noroeste de Colombia (Sucre y Córdoba). La eclosión se produce normalmente durante la próxima temporada de lluvias. Los verdaderos peces anuales no forman grupo monofilético (Parenti 1981), y los orígenes independientes de diapausa se han identificado en la familia Rivulidae (*e. g.* Costa 1998b).

Especies de Cynolebiatidae ocurren aproximadamente en todas las cuencas fluviales cisandinas de Suramérica al norte de Mar del Plata, en la región transandina de Colombia y Venezuela, y en las laderas del Caribe y del Pacífico de Centroamérica. Algunas especies son endémicas de las islas del Caribe y los drenajes de los ríos del este de México, y una especie está muy extendida a lo largo de las llanuras costeras del Caribe y la Florida. Los Rivulidae pueden encontrarse en todos los hábitats continentales, desde selvas tropicales húmedas hasta regiones semiáridas, y desde las llanuras costeras a nivel del mar hasta altitudes superiores a 1.000 m. La diversidad de especies de esta familia puede ser alta, tanto en los bosques tropicales como en áreas abiertas subtropicales.

Kryptolebias marmoratus (antes en *Rivulus*), que ocurre en agua dulce y agua extremadamente salobre en el sur de Florida y las Indias Occidentales (West Indies), y una o más de otras especies del género, son únicas entre los peces y en realidad todos los vertebrados, en que consisten en individuos con ovario y testículo simultáneamente funcional (autofertilización o hermafroditas/autógamas). La fecundación es interna y se ponen huevos. Sin embargo, la fertilización interna también se produce en especies de *Campellolebias* y *Cynopoecilus*, en el que la aleta anal es modificada en los machos. *Kryptolebias marmoratus* también tiene la asombrosa capacidad de sobrevivir semanas fuera del agua en ambientes húmedos, usando la piel como un sitio de osmo y ionoregulación (LeBlanc *et al.* 2010 en Nelson *et al.* 2016).

Cynolebiatidae incluye 37 géneros con cerca de 370 especies. Nelson *et al.* (2016) reportan 28 géneros con cerca de 236 especies y más por describir. Eschmeyer &

Fong (2017) reportan 444 especies de Cynolebiatidae (= Rivulidae), de las cuales se han descrito 128 entre 2008-2017. En 10 años hubo un notable incremento en número de géneros y especies de Cynolebiidae en casi el doble que demuestra el exitoso trabajo taxonómico realizado entre 2007-2016 (e. g. Costa 2011, Vermeulen 2013, 2014). Actualmente el género más rico en especies ya no es *Rivulus*, que llegó a incluir 97 especies (Costa 2003), género almacenador de nuevas especies, ahora solo incluye 8 especies. Los 5 géneros con más de 30 especies son: *Anablepsoides* con 49, *Hypsolebias* con 47, *Austrolebias* con 44, *Melanorivulus* con 38 y *Cynodonichthys* con 27. Para Colombia se reportan 6 géneros con 24 especies: *Anablepsoides* con 49 especies (49, 7 en Colombia), *Austrofundulus* (8, 2 en Colombia: *Austrofundulus guajira*, *Austrofundulus myersi*), *Cynodonichthys* (31, 5 en Colombia), *Laimosemion* (3 en Colombia), *Rachovia* (4, 3 en Colombia), *Rivulus* con 8 especies (8, 4 en Colombia). Alrededor de 170 especies de Cynolebiatidae habitan los drenajes costeros del este de Suramérica y la cuenca del río São Francisco (Reis *et al.* 2016).

Familia CYPRINODONTIDAE. Agua dulce, agua salobre y marina costera; Estados Unidos, América Central, Antillas, partes del norte de Suramérica, África del Norte y la región mediterránea de Anatolia. Origen de la aleta dorsal (10-18 radios blandos) anterior al origen de la aleta anal (8-13 radios blandos). Fertilización externa. Longitud máxima 8 cm LS. Nueve géneros y 131 especies (Nelson *et al.* 2016); Eschmeyer & Fong (2017) reportan 141 especies distribuidas en 4 subfamilias. En Colombia se reporta la especie *Yssolebias martae* (DoNascimento *et al.* 2017).

Familia POECILIIDAE -livebearers (peces vivíparos). De agua dulce y agua salobre; tierras bajas, este de los Estados Unidos a Suramérica y en África (incluyendo Madagascar). Las aletas pectorales situadas arriba en el lado del cuerpo debido a la colocación de los radiales en una posición dorsal en el escapulocoracoides; colocación anterior de las aletas pélvicas; costillas pleurales en los primeros arcos hemales; así como otras sinapomorfias internas (e. g. Costa 1998b, Ghedotti 2000). Gonopodio presente o ausente. El tamaño es muy variable, desde el diminuto pes *Fluviphylax palikur* (máximo tamaño adulto registrado de 13,9 mm) hasta el gigante del grupo, *Belonesox belizanus*, que alcanza los 20 cm. En Colombia se han registrado 17 especies clasificadas en 7 géneros en la familia Poeciliidae (DoNascimento *et al.* 2017),

Dos géneros de Poeciliidae han ocurrido naturalmente, biotipos de gran éxito que producen descendencia únicamente femenina. Clones unisexuales de *Poecilia* (el “moly” del amazonas) se encuentran en el noreste de México y el sur de Texas, y todos los tipos de hembras de *Poeciliopsis* son de México noroccidental. Ambos géneros son diploides (2n) y triploides (3n) unisexuales, todos los cuales han surgido

a través de la hibridación (Meffe & Snelson, Jr. 1989). En Colombia se reportan especies de la subfamilia Procatopodinae y Poeciliinae.

Subfamilia PROCATOPODINAE (*Lampeyes*). Peces delgados, por lo general brillantes azulados o verdosos, grandes ojos reflejan la luz. Son de 2 a 15 cm de longitud. Incluye cerca de 56 especies, clasificadas en dos tribus: Fluviphylacini (Suramérica) y Procatopodini (África).

Tribu FLUVIPHYLACINI. Colombia, Brasil y Venezuela. *Fluviphylax* (5, 2 en Colombia: *Fluviphylax obscurus*, *Fluviphylax pygmaeus*) (Lucinda 2003). Longitud máxima 2 cm LE; estos son los peces más pequeños de los Cyprinodontiformes.

Subfamilia POECILIINAE -livebearers (*peces vivíparos*). Machos con radios de la aleta anal anterior alargados (gonopodio, formado principalmente de los radios tercero, cuarto, y quinto) con fertilización interna; huevos con yemas grandes, tienen nacimientos vivos (ovovivíparos), excepto en *Tomeurus*, que es ponedor de huevos; cóndilos exoccipitales ausentes; arcos neurales de la primera vértebra libres, no se unen para formar una espina neural; metapterigoideo ausente; parietales presentes o ausentes; radios de la aleta dorsal 4-14; primeros tres radios en la aleta anal no ramificados; escamas en las series laterales 30-34; generalmente 37 vértebras.

Los Poeciliinae son un grupo de Cyprinodontiformes ampliamente distribuido a través de las Américas, desde el sureste de Canadá hasta el noreste de Argentina y Uruguay, incluyendo el Caribe. Este grupo incluye muchos peces populares de acuario, tales como los gupy, vivíparos, molis, peces mosquito, peces aplanados (platys), y cola de espada o xifos. Varias especies, como el pez mosquito *Gambusia affinis* occidental y *Poecilia latipinna*, además de los que ocurren en el agua dulce, pueden ocurrir en aguas salobres y aguas marinas costeras. Las muchas especies de limias (*Limia*) están limitadas en su distribución a aguas dulces y salobres costeras de varias islas del Caribe, que comprende una parte significativa de los peces de agua dulce de estas islas.

Machos con radios anteriores de la aleta anal alargados (gonopodio, formado principalmente de los radios tercero, cuarto y quinto) con fertilización interna; huevos con yemas grandes, tienen nacimientos vivos (ovovivíparos), excepto en *Tomeurus*, que pone huevos; cóndilos exoccipital ausente; arcos neurales de la primera vértebra abiertos no se encuentran para formar una espina neural; metapterigoideo ausente; parietales presentes o ausentes; radios de la aleta dorsal 4-14; primeros tres radios en la aleta anal no ramificados; escamas en las series laterales 30-34; vértebras por lo general 37. Este grupo incluye a muchos peces populares de acuario, como el gupy (vivíparos), pececitos mosquito, los peces cola de espada (xifos).

Varias especies, como los peces mosquito *Gambusia affinis* y *Poecilia latipinna*, además de que ocurren en agua dulce, puede ocurrir en aguas salobres y aguas

marinas costeras. Las numerosas especies de *Limia* están limitadas en su distribución al agua dulce y salobre costera de varias islas del Caribe, que comprenden una parte significativa de los peces de agua dulce de estas islas (Nelson 2006). Revisiones taxonómicas e hipótesis de filogenia han proporcionado ideas sobre las relaciones de los grupos más pequeños de Poeciliinae (e. g. Rosen & Bailey 1963, Rosen 1979, Ghedotti 2000), o se han ocupado de los taxones superiores (e.g. Parenti 1981, Costa, 1998a). El número de especies para Centroamérica y Suramérica fue actualizado por Lucinda (2003). Lucinda & Reis (2005) revisaron esta subfamilia.

Poeciliinae incluye 9 tribus (aceptando a Ghedotti 2000), 29 géneros y 274 especies, 34 de estas especies fueron descritas entre 2008-2017 (Eschmeyer & Fong 2017). Seis de las tribus con 93 especies ocurren en América del Norte, que van desde el norte de México hasta el sureste de Canadá. Los géneros en gran parte son reconocidos por Lucinda (2003). Lucinda y Reis (2005) revisaron esta subfamilia pero los cambios no se incorporan aquí; ellos resucitaron la tribu Tomeurini y describen las nuevas tribus Brachyrhaphini y Priapichthyini, así como la supertribu Poeciliini (Nelson *et al.* 2016). Las relaciones filogenéticas dentro de esta subfamilia fueron investigadas por Hrbek *et al.* (2007). En Colombia se registran las tribus Heterandrini y Poeciliini.

Tribu HETERANDRINI. Incluye 8 géneros, 6 de ellos se registran en Colombia con 10 especies, *Heterandria* (9), Ghedotti (2000) reconoció *Pseudoxiphophorus* (1) como género válido, *Gambusia* con una especie (1, 1 en Colombia: *Gambusia lemaitrei*), *Neoheterandria* (3, 1 en Colombia: *Neoheterandria elegans*), *Poeciliopsis* (24, 1 en Colombia: *Poeciliopsis turrubarensis*), *Priapichthys* (7, 4 en Colombia), *Pseudopoecilia* (3, 2 en Colombia: *Pseudopoecilia austrocolumbiana*, *Pseudopoecilia fria*), y *Xenophallus* (1); con 48 especies (Agoretta *et al.* 2013 en Nelson *et al.* 2016).

Tribu POECILIINI. Seis géneros, dos de ellos se reportan para Colombia con 6 especies, *Limia* (21), *Micropoecilia* (4), considerado un sinónimo de *Poecilia* por algunos (e.g. Rodríguez 1997), *Pamphorichthys* (6), *Phallichthys* (4), *Poecilia* (40, 6 en Colombia) y *Xiphophorus* (28), con 103 especies (e.g. Gutierrez-Rodriguez *et al.* 2007, Figueredo, 2008, Schories *et al.* 2009, Braganca & Costa 2010, Braganca *et al.* 2011, Poeser 2011, cita Nelson *et al.* 2016).

Los siguientes ordenes son propuestos para estar en un clado que es hermano de Ovalentaria (Little *et al.* 2010, Wainwright *et al.* 2012, Betancur-R. *et al.* 2013a,b, en Nelson *et al.* (2016). El clado propuesto incluye los ordenes Synbranchiformes, Anabantiformes (anabantoids), Carangiformes (“carangimorphs” o Carangoidei), Istiophoriformes (Sphyraenidae, Xiphiidae, y Istiophoridae), y Pleuronectiformes. El clado fue denominado “Carangimorpharia” por Betancur-R. *et al.* (2013a), pero está sin nombre y sin rango en la clasificación actual (Nelson *et al.* 2016).

Además de estos órdenes, se cree que el clado sugerido incluya también algunas familias por lo general clasificadas en Perciformes: Centropomidae, Leptobramidae, Nandidae, Polynemidae y Toxotidae. Dada la naturaleza preliminar de las pruebas, no se han movido la mayor parte de estas familias de sus órdenes anteriores a esta fecha. Nelson *et al.* (2016) Consideran estas propuestas interesantes y potencialmente transformadoras, señalando el camino para futuras investigaciones incluyendo pruebas de su monofilia.

Orden SYNBRANCHIFORMES -swamp eels (anguillas de pantano).

Cuerpo alargado; aletas pélvicas ausentes; aberturas branquiales confinadas en la mitad inferior del cuerpo; entopterygoid alargado; endopterygoid reducido o ausente; premaxilares no protrusibles y sin proceso ascendente; extensión del dentario posteroventral a lo largo del margen ventral del anguloarticular; palatino suturado a lo largo de la cara posteroventral del eje vomerino; expansión de los aductores hyohyoidei dorsolateral, sellando así el opérculo hasta la pared del cuerpo restringiendo la apertura opercular; morfología característica de las vértebras anteriores

(*e.g.* Nelson *et al.* 2016). Según Nelson *et al.* (2016), La composición familiar de este orden sigue a Johnson y Patterson (1993), Britz *et al.* (2003), Gosline (1983) y Travers (1984b). Tres familias, 13 géneros y alrededor de 117 especies. Todas excepto unas pocas especies ocurren en agua dulce.

Familia SYNBRANCHIDAE-swamp eels (anguillas de pantano). Peces tropicales y subtropicales de agua dulce, de vez en cuando algunas especies de agua salobre (raramente marinas); oeste de África, Liberia, Asia, Archipiélago Indo-Australiano, México, América Central y Suramérica.

Cuerpo alargado parecido a la anguilla; aletas pectorales y pélvica ausentes (pectorales presentes en el desarrollo temprano de algunas especies); aletas dorsal y anal ausentes; aletas dorsal y anal vestigiales (reducidas a una cresta sin radios); aleta caudal pequeña (en *Macrotrema calingas*) o vestigial a ausente; escamas ausentes, excepto en especies de *Monopterus*; ojos diminutos (algunas especies funcionalmente ciegas con los ojos hundidos debajo de la piel); nostril anterior y posterior ampliamente separados; articulación palatocadrado en dos lugares, haciéndolos los únicos teleósteos con una suspensión de la mandíbula “anfistilica (*amphistylic*)”; membrana branquial unida; pequeña abertura branquial o poro debajo de la cabeza o de la garganta, aparentando una sola hendidura transversal corta o poro (*Macrotrema calingas* tiene aberturas branquiales de tamaño normal continuas una a otra debajo la garganta); arcos branquiostegales 4-6; vejiga natatoria y costillas ausentes; vertebras varían entre 98-188 (51-135 abdominales).

Mayor parte de las especies son hermafroditas protogínicas (cambian de sexo femenino a hermafrodita). La mayoría de las especies son hermafroditas protoginas. Synbranchidae son algunos de los teleósteos más altamente especializados en un gran número de características (Lauder & Liem 1983, cita Nelson 2006). La mayoría de las especies son capaces de respirar oxígeno del aire, y se encuentra en pantanos o condiciones similares con niveles bajos de oxígeno. Las cuchías del género *Monopterus* tienen pares de bolsas pulmonares suprabranquiales con función respiratoria, y el cuerpo parcialmente escamado. Esta especie es altamente evolucionada como peces respiradores de aire. Mayor parte de las especies son animales de madriguera, algunas habitan cuevas.

Según estudio de Rosen (1975, cita Nelson 2006), *Ophisternon* tiene una alta distribución disjunta en los pantrópicos, por ejemplo, la especie del Nuevo Mundo, *Ophisternon aenigmaticum*, se encuentra en centros aislados en el norte de Suramérica, el norte de América Central y el sur de México y Cuba. Longitud máxima de casi 1 m, alcanzada en la especie *O. aenigmaticum*. La especie de mayor tamaño es *Synbranchus marmoratus*, que alcanza 150 cm LT.

Synbranchidae Incluye 4 géneros y 23 especies, la mayoría en Asia. En Colombia se registra solo *Synbranchus marmoratus*, especie de agua dulce ampliamente distribuida en Centroamérica y Suramérica, de Méjico al norte de Argentina.

Orden PLEURONECTIFORMES (Heterosomata) -Peces lenguados o planos. Los adultos no son bilateralmente simétricos, con un ojo migrado hacia el otro lado del cráneo, o sea con los ojos en el lado derecho; aletas dorsal y anal con bases largas, base de la aleta dorsal al menos superpuesta al neurocráneo, excepto en *Psettodes*; cuerpo muy comprimido, algo redondeado en la parte plana de ojos y en la cara sin ojos; los ojos pueden sobresalir por encima de la superficie del cuerpo, permitiendo a los peces ver cuando están enterrados en el substrato; generalmente seis o siete radios branquiostegales, raramente ocho; adultos casi siempre sin vejiga natatoria; escamas cicloides, ctenoides o tuberculadas (*e. g.* Nelson 2006).

Son un grupo muy distintivo y económicamente importante. Los peces lenguados jóvenes son bilateralmente simétricos y nadan en posición vertical, pero al principio de su desarrollo, entre 5-120 mm, y por lo general 10-25 mm de longitud, con un ojo migrante a través de la parte superior del cráneo para situarse adyacente al ojo en el otro lado. Ellos luego se acuestan y nadan sobre el lado sin ojos. La metamorfosis implica una compleja modificación de los huesos del cráneo, los nervios y músculos, y deja un lado del pez sin ojos (lado inferior) y el otro lado con dos ojos (lado superior). La parte superior es pigmentada, mientras que la parte inferior es generalmente de color claro. La mayoría de las especies tienen ambos ojos en el lado derecho y se acuestan sobre el lado izquierdo (diestros) o tienen ambos ojos en el lado izquierdo

y se acuestan en el lado derecho (siniestros). En algunas especies pueden ocurrir individuos, tanto diestros (ojos en la derecha) como siniestros (ojos a la izquierda).

Los Peces lenguados son bentónicos y carnívoros. La madurez sexual se obtiene entre 1 y 15 años de edad. Longitud máxima de casi 3 m en los halibuts; mucho más pequeños en la mayoría de los grupos. Según Nelson *et al.* (2016), la clasificación de este orden está basada principalmente en (*e.g.* Chapleau 1993, Cooper & Chapleau 1998a, b). El orden ha sido considerado monofilético (Chapleau 1993, Berendzen & Dimmick 2002).

Alrededor de 772 especies actuales se reconocen en aproximadamente 129 géneros y 14 familias. Se cree que alrededor de 10 especies ocurren sólo en agua dulce (seis Achiridae, uno Soleidae y tres Cynoglossidae); otros pocos son principalmente de agua dulce que entran en estuarios o agua salobre, y otras 20 especies que son normalmente marinas, pero de vez en cuando entran en el agua dulce. Munroe (2005a, b) examinó la diversidad taxonómica y geográfica de los peces planos.

Suborden PLEURONECTOIDEI. Aleta dorsal se extiende sobre la cabeza, al menos a los ojos; aletas dorsal y anal sin espinas; palatino sin dientes; sin basiesfenoides; supramaxila vestigial (en algunos citaridos) o ausente; basihial sin placas de dientes; uroneurales reducidos o ausentes; 2670 vértebras, 10 o más son abdominales.

Familia ACHIRIDAE-American soles (peces lenguados americanos). Son peces planos de agua salada y dulce anfiamericanos (de Estados Unidos a Argentina), ojos dextrales; margen del preopérculo representado por una ranura superficial; aletas dorsales y anales libres de la aleta caudal; aleta pélvica derecha unida a la aleta anal. Las familias Achiridae, Soleidae y Cynoglossidae forman un monofilético grupo, con Achiridae siendo el grupo hermano primitivo de las familias Soleidae y Cynoglossidae. Estas tres familias tienen la piel de la mandíbula inferior e interoperculo continua ventralmente y cubriendo el istmo y branquiostegales. Principalmente peces costeros restringidos a ambos lados de las Américas y todo el Neotrópico. Cuerpo redondo u ovalado en vista lateral en la mayoría de las especies, incluyendo las aletas, y alargado en algunas especies (*e. g.* *Apionichthys nattereri*). Longitud media de 15 cm, las especies de mayor tamaño existen en agua dulce. Los Achiridae son carnívoros, alimentándose de peces e invertebrados bentónicos (Ramos 2003, Nelson 2006).

Achiridae incluye alrededor de 7 géneros y 36 especies (Munroe 2003b; Ramos, 2003a, b; Ramos *et al.*, 2009; Duplain *et al.*, 2012). El género *Apionichthys* está restringido en agua dulce de los ríos del norte de Suramérica, excepto *A. dumerili* de las áreas estuarinas del Orinoco (Ramos *op.cit.*). Para Colombia se registran 4 géneros con 5 especies: *Achirus* (9, 1 en Colombia: *Achirus novoae*), *Apionichthys* (7, 2 en Colombia: *Apionichthys nattereri*, *Apionichthys sauli*), *Hypoclinemus* (1, 1 en Colombia: *Hypoclinemus mentalis*), *Trinectes* (10, 1 en Colombia: *Trinectes hubbsbollinger*).

Orden SYNGNATHIFORMES -pipefishes and seahorses (peces pipa y caballitos de mar). Marinos y aguas salobres, algunas especies de agua dulce, Atlántico, Índico y Pacífico (clima templado a regiones tropicales). Cuerpo alargado y encerrado en una serie de anillos óseos; boca pequeña, al final del hocico en forma de tubo (excepto en peces marinos “sin aletas” *Bulbonaricus*, cuyos adultos carecen incluso de un hocico corto tubiforme); aletas pélvicas abdominales, cuando están presentes; mandíbula superior no protractil; lacrimal suele estar presente, otros huesos circoorbitales generalmente ausentes; costillas ausentes; 3-6 vertebras anteriores alargadas; riñón aglomerular al menos en algunos.

Los miembros del suborden Syngnathoidei (los Pegásidos, singnátidos y solenostomidos) comparten un filamento branquial en forma similar, un filamento branquial lobulado única denominado el patrón lopho-branch (descrito por Johnson & Patterson 1993). Las tres familias, que comparten una armadura de cuerpo completo de placas óseas, pueden formar un grupo monofilético (véase Johnson & Patterson 1993 y las modificaciones por Britz & Johnson 2002, para una descripción de varios caracteres compartidos en estos grupos, en Nelson *et al.* 2016). Este orden comprende dos subórdenes, 8 familias con 69 géneros y 338 especies.

Suborden SYNGNATHOIDEI. Cabeza y tronco encajonados en placas óseas y la cola rodeada por anillos óseos; etapterygoide y postcleithrum ausentes; aberturas branquiales cada una un pequeño hueco en la superficie dorsolateral detrás de la cabeza; lacrimal grande; los filamentos branquiales copetudos o lobulados; posttemporal coosificado con el cráneo; aparato hioideo corto, con los radios branquiostegales alargados; mecanismo de alimentación común (con interoperculo ampliamente separado del reducido subopérculo); procesos articulares de los centros vertebrales móviles ausentes (Pietsch 1978c, en Nelson *et al.* 2016). Adicionalmente, todos los miembros tienen una pequeña boca sin dientes.

Familia SYNGNATHIDAE – pipefishes and seahorses (peces pipa y caballitos de mar). Marinos y aguas salobres, algunas especies en agua dulce; Atlántico, Índico y Pacífico. Cuerpo alargado y encajonado en una serie de anillos óseos; una aleta dorsal, por lo general con 15 a 60 radios blandos, aleta anal muy pequeña y por lo general con 2-6 radios, y aleta pectoral usualmente con 10-23 radios (la dorsal, anal y aletas pectorales pueden estar ausentes en adultos de algunas especies, y las tres están ausentes en adultos de *Bulbonaricus*); sin aletas pélvicas; aleta caudal ausente en algunos; cola (pedúnculo caudal) puede ser prensil y empleada para aferrarse a objetos cuando la aleta caudal está ausente (*i. e.* caballitos de mar: *Hippocampus*); aberturas branquiales muy pequeñas. Algunas especies son muy coloridas. Longitud máxima aproximadamente 65 cm (Nelson 2006).

Los Syngnathidae están generalmente confinados a aguas poco profundas. La mayoría de las especies se encuentran en aguas templadas cálidas a aguas tropicales, pero algunos de estos peces van desde el sudoeste de Alaska a Tierra del Fuego en las Américas. Al menos 18 especies se conocen sólo de agua dulce (ríos y lagos, la mayoría en el género *Microphis*), alrededor de unas 37 son eurihalinas (entrando agua salobre, ya sea del mar o ríos o ambos), y el resto son marinas. Los machos cuidan de los huevos, que son unidos a ellos por la hembra en un área especial en la superficie inferior del tronco o de la cola, los cuales pueden o no ser desarrollados dentro de una bolsa. Eschmeyer & Fong (2017) incluyen dos subfamilias con 57 géneros y 314 especies, 14 descritas en 2008-2017: Syngnathinae con 270 spp. y Hippocampinae (caballitos de mar) con solo el género *Hippocampus* con 44 especies.

Subfamilia SYNGNATHINAE (Peces pipa). La mayoría marinos, aguas salobres, algunas especies en agua dulce. Incluye 56 géneros con 244 especies (Nelson *et al.* 2016, y citas allí). En norte de Suramérica se registra la especie *Microphis lineatus* en ríos costeros de las cuencas del Caribe y Atlántico y en islas del Caribe, desde Méjico hasta el Brasil. *Microphis lineatus* se encuentra en Colombia en ríos costeros de las cuencas del Caribe (*e. g.* Ferraris 2003d).

Orden PERCIFORMES -percas.

Ha sido el orden más diversificado de todos los órdenes de peces, y en verdad el orden más grande de los vertebrados. Los Perciformes dominan en vertebrados la vida del océano y son el grupo de peces dominantes en muchas de las aguas tropicales y subtropicales. La clasificación de este orden ha sido inestable y ha sido sujeta a muchos cambios que mejor reflejan la historia evolutiva de los Percomorpha superiores (Johnson & Patterson 1993, Nelson 1994, cita Nelson 2006).

En los últimos años, algunas familias de Perciformes han sido removidas a otros grupos de Percomorpha (*e. g.* Cichlidae pasó a ser el orden Cichliformes; Eleotridae, Gobiidae y Polycentridae a Gobiiformes; Sciaenidae a Acanthuriformes). Sin embargo, Perciformes es aún entre los más diversos órdenes de los peces, y son el orden más grande de Percomorpha en número de familias, géneros y especies. Los Perciformes como se han restringido en Nelson *et al.* (2016), incluyen 2 subórdenes, 62 familias, cerca de 365 géneros, y alrededor de 2248 especies.

Orden ACANTHURIFORMES – surgeon fishes and relatives (*Peces cirujanos y parientes*). Incluye 18 familias. Este clado grande y muy diverso fue recuperado por Betancur-R. *et al.* (2013) y por Near *et al.* (2012) en sus estudios moleculares a gran escala, con relaciones internas sustancialmente similares, aunque en el último estudio no se muestrearon tantos taxones como en el primero.

Varias de las familias estaban incluidas en Percoidei (Nelson 2006), aunque esa posición se reconocía a menudo como un defecto debido a la falta de pruebas de lo contrario. Además, varias familias percoides están supuestamente relacionadas con Acanthuriformes sino que permanecen en Percoidei con anotaciones sobre sus relaciones putativas (Nelson *et al.* 2016). En este orden se reconocen dos subórdenes, Sciaenoidei y Acanthuroidei.

Familia SCIAENIDAE – drums (corvinas). Marinas, salobres y de agua dulce (especialmente en Suramérica); Atlántico, Índico y Pacífico. Habitan aguas costeras, estuarinas y agua dulce en regiones tropicales y templadas. Aleta dorsal larga, con una muesca profunda que separa la parte espinosa de la blanda (rara vez separadas), la primera parte con 6-13 espinas y la segunda con 1 espina y por lo general 20 a 25 radios blandos; aleta anal con una o dos espinas, ambas son débiles pero la segunda puede ser larga y 6-13 radios blandos; escamas de la línea lateral se extienden hasta el final de la aleta caudal; aleta caudal ligeramente emarginada a redondeada; reborde óseo superior del opérculo bifurcado, solapa ósea presente por encima de la abertura branquial; barbos sencillo o un parche de pequeñas barbillas en el mentón de algunas especies; poros visibles en el hocico y la mandíbula inferior; vómer y palatino sin dientes; 24-30 vértebras. Los Sciaenidae pueden producir sonidos utilizando la vejiga natatoria como una caja de resonancia. Algunos son importantes peces comestibles.

Se encuentran en aguas poco profundas, por lo general cerca de las regiones continentales, y están ausentes de las islas en medio de los océanos Índico y Pacífico. Varias especies marinas entran estuarios, y alrededor de 28 especies están restringidas al agua dulce (drenajes del Atlántico) en las Américas. Los miembros de agua dulce son *Aplodinotus grunniens*, que se extienden desde el sur de Saskatchewan y Quebec a Guatemala, y especies de *Pachypops*, *pachyurus* y *Plagioscion* (entra en estuarios) en Suramérica. Esta familia muy grande ha sido revisada por Sasaki (1989), basado en la morfología, que incluye 10 subfamilias

Sciaenidae incluye cerca de 67 géneros con 283 especies válidas (*e. g.* Sasaki 1989, Chao *et al.* 2001, Chao 2003, Casatti 2005, Vergara-Chen *et al.* 2009 Santos *et al.* 2013, en Nelson *et al.* 2016). Eschmeyer & Fong (2017) reconocen 294 especies, aún en el orden Perciformes. Seis géneros ocurren en agua dulce, pero pueden entrar estuarios. Entre ellos, el género monotípico *Boesemania* de los ríos del sureste asiático. El monotípico *Aplodinotus* se extiende del sur de Canadá hasta el sistema de río Usumacinta en Guatemala. Los otros 4 géneros *Pachyurus*, *Pachypops*, *Plagioscion* y *Petilipinnis* son endémicos de aguas dulces de Suramérica, generalmente conocidos como corvinas. Estos géneros están ampliamente distribuidos en aguas dulces de Suramérica, ocurriendo a través

del río Magdalena, Orinoco, Amazonas, São Francisco, y cuencas del río Paraná y Guayana; alrededor de 28 especies están restringidas al agua dulce (drenajes del Atlántico) en las Américas (Casatti 2003). Las especies de *Plagioscion* son grandes piscívoros, que se encuentra principalmente en los grandes ríos y soportan localmente la pesca (Goulding 1980).

Así, 21 especies de agua dulce de Sciaenidae se reconocen en la actualidad en el Neotrópico, de ellas corresponden 20 a Suramérica. En Colombia se han registrado los géneros *Pachypops* (4, 2 en Colombia: *Pachypops fourcroi* y *Pachypops trifilis*), *Pachyurus* (10, 3 en Colombia), *Plagioscion* (9, 2 en Colombia: *Plagioscion magdalenae* y *Plagioscion squamosissimus*), para un total de 7 especies en territorio colombiano.

Orden TETRAODONTIFORMES (Plectognathi)

Peces globo. Sin parietales, nasales, o infraorbitales, y costillas por lo general ausentes; posttemporal, si está presente, simple y fusionado con el hueso pterótico del cráneo; hiomandibular y palatino firmemente unidos al cráneo; aberturas branquiales restringidas y anteriores a la base de la aleta pectoral; maxilar normalmente firmemente unido o fusionado con el premaxilar; escamas generalmente modificadas como espinas, escudos o placas; línea lateral presente o ausente, a veces múltiple; vejiga natatoria presente excepto en Molidae; espinas de la aleta anal ausentes; aleta pélvica con a lo sumo una espina y dos radios blandos; aleta caudal con 12 o menos radios principales; vértebras generalmente 21 o menos (con las excepciones de algunos de los Monacanthidae, Tetraodontidae y Diodontidae) (Kullander 2003, Nelson *et al.* 2016).

Tetraodontiformes puede producir sonidos por el rechinar de los dientes de la mandíbula o los dientes faríngeos o por la vibración de la vejiga natatoria. El estómago de algunos tetraodontiformes es altamente modificado para permitir inflarse a un tamaño enorme. Peces con esta habilidad pertenecen a las familias Tetraodontidae, Diodontidae, y menos desarrollada en Triodontidae; y popularmente se conocen como peces globo. La inflación es causada por tragar agua en un divertículo ventral del estómago cuando el pez está asustado o molesto. Desinflación se produce al expulsar el agua. Si el pez se retira del agua, la inflación puede ocurrir con aire. Para inflarse ellos mismos en una forma casi globular engullendo agua o aire. Este orden incluyen 10 familias, cerca de 100 géneros y 432 especies válidas. Cerca de 15 especies son primarias de agua dulce, y otras 10 más o menos pueden encontrarse en agua dulce. Evidencia morfológica y molecular reciente unió Caproiformes, Lophiiformes, y Tetraodontiformes (Nelson *et al.* 2016).

Cinco subórdenes, 10 familias con aproximadamente 106 géneros y 436 especies existentes. Al menos 14 especies se encuentran sólo en agua dulce, y otras ocho o así se pueden encontrar en agua dulce.

Familia TETRAODONTIDAE -puffers (peces globo). Marinos, con varios entrando y que ocurren en aguas salobre y dulce; tropicales y subtropicales; Atlántico, Índico y Pacífico.

Cuerpo inflable; cuerpo desnudo o con espinas cortas únicas, reducidas a menudo al vientre; cuatro dientes fusionados en las mandíbulas, dientes en cada mandíbula fusionados pero separados por una sutura mediana; premaxilares y dentarios no fusionados al miembro opuesto en la línea media; aletas dorsal y anal por lo general cada una con 7-18 radios blandos, muchos más en *Chonerhinos* y *Xenopterus*); epineurales ausentes; aleta caudal con 10 radios principales y no hay radios procurrentes, moderadamente bifurcada a redondeada; cuerpo desnudo, pero comúnmente cuenta con pequeñas escamas en forma de espinas. Máximo 90 cm de longitud, la mayor parte mucho menos. Cerca de 12 especies de *Carinotetraodon*, *Chonerhinos*, y *Tetraodon* sólo ocurren en agua dulce, principalmente en el río Congo y en el sur de Asia.

La “carne” (especialmente las vísceras) de algunos peces globo contiene el alcaloide venenoso tetraodotoxina, producido por los peces, que puede ser fatal si se ingiere (Kullander 2003). Por lo menos en algunas especies, las gónadas en la época de reproducción contienen la mayor concentración de este veneno; no se produce en el músculo.

Tetraodontidae incluye unos 26 géneros con alrededor de 196 especies (*e. g.* Carpenter & Niem 2001, Matsuura 2015, en Nelson *et al.* 2016), Eschmeyer & Fong (1917) reportan 191 especies, distribuidos en dos subfamilias.

Subfamilia TETRAODONTINAE. Cuerpo ampliamente redondeado en sección transversal; uno o dos orificios nasales bien visibles en cada lado; línea lateral normalmente visible; abertura branquial por lo general se extiende por debajo de la porción media de la aleta pectoral; cresta erguible de la piel dorsal y ventral de la línea media sólo en *Carinotetraodon* (que puede estar relacionado con *Canthigaster*, colocado en la otra siguiente subfamilia; Tyler (1980); 17-29 vértebras.

Incluye unos 25 géneros (*e. g.* *Carinotetraodon*, *Chonerhinos*, *Colomesus* + 22), con cerca de 159 especies (*e. g.* Roberts 1998b, Britz & Kottelat 1999c, Saenjundaeng *et al.* 2013, en Nelson *et al.* 2016). Varias especies se conocen de las costas de Suramérica y Centroamérica, pero solo dos están confinadas en agua dulce de Suramérica: *Colomesus asellus* y *C. tocantinensis*; *C. psittacus* habita agua dulce, salobre y marina (Eschmeyer & Fong 2017). En Colombia se registra solo la especie *Colomesus asellus* en la cuenca del Amazonas.

AMENAZAS

Interacción del hombre y ambientes tropicales. El conocimiento de que el *Homo sapiens* ha tenido un impacto significativo en los ecosistemas de los trópicos americanos desde su llegada al continente hace varios miles de años no es nuevo. Varios estudios han documentado claramente que el hombre ha ejercido importantes influencias ecológicas en ambientes neotropicales que datan del período precolombino (por ejemplo, Sternberg 1968).

El objetivo último de las políticas de conservación debe ser la gestión del medio ambiente de tal manera que contribuya a la salud física y mental del hombre y al florecimiento de la civilización. Sin duda, la conservación implica un equilibrio entre los múltiples componentes de la naturaleza, incluido el hombre. Esta es una doctrina difícil de reconciliar con las tendencias presentes de la civilización moderna, construida sobre el concepto faustiano de que el hombre no reconocerá ningún límite a su poder.

El medio ambiente es todo lo que nos rodea. Pero este medio ambiente, que debería ser utilizado para la máxima satisfacción y el máximo provecho de las personas que en él viven ahora y las que vienen en el futuro, está siendo degradado hasta límites intolerables Budowski (1970).

El número de especies amenazadas está aumentando en el mundo. El exterminio de las especies ha sido vertiginosamente rápido en las últimas décadas. Deforestación y sobrepesca, pérdida de hábitats, la caza, la polución hacen la vida difícil para muchos animales. Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, la Lista Roja de la UICN para el año 2002, el número de especies vegetales y animales amenazadas está aumentando. Un total de 11.167 especies están ahora clasificadas como amenazadas de extinción, un aumento de 121 especies desde 2000.

Según la siguiente documentación de Reis *et al.* (2016), el estado de conservación de la mayoría de los peces de agua dulce de Suramérica es sustancialmente mejor que en muchas otras partes del mundo, aunque hay algunas áreas problemáticas. Mientras que la proporción de peces de agua dulce amenazados de extinción en Europa es de alrededor del 37% (Freyhof & Brooks 2011), 27% en América del Norte (UICN 2014) y 27% en África (UICN 2014), el 10% de los peces en Brasil se clasificaron recientemente como amenazados (ICMBio 2014). Como todas las especies de peces en Brasil fueron examinadas recientemente con el fin de evaluar el riesgo de extinción (ICMBio 2014), este porcentaje probablemente se puede extrapolar a otros países suramericanos y hay tres iniciativas recientes que evaluaron una gran proporción de peces de agua dulce utilizando los criterios y categorías de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2012: en inglés IUCN) en Suramérica.

La más ambiciosa de estas iniciativas fue una asociación entre el Ministerio de Medio Ambiente de Brasil y la UICN que evaluó el riesgo de extinción de todos los vertebrados brasileños y grupos selectos de invertebrados entre 2009 y 2014, totalizando 12.264 especies, incluyendo 3.130 de agua dulce y 1.393 peces marinos.

Debido a los amplios cambios y pérdida de hábitats en el uso de la Tierra: energía hidroeléctrica, división/desviación de agua para riego, urbanización, contaminación del agua, minería, sedimentación, además de la sobrepesca: 4-10% de todas las especies de peces en Suramérica enfrentan cierto grado de riesgo de extinción debido principalmente a la pérdida y degradación del hábitat. Estas cifras sugieren que el estado de conservación de las faunas de peces de agua dulce de Suramérica es mejor que en la mayoría de las otras regiones del mundo, pero los peces marinos están tan amenazados como en otras partes (Reis *et al.* 2016, y citas allí). La conservación de los hábitats acuáticos que llaman la atención y peces de Suramérica es un reto cada vez mayor ante los rápidos cambios antropogénicos del siglo XXI y merece la atención de los ecólogos y protectores del medio ambiente, y máxime la responsabilidad política.

De las 3130 especies de peces de agua dulce evaluadas, 312 (aproximadamente el 10%) se enumeran en una de las categorías de amenaza: 101 en peligro crítico (CR), dos de las cuales probablemente están extintas. De éstos, 60 son peces anuales (Rivulidae), que son altamente sensibles a la pérdida y degradación del hábitat. Otras 112 especies fueron catalogadas como en peligro de extinción (EN) y 99 como Vulnerables (VU). Además de las 312 especies amenazadas, 100 fueron categorizadas como casi amenazadas (NT), 383 como datos deficientes (DD), 16 no evaluadas (NA) porque tenían una distribución altamente periférica en Brasil y 2.319 especies se clasificaron como menos Preocupantes (LC). El Amazonas sigue siendo la parte mejor conservada de Suramérica en comparación con el bosque costero del Atlántico, los Cerrados o las pendientes Andinas.

Colombia también tiene una historia de evaluación del riesgo de extinción de sus peces de agua dulce (Mojica *et al.* 2002, 2012), utilizando los criterios y categorías de la UICN. En la evaluación publicada en 2012, se evaluaron 250 especies (de 1.435 en total). De esas, 53 (3,7%) se clasificaron como amenazados: uno Extinto (EX), un CR, cuatro EN y 48 VU, además de 24 listados como NT. Contrariamente a la evaluación brasileña, la mayoría de las especies (37, 70%) fueron evaluadas en base a la disminución de la población, mientras que sólo 16 (30%) fueron categorizadas como amenazadas basadas en el espacio restringido y la degradación del hábitat.

En la actualidad los peces del bosque de la Amazonia, especialmente las especies comerciales, están amenazados en dos frentes. En primer lugar, las pesquerías comerciales están siendo sobreexplotadas, siendo los peces frugívoros los más atacados por su gran tamaño y su carne muy apreciada. En segundo lugar, los

desarrolladores agrícolas están mirando la llanura de inundación como arrozales potenciales y pastos para la ganadería. Si la agricultura a gran escala se implementa, esto llevará a la deforestación de la planicie de inundación y el uso de insecticidas y herbicidas. Los peces y la fauna nativa en general se verán gravemente afectados por ambas actividades si se alcanzan las proporciones deseadas por los promotores. Ya se sabe que, “*mansiones*” verdes son ilusorias, una vez muerta la selva los suelos se empobrecen en nutrientes, ya que la selva inundable ofrece una cadena alimenticia alternativa.

Con base en las cifras anteriores, entre el 4 y el 10% de todos los peces de agua dulce en Suramérica probablemente enfrentan cierto grado de riesgo de extinción, y una gran parte de ellos son actualmente evaluados como amenazados debido a la pérdida o degradación del hábitat. El cambio extensivo del uso de la tierra, el represamiento hidroeléctrico, la minería con destrucción del lecho y talud de los ríos y quebradas como en la minería aurífera, contaminación, por ejemplo, por varios residuos de organoclorados persistentes en los ovarios/huevos y tejido muscular de los peces, como Bifenilos policlorados (PCB); DDT y otros pesticidas; metales pesados caso del mercurio (Hg) para amalgamizar el oro de otros materiales (Cala 1999, 2001); y la desviación del agua para el riego, son los principales tipos de alteración del hábitat acuático, además de la urbanización en áreas localizadas.

Referente a los peces marinos de Suramérica, con cerca del 25% de todas las especies de Chondrichthyes actualmente consideradas amenazadas, el estado de conservación de tiburones y rayas es particularmente preocupante en todos los océanos (Dulvy *et al.* 2014). Entre las 34 especies de peces marinos clasificados como CR en Brasil, 28 (82,4%) son elasmobranquios, incluyendo 12 especies de Carcharhiniformes, nueve Rajiformes, tres Squatiniformes, dos Lamniformes, un Hexanchiformes y un Squaliformes. En las otras categorías de amenaza, se resaltó de nuevo los elasmobranquios, con ocho especies EN y 19 VU, totalizando 55 especies en peligro de extinción, lo que representa el 32% de todos los Chondrichthyes brasileños y cerca el 56% de todos los peces marinos amenazados de extinción en Brasil (Rosa & Gadig 2014, en Reis *et al.* 2016). Los peces óseos amenazados restantes están representados principalmente por especies de arrecifes y costeras, tales como 10 Perciformes, seis Labriformes y cuatro Syngnathiformes.

A pesar de la ausencia de un amplio estudio sobre el estado de conservación de la fauna de peces marinos en otros países suramericanos, se podría esperar un escenario similar en términos de conservación e impactos antropogénicos. En Colombia, 28 de entre 38 peces marinos seleccionados están amenazados según los criterios de la UICN, incluyendo el aparentemente endémico pez *Notarius bonillai* y *Parasaccogaster melanomycter*, un Bythitidae (Ophidiiformes) conocido sólo por el holotipo (Mejía & Acero 2002). En esta limitada evaluación, *Lutjanus analis* fue el único pez marino

colombiano actualmente clasificado como NT, mientras que otras ocho especies fueron consideradas como DD, incluyendo *Thunnus alalunga*, *T. obesus* y el pez espada *Xiphias gladius*. Actualmente se está preparando una nueva lista roja de peces marinos colombianos, pero en las evaluaciones mundiales se enumeran varios peces caribeños que se encuentran en Colombia como amenazados, entre ellos el mero Goliath *Epinephelus itajara* como CR (Sadovy de Mitcheson *et al.* 2013, en Reis *et al.* 2016).

Otra amenaza creciente a la fauna marina de Suramérica es el impacto de especies invasoras, como los salmónidos: *Oncorhynchus kisutch*, *O. tshawytscha*, *O. mykiss*, *Salmo salar* y *S. trutta* en Chile, que ahora son una amenaza para la fauna indígena, particularmente en los fiordos de Chiloé y Aysen (Soto *et al.* 2006). En el océano Atlántico, otra especie invasora que ha estado amenazando la fauna de peces del arrecife del Caribe, y que ahora está presente en Brasil, es el pez león *Pterois volitans*. Este depredador de emboscada fue introducido a mediados de la década de 1990 en la Florida y ahora está presente en todo el Océano Atlántico occidental, extendiéndose incluso a Brasil (Ferreira *et al.* 2015). También las costas de arrecifes del Caribe en Colombia está invadidas por *P. volitans*, el cual es muy eficaz en el consumo de pequeños peces de arrecife, y cuando este impacto se agrega a otras amenazas en el océano Atlántico, las especies con cierta combinación de rasgos (como el tamaño pequeño y la distribución restringida) son especialmente vulnerables (Rocha *et al.* 2015). Por fortuna parece que este pez viene siendo aceptado día a día como especie de consumo en el Caribe colombiano.

Mercurio y origen en el medio ambiente, con énfasis en el Neotrópico, efecto de su contaminación en la pasada y actual minería de oro y plata en las Américas.

El mercurio existe naturalmente en el medio ambiente y se abre paso en el aire a través de procesos naturales y actividades humanas. Las plantas de energía que queman combustibles fósiles, particularmente carbón, generan la mayor cantidad de emisiones de mercurio. Una vez que el mercurio se deposita en lagos, ríos y océanos, los organismos acuáticos lo convierten en metilmercurio. Los humanos están expuestos a la sustancia química cuando comen pescado.

El siguiente resumen de la contaminación por mercurio (Hg) en la pasada minería de oro y plata en las Américas (Norte, Centro y Sur), es tomado de Nriagu (1994). El desarrollo del proceso de amalgamación del patio en una operación a escala industrial en 1554 estimuló la producción masiva de plata en el Nuevo Mundo, pero dejó atrás una cantidad sin precedentes de contaminación por mercurio. La pérdida o desperdicio anual de mercurio en las minas de plata de América por la invasión española fue en promedio de 612 toneladas por año (292-1085 toneladas /año) entre 1580 y 1900. La producción e importación de mercurio en los Estados Unidos osciló

entre 268 y 2.820 toneladas /año y promedió más o menos 1360 toneladas /año entre 1850 y 1900. Las pérdidas acumuladas de mercurio para el medio ambiente debido a la producción de oro y plata en Suramérica entre 1570-1820 se estiman en 126.000 toneladas. En Colombia (ríos afluentes del Amazonas, Atrato, San Juan y Magdalena), las operaciones mineras se llevan a cabo desde embarcaciones u otros dispositivos, utilizando motobombas, buzos y dragas mecánicas.

Aproximadamente el 90% del mercurio consumido en los Estados Unidos durante este período se empleó en la extracción de oro y plata. Las pérdidas acumuladas de mercurio en el medio ambiente debido a la producción de metales preciosos en las Américas totalizaron más o menos 257.400 toneladas, con 196.000 toneladas dispersas en Suramérica y Centroamérica, y 61.380 toneladas en los Estados Unidos. Se cree que aproximadamente el 60-65% del mercurio perdido se ha liberado a la atmósfera, lo que sugiere que las minas de oro y plata eran una fuente dominante de contaminación atmosférica del mercurio. El reciclaje continuo de esta gran masa de mercurio puede ser parcialmente responsable de los altos flujos de mercurio en muchas partes de América del Norte y del Sur y de los altos niveles de fondo de mercurio en el medio ambiente global.

Los invasores europeos, especialmente españoles (chapetones), en el Norte y Suramérica establecieron una hegemonía en el mercado de la plata que duró desde aproximadamente 1570 hasta bien entrado 1900 (Nriagu 1994 y referencias allí). El estímulo para la producción sostenida y masiva de plata fue la introducción de una tecnología simple y sencilla -el patio o la amalgamación de mercurio-en la producción de plata que era ideal para los minerales de bajo grado (como argentita) comunes en la región. La nueva tecnología “fría”, considerada a menudo como uno de los inventos “más notables de Latinoamérica” (Bakewell 1984, en Nriagu 1994). Mientras que el proceso del patio abasteció la plata que alimentó la economía global, también dejó una legalización incomparable de la contaminación masiva del mercurio. El problema actual de la contaminación por mercurio asociado con la fiebre del oro en la Amazonia brasilera, y colombiana (e.g. cuenca de los ríos Caquetá y Putumayo), representa una recreación de una vieja tragedia, que podría ser la segunda tragedia del mercurio en Suramérica.

Hasta mediados del siglo XIX, una regla de oro en Potosí (ahora Bolivia) era que se perdía (utilizaba) 1,5 kg de mercurio por cada 1 kg de plata producida. La proporción (o correspondencia) podría ser tan baja como 0,85 kg Hg/kg Ag para los minerales empobrecidos y tan alta como 4,1 kg Hg / kg Ag para los minerales muy ricos. Debido a un precio deprimido del mercurio durante 1760-1810, la pérdida de 2,4-2,9 kg Hg / kg de plata producida se hizo común en muchos distritos mineros (Blanchard 1989, en Nriagu 1994). La correspondencia para las minas de plata coloniales fue bastante

similar a la actual pérdida de mercurio asociada con el moderno “sluicing”, minería hidráulica y dragado empleado en la extracción de oro en el Amazonas brasilero que se ha estimado como el rango típico de 1,3-1,7 kg / Kg de oro recuperado (*e.g.* Pfeiffer 1989, Cleary 1990, en Nriagu 1994). Para una descripción más detallada sobre la contaminación por mercurio en la historia de la minería de oro y plata en las Américas (*vide* Nriagu 1994).

Se estima que los flujos atmosféricos de mercurio procedentes de la minería de plata en la hegemonía colonial de Suramérica durante el período 1587-1820 haber variado de 175 a 1820 toneladas anuales. Las tasas promedio fueron de 316 toneladas /año durante 1557-1820 y 525 toneladas /año durante 1821-1900. Las tasas de emisión atmosférica en los Estados Unidos variaron de 208 a 1660 toneladas /año y un promedio de 780 toneladas /año entre 1850 y 1900. La cifra promedio de los Estados Unidos supera las 260-600 toneladas anuales que representan las emisiones totales actuales de Mercurio a la atmósfera por las industrias en ese país (Nriagu 1994 y citas allí). Además, la cifra promedio de 1305 toneladas /año para las Américas puede compararse con la actual emisión global de 910-6.200 toneladas /año por varias industrias (Nriagu & Pacyna 1988, en Nriagu 1994). Las minas de plata y oro seguramente habrían ejercido una influencia más dominante en el ciclo global y regional del mercurio atmosférico antes del cambio de siglo XIX, y hasta el presente 2017.

Se calculó que el número total de mineros del oro en el mundo, utilizando la amalgamación de mercurio, era 4 ± 1 millón (Brasil 650.000, Tanzania 250.000, Indonesia 250.000 y Vietnam 150.000). Para proporcionar una vida, incluso a un nivel muy bajo para este gran número de mineros, la producción de oro y el uso de mercurio hubo que ser en miles de toneladas anualmente. Las cifras oficiales son tan sólo 10% de tal nivel de producción (SCOPE 1994).

Se calcula que las cantidades acumuladas de mercurio que circulan a través de la atmósfera desde las minas de metales preciosos son 118.000 toneladas en Suramérica y Centroamérica y 38.000 toneladas en los Estados Unidos. Tal fuente puede, de hecho, explicar los niveles elevados de mercurio que se encuentran en los campos de nieve antárticos y el medio marino del hemisferio sur (Nriagu 1994 y citas allí). Debido a su alta volatilidad, cualquier mercurio depositado puede ser fácilmente reemitido y el patrón de dispersión de tipo “saltamontes” puede resultar en el mismo mercurio que se recicla a través de la atmósfera durante mucho tiempo. Puede hacerse una analogía con varios plaguicidas, como los PCBs y el DDT.

Teniendo en cuenta el tiempo de residencia relativamente largo (más o menos 6-18 meses) del mercurio en la atmósfera (Lindberg 1986, en Nriagu 1994) y la facilidad con la que se puede movilizar y retransmitir el mercurio previamente depositado,

parece probable que las minas de plata americanas fueron en el fondo parcialmente responsables de las altas concentraciones de mercurio que ahora se reportan en el ambiente global (Nriagu 1989, WHO 1991).

Con la anterior exposición del mercurio dispersado por la minería durante la invasión y hegemonía de los españoles en el continente Americano, que solo perseguían plata y oro a sangre y fuego, causando además semejante tragedia ecológica continental que aún persiste. Ahora podemos concluir el porqué tanta contaminación de los peces marinos y de agua dulce con un contaminante persistente como es el metilmercurio (MeHg) en el Continente Americano, con consecuencias severas para la salud de las poblaciones consumidoras de pescado, un producto comercial de altísima calidad para el consumo humano, siempre y cuando no estuviese contaminado, como es el caso de los peces de las Américas.

Desde finales de los años 70 (1970), muchos ríos y cursos de agua en la cuenca del Amazonas han sido explotados por la minería de oro. Mercurio (Hg) se utiliza en el proceso de minería como una amalgama para separar las partículas de oro fino de otros componentes minerales en la grava del fondo. Contaminación por mercurio en la región amazónica, es una de las consecuencias de la fiebre del oro que tuvo lugar a principios de los años de 1980. Desde entonces, la extracción de oro ha sido la principal fuente de contaminación por mercurio (Hg) en Brasil. Para entonces, el promedio estimado de buscadores de oro en la región amazónica era de 500.000 (Homero 1989, en Barbosa *et al.* 1995). A fines del siglo XIX, se estimaba que sólo en Brasil, más de 650.000 personas estaban directamente involucradas en la extracción de oro. Durante este proceso, parte del mercurio (5-30%) se descarga como desperdicio directamente al río. En la recuperación final del oro (Au), que se hace principalmente quemando la amalgama en cacerolas en las orillas del río o incluso en botes, también se liberan cantidades considerables de mercurio (aproximadamente el 20%) a la atmósfera. Las cifras oficiales implican que para cada kilogramo de oro, al menos 1,32 kg de Hg se va al medio ambiente, una hipótesis que probablemente podría ser una subestimación (Malm *et al.* 1990).

En otras palabras, de un total estimado de 1.200 toneladas descargadas Legal en la Amazonia durante los últimos diez años, entre 800 toneladas y 1.000 toneladas de Hg metálico pueden haber encontrado su camino en la atmósfera en forma de vapor. El vapor de Hg atmosférico experimenta oxidación a Hg (II) (bicloruro de mercurio) y, puede retornar a ambientes terrestres y acuáticos por precipitación. El mercurio bivalente (Hg) se somete entonces a la organificación bajo condiciones climáticas amazónicas, produciendo metilmercurio (MeHg). Se ha demostrado que la temperatura, el enriquecimiento orgánico y el oxígeno disuelto juegan un papel importante en la metilación del Hg (Jernelöv 1970, 1973, Rada *et al.* 1986, Callister 1986, en Barbosa *et al.* 1995).

Malm *et al.* (1990), reportan altas concentraciones de Hg en los peces de los ríos en selvas de la Amazonia (hasta $2,7 \mu\text{g g}^{-1} \text{ ww}$), que son alarmantes desde el punto de vista del riesgo de intoxicación aguda ($50 \mu\text{g g}^{-1} \text{ ww}$) y el inicio de intoxicación por mercurio ($6 \mu\text{g g}^{-1} \text{ ww}$). Estos niveles fueron establecidos por la Organización Mundial de la Salud (WHO 1976) y los científicos suecos (Berglund *et al.* 1970), y subrayan la necesidad de nuevas investigaciones sobre la distribución del metilmercurio en las diferentes redes alimenticias y las vías críticas a través de las cuales puede afectar a los seres humanos. Registros de prensa han reportado intoxicaciones con mercurio en minas de oro en Colombia, especialmente en el Departamento de Antioquia, de donde entonces sacaban el 56% del oro del país, y han detectado en cinco años 1.363 intoxicaciones (*e. g.* N.A. López L., El Tiempo 2003), con una concentración en la orina de 158 miligramos de mercurio por litro, lo que se considera una intoxicación, ya que el máximo permitido son 35 mg por litro.

Fuentes de metilmercurio (MeHg) a los ecosistemas de agua dulce. Hasta finales del siglo XIX, se creía generalmente que la única fuente de MeHg para los ecosistemas de agua dulce era la producción interna (en el lago) de metilmercurio (MeHg). Ahora se reconocen tres importantes fuentes de MeHg para los sistemas acuáticos: precipitación atmosférica, escorrentía de cuencas puramente de tierras altas y cuencas que contienen humedales, y metilación en el lago (Rudd *et al.* 1992, St. Louis *et al.* 1994, en Rudd 1995). Esto probablemente explica por qué los peces de los lagos de agua parda, que reciben una entrada significativa de humedales, a menudo tienen alta concentración de MeHg (*e.g.* Driscoll *et al.* 1994, en Rudd 1995). La atmósfera es otra fuente externa importante de MeHg para algunos lagos (*e.g.* Hultberg *et al.* 1994, en Rudd 1995), concluyen que la deposición atmosférica es también una fuente importante de MeHg para los lagos de drenaje localizados en regiones fuertemente contaminadas del sur de Suecia.

El mercurio es relativamente omnipresente en el medio ambiente y se encuentra en casi todos los compartimentos ambientales, incluyendo aire, gases volcánicos, agua dulce, suelos, minerales, sedimentos de lagos y ríos y organismos vivos. Las fuentes de mercurio son naturales a través de la erosión y desgasificación de la corteza de la tierra y antropogénicas (D'Itri 1990, en Gaudet *et al.* 1995). Probablemente en la actualidad, en Colombia la principal fuente antropogénica de emisiones de mercurio sea la minería. La generación de energía y la combustión de carbón, productos derivados del petróleo, madera y gas natural, serían la segunda fuente de emisiones.

El metilmercurio (MeHg), que es un metal pesado, es acumulado por los peces a través de la ingesta de alimentos y el agua respirada (Fagerström *et al.* 1973, Jernelöv *et al.* 1971). La concentración de MeHg en el cuerpo de la especie en el nivel más alto de la cadena alimenticia es mayor que la del nivel inferior. Este aumento en el nivel

de concentración se llama biomagnificación. En primer lugar, la concentración de MeHg en seres humanos aumenta significativamente al comer una mayor cantidad, por ejemplo de atún por semana. En segundo lugar, la concentración en el agua afecta inmediatamente la concentración en el cuerpo de cada especie en la cadena alimentaria. Para la población humana, el consumo de pescado es la vía más importante para la ingestión de MeHg (IPCS 1990, cita en Barbosa *et al.* 1995). El efecto adverso del MeHg sobre el cerebro *in útero* en desarrollo difiere tanto cuantitativa como cualitativamente de la del sistema nervioso central maduro. La manifestación clínica en los lactantes incluye una variedad de síndromes de parálisis cerebral (Choi *et al.* 1979, en Barbosa *et al.* 1995). Los recién nacidos prenatales muestran dilaciones en el desarrollo normal y trastornos neurológicos leves (Clarkson 1989, en Barbosa *et al.* 1995). En el cerebro en desarrollo, el daño es difuso, y afecta la citoarquitectura de la mayoría de las áreas del cerebro (Choi 1991, en Barbosa *et al.* 1995). Obs., alrededor del 90% del Hg en peces ocurre como MeHg (Fitzgerald & Clarkson 1991, en Barbosa *et al.* 1995).

En agua de mar, casi el 100% de MeHg es como CH_3HgCl mientras que sólo el 3% del Hg inorgánico es HgCl_2 . Por lo tanto, a pesar de la concentración mucho menor de MeHg en comparación con el Hg inorgánico en agua de mar 0,05 o menos frente a 1 ppm (Mason & Fitzgerald 1993), se espera que su bioacumulación total por peces planctívoros sea al menos 16 veces mayor ($0,05 \times 33 \times 10$). En los lagos, la bioacumulación relativa depende de la química del lago que gobierna la especiación de Hg^{2+} y CH_3Hg^+ . Típicamente, el porcentaje de MeHg en CH_3HgCl es de 0,5 a 1,5 veces el porcentaje de Hg inorgánico en HgCl_2 (Mason *et al. Com. per.*, cita Mason *et al.* 1995). Sin embargo, el MeHg todavía predomina en el pescado ya que la relación de MeHg a Hg inorgánico es sustancialmente más alta para los lagos alrededor de 0,5: por ejemplo MeHg 0,5 ppm y Hg inorgánico 1 ppm para Little Rock Lake en Wisconsin (Watras 1990, en Mason *et al.* 1995).

Prácticamente todo el mercurio utilizado en América en la hegemonía española provenía de las minas de Almadén, en el sur de España, de las cuales México obtuvo la mayor parte de sus suministros; las minas de Huancavelica en el centro del Perú suministraron el mercurio a Suramérica. Dado que casi todo el mercurio producido en Almadén y Huancavelica fue a las refinerías de plata en América del Sur. La pérdida o escape acumulado de mercurio durante la hegemonía española en Suramérica entre 1570 y 1820 se estima en 126.000 toneladas.

En la mayoría de las formas de ataque por hongos se ha utilizado compuestos de fenilmercurio en la producción de pulpa de papel y papel. En última instancia, compuestos alquílicos han sido usados en la agricultura como mordiente o abono de cobertura. El problema de los compuestos de mercurio en el medio ambiente natural ha sido poco estudiado en el Tercer Mundo. Al problema del mercurio también se

le dedica atención creciente en los medios internacionales que se ocupan de los problemas de higiene ambiental.

Puntos de vista ecológicos sobre la presencia de mercurio en los peces. El mercurio se acumula en el medio ambiente acuático en organismos de diferentes grupos. Esto se ha demostrado para el alga *Nitzschia*, copépodos, *Asellus aquaticus*, cangrejo de río, varias larvas de insectos (Trichoptera, Neuróptera, Plecoptera) y peces (Westermarck *et al.* 1965, Johnels 1966 y Johnels & Westermarck 1966, en Johnels & Olsson 1967).

La contaminación por mercurio (Hg) de los peces es un problema generalizado con importantes preocupaciones de salud pública (Weiner & Stokes 1990, Lindqvist *et al.*, 1991, Fitzgerald & Clarkson 1990, en Mason *et al.*, 1995). Se han reportado intoxicaciones letales a través de alimentos contaminados con Hg, por ejemplo con peces en Japón (Minamata y Niigata) y con pan en Irak, utilizando trigo previamente tratado con compuestos de Hg (documentado por Cala & Södergren 1995). Según un informe emitido por la Academia Nacional de Ciencias (20/20, ABCNEWS.com, 22 de enero de 2001), estima que “cada año 60.000 niños pueden nacer en los Estados Unidos con problemas neurológicos como resultado de la exposición a metilmercurio en el útero materno.

La comida, y sobre todo de pescado, es la vía más generalizada de exposición de los humanos cuando se trata de compuestos de cloro orgánico estable. La comida, sobre todo de pescado, es la vía más frecuente de la exposición de seres humanos cuando se trata de compuestos clorados estables. Entre los compuestos clorados conocidos que los humanos están expuestos a través de la comida, están por ejemplo bifenilos policlorados (PCB) y otros pesticidas. Muchos ambientalistas no tienen un entendimiento claro sobre la toxicidad del mercurio metálico (Hg) y su transformación (es decir, la biometilación) en el ambiente, y que pueden ser sorprendidos por las actuaciones teatrales con la intención de avergonzar a los ecologistas.

El mercurio, especialmente el metilmercurio (MeHg), que es la especie de mercurio más tóxica, constituyen uno de los diez grupos de productos químicos con mayores repercusiones en la salud pública, según la Organización Mundial de la Salud (OMS). La principal fuente de exposición humana al metilmercurio es el consumo de pescados y mariscos contaminados por este tipo de mercurio biometilado persistente. Otras fuentes de mercurio son los procesos industriales, los incineradores de basuras; la minería de mercurio, oro y otros metales, erosión de rocas y actividad volcánica. Algunos de los peces marinos comerciales más contaminados con Hg a nivel global son los depredadores piscívoros, como Tiburón (*Selachii*), Atún (*Thunnus*), Bacalao (*Gadus*), Pez espada (*Xiphias gladius*) y zooplanctívoros; y peces comerciales de agua dulce también son los depredadores piscívoros, como especies de bagres

(Siluriformes) de mayor tamaño. Sin embargo, la exposición a contaminantes persistentes es más alta entre los depredadores piscívoros y especialmente en los peces diádromos que depositan la grasa en el tejido muscular (Larsson *et al.* 1991, en Larsson *et al.* 1996). Peces hembra eliminan anualmente los contaminantes al desovar huevos que contienen alrededor de 0,5 de grasa (sobre una base de peso húmedo) y constituyen casi el 15% del peso corporal. Este proceso de depuración no se produce en la misma medida con el esperma en los machos.

En una investigación pionera en Colombia se encontró que el nivel de mercurio (Hg) presente en tejido muscular en peces hembra de nueve especies diferentes de peces comerciales del medio y alto río Magdalena; y alto río Meta, varió entre 0,02 y 0,43 mg/kg peso fresco (Cala 2001b). Mercurio total se registró en todos los peces de las especies investigadas. Lo cual indica que toda la comunidad de peces de las áreas estudiadas estaban contaminadas con mercurio. Dado que el límite permisible del mercurio total en músculo de los peces es 0,5 μ /g, la concentración de mercurio total en el agua para proteger a los peces de acumularlo a este nivel es de 0,1 μ g / L (Gaudet *et al.* 1995).

Niveles de residuos organoclorados en peces colombianos (Cala & Södergren 1999). En la mayoría de los peces estudiados en las áreas de drenaje de los ríos Magdalena y Meta, encontraron residuos de pesticidas organoclorados tanto en los tejidos musculares como en los huevos de peces representantes de 33 especies antes de su desove en abril y mayo de 1994 y 1995. Aldrín fue detectado en solo dos especies (*Prochilodus magdalenae* y *Curimata magdalenae*: dieta principal detritus), dieldrín se encontró solo en un pez (*Pimelodus grosskopfii*, principales alimentos: vegetal e insectos). Heptachlorepoxide y HCH fueron presentes en el canal principal de ambas cuencas hidrográficas. En una base de grasa, el nivel de la Σ DDT y PCBs en los tejidos musculares osciló entre 55-10.700 y 5-5.600 ng/g de peso de lípidos, respectivamente. Las concentraciones de estos compuestos en los huevos de pescado eran generalmente más bajas que los de los tejidos. El nivel de residuos organoclorados en los tejidos de los peces fue mayor en la parte media y baja del río Magdalena, lo que indica una polución de toda la comunidad de peces. Los resultados muestran que este río, especialmente su parte baja después de fusionarse con el río Bogotá, está influenciado por compuestos antropogénicos persistentes.

Esto significa que, incluso si todas las muestras de peces estudiadas estuvieran contaminadas (oscilando entre 0,02-0,43 μ /g), los valores aquí encontrados no exceden el límite permisible de Hg total en la carne del pescado, debe considerarse la suma y toxicidad de los contaminantes persistentes, especialmente cuando existe la posibilidad de encontrar diferentes compuestos en las partes comestibles de los peces, por ejemplo varios residuos organoclorados persistentes, como DDT, PCB

y metales pesados, como Hg (Cala 2001 *op.cit.*) La absorción y acumulación de residuos organoclorados (PCBs) en los ovarios y los huevos de peces puede dar lugar a un riesgo potencial de alteraciones reproductivas. Von Westernhagen *et al.* (1987 en Cala & Södergren 1999) muestran una disminución en la eclosión viable con el aumento de la carga de PCB de los ovarios, donde los niveles de 120180 mg /g de peso de tejido húmedo resultó en una perturbación. Los PCBs incluyen al menos 50 compuestos diferentes, homólogos o isómeros. No se propagan como pesticidas, sino que son utilizados en la industria como medios de transferencia de calor, ceras y resinas sintéticas para mejorar la resistencia química, la adhesividad y la flexibilidad (Monsanto Company 1960, en Södergren *et al.* 1974).

Embalses y energía hidroeléctrica. Los embalses causan tres tipos diferentes de impactos adversos en las poblaciones de peces (Reis 2013). La transformación de un río que fluye en un embalse de represión puede extirpar localmente las especies reófilas y causar el declive de la población de otras especies. Al mismo tiempo, el hábitat lacustre recién formado puede proporcionar condiciones para que las especies lénticas aumenten su tamaño de población, afectando significativamente la composición de la comunidad local. A escala de la cuenca hidrográfica, los proyectos hidroeléctricos modifican el régimen hidrológico aguas abajo de la presa, alteran los ciclos estacionales de reproducción y alimentación de algunas especies e interrumpen las rutas migratorias de otras especies. Las fluctuaciones diarias y semanales del nivel del agua aguas abajo de la presa causada por la retención de agua durante los períodos de menor demanda de generación de energía (noches y fines de semana) pueden afectar severamente a muchas de las especies no migratorias. Estas especies suelen salir del lecho del río durante la temporada alta de agua y entrar en el bosque inundado y várzeas para la alimentación y el desove, por lo general en la vegetación inundada. La regulación del río durante la época de desove provoca la desecación y muerte de millones de huevos depositados en la vegetación, o incluso la muerte de peces que se conservan en áreas poco profundas que se secan durante el fin de semana, cuando se reduce la demanda de generación de energía (Reis *et al.* 2016).

Una de las preocupaciones restantes es la interrupción de los patrones migratorios de los peces. Desafortunadamente estos son muy escasamente conocidos, por lo que la investigación es necesaria incluso antes de que se pueda discernir si existe tal problema con un proyecto en particular. Las escaleras para el paso de peces se han utilizado con mucho éxito con algunos peces migratorios de zonas templadas, como salmones, pero difícilmente en situaciones tropicales.

Contrariamente a la mayoría de las especies de peces europeas y norteamericanas, para las que se concibieron pasajes escalera de peces, los peces neotropicales potamodromos emigran río arriba durante la estación lluviosa, a veces pasando presas

por diferentes tipos de pasajes de peces y desovan en aguas turbulentas por encima del embalse. Los huevos son transportados inmediatamente por el río por el torrente bien oxigenado y la escotilla durante el viaje río abajo. En un río libre, las larvas llegan a las inundables y productivas llanuras de inundación donde completarán el desarrollo. Si se coloca una presa entre las zonas de desove y las llanuras de inundación, la mayoría de los huevos son comidos rápidamente o se hundirán hasta profundidades anóxicas al llegar a las aguas tranquilas del embalse (Godinho & Kynard 2013, Pompeu *et al.* 2011, Reis 2013, en Reis *et al.* 2016).

Además de mega proyectos hidroeléctricos en grandes ríos de varios países de América del Sur, las presas de pequeña capacidad han proliferado en todo el continente dañando los ríos de tamaño pequeño a mediano, con más de 2000 proyectos en proceso de licencia y construcción. Sólo Brasil ya ha construido cerca de 500 de estas pequeñas represas y cuenta con otras 1650 en fase de proyecto pendientes de concesión de licencias (ANNEL 2015, en Reis *et al.* 2016). La consecuencia adicional de esta proliferación es una fragmentación longitudinal generalizada de la conectividad en la mayor parte de las cabeceras de la cuenca, que tiene un impacto potencialmente severo previniendo los movimientos faunísticos.

La extensa construcción de presas en varios sistemas fluviales ha provocado un profundo cambio en la función del ecosistema, alterando el balance de sedimentos y el régimen térmico. Ríos como el Paraná y el São Francisco, los dos ríos más represados de Suramérica, transportaron cantidades significativas de sedimentos que produjeron ricos hábitats en el canal y desarrollo extensivo de la llanura inundable. Ambos ríos tienen ahora las aguas claras, son sedimentos de hambre y ya no llevan material para formar canales o remodelar sus llanuras de inundación, reduciendo la disponibilidad y calidad de los hábitats dentro del canal (Lima *et al.* 2001, 2005, Medeiros *et al.* 2011, en Reis *et al.* 2016)). En conclusión, a pesar de que la energía hidroeléctrica podría ser clasificada como de baja emisión de carbono, está lejos de ser verde.

Si se continúa con la construcción de las represas programadas al doble, unas 60 para duplicar la producción hidroeléctrica para el año 2027 (Jiménez-Segura *et al.* 2014) en los ríos colombianos Magdalena-Cauca, sería este río otro de los más represados en Suramérica, con todos los impactos negativos de hábitats y la pérdida definitiva de diversidad de especies de peces y volumen de pesca de uno de los sistemas hidrográficos con la ictiofauna más rica en el noroeste de Suramérica y vertiente del Caribe.

El 67% del suministro de energía en Colombia proviene de la energía hidroeléctrica producida por 32 embalses. En el río Magdalena-Cauca, la mayoría de estos embalses se localizan en afluentes del canal principal. Los embalses de Betania y Urrá I fueron construidos en el canal principal del río Magdalena y Sinú, respectivamente. Los

embalses bloquean las migraciones río arriba de algunas especies de peces, cambian los regímenes de flujo natural, afectando las señales ambientales de las especies de peces migratorios y las inundaciones estacionales importantes para el reclutamiento en las primeras etapas en los lagos o ciénegas de la llanura aluvial y reducen la carga sedimentaria en la llanura de inundación. Por lo tanto, el futuro es incierto para los peces migratorios y sigue siendo un reto porque las agencias gubernamentales planean duplicar la producción hidroeléctrica para el año 2027, según Jiménez-Segura *et al.* (2014).

Todos los estudios indican una pérdida de especies reofílicas y un aumento en las lénticas. Las poblaciones de especies migratorias están fuertemente afectadas por la interrupción de las rutas migratorias. La mayoría de los embalses sufren anoxia periódica en las áreas más profundas. Las poblaciones de peces aguas abajo de las represas se ven afectadas negativamente por concentraciones bajas de oxígeno y la fertilidad reducida del agua debido a la retención de nutrientes en los embalses. Las escaleras para peces no se construyen debido a la gran altura de las presas y porque no se conoce suficientemente el comportamiento migratorio de las numerosas especies.

Perdida de área de ciénegas y lagunas de la planicie de inundación. A pesar de que los humedales son vitales para el mantenimiento de la biota acuática y los servicios ambientales asociados, los sistemas acuáticos de las cuencas hidrográficas del Caribe son uno de los hábitats más amenazados ya que son los receptores finales de todos los cambios en su cuenca. La ineficiencia y mala administración por parte del Gobierno colombiano, además de la negligencia y pésima gestión del Ministerio del Medio Ambiente y las Corporaciones Regionales de Medio Ambiente, son la causa principal. A nivel local, aldeas enteras fueron construidas en áreas de llanura de inundación que son inundadas históricamente por el río en un ciclo de inundación recurrente de c.50 años. Las actividades económicas de esta población (*i.e.* cultivos y ganadería) se desarrollan en las llanuras aluviales circundantes. A pesar de que no hay datos oficiales, se ha perdido un área importante, una vez cubierta por los lagos o ciénegas, porque se han drenado muchos de estos reservorios o se han cerrado sus canales de conexión al río principal para aumentar “ilegalmente” las tierras de cultivo y pastizales a su alrededor, aún hoy en los últimos 8 años. El último estudio de humedales, que elaboró el Instituto Humboldt, sorprendió al revelar que el territorio colombiano es un 26 por ciento humedales, esto implica cerca de 30 millones de hectáreas. No obstante, de esas cerca del 24 por ciento ya ha sido transformado por la mano del hombre.

En la actualidad, los peces de la selva del Amazonas, especialmente las especies comerciales, están amenazados en dos frentes. En primer lugar, las pesquerías comerciales están siendo sobreexplotadas y los peces frugívoros son los más

atacados debido a su gran tamaño y carne altamente apreciada. En segundo lugar, los desarrolladores agrícolas están observando las planicies de inundación como arrozales potenciales y pastos de ganado. Si se implementa una agricultura a gran escala, esto llevará a la deforestación de la planicie de inundación y al uso de insecticidas y herbicidas. Los peces y la fauna se verán gravemente afectados por ambas actividades si alcanzan las proporciones deseadas por los promotores.

Caso similar de destrucción de los humedales y esteros de la Orinoquia colombiana está en la mira de muchos emprendedores del desarrollo minero, agrícola y ganadero, permitido por el gobierno sin ninguna planificación tipo ambiental, que conducirá a grandes cambios trágicos ambientales y deterioro de la fauna íctica, con especial impacto en la pesca comercial, fauna terrestre con posible desaparición de especies (por ejemplo: anaconda, babillas, caimanes, venados, chigüiros, aves de los esteros, etc. etc.)

Cambio de uso de la tierra. La utilización de la tierra para el uso humano ha dado lugar a la degradación extensiva de hábitats acuáticos en muchas regiones de Suramérica. Algunos de los problemas más apremiantes surgen de la tala de selva y bosques tropicales para la ganadería y la agricultura en los bosques de dosel cerrado de la cuenca amazónica y las sabanas tropicales y los bosques abiertos (Cerrado) de la placa suramericana o escudo brasileño. Bosques secos y húmedos neotropicales combinados cerca de 830 millones de hectáreas (c. 8,3 millones de km²), lo que representa alrededor de 47% de todos los bosques tropicales de la Tierra (FAO 2000). Las tasas de deforestación estimadas a partir de imágenes satelitales para todas las regiones tropicales de América Central y de Suramérica fueron cerca de 3,84 millones de hectáreas año⁻¹ (38.400 km²) de 1990 a 2000, y 3,91 millones de hectáreas año⁻¹ (39.100 km²) de 2001 a 2010 (Reis *et al.* 2016 y citas allí).

La conversión total de la tierra por complejo de cuenca varía drásticamente, con el mayor porcentaje de conversión concentrado en las cuencas costeras del Atlántico, Magdalena (61,6%) y São Francisco, y la menor conversión en las cuencas de Guyanas, Cono Sur y Titicaca. Además de la Amazonas (12,2%), las fronteras agrícolas más recientes son el Chaco de Paraguay y los Llanos de Colombia, donde gran cantidad de ambientes de tipo sabana (12,6%) se destinan a la ganadería extensiva y producción de productos agrícolas de mercadeo, como aceite de palma africana, soja y maíz. Estas actividades también afectan a los peces marinos, especialmente los que habitan los arrecifes, ya que los ríos sedientos llevan mucho más sedimentos hacia el océano disminuyendo la calidad del hábitat y potencialmente matando a los sistemas de arrecifes completamente.

La conversión de la tierra, especialmente para la producción de productos básicos como el maíz y la soja, tiene la mayor huella de transformación en el paisaje.

Las estimaciones de la tasa de conversión reciente de la tierra, según Jarvis *et al.* (2010), sugieren que el ritmo no muestra signos de reducción, siendo los bosques tropicales, las sabanas y los bosques templados los más afectados en los últimos años. Además de la erosión, el uso intenso de fertilizantes, herbicidas y pesticidas puede tener un severo impacto en la ecología de los sistemas de agua dulce y representar una amenaza significativa para la persistencia de poblaciones de peces en cuencas altamente convertidas (Van den Brink *et al.* 2006).

Conclusión. A pesar de la compleja variedad de factores que amenazan a los peces y hábitats de Suramérica, “la situación continental de Suramérica sigue siendo significativamente mejor que en otras partes del mundo”. El Caribe, a su vez, parece ser el sistema de arrecifes más impactado del planeta. La conservación de otros importantes ecosistemas costeros marinos, como los manglares, también es crítica. Los MAPs son notoriamente deficientes en toda la región, y la mayoría de los países simplemente carecen de estrategias de manejo de pesquerías consistentes y regulaciones efectivas. Las prioridades para la acción inmediata incluyen la realización de evaluaciones del riesgo de extinción a nivel continental o mundial, ya que este paso es necesario para el desarrollo de planes de acción de conservación. La salud de los hábitats acuáticos está estrechamente ligada a lo que sucede en las zonas costeras cercanas, por lo tanto los planes de manejo terrestre y acuático deberían idealmente ser integrados en la conservación del paisaje. Además, para ser efectivos, los datos sobre biodiversidad deben integrarse con estrategias de conservación en tierra que incluyan todos los hábitats relacionados (Abell *et al.* 2011, Rocha *et al.* 2014, en Reis *et al.* 2016).

El crecimiento de la población humana, el aumento del consumo y la rápida globalización han causado una degradación y una interrupción generalizada de los sistemas naturales, especialmente en el ámbito de los recursos naturales. Los ecosistemas de agua dulce han perdido una mayor proporción de sus especies y hábitat que los ecosistemas en tierra o en los océanos, y se enfrentan a amenazas crecientes de represas, extracciones de agua, contaminación, especies invasoras y sobreexplotación. Los ecosistemas de agua dulce y los diversos grupos de especies que se encuentran en los lagos, ríos y humedales pueden estar en mayor peligro de todos (MEA 2005, en Abell *et al.* 2008).

El manejo sostenible de la flora y la fauna silvestres, si se practica con responsabilidad y se acompaña de actividades de seguimiento y evaluación periódicas, es una alternativa concreta y viable que contribuye a solucionar parte de las necesidades económicas de las comunidades locales y a la vez garantiza la conservación de algunas especies de fauna silvestre que pueden ser aprovechadas racionalmente por las comunidades como fuente de alimento y materia prima para la elaboración de diversos artículos y constituyen atractivos para el turismo ecológico. La flora silvestre, utilizada bajo

criterios de sostenibilidad, permite no sólo la explotación de la madera, sino que encuentra en el mercado de las plantas ornamentales y medicinales, en las fibras, los colorantes y el ecoturismo una amplia gama de posibilidades. Todas estas iniciativas deben estar respaldadas por una clara voluntad política y un marco jurídico adecuado que las promuevan y faciliten su efectiva implementación.

Existe una legislación que controla las pesquerías continentales. Existen límites mínimos de tamaño para especies importantes como la Cachama (*Colossoma macropomum*), Pirarocú (*Arapaima gigas*) y los grandes bagres Pimelodidae (*Brachyplatystoma* spp., *Phractocephalus hemiliopterus* y *Pseudoplatystoma* spp.) Algunas especies están protegidas durante la época de desove, como el Pirarocú, y hay un número cada vez mayor de áreas en las que los pescadores comerciales no tienen o tienen acceso limitado. En algunos parques nacionales y otras áreas protegidas la pesca está completamente prohibida. Sin embargo, la aplicación y el control de la legislación existente en una zona tan vasta y escasamente poblada es un problema importante. Además, en una pesquería de especies múltiples, artes como la red de pesca agallera capturan siempre juveniles de especies grandes junto con especies adultas de especies pequeñas. Nadie en Amazonia liberara un Pirarocú de 1 m de longitud, capturado en una red de arrastre, aunque el tamaño mínimo legal sea de 1,5 m.

En grandes áreas de la Amazonia, los hábitats de peces todavía están en un estado prístino debido a la baja densidad de población y el uso limitado de la tierra. Pero como se muestra en las secciones anteriores, esta protección se limita en el tiempo y terminará con una colonización humana intensificada. El hecho de que la Amazonia esté dominada por arroyos, ríos y humedales asociados dificulta la protección específica del hábitat. Sin embargo, la protección de estos sitios no tiene mucho sentido, cuando las compañías mineras o agroindustrias a gran escala en la cuenca alta talan la selva y contaminan los ríos y aumentan drásticamente su carga de sedimentos.

Sin duda alguna, ya es tiempo de una verdadera paz con los recursos naturales renovables, utilizándolos en el correcto sentido de sostenibilidad bioecológica, y no destruyendo sus hábitats sagrados para la poblaciones humanas de hoy del futuro, como son las fuentes de agua en los páramos o estrellas fluviales por la avaricia de la minería ilegal desde la invasión a sangre, fuego y peste de los españoles. Se ha escrito que Colombia es el cuarto (o era) país del mundo en recursos hídricos y sin embargo, las zonas más pobladas de Colombia ya se están enfrentando a drásticas restricciones en su uso, no solamente por escasez provocada por la tala de los bosques, especialmente de páramos y andinos, sino también por la creciente y peligrosa contaminación de origen doméstico e industrial, y mal manejo del agua en general. Se trata de otro llamado de angustia a cada persona de este bella amada

Colombia para que luchemos por sobre toda consideración por el buen uso, manejo y conservación del agua.

Finalmente, y que puede resultar ser muy significativo, es el impacto potencial de la introducción de especies exóticas y el trasplante de peces sobre la actual ictiofauna nativa neotropical. Estas introducciones hechas por agencias gubernamentales o por particulares tienen impactos negativos sobre las ictiofaunas nativas, incluyendo especies comerciales de máxima importancia, tanto en regiones templadas como en regiones tropicales (*e. g.* Kaufman 1992, Cala 1995, Cala & Bernal 1997).

Un ejemplo excepcional para el trópico es la devastación de gran número de especies de cíclidos del lago Victoria, que fueron comercialmente importantes, como consecuencia, por lo menos parcial, de la introducción de un pez no nativo y predador (Kaufman 1992). Estos riesgos se pueden potenciar si se substantia la hipótesis de que los ecosistemas naturales tropicales con alta diversidad son muy frágiles comparados con las zonas templadas. Un entendimiento oportuno de la inmensamente y diversa ictiofauna neotropical es un requisito para que podamos evaluar, predecir y posiblemente mejorar las consecuencias de las modificaciones antropogénicas presentes y futuras de los sistemas dulceacuícolas neotropicales.

El problema que antes de todos los demás necesita solución, antes de que la ciencia y la tecnología puedan ser adecuadamente aprovechadas para el desarrollo de la economía colombiana, es el de la mano de obra capacitada -la provisión de un número adecuado de científicos capaces de llevar a cabo la investigación necesaria en la industria y en instituciones de investigación gubernamental apoyada por gobiernos con políticas progresistas para el bien común de la nación y todos sus habitantes, y de formar a sus propios sucesores a su vez.

Tabla 10.1. Número de especies de peces de agua dulce de Colombia por orden, familia y subfamilia, según la clasificación de Eschmeyer & Fong (throughout 2017).

Clase	Orden	Familia	Subfamilia	Especies válidas
CHONDRICHTHYES	Carcharhiniformes			1
		Carcharhinidae		1
	Pristiformes			2
		Pristidae		2
	Myliobatiformes			11
		Potamotrygonidae		11
OSTEICHTHYES	Ceratodontiformes			1
		Lepidosirenidae		1
	Elopiformes			1
		Megalopidae		1
	Anguilliformes			1
		Anguillidae		1
	Osteoglossiformes			3
		Osteoglossidae		3
			Heterotidinae	3
			Osteoglossinae	1
	Clupeiformes			10
		Pristigasteridae		4
			Pristigasterinae	1
		Engraulidae		6
			Engraulinae	6
	Characiformes			644
		Crenuchidae		28
			Crenuchinae	2
			Characidiinae	25
			Erythrinidae	4
			Parodontidae	4
		Cynodontidae	7	
		Serrasalmidae	39	
		Hemiodontidae	14	
		Anostomidae	43	
		Chilodontidae	5	

Clase	Orden	Familia	Subfamilia	Especies válidas	
OSTEICHTHYES		Curimatidae		47	
		Prochilodontidae		10	
		Lebiasinidae		49	
			Lebiasinae	12	
			Pyrrhulinae	18	
			Ctenoluciidae	7	
		Characiformes	Acestrorhynchidae	18	
			Acestrorhynchinae	8	
			Heterocharacinae	5	
			Roestinae	5	
			Gasteropelecidae	9	
			Characidae	196	
			Bryconidae	21	
			Triportheidae	12	
			Iguanodectidae	12	
			Chalceidae	3	
		Siluriformes		588	
			Cetopsidae	15	
				Helogeninae	2
				Ceptosinae	13
			Trichocyteridae	66	
				Trichomycterinae	42
				Vandelliinae	9
				Stegophilinae	12
				Tridentinae	3
				Sarcoglanidinae	1
				Callichthyinae	9
			Corydoradinae	32	
		Astroblepidae	39		
		Loricariidae	187		
			Hypoptopomatinae	24	
			Loricariinae	49	
			Ancistrinae	66	
			Hypostominae	31	
		Ariidae	7		
			Ariinae	4	

Clase	Orden	Familia	Subfamilia	Especies válidas	
OSTEICHTHYES			Bagreinae	3	
		Aspredinidae		18	
			Bunocephalinae	11	
			Hoplomyzontinae	7	
			Doradidae	49	
			Auchenipteridae	46	
			Auchenipterinae	30	
			Centromochlinae	16	
			Pimelodidae	53	
			Pseudopimelodidae	12	
		Gymnotiformes			78
			Gymnotidae		12
			Rhamphichthyidae		10
			Hypopomidae		9
			Sternoygidae		16
			Apteronotidae		31
		Batrachoidiformes			1
			Batrachoidae		1
				Thalassophryninae	1
		Gobiiformes			2
			Eleotridae		1
			Polycentridae		1
		Mugiliformes			1
			Mugilidae		1
		Cichliformes			94
			Cichlidae		94
		Beloniformes			1
			Belonidae		1
		Cyprinodontiformes			42
			Cynolebiatidae		24
			Cyprinodontidae		2
		Poeciliidae		16	
			Procatopodinae	10	
			Poeciliinae	6	
	Synbranchiformes			1	

Clase	Orden	Familia	Subfamilia	Especies válidas
OSTEICHTHYES		Synbranchidae		1
	Pleuronectiformes			5
		Achiridae		5
	Syngnathiformes			1
		Syngnathidae		1
			Syngnathinae	1
	Acanthuriformes			7
		Sciaenidae		7
	Tetraodontiformes			1
		Tetraodontidae		1
			Tetraodontinae	1
				Σ1495

REFERENCIAS

- Aalto, R., L. Maurice-Bourgoin, T. Dunne, D. R. Montgomery, C.A. Nittrouer & J. L. Guyot. 2003. Episodic sediment accumulation on Amazonian flood plains influenced by El Niño/Southern Oscillation. *Nature* 425: 493-497.
- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. Contreras Balderas, W. Bussing, M. L. L. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. Sabaj-Pérez & P. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58 (5): 403-414.
- Abell, R., M. Thieme, T. H. Ricketts, N. Olwero, R. Ng., P. Petry, E. Dinerstein, C. Revenga & J. Hoekstra. 2011. Concordance of freshwater and terrestrial biodiversity. *Conservation Letters* 4: 127-136.
- Adriessen, P. A. M., K. F. Helmens, H. Hooghiemstra, P. A. Riezebos & Th. Van der Hammen. 1993. Absolute chronology of the Pliocene-Quaternary sediment sequence of the Bogota area, Colombia. *Quaternary Science Review* 12 (7): 483-501.
- Agudelo Cordoba, E., Y. Salinas Coy, C. L. Sánchez Paez, D. L. Muñoz Sosa, J. C. Alonso González, M. E. Arteaga Díaz, O. J. Rodríguez Prieto, N. R. Anzola Potes, L. E. Acosta Muñoz, M. Núñez Avellaneda, H. Valdés Carrillo. 2000. Bagres de la Amazonia Colombiana: un recurso sin fronteras. SINCHI -Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas.
- Agudelo-Zamora, H. D., J. G. Ospina-Pabón & L.F. Jiménez-Segura. 2010. Peces del río San Juan de Urabá, costa Caribe, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat.* 14 (2): 129-138.
- Akama, A. & C. J. Ferraris, Jr. 2011. *Spinipterus*, a new genus of small, spiny catfish (Siluriformes: Auchenipteridae) from the Peruvian Amazon. *Zootaxa* 2992: 52-60. www.mapress.com/zootaxa/
- Albert, J. S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 190: 1-127.
- Albert, J. S. 2003a. Familia Sternopygidae (Glass knifefishes, Rattail knifefishes). P: 487-491. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.

- Albert 2003b. Family Apterontidae (ghost knifefishes). *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. P: 497-502. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Albert, J. S. & R. Campos da Paz. 1998. Phylogenetic systematics of gymnotiformes with diagnosis of 58 clades: a review of available data. P: 419-446. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Albert, J. S. & W. G. Crampton. 2010. The geography and ecology of diversification in Neotropical freshwaters. *Nature Education Knowledge* 1: 13-19.
- Albert, J. S. & T. P. Carvalho. 2011. Neogene assembly of modern faunas. *In* Albert, J. S. & R. E. Reis (Eds.), Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. P: 119-136. University of California Press, Berkeley, CA.
- Albert, J. S., P. Petry & R. E. Reis. 2011. Major biogeographic and phylogenetic patterns. *In* Albert, J. S. & R. E. Reis (Eds.), Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. P: 21-58. University of California Press, Berkeley, CA.
- Albert, J. S. & W. G. R. Crampton. 2003. Seven new species of the Neotropical electric fish *Gymnotus* (Teleostei, Gymnotiformes) with a redescription of *G. Carapo* (Linnaeus). *Zootaxa* 287: 1-54.
- Albert, J. S. & W. G. R. Crampton. 2005. Diversity and phylogeny of Neotropical electric fishes. *In* T. H. Bullock, C. D. Hopkins, A. N. Popper & R. R. Fay (eds.), *Electroreception*. P: 360-409. Springer, New York.
- Albert, J. S., N. R. Lovejoy & W. G. R. Crampton. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis-and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Amer. Earth Sci.* 21: 14-27.
- Albert, J. S. & R. Reis. 2011. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. *In* Albert, J. S. & R. E. Reis (Eds.), Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. P: 1-20. University of California Press, Berkeley, CA.
- Alexander, R. MacN. 1964. The structure of the Weberian apparatus in siluri. *Proc. Zool. Soc. London* 142:419-444.
- Allan, J. D. 1995. *Stream ecology. Structure and function of running waters*. London: Chapman & Hall.
- Allan, J. D., A. S. Flecker, S. Segnini, D. C. Taphorn, E. Sokol, and G. W. Kling. 2006. Limnology of Andean piedmont rivers of Venezuela. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 66-81.
- Almeida, L. F. G. 1974. A drenagem festonada e seu significado fotogeológico. *Sociedade Brasileira de Geologia. Anais do 38 Congresso*, Porto Alegre, 7: 175-197.
- Alvarado-Forero, H., F. Gutiérrez-Bonilla. 2002. Especies hidrobiológicas continentales introducidas y trasplantadas y su distribución en Colombia. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá D. C., 170 pp. SCOPE (The Scientific Committee on Problems of the Environment).

1994. Mercury in the Environment: meeting on mercury held at the Royal Academy of Sciences, Stockholm, 28-30 October 1993: *Ambio* Vol. 23 (2): 166. March 1994.
- Anderson, E. P., A. C. Encalada, J. A. Maldonado-Ocampo, M. E. McClain, H. Ortega & B. P. Wilcox. 2011. Environmental flows: a concept for addressing effects of river alterations and climate change in the Andes. P: 276-294. *In* Herzog, S. K., R. Martinez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São José dos Campos/Paris, 348 pp.
- Anderson, E. P. & J. A. Maldonado-Ocampo. 2011. A regional perspective on the diversity and conservation of Tropical Andean fishes. *Conservation Biology* 25 (1): 30-39.
- Antonelli, A. 2008. Spatiotemporal evolution of Neotropical organisms: new insights into an old riddle. Doctoral Thesis, University of Gothenburg, Göteborg, Sweden. 84 pp.
- Antonelli, A., J. A. A. Nylander, C. Persson & I. Sanmartín. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 9749.
- Antonelli, A., A. Quijada-Mascareñas, A. J. Crawford, J. M. Bates, P. M. Velazco & W. Wüster. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models. P: 386-404. *In* C. Hoorn & F. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Wiley Blackwell, Oxford.
- Arce H, M., R. E. Reis, A. J. Geneva & M. H. Sabaj Pérez. 2013. Molecular phylogeny of thorny catfishes (Siluriformes: Doradidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67 (3).
- Arbeláez, F., E. Prieto, M. Santos, S. Vejarano. 2000. Study of the ichthyological composition in three aquatic environments of the Colombian Amazonia during three periods of a year. 80 . Annual Meeting American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S. México.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2002. *Lebiasina nariñensis*, una nueva especie de pez para Colombia. *Dahlia* 5: 11-18.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2006. *Trichomycterus ballesterosi* (Siluriformes: Trichomycteridae) una nueva especie de pez cavernícola para el Departamento de Santander -Colombia. *Peces del Departamento de Santander -Colombia* No. 2: 1-16, 1 pl.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2007a. *Trichomycterus ruitoquenses* (Siluriformes: Trichomycteridae) una nueva especie de pez de la cuenca alta del Río Lebrija, Departamento de Santander. *Peces del Departamento de Santander – Colombia* No. 3: 1-8, 1 pl.
- Ardila-Rodríguez, C. A. 2007b. *Callichthys oibaensis* (Siluriformes: Callichthyidae), una nueva especie de pez, Río Oibita, sistema Río Suárez, cuenca del Río Magdalena, Colombia. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol)* 9: 3-12.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2011a. *Trichomycterus ballesterosi* (Siluriformes: Trichomycteridae), especie nueva de la cuenca alta del río Sinú, Colombia. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol)* 11: 3-12.

- Ardila Rodríguez, C. A. 2011b. *Trichomycterus maldonadoi* (Siluriformes: Trichomycteridae), especie nueva de la cuenca alta del río Sinú, Colombia. *Dahlia* (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol) 11: 13-21.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2011c. *Astroblepus cacharas* (Teleostei: Siluriformes: Astroblepidae), nueva especie del río Cáchira, cuenca del río Magdalena, Colombia. *Dahlia* (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.) 11: 23-33.
- Ardila Rodríguez, C. A. 2015. *Astroblepus verai* sp. nov. – *A. pradai* – *A. curitiensis* – *A. onzagaensis*. Cuatro nuevas especies del Departamento de Santander. *Barranquilla, Departamento del Atlántico*. No.7: 1-20.
- Armbruster, J. W. 2004. Phylogenetic relationships of the sucker mouth armored catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and the Ancistrinae. *Zool. J. Linnean Soc.* 141: 1-80.
- Armbruster, J. W. 2008. The genus *Peckoltia* with the description of two new species and a reanalysis of the phylogeny of the genera of the Hypostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Zootaxa* 1822: 1-76.
- Armbruster, J. W., D. C. Werneke & M. Tan. 2015. Three new species of saddled loricariid catfishes, and a review of *Hemiancistrus*, *Peckoltia*, and allied genera (Siluriformes). *ZooKeys* 480: 97-123 (02 Feb 2015) doi: 10.3897/zookeys.480.6540.
- Arratia, G. & S. Menu-Marque. 1981. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. *Zool. Anz* 207(1/2): 88-111.
- Arratia, G. 1991. The caudal skeleton of Jurassic teleosts; a phylogenetic analysis. *In*: M. M. Chang, H. Liu & G. R. Zhang (Eds.), *Early Vertebrates and Related Problems in Evolutionary Biology*. P: 249–340. Science Press, Beijing.
- Arratia, G. 2003. Familia Lepidosirenidae (estivating lungfishes). P: 671-672. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Arratia, G. 2003. Family Perciliidae P: 598. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Arratia, G. 2003. Family Percichthyidae. P: 596-597. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Arratia, G. 2004. Mesozoic halecostomes and the early radiation of teleosts. P: 279-315. *In* G. Arratia & A. Tintori (Eds.), *Mesozoic fishes 3-systematics, paleoenvironments, and biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Arratia, G. & A. L. Cione. 1996. The record of fossil fishes of southern South America. P: 9-72. *In* G. Arratia (Ed.), *Contributions of southern South America to vertebrate paleontology*. F. Pfeil, München.

- Arratia, G., B. G. Kapoor, M. Chardon & R. Diogo (Eds.). 2003. Catfishes Vols. 1 & 2. Science Publishers, Enfield, New Hampshire. 812 pp.
- Arratia, G., M.V.H. Wilson & R. Cloutier (Eds.). 2004. Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 703 pp.
- Assunção, M. I. S. & H. O. Schwassmann. 1995. Reproduction and larval development of *Electrophorus electricus* on Marajó Island (Pará Brazil). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, Vol. 6 (2): 175-184.
- Avise, J. C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New York.
- Ayres, J. M. C. & T. H. Clutton-Brock. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *The American Naturalist* 140: 531-537.
- Baker, H. G. 1970. Evolution in the Tropics. *Biotropica* 2(2): 101-111.
- Banford, H. M., E. Bermingham & B. B. Collette. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of transisthmian and amphi-Atlantic needlefishes (Belontiidae: *Strongylura* and *Tylosurus*): Perspectives on New World marine speciation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 31: 833– 851.
- Barbosa, A. C., A. A., Boischio, G. A. East, I. Ferrari, A. Gonçalves, P. R. M. Silva & T. M. E. da Cruz. 1995. Mercury contamination in Brazilian Amazon. *Environmental and occupational aspects. Water, Air, and Soil Pollution* 80: 109-121.
- Barbosa, M. A. & W. J. E. M. Costa. 2010. Seven new species of the catfish genus *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) from Southeastern Brazil and redescription of *T. brasiliensis*. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 21 (2): 97-122.
- Barnes, J. B. & J. D. Pelletier. 2006. Latitudinal variation of denudation in the evolution of the Bolivian Andes. *Am. J. Sci.*306: 1-31.
- Bates, J. M., S. J. Hackett & J. Cracraft. 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: a hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *J. Biogeography* 25: 783-793.
- Bauer, I. L. 2013. Candiru -A little fish with bad habits: Need travel health professionals worry? a Review. *Journal of Travel Medicine* 20: 119-124. doi:10.1111/jtm.12005.
- Bayona, G., C. Jaramillo, M. Rueda & A. Reyes-Harker. 2007. Paleocene-middle Miocene flexural-margin migration of the non marine Llanos foreland basin of Colombia. *Ciencia, Tecnología y Futuro* 3: 141-160.
- Bayona, G., C. Jaramillo, M. Rueda, A. Reyes-Harker & V. Torres. 2007. Paleocene-middle Miocene flexural-margin migration of the nonmarine Llanos foreland basin of Colombia. *CT & F Ciencia, Tecnología y Futuro* vol.3 (3): 51-70. Instituto Colombiano del Petróleo.
- Bayona, G., M. Cortés, C. Jaramillo, G. Ojeda, J. J. Aristizabal & A. Reyes-Harker. 2008. An integrated analysis of an orogen-sedimentary basin pair: Latest Cretaceous-Cenozoic evolution of the linked Eastern Cordillera orogen and the Llanos foreland basin of Colombia. *GSA Bulletin* 120: 1171-1197.

- Behling, H., M. Bush & H. Hooghiemstra. 2010. Biotic development of Quaternary Amazonia: a palynological perspective. P: 335-345. *In* C. Horn & F.P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Bemerguy, R. L. & J. B. Sena Costa. 1991. Considerações sobre a evolução do sistema de drenagem da Amazônia e sua relação com o arcabouço tectônico-estrutural. *Mus. Paraense Emilio Goeldi, Sér. Ciências da Terra* 3: 75-97.
- Bengtson, P. & E. A. M. Koutsoukos. 1991. Ammonite and foraminiferal dating of the first marine connection between the central and south Atlantic. 1er Colloque Stratigraphie et Paleogeographie des bassins sedimentaires oust-Africans, 11e Cool. Africain de Micropaleont. 1991, Abstracts.
- Berendzen, P. B. & W. W. Dimmick. 2002. Phylogenetic relationships of Pleuronectiformes based on molecular evidence. *Copeia* 2002 (3): 642–652.
- Berg, L. S. 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci URSS* 5 (2): 87–517. Also lithoprint, J. W. Edwards, Ann Arbor, Michigan, 1947.
- Berglund, F. *et al.* 1070. *Nord. Hyg. Tidskr.* 51 Suppl. 3: 1-351.
- Bermingham, E. & A. P. Martin. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of Neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology* 7: 499-518.
- Bermúdez, M., P. K. Barry, P. A. van der Beek, M. Bernet, P. B. O’Sullivan & R. Shagam. 2010. Spatial and temporal patterns of exhumation across the Venezuelan Andes: Implications for Cenozoic Caribbean geodynamics. *Tectonics* 29: TC5009, 21 PP. doi: 10.1029/2009TC002635.
- Berra, T. M. 1981. An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world. Lincoln, Univ. Nebraska Pres.
- Berra, T. M. 2001. Freshwater fish distribution: Academic press, San Diego. 604 pp.
- Betancur, J. G. 2014. Artículos: La locura de querer construir 17 represas en el Alto Magdalena. Agencia Prensa Rural.
- Betancur R., R. 2009. Molecular phylogenetics and evolutionary history of ariid catfishes revisited -a comprehensive sampling. *BMC Evol. Biol.* 9: 175.
- Betancur-R., R., A. Acero-P. & L. M. Mejia-Ladino. 2004. Analisis filogenético preliminar de algunos bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) neotropicales. Preliminar [Preliminary] phylogenetic analysis of some neotropical marine catfishes (Siluriformes: Ariidae). *Memoria de la Fundacion la Salle de Ciencias Naturales* 62: 61–85.
- Betancur-R., R., R. E. Broughton, E. O. Wiley, K. Carpenter, J. A. Lopez, C. Li, N. I. Holcroft, D. Arcila, M. Sanciangco, J. C. Cureton II, F. Zhang, T. Buser, M. A. Campbell, J. A. Ballesteros, A. Roa-Varon, S. Willis, W. C. Borden, T. Rowley, P. C. Reneau, D. J. Hough, G. Lu, T. C. Grande, G. Arratia, and G. Orti. 2013. The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLOS Currents Tree of Life* 1-41.

- Bichuette, M. E. & E. Trajano. 2004. Three new subterranean species of *Ituglanis* from Central Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 15 (3): 243-256.
- Bichuette, M. E. & P. P. Rizzato. 2012. A new species of cave catfish from Brazil, *Trichomycterus rubbioli* sp.n. from Serra do Ramalho karstic area, São Francisco River basin, Bahia State (Siluriformes: Trichomycteridae). *Zootaxa* 3480: 48-66.
- Bigarella, J. J. 1973. Geology of the Amazon and Parnaíba basins. P: 26-86. In A. E. M. Nairn & F. G. Stehli (Eds.), *The ocean basins and margins, the South Atlantic*. Plenum Press, New York. Vol. 1.
- Bloom, D. D. & N. R. Lovejoy. 2011. The biogeography of marine incursions in South America. In Albert, J. S. & R. E. Reis (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* P: 137-144. University of California Press, Berkeley, CA.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* vol.48: No.1.
- Bockmann, F. A. & G. M. Guazzelli. 2003. Family Heptapteridae (Heptapterids). P: 406-441. In Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Bockmann, F. A., and A. M. Miguelarena. 2008. Anatomy and phylogenetic relationships of a new catfish species from northeastern Argentina with comments on the phylogenetic relationships of the genus *Rhamdella* Eigenmann & Eigenmann 1888 (Siluriformes, Heptapteridae). *Zootaxa* 1780: 1-54.
- Bogotá-Gregory, J. D. G. 2004. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de la Amazonia y la Orinoquia colombiana: Colección íctica del Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Trabajo de grado. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.
- Bogotá-Gregory, J. D. & J. A. Maldonado-Ocampo. 2006. Peces de la zona hidrogeográfica de la Amazonia, Colombia. *Biota Colombiana* 7 (1): 55-94.
- Boeger, W. A. & D. C. Kritsky. 2003. Parasites, fossils and geologic history: historical biogeography of the South American freshwater croakers, *Plagoscion* spp. (Teleostei, Sciaenidae). *Zoologica Scripta* 32: 3-22.
- Böhlke, J. 1954. Studies on fishes of the family Characidae. No. 6. A synopsis of the Iguanodectinae. *Ann. Mag. Nat. Hist. London Ser. 12* (7): 97-104.
- Böhlke, J. E., S. H. Weitzman & N. A. Menezes. 1978. Estado actual da sistemática dos peixes de agua doce da América do Sul. *Acta Amazonica* 8 (4): 657-677.
- Bondesio, P. & R. Pascual. 1977. Restos de Lepidosirenidae (Osteichthyes, Dionoi) del grupo Honda (Mioceno tardío) de Colombia. Sus detonaciones paleoambientales. *Rev. Asoc. Geol. Argentina* 32 (1): 34-43.
- Bonetto, A. A., E. Cordiviola de Yuan, C. Pignalberi & O. Oliveros. 1969. Ciclos hidrobiológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis, B. Aires.* 29: 213-223.

- Bookhagen, B. & R. M. Strecker. 2008. Orographic barriers, high-resolution TRMM rainfall, and relief variations along the eastern Andes. *Geophys. Res. Lett.* 35, L06403, doi: 10.1029/2007GL032011, 2008.
- Bookhagen, B. & M. R. Strecker. 2009. Modern Andean Rainfall Variation during ENSO Cycles and its Impact on the Amazon Drainage Basin. *In* C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK. doi:10.1002/9781444306408.ch14
- Bookhagen, B. & M. R. Strecker. 2010. Modern Andean rainfall variation during ENSO cycles and its impact on the Amazon basin. P: 223-241, 5 pls. *In* C. Hoorn & F. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Boulanger, G. H. 1887. On new siluroid from the Andes of Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (Ser. 5) 19 (113): 348-350.
- Botero, P. (Ed.). 1999. Paisajes fisiográficos de la Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia. Bogotá: IGAC.
- Boulton, A., L. Boyero, A. P. Covich, M. Dobson, S. Lake & R. Pearson. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams? P: 257-284. *In* D. Dudgeon (Ed.), *Tropical stream ecology*. Elsevier-Academic Press, Amsterdam.
- Bowen, S. H. 1984. Detritivory in Neotropical fish communities. P: 59-66. *In*: T. M. Zaret. *Evolutionary ecology of Neotropical fishes*. The Hague: W. Junk Publishers.
- Branquet, Y., B. Laumonier, A. Cheilletz & G. Giuliani. 1999. Emeralds in the Eastern Cordillera of Colombia: Two tectonic settings for one mineralization. *Geology* 27: 597-600.
- Braum, E & J. Junk. 1982. Morphological adaptation of two Amazonian characoids (Pisces) for surviving in oxygen deficient waters. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 67: 869-886.
- Briggs, J. C. 2005. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. *J. Biogeography* 32: 287-294.
- Brito, P. & B. Séret. 1996. The new genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the Early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships. P: 47-62. *In* G. Arratia & G. Viohl (Eds.), *Mesozoic fishes, systematics and paleoecology*. Munich: Verlag F. Pfeil.
- Britto, M. R. 2003. Phylogeny of the subfamily Corderadinae Hoedeman, 1952 (Siluriformes: Callichthyidae), with a definition of its genera. *Proceed. Acad. Nat. Sci. Phil., Philadelphia*. 153: 119-154.
- Britto, M. R., W. B. Wosiacki & L. F. A. Montag. 2009. A new species of Corydoradinae Catfish (Ostariophysi: Siluriformes: Callichthyidae) from Rio Solimoes Basin, Brazil. *Copeia* 2009 (4): 684-689.
- Britz, R. & S. O Kullander. 2003. Family Polycentridae (Leaffishes). P:603-604. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.

- Broccoli, A. J. & S. Manabe. 1997. Mountains and midlatitude aridity. P: 89-121. *In* W. F. Ruddiman (Ed.) Tectonic uplift and climate change. New York, Plenum Press.
- Brooks, D. R., T. B. Thorson & M. A. Mayers. 1981. Freshwater stingrays (Potamotrigoniadae) and their helminth parasites: testing hypothesis of evolution and coevolution. P: 147-175. *In* V. A. Funk & D. R. Brooks (Eds.), Advances in cladistics. New York Botanical Garden, New York.
- Brooks, D. R. & M. G. P. Van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeography* 30: 819-825.
- Brown, V. M. 1975. Fishes P: 199-229. *In* B. A. Whitton (Ed.) River ecology: Studies in ecology vol.2. Blackwell Sci. Publ. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- Brumfield, R. T., J. G. Tello, Z. A. Cheviron, M. D. Carling & N. Crochet. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: army-ant-following in the typical antbirds (Thamnophilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 45: 1-13.
- Buckup, P. A. 1993. Review of the characidiin fishes (Teleostei: Characiformes), with descriptions of four new genera and ten new species. *Ichthyol. Explor. Freshwat.* 4 (2): 97-154.
- Buckup, P. A. 1998. Relationships of the Characidiinae and phylogeny of Characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). P: 123-144. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Buckup, P. A. 2007. Triportheinae. *In* Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil. P: 33-34. *In* P. A. Buckup, N. A. Menezes & M. S. Ghazzi (Eds.), Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Budowski, G. 1970. La relación cantidad-calidad en la gestión ambiental. De: IMPACTO ciencia y sociedad. Vol. XX (3): 215-225.
- Buitrago-Suárez, U. A. & B. M. Burr. 2007. Taxonomy of the catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker (Siluriformes: Pimelodidae) with recognition of eight species. *Zootaxa* 1512: 1-38.
- Burnham, R. J. & K. R. Johnson. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philos T R Soc B-Biol Sci* 359: 1595-1610.
- Bush, G. L. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeography* 21: 5-17.
- Bussing, W. A. 1985. Patterns of distribution of Central American ichthyofauna. *In* G. G. Stehli & S. D. Webb (Eds.), The great American biotic interchange: Chapter 17: 453-473. Plenum Publ. Corp. New York.
- Butler, R. F., D. R. Richards, T. Sempere & L. G. Marshall. 1995. Paleomagnetic determinations of vertical-azimuth tectonic rotations from Late Cretaceous and Paleocene strata of Bolivia. *Geology* 23: 799-802.

- Cala, P. 1973. Estudios ictiológicos colombianos. I. Presencia de *Osteglossum* en los Llanos (Orinoquia). *Lozania (Acta Zool. Col.)*. 18: 1-8.
- Cala, P. 1974. La ictiofauna dulciacuícola colombiana como parte de un estudio integrado en la explotación y uso racionales de los recursos naturales. V Mesa Redonda Panamericana y I Colombiana sobre Recursos Naturales, Bogotá mayo 1971. Instituto Panamericano de Geografía e Historia, Santiago de Chile, Chile. Publ. 358: 209-218.
- Cala, P. 1977. Los peces de la Orinoquia Colombiana: Lista preliminar anotada. *Lozania (Acta Zool. Col.)* 24: 1-21.
- Cala, P. 1982. Diversidad, adaptaciones ecológicas y distribución geográfica de las familias de peces de agua dulce de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* XVII (67): 725-740.
- Cala, P. 1987a. La ictiofauna dulceacuícola de Colombia: una visión histórica y su estado actual. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 16 (62): 69-84.
- Cala, P. 1987b. Aerial respiration in the catfish *Eremophilus mutisii* (Trichomycteridae, Siluriformes), in the río Bogotá basin, Colombia. *J. Fish Biol.* 31: 301-303.
- Cala, P. 1987c. The fish fauna and the aquatic milieu of the Llanos of Colombia (Orinoco basin) with special regard to respiratory patterns of fishes inhabiting extreme hypoxic waters. *Proc. V Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm 1985*. P: 117-126.
- Cala, P. 1987d. Nuevos registros de peces para la Orinoquia Colombiana. II. Los Siluriformes, Atheriniformes, Perciformes y Pleuronectiformes. *Revista Unellez Cienc. Tecnol.* 4 (1-2): 100-112.
- Cala, P. 1989. Sinopsis sobre la problemática de la acuicultura en Colombia, en relación con las especies exóticas. *Mem. Taller Introd. Especies Hidrobiol. Acuicult, Red Nat. Acuicult. Colciencias, Bogotá oct. 1989*. P: 29-33.
- Cala, P. 1990. Diversidad, adaptaciones ecológicas y distribución geográfica de las familias de peces de agua dulce de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Ciencias XVII (67): 725-740*.
- Cala, P. 1995. Trophic levels of the most abundant fishes of the Betania Reservoir, upper Río Magdalena, Colombia. *Acta Biol. Venez.* 16 (1): 47-53.
- Cala, P. 1996. Cyclic histomorphological changes in the ovary of the catfish capaz, *Pimelodus grosskopfii* (Pimelodidae, Siluriformes), in the upper part of the Río Magdalena. *Dahlia (Revista Asoc. Colomb. Ictiol.)* 1: 7-13.
- Cala, P. 2001a. La ictiofauna epicontinental de Colombia en el contexto global Neotropical y su estado actual: una revisión bibliográfica. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.)* 4: 3-14.
- Cala, P. 2001b. Occurrence of mercury in some commercial fish species from the Magdalena and Meta rivers in Colombia. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.)* 4: 15-19.
- Cala, P. 2005. Diet and ecological notes of *Astyanax fasciatus* and *Cyphocharax magdalenae* (Pisces: Characiformes), in the Betania Reservoir, upper part of the Río Magdalena system, Colombia. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.)* 8: 3-7.

- Cala, P. 2011. Una visión histórica de la ictiología, con especial énfasis en América y Colombia. Conmemoración 20 años de ACICTIOS (Asoc. Colomb. Ictiol.) -1991-2011. *Dahlia* (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.) 11: 75-125.
- Cala, P., B. del Castillo & B. Garzón. 1990. Air-breathing behaviour of the Colombian catfish *Eremophilus mutisii* (Trichomycteridae, Siluriformes). *Exp. Biol.* 48: 357-360.
- Cala, P., C. Pérez & I. Rodríguez. 1996. Aspectos bioecológicos de la población de capaz, *Pimelodus grosskopfii* (Pisces: Pimelodidae), en el Embalse de Betania y parte alta del Río Magdalena, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 20 (77): 319-330.
- Cala, P. & G. Bernal. 1997. Ecología y adaptaciones de la tilapia nilótica (*Oreochromis niloticus*) en ambientes naturales – caso embalse de Betania y ciénaga de Chilloa, sistema del río Magdalena, Colombia. *Dahlia* (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.) 2: 3-29.
- Cala, P. & A. Södergren. 1995. Datos preliminares sobre contaminantes persistentes lipofílicos en peces de agua dulce de Colombia. Programas y resúmenes II Encuentro Científico del Departamento de Biología. Univ. Nal. Col. Bogotá D. C., P: 25-26.
- Cala, P. & A. Södergren. 1999. Occurrence and distribution of organochlorine residues in fish from the Magdalen and Meta rivers in Colombia. *Toxicological and Environmental Chemistry* 71: 185-195.
- Cala, P. & C. Román-Valencia). 1999. Cambios cíclicos histomorfológicos en las gónadas del bocachico, *Prochilodus magdalenae* (Pisces: Curimatidae), del Río Atrato, Colombia. *Dahlia* (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.) 3: 3-16.
- Calcagnotto, D., S. A. Schaefer & R. De Salle. 2005. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 36: 135-153.
- Campbell, K. E.Jr. (Ed.). 2004. The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Peru (Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles).
- Campbell, K. E., C. D. Frailey & L. Romero-Pittman. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 166-219.
- Campos da Paz, R. 2003. Familia Gymnotidae (Naked-back knifefishes). P: 483-486. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Campos da Paz, R. & W. J. E. M. Acosta. 1996. *Gymnotus bahianus* sp. nov. a new gymnotid fish from eastern Brazil (Teleostei: Ostariophysi: Gymnotiformes), with evidence for the monophyly of the genus. *Copeia* 1996 (4): 937-944.
- Campos da Paz, R. & J. S. Albert. 1998. The Gymnotiform “eels” of Tropical America: a history of classification and Phylogeny of the South American electric knifefishes (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes). P: 401-417. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.

- Campos-Paiva, R. M. & W. J. E. M. Costa. 2007. *Ituglanis paraguassuensis* sp.n. (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae): A new catfish from the río Paraguaçu, northeastern Brazil. *Zootaxa* 1471: 53-59.
- Cappetta, H. 1992. Late Cretaceous selachian faunas from Bolivia: new data and summary. *In* R. Suarez-Soruco (ed.) Fósiles y facies de Bolivia, vol. 1. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12 (3, 4): 435-440.
- Cappetta, H. 2012. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. Teeth. Vol. 3E *in* H. P. Schultze (Ed.), Handbook of Paleichthyology. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Cardoso, A. R. 2003. Subfamily Rhoadsiinae (Chracins, tetras). P: 213-214. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Carter, G. S. & L. C. Beadle. 1930. Notes on the habits and development of *Lepidosiren*. *J. Linn. Soc. Lond. (Zool.)* 34: 147-193.
- Carter, G. S. & L. C. Beadle. 1931. The fauna of the swamps of Paraguayan Chaco in relation to its environment – II. Respiratory adaptations in the fishes. *J. Linn. Soc. Lond. (Zool.)* 37: 327-368.
- Carvajal-Vallejos, F. M., F. Duponchelle, J. P. T. Ballivian, N. Hubert, J. N. Rodriguez, P. Berrebi, S. S. Cornejo, and J. F. Cornejo. 2010. Population genetic structure of *Cichla pleiozona* (Perciformes: Cichlidae) in the UpperMadera basin (Bolivian Amazon): Sex-biased dispersal? *Mol. Phylogenet. Evol.* 57 (2010): 1334–1340.
- Carvalho, L. M. V., C. Jones, A. N. D. Posadas, R. Quiroz, B. Bookhagen & B. Liebmann. 2011. Precipitation Characteristics of the South American Monsoon System Derived from Multiple Data Sets. Science and Technology Infusion Climate Bulletin NOAA's National Weather Service 36th NOAA Annual Climate Diagnostics and Prediction Workshop Fort Worth, TX, 3-6 October 2011. P: 1-6.
- Carvalho, T. P. & R. E. Reis. 2009. Four new species of *Hisonotus* (Siluriformes: Loricariidae) from the upper Rio Uruguay, southeastern South America, with a review of the genus in the Rio Uruguay basin. *Zootaxa* 2113: 1–40.
- Casatii, L. 2003. Familia Sciaenidae (Drums or roakers). P: 599-602. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Casciotta, J., A. Almiron, D. Aichino, S. Gomez, L. Pialek & O. Rican. 2013. *Crenicichla taikyra* (Teleostei: Cichlidae), a new species of pike cichlid from the middle río Parana, Argentina. *Zootaxa* 3721: 379–386.
- Castaño Uribe, C. 1999. Sierras y Serranías de Colombia. Banco de Occidente. Cali, Colombia.
- Castellanos-Morales, C. A. 2007. *Trichomycterus santanderensis*: A new species of troglomorphic catfish (Siluriformes, Trichomycteridae) from Colombia. *Zootaxa* 1541: 49-55.

- Castellanos-Morales, C. A. & F. Galvis. 2012. Las especies colombianas del género *Trichomycterus*. Boletín científico del centro de museos -Universidad de Caldas 16 (1): 194-206.
- Castellanos-Morales, C. A. 1918. A new species of cave catfish, *Trichomycterus donascimientoi* (Siluriformes: Trichomycteridae), from the Magdalena River system, Cordillera Oriental, Colombia. Biota Colombiana 19 (Sup. 1).
- Castello, L. & D. J. Stewart. 2008. Assessing CITES non-detriment findings procedures for Arapaima in Brazil. NDF Workshop Case Studies WG 8 Case Study 1: 1–24.
- Castillo, L. F. & E. Rubio. 1987. Estudio de la ictiofauna de los esteros y partes bajas de los ríos San Juan, Dagua y Calima, departamento del Valle del Cauca. Cespedesia 15-16 (53-56): 33-70.
- Castro, D. 1994. Peces del río Putumayo – sector de Puerto Leguizamo. Corporación Autónoma Regional del Putumayo-CAP, Mocoa. 174 pp.
- Castro, D. & A. Arboleda. 1988. Lista preliminar de los peces del río Caquetá. Colombia. Bol. Fac. Biol. Mar. P: 1-14.
- Castro, R. M. C. & R. P. Vari. 2003. Family Prochilodontidae (Flannel mouth characiforms). P: 65-70. In Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Cediell, F., R. P. Shaw & C. Cáceres. 2003. Tectonic assembly of the Northern Andean Block, In C. Bartolini, R. T. Buffler & J. Blickwede (Eds.), The Circum-Gulf of Mexico and the Caribbean: Hydrocarbon habitats, basin formation, and plate tectonics. AAPG Memoir 79: 815-848.
- Chapleau, F. 1993. Pleuronectiform relationships: A cladistic reassessment. Bull. Marine Sci. 52 (1): 516–540.
- Cheilletz, A & G. Giuliani. 1996. The genesis of Colombian emeralds: a restatement. Mineralium Deposita 31 (5): 359-364.
- Chernoff, B. 1982. Character variation among populations and the analysis of biogeography. Amer. Zool. 22: 425-439.
- Clack, J. A. 2002. Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods. Indiana Univ. Press, Bloomington. 300 pp.
- Cloutier, R. & G. Arratia. 2004. Early diversification of actinopterygians. In G. Arratia, M. V. H. Wilson & R. Cloutier (Eds.), Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates. P: 217–270. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Cobbold, P. R., P. Szatmari, C. Lima & E. A Rossello. 1996. Cenozoic deformation across South America: continent-wide data and analogue models. Trosième Symposium International sur la Géodynamique Andine, Saint-Malo. P: 21-24.

- Coates, A. G. & J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. P: 21-56. *In* J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.), Evolution and environment in Tropical America. University of Chicago Press.
- Cody, S., J. E. Richardson, V. Rull, C. Ellis & R. T. Pennington. 2010. *Ecography* 33: 326-.
- Coelho, C. A. S., C. B. Uvo & T. Ambrizzi. 2002. Exploring the impacts of the tropical Pacific SST on the precipitation patterns over South America during ENSO periods. *Theor. Appl. Climatol.* 71: 185-197.
- Cognato, D., M. M. Richer-de-Forges, J. S. Albert & W. G. R. Crampton. 2007. *Gymnotus chimarrao*, a new species of electric fish (Gymnotiformes: Gymnotidae) from Southern Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 18 (4): 375–382.
- Colinvaux, P. 1987. Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Science Reviews* 6: 93-114.
- Colinvaux, P. 1993. Pleistocene biogeography and diversity in tropical forests of South America. P: 473-499. *In* P. Goldblatt (Ed.), Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven, CT.
- Colinvaux, P. A., P. E. De Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller & M. B. Bush. 1996. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science* 274: 85-88.
- Colinvaux, P. A. & P. E. De Oliveira. 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 166: 51-63.
- Colletta, B., F. Hebrard, J. Letouzey, P. Werner & J. L. Rudkiewicz. 1990. Tectonic and crustal structure of the Eastern Cordillera (Colombia) from a balanced cross-section. *In* J. Letouzey (Ed.), Petroleum and Tectonics in Mobile Belts. Editions Technip, Paris. P: 80-100.
- Collette, B. B. 1966. A review of the venomous toadfishes, subfamily Thalassophryinae. *Copeia* 1966 (4): 846-864.
- Collette, B. B. 2003a. Family Batrachoididae (Toadfishes). P: 509-510. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander and C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCR, Porto Alegre, Brasil.
- Collette, B. B. 2003b. Family Belontiidae Bonaparte 1832-needlefishes. *Calif. Acad. Sci. Annotated Checklists of Fishes* No. 16: 22 pp.
- Collins, T. 1996. Molecular comparisons of transisthmian species pairs: rates and patterns of evolution. *In* J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.), Evolution and environment in Tropical America, University of Chicago Press.
- Compagno, L. J. V. 1988. Sharks of the order Carcharhiniformes. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 486 pp.

- Compagno, L. J. V. 1999. Checklist of living elasmobranches. P: 471-498. *In* W. C. Hamlett (Ed.), Sharks, skates and rays. The biology of elasmobranch fishes. The John Jopkins Univ. Press, Baltimore.
- Compagno, L. J. V. 2001. Sharks of the world: An annotated and illustrated catalogue of shark species known today. FAO species catalogue for fishery purposes Vol. 2(1). Bunkheat, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes), FAO, Rome. 269 pp.
- Compagno, L. J. V. 2005. Checklist on Chondrichthyes. P: 503-5547. *In* W. C. Hamlett (Ed.), Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Science publishers. Endfield, New Hampshire.
- Compagnucci, R. H. & W. M. Vargas. 1998. Inter-annual variability of the Cuyo rivers streamflow in the Argentinean Andean Mountains and ENSO events. *Intl. J. Climatol.* 18: 1593-1609.
- Coney, P. J. & C. A. Evenchick. 1994. Consolidation of the American Cordilleras. *J. S. Amer. Earth Sci.* 7: 241-262.
- Cooper, J. A. & F. Chapleau. 1998a. Phylogenetic status of *Paralichthodes algoensis* (Pleuronectiformes: Paralichthodidae). *Copeia* 1998 (2): 477-481.
- Cooper, J.A. & F. Chapleau. 1998b. Monophyly and intrarelationships of the family Pleuronectidae (Pleuronectiformes), with a revised classification. *Fish. Bull.* 69 (4): 686-726.
- Cooper, M., F. Addison, R. Alvarez, M. Coral, R. Graham, A. Hayward, S. Howe, J. Martinez, J. Naar, R. Peñas, A. Pulham & A. Tabora. 1995. Basin development and tectonic history of the Llanos basin, Eastern Cordillera and Middle Magdalena Valley, Colombia. *American Association of Petroleum Geologists (AAPG) Bulletin* 79 (10): 1421-1443.
- Costa, L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* 30: 71-86.
- Costa, W. J. E. M. 1996. Relationships, monophyly and three new species of the Neotropical miniature poeciliid genus *Fluviphylax* (Cyprinodontiformes: Cyprinodontoidei). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* (2): 111-130.
- Costa, W. J. E. M. 1997. Phylogeny and classification of the Cyprinodontidae revisited (Teleostei: Cyprinodontiformes): are Andean Anatolian killifishes sister taxa? *J. Comp. Biol.* 2 (1): 1-17.
- Costa, W. J. E. M. 1998a. Phylogeny and classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): reappraisal. P: 537-560. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Costa, W. J. E. M. 1998b. Phylogeny and classification of the Rivulidae revisited: evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *J. Comp. Biol.* 3: 33-92.

- Costa, W. J. E. M. 2003. Family Rivulidae (South American annual fishes), P: 526-548, and Family Cyprinodontidae (pupfishes), P: 549-554. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander and C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCR, Porto Alegre, Brasil.
- Costa, W. J. E. M. 2004. Relationships and redescription of *Fundulus brasiliensis* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with description of a new genus and notes on the classification of the Aplocheiloidei. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 15 (2): 105-120.
- Costa, W. J. E. M. 2011. Phylogenetic position and taxonomic status of *Anablepsoides*, *Atlantirivulus*, *Cynodonichthys*, *Laimosemion* and *Melanorivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* v. 22 (3): 233-249.
- Costa, W. J. E. M., & G. C. Brasil. 1991. Description of a new species of *Rivulus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the coastal plains of eastern Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 1 (4): 379-383.
- Coutinho, D. P. & W. B. Wosiacki. 2014. A new species of leaf-fish *Polycentrus Müller & Troschel* 1849 (Percomorpha: Polycentridae) from the Rio Negro, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 12 (4): 747-753.
- Cox, F.C. 1995. Diversity, distribution and community structure of electric fishes (Gymnotiformes) in the channels of the Amazon River system, Brazil. Ph.D. Thesis, Duke University.
- Cox Fernandes, C., A. Nogueira & J. A. Alves-Gomes. 2014. *Procerusternarchus pixuna*, a new genus and species of electric knifefish (Gymnotiformes: Hypopomidae, Microsternarchini) from the Negro River, South America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 163: 95-118.
- Cozzuol, M. A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *J. S. Amer. Earth Sci.* 21: 185-203.
- Cracraft, J. 1974. Continental drift and vertebrate distribution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 215-261.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4: 211-227.
- Cuevas, A. M. 2013. <http://www.elespectador.com/noticias/medio-ambiente/un-jaguar-el-vecindario-articulo-465019>.
- Currie, D. J., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, R. Field, J. F. Guégan, B. A. Hawkins, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, T. Oberdorff, E. O'Brien & J. R. G. Turner. 2004. Predictions and tests of climate based hypothesis of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.
- Curry, W. B., N. J. Shackleton & C. Richter. 1995. *Proc. ODP. Init. Repts.* 154: chapter 9, Leg 154 synthesis. P: 421-442.

- Cussac, V. E., D. A. Fernández, S. E. Gómez & H. L. López. 2009. Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiol. Biochem.* 35: 29-42. da Silva-Caminha, S. A. F., C. A. Jaramillo & M. L. Absy. 2010. *Palaeontogr. Abt. B* 283: 1-.
- Dahl, G. 1941. Three new species of the family Loricariidae from the Magdalena system. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förh.* 12 (18): 1-6.
- Dahl, G. 1943. New or rare fishes of the family Characidae from the Magdalena system. *Kungl. Fysiogr. Sällsk. Lund Förhandl.* 12 (18): 1-6.
- Dahl, G. 1955. An ichthyological reconnaissance of the Sinú River. *Revista Linneana* 1: 11-19. Sincelejo, Colombia.
- Dahl, G. 1958a. Los peces del río Sinú. Informe preliminar. Publicación de la Secretaría de Agricultura y Ganadería de Córdoba, Montería. 58 pp.
- Dahl, G. 1958b. Two new yearly cyprinodont fishes from Northern Colombia. *Stanford Ichthyol. Bull.* 7 (3): 42-46.
- Dahl, G. 1960a. New fresh water fishes from Western Colombia. *Caldasia* 8 (39): 451-484.
- Dahl, G. 1960b. Una especie nueva del género *Creagrutus* Günther del norte de Colombia. *Caldasia* 8 (38): 353-358.
- Dahl, G. 1965. La metamorfosis desde leptocephalus hasta estado postlarval en el sábalo *Tarpon atlanticus* (Cuv. et Val.) Corporación Autónoma Regional de los Valles de los Valles del Magdalena y del Sinú (CVM). P: 1-22.
- Dahl, G. 1971. Los peces del norte de Colombia. Instituto de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA). Bogotá D.C.
- Dahl, G. & F. Medem. 1964. Informe sobre la fauna acuática del río Sinú. Corporación Autónoma Regional de los Valles del Magdalena y del Sinú: Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas. 160 pp.
- Dahdul, W. M. 2010. Review of the phylogenetic relationships and fossil record of Characiformes. In Grande, T. C., F. J. Poyato-Ariza & R. Diogo (eds.) *Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships, a Comprehensive Review*. P: 441-446. Science Publishers, Enfield, NH.
- Datovo, A. & F.A. Bockmann. 2010. Dorsolateral head muscles of the catfish families Nematogenyidae and Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei): comparative anatomy and phylogenetic analysis. *Neotrop. Ichthyol.* 8: 193-246.
- Davis, W. 2014. *One River, explorations and discoveries in the Amazon rainforest*. Vintages books, London. P: 537. Primera impresión en USA en 1996 por Simon & Schuster Inc.
- Davis, W. 2014. *El Tiempo: entrevista de Javier S. H.*
- Davis, L. E., M. Cornfeld, H. S. Mooney, K. J. Fiedler, K. Y. Haaland, W. W. Orrison, E. Cernichiari & T. W. Clarkson. 1994. Methylmercury poisoning: Long-term clinical,

- radiological, toxicological, and pathological studies of an affected family. *Ann. Neurol.* 35 (6): 680-688.
- de Carvalho, M. R. 2003. Review of "Spotte, S. 2002. Candiru, life and legend of the bloodsucking catfishes." *Cybiurn* 27 (2): 82.
- de Carvalho, M. R., J. D. McEachran 2003a. Family Carcharhinidae (requiem sharks). P: 13-16. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- de Carvalho, M. R., J. D. McEachran 2003b. Family Pristidae (sawfishes). P: 17. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- de Carvalho, M. R., N.R. Lovejoy & R.S. Rosa. 2003. Family Potamotrygonidae (river stingrays). P: 22-28. *In* C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- de Carvalho, M. R., J. G. Maisey & L. Grande. 2004. Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with the description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 284: 1-136.
- de Pinna, M. C. C. 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes, with a new classification of the Order (Teleostei, Ostariophysi). Ph.D. thesis, City University of New York.
- de Pinna, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. P: 279-330. *In* L. R. Malabarba, L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- de Pinna, M. C. C. & F. Di Dario. 2003. Family Pristigasteridae. P: 43-45. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- de Pinna, M. C. C. & W. Wosiacki. 2003. Family Trichomycteridae (pencil or parasitic cat fishes). *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), Check list of the Freshwater Fishes of South and Central America, P: 270-290. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- de Porta, J. 2003. La formación del istmo de Panamá. Su incidencia en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27 (103): 191-216.
- de Santana, C. D. & J. A. Maldonado-Ocampo. 2005. A new species of ghost knifefish (Otophysi: Gymnotiformes: Apternotidae) from the Cauca River, Colombia. *Ichthyological Exploration of Freshwater* 16 (3): 223-230.
- de Santana C. D., J. A. Maldonado-Ocampo, W. Severi, G. N. Mendes. 2004. *Apternotus eschmeyeri* a new species of ghost knifefish from the freshwater fishes of Colombia Magdalena Basin, Colombia (Gymnotiformes: Apternotidae). *Zootaxa* 410: 1-11.

- De la Maza-Benignos, M., and M. de L. Lozano-Vilano. 2013. Description of three new species of the genus *Herichthys* (Perciformes: Cichlidae) from eastern Mexico, with redescription of *H. labridens*, *H. steindachneri*, and *H. pantostictus*. *Zootaxa* 3734: 101–129.
- Denevan, W. M. 1976. The aboriginal population of Amazonia. In *The Native population of the Americas*, Ed. W. M. Denevan. Madison, WI: University of Wisconsin Press. P: 205-234.
- Dengo, C.A. & M. C. Covey. 1993. Structure of the Eastern Cordillera of Colombia: Implications for trap styles and regional tectonics. *AAPG Bulletin* 77: 1315-1337.
- Di Dário, F. 1999. Filogenia de Pristigasteroidea (Teleostei, Clupeomorpha). Ph.D. Thesis, Departament of Zoology, University of São Paulo, Brazil. 217 pp. + 30 figs.
- Di Dário, F. & M. C. C. de Pinna. 2006. The supratemporal system and the pattern of ramification of cephalic sensory canals in Denticepsclupeoides (Denticipitidae, Teleostei): Additional evidence for monophyly of Clupeiformes and Clupeoidei. *Papéis Avulsos de Zoologia* 46 (10): 107-123.
- Díaz de Gamero, M. L. 1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123: 385-402.
- Díaz del Basto, J. 1970. Untersuchungen über die fischfauna des rio Cesar ein Beitrag zur Tiergeographie Kolumbiens. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Universität Gießen, der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Justus Liebig. Germany. 60 pp
- Díaz Merlano, J. M. & F. Gast Harders. 2009. El Chocó Biogeográfico de Colombia. Banco de Occidente. I/M Editores. Cali, Colombia.
- Díaz Merlano, J. M. & K. G. Robertson. 2013. Cañones de Colombia. Banco de Occidente. I/M Editores. Cali, Colombia.
- Diaz Pinaya W. H., F. J. Lobon-Cervia, P. Pita, R. B. de Souza, J. Freire, V. J. Isaac. 2016. Multispecies Fisheries in the Lower Amazon River and Its Relationship with the Regional and Global Climate Variability. *PLOS ONE* DOI: 10.1371/journal.pone.0157050 June 17. 2016.
- Dickey, P. A. 1991. Development of the La Cira-Infantas field, Colombia. In: 4th Simp. Boliv. Explor. Pet. Cuencas Subandinas Mem. 1: 1-24.
- Dimmick, W. W. & A. Larson. 1996. A molecular and morphological perspective on the phylogenetic relationships of the Otophysan fishes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 6 (1): 120-133.
- Diogo, R. (2003). Higher-level phylogeny of Siluriformes: an overview. In G. Arratia, B. C Kapoor, M. Chardon & R. Diogo (Ed.) *Catfishes*. Science Publishers, Inc. Enfield NH USA and Plymouth, UK. P: 353–384.
- Diogo, R. 2004. Morphological evolution adaptations, Homoplasies, Constraints, and Evolutionary Trends: Catfishes as a Case Study on General Phylogeny and Macroevolution. Science Publishers, Enfield, NH. 502 pp.

- Diogo, R., M. Chardon & P. Vandewalle. 2004a. On the osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Franciscodoras marmoratus* (Lütken 1874), comparison with other doradids, and comments on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Doradidae (Teleostei: Siluriformes) Anim. Biol. 54 (2): 175-193.
- Diogo, R., M. Chardon & P. Vandewalle. 2004b. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Batrachoglanis raninus*, with a discussion on the synapomorphies and phylogenetic relationships of the Pseudopimelodinae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes). Anim. Biol. 54 (3): 261-280.
- Dobson, D. M., G. R. Dickens & D. K. Rea. 1997. Terrigenous sedimentation at Ceara rise. In: N. J. Shackleton, W. B. Curry, C. Richter & T. J. Bralower (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program Scientific Results 154: 465-473.
- Dobson, D. M., G. R. Dickens, D. K. Rea. 2001. Terrigenous sediment on Ceara Rise: a Cenozoic record of South American orogeny and erosion. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 165: 215-229.
- Doming, D. P. 1982. Evolution of manatees: a speculative history. J. Paleo. 56: 599-619.
- Domínguez, C. 1998. La gran cuenca del río Orinoco. P: 39-67. In: C. Domínguez. Colombia Orinoco. Instituto de Estudios Orinoquenses, Fondo FEN, Bogotá D. C.
- DoNascimento, C., S. Prada-Pedreras & J. Guerrero-Kommritz. 2014. New catfish species of the genus *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) from the río Orinoco versant of Páramo de Cruz Verde, Eastern Cordillera of Colombia. Neotropical Ichthyology 12 (4): 717-728.
- DoNascimento, C., E. E Herrera-Collazos, G. A. Herrera-R., A. Ortega-Lara, F. A. Villanavarró, J. S. Usma-Oviedo, J. A. Maldonado-Ocampo. 2017. Checklist of the freshwater fishes of Colombia: a Darwin Core alternative to the updating problem. ZooKeys 708: 25-138. <https://doi.org/10.3897/zookeys.708.13897>
- Donato, M., P. Posadas, D. R. Miranda-Esquivel, E. O. Jaureguizar & G. Cladera. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. Biol. J. Linnean Soc. 80: 339-352.
- Dorn, E. 1983. Über die Atmungsorgane einiger luftatmender Amazonasfische. Amazoniana VII (4): 375-395.
- Dost, H. 1964. Soil conditions and soil classification in Surinam. Abstr. 8th. Int. Congr. Soil Sci. %: 30-33.
- Dubos, R. 1968. The biosphere: a delicate balance between man and nature. Study presented to the international conference on Man and the Biosphere, held by Unesco, París,
- Ducharme, A. 1975. Informe técnico de biología pesquera (Limnología). Publ. Proy. Desarr. Pesca Cont. INDERENA/FAO Colombia 4: 1-42.

- Duivenvoorden, J. F. & J. F. Lips. 1993. Ecología del paisaje del medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Santafé de Bogotá: Tropenbos-Colombia.
- Duivenvoorden, J. F. & A. J. Duque. 2010. Composition and diversity of northwestern Amazonian rainforest in a geological context. P: 361-372. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (eds.) Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Dulvy, N. K., S. L. Fowler, J. A. Musick, R. D. Cavanagh, P. M. Kyne, L. R. Harrison, J. K. Carlson, Davidson, L. N. K. Fordham, S. V. Francis, M. P. Pollock, C. M. Simpfendorfer, C. A. Burgess, G. H. Carpenter, K. E. Compagno, L. J. V. Ebert, D. A. Gibson, C. Heupel, M. R. Livingstone, S. R. Sanciangco, J. C. Stevens, J. D. Valenti & W. T. White. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3, e00590. doi: [10.7554/eLife.00590](https://doi.org/10.7554/eLife.00590)
- Dumont, J. F., S. Lamotte & F. Kahn. 1990. Wetland and upland forest ecosystems in Peruvian Amazonia: plant species diversity in the light of some geological and botanical evidence. *Forest Ecol. Manag.* 33/34: 125-139.
- Dunne, T., L. A. K. Mertes, R. H. Meade, J. E. Richey & B. R. Forsberg. 1998. Exchanges of sediment between the flood plain and channel of the Amazon River in Brazil. *Geol. Soc. Am. Bull.* 110: 450-467.
- Duplain, R. R., F. Chapleau & T. A. Munroe. 2012. A new species of *Trinectes* (Pleuronectiformes: Achiridae) from the upper Rio San Juan and Rio Condoto, Colombia. *Copeia* 2012: 541-546.
- Duque, H. 1990a. Estratigrafía, paleoceanografía y paleobiogeografía de la cuenca del Atrato y la evolución de Panamá. *Bol. Geol. Ingeominas* 31 (1): 1-45.
- Duque, H. 1990b. El bloque del Chocó en el noroccidente suramericano: Implicaciones estructurales, tectonoestratigráficas y paleogeográficas. *Bol. Geol. Ingeominas* 31 (1): 47-71.
- Duque, S. R., J. E. Ruiz, J. Gómez & E. Roessler. 1997. Limnología p: 71-134. *In*: IGAC (Ed.), Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Editorial Linotipia. Santafé de Bogotá.
- Duque-Caro, H. 1978. Major structural elements and evolution of northwestern Colombia. *In*: J. S. Watkins, L. Montadert & P.W. Dickerson (eds.) Geological and geophysical investigations of continental margins. AAPG. 29: 329-351.
- Duque-Caro, H. 1990. Major Neogene events in Panamá in South America. *In*: Interrelationships. Tokyo University Press. P: 101-114.
- Duque-Caro, H. 1997. The Llanos Basin (Colombia): in search of greater stratigraphic resolutions. *J. Petroleum Geol.* 20 (1): 96-99.
- Durham, J. W. 1985. Movement of the Caribbean plate and its importance for biogeography in the Caribbean. *Geology* 13 (1): 123-125.

- Dyer, B. S. 1998. Phylogenetic systematic and historical biogeography of Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). P: 519-5536. *In* L. R.
- Eigenmann, C. H. 1906. The freshwater fishes of South and Middle America. *The Popular Sciences Monthly* 68 (34): 515-530.
- Eigenmann, C. H. 1909. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archehelenis theory. Part 1. *In*: Reports of Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3: 227-374. Princeton University, N. J.
- Eigenmann, C. H. 1912a. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species and relation to the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Mem. Carnegie Mus.* 5 (1): iii-xxii 1-554.
- Eigenmann, C. H. 1912b. Some results of an ichthyological reconnaissance of Colombia, South America. *Indiana University Studies* 8: 1-27.
- Eigenmann, C. H. 1913. Some results of an ichthyological reconnaissance of Colombia, South America, part II. *Indiana University Studies* 18: 1-32.
- Eigenmann, C. H. 1917a. Description of sixteen new species of Pigiidae. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 56 (9): 690-703.
- Eigenmann, C. H. 1917b. The American Characidae. Part 1. *Mem. Mus. Comp. Zool.* 43: 1102, 16 pls.
- Eigenmann, C. H. 1918. The Pygidiidae, a family of South American catfishes. *Mem. Carnegie Mus.* 7 (5): 259-398.
- Eigenmann, C. H. 1919. Peces colombianos de las cordilleras y de los Llanos al oriente de Bogotá. *Bol. Soc. Col. Cienc. Nat.* 62-65: 126-136.
- Eigenmann, C. H. 1920a. Peces colombianos de las cordilleras y de los Llanos al oriente de Bogotá. *Bol. Soc. Col. Cienc. Nat.* 66: 159-168.
- Eigenmann, C. H. 1920b. The fish fauna of the Cordillera of Bogotá. *J. Wash. Acad. Sci.* 46: 1-19.
- Eigenmann C. H. 1920c. The fishes of the rivers draining the western slope of the Cordillera Occidental of Colombia, ríos Atrato, San Juan, Dagua, and Patia. *Indiana Univ. Stud.* 46: 1-19.
- Eigenmann, C. H. 1920d. The Magdalena Basin and the horizontal and vertical distribution of its fishes. *Indiana Univ. Stud.* 7 (47B): 21-34.
- Eigenmann, C. H. 1921a. Peces colombianos de las cordilleras y de los Llanos al oriente de Bogotá. *Bol. Soc. Col. Cienc. Nat.* 67: 191-199.
- Eigenmann, C. H. 1921b. The origin and distribution of the genera of the fishes of South América west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon, and Titicaca basins. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 60: 1-6.

- Eigenmann, C. H. 1922. The fishes of western South America. Part. 1. The fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panamá, and Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an appendix upon the fishes of the Río Meta in Colombia. Mem. Carnegie Mus. 9 (1): 1-346, 35 pls., 1 map.
- Eigenmann, C. H. & R. S. Eigenmann. 1889. Preliminary notes on South American Nematognathi. II. *Proc. Calif. Acad. Sci.* (Ser.2) 2: 28-56.
- Eigenmann, C. H. & H. G. Fisher. 1914. The Gymnotidae of trans-Andean Colombia and Ecuador. *Indiana University Studies* 25: 235-237.
- Eigenmann, C. H., A. W. Henn & C. Wilson. 1914. New fishes from western Colombia, Ecuador, and Peru. (Contrib. Zool. Lab. Ind. Univ. No. 133.). *Ind. Univ. Studies* (19): 1-15.
- Eldredge, N. & J. Cracraft. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia University Press. New York. 349 pp.
- Ellis, M. M. 1913. The gymnotid eels of Tropical America. Mem. Carnegie Mus. 6: 109-195.
- Endler, J. A. 1977. Geographic variation, speciation and clines. Princeton University Press, Princeton.
- Endler, J. A. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy? P: 641–657. In G. T. Prance (Ed.), *Biological diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Erichsen Jones, J. R. 1964. Fish and river pollution. Butterworths, London. 203pp.
- Erkens, R. H. J., L. W. Chatrou, J.W. Maas, T. van der Niet & V. Savolainen. 2007. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 399.
- Eschmeyer, W. N. & J. David Fong (eds.) 2017. *Catalogo of Fishes: Species by Family/Subfamily*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
- Espurt, N., P. Baby, S. Brusset, M. Roddaz, W. Hermoza, V. Regard *et al.* 2007. How does the Nazca Ridge subduction influence the modern Amazonian foreland basin? *Geology* 35: 515-518.
- Etter, A., C. Mc Alpine, S. Phinn, D. Pullar & H. Possingham. 2006. Unplanned land clearing of Colombian rainforests: spreading like disease? *Landscape Urban Plan* 77: 240-254.
- Fagrestrom, T. & B. Asell 1973. *Ambio* 2: 164-171.
- Fandiño, M. & W. van Hyngaarden. 2005. Patterns of landscape transformation in Colombia, with emphasis in the Andean region. *Ambio* 29: 432-439.
- Fernandes, C. C. 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of freshwater fish* 6: 36-44.
- Fernandes, C., J. Podos & J. G. Lundberg. 2004. Amazonian ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science* 305: 1960-1962.

- Fernandez, L. & S. Schaefer. 2003. New *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) from an Offshore Island of Colombia. *Copeia* (1): 68-76.
- Fernández, L. & M. C. C. de Pinna. 2005. Phreatic catfish of the genus *Silvinichthys* from southern South America (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae). *Copeia* 2005 (1): 100-108.
- Fernández, L. & R. P. Vari. 2012. New species of *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes) from the Andean Cordillera of Argentina and the second record of the genus in thermal waters. *Copeia* 2012 (4): 631-636.
- Fernández, L., E. A. Sanabria & L. B. Quiroga. 2013. *Silvinichthys gualcamayo*, a new species of catfish from the central Andes of Argentina (Siluriformes: Trichomycteridae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 23 (4): 367-373.
- Ferraris, Jr. C. J. 2003a. Family Osteglossidae (Arowanas). P: 30-31. *In*: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (eds.) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris, Jr., C. J. 2003b. Genus and species incertae sedis in Siluriformes. P: 254. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (eds.) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris, Jr., C. J. 2003b. Family Auchenipteridae (Driftwood catfishes). P: 470-482. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris, Jr., C. J. 2003c. Familia Rhamphichthyidae (sand knifefishes). P: 492-493. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris, Jr., C. J. 2003d. Family Syngnathidae (Pipefishes and seahorses). P: 591-593. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris Jr., C. J. 2003e. Family Mugilidae (Mulletts). P: 655-656. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (eds.) Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ferraris, Jr. C. J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* 1418: 1-628.
- Ferraris, Jr. C. J. & M. C. C. de Pina. 1999. Higher-level names for catfishes (Actinopterygii: Ostariophysii: Siluriformes). *Proc. Calif. Acad. Sci.* 51: 1-17.
- Ferraz, G., G. J. Russell, P. C. Stouffer, R. O. Bierregaard, S. L. Pimm & T. E. Lovejoy. 2003. Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proc. Nat. Acad. Sci. United States of America* 100: 14069-14073.
- Ferreira, C. E. L., O. J. Luiz, S. R. Floeter, M. B. Lucena, M. C. Barbosa, C. R. Rocha & L. A. Rocha. 2015. First record of invasive lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian Coast. *PLoS ONE* 10, e0123002. doi: [10.1371/journal.pone.0123002](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123002)

- Figueiredo, J. J. P., E. F. Soares & J. M. P. Souza. 2004. Rio Amazonas – uma história evolutiva do Eocretáceo ao Recente. In: *Congresso Brasileiro de Geologia, 42, Araxá, Minas Gerais*. CDROM. SBG.
- Figueiredo, J., C. Hoorn, P. van der Ven & E. Soares. 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: evidence from the Foz do Amazonas Basin. *Geology* 37: 619-622.
- Figueiredo, J., C. Hoorn, P. van der Ven, E. Soares. 2010. *Geology* 38: 213.
- Filleul, A. & J. G. Maisey. 2004. Redescription of *Santanichthys diasii* (Otophysi, Characiformes) from the Albian of the Santana Formation and comments on its implications for Otophysan relationships. *Amer. Mus. Novit.* 3455: 1-21.
- Fine, P. V. A., I. Mesones, & P. D. Coley. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.
- Fine, P. V. A., D. C. Daly, G. Villa Muñoz, I. Mesones & K. M. Cameron. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.
- Fink, S. V. & W. L. Fink. 1979. Central Amazonia and its fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 62A: 13-29.
- Fink, S. V. & W. L. Fink. 1981. Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *Zool. J. Linn. Soc.* 72: 297-353.
- Fink, S. V. & W. L. Fink. 1996. Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei). P: 209-249. In M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti & G. D. Johnson (eds.) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Fisch-Muller, S. 2003. Subfamily Ancistrinae (armored catfishes). P: 373-400. In: R.E. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Fittkau, E. J. & H. Klinge. 1973. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* Vol. 5 (1): 2-14. The Association for Tropical Biology and Conservation
- Fjeldså, J. 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 3: 207-226.
- Florez, A. 2003. Colombia: evolución de sus relieves y modelados. Universidad Nacional de Colombia, Unibiblos. Bogotá D.C.
- Fowler, H. W. 1944. Fresh-water fishes from northwestern Colombia. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 96: 227-248.
- Frailey, C. D., E. L. Lavina, A. Rancy & J.P. de Souza Filho. 1988. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon basin and its significance to Amazon geology and biogeography. *Acta Amazonica* 18: 119-143.

- Freyhof, J. & E. Brooks. 2011. *European Red List of Freshwater Fishes*. Luxembourg. Publication Office of the European Union.
- Friedman, M., B. P. Keck, A. Dornburg, R. I. Eytan, C. H. Martin, C. D. Hulsey, P. C. Wainwright & T. J. Near. 2013. Molecular and fossil evidence place the origin of cichlid fishes long after Gondwanan rifting. *Proc. R. Soc. B* 280: 20131733.
- Friel, J. P. 2008. Pseudobunocephalus, a new genus of banjo catfish with the description of a new species from the Orinoco River system of Colombia and Venezuela (Siluriformes: Aspredinidae). *Neotropical Ichthyology* 6 (3): 293-300.
- Furch, K. 1984. Water chemistry of the Amazon basin: the distribution of the chemical elements among freshwaters. *In* H. Sioli (Ed.), *The Amazon: Limnology and landscape ecology*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. P: 167-200.
- Galvis, J. H. Alcides, R. Primitivo, H. de Boorder. 1979. Geología de la Amazonia Colombiana. *Boletín Geológico Ingeominas* 22 (3): 1-86.
- Galvis, G., J. I. Mojica & M. Camargo. 1997. Peces del Catatumbo. *Ecopetrol-Oxy-Shell-Asociación Cravo Norte*. D'Vinni Edit. Ltda. Bogotá D C. 188 pp.
- Galvis, G., J. I. Mojica, S.R. Duque, C. Castellanos, P. Sanchez-Duarte, M. Arce, A. Gutierrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto & M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas, Región Leticia. Serie de Guías Tropicales de Campo. N° 5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá D. C. Colombia. 548 pp.
- Galvis, G. & J. I. Mojica. 2007. The Magdalena River freshwater fishes and fisheries. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10 (2): 127-139.
- Garcés-G., D. M. & S. de la Zerda-L. 1994. Gran libro de los Parques Nacionales de Colombia. Intermedio Editores, Bogotá D C. 230pp.
- García-Alzate, C. A. & C. Román-Valencia. 2008. *Hypheobrycon ocaseensis* sp. n. (Teleostei, Characidae) una nueva especie para el Alto Cauca, Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation* 31 (2): 11-23.
- Garreaud, R. D. 2000. Intraseasonal variability of moisture and rainfall over the South American Altiplano. *Mon. Weather Rev.* 128: 3337-3346.
- Garavello, J. C. & H. A. Britski. 2003. Family Anostomidae (Headstanders). P: 71-84. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Garzzone, C. N., G. D. Hoke, J.C. Libarkin, S. Withers, B. MacFadden & J. Eiler. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304-1307.
- Gaston, K. J. & T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell, Oxford.
- Gaudet, C., S. Lingard, P. Cureton, K. Keenleyside, S. Smith & G. Raju. 1995. Canadian environmental quality guidelines for mercury. *Water, Air, and Soil Pollution* 80: 1149-1159.

- Gayet, M. 1991. "Holostean" and Teleostean fishes of Bolivia in: R. Suarez (Ed.), Fósiles y facies de Bolivia. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12: 453-494.
- Gayet, M. & F. Meunier. 1998. Maastrichtian to early Late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: Additions and comments. P: 85-110. In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds). Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Gayet, M. & F. J. Meunier. 2000. Rectification of the nomenclature of the genus name *Ellisella* Gayet and Meunier, 1991 (Teleostei, Ostariophysi, Gymnotiformes) in *Humboldtichthys nom.nov.* Cybium 24 (1): 104.
- Gayet, M. & F. J. Meunier. 2003. Paleontology and paleobiogeography of catfishes. In: G. Arratia, B. G. Kapoor, M. Chardon & R. Diogo (Eds.), Catfishes vol. 2: 491-522. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Gayet, M., M. Jégu, J. Bocquentin and F. R. Negri. 2003. New characoids from the Upper Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Mio-Pliocene of Brazil: phylogenetic position and paleobiogeographic implications. J. Vertebrate Paleontology 23 (1): 28-46.
- Gee, J. H. 1976. Buoyancy and aerial respiration: factors influencing the evolution of reduced swim-bladder of volume of some Central American catfishes (Trichomycteridae, Callichthyidae, Loricariidae, Astroblepiade). Can. J. Zool. 54: 1030-1037.
- Géry, J. 1963. Preliminary descriptions of seven new species and two new genera of characoid fishes from the upper río Meta in Colombia. (Contribution No. 34). Trop. Fish. Hobby 12 (5): 25-32, 41-48.
- Géry, J. 1964. Poissons characoides nouveaux ou non signalés de l'Ilha du Bananal, Brésil, vie et milieu, Supplement 17: 447-471.
- Géry, J. 1969. Fishes of South América. In E. J. Fittkau *et al.* (eds.) Biogeography and ecology in South America. W. Junk, The Hague. P: 828-848.
- Géry, J. 1969. The fresh-water fishes of South America. Monogr. Biol. 19: 828-848.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. TFH Publ. Neptune City, N. J. 672 pp.
- Géry, J. 1984. The fishes of the Amazonia. In: H. Sioli (ed.) The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical and its basin. Dr. W. Junk, Dordrecht. P: 353-370.
- Géry, J. 1993. Description de trois espèces nouvelles du genre *Iguanodectes* (Pisces, Characiformes, Characidae), avec quelques données récentes sur les autres espèces. Rev. Fr. Aquariol. 19 (4, for 1992): 97-105.
- Gesler, R., H. A. Knöppel & H. Sioli. 1971. Ökologie der Süßwasserfische Amazoniens Stand und Zukunftsaufgaben der Forschung. Naturwissenschaften 58: 303-311.
- Ghedotti, M. J. 1998. Phylogeny and classification of the Anablepidae (Teleostei): Cyprinodontiformes). P: 561-582. In: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S.

- Ghedotti, M. J. 2000. Phylogenetic analysis and taxonomy of the poecilioid fishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Zool. J. Linn. Soc.* 130 (1): 1-53.
- Gillespie, J. H. 1986. Natural selection and the molecular clock. *Mol. Biol. Evol.* 3: 138-155.
- Ginter, M. 2004. Devonian sharks and the origin of Xenacanthiformes. In G. Arratia, M. V. H. Wilson, and R. Cloutier (eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*, P: 473–486. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Giora, J. & L. R. Malabarba. 2009. *Brachyhypopomus gauderio*, new species, a new example of underestimated species diversity of electric fishes in the southern South America (Gymnotiformes: Hypopomidae). *Zootaxa* 2093: 60–68.
- Glaser, U., F. Schäfer & W. Glaser. 1996. All Corydorras. Aqualog, Verlag A.C.S. GmbH, Mörfelden-Wallforf, Germany.
- Gleick, P. H. 1998a. The world's water 1998-1999: The biennial report on freshwater resources. Islands Press, Washington, D C.
- Gleick, P. H. 1998b. Water in crisis: paths to sustainable water use. *Ecological applications* 8: 571–579. [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0571:WICPTS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0571:WICPTS]2.0.CO;2).
- Gocke, K., C. Hernández, H. Giesenhausen & H. G. Hoppe. 2004. Seasonal variations of bacterial abundance and biomass and their relation to phytoplankton in the hypertrophic tropical lagoon Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Journal of plankton research* Vol. 26: 1429-1439.
- Godoy, M. P. 1975. Peixes do Brasil. Suborden Characoidei. Bacia do Rio Mogi Guassu. Vol. II Ed. Franciscana, Piracicaba.
- Gomez, E., G. Butcher & S. Dave. 2007. Development of the Colombian Andes and Caribbean Regions at the Interface between the South American, Caribbean, and Nazca Plates. The Paleogene of the Gulf of Mexico and Caribbean Basins: Processes, Events, and Petroleum Systems. Papers Presented at the 27th Annual GCSSEPM Foundation Bob F. Perkins Research Conference Houston, Texas December 2-5, 2007. P: 618-632.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. Berkeley: University of California Press. 280 pp.
- Goulding, M. 1985. Forest fish of the Amazon. P: 267-276. In G. T. France & T. E. Lovejoy (Edrs.), *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press. Oxford. New York. Toronto. Sydney. Frankfurt
- Goulding, M., M. Leal Carvalho & E. G. Ferreira. 1988. Río Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. SPB Academic Publishing bv. The Hague, the Netherlands. Xi+200 pp.
- Goulding, M., N. J. H. Smith & D. J. Maghar 1996. Floods of fortune. Ecology and economy along the Amazon. Columbia University Press, New York. 193 pp.
- Goulding, M., R. Barthem & E. Ferreira. 2003. Smithsonian Atlas of the Amazon. Smithsonian Institution Press, Washington, D C. 254 pp.

- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Grabert, H. 1983. Der Amazon-Geschichte eines Stromes zwischen Pazifik und Atlantik. *Natur und Museum* 113: 61-71.
- Graham, J. B., D. L. Kramer & E. Pineda. 1977. Respiration of the air breathing fish *Piabucina festae*. *J. Comp. Physiol.* 122: 295-310.
- Grande, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. *Paleobiology* 11: 234-243.
- Grande L. 1985a. Recent and fossil clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 181 (2): 231-372.
- Grande, L. 1994. Repeating patterns in nature, predictability and “impact” in science. P: 61-83. *In*: L. Grande & O. Rieppel (Eds.), *Interpreting the hierarchy of nature*. Academic Press, San Diego.
- Greenfield, D. W., R. Winterbottom & B. B. Collette. 2008. Review of the toadfish genera (Teleostei: Batrachoididae). *Proceed. Calif. Acad. Sci.* 59: 665-710.
- Greenwood, P. H. 1973. The interrelationships of the Osteoglossomorpha. *Zool. J. Linn. Soc.* 53 (Suppl. 1): 307-332.
- Gregory-Wodzicky, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 112: 1091-1105.
- Grimm, A. M., C. S. Vera & C. R. Mechoso. 2005. The South American Monsoon System. P: 197-206. *In*: C. P. Chang, B. Wang & N. C. G. Lau (Eds.), *The American Monsoon Systems: An Introduction*. WMO/TD No. 1266 (TMRP Report No.70).
- Grogan & Lund. 2004. The origin and relationships of early Chondrichthyes. *In* J. C. Carrier, J. A. Musick, & M. R. Heithaus (eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives*. P: 3-31. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Gudger, E. W. 1943. The giant freshwater fishes of South America. *Sci. Mon.* 57: 500-513.
- Guerrero, J. 1993. Magnetostratigraphy of the upper part of the Honda Group and Neiva Formation. Miocene uplift of the Colombian Andes. Unpublished Ph.D. Dissertation, Duke University, Durham. 108 pp.
- Guerrero, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments and the Miocene uplift of the Colombian Andes. P: 15-43. *In* R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli & J. J. Flynn (Eds.), *Vertebrate paleontology in Neotropics: The Miocene fauna of La Venta Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington D C.
- Guerrero, J. & G. Sarmiento. 1996. Estratigrafía física, palinológica, sedimentológica y secuencial del Cretáceo superior y Paleoceno del pie de monte llanero. Implicaciones en exploración petrolera. *Geol. Colombiana* 20: 3-66.

- Günther, H. 1942. Beschreibung einiger zum Teil noch unbekannter südamericanischer Siluriden aus dem Naturhistorischen Museum Basel. *Zool. Anz.* 138 (1/2): 27-40.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137. Simpson, B. B., J. Haffer. 1978. Speciation Patterns in the Amazonian Forest Biota. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 9: 497-518.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6: 451-476.
- Hall, J. P. & D. J. Harvey. 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from rionid butterflies. *Evolution* 56: 1489-1497.
- Hamlett, W. C. (Ed.) 2005, Reproductive biology and Phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids and chimaeras. Sciences Publishers, Enfield, New Hampshire. 562 pp.
- Hanagarth, W. & A. Szwagrzak. 1998. Geoecology and biodiversity -problems and perspectives for the management of the natural resources of Bolivia's forest and savanna ecosystems. *In* W. Barthlott & M. Winiger (eds.), *Biodiversity: A challenge for development research and policy*. P: 289-312. Springer Verlag, New York.
- Haq, B. U., J. Hardenbol & P. R. Vail. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235: 1156-1167.
- Harada, M. 1995. Minamata disease: Methylmercury poisoning in Japan caused by environmental pollution. *Crit. Rev. Toxicol.* 25 (1): 1-24.
- Hardman, M. 2005. The phylogenetic relationships among non-diplomystid catfishes as inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences; the search for the ictalurid sister taxon (Otophysi: Siluriformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* 37: 700-720.
- Harold, A. S. & R. P. Vari. 1994. Systematics of the trans-Andean species of *Creagrutus* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). *Smith. Contrib. Zool.* 551: 1-31.
- Harrington, H. J. 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Am. As. Petr. Geol.* 46: 1773-1814.
- Haseman, J. D. 1912. Some factors of geographical distribution in South America. *An. N. Y. Acad. Sci.* 22: 9-112.
- Hay, W. W. 1996. Tectonics and climate. *Geologische Rundschau* 85: 409-437.
- Haylock, M. R., T. C. Peterson, L. M. Alves, T. Ambrizzi, Y. M. T. Anunciacao, J. Baez *et al.* 2006. Trends in total and extreme South American rainfall in 1960–2000 and links with sea surface temperature. *J. Climate* 19: 1490-1512.
- Hernández-Camacho, J., T. Walschburger B., R. Ortiz Q., A. Hurtado G. 1992. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. *In*: I.G. Halfpeter (Ed.), *La Diversidad Biológica Iberoamericana* P: 55-104. México.
- Herrera-MacBryde, O, F Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey, C. Miranda (Eds.). 2000. Biodiversity, conservation and management in the region of Beni Biological

- Station Biosphere Reserve, Bolivia. SI/MAB Series No.4. Smithsonian Institution, Washington D C.
- Hildebran, S. F. 1938. A new catalogue of the fresh water fishes of Panamá. Field Mus. Nat. Hist. Publ. Zool. Ser. 22 (4): 219-359.
- Hillis, D. M., B. K. Mable & C. Moritz. 1996. Application of molecular systematics. P: 515-543. *In*: D. M. Hillis, B. K. Mable & C. Moritz (Eds.), Molecular systematics. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hilley, G. E. & I. Coutand. 2010. Links between topography, erosion, rheological heterogeneity, and deformation in contractional settings: Insights from the central Andes. *Tectonophysics* 495: 78-92.
- Hilton, E. J. 2003. Comparative osteology and phylogenetic systematics of fossil and living bony-tongue fishes (Actinopterygii, Teleostei, Osteoglossomorpha). *Zool. J. Linn. Soc.* 137: 1-100.
- Hoffmann, J. A. J. 1975. Atlas climático de América del Sur. OMMWMO, UNESCO.
- Holland, N. D., L. Z. Holland & W.H. Holland. 2015. Scenarios for the making of vertebrates. *Nature* 520 (7548): 450-455.
- Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: The forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44: 147-183.
- Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philos T Roy Soc B* 359: 173-181.
- Horn, M. H. 1997. Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Cota Rican tropical rain forest. *Oecologia* 109: 259-264.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 105: 267-309.
- Hoorn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 310 (1-2): 187-238.
- Hoorn, C. 1994. Miocene palynostratigraphy and palaeoenvironments of northwestern Amazonia: evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. Unpublished Ph.D. Dissertation, Free University of Amsterdam. 156 pp.
- Hoorn, C. 1994. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazon Basin (early Miocene to early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 110: 1-54.
- Hoorn, C. 1996. Miocene deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 273: 122-123.
- Hoorn, C., J. Guerrero, G. A. Sarmiento & M. A. Lorente. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23: 237-240.

- Hoorn, C. & F. P. Wesselingh (eds.) 2010. Amazonia: Landscape and species evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford. 447 pp.
- Hoorn, C. & F. P. Wesselingh. 2010. Introduction: Amazonia, landscape and species evolution. P: 1-6. *In*: C. Hoorn & F.P. Wesselingh (eds.) Amazonia: Landscape and species evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, J. Hovikoski & J. Guerrero. 2010a. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). P: 123-142. *In*: C. Hoorn & F.P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and species evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hoorn, C., M. Roddaz, R. Dino, E. Soares, C. Uba., D. Ochoa-Lozano & R. Mapes. 2010b. The Amazonian Craton and its influence on past fluvial systems (Mesozoic-Cenozoic, Amazonia). P: 103-122. *In*: C. Hoorn & F. P. Wesselingh (eds.) Amazonia: Landscape and species evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hoorn, C., F. P. Wesselingh, H. ter Steege, M.A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C. L. Anderson, J. P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F. R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen, A. Antonelli. 2010c. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931. DOI:10.1126/science.1194585.
- Horton, B. K. & P. G. De Celles. 2001. *Basin Res.* 13, 43.
- Horton, B. K., M. Parra, J. E. Saylor, J. Nie, A. Mora, V. Torres, D. F. Stockli & M. R. Strecker. 2010. Resolving uplift of the northern Andes using detrital zircon age signatures. *GSA Today* 20 (7): 4-9, doi:10.1130/GSATG76A.1.
- Hovikoski, J. *et al.* 2007. *Geol. Soc. Am. Bull.* 119: 1506-.
- Hovikoski, J., F. P. Wesselingh, M. Räsänen, M. Gingras & H. B. Vonhof. 2010. Marine influence in Amazonia: evidence from the geological record. P: 143-161. *In* C. Hoorn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and species evolution. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Howes, J. D. 1983. Problems in catfish anatomy and phylogeny exemplified by the Neotropical Hypophthalmidae (Teleostei: Siluridae). *Bull. British Mus. Nat. Hist (Zool.)* 45 (1): 1-39.
- Howe, M. W. 1974. Nonmarine Neiva Formation (Pliocene?), upper Magdalena Valley, Colombia: regional tectonism. *Geol. Soc. Am. Bull.* 85: 1031-1042.
- Hrbek, T., J. Seckinger & A. Meyer. 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes *Mol. Phylogenet. Evol.* 43:986–998.
- Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of Running waters.* Liverpool University Press. P: 555.
- Hubert, N. & J-F. Renno. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *J. Biogeogr.* 33: 1414-1436.

- Hubert, N., C. Bonillo & D. Paugy. 2005a. Does elision account for molecular saturation: case study based on mitochondrial ribosomal DNA among characiform fishes (Teleostei: Ostariophysii). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 300-308.
- Hubert, N., C. Bonillo & D. Paugy. 2005b. Early divergence among Alestidae (Teleostei, Ostariophysys, Characiformes): mitochondrial evidences and congruence with morphological data. *Comptes Rendus, Biologies* 328: 477-491.
- Hughes, C. & R. Eastwood. 2006. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103: 10334.
- von Humboldt, F. H. A. A. 1805a. Mémoire sur l'*Eremophilus* et *Astroblepus*, deux nouveaux genres de l'ordre des apodes. In: *Voyage de Humboldt et Bopland, Deuxième partie. Observations de Zoologie et d'Anatomie comparée* 1: 17-20, pls. 6-7.
- von Humboldt, F. H. A. A. 1805b. Mémoire sur une nouvelle espèce de gymnote de la rivière de la Madeleine. In *Voyage de Humboldt et Bopland, Deuxième partie. Observations de Zoologie et d'Anatomie comparée* 1: 46-48, pls. 10.
- Von Humboldt, F. H. A. A. Valenciennes. 1821. Recherches sur les poissons fluviatiles de l'Amérique Équinoxiale. In: *Voyage de Humboldt et Bopland, Deuxième partie. Observations de Zoologie et d'Anatomie comparée* 2: 145-216, pl. 45-52.
- von Humboldt, F. H. A. A. 1852. Personal narrative of travels to the equinoctial regions of América, during the years 1799-1804. Henry G. Bohn, Londres. 3 vols.
- von Humboldt, F. H. A. A. 1860. *Reise in die Aequinoctial-Gegenden des neuen Continents*. Vol.3 Stuttgart, Cotta.
- von Humboldt, F. H. A. A. 1985. *Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente*. Monte Avila Editores, Caracas. Traducción al Castellano.
- Hynes, H. B. N. 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press P: xxiv+555
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Metereología y Estudios Ambientales). 2004. *Guía técnica científica para la ordenación y manejo de cuencas hidrográficas en Colombia: Decreto 1729 de 2002*. Bogotá D C. 100 pp.
- IDEAM. 2010. *Estudio nacional del agua 2010*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá D C. 421 pp.
- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1983. *Atlas regional Pacífico*. Bogotá D C. 96 pp.
- IGAC. 1996. *Diccionario Geográfico de Colombia*, tomo I, III Ed. Bogotá D C.
- IGAC. 1999. *Proyecto zonificación ecológica de la Región Pacífica colombiana: Biogeografía*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi & Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá D C.
- IGAC. 1999. *Paisajes fisiográficos de la Orinoquia-Amazonia (ORAM) Colombia. Análisis Geográficos N 27-28*. Bogotá D C.
- IGAC. 2003. *Atlas Básico de Colombia*, 5^a edición. Bogotá, Imprenta Nacional de Colombia. 342 pp.

- Irion, G., J. Müller, J. Nunes de Mello & W. J. Junk. 1995. Quaternary geology of the Amazonian lowland. *Geo-Marine Letters* 15: 172-178.
- Irion, G. & R. Kalliola. 2010. Long-term landscape development processes in Amazonia. P: 185-197. *In*: C. Horn & F. P. Wesselingh (eds.) *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Isbrücker, I. J. H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes): Versl. Techn. Gegevens, Inst. Taxon. Zool. (Zool. Mus.), Univ. Amsterdam No. 22: 1-181.
- Iturralde-Vinent, M. A. & R. D. E. Macphee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 238: 1-95.
- Jackson, D. A. & H. H. Harvey. 1989. Biogeographic associations in fish assemblages: local vs. regional processes. *Ecology* 70: 1472-1484.
- Jacobsen, D. 2008. Tropical high-altitude streams. P: 219-256 in D. Dudgeon (Edr.), *Tropical stream ecology*. Elsevier-Academic Press, Amsterdam.
- Jacobsen, D., C. Cressa, J. M. Mathooko & D. Dudgeon. 2008. Macro invertebrates: composition, life histories and production. P: 65-105. *In* D. Dudgeon (Ed.), *Tropical stream ecology*. Elsevier Academic Press. Amsterdam.
- Jamieson, B. G. M. 1991. *Fish evolution and systematics: evidence from spermatozoa*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England. 319 pp.
- Jaramillo, C., M. Rueda & G. Mora. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311: 1893-1896.
- Jaramillo, C., C. Hoorn, S. A. F. Silva, F. Leite, F. Herrea, L. Quiroz, R. Dino & L. Antonioli. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. P: 317-334. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Jarvis, A., L. Reymondin, E. Guevara, M. Idrago, K. Argote, N. Silva & E. Girón. 2010. *Terra-i Latino América 2010: Monitoreo en tiempo real usando redes neurales y datos MODIS*. CIAT, Cali, Colombia.
- Jégu, M. 2003. Familia Serrasalminae (Pacus and piranhas). P: 182-196. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Jiménez-Segura, L. F., D. Restrepo-Santamaría, S. López-Casas, J. Delgado, M. Valderrama, J. Álvarez & D. Gómez. 2014. Ictiofauna y desarrollo del sector hidroeléctrico en la cuenca del río Magdalena -Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 15: 3-25.
- Jiménez-Segura, L. F., G. Galvis-Vergara, P. Cala-Cala, C. A. García-Alzate, S. López-Casas, M. I. Ríos-Pulgarín, G. A. Arango, N. J. Mancera-Rodríguez, F. Gutiérrez-Bonilla & R. Álvarez-León, 2016. Freshwater fish faunas, habitats and conservation challenges

- in the Caribbean river basins of north-western South America. *J. Fish Biol.* 89: 65-101. doi:10.1111/jfb.13018
- Johansen, K., C. P. Mangum & R. E. Weber. 1978. Reduced blood O₂ affinity associated with air-breathing on osteoglossid fishes. *Can. J. Zool.* 56: 891-897.
- Johnels, A. G., M. Olsson & T. Westermark. 1967. Kvicksilver i Fisk. 7: 68-103. Civiltryck AB. Stockholm.
- Jernelöv, A. & H. Lann 1971. *Oikos* 22: 403-406.
- Julivert, M. 1970. Cover and basement tectonics in the Cordillera Oriental of Colombia, South America, and a comparison with some other folded chains. *Geol. Soc. Amer. Bull.* 81: 3623-3646.
- Junk, W. J. 1997. Structure and function of the large Central Amazonian river-floodplains: Synthesis and discussion. *In* W. J. Junk (Ed.), *The Central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*. Ecological Studies Vol. 126: 455-472. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- Junk, W. J., M. G. M. Soares & F. M. Carvalho. 1983. Distribution of fish species in a lake of Amazon river floodplain near Manaus (Lago Canaleão), with special references to extreme oxygen conditions. *Amazoniana* 7: 397-431.
- Junk, W. J. & K. Furch. 1985. The physical and chemical properties of Amazonian waters and their relationships with the biota. P: 3-17. *In*: G. T. France & T. E. Lovejoy (Eds.), *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press. Oxford. New York, Toronto, Sydney, Frankfurt.
- Junk, W. J. & M. G. M. Soares. 2001. Freshwater fish habitats in Amazonia: State of knowledge, management, and protection. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 4 (2001): 437-451.
- Junk, W. J. & M. T. F. Piedade. 2005. *The world's largest Wetlands: Ecology and Conservation*, eds. I. H. Fraser and P. A. Keddy. Published by Cambridge University Press.
- Kaandorp, R. J. G. *et al.* 2005. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 221: 1.
- Kailola, P. J. 2004. A phylogenetic exploration of the catfish family Ariidae (Otophysi: Siluriformes). *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory* 20: 87-166.
- Katzer, F. 1903. *Grundzuge der Geologie des unteren Amazon gebietes*. Leipzig. 365 pp.
- Kaufman, L. 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems. *BioScience* 42: 846-858.
- Kellogg, J. N. & V. Vega. 1995. Tectonic development of Panama, Costa Rica, and the Colombian Andes: Constraints from Global Positioning System geodetic studies and gravity. *Geol. Soc. America Special Paper* 295: 75-90.

- Keenleyside, M. H. A. 1991. *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, London. 378 pp.
- Klinge, H. 1967. Podzol Soils: A source of blackwater rivers in Amazonia. Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica. Vol. 3 (Limnologia): 117-125.
- Klinge, H. & E. J. Fittkau. 1972. Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. Mitt. Deutsch Bodenkundl. Ges. 16: 130-135.
- Knowlton, N., L. A. Weigt, L. A. Soloranzo, D. K. Mills & E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA and reproductive comparability across the Isthmus of Panama. *Science* 260:1629-1632.
- Koch-Grunberg, T. 1909-1910. Zwei Jahre unter den Indianen. Reise in nordwest-Brasilien (Colombia), 1903-1905. Berlin. 2 vols.
- Kohn, B. P., R. Shagam, P. O. Banks & L. A. Burkley. 1984. Mesozoic–Pliocene fission track ages on rocks of the Venezuelan Andes and their tectonic implications. P: 365-384. *In* W. E. Bonini, R. B. Hargraves & R. Shagam (Eds.), *The Caribbean-South America Plate Boundary and Regional Tectonics*.
- Knöppel, H. J. 1970. Food of Central Amazonian fishes. *Amazoniana* 2: 257-352.
- Koutsoukos, E. A. M. 1992. Late Aptian to Masstrichian foraminiferal biogeography of the Sergipe Basin, Brazil. *Palaeogeol., palaeoclim., Palaeocol.* 92: 295-324.
- Kramer, D, L., C. C. Lindsey, G. E. E. Moddie & E. D. Stevens. 1978. The fishes and the aquatic environment of central Amazon basin, with particular reference to the respiratory patterns. *Can. J. Zool.* 56: 717-729.
- Kronberg, B., I. Franco, R. Benchimol, G. Hazenberg, W. Doherty & A. Vadervoet. 1989. Geochemical variations in Solimões Formation sediments (Acre Basin, Western Amazonia). *Acta Amazonica* 19: 319-333.
- Kroonenberg, S. B. & E. W. F. de Roever. 2010. Geological evolution of the Amazonian Craton. P: 9-28. *In*: C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Kubitzki, K. & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forest of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Kulke, H. (Ed.) 1995, *Regional Petroleum Geology of the World. Part II: Africa, America, Australia and Antarctica*. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Kullander, S. O. 1983. A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae). *Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm*. 296 pp.
- Kullander, S. O. 1986. Cichlid fishes of the Amazon River Drainage of Perú. *Stockholm: Swedish Mus. Nat. Hist.* 431 pp.
- Kullander, S. O. 1988. Cichliderna. Sydamerikas brokiga abborrar. *Fauna & Flora* 83 (4): 158-167.

- Kullander, S. O. 1998. A Phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). P: 461-498. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.) Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Kullander, S. O. 2003. Family Cichlidae (Cihlids). P: 605-654. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.) Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Kullander, S. O. 2011a. A review of *Dicrossus foirni* and *Dicrossus warzeli*, two species of cichlid fishes from the Amazon River basin in Brazil (Teleostei: Cichlidae) *Aqua* 17: 73–94.
- Kullander, S. O. 2011b. Nomenclatural availability of putative scientific generic names applied to the South American cichlid fish *Apistogramma ramirezi* Myers and Harry, 1948 (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* 3131: 35–51.
- Kullander, S. O. 2012a. A taxonomic review of *Satanoperca* (Teleostei: Cichlidae) from French Guiana, South America, with description of a new species. *Cybiurn* 36: 247-262.
- Kullander, S. O. 2012b. *Krobia xinguensis*, a new species of cichlid fish from the Xingu River drainage in Brazil (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* 3197: 43–54.
- Kullander, S. O. & H. Nijssen. 1989. The cichlids of Surinam. Teleostei: Labroidei. E. J. Brill, Leiden. i-xxxii +1-256.
- Kullander, S. O. & C. J. Ferraris, Jr. 2003. Family Engraulidae (Anchovies) P: 39-42. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Kundzewicz, Z. W., L. J. Mata, N. W. Arnell, P. Döll, P. Kabat, B. Jiménez *et al.* 2007. Freshwater resources and their management. P: 173-210. *In* M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden & C. E. Hanson (Eds.), *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge, Cambridge University Press.
- Ladd, J. W., T. L. G. K. Westbrook & L. T. Edgar. 1990. Caribbean marine geology; active margins of the plate boundary. *In*: G. Dengo & J.E. Case (eds.) Caribbean Region (Geol. North Am., H). Geol. Soc. Am. P: 261-290.
- Lamb, S. & L. Hoke. 1997. Origin of the high plateau in the Central Andes, Bolivia, South America. *Tectonics* 16: 623-649.
- Langeani, F. 2003. Familia Hemiodontidae (Hemiodontids). P: 96-100. *In* R.E. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris Jr. (eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Larsson, P., C. Backe, G. Bremle, A. Eklöv & L. Okla. 1996. Persistent pollutants in salmon population (*Salmo salar*) of the southern Baltic Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 62-69.

- Lasso, C. A. 2008. Peces. In: Libro Rojo de la Fauna Venezolana. 3ed. J. P. Rodríguez & F. Rojas-Suárez, eds.) P: 221-263. Caracas: Provita y Shell Venezuela.
- Lasso, C. A. 2010. Lista de las especies de peces endémicos de la Orinoquia y su distribución por subcuencas. P: 237-243. In C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (Eds.), Biodiversidad de la cuenca del Orinoco – Bases científicas para identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad.
- Lasso, C. A., J. I. Mojica, J. S. Usma, J. A. Maldonado-O, C. DoNascimento, D. C. Taphorn, F. Provenzano, O. M. Lasso-Alcalá, G. Galvis, L. Vásquez, M. Lugo, A. Machado-Allison, R. Royero, C. Suárez & A. Ortega-Lara. 2004. Peces de la cuenca del río Orinoco. Parte I. Lista de especies y distribución por subcuencas. *Biota Colombiana* 5 (2): 95-158.
- Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Villa, M. T. Sierra-Quintero, A. Ortega-Lara, I. M. Mesa, M. A. Pariño, O. M. Lasso-Alcalá, M. Morales-B, K. González-Oropeza, M. Quintero, A. Ferrer & C. F. Suárez. 2009. Peces de la Estrella Fluvial Inírida: ríos Guaviare, Inírida, Atabapo y Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana* 10(1-2): 89-122.
- Lasso, C. A., J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (Eds.) 2010, Biodiversidad de la Cuenca del Orinoco. Bases científicas para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad. Inst. Alexander von Humboldt W. W. F. Colombia, Fundación Omacha, Fundación la Salle, Universidad Nacional de Colombia – Inst. Estudios Orinoquia. Bogotá D C. 609 pp.
- Lasso, C. A., M. A. Morales-Betancour & P. Sanchez-Duarte. 2011. Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia. Cap.5. P: 57-67. In Lasso, C. A., E. Agudelo Cordoba, L. F. Jiménez-Segura, J. Ramirez-Gil, M. Morales-Betancour, R.E. Ajiaco-Martinez, F. de Paula Gutierrez, J. S. Usma Oviedo, S. E. Muñoz Torres & A. I. Sanabria Ochoa (Eds.) 2011, Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D C. 715 pp.
- Latrubesse, E. M., S. A. F. da Silva, M. Cozzuol & M. L. Absy. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *J. S. Amer. Earth Sci.* 23: 61-80.
- Latrubesse, E. M., M. Cozzuol & S. A. F. da Silva. 2010. *Earth Sci. Rev.* 99: 99-124.
- Lauder, G. V. & K. F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 150: 95-197.
- Laurance, W. F., M. A. Cochrane, S. Bergen, P. M. Fearnside, P. Delamônica, C. Barber, S. D'angelo & T. Fernandes. 2001. The future of the Brazilian Amazon. *Science* 291: 438-439.
- Laurance, W. F., G. Powell & L. Hansen. 2002. A precarious future for Amazonia. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 251-252.
- Leier, A. L., P. G. De Calles & J. D. Pelletier. 2005. Mountains, monsoons, and megafans. *Geology* 33 (4): 289-292.

- Leenheer, J. A. 1980. Origen and nature of humic substances in the waters of the Amazon River basin. *Acta Amazonica* 10 (3): 513-526.
- Lebel, J., D. Mergler, M. Lucotte, M. Amorim, J. Dolbec, D. Miranda, G. Arantes, I. Rheault & P. Pichet. 1996. Evidence of early nervous system dysfunction in Amazonian populations exposed to low-levels of methylmercury. *Neurotoxicology* 17 (1): 157-168.
- Li, W. H. & D. F. Graur. 1991. *Fundamentals of molecular evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Li, G. Q. & M. V. H. Wilson. 1996. Phylogeny of Osteoglossomorpha. P: 163-174. *In*: M. L. J. Stiassny, L. R. Parenti & G. D. Johnson (Eds.), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Liebermann, B. *et al.* 2007. Onset and end of the rainy season in South America in observations and the ECHAM 4.5 atmospheric general circulation model. *J. Climate* 20: 2037-2050.
- Linhares, A. P., M. I. F. Ramos, M. Gross & W. E. Liller. 2011. Evidence for marine nflux during the Miocene in Southwestern Amazonia, Brazil. *Geología Colombiana* 36 (1): 91-104.
- Lima, F. C. T. 2003. Subfamily Clupeacharacinae (Characins). P: 171. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lima, F. C. T. 2003. Subfamilia Bryconinae (Characins, tetras). P: 174-181). *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lima, F. C. T. & A. Zanata. 2003. Subfamily Agoniatinae (Characins). P: 170. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lima, F. C. T., L. R. Malabarba, P. A. Buckup, J. F. Pezzi da Silva, R. P. Vari, A. Harold, R. Benine, O. T. Oyakaba, C. S. Pavanelli, N. A. Menezes, C. A. S. Lucena, M. C. S. L. Malabarba, Z. M. S. Lucena, R. E. Reis, F. Langeani, L. Cassati, V. A. Bertaco, C. Moreira & P. H. F. Lucinda. 2003. Genera Incertae Sedes in Characidae. 2003. P: 106-169. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae*. Tomus I. Editio Decima, Reformata. Holmiae.
- Lips, J. M. & J. F. Duivenvoorden. 1994. Geomorphic and lithostratigraphic evidence of Pliocene climate change in Amazonia: new data from the Middle Caquetá area, Colombia. *Geo-Eco-Trop.* 16: 21-47.
- Lobo-Amaya, A. 2009. *Geología de los Andes colombianos*. Wikipedia.
- Lobo-Guerrero. 1993. Hidrología e hidrografía. P: 120-134. *In* P. Leyva (Ed.), *Colombia Pacífico, Tomo I. Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis"* FEN. Colombia.

- Loeb, M. V & A. V. Alcántara. 2013. A new species of *Lycengraulis* Günther 1868 (Clupeiformes: Engraulinae) from the Amazon basin, Brazil, with comments on *Lycengraulis batesii* (Günther 1868). *Zootaxa* 3693: 200-206.
- López-Fernández, H. & J. S. Albert. 2011. Paleogene radiations. Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. *In* Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes (Albert, J. S. & Reis, R. E. (Eds.), P: 105-118. Berkeley, CA: University of California Press.
- Lorento, M. A. 1986. Palynology and palynofacies of the upper tertiary in Venezuela. *Dissertationes botanicae* band 99, J. Cramer, Berlin. 222 pp.
- Lovejoy, N. R., 1996. Systematics of myliobatoid elasmobranch, with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of Neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zool. J. Linn. Soc.* 117: 207-257.
- Lovejoy, N. R. 2000. Reinterpreting recapitulation: Systematics of needlefishes and their allies (Teleostei: Beloniformes). *Evolution* 54 (4): 1349-1362.
- Lovejoy, N. R. & B. B. Collette. 2001. Phylogenetic relationships of New World needlefishes (Teleostei: Belonidae) and the biogeography of transitions between marine and freshwater habitats. *Copeia* 2001 (2): 324–338.
- Lovejoy, N. R. & L. G. De Araújo. 2000. Molecular systematics, biogeography and population structure of Neotropical freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis*. *Molecular Ecology* 9: 259-268.
- Lovejoy, N. R., E. Bermingham & A. P. Martin. 1998. Marine incursion into South America. *Nature* 396: 421-422.
- Lovejoy, N. R., J. S. Albert & W. G. R. Crampton. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *J. South Amer. Earth Sciences* 21: 5-13.
- Lovejoy, N. R., S. C. Willis & J. S. Albert. 2010. Molecular signatures of Neogene biogeographical events in the Amazon fish fauna. P: 405-420. *In*: C. Horn & F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas & M. De Poorter. 2000. 100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database.
- Lowe-McConnell, R. H. 1975. *Fish communities in tropical freshwaters.* Longman Inc. New York.
- Lowe-McConnell, R. H. 1984. Ecological studies on South American freshwater food fishes. *In*: *Evolutionary Ecology of Neotropical Freshwater Fishes.* T. M. Zaret (ed.) Dr. W. Junk Publishers. The Hague: 139-156.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities.* Cambridge University Press. Cambridge. 382pp.

- Lucena, C. 2000. Revisao taxonômica e filogenia das especies transandinas do gênero *Roeboides* Günther (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). *Comun. Mus. Cienc. Tecnol. PUCRS. Sér Zool.* 13: 3-63.
- Lucena, C. A. S. & N. A. Menezes. A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes). P: 261-278. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lucena, C. A. S. & N. A. Menezes. 2003. Subfamily Characinae (Characins, tetras). P: 200-208. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lucinda, P. H. F. 2003. Family Poeciliidae (livebearers). P: 555-581. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Lucinda, P. H. F & R. E. Reis. 2005. Systematics of the subfamily Poeciliinae Bonaparte (*Cyprinodontiformes*: Poeciliidae), with an emphasis on the tribe Cnesterodontini Hubbs. *Neotrop. Ichthyol.* 3 (1). <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-62252005000100001>
- Lundberg, J. G. 1993. African-South American freshwater clades and continental drift: problems with a paradigm: P: 156-199. *In* P. Goldblatt (ed.) Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven.
- Lundberg, J. G. 1997. Freshwater fishes and their paleobiotic implications. P: 67-91. *In* R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli & J. J. Flynn (Eds.), Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smith. Inst. Press. Washington D C.
- Lundberg, J. G. 1998. The Temporal Context for the Diversification of the Neotropical fishes. P: 49-68. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J. G. 2005. *Brachyplatystoma promagdalena* n. sp., a fossil goliath catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from the Miocene of Colombia, South America. *Neotrop. Ichthyol.* 3: 597-605.
- Lundberg, J. G. & O. Aguilera. 2003. The late Miocene *Phractocephalus* catfish (Siluriformes: Pimelodidae) from Urumaco, Venezuela: additional specimens and reinterpretation as a distinct species. *Neotrop. Ichthyol.* 1: 97-109.
- Lundberg, J. G., A. H. Bornbusch & F. Mago Leccia. 1991. *Gladioglanis conquistador* n. sp., from Ecuador with diagnoses of the subfamilies Rhamdiinae Bleeker and Pseudopimelodinae n. subf. (Sikuriformes: Pimelodidae). *Copeia* 1991 (1): 190-209.
- Lundberg, J. G. & B. Chernoff. 1992. A Miocene fossil of the Amazonian fish *Arapaima* (Teleostei, Arapaimidae) from the Magdalena River Region of Colombia -Biogeographic and evolutionary implications. *Biotropica* 24 (1): 2-14.

- Lundberg, J. G., F. C. Cox, A. J. Spurling, M. Garcia. 1996. *Magosternarchus*, a new genus with two new species of electric fishes (Gymnotiformes: Apterodontidae) from the Amazon River Basin, South America. *Copeia* 3: 657-670.
- Lundberg, J. G. & J. Curt Stager. 1985. Microgeography diversity in the Neotropical knife-fish *Eigenmannia macrops* (Gymnotiformes, Sternopygidae). *Environmental Biology of Fishes* Vol. 3: 73-181.
- Lundberg, J. G., M. Kottelat, G. R. Smith, M. Stiassny & T. Gill. 2000. So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discoveries in fresh waters. *Ann. MO Bot. Gard* 87: 26-62.
- Lundberg, J. G., W. M. Lewis, J. F. Saunders & F. Mago-Leccia. 1987. A major food web component in the Orinoco River channel: evidence from planktivorous electric fishes. *Science* 237: 81-83.
- Lundberg, J. G., O. Linares P. Nass & M. E. Antonio. 1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *J. Vert. Paleont.* 8: 131-138.
- Lundberg, J. G. & M. W. Littmann. 2003. Family Pimelodidae (Long-whiskered catfishes). P: 432-446. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C.J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J. G., A. Machado-Allison & R. F. Kay. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science* 234: 208-209.
- Lundberg, J. G., F. Mago Leccia & P. Nass. 1991. *Exllodontus aguanai*, a new genus and species of Pimelodidae (Pisces: Siluriformes) from deep river channels of South America, and delimitation of the subfamily Pimelodinae. *Proc. Biol. Soc. Washington*: 840-869.
- Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba & F. B. Wesselingh. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. P: 13-48. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J. G., M. H. Sabaj Pérez, W. M. Dahdul & A. Aguilera. 2010. The Amazonian Neogene fish fauna. P: 281-301. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the Past*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Lundberg, J. G., J. P. Sullivan, R. Rodiles-Hernández & D. A. Hendrickson. 2007. Discovery of African roots for the Mesoamerican Chiapas catfish, *Lacantunia enigmatica*, requires an ancient intercontinental passage. *P. Acad. Nat. Sci. Phila.* 156: 39-53.
- Machado-Allison, A., C. A. Lasso, J. S. Usma, P. Sanchez-Duarte & O. M. Lasso-Alcalá. 2010. 7. Peces. P: 217-257. *In* C. A. Lasso, J. S. Usma, F. Trujillo & A. Rial (Eds.), *Biodiversidad de la cuenca del Orinoco – Bases científicas para identificación de áreas prioritarias para la conservación y uso sostenible de la biodiversidad*.

- MacFadden, B. J. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient new world tropics. *Trends Ecol. Evol.* **21** (3): 157-165.
- McMahon, C. D., P. Chakrabarty, J. S. Sparks, W. L. Smith & M. P. Davis. 2013. Temporal patterns of diversification across global cichlid biodiversity (Acanthomorpha: Cichlidae). *PLOS One* 8: e71162.
- McLennan, D. A. & D. R. Brooks. 2002. Complex histories of speciation and dispersal in communities: a re-analysis of some Australian bird data using BPA. *J. Biogeography* 29: 1055-1066.
- Mago Leccia, F. 1970. Lista de los peces de Venezuela, incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Ministerio de Agricultura y Cría, Oficina Nacional de Pesca, Caracas, 283 pp.
- Mago-Leccia, F. 1994. Electric fishes of the continental waters of America. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (FUDECI), Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas. Vol. 29: 206 pp.
- Mago-Leccia, F., G. J. Lundberg & J. N. Baskin. 1985. Systematics of the South American fish genus *Adontosternarchus* (Gymnotiformes, Apterontidae). *Los Angeles County Mus. Nat. Hist., Contributions in Science* 359: 1-19.
- Maisey, J. G. 1993a. A new clupeomorph fish from the Santana Formation (Albian) of NE Brazil. *Amer. Mus. Novit.* 3076: 1-15.
- Maisey, J. G. 1993b. Tectonics, the Santana largesätten, and the implications for the Gondwanan biogeography. P: 435-454. *In* P. Goldblatt (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Maisey, J. G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Res.* 21: 281-314.
- Malabarba, L. R. 1998. Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). P: 193-233. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Malabarba, M. C. S. L. 1998. Phylogeny of fossil Characiformes and paleobiogeography of the Tremembé formation, São Paulo, Brazil. P: 69-84, *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Malabarba, M. C. L. S., L. R. Malabarba & C. D. Papa. 2010. *Gymnogeophagus eocenicus*, n. sp. (Perciformes: Cichlidae), an Eocene cichlid from the Lumberera Formation in Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 341-350.
- Malabarba, L. R. 2003. Subfamilia Cheirodontinae (Characins, tetras). P. 215-221. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.

- Malabarba, M. C. & J. G. Lundberg. 2007. A fossil loricariid catfish (Siluriformes: Loricarioidea) from the Taubate Basin, eastern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 5 (3): 263-270.
- Malabarba, M. C. & L. R. Malabarba. 2010. Biogeography of Characiformes: An evaluation of the available information of fossil and extant taxa. *In* J. S. Nelson, H. P. Schultze & M. V. H.
- Wilson (eds.) Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. P: 317-316. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Malabarba, L. R. & S. H. Weitzman. 2003. Description of a new genus with six species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Com. Mus. Cién. Tecnol. PUCRS, Série Zoologia*, 16 (1): 67-151.
- Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), 1998. Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Malabarba, M. C., L. R. Malabarba & H. Lopez Fernandez. 2014. On the Eocene cichlids from the Lumbraera Formation: Additions and implications for the Neotropical ichthyofauna. *J. Vertebr. Paleontol.* 34 (1): 49-58.
- Maldonado-Ocampo, J. A. & J. S. Albert. 2004. *Gymnotus ardilai*: a new species of Neotropical electric fish (Osthariphsyi: Gymnotidae) from the Río Magdalena Basin of Colombia. *Zootaxa* 759: 1-10.
- Maldonado-Ocampo, J. A., A. Ortega-Lara, J. S. Usma Oviedo, G. Galvis, F. Villa-Navarro, L. Vásquez, S. Prada-Pedrerros, C. A. Rodríguez. 2005. Peces de los Andes de Colombia. Guía de campo. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. 346 pp.
- Maldonado-Ocampo, J. A., F. A. Villa-Navarro, A. Ortega-Lara, S. Prada-Pedrerros, U. Jaramillo-Villa, A. Claro, J. Saulo-Usma, T. S. Rivas-Lara, W. Chaverra-Salazar, J. F. Cuesta-Barrios & J. E. García-Melo. 2006. Peces del río Atrato, zona hidrogeografica del Caribe, Colombia. *Biota Colombiana* 7 (1): 141-152.
- Maldonado, M, J. A. Maldonado-Ocampo, H. Ortega, A. C. Encalada, F. M. Carvajal-Vallejos, J. F. Rivadeneira, F. Acosta, D. Jacobsen, A. Crespo & C. A. Rivera-Rondón. 2011. Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes. P: 276-294. *In* S. K. R. Herzog, R. Martínez, P. M. Jørgensen & H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São José dos Campos/Paris. 348 pp.
- Maldonado-Ocampo, J. A., J. S. Usma, F. A. Villa-Navarro, A. Ortega-Lara, S. Prada-Pedrerros, L. F. Jimenez, U. Jaramillo-Villa, A. Arango. T. Rivas y G. C. Sánchéz. 2012. Peces dulceacuícolas del Chocó Biogeográfico de Colombia. WWF Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Universidad

- del Tolima, Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP), Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D C. 400 pp.
- Malm, O., W. C. Pfeiffer, C. M. C. Souza & R. Reuther. 1990. Mercury pollution due to gold mining in the Madeira river basin, Brazil. *Ambio* 19 (1): 11-16.
- Manahan, S. E. 1994. Environmental chemistry. Vi ed. CRC Press, Inc. USA. P: xvi+811.
- Marceniuk, A.P. & C. J. Ferraris Jr. 2003. Familia Ariidae (Sea catfishes). P: 447-445. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Marengo, J. A. 2004. Interdecadal variability and trends of rainfall across the Amazon basin. *Theor. Appl. Climatol.* 78: 79-96.
- Marengo, J. A. 2007. Climate change and the hydrological modes of the wet tropics. P: 237-268. *In*: M. B. Bush & J. B. Flenley (eds.) Tropical rainforest responses to climate change. Chichester: Praxis.
- Marengo, J. A. *et al.* 2010. Review: Recent developments on the South American monsoon system. *Int. J. Climatol.*, DOI: 10.1002/joc.2254.
- Marcgravius, G. 1648. *Rerum naturalium historiae. Liber quartus qui agit de piscibus Brasiliae.* *In* I. de Laet (Ed.), *Historia naturalis Brasiliae, auspicio et beneficio illustriis. I. Murilii Com. Nasaau...Lugduni Batavorum & Amstelodami.* P: 142-181.
- Marín Ramirez, R. 1992. Estadísticas sobre el recurso agua en Colombia, 2^a ed. Ministerio de Agricultura -HIMAT. Bogotá D. C. 412 pp.
- Marlier, G. 1967. Ecological studies on some lakes in the Amazon valley. *Amazoniana* 1: 91-115.
- Marocco, R., A. Lavenu & R. Baudino. 1995. Intermontane Late Paleocene-Eocene basins of the Andes of Ecuador and Peru sedimentologic and tectonic characteristics: sedimentologic and tectonic characteristics. P: 597-613. *In* A. J. Tankard, R. Suarez & H. J. Welsink (Eds.), *Petroleum basins of South America.* AAPG Memoir 62.
- Marsh, D. O., T. W. Clarkson, C. Cox, G. J. Myers, L. Amin-Zaki & S. Al-Tikriti. 1987. Fetal methylmercury poisoning: Relationship between concentration in single strands of maternal hair and child effects. *Arch. Neurol.* 44 (10): 1017-1022.
- Marshall, L. G. 1990. The fossil record and estimating divergence times: maximum divergence times and the importance of reliable phylogenies. *J. Mol. Evol.* 30: 400-408.
- Marshall, L. G. & R. L. Cifelli. 1990. *Palaeovertebrata* 19: 169-.
- Marshall, L. G. & L. G. Lundberg. 1996. Technical Comment: Miocene Deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* 237: 123-124.
- Marshall, L. G. & T. Sempere. 1993. Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic, and tectonic context. P: 329-392. *In* P. Goldblatt

- (Ed.), Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press, New Haven.
- Marshall, L. G., T. Sempere & M. Gayet. 1993. The Petaca (Late Oligocene-Miocene) and Yecua (Late Miocene) formations of the Subandean Chaco basin, Bolivia and their tectonic significance. Document Laboratoire Geologie Universite Lyon 125: 291-301)
- Marshall, L. G., T. Sempere & R. F. Butler. 1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Paleocene of South America. *J. S. Am. Earth Sci.* 10: 49-70.
- Martínez, J. 1995. Microfósiles del Grupo Guadalupe y la formación Guaduas (Campaniano Maastrichtiano) en la sección de Tausa, Cundinamarca, Colombia. *Ciencia, Tecnología y Futuro* 1: 65-81.
- Martínez, G. & E. Sánchez. 2007. Contexto físico natural del sur de la Amazonia colombiana. 35-72. *En: S.L. Ruiz, E. Sánchez, E. Tabares, A. Prieto, J.C. Arias, R. Gómez, D. Castellanos,*
- García & L. Rodríguez (Eds.), *Diversidad biológica y cultural del sur de la Amazonia colombiana -Diagnóstico.* Corpoamazonia, Instituto Humboldt, Instituto Sinchi, UAESPNN, Bogotá D.C.
- Maslin, M., Y. Mahli, O. Phillips & S. Cowling. 2005. New views on an old forest: assessing the longevity, resilience and future of the Amazon rainforest. *T. I Brit Geogr* NS 30: 477-499.
- Mason, R. P., J. R. Reinfelder & F. M. Morel. 1995. Bioaccumulation of mercury and methylmercury. *Water, Air, and Soil Pollution* 80: 915-921.
- Maxime, E. L., F. C. T. Lima & J. S. Albert. 2011. A new species of *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) from Rio Tiquie in northern Brazil. *Copeia* 2011 (1): 77-81.
- Mayrinck, D., P. M. Brito & O. Otero. 2015. Anatomical review of †*Salminopsibericus*, a Teleostei *incertae sedis* from the Cenomanian of Portugal, anciently assigned to Characiformes and possibly related to crossognathiform fishes. *Cretaceous Res.* 56: 66-75.
- McClain, M. E. & R. J. Naiman. 2008. Andean influences on the biogeochemistry and ecology of the Amazon River. *BioScience* 58: 325-338.
- Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (Eds.) 1989. Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. P: xxv+453 pp.
- Megard, F. 1989. The evolution of the Pacific Ocean margin in South America north of the Arica Elbow (18 S). *In Z. Ben-Avraham (Ed.), The evolution of the Pacific Ocean margins.* P: 208-230. Oxford Monog. Geol. And Geophys. No. 6. Oxford.
- Mejía, Millán & Perry. 1984. Estudio Nacional de Aguas; Departamento Nacional de Planeación. Inédito.
- Menezes, N. A. 1972. Distribucao e origen da fauna de peixes da água doce das grandes bacias fluviaes do Brasil. *In Poluicao e piscicultura, notas sobre poluicao, ictiología e piscicultura.* Publ. Comissao Interestadual Bacia Paraná-Uruguai. P: 73-78.

- Menezes, N. A. 2003. Family Acestrorhynchidae (Acestrorhynchids). P: 231-233. *In*: R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Mertes, L. A. K., T. Dunne & L. A. Martinelli. 1996. Channelfloodplain geomorphology along the Solinões-Amazonas River, Brazil. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 108: 1089-1107.
- Metz, B. 2010. Controlling climate change. University Press, Cambridge.
- Miles, C. 1947. Los peces del río Magdalena ("A field book of Magdalena Fishes). Ministerio de la Economía Nacional, Sección de Piscicultura, Pesca y Caza, Bogotá. 214p+xxviii.
- Miller, T. & F. Etayo-Serna. 1972. The geology of the Eastern Cordillera between Aguazul-Sogamoso-Villa de Leiva. P: 349-369. *In* J. M. Roberts (Ed.), Geological fieldtrips Colombia 1959-1978.
- Miller, K. G., M. A. Kominz, J. V. Browning, J. D. Wright, G. S. Mountain, M. E. Katz *et al.* 2005. The Phanerozoic record of global sea level change. *Science* 310: 1293-1298.
- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics* 25 (6): 574-613.
- Mirande, J. M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology* 8 (3): 385-568.
- Mojica C., S. Usma, G. Galvis (2004). Peces dulceacuícolas en el Chocó Biogeográfico. P: 725-747. *In*: J. O. Rangel Ch. (Ed.), Colombia diversidad biótica IV. El Chocó biogeográfico/ Costa Pacífica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D. C.
- Mojica, J. I. 1999. Lista preliminar de las especies de peces dulceacuícolas de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23 (Suplemento Especial): 547-565.
- Mojica, J. I., G. Galvis, F. Arbeláez, M. Santos, S. Vejarano, E. Prieto-Piraquive, M. Arce, P. Sánchez-Duarte, C. Castellanos, A. Gutiérrez, S. R. Duque, J. Lobón-Cerviá & C. Granado-Lorencio. 2005. Peces de la Cuenca del río Amazonas en Colombia: Región de Leticia. *Biota Colombiana* 6 (2): 191-110.
- Mojica, J. I., C. Castellanos, P. Sánchez-Duarte, C. Díaz. 2006a. Peces de la cuenca del río Ranchería, la Guajira, Colombia. *Biota Colombiana* 7 (1): 129-142.
- Mojica, J. I., G. Galvis, F. Arbeláez, P. Sánchez-Duarte, C. Castellanos, F. A. Villa-Navarro. 2006b. Peces del valle medio del río Magdalena, Colombia. *Biota Colombiana* 7 (1): 23-38.
- Molano Bravo, A. 2011. El Macizo Colombiano: Viaje a la mayor fuente hídrica del país, amenazada por la guerra y por los intereses de multinacionales mineras. *El Espectador* 23.07.2011.
- Molina, J. 1991. Evolución estructural, migración, entrapamiento y remigración de los hidrocarburos de Caño Limón, Colombia. *In*: 4th Simp. Boliv. Explor. Pet. Cuencas Subandinas Mem. 1: 15.

- Molnar, P. 2008. Closing of the Central American seaway and the ice age: a critical review. *Paleoceanography* 23, PA2201; doi:10.1029/2007PA001574.
- Molnar, P. & M. A. Cane. 2007. Early Pliocene (pre-Ice Age) El Niño-like global climate: Which El Niño? *Geosphere* 3: 337-365.
- Monsch, K. A. 1998. Miocene fish faunas from the northwestern Amazonia basin (Colombia, Peru, Brazil) with evidence of marine incursions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143 (1-3): 31-50.
- Montoya-Burgos, J. I. 2003. Historical biogeography of the catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology* 12: 1855-1867.
- Montoya-Moreno, Y. & N. Aguirre. 2013. Dinámica del ensamblaje algal epifítico en el sistema de planos inundables de Ayapel a través del pulso de inundación. *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 16 (2): 491-500.
- Mora, A., M. Parra & M. Strecker. 2006). The role of penetrative deformation in orogenic processes. An example from the Eastern Cordillera of Colombia. P: 141-143. *In* S. Phillip, B. Leiss, A. Vollbrecht, D. Tanner & A. Gudmundsson (Eds.); *Abstracts of Symposium on: 11. Tektonik, struktur und kristallingeologie.*
- Mora, A., M. Parra, M. R. Strecker, E. R. Sobel, H. Hooghiemstra, V. Torres & J. Vallejo-Jaramillo. 2008. Climatic forcing of asymmetric orogenic evolution in the Eastern Cordillera of Colombia: *GSA Bulletin* 120: 930-949.
- Mora, A., P. Baby, M. Roddaz, M. Parra, S. Brusset, W. Hermoza & N. Espurt. 2010. Tectonic History of the Andes and Sub-Andean Zones: Implications for the Development of the Amazon Drainage Basin. P: 38-60. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- Mora-Fernández, C. & L. Peñuela--Recio (Eds.) 2013, Guía de campo. Flora y fauna de las sabanas inundables asociadas a la cuenca del río Pauto, Casanare-Colombia. Serie Biodiversidad para la Sociedad No.3. Yoluka ONG, fundación de investigación en biodiversidad y conservación, Fundación Horizonte Verde y Ecopetrol S.A. 350 pp.
- Musick, J. A. & J. K. Ellis. 2005. Reproductive evolution of Chondrichthyans. *In* W. C. Hamlett (Ed.), *Reproductive Biology and Phylogeny of Chondrichthyes: Sharks, Batoids and Chimaeras*, P: 45-79. Science Publishers, Enfield, NH.
- Moreira, C. 2003. Subfamily Iguanodectinae (characins, tetras). P: 172-173. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America.* EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Zoology* 43: 438-441.
- Moyer, G. R., K. O. Winemiller, M. V. McPhee & T. F. Turner. 2005. Historical demography, selection, and coalescence of mitochondrial and nuclear genes in *Prochilodus* species of northern South America. *Evolution* 59: 599-610.

- Moyle, P. B. & J. J. Cech, jr. 1988. Fishes: an introduction to ichthyology. 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. Xiv+559 pp.
- Mullins, H. T., A. F. Gardulski, S.W. Wise & J. Applegate. 1987. Middle Miocene oceanographic event in the eastern Gulf of Mexico: implications for seismic stratigraphic succession and Loop Current/Gulf Stream circulation. *Geological Society America Bulletin* 98: 702–713.
- Munroe. 2005a. Systematic diversity of the Pleuronectiformes. P: 10-41. *In* R. N. Gibson (Ed.), *Flatfishes: Biology and Exploitation*. Fish and Aquatic Resources Series Number 9. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Munroe. 2005b. Distributions and biogeography. P: 42-67. *In* R. N. Gibson (Ed.), *Flatfishes: Biology and Exploitation*. Fish and aquatic resources series number 9. Blackwell Publishing, Oxford, U. K.
- Murray, A. M. 2001. The fossil record and biogeography of the Cichlidae (Actinopterygii: Labroidei). *Biol. J. Linn. Soc.* 74: 517-532.
- Muntz, A. & V. Marcano. 1888. Sur les eaux noires de regiones équatoriales. *C. R. Acad. Sci. Paris* 107 (14): 908-909.
- Myers, G. S. 1947. The Amazon and its fishes. Part 4. The fish in its environment. *Aquar. J.* 18 (7): 8-19, 34.
- Myers, G. S. 1949. Salt-tolerance of freshwater fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen tot de Dierkunde* 28: 315-322.
- Myers, G. S. 1952. Sharks and sawfishes in the Amazon. *Copeia* 1952: 268-269.
- Myers, G. S. 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia* 1966: 766-773.
- Myers, A. A. & P. S. Giller (eds.) 1988. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animals and plant distributions*. Chapman and Hall, London.
- Nass, P. 1991. Anatomía comparada del bagre cunagaro *Brachyplatystoma juruense* (Boulanger, 1898), incluyendo un análisis filogenético de la familia Pimelodidae. Tesis doctoal, Universidad Central de Venwzuela, Caracas.
- Naundorf, G. 1990. Cracterización de la comunidad fitoplanctónica y determinación de la productividad primaria en el embalse La Salvajina y su área de influencia. *Revista Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*. Vol 7: 154-163.
- Near, T. J., R. I. Eytan, A. Dornburg, K.L. Kuhn, J.A. Moore, M. P. Davis, P. C. Wainwright, M. Friedman & W.L. Smith. 2012a. Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 109 (34): 13698–13703.
- Negri, F. R. 2004. Thesis, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brasil.
- Negri, F. R., J. Bocquentin-Villanueva, J. Ferigolo & P-O. Antoine. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. P: 245-258. *In* C. Horn & F. P.

- Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the Past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Nelson, G. 1969. Infraorbital bones and their bearing on the phylogeny and geography of Osteoglossomorph fishes. *Amer. Mus. Nov.* 2394: 1-37.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, New York. 4th ed. 601pp.
- Nelson, J. S., T. C. Grande & M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. Fifth Edition. 707 + xlii pp.
- Nelson, G. J. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- Nikolsky, G. V. 1963. *The ecology of fishes*. P: 352. Academic Press, New York and London.
- Nishida, k. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei: *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 37 (!/2): 1-108.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis to the origin of Amazonian bird diversity. *J. Biogeography* 26: 475-485.
- Nores, M. 2004. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 13:149-161.
- Novacek, M. J. & L. G. Marshall. 1976. Early biogeography history of the ostariophysan fishes. *Copeia* 1976 (1): 1-12.
- Nriagu, J. O. 1989. A global assessment of the natural sources of atmospheric trace metals. *Nature* 338: 47-49.
- Nriagu, J. O. 1994. Mercury pollution from the past mining of gold and silver in the Americas. *The Science of the Total Environment* 149: 167-181.
- Nuttall, C. P. 1990. A review of the Tertiary non marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of northwestern South America. *Bull. Brit Mus. Nat. Hist., Geol.* 45: 165-371.
- Oberdorff, T., D. Pont, B. Hugueny & D. Chessel. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* 46: 399-415.
- Ochoa L. E., F. F. Roxo, C. DoNascimento, M. H. Sabaj, A. Datovo, M. Alfaro, C. Oliveira. 2017. Multilocus analysis of the catfish family Trichomycteridae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes) supporting a monophyletic Trichomycterinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.07.007
- Oliveira, C., G. S Avelino, K. T. Abe, T.C Mariguela, R. C. Benine, G. Ortí, R. P Vari & R. M. Corrêa & Castro. 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC Evolutionary Biology* 2011 11: 275.

- Matinez Del Olmo, W. & A. Méndez Castiblanco. 1991. Un Modelo Paleogeográfico de la Formación Mirador (Cuenca de los Llanos-Colombia). In 4th Simposio Bolivariano-Exploración Petrolera en las Cuencas Subandinas.
- Ortega, J., A. V. Erve & Z. de Moreno. 1987. Formación Guafita: Nueva unidad litoestratigráfica del Terciario en el subsuelo de la cuenca Barinas-Apure, Venezuela. Suroccidental. Bol. Soc. Venezolana Geol. 31: 9-35.
- Ortega-Lara, A. & P. Lehmann. 2006. *Cruciglanis*, a new genus of Pseudopimelodid catfish (Ostariophysi: Siluriformes) with description of a new species from the Colombia Pacific coast. Neotropical Ichthyology 4 (2): 147-156.
- Ortega-Lara A., J. S. Usma, P. A. Bonilla & N. L. Santos. 2006a. Peces de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. Biota Colombiana 7 (1): 39-54.
- Ortega-Lara A., J. S. Usma, P. A. Bonilla & N. L. Santos. (2006b). Peces de la cuenca del río Patía, vertiente del Pacífico colombiano. Biota Colombiana 7 (2): 179-190
- Ortega-Lara, A., O. M. Lasso-Alcalá, C. A. Lasso, G. A. de Pasquier, J. D. Bogotá-Gregory. 2012. Peces de la cuenca del río Catatumbo, cuenca del Lago de Maracaibo, Colombia y Venezuela. Biota Colombiana 13 (1): 71-98.
- Ortí, G. & A. Meyer. 1997. The radiation of characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. Systematic Biology 46: 75-100.
- Oyakawa, O. T. 2003, Familia Erythrinidae (trahiras). P: 238-240. In R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Pardo Casas, F. & P. Molnar. 1987. Relative motion of the Nazca (Farallon) and South American plates since Late Cretaceous time. Tectonics 6: 233-248.
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 168 (4): 335-557.
- Parenti, L. R. 1984a. Killifish classification. The Aquarist, June 20-22.
- Parenti, L. R. 1984b. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 178: 107-214.
- Parenti, L. R. 1984c. Biogeography of the Andean killifish genus *Orestias* with comments on the species flock concept. P: 85-92. In A. A. Echelle & I. Kornfield (Eds.), Evolution fish species flocks. Univ. Maine Press, Orono, Maine.
- Parra, M., A. Mora, C. Jaramillo, M. R. Strecker, E. R. Sobel, L. Quiroz, M. Rueda & V. Torres. 2009. Orogenic wedge advance in the northern Andes: Evidence from the Oligocene-Miocene sedimentary record of the Medina Basin, Eastern Cordillera, Colombia. GSA Bulletin 121: 780-800.
- Pascual, M. A., V. Cussac, B. Dyer *et al.* 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. Aquat Ecosyst Health Manage 10: 212-227.

- Patterson, P. 1981. The development of the North American fish fauna: a problem of historical biogeography. *In* P. H. Greenwood & P. L. Forey (Eds.), *Chance, change and challenge: the evolving biosphere*. P: 265-281. Cambridge University Press, Cambridge.
- Patterson, C. 1984a. Family Chanidae and others teleostean fishes as living fossils. P: 132-139. *In* N. Eldredge & S.M. Stanley (Eds.), *Living fossils*. Springer Verlag, Berlin.
- Patterson, C. 1984b. *Chanoides*, a marine Eocene otophysan fish (Teleostei: Ostariophysi). *J. Vertebr. Paleont.* 4: 430-456.
- Patterson, C. 1993. Osteichthyes: Teleostei. P: 621-656. *In* M. J. Benton (Ed.), *The fossil record 2*. Chapman & Hall, London.
- Patton, J. L. & M. N. F. Da Silva. 1998. Rivers, refuges and ridges: the geography of speciation of Amazonian mammals. P: 202–216. *In*: S. Berlocher & D. Howard (Ed.), *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, New York.
- Patton, J. L., M. N. F. Da Silva & J. R. Malcolm. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution* 48: 1314-1323.
- Pavanelli, C. S. 2003. Family Parodontidae (Parodontids). P: 46-50. *In* Reis R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris, Jr. (Eds.). 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil. 729 pp.
- Pfeiffer, W. 1963. Alarm substances. *Experientia* 19: 113.123
- Pfeiffer, W. 1977. The distribution of fright reaction and alarm substance cells in fishes. *Copeia* 1977 (4): 653-665.
- Pennington, R. T. & C. W. Dick. 2004. *Philos. Trans. R. Soc. Ser. B*359: 1611-.
- Pennington, T. & C. W. Dick. 2010. Diversification of the Amazonian flora and its relation to key geological events: a molecular perspective. P: 373-385. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.) *Amazonia: Landscape and Species Evolution: A look into the past*. Wiley Blackwell, Oxford.
- Peres, C. A. & E. Palacios. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Neotropical forest: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- Perrière, C. & F. Goudey-Perrière 2003. Poisonous catfishes: venom apparatus, acanthotoxins, crinotoxins, and other skin secretions. P: 291-314. *In* Arratia, G., B.G. Kapoor, M. Chardon & R. Diogo (Eds.), *Catfishes Vol.1*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Petuch, E. J. 1981. A relict Neogene caenogastropod fauna from the northern South America. *Malacología* 20 (2): 307-347.
- Piálek, L., O. Rican, J. Casciotta & A. Almiron. 2010. *Crenicichla hu*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from the Parana basin in Misiones, Argentina. *Zootaxa* 2537: 33–46.

- Piálek, L., O. Rican, J. Casciotta, A. Almiron & J. Zrzavy. 2012. Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: Species flocks as a model for sympatric speciation in rivers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 62: 46–61.
- Pilsbry, H. A. & A. A. Olsson. 1935. Tertiary fresh-water mollusks of the Magdalena embayment, Colombia. *Proc. Acad. Ant. Sci. Philadelphia* 87: 7-39.
- Pindell, J. L. & K. D. Tabbutt. 1995. Mesozoic-Cenozoic Andean paleogeography and regional controls on hydrocarbon systems. P: 101-128 in: A. J. Tandkard, R. Suarez & H. J. Welsink (Eds.), *Petroleum basins of South America*. AAPG Memoir 62.
- Piper, D. J., W. C. Pirmez, P. L. Manley, D. Long, R. D. Flood, W. R. Normark & W. Showers. 1997. Mass transport deposits of Amazon Fan. P: 109-146. *In* Flood, R. D. Piper, D. J. W. Klaus, A. Peterson, L. C. (Eds.), *Proceedings Ocean Drilling Program Scientific Results*, College Station.
- Pons, D., D. De Franceschi. 2007. *Bull. Geosci.* 82: 343.
- Prance, G.T. (Ed.). 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- PRORADAM. 1979. *La Amazonia colombiana y sus recursos*. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Tomo I: 583 pp.
- Proudlove, G. S. 2005. *Subterranean fishes of the world. An account of the subterranean (hypogean) fishes described up to 2003 with a bibliography 1541-2004 pp.* International Society for Subterranean Biology/Societe Internationale de Biospeologie.
- Provenzano R., F. N. Milani & C. Ardila R. 2017. New species of the catfish genus *Cordylancistrus* (Siluriformes, Loricariidae) from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Zootaxa* 4329 (3): 256 -266.
- Racheli, L. & T. Racheli. 2004. Patterns of Amazonian area relationships based on raw distributions of papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilioninae). *Biol. J. Linnean Society* 82: 345-357.
- Ramos, R. T. C. 2003a. Family Achiridae (American Soles). P: 666-669. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Ramos. R. T. C. 2003b. Systematic review of *Apionichthys* (Pleuronectiformes: Achiridae), with description of four new species. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 14 (2): 97-126.
- Ramos, R. T. C., T. P. A. Ramos & P. R. D. Lopes. 2009. New species of *Achirus* (Pleuronectiformes: Achiridae) from Northeastern Brazil. *Zootaxa* 2113: 55-62.
- Rand, D. M. 1994. Thermal habit, metabolic rate and the evolution of mitochondrial DNA. *Trends Ecol. Evol.* 9: 125-131.
- Randall, J. E. 1994. *Ilisha compressa*, a new species of clupeid fish from the Persian Gulf. *Raff. Bull. Zool.* 42 (4): 893–899.

- Raymo, M. W. & W. F. Ruddiman. 1992. Tectonic forcing of late Cenozoic climate. *Nature* 359: 117-122.
- Räsänen, M. E., J. Salo & R. Kalliola. 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238: 1398-1401.
- Räsänen, M. E., J. Salo, H. Jungnert & R. Pittman. 1990. Evolution of the western Amazon lowland relief: impact of Andean foreland dynamics. *Terra Nova* 2: 320-332.
- Räsänen, M. E., J. Salo & H. Jungnert. 1992. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin. *Peru Geol. Mag.* 129: 293-306.
- Räsänen, M. E., A. M. Linna, J. C. R. Santyos & F. R. Negri. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386-390.
- Räsänen, M. E., A. Lima, G. Irion, H. L. Rebata, H. R. Vargas & F. Wesselingh. 1998. Geología y geformas de la zona de Iquitos. P: 59-138. *In* R. Kalliola & P. S. Flores (Eds.), *Geoecología y Desarrollo Amazónico: Estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. Turku: Annales Universitatis Turkuensis.
- Regan, C. T. 1903. Description of a new fish of the genus *Chaetostomus* from Venezuela. *Annals and Magazine of Natural History Ser.7* (11): 599.
- Regan, C. T. 1913. The fishes of the San Juan River, Colombia. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser.8)*. 12 (11): 462-473.
- Regan, C. T. 1914. Fishes from the Condoto River, Colombia, collected by Dr. H.G.F. Spurrell. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 8)*. 14 (79): 31-33.
- Reis, R. E. 1989. Systematic revision of the Neotropical characid subfamily Stethaprioninae (Pisces, Characiformes). *Com. Mus. Ciênc. PUCRS, Sér. Zool.* 2 (6): 3-86.
- Reis, R. E. 1997 (Siluriformes: Callichthyidae). *Copeia* 2005 (3): 678-682.
- Reis, R. E. 1998. Systematics, biogeography, and the fossil record of the Callichthyidae: a review of the available data. P: 351-362. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Reis, R. E. 2003a. Subfamily Stethaprioninae (Silver dollar tetras). P: 209-211. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Reis, R. E. 2003b. Subfamily Tetragonopterinae (Characins, tetras). P: 212. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Reis, R. E. 2003c. Family Callichthyidae. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 291-309. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Reis, R. E. & C. C. Kaefer. 2005. Two new species of the Neotropical catfish genus *Leptoplosternum* (Ostariophysi: Siluriformes: Callichthyidae). *Copeia* 2005 (4): 724-31.

- Reis, R. E. 2013. Conserving the freshwater fishes of South America. *International Zoo Yearbook* 47: 65-70.
- Reis, R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), 2003. Introduction: Check list of the freshwater fishes of South and Central America. *In* Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Reis, R. E., P. Y. Le Bail & J. H. A. Mol. 2005. New arrangement in the synonymy of *Megalechis*
- Reis, R. E., J. S. Albert, F. Di Dario, M. M. Mincarone, P. Petry & L. A. Rocha. 2016. Fish biodiversity and conservation in South America. *J. Fish Biol.* 89: 12-47. doi:10.1111/jfb.13016
- Rendahl, H. 1941. Fische aus dem pazifischen Abflussgebiet Kolumbiens. *Ark. Zool.* 33 A (4): 1-15.
- Renner, S. 2004. *Int. J. Plant Sci.* 165 (suppl. 4): 23.
- Retzer, M. E. & L. M. Page. 1997. Systematics of the stick catfishes, *Farlowella* Eigenmann & Eigenmann (Pisces: Loricariidae). *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 147: 33-88.
- Richardson, J. E, R. T. Pennington, T. D. Pennington & P. M. Hollingsworth. 2001. *Science* 293: 2242-.
- Richey, J. E., C. Nobre & C. Deser. 1989. Amazon River discharge and climate variability – 1903 to 1985. *Science* 246: 101-103.
- Riff, D., P. S. R. Romano, G. R. Oliveira, O. A. Aguilera. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. P: 259–280. *In* Amazonia, Landscape and Species Evolution. C. Hoorn, F. P. Wesselingh (Eds.), Wiley, Oxford.
- Riggs, A. 1979. Studies of the hemoglobins of Amazonian fishes: an overview. *Comp. Biochem. Physiol.* 62A: 257-272.
- Rivera Ospina, D. 2004. Altiplanos de Colombia. Banco de Occidente, I/M Editores, Cali, Colombia.
- Rivera Ospina, D. 2005. La Orinoquia de Colombia. Banco de Occidente. I/M Editores, Cali, Colombia.
- Rivera Ospina, D. 2008. La Amazonia de Colombia. Banco de Occidente. I/M Editores, Cali, Colombia.
- Rizzato, P. P., E. P. D. Costa-jr., E. Trajano & M. E. Bichuette. 2011. *Trichomycterusdali*: a new highly troglomorphic catfish (Siluriformes: Trichomycteridae) from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul State, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9 (3): 477-491.
- Roach, J. 2010. Amazon longer than Nile River, Scientists Say. National Geographic News. 28 oct. 2010.

- Roberts, T. R. 1972. Ecology of the fishes in the Amazon and Congo basins. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 143 (2): 117-147.
- Roberts, T. R. 1975. Characoid fish teeth from deposits in the Cuenca Basin, Ecuador. *J. Zool., London* 175: 259-271.
- Rocha, L. A., C. R. Rocha, C. C. Baldwin, L.A. Weigt & M. McField. 2015. Invasive lionfish preying on critically endangered reef fish. *Coral Reefs* 34: 803-806. doi: [10.1007/s00338-0151293](https://doi.org/10.1007/s00338-0151293)
- Rod, E. 1981. Notes on the shifting course of the ancient Río Orinoco from Late cretaceous to Oligocene time. *GEOS* 26: 54-56.
- Rodiles-Hernández, R., D. A. Hendrickson, J. G. Lundberg & J. M. Humphries. 2005. *Lacantunia enigmatica* (Teleostei: Siluriformes) a new and phylogenetically puzzling freshwater fish from Mesoamerica. *Zootaxa* 1000: 1-24.
- Roddaz, M., P. Baby, S. Brusset, W. Hermoza & J. M. Darrozes. 2005. Forebulge dynamics and environmental control in western Amazonia: The case study of the Arch of Iquitos (Peru). *Tectonophysics* 399: 87-108.
- Roddaz, M., W. Hermoza, A. Mora, P. Baby, M. Parra, F. Christophoul, S. Brusset & N. Espurt. 2010. Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. P: 61-88. *In: C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- Rodríguez, C. M. 1997. Phylogenetic analysis of the tribe Poeciliini (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia* 1997 (4): 663-679.
- Rodríguez Fernández, C. A. 1992. Bagres, malleros y cuerderos en el bajo río Caquetá. *Estudios en la Amazonia Colombiana. Vol. 2 Tropenbos Colombia.* 152 pp.
- Rodríguez Fernández, C. A. 1999. Arponeros de la trampa del sol – sustentabilidad de la pesca comercial en el medio río Caquetá. *Estudios en la Amazonia Colombiana. Tomo XVIII Tropenbos Colombia.* 202 pp.
- Rodríguez, M., F. Casas, R. Morato, G. Andrade, E. Sánchez, J. Navarrete, M. Hurtado, R. Rincón & R. Hissong. 1993. Conservación de la biodiversidad del Chocó Biogeográfico: Proyecto Biopacífico (Plan Operativo). INDERENA, Departamento Nacional de Planeación, Programa Naciones Unidas Para el Desarrollo, Gobierno de Suiza. Bogotá D C.
- Rodríguez-Olarte, D., J. I. Mojica, J. Corzo & D. Taphorn. 2011. Northern South America, Magdalena and Maracaibo Basins. P: 243-258. *In J. Albert & R. Reis (Eds.). Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes.* University of California Press, Ltda.
- Román-Valencia, C. 1990. Lista y distribución de peces en la cuenca media del río Atrato, Chocó, Colombia. *Caldasia* 16 (77): 201-208.
- Román-Valencia, C. 1993. Ciclo biológico del bocachico *Prochilodus reticulatus* (Steindachner, 1879) (Pisces: Prochilodontidae) en la cuenca del río Atrato, Colombia. *Brenesia* 19 (6): 59-70.

- Román-Valencia, C. 2001. Description of a new species of *Bryconamericus* (Ostariophysi, Characidae) from Río Suarez basin, Río Magdalena system in Colombia. *Boll. Mus. Reg. Sci. Torino* 18 (2): 469-476.
- Román-Valencia & P. Cala. 1997. Las especies colombianas del género *Creagrutus* (Pisces, Characidae). *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* XXI (79): 143-153.
- Román-Valencia, C., P. A. Lehmann & A Muñoz. 1999. Presencia del género *Callychthys* (Pisces: Siluriformes: Callichthyidae) en Colombia y descripción de una nueva especie para el alto río Cauca. *Dahlia (Rev. Asoc. Colomb. Ictiol.)* 3: 53-62.
- Román-Valencia, C., H. J. Paepke & F. Pantoja. 2003. Una nueva especie de *Grundulus* (Teleostei: Ostariophysi: Characidae) para Colombia y redescipción de *Grundulus bogotensis* (Humboldt, 1821). *Mem. Fund. La Salle de Cien. Nat.* 155: 51-72.
- Román-Valencia, C & Raquel I. Ruiz-C. 2007 Una nueva especie de pez del género *hemibrycon* (characiformes: characidae) del alto río atrato, noroccidente de Colombia A new species of *Hemibrycon* (Characiformes: Characidae) from Atrato River basin, northwestern Colombia. *Caldasia* 29 (1): 121-131.
- Román-Valencia, C. & D. K. Arcila-Mesa. 2008a. *Hemibrycon rafaelse* n. sp. (Characiformes, Characidae), a new species from the upper Cauca River, with keys to Colombian species. *Animal Biodiversity and Conservation* 31.1: 67-75.
- Román-Valencia, C., J. A. Vanegas-Ríos & R. I. Ruiz-C. 2008b. Una nueva especie de pez del género *Bryconamericus* (Ostariophysi: Characidae) del río Magdalena, con una clave para las especies de Colombia. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)* 56 (4): 1749-1763.
- Román-Valencia, C., Raquel I. Ruiz-C., D. C. Taphorn, N. J. Mancera-Rodriguez & C. A. García-Alzate. 2013. Three new species of *Hemibrycon* (Characiformes: Characidae) from the Magdalena River Basin, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 61 (3): 1365-1387.
- Ronchail, J., L. Bourrel, G. Cochonneau, P. Vauchel, L. Phillips, A. Castro *et al.* 2005. Inundations in the Mamore basin (southwestern Amazon-Bolivia) and sea surface temperature in the Pacific and Atlantic Oceans. *J. Hydrol.* 302: 223-238.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27 (2): 159-188.
- Rosen, D. E. & R. M. Bailey. 1963. The Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) their structure, zoogeography and systematics. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 126 (1): 1-176.
- Roy, M. S., J. M. C. Silva, P. Arctander, J. García-Moreno & J. Fjeldså. 1997. The speciation of South American and African birds in montane regions. P: 325-343. *In* D. P. Mindell (Ed.), *Avian molecular evolution and systematics*. Academic Press, New York.
- Rubilar, A. 1994. Diversidad ictiológica en depósitos miocenos de la Formación Cura-Mallín, Chile (37-39°S): implicanas paleogeográficas. *Rev. Geol. De Chile* 21 (1): 3-29.
- Ruddiman, W. F. & J. E. Kutzbach. 1989. Forcing of late Cenozoic Northern Hemisphere climate by plateau uplift in southern Asia and the American West. *J. Geophysical Research* 94: 18409-18427.

- Ruiz, E. C & D. Ceballos. 2005. Cuenta física del agua para la ordenación de una cuenca en un Bosque Seco Tropical (San Juan de Urabá). Trabajo de grado, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. 56 pp.
- Ruokolainen, K., H. Tuomisto, M. J. Macía, M. A. Higgins & M. Yli-Halla. 2007. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *J. Trop. Ecol.* 23: 13-25.
- Sabaj, M. H. & C. J. Ferraris, Jr. 2003. Familia Doradidae (Thorny catfishes). P: 456-469. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Sabaj Pérez, M. H., O. A. S. Aguilera & J. G. Lundberg. 2007. Fossil catfishes of the families Doradidae and Pimelodidae (Teleostei: Siluriformes) from the Miocene Urumaco Formation of Venezuela. *P. Acad. Nat. Sci. Phila.* 156: 157-194.
- Sabino, J. & I. Sazima. 1999. Association between fruit-eating fish and foraging monkeys in western Brazil. *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 10 (4): 309-312.
- Safran, E. B., P. R. Bierman, R. Aalto, T. Dunne, K. X. Whipple, M. Caffee. 2005. Erosion rates driven by channel network incision in the Bolivian Andes. *Earth Surf Process Land* 30: 1007-1024.
- Saint-Paul, U., J. Zuanon., M. A. V. Correa., M. García., N. N. Fabrè., U. Berger & W. J. Junk. 2000. Fish communities in central Amazonian white and blackwater floodplains. *Environmental Biology of Fishes* 57: 235-250.
- Salati, E. A. & P. B. Vose. 1984. Amazon basin: a system in equilibrium. *Science* 225: 129-138.
- Salinas Coy, Y. & E. Agudelo Córdoba. 2000. Peces de importancia económica en la cuenca amazónica colombiana. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. 140 pp.
- Sánchez-Villagra, M. R., O. J. Linares & A. Paopillo. 1995. Consideraciones sobre la sistemática de las tortugas del género *Chelus* (Pleurodira: Chelidae) y nuevas evidencias fósiles del Mioceno de Colombia y Venezuela. *Ameghiniana* 32 (2): 159-167.
- Sands, D. 1988. A fishkeeper's guide to South American catfishes: Comprehensive advice on the care and breeding of these intriguing fishes, featuring over 90 species. Tetra Press P: 117.
- Santos, C., C. Jaramillo, G. Bayona, M. Rueda & V. Torres. 2008. Late Eocene marine incursión in northwestern South America. *Palaeogeogr. Palaeoecol.* 264: 140-146.
- Santos, J. C. *et al.* 2009. *PLoS Biol.* 460, e1000056.
- Sarmiento, J. 1992. Palinología de la Formación Guaduas – Estratigráfica y Sistemática. *Bol. Geol. Ingeominas* 32 (1-3): 45-126.
- Sasaki, K. 1989. Phylogeny of the family Sciaenidae, with notes on its zoogeography (Teleostei, Perciformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 36 (1-2): 1-37.

- Sazima, I. 1984. Scale eating American Characoid fishes. P: 9-23. *In* J. M. Zeret (Ed.), Evolution ecology of Neotropical freshwater fishes. The Netherlands, The Hague.
- Särkinen, T., R. T. Pennington, M. Lavin, M. F. Simon & C. E. Hughes. 2011. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *J. Biogeography*. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02644.x
- Sempere, T., G. Herail, L. Oller & M. G. Bonhomme 1990. Late Oligocene-early Miocene major tectonic crisis and related basins in Bolivia. *Geology* 18: 946-949.
- Sempere, T., L. G. Marshall, S. Rivano & E. Godoy. 1994. Late Oligocene-Early Miocene compressional tectosedimentary episode and associated land-mammal fauna in the Andes of central Chile and adjacent Argentina (32-37°S). *Thectonophysics* 229: 251-264.
- Sempere, T., R. F. Butler, D. R. Richards, L. G. Marshall, W. Sharp & C. C. Swisher III. 1997. Stratigraphy and chronology of upper Cretaceous-lower Paleogene strata in Bolivia and northwest Argentina. *Bull. Geol. Soc. America* 109: 709-727.
- Sena Costa, J. B., R. Léa Bemerguy, Y. Hasui & M. da Silva Borges. 2001. *J. S. Am. Earth Sci.* 14: 335-.
- Schaefer, S. A. 1991. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographic distribution. *Zool. J. Linn. Soc.* 102 (1): 1-41.
- Shaefer, S. A. 1997. The Neotropical cascudinhos: systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *P. Acad. Nat. Sci. Phil.* 148: 1-120.
- Schaefer, S. A. 1998. Conflict and resolution: impact of new taxa on phylogenetic studies of Neotropical Cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae): P: 375-400. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds). *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Schaefer, S. A. 2003. Family Astroblepidae (Naked sucker-mouth catfishes), P: 312-317. *In*: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Schaefer, S. A. & D. J. Stewart. 1993. Systematics of the *Panaque dentex* species group (Siluriformes: Loricariidae), wood-eating armored catfishes from tropical South America. *Ichthyol. Explor. Fresh.* 4: 309-342.
- Schaefer, S. A. & J. Arroyave. 2010. Rivers as islands: determinants of the distribution of Andean astroblepid catfishes. *J. Fish Biol.* 77: 2373-2390. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Shagam, R., B. P. Kohn, P. O. Banks, L. E. Dasch, R. Vargas, G. I. Rodrigues & N. Pimentel. 1984. Tectonic implications of Cretaceous-Pliocene fission track ages from rocks of the circum Maracaibo basin region of western Venezuela and eastern Colombia. P: 385-412.

- In*: W. E. Bonini, R. B. Hargraves & R. Shagam (Eds.), The Caribbean-South America Plate Boundary and Regional Tectonics.
- Shibatta, O. A. 2003a. Phylogeny and classification of Pimelodidae. *In*: G. Arratia, B. G. Kapoor, M. Chardon & R. Diogo (Eds.), Catfishes. P: 385-400. Vol. I. Science Publishers, Enfield, N. H.
- Shibatta, O. A. 2003b. Family Pseudopimelodiade (Bumblebee catfishes, dwarf marble catfishes). P: 401-405. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (org). Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Schultz, L. P. 1944. A new loricariid catfish from the Rio Truando, Colombia. *Copeia* (3): 155-156.
- Schultze, H. P. 1992. Lungfish from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucía (Early Paleocene) formations in South-central Bolivia. *In* R. Suárez-Soruco (Ed.), Fósiles y Facies de Bolivia. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12 (3-4): 441-448.
- Sidlauskas, B. L. & R. P. Vari. 2008. Phylogenetic relationships within the South American fish family Anostomidae (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). *Zool. J. Linn. Soc.* 154: 70-210.
- Silva Medina, G. Hidrología básica. 2012 -Wikipedia.
- Silfvergrip, A. M. C. 1996. A systematic revision of the Neotropical catfish genus *Rhamdia* (Teleostei, Pimelodidae). Stockholm. 156 pp.
- Simpson, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1 (3): 273-294.
- Sinchi (Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas). 2007. Balance anual sobre el estado de los ecosistemas y el ambiente de la amazonia colombiana 2006. Inst. Amazónico Invest. Cient. Sinchi. Bogotá D C. P: 249.
- Sioli, H. 1950. Das Wasser im Amazonasgebiet. *Forsch.* 26 (21/22): 274-280.
- Sioli, H. 1957. Valores de pH de aguas amazónicas. *Bol. Mus. Paraense E. Goeldi (Geologia)* 1:1-37.
- Sioli, H. 1965. Bemerkungen zur Typologie amazonischer Flüsse. *Amazoniana* 1 (1): 74-83.
- Sioli, H. 1966. Soils in the estuary of the Amazon. *In* Humid tropics research. Scientific problems of the humid tropical zone. Deltas and their implications. Proceedings of the Dacca Symposium. Paris, UNESCO. P: 89-96.
- Sioli, H. 1967. Studies in amazonian waters. *Atas Simp. Biota Amazonica (Limnología)* 3: 9-50.
- Sioli, H. 1975. Tropical River: the Amazon. P: *In* A. Whitton (Ed.), River ecology. *Ecol. Stud.* 2: 461-88.

- Sioli, H. 1980. Reprint from: F. Barbira-Scazzocchio (Edr.), Land, people and planning in contemporary Amazonia. P: 257-268. Centre of Latin American Studies: Occasional publication N.3.
- Sioli, H. 1984. The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin. W. Junk Publishers. Dordrecht.
- Sioli, H. 1985. The effects of deforestation in Amazonia. The Geographical Journal. Vol. 151 (2): 197-203.
- Sioli, H. & H. Klinge. 1962. Über Gewässer und Boden des brasilianischen Amazonagebietes. Erd. Berl. 92 (3): 205-219.
- Sivasundar, A., E. Bermingham & G. Ortí. 2001. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus*: Characiformes) in major South American rivers. Molecular Ecology 10: 407-417.
- Slingerland, R. & N. D. Smith. 2004. River avulsions and their deposits. Ann. Rev. Earth Planet Sci. 32: 257-285.
- Smith, G. R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. Syst. Biol. 41: 41-57.
- Smith, A. G., D. G. Smith & B. M. Funnel. 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines. Cambridge University Press.
- Smith, S. A. & E. Bermingham. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. Journal of Biogeography (J. Biogeogr.) 32: 1835-1854.
- Smith, B. T. & J. Klicka. 2010. Ecography 33: 333.
- Södergren, A. R. Djisarai, M. Gharibzadeh & A. Moinpour. 1978. Organochlorine residues in aquatic environments in Iran. Reprinted by U. S. Environmental Protection Agency with permission from the Pesticides Monitoring Journal Vol. 12 (2): 81-86.
- Soares-Porto, L. M. 1998. Monophyly and interrelationships of the Centromochlinae (Siluriformes: Auchenipteridae). In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. P: 331-350. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil.
- Soto, D., I. Arismendi, J. González, J. Sanzana, F. Jara, C. Jara, E. Guzman & A. Jara. 2006. Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. Revista Chilena de Historia Natural 79: 97-117.
- Sousa, L. M. & J. L. O. Birindelli. 2011. Taxonomic revision of the genus *Scorpiodoras* (Siluriformes: Doradidae) with resurrection of *Scorpiodoras calderonensis* and description of a new species. Copeia 2011 (1): 121-140.
- Spotte, S. 2002. Candiru: Life and Legend of the bloodsucking catfishes (book).
- Springer, V. G. & G. D. Johnson. 2004. Study of the dorsal gill-arch musculature of teleostome fishes, with special reference to Acanthopterygii. Bull. Biol. Soc. Wash. 11: 1-235.

- Stark, N. M. 1969. Direct nutrient cycling in the Amazon basin. II Simposio y Foro de Biología Tropical Amazónica. P: 172-177.
- Steindachner, F. 1878. Zur Fischfauna des Magdalenen-Stromes. Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie deer Wissenschaften, Wien 39: 19-78, pl. 1-15.
- Steindachner, F. 1880. Zur Fisch-Fauna des Cauca und der Flüsse bei Guayaquil. Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie deer Wissenschaften, Wien 42: 55-104, pls. 1-9.
- Sternberg, H. 1968. Man and environmental changes in South America. In E. J.Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe & H. Sioli (eds). Biogeography and ecology in South America. Vol.1: 413-445. Junk, The Hague.
- Stevenson, P. R., M. J. Quiñones & M. Suescún. 2004. Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia 14: 1-20.
- Sterwart, D. J. 2013a. Re-description of *Arapaima agassizii* (Valenciennes), a rare fish from Brazil (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae). Copeia 2013 (1): 38-54. Stewart, D. J. 2013b. A new species of *Arapaima* (Osteoglossomorpha: Osteoglossidae) from the Solimões River, Amazonas State, Brazil. Copeia 2013 (3): 470-476.
- Stott, L., C. Poulsen, S. Lund & Thunell. 2002. Super ENSO and global climate oscillations at millennial time scales. Science 297: 222-226.
- Strecker, M. R., R. N. Alonso, B. Bookhagen, B. Carrapa, G. E. Hilley, E. R. Sobel & M. H. Trauth. 2007. Tectonics and climate of the southern central Andes. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 35: 747-787.
- Sullivan, J. P., J. G. Lundberg, & M. Hardman. 2006. A phylogenetic analysis of the major groups of catfishes (Teleostei: Siluriformes) using rag1 and rag2 nuclear gene sequences. Mol. Phylogenet. Evol. 41: 636-662.
- Sullivan, J. P., M. Muriel-Cunha & J. G. Lundberg. 2013. Phylogenetic relationships and molecular dating of the major groups of catfishes of the Neotropical superfamily Pimelodoidea (Teleostei, Siluriformes). Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 162 (1): 89-110.
- Sykes, L. R., W. R. McCann & A. L. Kafka. 1982. Motion of Caribbean plate during last 7 million years and implications earlier Cenozoic movements. J. Geophys. Res. 17: 10656-10676.
- Syvitski, J. P. M. & J. D. Milliman. 2007. Geology, geography, and human's battle for dominance over the delivery of fluvial sediment to the coastal ocean. J. Geol. 115: 1-19.
- Tales, E., P. Keith & T. Oberdorff. 2004. Density-range size relationships in French riverine fishes. Oecologia 139: 360-370.
- Tchegliakova, N. 1996. Registro de las biozonas de foraminíferos planctónicas *Gansserina gansserina* y *Abathomphalus mayaroensis* (Maastrichtiano medio y superior) en el

- extremo meridional del valle medio del Magdalena (Colombia, Sur América). *Geología Colombiana* 20: 67-80. ter Steege, H. 2010. ATDN (Amazon Tree Diversity Network: collective author) & RAINFOR (The Amazon forest inventory network: collective author). Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. P: 349-359. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A Look into the Past*. Wiley-Blackwell. Oxford.
- Teugels, G. G. & D. Adriens. 2003. Taxonomy and phylogeny of Clariidae: an overview. *In* G. Arratia, B. G. Kapoor, B. G. M. Chardon, & R. Diogo (Ed.), *Catfishes*. Science Publishers, Inc., Enfield, NH USA and Plymouth, U. K. P: 317-352.
- The National Academy of Sciences. 2000. Toxicological effects of Methylmercury. National Academy Press, Washington, D C. P: 13-30.
- Théveniaut, H. & P. Freyssinet. 2002. Timing of lateritization on the Guiana Shield: synthesis of paleomagnetic results from French Guiana and Suriname. *Palaeogeogr Palaeocol.* 178: 91-117.
- Thompson, A. W., R. Betancur-R., H. López Fernández & G. Orti. 2014. A time-calibrated, multi-locus phylogeny of piranhas and pacús (Characiformes: Serrasalminidae) and a comparison of species tree methods. *Mol. Phylogenet. Evol.* 81: 242-257.
- Thorson, T. B. 1972. The status of the bull shark, *Carcharhinus leucas*, in the Amazon River. *Copeia* 1972 (3): 601-605.
- Thorson, T. B. 1974. Occurrence of the sawfish, *Pristis perottetii*, in the Amazon river, with notes on *P. pectinatus*. *Copeia* 1974 (2): 560-564.
- Thorson, T. B. 1976. Observations on the reproduction of the sawfish, *Pristis perottetii*, in Lake Nicaragua, with recommendations for its conservation. *In* T. B. Thorson (Ed.), *Investigations of the ichthyofauna of Nicaragua lakes*. Lincoln, University of Nebraska.
- Timmermann, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif & E. Roeckner. 1999. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-697.
- Tisseuil, C., J. F. Cornu, O. Beauchard, S. Brosse, W. Darwall, R. Holland, B. Hugueny, P.A. Tedesco & T. Oberdorff. 2013. Global diversity patterns and cross taxa convergence in freshwater systems. *Journal of Animal Ecology* 82: 365-376.
- Toivonen, T., S. Mäki & R. Kalliola. 2007. The riverscape of Western Amazonia: a quantitative approach to the fluvial biogeography of the region. *J. Biogeogr.* 34: 1374-1387.
- Toledo-Piza, M. 2003. Family Cynodontidae (Cynodontids). P: 234-237. *In* Reis R. E., S. O. Kullander, C. J. Ferraris Jr. (org.). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Timmermann, A., J. Oberhuber, A. Bacher, M. Esch, M. Latif & E. Roeckner. 1999. Increased El Niño frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature* 398: 694-697.

- Torres Mejía, M. & R. P. Vari. 2005. New species of *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the Río Magdalena basin, Colombia. *Copeia* 2005: 812-817.
- Trenberth, K. E. & T. J. Hoar. 1997. El Nino and climate change. *Geophys Res. Lett.* 24: 30573060.
- Trenberth, K. E., P. D. Jones, P. Ambenje, R. Bojariu, D. Easterling, A. Klein Tank *et al.* 2007. Observations: surface and atmospheric climate change. In S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt *et al.* (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tschopp, H. H. 1953. Oil explorations in the east of Ecuador. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 27: 2303-2347.
- Tudhope, A.W., C. P. Chilcott, M. T. McCulloch, E. R. Cook, J. Chappell, R. M. Ellam *et al.* 2001. Variability in the El Nino Southern oscillation through a glacial-interglacial cycle. *Science* 291: 1511-1517.
- Tuomisto, H. & K. Ruokolainen. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6: 347-357.
- Turner, T. F., M. V. McPhee, P. Campbell & K. O. Winemiller. 2004. Phylogeography and intraspecific genetic variation of prochilodontid fishes endemic to rivers of northern South America. *J. Fish Biol.* 64: 186-201.
- Uba, C. E., M. R. Strecker & A. K. Schmitt. 2007. *Geology* 35: 979.
- Usma, S., C. Lasso, L. G. Naranjo, A. Cárdenas, A. Ferre, A. M. Roldán, S. Restrepo, F. Villa, J. M. Rengifo, C. Suarez, N. Castaño, M. T. Sierra, J. Zamudio, S. M. Sua, I. M. Mesa, M. A. Patiño, A. Ortega-Lara, O. Lasso-Alcalá, M. Beltrán, M. P. Quiceno, K. Gonsles. 2009. *Diversidad biológica de la Estrella Fluvial del Río Inírida: Informe técnico presentado al Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, la Corporación para el Desarrollo Sostenible del Norte y Oriente Amazónico y la Organización de Pueblos Indígenas de la Amazonia Colombiana & Asocrigua*. 149 pp.
- Useche, M. 1994. La colonia penal de Araracuara – socioeconomía y recursos naturales. *Estudios en la Amazonia Colombiana. Vol. VIII Tropenbos Colombia*. P: 141.
- Val, A. L. & V. M. F. de Almeida-Val. 1995. *Fishes of the Amazon and their environment. Physiological and biochemical aspects*, Springer. Vol. 32: 1-224.
- Van den Brink, P. J., N. Blake, T.C.M. Brock & L. Maltby. 2006. Predictive value of species sensitivity distributions for effects of herbicides in freshwater ecosystems. *Human and Ecological Risk Assessment* 12: 645-674.
- Van der Hammen, M. C. 1992. El manejo del mundo – naturaleza y sociedad entre los Yakuna de la Amazonia colombiana. *Estudios en la Amazonia Colombiana vol IV Tropenbos Colombia*. 376 pp.

- Van der Hammen, T., J. H. Werner & H. Van Dommelen. 1973. Palynological record of the upheaval of the northern Andes: A study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high-Andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16: 1-122.
- Van der Hammen, T., J. F. Duivenvoorden, J. M. Lips, L. E. Urrego & N. Espejo. 1992. Late quaternary of middle Caquetá river area (Colombia Amazonia). *J. Quaternary Sci.* 7: 45-55.
- Van der Hammen, T. & H. Hooghiemstra. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Sci. Rev.* 19: 725-742.
- Van der Laan, R., W. N. Eschmeyer & R. Fricke. 2014. Family-group names of recent fishes. *Zootaxa* 3882: 1-230.
- Van der Wiel, A. M. & G. D. Van der Berg. 1992. Uplift, subsidence, and volcanism in the southern Neiva Basin, Colombia. Part 1: Influence on fluvial deposition in the Miocene Honda Formation. *J. South Ame. Earth Sci.* 5 (2): 153-173.
- Van Houten, F. B. & R. B. Trawis 1968. Cenozoic deposits, upper Magdalena valley, Colombia. *AAPG Bull.* 52: 675-702.
- Varella, H. R. & C. R. Moreira. 2013. *Teleocichla wajapi*, a new species of cichlid from the Rio Jari, Brazil, with comments on *T. centrarchus* Kullander 1988 (Teleostei: Cichlidae). *Zootaxa* 3641: 177-187.
- Vari, R. P. 1977. Notes on the characoid subfamily Iguanodectinae, with a description of a new species. *Am. Mus. Novit.* 2612: 1-6.
- Vari, R. P. 1983. Phylogenetic relationships of the family Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contr. Zool.* 378: 1-103.
- Vari, R. P. 1988. The Curimatidae, a lowland Neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism, and phylogenetic Biogeography. P: 343-377. *In* P. Vanzolini & W. R. Heyer (Eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Acad. Brasileira de Ciências.
- Vari, R. P. 1989a. Systematics of the Neotropical characoid genus *Psectrogaster* Bosc (Pisces: Characoidei). *Smithson. Contrib. Zool.* 481: 1-43.
- Vari, R. P. 1989b. Systematics of the Neotropical characoid genus *Pseudocurimata* Fernandez-Yepe (Pisces: Characoidei). *Smithson. Contrib. Zool.* 490: 1-28.
- Vari, R. P. 1989c. A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithson. Contrib. Zool.* 471: 1-71.
- Vari, R. P. 1991. Systematics of the Neotropical characiform genus *Steindachnerina* Fowler (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contr. Zool.* 507: 1-118.
- Vari, R. P. 1992a. Systematics of the Neotropical characiform genus *Cyphocharax* Fowler (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contrib. Zool.* 529: 1-137.

- Vari, R. P. 1992b. Systematics of the Neotropical characiform genus *Curimatella* Eigenmann and Eigenmann (Pisces: Ostariophysi) with summary comments on the Curimatidae. *Smithson. Contrib. Zool.* 533: 1-48.
- Vari, R. P. 1995. Neotropical fish family Ctenolucidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): supra and intrafamilial phylogenetic relationships, with a revisionary study. *Smithson Contrib. Zool.* 564: i-iv+1-97.
- Vari, R. P. 1998. Higher level phylogenetic concepts within characiforms (Ostariophysi), a historical review, P: 111-122. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Vari, R. P. 2003. Family Curimatidae (toothless characiforms). P: 51-64. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), 2003. *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Vari, R. P. 2003. Family Ctenoluciidae (Pike-characids). P: 252-253. *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brasil.
- Vari, R. P. & C. J. Ferraris, Jr. 2003. Family Cetopsidae (whale catfishes). *In* R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. P: 257-260. EDIPURCRS, Porto Alegre Brazil.
- Vari, R. P. & C. J. Ferraris, jr. 2009. Fishes of the Guiana shield. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 2009: 8-18.
- Vari, R. P. & C. J. Ferraris, Jr. 2013. Two new species of the catfish genus *Tatia* (Siluriformes: Auchenipteridae) from the Guiana Shield and a reevaluation of the limits of the genus. *Copeia* 2013 (3): 396-402.
- Vari R. P., C. J. Ferraris Jr. & M. C. C. de Pinna. 2005. The Neotropical whale catfishes (Siluriformes: Cetopsidae: Cetopsinae); a revisionary study. *Neotropical Ichthyology* 3 (2): 127-238.
- Vari, R. P. & A. S. Harold. 1998. The genus *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae): monophyly, relationships, and undetected diversity. P: 245-260. *In* L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Vari, R. P. & A. S. Harold. 2001. Phylogenetic study of the Neotropical fish genera *Creagrutus* Günther and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with revision of the Cis-Andean species. *Smithson. Contr. Zool.* 613: 1-239.
- Vari, R. P. & Malabarba, L. R. 1998. Neotropical ichthyology: an overview. *In*: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical fishes* P: 1-11. Porto Alegre: Edipucrs, Brasil.

- Vari, R. P., A. M. Zanata & P. Camelier. 2010. New species of *Cyphocharax* (Ostariophysi: Characiformes: Curimatidae) from the Rio de Contas drainage, Bahia, Brazil. *Copeia* 2010: 382–387
- Vari, R. P. & S. H. Weitzman. 1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America. P: 381-394. *In* G. Peters and R. Hutterer (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*. Alexander Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum, Bonn.
- Vásquez, A. & A. C. Buitrago (Eds.), 2011. *El gran libro de los páramos*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Proyecto Páramo Andino. Bogotá D C. P: 208.
- Vera, C. *et al.* 2006. Toward a unified view of the American Monsoon Systems. *J. Climate* 19: 4977-5000.
- Verissimo, A. M, A. Cochrane & C. Souza. 2002. National forests in the Amazon. *Science* 297: 1478.
- Vermeulen, F. B. M. 2013. Four new species of *Rivulus* Poey, 1860, subgenus *Cynodonichthys* Meek, 1904 (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the Magdalena River Basin, Central Colombia, including notes on *Rivulus (Cynodonichthys) elegans* Steindachner, 1880. *Killi-Data Series*, 2013: 42-63.
- Vermeulen, F. B. M. 2014. Expanded habitat ranges of *Rivulus (Cynodonichthys) pivijay* and *Rivulus (Cynodonichthys) xi*, with remarks on threatened type locality of *Rivulus (Cynodonichthys) elegans*. *Killi-Data Series* 2014: 20-23.
- Verzi, D. H., C. I. Montalvo. 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the great American Biotic Interchange. *Palaeogeogr Palaeocol.* 267: 284-291.
- Viles, H. A. & A. S. Goudie. 2003. Interannual, decadal and multidecadal scale climatic variability and geomorphology. *Earth Sci. Rev.* 61: 105-131.
- Villa-Navarro, F. A., Acero P. & Cala-Cala, P. 1917. Taxonomic review of Trans-Andean species of *Pimelodus* (Siluriformes: Pimelodidae), with the descriptions of two new species. *Zootaxa* 4299 (3): 337-360.
- Villa-Navarro, F. A., P.T. Zúñiga-Upegui, D. Castro-Roa, J. E. García-Melo, L. J. García-Melo, M. E. Herreda-Yara. 2006. Peces del alto Magdalena, cuenca del río Magdalena, Colombia. *Biota Colombiana* 7 (1): 3-22.
- Villegas, M, J. C. Ramón, S. Bachu, & J. Underschltz. 1994. Análisis integrado de cuencas: metodología y modelo de evolución de la cuenca de Los Llanos orientales, Colombia. *In* 5th Simp. Bolív. Explor. Pet. Cuencas subandinas Mem. P: 509-535.
- Vinton K. & W. H. Stickler. 1941. The carnero. A fish parasite of man and possibly other mammals. *Am. J. Surg.* 54: 511-519.
- Vonhof, H. B., F. P. Wessenlingh *et al.* 2003. Paleogeography of Miocene Western Amazonia: Isotopic composition of molluscan shells constrains the influence of marine incursions. *Geol. Soc. Am. Bull.* 115: 983-993.

- Vonhof, H. B., F. P. Wesselingh, & G. M. Ganssen. 1998. Reconstruction of the Miocene western Amazonian aquatic system using molluscan isotopic signatures. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 141: 85-93.
- Vonhof, H. B., F. P. Wesselingh, R. J. G. Kaandorp, G. R. Davies, J. E. van Hinte, J. Guerrero, M. Rasanen, L. Romero-Pittman & A. Ranzi. 2003. Paleogeography of Miocene Western Amazonia: Isotopic composition of molluscan shells constrains the influence of marine incursions. *Geol. Soc. America Bull.* 115: 983-993.
- Vonhof, H. B. & R. J. G. Kaandorp. 2010. Climate variation in Amazonia during the Neogene and the Quaternary. P: 201-210. *In: C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A Look into the Past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- Waldhoff, D., U. Saint-Paul & B. Furch. 1996. Value of fruits and seeds from the floodplain forest of central Amazonia as source for fish. *Ecotropica* 2: 143-156.
- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. London* 20: 107-110.
- Wanderley-Filho, J. R., J. F. Eiras, P. R. da Cruz-Cunha, P. H. van der Ven. 2010. The Paleozoic solinões and Amazonas basins and the Acre foreland basin of Brazil. P: 29-37. *In C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A Look into the Past.* Wiley Blackwell, Oxford.
- Weatherderley, A. H. 1972. Growth and ecology of fish populations. Academic Press, New York and London.
- Webber, C. 2003. Subfamily Hypostominae. P: 351-372. *In R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America.* P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Webster, P. J. & S. Yang. 1992. Monsoon and Enso selectively interactive systems. *Q. J. Roy. Meteor. Soc.* 118: 877-926.
- Weir, J. T., E. Bermingham & D. Schluter. 2009. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106: 21737-.
- Weitzman, S. H. 1962. The Osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyol. Bull.* 8 (1): 3-77
- Weitzman, S. H. 1987. A new species of *Xenrobrycon* (Teleostei: Characidae) from the Río Mamoré basin of Bolivia. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100: 112-120.
- Weitzman, S. H. 2003. Subfamily Glandulocaudinae (Characins, tetras). P: 222-230. *In Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America.* EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Weitzman, S. H. & M. Weitzman. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. P: 403-422. *In G. T. Prance (Ed.), Biogeographical diversification in the tropics.* Columbia Univ. Press, New York.

- Weitzman, M. & M. S. H. Weitzman. 2003. Family Lebiasinidae (Pencil fishes). P: 241-251. In R. E. Reis, S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Weitzman, S. H. & R. P. Vari. 1988. Miniaturization in some South American freshwater fishes: an overview and discussion. Proc. Bil. Soc. Washington 101: 444-465.
- Weitzman, S. H. & L. Palmaer. 1996. Do the freshwater hatchetfishes really fly? Tropical Fish Hobbyist 45 (1): 195-206.
- Weitzman, S. H. & L. Palmaer. 2003. Family Gasteropelecidae (freshwater hatchetfishes). P: 101-103. In Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris Jr. (Eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. P: 1-10. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Weitzman, S. H., N. A. Menezes, H. G. Evers & R. J. Burns Jr. 2007. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). Neotrop. Ichthyol. 2005 (3): 329-360.
- Welcomme, R. L. 1999. A review of a model for qualitative evaluation of exploitation levels in multi-species fisheries. Fisheries Management and Ecology 6: 1-19.
- Wellman, S. S. 1970. Stratigraphy and petrology of the nonmarine Honda Group (Miocene), upper Magdalena valley, Colombia. Geol. Soc. Am. Bull. 81: 2353-2374.
- Wesselingh, F. P. & O. Macsotay. 2006. *Pachydon hettneri* (Anderson, 1928) as indicator for Caribbean-Amazonian lowland connections during the Early-Middle Miocene. J. S. Amer. Earth Sci. 21: 49-53.
- Wesselingh, F. P. & J. A. Salo. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazon basin. Scr. Geol. 133: 439, 458.
- Wesselingh, F. P., M. E. Räsänen, G. Irion, H. B. Vonhof, R. Kaandorp, W. Renema, L. Romero Pittman, & M. Gingras. 2002. Lake Pebas: a palaeoenvironmental reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. Cainozoic Research 1 (1/2): 35-81.
- Wesselingh, F. P., M. C. Hoorn, J. Guerrero, M. E. Räsänen, L. Romero Pittmann & J. Salo. 2006a. The stratigraphy and regional structure of Miocene deposits in western Amazonia (Peru, Colombia and Brazil), with implications for late Neogene landscape evolution. Scripta Geol. 133: 291-322.
- Wesselingh, F. P., J. Guerrero, M. E. Räsänen, L. Romero Pittmann, & H. B. Vonho. 2006b. Landscape evolution and depositional processes in the Miocene Pebas lake/wetland system: evidence from exploratory boreholes in northeastern Peru. Scripta Geologica 133: 323-361.
- Wesselingh, F. P., A. Ranzi & M.E. Räsänen. 2006c. Miocene freshwater Mollusca from western Brazilian Amazonia. *Scripta Geologica* 133: 419-437.

- Wesselingh, F. P. & M. I. F. Ramos. 2010. Amazonian aquatic invertebrate faunas (Mollusca, Ostracoda) and their development over the past 30 million years. P: 302-316. *In* C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- Wesselingh, F. P., C. Hoorn, S. B. Kroonenberg, A. Antonelli, J.G. Lundberg, H.B. Vonhof & H. Hooghiemstra. 2010. On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. P: 421-431. *In* C. Horn & F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past.* Wiley-Blackwell, Oxford.
- West, R. 1957. *The Pacific Lowlands of Colombia: A Negroid Area of the American Tropics.* Louisiana State University Press, USA. Series Social Science vol. 8.
- Wetterberg, G. B., G. T. Prance & T. E. Lovejoy. 1981. Conservation progress in Amazonia: a structural review: *Parks* 6 (2): 5-10.
- White, H. J., R. A. Skopce, F. A. Ramirez, J. A. Rodas & G. Bonilla. 1995. Reservoir characterization on the Hollin and Napo Formations, western Oriente Basin, Ecuador. P: 573-596. *In* A. J. Tankard, R. Suarez & H.J. Welsink (Eds.), *Petroleum basins of South America.* AAPG Memoir 62.
- Whitehead, P. J. P. 1985. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). Part 1. Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Species Catalogue.* Vol. 7. *FAO Fish. Synop.* 125 (7): 1-303.
- Whitehead, P. J. P., G. J. Nelson & T. Wongratana. 1988. Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeoidei). Part 2. Engraulididae. *FAO Species Catalogue.* Vol. 7. *FAO Fish. Synop.* (125) Vol. 7, pt. 2: 305-579
- Whitemore, T. C. & G. T. Prance (Eds.) 1987. *Biogeography and Quaternary history in tropical America.* Oxford University Press, Oxford.
- WHO. 1976. *Environmental Health Criteria. I. Mercury.* World Health Org., Geneva. P: 1-131.
- WHO. 1991. *Inorganic mercury.* World Health Organization, Geneva.
- Wijkmark, N., S. O. Kullander & R. E. Barriga Salazar. 2012. *Andinoacara blombergi*, a new species from the Rio Esmeraldas basin in Ecuador and a review of *A. rivulatus* (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 23: 117-137.
- Williams, M. D. 1949. Depósitos terciarios continentales del valle del alto Amazonas. *Soc. Geol. Perú.* Vol. Jubilar XXV Aniversario. Pt. II: 1-13.
- Wiley, E. O. & J. G. Johnson. 2010. A teleost classification based on monophyletic groups. *In* J. S. Nelson, H. P. Schultze & M. V. H. Wilson. *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts.* Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. P: 123-182.
- Wilkinson, M. J., L. G. Marshall, J. G. Lundberg. 2006. River behaviour on megafans and potential influences on diversification and distribution of aquatic organisms. *J. S. Amer. Earth Sci.* 21: 151-172.

- Wilkinson, M. J., L. G. Marshall, J. G. Lundberg & M. H. Kreslavsky. 2010. Megafan environments in northern South America and their impact on Amazon Neogene aquatic ecosystems. P: 161-168. *In*: C. Horn & F. P. Wesselingh (Eds.), Amazonia: Landscape and Species Evolution. A look into the past. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Willis, S. C., I. P. Farias & G. Orti. 2013. Multi-locus species tree for the Amazonian peacock basses (Cichlidae: *Cichla*): Emergent phylogenetic signal despite limited nuclear variation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 69: 479–490.
- Willis, S. C., H. Lopez-Fernandez, C. G. Montana, I.P. Farias & G. Orti. 2012. Species-level phylogeny of ‘Satan’s perches’ based on discordant gene trees (Teleostei: Cichlidae: *Satanoperca* Gunther 1862). *Mol. Phylogenet. Evol.* 63: 798–808.
- Wimberger, P. H., R. E. Reis & K. R. Thornton. 1998. Mitochondrial phylogenetics, biogeography, and evolution of parental care and mating systems in *Gymnogeophagus* (Perciformes: Cichlidae). P: 509-518. *In*: L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPURCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Winemiller, K. O., A. Agostinho & E. Pellegrini. 2008. Fish ecology in tropical streams. P: 107-146. *In*: D. Dudgeon (Ed.), Tropical stream ecology. Elsevier Academic Press. Amsterdam.
- Wischnath, L. 1993. Atlas of livebearers of the world. T. F. H. Publications, Inc. USA. 336 pp.
- Wosiacki, W. B. & J. C. Garavello. 2004. Five new species of *Trichomycterus* from the río Iguacu (río Paraná Basin), southern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 15 (1): 1-16.
- Wosiacki, W. B. & M. de Pinna. 2008. A new species of the Neotropical catfish genus *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae) representing a new body shape for the family. *Copeia* 2008 (2): 273-278.
- Zachos, J., H. Pagani, H. Sloan, E. Thomas & K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zamudio, K. R. & H. W. Green. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis muta*: Viperidae): implications for Neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 421-442.
- Zanata, A. M. & R. P. Vari. 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes), a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. *Zool. J. Linn. Soc.* 145: 1-144.
- Ziesler, R. & G. D. Ardizzone. 1979. Las aguas continentales de América Latina/ The inland waters of Latin America. COPESCAL, Tech. Paper 1 FAO. Rome. <http://www.fao.org/docrep/008/ad770b/AD770B06.htm>.
- Zhou, J. Y. & K. M. Lau. 1998. Does a monsoon climate exist over South America? *J. Climate* 11: 1020-1040.



ISBN 978-958-9205-96-9

