

DIVERSIDAD, ADAPTACIONES ECOLOGICAS Y DISTRIBUCION GEOGRAFICA DE LAS FAMILIAS DE PECES DE AGUA DULCE DE COLOMBIA *

por

Plutarco Cala**

Resumen

Cala, P.: Diversidad, adaptaciones ecológicas y distribución geográfica de las familias de peces de agua dulce de Colombia. Rev. Acad. Col. Cienc. 17 (67): 725-740, 1990. ISSN. 0370-3908.

Se presenta un análisis acerca de la diversidad de la ictiofauna dulceacuícola colombiana teniendo en cuenta los grupos taxonómicos y sus adaptaciones ecológicas; se discuten las principales hipótesis acerca del origen de la ictiofauna suramericana —aparentemente la más rica del mundo— y se proporcionan tablas relativas a la distribución de las familias por cuencas hidrográficas (tabla 1) y a su agrupación sistemática, ecológica y evolutiva (tabla 2).

Abstract

This work analyses the diversity of the Colombian freshwater fish fauna related to the main theories about the origin of South American fresh water ichthyofauna, apparently the richest in the world. Also, includes the taxonomical groups and their ecological, adaptations and tables of distribution in the river basins of the different fish families.

Introducción

La ictiofauna de agua dulce de Colombia es una de las más diversas del Neotrópico, pues es parte fundamental de la fauna íctica suramericana —la más diversificada y rica en el mundo— con cerca de 3 000 especies (aunque el número definitivo parece ser mayor). Se diferencia de la africana por que los peces suramericanos derivaron de menos ancestros básicos, no estando representadas acá las

familias más o menos primitivas y endémicas de Africa y los ciprinóideos; la suramericana es más rica en carácidos y silúridos, derivados por radiaciones adaptativas espectaculares iniciadas durante el aislamiento de Suramérica ocurrido en el Terciario. La ictiofauna colombiana está dominada por Characiformes y Siluriformes, seguidos por los Gymnotiformes (Roberts, 1972, señala para la Amazonia que estos tres grupos representan el 43, 39 y 3%, respectivamente).

La ictiofauna suramericana está constituida en primer lugar por unos pocos representantes de grupos ampliamente distribuidos en otros continentes, tales como los peces pulmonados, *Lepidosiren*; osteoglosidos —pirarocú, *Arapaima gigas*, las aroanas, *Osteoglossum*; las pequeñas 2 especies de peces

* Estudio leído en el recinto de la Academia el 23 de mayo de 1990 con ocasión de su posesión como académico correspondiente.

** Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

hoja de la familia Nandidae (*Monocirrhus*); también numerosos Cyprinodontiformes que incluyen las familias endémicas neotropicales Poeciliidae, Anablepidae, y un grupo de (*Orestias*) de Cyprinodontidae que se han especializado en el Lago Titicaca y otros lagos de los Andes (Parenti, 1981, 1984a, b, c). En segundo lugar por alrededor de 50 representantes de grupos predominantemente marinos, tales como rayas (Potamotrygonidae), sardinatas (Clupeidae), anchóas (Engraulidae), pácoras o curvinatas (Sciaenidae), lenguados o media cara (Soleidae), peces aguja (Belonidae), Peces sapo (Batrachoididae, e.g. *Daector quadrizonatus*), y por algunas especies de peces endémicas de aguas dulces pertenecientes a 6 familias (e.g. Scoloplacidae, Electrophoridae). El nivel altitudinal general bajo del terreno, 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 los peces marinos en Suramérica, no así en África. En tercer lugar, por los peces originarios de "Gondwanaland"-Characiformes, Siluriformes y Perciformes de la familia Chichlidae.

Según Lowe-MacConnell (1987), los géneros de cíclidos son más numerosos, ca. 20 con 100-200 especies, en general están mejor diferenciados en los ríos suramericanos que en los africanos, hecho notable en las lagunas laterales de los sistemas de ríos. No hay agrupaciones de especies de cíclidos comparables con las de los lagos de África, aunque el género *Cichlasoma* se ha diversificado en Centroamérica en unas 70 especies. Nelson (1984) menciona 680 especies de cíclidos, agrupados en 84 géneros. Kullander (1988) reporta 1111 especies válidamente descritas y 170 géneros, pero calcula en 1.532 especies y 198 géneros el total de Cichlidae, de ellas 234 especies y 33 géneros válidos para Suramérica, y con posibilidad de que las cifras finales puedan ser de 320 especies y 50 géneros una vez el inventario sistemático y los estudios taxonómicos se hayan completado.

Diversificación

La mayoría de los autores están de acuerdo en que la ictiofauna dulceacuícola suramericana ha evolucionado en la región amazónica, de donde se extendió a otras partes del Neotrópico. Myers (1947, 1949, 1966), Géry (1964), Menezes (1972) y Roberts (1972) brevemente comentan acerca del origen de la ictiofauna de la Amazonia. Todos ellos aceptan en mayor o menor grado las aseveraciones de Eigenmann (1906, 1909, 1912, 1917) en relación con la importancia de la cuenca del Amazonas como área de origen de esta compleja y numerosa ictiofauna, por ser este autor quien más ha discutido acerca del origen, distribución y diversificación de los peces de agua dulce de Suramérica.

Los planteamientos más completos acerca de la diversificación de los peces de agua dulce de Su-

ramérica son las de Myers (1947, 1949), y los de Roberts (1972); este último se ocupa de la diversidad de hábitats acuáticos disponibles para lo peces en el Amazonas y de la extrema diversidad morfológica existente entre los peces del área, y señala: "es concebible que la ictiofauna amazónica actual, con su gran número de especies, sea el producto de solo unos millones de años de evolución a partir de un grupo ancestral de 200 o 300 especies "fundadoras". Roberts (op. cit.) reconoce alrededor de 1.300 especies para la cuenca del Amazonas. Böhlke et al. (1978) estiman en más de 2.500 las especies dulceacuícolas de Suramérica, las cuales agrupan en 60 familias. La mayoría de estas familias se encuentran tanto en la cuenca del Amazonas como en la del Orinoco. Probablemente cerca de 2.000 de estas especies se encuentren en Colombia, representando unas 50 familias.

Géry (1964, 1969) afirma que la distribución de los peces de agua dulce en Suramérica sugiere un patrón más complicado que la simple dispersión desde la cuenca del Amazonas como lo sugirió Eigenmann (1909, 1912, 1917). Géry (1964, 1969) señala como algunos de los peces de la periferia de la cuenca amazónica muestran más similitudes entre sí que entre los de la cuenca misma, y sugiere que la actual distribución es el resultado de la dispersión alrededor de la cuenca desde el escudo de las Guayanas.

Weitzman & Weitzman (1982) mencionan como 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.

Patterson (1967) menciona como los subórdenes mayores de teleosteos se extienden en el record de fósiles desde comienzos del Terciario (ca. 60 millones de años). Se estima que Suramérica y África se separaron durante el Cretáceo Superior (ca. 80 millones de años). Puesto que en Suramérica hay por lo menos 25 familias de peces otóficeos que no están presentes en África, parece más seguro asumir que aunque hay un escaso record de fósiles de ellos (Roberts, 1975), la mayor parte o tal vez toda la evolución en estas familias y su gran diversidad genérica se produjeron durante el Terciario Inferior, o por parte en el Terciario Medio.

Weitzman & Weitzman (1982), señalan un problema en la hipótesis según la cual la evolución de estos 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, 1921, 1922). Concluyen que por lo menos algunos de estos grupos se habrían dispersado en estas áreas simultáneamente con el levantamiento de los Andes durante el Terciario. Recientes hallazgos de fósiles de cachama negra (*Colosso-ma macropomum*) (Lundberg et al., 1986) en La Venta, Mioceno (ca. 15 millones de años), en el valle del río Magdalena, especie actualmente abundante en la Amazonia y que disminuye su densidad poblacional hacia el norte de la Orinoquia, hacen más evidente la carencia de estudios ictiopa-leontológicos y de registros fósiles, en contraste con lo señalado por Weitzman & Weitzman (1982). Este descubrimiento corrobora con evidencia neontológica, un evento de vicariancia que contribuyó a que especies de la fauna del Mioceno del Amazonas-Orinoco hicieran parte de la fauna original regional del Magdalena (Lundberg et al., 1986).

Eigenmann (1922) anota como existen muchos más grupos de peces en el oeste húmedo del norte de Suramérica y en la parte norte de las cuencas de los ríos Magdalena y Sinú, mientras que desde el sur del Ecuador, y especialmente del Perú hacia el sur, donde prevalecen condiciones mucho más xéricas, los peces de agua dulce de todos los tipos van desapareciendo rápidamente. Puede ser que las corrientes relativamente cortas y más o menos caudalosas del occidente de los Andes centrales repetidamente se hayan secado debido a condiciones alternas xéricas y húmedas durante el Pleistoceno (e.g. Simpson, 1975), lo cual habría eliminado gran parte de la ictiofauna de dichas corrientes (Weitzman & Weitzman, 1982). Simpson (1975) también hace una síntesis sobre el levantamiento de los Andes.

Patterson (1975: 166) expresa como las relaciones entre los peces Otophysi son aun pobremente conocidas como para erigir hipótesis sólidas acerca del lugar de origen de los Characiformes o de los Siluriformes (los 2 grupos dominantes en las aguas dulces de Suramérica). Weitzman & Weitzman (1982) sustentan esta afirmación, y agregan que sin un completo registro de fósiles es imposible señalar los orígenes de los grupos en referencia.

Planteamientos definitivos acerca de la distribución de los peces de agua dulce de Suramérica requieren mayor información que la existente acerca de la ictiofauna reciente. La distribución actual se podrá explicar mejor cuando los conocimientos sistemáticos y taxonómicos alcancen un alto nivel de sofisticación. Un problema serio en relación con los estudios biogeográficos de los peces dulceacuicolas suramericanos es la ignorancia en cuanto a las relaciones filogenéticas existentes entre las distintas especies y géneros, y aún entre ciertas familias. Además, los hábitats de muchos, si no de la mayoría, de pequeños peces neotropicales de agua dulce no han sido adecuadamente estudiados. El problema se acentúa aún más debido a la insuficiencia de información bioecológica, sumada a la dificultad de la identificación y clasificación adecuada de gran

número de grupos y especies. Aunque no se puede hacer una estimación real, posiblemente un 50%, o más en algunos grupos, de los peces de agua dulce de Colombia (al igual que para los del resto de Suramérica) están por describirse, revisarse o redescibirse (Cala, 1987 a).

Distribución geográfica de las familias

De las 60 familias de peces de agua dulce de Suramérica, un 80-90% habitan aguas colombianas; en su mayoría están distribuidas al oriente de los Andes en la región Amazonia-Orinoquia (Tabla 1). Posiblemente más del 50% de las especies suramericanas estén presentes en Colombia, lo cual sin duda la convierte en el país con la ictiofauna más diversificada y rica en número de especies (similar a lo ocurrido con otros grupos faunísticos). Desafortunadamente la ictiofauna nativa ha sido incrementada irresponsablemente con más de 40 especies exóticas, introducidas con fines pisciculturales, proceso iniciado en 1939 con la introducción de la trucha arco iris. Muchas de las especies introducidas han invadido hábitats naturales en las diferentes cuencas; tal el caso de la trucha (*Salmonidae-Oncorhynchus mykiss*), las carpas chinas (*Cyprinidae-Cyprinus carpio*), tilapias (*Cichlidae-Oreochromis niloticus*, *O. mossambicus*, *T. rendalli*), la perca americana o "largemouth bass" (*Centrarchidae-Micropterus salmoides*), el guppy (*Poeciliidae-Lebistes reticulatus* y gouramis (*Belontiidae-Betta splendens*, *Trichogaster pectoralis*).

A continuación se describen los grupos más importantes (órdenes y familias) de peces de agua dulce de Colombia, tanto por su diversificación, riqueza específica, abundancia relativa y distribución en los diferentes sistemas hidrográficos.

Orden CHARACIFORMES

Las radiaciones adaptativas de los Characiformes son tan dramáticas como las de los Cichlidae en los lagos de Africa, pero la diferenciación ha avanzado a un nivel filogénico más alto (Lowe-McConnell, 1987). Según Nelson (1984), se reconocen 10 familias con alrededor de 252 géneros y por lo menos 1335 especies. Cerca de 176 especies y 31 géneros son africanos; el resto está distribuido en el Neotrópico (México, Centro y Sur América). Aún no existe un acuerdo en cuanto a su agrupación a nivel de familias y la clasificación general de este orden es aún insatisfactoria. Weitzman (1962) y Gosline (1971) reconocen una familia; Greenwood et al. (1966) 16, todas endémicas neotropicales, excepto Characidae; Géry (1977) 14. Los Characiformes incluyen familias de peces pequeños, muchos de ellos bien conocidos entre los aficionados a los acuarios como los tetras, en general menores de 10 cm de longitud y que habitan aguas poco profundas en las orillas de los ríos, lagunas marginales de inundación y pequeñas corrientes de planos inundables.

La Characiformes mayores incluyen especies omnívoras del género *Brycon* (doradas, yamú), peces con dientes fuertes para romper frutos duros (e. g. cachamas: *Colossoma*), peces piscívoros que engullen entera la presa (e. g. la payara: *Hydrolicus*, agujones: *Boulengerella*), o peces detritívoros o chupadores de barro (bocachicos: *Prochilodus*).

CHARACIDAE. Estos peces se distribuyen desde el río Grande en el sur de Texas (*Astyanax mexicanus*), a través de Centroamérica, hasta cerca a la latitud 41° sur en Chile y Argentina (*Cheirodon*). La familia Alestidae de Africa incluye los equivalentes ecológicos de los Characidae americanos. Algunos ictiólogos reconocen sólo una familia para estos dos grupos de peces (e. g. Nelson, 1984), i.e. Characidae. La clasificación de los carácidos es aún confusa y hay muchas contradicciones. Géry (1977) estima en ca. 700 especies los carácidos para Suramérica, los que clasifica en 12 subfamilias dando rango familiar a varios grupos que otros autores estiman como subfamilias, e.g. Alestinae, Crenuchinae, Characidiinae, Serrasalminae. Los carácidos son los peces dominantes en densidad y número de especies en todas las cuencas colombianas. Son peces apetecidos por los aficionados a los acuarios y por los pescadores de peces de consumo. Su tamaño varía desde un par de centímetros hasta 90 cm como ocurre con algunas doradas (*Brycon*). Esta familia comprende más del 50% del grupo, con 10–12 subgrupos en su mayoría considerados como subfamilias, ya que sus relaciones aún no están claras. Es importante el grupo de las cachamas y caribes o pirañas (Serrasalminae), miembros de un grupo aparentemente monofilético (Géry, 1984), con dos adaptaciones de tipo alimenticio; dientes para romper frutos duros (e. g. Cachamas o carácidos de mayor tamaño: *Colossoma macropomum* y *Piaractus*) o para cercenar carne o aletas de otros peces (pirañas: *Serrasalmus*, *Pygocentrus*); la otra adaptación comprende a la condición semiparásita del pez lepidófago (comedor de escamas de otros peces), *Catoprion mento*. Esta familia está presente en todos los sistemas hidrográficos colombianos.

ERYTHRINIDAE. Es un pequeño grupo arcaico de Characiformes, compuestos por 3 géneros (*Erythrinus*, *Hoplerythrinus*, *Hoplias*) con 5 especies con amplia distribución geográfica, desde Panamá hasta el río de la Plata. En Colombia son abundantes (e. g. *Hoplias*, *Hoplerythrinus*) en la Amazonia, Orinoquia, Magdalena; también en el Sinú, Atrato y vertientes del Pacífico y del Catatumbo. Cuerpo cilíndrico; 5 radios branquiostegales; sin aleta adiposa, caudal corta y redondeada; escamas relativamente grandes; numerosos dientes en el paladar. Algunos son predadores y alcanzan el metro de longitud (e.g. *Hoplias*), unos cuantos pueden respirar oxígeno del aire a través de la parte anterior de la cámara posterior de la vejiga gaseosa que funciona como órgano accesorio de respiración aérea (*Hoplerythrinus unitaeniatus*).

CTENOLUCIDAE. Conocidos como agujones, son peces predadores de tamaño mediano a largo (20–100 cm); escamas ctenoides; mandíbula superior, generalmente más larga, termina en una carnicidad colgante. Comprende 2 géneros (*Tenolucius*, *Boulengerella*) con 4 especies distribuidas en aguas superficiales cálidas del norte suramericano. En Colombia se encuentran principalmente en la Amazonia, Orinoquia, ríos Magdalena, Sinú, Atrato y posiblemente en el Catatumbo.

CYNODONTIDAE. Se conocen con el nombre de payaras (*Hydrolicus*) y payarines (*Rhaphiodon*); boca oblicua y larga con dientes cónicos muy alargados, especialmente los anteriores, los cuales les permiten engullir la presa entera; algunos especímenes alcanzan 60 cm de longitud. Hay 4 especies, dos en cada uno de los géneros arriba anotados, distribuidas principalmente en corrientes de las cuencas del Amazonas y del Orinoco hasta el río de la Plata. En Colombia son frecuentes en la Amazonia y Orinoquia.

LEBIASINIDAE. Es una familia relativamente grande que incluye un grupo de peces de tamaño mediano: las saltonas y voladoras o rollizos (*Lebiasina*, *Piabucina*) de corrientes rápidas, con unas 13 especies, agrupadas en la subfamilia Lebiasininae; y los pequeños peces lapiceros o "pencil fish" (*Copeina*, *Copella*, *Nannostomus*, *Pyrrhulina*) con cerca de 14 especies agrupadas en la subfamilia Pyrrhulininae; habitantes de pequeños arroyos y de corrientes rápidas del pie de monte y hasta unos 1.000 m de altitud en las laderas de los Andes (e. g. *Lebiasina*, *Piabucina*), también de pequeños caños de la llanura y morichales (*Copella*, *Nannostomus*). En general habitan las aguas tropicales de Suramérica, principalmente en la Amazonia. En Colombia se encuentran prácticamente en todas las cuencas, excepto para la vertiente Caribe-Guajira.

PARODONTIDAE. Peces peculiares con boca ventral y dientes modificados raspadores de algas sobre las rocas; premaxilares con gran movilidad y muy alargados; 35–43 escamas sobre la línea lateral; longitud máxima hasta 15 cm. Son peces bentónicos de las corrientes del este de Panamá y Andes suramericanos. Dos géneros, *Parodon* y *Saccodon*, con 23 especies (Géry, 1977). En todas las cuencas colombianas, excepto la del Pacífico.

GASTEROPELECIDAE. Conocidos como pechonas, palometicas, voladoras; son peces pequeños hasta de 8 cm de longitud que se deslizan "volando" con una fuerza propulsora mientras están en el aire; viven en aguas superficiales en caños y aguas quietas marginales en áreas de bosque. Comprende 3 géneros (*Carnegiella*, *Gasteropelecus* y *Thoracocharax*), con 9 especies distribuidas desde Panamá hasta el río de la Plata. En Colombia se encuentran principalmente en las cuencas del Amazonas y Orinoco; también en el Magdalena, el Sinú, la vertiente del Pacífico, el Atrato, y posiblemente en el Catatumbo.

PROCHILODIDAE. Los bocachicos, patalós y sapuaras, son peces rápidamente reconocibles por sus labios carnosos alargados, que everten formando un disco suctorio bucal. Es una forma de boca única dentro de los Characiformes y las sinpomorfias señaladas por Vari (1983) para los Prochilodidae están asociadas con las modificaciones del aparato oral. Son un grupo de peces chupadores de barro o detritívoros, con dentición labial reducida, con unas 30–40 especies clasificadas en 3 géneros (*Ichthyoelephas*, *Prochilodus* y *Semaprochilodus*), que pueden sobrepasar los 50 cm de longitud (e. g. *Ichthyoelephas*, pataló u hocicón). La familia requiere una buena revisión taxonómica. Comprende varias especies de importante valor económico, que realizan largas migraciones en grandes cardúmenes aguas arriba y aguas abajo (“subienda” y “bajanza”) asociadas con la reproducción (e. g. *Prochilodus*, bocachicos). Es una familia ampliamente distribuida en Centroamérica y Suramérica hasta el río de la Plata. En Colombia son muy abundantes en la Amazonia, Orinoquia, Magdalena, Sinú, Atrato, Catatumbo y vertiente Caribe-Guajira. En el Magdalena, Sinú y Atrato, el bocachico es la especie básica en las pesquerías.

CURIMATIDAE. Géry (1977) la considera como una subfamilia y, junto con Chilodinae, Prochilodinae, Curimatinae, Anodinae, forman la familia Curimatidae. Greenwood et al. (1966) reconocen las familias Curimatidae, Prochilodidae, Chilodidae y Anostomidae, las cuales fueron aceptadas por Vari (1983) como un grupo monofilético con 2 ramificaciones: clade Curimatidae y Prochilodidae, clade Anostomidae y Chilodontidae. Roberts (1974) había considerado *Anodus* más cercano a Hemiodontidae, hipótesis confirmada por Vari (1983). Los curimatidos fenotípicamente son más parecidos a los bocachicos pero sin la espina predorsal ni el disco suctorio bucal; maxilas y dentario sin dientes; 4 radios branquiostegales; membrana branquiostegal unida al istmo; branquiospinas ausentes o muy rudimentarias. Los Curimatidae, a diferencia de los bocachicos, están siendo objeto de grandes revisiones taxonómicas (e. g. Vari, 1982, 1983, 1984, 1989). Incluye cerca de 25 géneros (e. g. *Curimata*, *Curimatopsis*, *Pseudocurimata*, *Potamorhina*), con un poco más de 100 especies ampliamente distribuidas a través de Suramérica. En Colombia han sido registrados para todas las cuencas, excepto para la Caribe-Guajira donde son escasas las colecciones.

ANOSTOMIDAE. Comprende un grupo de peces de tamaño mediano, conocidos como dentones, descarnadores, mijes, platanotes, pertenecientes a los género *Leporinus* y *Schizodon*; tienen mandíbula con algunas modificaciones poco comunes con dientes de tipo “forceps”; son fuertes nadadores de corrientes abiertas. Conforman el grupo Anostominae revisado por Winterbottom (1980). Otro grupo de peces pequeños (*Anostomus*) con boca hacia arriba y dientes compuestos para quitar pedazos de macrófitas, habita en la periferia de la

cuena. Varias de estas especies nadan con la cabeza hacia abajo, la mayoría son herbívoras o detritívoras. Comprende alrededor de 10 géneros (e. g. *Abramitis*, *Anostomus*, *Leporellus* *Leporinus*, *Schizodon*) con unas 70 a 80 especies de amplia distribución en gran parte de Suramérica. En Colombia son frecuentes en la mayoría de las cuencas, pero aún no han sido registrados para la vertiente del Pacífico, donde faltan colecciones. Algunos de estos peces llegan hasta los 40 cm de longitud.

HEMIODONTIDAE. Su cuerpo subcilíndrico a fusiforme (reófilos y veloces nadadores); membrana branquial libre; párpado presente en la adiposa; 50 a 125 escamas en la línea lateral; 18–23 radios pectorales. Ampliamente distribuidos en Suramérica, con 7 géneros (e. g. *Anodus*, *Argonectes*, *Bivibrachia*, *Hemiodus* o *Hemiodopsis*) y cerca de 27 especies, con una longitud máxima de 30 cm. *Argonectes* y *Bivibrachia* son los únicos caraciformes con verdaderas mandíbulas superiores protráctiles. Se alimentan de detritus, partes de plantas y larvas de insectos; *Anodus* es un filtrador de plancton (Roberts, 1972). Todos los géneros, excepto *Micromischodus*, tienen la mandíbula inferior edentada en los adultos, de ahí su nombre familiar Hemiodontidae.

CHILODONTIDAE. Es una familia pequeña formada por 2 géneros (*Caenotropus*, *Chilodus*) con 3–4 especies de pequeños peces que no sobrepasan los 15 cm. Algunos de ellos, al igual que algunos Anostomidae, nadan con la cabeza hacia abajo (“head-standing behaviour”, conocidos como headstanders); con escamas grandes. Están bien distribuidos en el norte de Suramérica, principalmente en el río Negro y parte media y alta de la Amazonia y Orinoquia. En Colombia es frecuente encontrar *Chilodus* en las partes altas de la Amazonia y Orinoquia.

Orden SILURIFORMES

Los silúridos o bagres tienen el vomer generalmente dentado; aleta adiposa generalmente presente; espinas generalmente presentes al frente de las aletas pectorales y dorsal; cuerpo desnudo o cubierto con placas óseas; maxila rudimentaria (excepto en Diplomystidae) con una barbilla; ojos generalmente pequeños. Las barbillas son importantes para detectar alimento u obstáculos. Varias especies pueden causar severas heridas con sus espinas, especialmente con las pectorales, e inyectar un veneno producido por células glandulares de la epidermis del tejido que recubre las espinas. La punzada de *Plotosus lineatus* puede ser mortal (Nelson 1984).

Estos peces varían en tamaño desde las especies gigantes de *Brachyplatystoma*, que pueden alcanzar los 2 metros de longitud, hasta los diminutos Trichomycteridae. Después de los Characiformes son el segundo grupo en número de especies en Suramérica, con 14 familias (12 para Colombia)

y las otras 17 en otras regiones del mundo, pues la distribución de los Siluriformes abarca todos los continentes, aunque predominan en aguas dulces tropicales. Dos familias son marinas (Ariidae, presente en las costas colombianas). En total se reconocen 32 familias, con unos 400 géneros y unas 2.215 especies, de ellas cerca de 1.300 en América, principalmente en Suramérica (Nelson 1984).

DIPLOMYSTIDAE. Es un pequeño grupo relicto de peces de los Andes argentinos y chilenos. Un género (*Diplomystes*) con 2 especies.

SCOLOPLACIDAE. Con una especie (*Scoloplax dicra*) de la cuenca del Amazonas boliviano.

DORADIDAE. Generalmente cuerpo con una hilera lateral de placas óseas, la mayoría con espinas. Comprende unos 37 géneros, 25 con cabeza más ancha que larga (e. g. *Acanthodoras*, *Anadoras*, *Platyodoras*), y 12 con cabeza más larga que ancha (e. g. *Doras*, *Leptodoras*) con alrededor de 80 especies. Además, estos peces son notables por su tamaño hasta de 1 m en algunas especies (e. g. *Oxydoras*), sin ser carnívoros (Nelson 1984). Son propios de aguas cálidas desde Colombia hasta el río de la Plata. En Colombia se encuentran en las principales cuencas, principalmente en el Amazonas, en el Orinoco, y en el Magdalena.

AUCHENIPTERIDAE. Peces con cuerpo desnudo; 3 pares de barbillas (excepto una especie con un par), siendo las maxilares las más largas; fuertes espinas en las pectorales y dorsal. Alrededor de 19 géneros (e. g. *Auchenipterus*, *Centromochlus*, *Tatia*, *Trachycorystes*) con unas 60 especies (Mees 1974); alcanzan los 30 cm de longitud; el borde del ojo no es libre. Presentes en aguas cálidas desde Panamá y todo el éste de los Andes hasta la cuenca del río de la Plata; en Colombia en la Orinoquia y Amazonia, también en los ríos Magdalena, Sinú y Atrato.

PIMELODIDAE. Bagres y barbudos con cuerpo desnudo; 3 pares de barbillas, usualmente muy largas; adiposa presente. Comprende un grupo numeroso de peces ampliamente distribuidos en el Neotrópico, con unos 56 géneros (e. g. *Brachyplatystoma*, *Pimelodus*, *Pimelodella*, *Pseudoplatystoma*, *Rhamdia*, *Sorubim*, *Zungaro*) y alrededor de 300 especies. Incluye la mayoría de los bagres comerciales de los principales ríos suramericanos; con tallas desde unos pocos centímetros hasta cerca de los 2 m. El bagre rayado (*Pseudoplatystoma*), de tamaño considerable, es predador, aunque con dientes viliformes pero con una boca grande, que le permite capturar peces prácticamente de cualquier especie y buen tamaño. Reid (1983) reporta 37 especies de peces en la dieta alimenticia de *Pseudoplatystoma*, incluyendo miembros congénicos. Parte de la población de estos bagres realiza desplazamientos migracionales de tipo alimentario siguiendo cardúmenes de peces con migraciones ascendentes y descendentes de tipo reproductivo, como es el caso del bocachico (Dahl 1939, Reid *op. cit.*). En

Colombia están presentes en todas las cuencas, principalmente en el Amazonas y en el Orinoco; abundantes en el Magdalena, el Atrato y el Sinú, también se encuentran en el Catatumbo y en la vertiente del Pacífico.

AGENEIOSIDAE. Cuerpo desnudo; un sólo par de barbillas; aleta adiposa muy pequeña; alcanza los 40 cm de longitud. Comprende 2 géneros (e. g. *Ageneiosus*) y unas 25 especies. Se distribuyen desde Panamá hasta el río de la Plata; en Colombia han sido encontradas en la mayoría de las cuencas (Amazonas, Orinoco, Magdalena, Sinú, Atrato); el principal representante de la familia es una especie de *Ageneiosus*.

HELOGENEIDAE. También son peces primitivos; cuerpo desnudo; aletas sin espinas, adiposa pequeña, si está presente; longitud máxima de unos 10 cm. Hay 4 especies: 3 en el Amazonas, Guayanas y Orinoco, del género *Helogenes*, y una en la Orinoquia colombiana en el río Guayabero (*Leyvaichthyes castaneus*).

CETOPSIDAE. Son peces robustos torpediformes de cuerpo desnudo; 3 pares de barbillas; sin aleta adiposa; vejiga gaseosa altamente reducida e incluida en una cápsula ósea; ojos casi escondidos en la piel. Comprende 4 géneros (e. g. *Cetopsis*, *Pseudoceptosis*) y unas 14 especies distribuidas principalmente en el norte de Suramérica. En Colombia se encuentran primordialmente en las cuencas del Amazonas y del Orinoco, también en el Magdalena, el Sinú, el Atrato y la vertiente del Pacífico.

HYPOPHTHALMIDAE. Cuerpo desnudo; 3 pares de barbillas; los ojos en posición muy baja hacia el fondo; longitud máxima de unos 60 cm; pelágicos y muy casuales; probablemente filtradores. Es una familia aparentemente monotípica con una especie reconocida, *Hypophthalmus edentatus*, distribuida desde la amazonia colombiana hasta la brasilera.

ASPREDINIDAE. Piel desnuda excepto por sus largos tuberculos que la recubren; no hay aleta adiposa; cuerpo anterior deprimido; la mayoría de las especies menores de 15 cm, excepto *Aspredo aspredo* que sobrepasa los 40 cm. La mayoría son de agua dulce, aunque algunas viven en aguas salobres (Aspredininae). Mees (1987, 1988) reconoce 10 géneros y cerca de 31 especies, distribuidas desde Colombia y Venezuela hasta la Argentina y Guayana a través del Amazonas. En Colombia se encuentra *Bunocephalinae* en las cuencas del Amazonas, el Orinoco, el Magdalena, el Sinú, el Atrato, y la vertiente del Pacífico.

TRICHOMYCTERIDAE. Cuerpo alargado y desnudo; barbillas mentonianas generalmente ausentes; 2 pares de barbillas maxilares; sin aleta adiposa; la mayoría son peces pequeños en forma de gusano, con dientes en los bordes externos de los huesos operculares dirigidos hacia atrás. Se distribuyen

desde Costa Rica y ampliamente a través de Suramérica tan al sur en Chile como la latitud 47° 31'. Es el registro más austral entre los peces primarios de agua dulce (*Hatcheria*) (Darlington, 1957). Comprende unos 30 géneros (e. g. *Trichomycterus*, *Eremophilus*, *Vandellia*, *Branchioica*, *Rhizosomichthys*) con alrededor de 136 especies (Baskin 1972, citado por Baskin et al. 1980). De las 14 familias y las 2.500 especies estimadas de Siluriformes suramericanos de agua dulce, sólo Trichomycteridae y Cetopsidae han sido reportadas por incluir especies parásitas (Gudger 1930, Kelley & Atz 1964), citados por Baskin et al. 1980. Eigenmann & Allen 1942, Roberts (1972), conocidas como candirú o carnero, de las 6 subfamilias de Trichomycteridae, Vandelliinae y Stegophilinae son las que incluyen las especies parásitas reportadas. Según Baskin et al. (1980) *Vandellia* (candirú o carnero) son los únicos parásitos hematófagos. También, estos autores (Baskin et al.) concluyen que los Cetopsidae son peces predadores y no parásitos. En Colombia están en todas las cuencas, principalmente en el pie de monte (elevaciones mayores de 200 m), llanuras altas (100–200 m de altitud), en corrientes rápidas de los Andes hasta más de 3.000 de elevación (e. g. *Trichomycterus*, *Eremophilus*). Un registro de *Trichomycterus* de gran significado biogeográfico, ya que estos peces son netamente primarios de agua dulce, fue hecho por Cala (1990) en la Isla Gorgona, lo cual apoya la creencia de que la Isla Gorgona tuvo una conexión continental en su pasado geológico.

CALLICHTHYIDAE. Cuerpo con placas óseas imbricadas en dos hileras longitudinales en sus flancos; aleta adiposa precedida por una espina. La mayoría de las especies son de tallas pequeñas (3–25 cm), y muy populares entre los aficionados a los acuarios. Incluye 8 géneros (e. g. *Corydoras*, *Hoplosternum*) con unas 110 especies (Nijssen & Isbrücker 1979), distribuidas desde Panamá hasta el río de la Plata. En Colombia se encuentran principalmente en las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco, también en el Magdalena, el Sinú y el Atrato.

LORICARIIDAE. Cuerpo cubierto por 5 hileras de placas o escudos óseos, generalmente imbricados, con abundantes denticulos dermales u odontos; el labio inferior forma un disco bucal succionario; barbillas cortas; aleta adiposa que cuando está presente, va precedida por una espina. Son peces bentónicos, con su parte central anterior plana; su boca en forma de disco succionario le ayuda a varias especies a mantenerse debajo y sobre objetos sólidos en aguas con corrientes fuertes; su dieta alimenticia va desde detritus y algas hasta pequeños animales bentónicos. Comprende alrededor de 620 especies nominales, asignadas a 81 géneros (Isbrücker 1980, 1981; Nijssen & Isbrücker, 1987), distribuidas desde Costa Rica hasta el río de la Plata; en Colombia están presentes en todas las cuencas, 110 especies nominales, clasificadas en 31 géneros y 4 de las subfamilias reconocidas. Muchas especies de loricáridos son de tallas pequeñas (4–20 cm) por lo

que son muy empleadas en acuarios, mientras que algunos *Hypostomus* pueden sobrepasar el metro de longitud. Los conocimientos taxonómicos y ecológicos sobre estos peces son muy pobres.

ASTROBLEPIDAE. Cuerpo desnudo; boca ventral con el labio inferior revertido para formar un disco succionario; aleta adiposa generalmente presente. Se reconoce sólo un género (*Astroblepus*) aún poco estudiado, con cerca de 35 especies habitantes de corrientes torrenciales del norte de los Andes desde Panamá hasta Bolivia.

Orden GYMNOTIFORMES

Conocidos como peces cuchillo, eléctricos, ca loches, muestran notables convergencias con el grupo de peces africanos no emparentados Mormyroides, también peces nocturnos (e. g. Mormyridae) que se esconden durante el día en grietas u otros lugares resguardados. Fink & Fink (1981), con base en un estudio cladístico, consideran a los Gymnotiformes como descendientes de los Siluriformes, mientras que Mago-Leccia & Zaret (1978) y Géry (1984) los consideran descendientes de los Characiformes. Son peces estrictamente neotropicales. Se reconocen 6 familias, todas con órganos electrogeneradores como también receptores, que permiten una forma de comunicación a nivel intraespecífico e interespecífico así como detectar la presa o los obstáculos. La gigante "anguilla" eléctrica (*Electrophorus electricus*) es la única especie donde el "generador" es lo suficientemente potente como para producir fuertes descargas (hasta de 650 voltios, 350 voltios en promedio), como para matar o paralizar vertebrados relativamente grandes. Los órganos eléctricos a veces son visibles a trasluz en la región de la cola (e. g. *Eigenmannia*) o evidentes como filamentos cilíndricos mentonianos y humerales (*Steatogenys elegans*), mas no barbillas. Comprenden 23 géneros y cerca de 55 especies. Todas las familias están presentes en Colombia. Son peces con escamas cicloides, excepto Electrophoridae que no tiene el cuerpo cubierto de escamas; línea lateral completa, menos en *Hypopomus* e *Hypopygus*; aletas dorsales ausentes, excepto por un filamento en Apterontidae, que a su vez es la única familia con una aleta caudal distinguible; cintura y aletas pélvicas ausentes; aleta anal muy larga (más de 140 radios) que le permite al pez movimientos hacia adelante y hacia atrás; dientes presentes o ausentes en ambas mandíbulas, excepto *Sternarchogiton* con dientes sólo en la mandíbula inferior; vejiga gaseosa típicamente con dos cámaras; huesos intermusculares presentes y de 4 tipos; número de vértebras muy variable (40–240), a veces resultado de procesos regenerativos caudales; apertura anal bajo la cabeza o aletas pectorales.

STERNOPYGIDAE. Peces con dientes viliformes; cuerpo comprimido; hocico relativamente corto. Comprende 5 géneros (e. g. *Sternopygus*, *Eigenmannia*), con unas 11 especies distribuidas en las

aguas cálidas suramericanas. En Colombia se encuentran principalmente en las cuencas del Orinoco, el Amazonas y el Magdalena; también en el Sinú, el Atrato y la vertiente del Pacífico y posiblemente en el Catatumbo.

RHAMPHICHTHYIDAE. Peces con un hocico tubular largo; habitan corrientes tranquilas en cuyos lechos fangosos o arenosos se entierran; dientes ausentes en ambas mandíbulas; origen de la aleta anal no oculto por un repliegue de la piel y siempre a nivel o por delante de la base de la aleta pectoral. Incluye 2 géneros, el monotípico *Rhamphichthys* y *Gymnorhamphichthys* (Nijssen et al. 1976); pueden llegar a 1.5 m (e. g. *R. rostratus*). Presentes en aguas cálidas suramericanas. En Colombia se les ha encontrado en las cuencas de la Orinoquia y la Amazonas (Cala, 1977).

HYPOPOMIDAE. Dientes ausentes en la mandíbula inferior; narinas bien separadas, las anteriores más cercanas al ojo que a la punta anterior del hocico; origen de la aleta anal oculto por un pliegue de piel y generalmente ubicado detrás de la base de la pectoral. 4 géneros (e. g. *Hypopomus*, *Steatogenys*) con unas 12 especies. Habitan aguas dulces suramericanas. En Colombia se encuentran en la Orinoquia, el Amazonas, el Magdalena, el Sinú, el Atrato, y la vertiente del Pacífico (R. San Juan), representados por 2 especies de *Hypopomus*.

APTERONOTIDAE. Peces de aguas dulces suramericanas, desde Panamá hasta el río de la Plata: es el único gimnótido con una aleta caudal presente; con filamento dorsal en lugar de una aleta dorsal. 10 géneros (e. g. *Apteronotus*, *Adontosternarchus*, *Ubidia*) con cerca de 25 especies; alcanzan los 80 cm de longitud. En Colombia se han registrado principalmente en la Orinoquia, la Amazonia, el Magdalena, y el Sinú.

GYMNOTIDAE. Peces de aguas dulces de Centro y Suramérica (Guatemala — río de la Plata). Las narinas anteriores tocan el labio superior, a veces escondida en él; cuerpo casi cilíndrico; mandíbula inferior muy robusta y sobresaliente; cuerpo con bandas laterales verticales. Un género (*Gymnotus*) con 3 especies; crecen hasta los 60 cm de longitud. En Colombia básicamente se han reportado de la Amazonia, Orinoquia, Magdalena, Sinú, Atrato, vertiente Pacífico, probablemente también en el Catatumbo.

ELECTROPHORIDAE. Estas "anguillas" eléctricas o temblones están ampliamente distribuidos en la Amazonia y Orinoquia, incluyendo la parte colombiana. Son los gimnótidos sin escamas; cuerpo redondeado, con órganos eléctricos grandes, localizados en ambos lados de la columna vertebral y que cubren la parte posterior (quinta-sexta parte del cuerpo) del animal. Los mismos producen cargas letales (350 a 650 voltios de corrientes directa hasta de 2 amperios) para privar o aturdir la presa, generalmente peces. Organismos mayores, incluido

el hombre, pueden ser lesionados por el choque eléctrico, el cual puede producirse a intervalos de 0.002 a 0.005 segundos. El temblón es linealmente polar, su cabeza es positiva y su cola negativa. Otra curiosidad de este pez es que es respirador aéreo obligatorio (i. e. el pez muere si no se le permite tomar oxígeno del aire, incluso en condiciones normóxicas del agua donde habita). La familia es monotípica, y está integrada por la especie *Electrophorus electricus*; la validez de una segunda especie nominal requiere confirmación (Nelson, 1984). El temblón alcanza los 2.5 m de longitud.

Orden CYPRINODONTIFORMES

Peces con una sola aleta dorsal; cabeza generalmente deprimida; aletas generalmente sin espinas; segundo hueco circumorbital ausente. Comprende 3 subórdenes con un total de 13 familias, 120 géneros y cerca de 845 especies. Suborden Exocoetoidei (al que algunos ictiólogos dan el "status" ordinal de Beloniformes), línea lateral baja (ausente en algunos Hemiramphidae y en *Elassichthys*); 6—15 radios branquiostegales; mandíbula inferior alargada por lo menos en algún estadio de su ciclo de vida; aletas dorsal, anal y pélvicas muy atrás en el cuerpo; comprende 4 familias (e. g. Hemiramphidae, Belonidae) con 34 géneros (e. g. *Hemiramphus*, *Belonion*, *Potamorhaphis*) y 164 especies. Suborden Adrianichthyoidei — línea lateral ausente; 4—7 radios branquiostegales; narinas pares. 3 familias con 4 géneros (e. g. *Adrianichthys*, *Oryzias*) y 11 especies. Rosen & Parenti (1981, citados por Nelson, 1984) sólo reconocen la familia Adrianichthyidae. Son peces de agua dulce de la India, Japón al Archipiélago Indoaustraliano y las Islas Célebes. Suborden Cyprinodontoidei (microciprínidos) — línea lateral principalmente en la cabeza, no sobra el cuerpo; aberturas pares de las narinas; 3—7 radios branquiostegales; machos generalmente de colores brillantes. Parenti (1981) describe varios caracteres derivados compartidos en el grupo, en estructuras tales como: esqueleto caudal, mandíbula superior, arcos branquiales y posición de la primera costilla pleural. Miembros de este suborden son peces populares entre los aficionados a los acuarios y en los laboratorios experimentales. Parenti (1981) hace un estudio detallado de estos peces, clasificándolos en el orden Cyprinodontiformes, 2 subórdenes (Aplocheiloidei y Cyprinodontoidei) y 9 familias. Nelson (1984) reconoce 6 familias (e. g. Aplocheilidae, Cyprinodontidae, Poeciliidae) con 82 géneros (e. g. *Austrofundulus*, *Pterolebias*, *Rivulus*, *Rachovia*, *Orestias*, *Poecilia*, *Gambusia*, *Xiphophorus*).

BELONIDAE. Son peces epipelágicos de aguas tropicales y templadas, marinas y dulces, e. g. de Suramérica, India y sureste asiático. Con escamas pequeñas: apertura bucal larga, mandíbulas alargadas con numerosos dientes en forma de aguja (2 especies suramericanas de agua dulce del género *Belonion* tienen la mandíbula superior corta, similar a

Hemirhamphidae). 9–10 géneros (e. g. *Belonion*, *Potamorhaphis*) con 32 especies (Collette, 1982). En Colombia se han reportado belonidos de aguas dulces tranquilas de la Amazonia y la Orinoquia.

APLOCHEILIDAE. Los rivulines son los únicos peces del suborden con la base de las aletas pélvicas insertadas cerca la una de la otra; 3 radios branquiostegales. Parenti (1981) le dio "status" subordinado a esta familia, incluyendo los peces africanos y parasiáticos en la familia Aplocheilidae, y los rivulines americanos (encontrados desde el sur de la Florida, Centroamérica y a través de Suramérica hasta el Uruguay) en la familia Rivulidae. Miembros de este grupo también están, en un sistema alterno y clásico, clasificados en la subfamilia Rivulinae dentro de los Cyprinodontidae. Una de las especies (*Rivulus marmoratus*) comprende individuos con gónadas funcionales simultáneamente como ovarios y testes (hermafroditas con fertilización propia). La fertilización es interna y luego ponen los huevos (Harrington, 1961, citado por Nelson, 1984). 2 especies del género suramericano *Cynolebias* tienen fertilización interna. Algunos miembros de esta familia son conocidos como peces anuales ya que los adultos desovan durante el último período de lluvias de fin de año y los huevos sobreviven el período seco (diciembre-abril) enterrados en el substrato, e. g. *Austrofundulus myersi* Dahl, 1971), en el noroeste de Colombia (Córdoba y Sucre). El nacimiento se efectúa al inicio de la siguiente estación lluviosa (mayo-junio), pero la eclosión de los huevos no está sincronizada o se hace simultáneamente en el mismo lugar de inundación o reservorio de aguas lluvias. La familia comprende unos 15 géneros (e. g. *Austrofundulus*, *Cynolebias*, *Pterolebias*, *Rivulus*, *Rachovia*). Se conoce su existencia en Colombia en la Amazonia, la Orinoquia, el Magdalena, el Sinú, el Atrato, la vertiente del Pacífico y la Caribe-Guajira.

POECILIIDAE. Peces vivíparos o con fertilización interna, excepto *Tomeurus gracilis*, que es ovípara (pone huevos fertilizados) o facultativamente vivípara, lo cual conlleva a que todos los poecilidos pueden considerarse vivíparos. También, son fácilmente definidos como grupo monofilético en sentido cladístico, particularmente por el único carácter derivado del gonopodio y otras modificaciones anatómicas reproductivas para su viviparidad. Dos géneros de poecilidos tienen biotipos altamente exitosos que se presentan en forma natural y producen solamente monosexos hembras. Clones unisexuales hembras de *Poecilia* se encuentran en el noreste de México y sur de Texas, también formas todas hembras de *Poeciliopsis* las hay en el noroeste mexicano. Ambos géneros incluyen diploides (2n) y triploides (3n), todos ellos producto de la hibridización (Schultz, 1989). *Poecilia formosa*, un pez unisexo de origen híbrido (Schultz op. cit.) es uno de los varios vertebrados unisexuales que se reproducen por ginogénesis —esperma de una especie bisexual cercana es necesario para iniciar el desarrollo de los huevos (Hubbs & Hubbs 1946, citado por

Balsano et al. 1989) pero no contribuye con ningún material genético; todo el material hereditario es de origen materno (Kallman, 1962, Darnell et al. 1967). Las hembras producen huevos diploides por apomixis (Monaco et al. 1984), lo cual implica la supresión de la meiosis I, por lo que no hay división de reducción ni bivalentes. Endoduplicación premeiótica, seguida por meiosis normal se presenta en la mayoría de los unisexos de reproducción ginogénica (Morre, 1984). *P. formosa*, natural del sureste de Texas y noreste de México, es un "parásito sexual" de su congénere *P. latipina*, especie bisexual y simpátrica de los ríos costeros y de *P. mexicana* en los ríos del interior (Darnell & Abramoff 1968, citados por Balsano et al. 1989). Una vez obtenido este monosexo triploide, aparentemente sólo se reproduce por ginogénesis ya que sólo pueden sobrevivir en el laboratorio por cruce con machos congénicos (Rasch & Balsano 1974, Strömmen et al. 1975, tomados de Balsano et al. 1989).

Los Poeciliidae incluyen unas 200 especies de pequeños peces, en su mayoría menores de 5 cm de longitud, de latitudes tropicales y subtropicales del nuevo mundo, con una concentración en Centro y Suramérica; constituyen la base de la industria de peces ornamentales. En Colombia se encuentran principalmente en el río Magdalena, vertiente Caribe-Guajira, río Sinú, vertiente Pacífico, río Atrato; en la Orinoquia se ha encontrado *Poecilia reticulata* (Cala 1977), seguramente introducida en el sistema del alto río Metica en los alrededores de Villavicencio, al igual que en la mayoría de las cuencas hidrográficas colombianas.

Orden PERCIFORMES

Los perciformes constituyen el orden más diversificado de todos los peces y a la vez el grupo más grande de los vertebrados por lo que dominan en muchas aguas tropicales y subtropicales. Su clasificación es controvertida; algunos autores proponen incluir en este orden otros grupos (e. g. Scorpaeniformes) y excluir algunos (e.g. Mugiloidei). Peces con espinas en las aletas; 2 aletas dorsales, sin aleta adiposa; escamas ctenoides; una espina y 5 radios blandos (a veces menos) en la aleta pélvica; fisoclistos (ducto ausente en la vejiga gaseosa). Los Perciformes están divididos en 82 subórdenes, 150 familias y alrededor de 1367 género con unas 7800 especies (Nelson, 1984). Nelson reporta cerca de 680 especies de cíclidos, mientras que Kullander (1988) menciona 1111 especies válidamente descritas, lo cual aumentaría el número de especies de Perciformes a unas 8231.

SCIAENIDAE. Son peces marinos, de aguas salobres, y de aguas dulces particularmente en Suramérica. Tienen una aleta dorsal larga, con una ranura profunda separando la porción espinosa de la blanda, la primera con 6–13 espinas y la segunda con 1 espina y generalmente 20–35 radios blandos; línea lateral con escamas hasta el final de la aleta

caudal; caudal ligeramente emarginada a redondeada; borde superior óseo del opérculo bifido; cabeza con largos canales cavernosos (parte del sistema de la línea lateral); poros conspicuos en el hocico y mandíbula inferior. Las curvinatas, o roncós, producen sonidos usando la vejiga gaseosa como una cámara de resonancia. Algunas especies son importantes como peces comestibles. Esta familia agrupa unos 50 géneros (e. g. *Cynoscion*, *Micropogon*, *Ophioscion*, *Umbrina*, *Plagioscion*) con cerca de 210 especies. Chao (1978, citado por Nelson 1984) da una lista de los 4 géneros (e. g. *Aplodinotus*, *Plagioscion*, *Pachyurus*) y las 22 especies nominales de agua dulce y del nuevo mundo. En Colombia, las especies de agua dulce (*Plagioscion*) se encuentran en la Amazonia, Orinoquia y el Magdalena.

NANDIDAE. Peces hoja de agua dulce (ocasionalmente en aguas salobres) del noreste suramericano, oeste africano y sur de Asia. Cabeza generalmente larga; boca usualmente larga y altamente protractil; aleta dorsal continua; caudal redondeada; línea lateral incompleta o ausente. En estado de reposo, la mayoría semejan falazmente hojas flotantes (homocromía). Longitud máxima de unos 21 cm; 7 géneros (e. g. *Monocirrhus*, *Polycentrus*) con unas 10 especies. En Colombia se ha reportado una especie (*Monocirrhus polyacanthus*) de la Amazonia y la Orinoquia.

CICHLIDAE. Son peces de agua dulce y salobre del Neotrópico (con una especie que se extiende hacia el norte hasta Texas), Indias occidentales, Africa, Madagascar, Siria, Srilanca y costas de la India. Tienen un par de narinas; línea lateral interrumpida. Longitud máxima hasta de 80 cm. Los cíclidos son importantes tanto como peces comestibles (e. g. *Cichla* o pavón, *Caquetai* o mojarra amarilla, *Oreochromis* p. ej. tilapia nilótica), o como peces ornamentales (*Pterophyllum* o escalares, *Symphysodon* o discos, *Astronotus* u óscares). Algunas especies de esta familia tienen actividades reproductivas altamente organizadas; tres formas de cuidado parental pueden ser reconocidas: incubación oral donde generalmente la hembra lleva los huevos fertilizados en la boca (e. g. *Oreochromis niloticus*); ambos sexos pueden cuidar los huevos puestos en el substrato; unas pocas especies combinan los dos métodos anteriores, los huevos son puestos y cuidados sobre el substrato, pero los recién nacidos son llevados a la boca de los padres para protegerlos. La piel del pez disco (*Symphysodon*) produce una secreción mucosa lechosa para alimentar sus crías a los 2 o 3 días de la eclosión, una vez las larvas nadan libremente y se colocan en los flancos de los cuerpos de los padres.

Los cíclidos han atraído mucho la atención en la biología evolutiva debido a la existencia de congregaciones de especies (species flocks) en Africa (Greenwood 1974). Un caudal de información sobre la biología, radiación adaptativa y especiación de los cíclidos africanos es dado por Fryer & Iles (1972). Los cíclidos endémicos constituyen la ma-

yoría de la ictiofauna de los tres grandes lagos africanos; el lago Victoria con unas 300 especies de cíclidos (casi todas endémicas) es el más joven, de ellos pues se originó hace menos de un millón de años. Toda evidencia indica que con los cíclidos del Victoria estamos observando una fase incipiente de evolución de vertebrados de inmenso valor para estudios de biología comparada y evolutiva de vertebrados.

En 1960 el pez perca del Nilo (*Lates niloticus*) encontró la vía hacia la parte norte del Lago Victoria, aparentemente desde estanques aledaños donde había sido llevado, en espera del arreglo de una disputa sobre la conveniencia de su introducción en el lago. La perca del Nilo se fue extendiendo en el lago, pero solamente a finales de los años 70 se notó un aumento alarmante de este pez y una concomitante disminución de los cíclidos del grupo Haplochrominae y de otros peces del lago en las aguas de Kenya. Los haplocromines virtualmente habían desaparecido (antes del establecimiento de la perca se capturaban cientos de miles por hora de pesca de arrastre (trawling); en 1984 sólo 2 de ellos se obtuvieron con un esfuerzo similar de pesca; la pesca consistió principalmente de *Lates niloticus* (Barel 1985). Con base en esta información se presume que gran parte de las múltiples especies de Haplochrominae del Lago Victoria desaparecerán. Este caso real pone de presente el peligro que representa la introducción prematura y el escape al medio natural de especies exóticas sin el debido estudio de impacto ambiental.

Orden PLEURONECTIFORMES

Los peces planos o lenguados adultos son asimétricos, con cuerpo altamente comprimido, algo redondeado en el lado del cuerpo con ojos y plano en el lado ciego; aletas anal y dorsal generalmente largas; en su mayoría 6 a 7 radios branquiostegales, raramente 8; adultos casi siempre sin saco gaseoso; cavidad celómica pequeña; escamas cicloides, ctenoides o tuberculares.

Son peces muy distintivos. Los peces planos jóvenes tienen simetría bilateral y nadan hacia arriba, pero pronto en su desarrollo un ojo migra a través de la parte superior del cráneo para colocarse adyacente al ojo del otro lado. Luego, los peces yacen y nadan sobre el lado sin ojos. El cambio implica una modificación compleja de los huesos del cráneo, nervios y músculos, dejando un lado del pez ciego (lado inferior) y el otro lado con 2 ojos (lado superior). El lado superior es pigmentado, mientras que el lado inferior es generalmente blanco. La mayoría de las especies de Pleuronectiformes tienen ambos ojos en el lado derecho y yacen sobre el lado izquierdo (son derechos o diestros) o tienen ambos ojos en el lado izquierdo (son izquierdos o siniestros). En algunas especies hay individuos diestros y siniestros, e. g. el Pleuronectidae *Platichthys stellatus* del Pacífico norte. Aparentemente, no hay

argumentos convincentes sobre una ventaja adaptativa para que estos peces sean diestros o siniestros; en algunas regiones dominan los siniestros y en otras los dos tipos se presentan en proporciones semejantes, v. gr. los pleuronectidos de las aguas japonesas y de California, respectivamente.

Se reconocen cerca de 538 especies, clasificadas en 117 géneros y 6 familias. Li (1981) presenta un estudio filogenético del orden en 84 caracteres morfológicos, seguido en la presentación de las familias por Nelson (1984). Son peces bentónicos y carnívoros. Tamaño máximo hasta casi 3 m, pero mucho más pequeños en la mayoría de los grupos. Muchas especies son importantes en las pesquerías y muy apreciadas en la alimentación.

En Colombia hay lenguados marinos siniestros de las familias Bothidae y Cynoglossidae; también peces planos marinos diestros de la familia Soleidae, con algunas especies de agua dulce en la Orinoquia y Amazonia.

SOLEIDAE. Peces lenguados o planos, principalmente marinos, con algunas especies en aguas dulces; ojos diestros y 2 subfamilias. Los Achirinae son peces anfiamericanos con varias especies en aguas dulces; margen del preopérculo representado por una ranura superficial; aletas dorsal y anal libres de la caudal; aleta pélvica derecha unida a la anal; comprende 9 géneros (e. g. *Achirus*, *Trinectes*) con 28 especies. La subfamilia Soleinae está distribuida principalmente en Europa y llega hasta Australia y Japón; margen del preopérculo completamente encubierto; aletas dorsal y anal libres o unidas a la caudal; pélvicas libres de la anal; 22 géneros (e. g. *Solea*, *Zebrias*). En Colombia se han registrado Achirinae que entran a las partes bajas de los ríos de la vertiente del Caribe (*Achirus fasciatus*); también 2 especies dulceacuícolas en la Amazonia y la Orinoquia de los géneros *Achirus* y *Apionichthys*.

Conclusiones y Discusión

En este trabajo la diversidad es definida como el número de familias, de géneros y especies de peces. Así, cuando se compara la ictiofauna de las zonas templadas con la de las tropicales, es claro que las comunidades de peces tropicales son generalmente mucho más diversas que sus contrapartes de latitudes templadas.

Las causas de la alta diversidad en los sistemas de ríos tropicales (e. g. Orinoco y Amazonas, ictiológicamente uno de los sistemas más complejos) no son muy claras, y las hipótesis hasta ahora propuestas no son convincentes debido a la falta de información. Mejores estudios sobre la filogenia, la geología histórica de las cuencas, mayor información

sobre distribución, y registros fósiles son necesarios para una adecuada interpretación.

Los tres factores utilizados para explicar la alta diversidad son: el tiempo, la estabilidad del clima y la heterogeneidad espacial. De acuerdo con el factor tiempo, las comunidades tropicales de las llanuras son muy antiguas, por lo cual muchas especies se han acumulado a través de largos períodos. El factor de la estabilidad climática implica que las regiones templadas, que las zonas tropicales por su latitud permanecieron más estables durante las glaciaciones —no hubo disminución de la fauna—, por lo menos en algunas áreas como la “gran cuenca” Amazonas-Orinoco. El factor heterogeneidad espacial supone la existencia de más nichos en los sistemas tropicales que en los templados. Weitzman & Weitzman (1982), han señalado como la complicada historia geológica y climatología de la región a partir del Cenozoico inferior, especialmente en relación con las áreas periféricas de los escudos de las Guayanas y brasileño, y el levantamiento de los Andes, pueden ser responsables de gran parte de la diversidad íctica observada en la actualidad.

La ictiofauna colombiana está relativamente bien conocida a nivel de familia, a pesar de no existir una clasificación universalmente aceptada, en especial en lo relativo a los Characiformes (Greenwood et al 1966, Géry 1977, Vari 1983, Nelson 1984). De las 92 familias de peces representados en las aguas dulces de Suramérica (Swing & Ramsey 1989), 24 corresponden a familias marinas algunas de cuyas especies remontan temporalmente aguas dulces, 15 son principalmente marinas con algunas especies propias de agua dulce, 47 son netamente de agua dulce y 6 son familias exóticas para el área y cuyas especies han sido introducidas.

Acá se relacionan 59 familias registradas en aguas epicontinentales colombianas, 38 primarias de agua dulce, 11 marinas con especies de aguas dulces, 6 marinas con especies que remontan temporalmente las aguas dulces y 4 exóticas o con especies introducidas (Tabla 1).

Los peces de agua dulce de Colombia se pueden dividir en 5 grupos principales (Tabla 2). Characiformes, Siluriformes, Gymnotiformes (cada uno representa grupos relacionados); peces misceláneos (taxones que no encajan en ninguno de los otros grupos); derivados marinos (taxones cuyos parientes son en su mayoría oceánicos). De manera similar Goulding et al. (1988) agrupan la ictiofauna del río Negro. Aunque la ecología de las aguas continentales colombianas está insuficientemente conocida, cabe enumerar algunas de las adaptaciones más importantes: Cala (1990 a) peces de superficie, peces de aguas intermedias, peces de fondo, peces con órganos accesorios de respiración, peces con migraciones laterales.

TABLA 1

Distribución de las familias de peces de agua dulce registradas en Colombia, 1: vertiente Pacífico, 2: cuenca río Atrato, 3: cuenca río Sinú, 4: cuenca río Magdalena, 5: vertiente Caribe-Guajira, 6: cuenca río Catatumbo, 7: cuenca río Orinoco, 8: cuenca río Amazonas (Cala 1977). Un asterisco (*) indica familias básicamente marinas con especies de agua dulce; dos asteriscos (**) indican familias marinas con especies que penetran aguas dulces temporalmente; (i) indica presencia de una familia exótica debido a introducción por el hombre. Clasificación según Nelson (1984), excepto para algunos Characiformes.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8
CHONDRICHTHYES								
Lamniformes								
Carcharhinidae**				+				+
Rajiformes								
Pristidae**			+	+				
Dasyatidae**				+				
Potamotrygonidae		+		+			+	+
OSTEICHTHYES								
Lepidosireniformes								
Lepidosirenidae								+
Osteglossiformes								
Osteoglossidae							+	+
Elopiformes								
Megalopidae**			+	+				
Anguilliformes								
Anguillidae					+			
Clupeiformes								
Clupeidae*							+	+
Engraulidae*				+			+	+
Cypriniformes								
Cyprinidae (i)			+	+			+	+
Characiformes								
Characidae	+	+	+	+	+	+	+	+
Erythrinidae	+	+	+	+	+	+	+	+
Ctenolucidae		+	+	+		+	+	+
Cynodontidae							+	+
Lebiasinidae	+	+	+	+		+	+	+
Parodontidae		+	+	+	+	+	+	+
Gasteropelecidae	+	+	+	+		+	+	+
Prochilodidae		+	+	+	+	+	+	+
Curimatidae	+	+	+	+		+	+	+
Anostomidae		+	+	+	+	+	+	+
Hemiodidae		+	+	+			+	+
Chilodontidae							+	+
Siluriformes								
Ariidae**			+	+				
Doradidae				+			+	+
Auchenipteridae		+	+	+			+	+
Pimelodidae	+	+	+	+	+	+	+	+

(Continúa)

TABLA 2

Lista alfabética de las familias de peces hasta ahora conocidas de aguas dulces de Colombia. Las familias están divididas en 5 grupos mayores: Characiformes (Caracines), Siluriformes (bagres), Gymnotiformes (peces eléctricos o cuchillos), peces misceláneos o derivados marinos. Los caracines, bagres y peces eléctricos representan cada uno grupos relacionados. Misceláneos son los taxones que no encajan en ninguno de los otros grupos aquí definidos. Derivados marinos son taxones cuyos parientes son en su mayoría oceánicos. No se incluyen familias con especies que temporalmente remontan corrientes de agua dulce, ni las exóticas.

CHARACIFORMES

Anostomidae
Characidae
Chilodontidae
Ctenolucidae
Curimatidae
Cynodontidae
Erythrinidae
Gasteropelecidae
Hemiodontidae
Parodontidae
Prochilodontidae

SILURIFORMES

Ageneiosidae
Aspredinidae
Astroblepidae
Auchenipteridae
Callichthyidae
Cetopsidae
Doradidae
Helogenidae
Hypophthalmidae
Loricariidae
Pimelodidae
Trichomycteridae

GYMNOTIFORMES

Apteronotidae
Electrophoridae
Gymnotidae
Rhamphichthyidae
Sternopygidae

PECES MISCELANEOS

Anguillidae
Aplocheilidae
Cichlidae
Lepidosirenidae
Nandidae
Osteoglossidae
Poeciliidae
Potamotrygonidae
Synbranchidae

DERIVADOS MARINOS

Batrachoidae
Belonidae
Clupeidae
Eleotridae
Engraulidae
Gobiesocidae
Gobiidae
Sciaenidae
Soleidae
Syngnathidae
Tetraodontidae

Bibliografía

- Balsano, J.S., E.M. Rasch & P.J. Monaco. 1989. The evolutionary ecology of *Poecilia formosa* and its triploid associate. In Meffe, G.K. & F.F. Snellson, Jr., (eds.), Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. pp. 277-297.
- Barel, C.D.N. 1985. Cichlid species flock of Lake Victoria on the verge of extinction. *Haplochromis Ecol. Surv. Team (HEST)*, Leiden. 2 pp.
- Baskin, J.N. 1972. Structure and relationships of Trichomycteridae. Ph. D. Dissertation, City University of New York. 509 + xxi pp.
- Baskin, J.N., T.M. Zaret & F. Mago-Leccia. 1980. Feeding of reportedly parasitic catfishes (Trichomycteridae and Cetopsidae) in the Rio Portuguesa, Venezuela. *Biotropica* 12 (3): 182-186.
- Bohlke, J.E., S.H. Weitzman & N.A. Menezes. 1978. Estado actual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazónica* 8 (4): 657-677.
- Cala, P. 1977. Los peces de la Orinoquia Colombiana: lista preliminar anotada. *Lozania* 24: 1-21.
- . 1987a. La ictiofauna dulceacuícola de Colombia: una visión histórica y su estado actual. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 16 (62): 69-84.
- . 1987b. The fish fauna and aquatic milieu of the Llanos of Colombia (Orinoco basin) with special regard to respiratory

- patterns of fishes inhabiting extreme hypoxic waters. in Kullander, S.O. & B. Fernholm (eds.) Proc. V. Congr. europ. Ichthyol., Stockholm 1985, pp. 117-126.
- _____. 1990a. Diversidad, adaptaciones y ecología de los peces de la Orinoquia. Resúmenes XI Congr. Lat. Zool., Cartagena 1990, Colombia. pp. 16-17.
- _____. 1990b. Biodiversidad en aguas dulces de la Isla. in Aguirre, J. & O. Rangel (eds.), Biota y ecosistemas de Gorgona. FEN, Colombia. pp. 282-295.
- Chao, L.N. 1978. A basis for classifying western Atlantic Sciaenidae (Teleostei: Perciformes). NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 415. 64 pp.
- Collette, B.B. 1982. South American freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis* (Beloniformes: Belonidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 95: 714-747.
- Dahl, G. 1971. Los peces del norte de Colombia. INDERENA, Bogotá. 391 pp.
- _____. 185. Jaguar. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 184 pp.
- Darlington, P.J., Jr. 1957. Zoogeography: the geographical distributions of animals. Wiley, New York. 675 pp.
- Darmell, R.M., P. Abramoff, & E. Lamb. 1967. Matroclinal inheritance and clonal structure of a Mexican population of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*. Evolution 21: 168-173.
- _____. 1968. Distribution of the gynogenetic fish, *Poecilia formosa*, with remarks on the evolution of the species. Copeia (1968): 354-361.
- Eigenmann, C.H. 1906. The fresh-water fishes of South and Middle America. The popular Science Monthly 68 (34): 515-530.
- _____. 1909. Part 3. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. In Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899, 3: 227-374. Princeton Univ. Princeton, N.J.
- _____. 1912. The fresh-water 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.
- _____. 1917. The American Characidae. Part 1. Mem. Mus. Comp. Zool. 43: 1-102, 16 pls.
- _____. 1921. The origin and distribution of the genera of the fishes of South America west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon, and Titicaca basins. Proc. Amer. Phil. Soc. 60: 1-6.
- _____. 1922. The fishes of western South America. Part 1. The fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panamá, and the Pacific slopes of Ecuador and Perú, together with and appendix upon the fishes of the rio Meta in Colombia. Mem. Carnegie Mus. 9 (1): 1-346, 35 pls., 1 map.
- _____. & W.R. Allen. 1942. Fishes of western South America. University of Kentucky, Lexington. 494 pp.
- Fink, S.V. & W.L. Fink. 1981. Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). Zool J. Linn. Soc. 72: 297-353.
- Fryer, G. & T.D. Iles. 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa. Oliver & Boyd, Edinburgh. 641 pp.
- Géry, J. 1964. Poissons characoides nouveaux ou non signalés de l'Ile de Bananal, Brésil, Vie et Milieu, Supplement 17: 447-471.
- _____. 1969. The fresh-water fishes of South America. In Fittkau, E.J., J. Illies, H. Klinge, G.H. Schwabe & H. Siofi (eds.), Biogeography and ecology in South America, 2: 828-848. Monogr. Biol. 19. Dr. W. Junk, The Hague.
- _____. 1977. Characoid of the world, TFH Pub., Neptune City, N.J. 672 pp.
- _____. 1984. The fishes of the Amazonia. In H. Siofi (ed.), The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr. W. Junk, Dordrecht. pp. 353-370.
- Gosline, W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Univ. Press Hawaii, Honolulu. 208 pp.
- Goulding, M., M. Leal Carvalho & E.G. Ferreira. 1988. Río Negro, rich life in poor water. SPB Academic Publishing by, The Hague. xi + 200 pp.
- Greenwood, P.H., D.E. Rosen, S.H. Weitzman & G.S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 131 (4): 339-455.
- Greenwood, P.H. 1974. The cichlid fishes of Lake Victoria, east Africa: the biology and evolution of a species flock. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.), Suppl. 6: 1-134.
- Gudger, E.W. 1930. On the alleged penetration of the human urethra by an Amazonian catfish called candirú with a review of the allied habits of other members of the family Pygidiidae, parts I and II. Amer. J. Surgery, n. s. 8: 170-188, 443-457.
- Hubs, C.L. & L.C. Hubbs. 1946. Experimental breeding of the Amazon molly. Aquarium J. 17: 4-6.
- Isbrücker, I.J.H. 1980. Classification and catalogue of mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). Versl. Techn. Geg. Inst. Taxon Zool. (Zoöl. Mus.), Univ. Amsterdam, 22: 1-181.
- _____. 1981. A treatise of the Loricariidae BONAPARTE, 1831, a family of South American mailed catfishes, with emphasis on the subfamily Loicariinae (Pisces, Siluriformes). Thèse d'Université. 224 pp., 52 pls.
- Kallman, K.D. 1962. Population genetics of gynogenetic teleost. *Mollienesia (Poecilia) formosa*. Evolution 16: 497-504.
- Kelly, W.E. & J. ATZ. 1964. A pygidiid catfish that can suck blood from goldfish. Copeia (1964): 702-704.
- Kullander, S.O. 1988. Cichliderna. Sydamerikas brokiga abborrar. Fauna och Flora 83 (4): 158-167.
- Lowe-McConnell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 382 pp.
- LI, S.Z. 1981. On the origin, phylogeny and geographical distribution of the flatfishes (Pleuronectiformes). Trans. Chin. Ichthyol. Soc. 1981 (1): 11-20.
- Lundberg, J.G., A. Machado-Allison, & R.F. Kay. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. Science 234: 208-209.
- Magó-Leccia, F. 1978. Los peces de la familia Sternopygidae de Venezuela. Acta Cient. Venez. 29 (Supl. 1): 1-89.
- _____. & T.M. Zaret. 1978. Taxonomic status of *Rhabdolichops trachelii* (Kaup, 1856) and speculations on gymnotiform evolution. Fav. biol. Fish. 3 (4): 379-384.
- Mees, G.F. 1974. The Auchenipteridae and Pimelodidae of Suriname (Pisces, Nematognathi). Zool Verhand. 132: 1-256, 15 pls.

- _____. 1987. The members of the subfamily *Aspredinae*, family *Aspredinidae* in Suriname (Pisces, Nematognathi). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C. 90 (2): 173-192.
- _____. 1988. The genera of the subfamily *Bunocephalinae* (Pisces, Nematognathi, *Aspredinidae*). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C. 91 (1): 85-102.
- _____. & P. Cala. 1989. Two new species of *Imparfinis* from northern South America (Pisces, Nematognathi, *Pimelodidae*). Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. C, 92 (3): 279-394.
- Menezes, N.A. 1972. Distribuição e origen da fauna de peixes da água doce das grandes bacias fluviais do Brasil. In: poluicao e piscicultura, notas sobre poluicao, ictiologia e piscicultura. Publ. Comissao Interstadual Bacia Paraná-Uruguaí. pp. 73-78.
- Monaco, P.J., E.M. Rasch & J.S. Balsano. 1984. Apomitic reproduction in the Amazon molly, *Poecilia formosa*, and its triploid hybrids. In B.J. Turner (ed.), evolutionary genetics of fishes. Plenum Press, New York, pp. 311-328.
- Moore, W.S. 1984. Evolutionary ecology of unisexual fishes. In Turner B.S. (ed.) evolutionary genetics of fishes. Plenum Press, New York. pp. 329-398.
- Myers, G.S. 1947. The Amazon and its fishes. Part. 4. The fish in its environment. Aquar. J. 18 (7): 8-19, 34.
- _____. 1949. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. Bijdragen Dierk. (Leiden) 28: 315-322.
- _____. 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. Copeia, 1966 (4): 766-773.
- Nelson, J.G. 1984. Fishes of the world. 2nd. ed. John Wiley, New York. 523 pp.
- Nijssen, H. & I.J.H. Isbrücker. 1979. Chronological enumeration of nominal species and subspecies of *Corydoras* (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 6: 129-135.
- _____. 1983. Review of the genus *Corydoras* from Colombia, with description of two new species (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Beaufortia 33: 53-71.
- _____. 1986. Review of *Corydoras* from Perú and Ecuador (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). Stud. Neotrop. Fauna and Environ. 21 (1-2): 1-68.
- _____. 1987. *Spectracanthicus marinus*, nouveaux genre et espèce de poisson-chat cuirassé du Rio Tapajós, Est Pará, Bresil, avec des remarques sur d'autres genres de Loricariidés (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). Revue fr. Aquariol. Herpétol. 13 (4): 93-98.
- _____. & J. Géry. 1976. On the species of *Gymnorhamphichthys* Ellis, 1912, translucent sand-dwelling gymnotid fishes from South America (Pisces, Gymnotiformes, Gymnotoidei). Stud. Neotrop. Fauna and Environ. 11: 37-63.
- Parenti, L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 168 (4): 335-557.
- _____. 1984a. Killifish classification. The Aquarist, June, 20-22.
- _____. 1984b. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 178: 107-214.
- _____. 1984c. Biogeography of the Andean killifish genus *Orestias* with comments on the species flock concept. in Echelle, A.A. & I. Kornfield (eds.), evolution of fish species flocks. Univ. Maine Press, Orono, Maine. pp. 85-92.
- Patterson, C. 1967. Telcostei. In W.B. Harland et al. (eds.), the fossil record. London Geol. Soc. pp. 564-656.
- Rash, E.M., & J.S. Balsano. 1974. Biochemical and cytogenetic studies of *Poecilia* from eastern Mexico. II. Frequency, perpetuation, and probable origin of triploid genomes in females associated with *Poecilia formosa*. Rev. Biol. Trop. 21: 351-381.
- Reid, S. 1983. La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del Río Apure, Venezuela. Rev. UNELLEZ Cienc. Tecnol., Ser. Prod. Agric., 1 (1): 13-41.
- Roberts, T.R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. Bull. Mus. Comp. Zool. 143 (2): 117-147.
- _____. 1974. Osteology and classification of the Neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. Bull. Mus. Comp. Zool. 146 (9): 411-472.
- _____. 1975. Characoid fish teeth from Miocene deposits in the Cuenca Basin, Ecuador. J. Zool. (London), 1975 (175): 259-271.
- Schultz, R.J. 1989. Origins and relationships of unisexual poeciliids. In Mefee G.K. & F.F. Snelson, Jr., (eds.), ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, New Jersey. pp. 69-87.
- Simpson, B.B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. Paleobiology 1 (3): 273-294.
- Strömmen, C., E.M. Rasch, & J.S. Balsano. 1975. Cytogenetic studies of *Poecilia* (Pisces). V. Cytophotometric evidence for the production of fertile offspring by triploids related to *Poecilia formosa*. J. Fish Biol. 7: 667-676.
- Swing, C.K. & J.S. Ramsey. 1989. A field key to fish families reported from South American fresh waters. Occ. Pap. Mus. Nat. Sci. 64: 1-73.
- Vari, R.P. 1982. Systematics of the Neotropical characoid genus *Curimatopsis* (Pisces: Characoidei). Smithsonian Contrib. Zool. 373: 1-28.
- _____. 1983. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae, and Chilodontidae (pisces: Characiformes). Smithsonian Contrib. Zool. 378: 1-60.
- _____. 1984. Systematics of the Neotropical characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). Smithsonian Contrib. Zool. 400: 1-36.
- _____. 1989. Systematics of the Neotropical characiform genus *Pseudocurimata* Fernández-Yépez (Pisces: Ostariophysii). Smithsonian Contrib. Zool. 490: 1-28.
- 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): 1-77.
- _____. & M. Weitzman. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. In G.T. France (ed.), biogeographical diversification in the tropics. Columbia Univ. Press, New York. pp. 403-422.
- Winterbottom, R. 1980. Systematics, osteology, and phylogenetic relationships of fishes of the ostariophysan subfamily Anostominae (Characoidei, Anostomidae). Life Sci. Contrib. R. Ont. Mus. 123: 1-112.