

BIOGEOGRAFÍA DE LA SUBFAMILIA GEOPHAGINAE (PERCIFORMES, CICHLIDAE)

BIOGEOGRAPHY OF THE SUBFAMILY GEOPHAGINAE (PERCIFORMES, CICHLIDAE)

Lina Mesa

RESUMEN.

Con el objeto de dar una primera interpretación de la distribución de la subfamilia Geophaginae, la más diversa de la familia Cichlidae en Suramérica (16 géneros y 204 especies), se aplicaron dos métodos de interpretación biogeográfica histórica, la Panbiogeografía con el método manual de análisis de trazos y el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) basado en localidades. Así, partiendo de la premisa de que son complementarios y que juntos son útiles en la generación de hipótesis biogeográficas, para el primero se generaron árboles de tendido mínimo para cada uno de los géneros y de trazos generalizados y nodos para el conjunto de la subfamilia; mientras que para el PAE, Suramérica se dividió en 43 unidades hidrológicas con presencia o ausencia de especies. De la conjugación de estos dos análisis, se evidenció que los geofagines son un grupo heterogéneo en cuanto a su distribución, la cual recrea los procesos paleo geográficos en el Neotrópico, que incluyen diferenciación alopatrica, simpátrica y dispersión a través de paleo rutas.

SUMMARY.

In order to provide an initial interpretation of the distribution of the subfamily Geophaginae, one of the most diverse group within the family Cichlidae in South America (16 genera, and 204 species), I applied two methods of historical biogeographic interpretation: Panbiogeography with the manual method of track analysis, and the Parsimony Analysis of Endemism (PAE) focused in localities. Thus, starting from the premise that they are complementary, and together are useful in generation of biogeographic hypothesis, we generated trees of minimum tended for each genus, and depicting generalized tracks and nodes for the all subfamily; for the PAE, South America was divided in 43 hydrologic unites noting the presence or absence of species. From the conjugation of those analyses it was evident that the subfamily geophaginae is a heterogeneous group with wide distribution, that help to understand the palaeo geographic processes in the Neotropical region, and in the other hand allow to have a comprehensive hypotheses of allopatric and sympatric differentiation, and dispersal to throughout proposed palaeo routs.

Palabras clave: Neotrópico, panbiogeografía, PAE, paleo-conexiones, Geophaginae.

Keywords: Neotropic, panbiogeography, PAE, palaeo-connections, Geophaginae.

* Postgrado de Zoología, Universidad Central de Venezuela;
Fundación para las Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales
(FUDECI). lmesasalazar@yahoo.es.

INTRODUCCIÓN

El origen de la familia Cichlidae viene del territorio correspondiente al antiguo súper continente de Gondwana, en la actualidad se encuentra distribuida en África, Madagascar, India y el Neotrópico. A partir de esta distribución la filogenia de los cíclidos sustenta una hipótesis de vicarianza simple (Farias *et al.*, 1999), no obstante su gran radiación adaptativa la convierten en un ejemplo de evolución, por lo que ha sido objeto de múltiples estudios ecológicos, taxonómicos y biogeográficos.

Los cíclidos neotropicales, con alrededor de 550 especies endémicas de esta área, pueden ser analizados a parte de las especies de Centro América (pocas excepciones se encuentran en Panamá y Costa Rica); y a diferencia de su contrapartida africana, exhiben la mayor diversificación en ambientes de río y la especiación es debida a la acumulación de cambios genéticos en poblaciones alopátricas, más que estar asociada con la selección sexual o a la gran diversidad trófica (Kullander, 1983).

Las tasas de extinción y de especiación han sido menores que en los grandes lagos africanos, conservándose características primitivas y acumulándose los más altos niveles de divergencia genética en algunos de los linajes presentes (Farias *et al.*, 1999), por lo cual los cíclidos neotropicales son un grupo morfológicamente homogéneo y la variación de los caracteres incluye muchas homoplasias o caracteres conflicto que dificultan el estudio filogenético en este grupo (Kullander, 1998).

La subfamilia Geophaginae, con un análisis filogenético de caracteres morfológicos, fue establecida formalmente por Kullander en 1998 con 14 géneros y 122 especies; posteriormente, Farias *et al.* (1999 y 2000) y López-Fernández *et al.* (2005 a y b) a través estudios filogenéticos con evidencias moleculares y morfológicas, encuentran a *Crenicichla* y *Teleocichla* como parte de

esta subfamilia, incrementando el número de especies a 204 y el de géneros a 16. El conjunto de estos estudios establece sin lugar a dudas la monofilia de la subfamilia Geophaginae en el Neotrópico.

Análisis biogeográfico. La biogeografía histórica analiza patrones de distribución de especies y taxones supraespecíficos, a escalas espaciales y temporales grandes (Crisci *et al.*, 2000). Cuenta con diferentes métodos de los cuales se seleccionó el de panbiogeografía con su análisis de trazos individuales no orientados y el de Análisis de Parsimonia de Endemismos -PAE- basado en localidades, por considerarse complementarios y para los cuales no es prerequisite la filogenia particular de los géneros.

Si bien el PAE se ha propuesto como una parte del análisis Panbiogeográfico (Morrone, 2004), acá se trató independientemente de éste; no se partió de trazos individuales de taxa diferentes, sino de la presencia o ausencia de cada taxón dentro de unidades hidrológicas suramericanas (ver metodología).

La selección de este análisis de parsimonia de endemismos basado en localidades, se debe a que al ser el grupo bajo estudio acuático, las cuadrículas no son el mejor criterio de unidad biogeográfica, dadas las características intrínsecas de los drenajes y la dispersión de los organismos dentro de estos, además el PAE basado en áreas de endemismos tampoco resultó útil en la inferencia de los procesos presentes en la subfamilia, ya que la información sobre especies endémicas no es suficiente ni fidedigna, teniendo en cuenta los sesgos de colección y de determinación taxonómica.

De esta forma el principal objetivo de esta investigación fue ver los resultados obtenidos con dos métodos diferentes de análisis biogeográfico, los cuales pueden ser contrastables con el fin de generar una homología primaria para un grupo acuático, el cual no había estado sujeto a este tipo de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión bibliográfica. Para las 204 especies descritas se consultó la distribución conocida desde la página web <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog> [consultada el 25 de febrero de 2009] de la California Academy of Sciences.

1. Análisis panbiogeográfico – análisis de trazos

Mapas de distribución. Para los 16 géneros, la distribución citada en la literatura se marcó como puntos en mapas individuales; se incluyeron localidades específicas e intervalos relativamente restringidos de distribución.

Trazos individuales. Para cada mapa de distribución se dibujaron líneas que unieron cada par de puntos por su mínima distancia, lo que produjo árboles de tendido mínimo para cada género. Estos árboles usaron grafos no orientados al no implementar los criterios de línea base ni de centro de masa.

Trazos generalizados y nodos. De la superposición de los 16 mapas de tendido mínimo, se obtuvo uno con los trazos generalizados. Estos trazos se delinearon cuando dos o más trazos individuales coincidieron en su recorrido gráfico. Los nodos se identificaron cuando dos o más trazos individuales, correspondientes a diferentes taxa, convergieron en sus puntos terminales.

2. Análisis de simplicidad de endemismos (PAE) basado en localidades

Área. Se seleccionaron 43 unidades hidrológicas, teniendo en cuenta la consistencia en la información de distribución de las taxa, tanto como algunos criterios geomorfológicos o de dimensiones de las diferentes cuencas, y cuando fueron drenajes costeros se trataron separadamente, así:

Cuenca del río Orinoco: se dividió en tres unidades hidrológicas: Llanos-Orinoco (Llan),

Barinas-llanos inundables-Orinoco (Bar) y Maturín-Delta Orinoco (Mat).

Cuenca del río Amazonas: Dada su magnitud esta cuenca se subdividió en 22 unidades hidrológicas las cuales están entre los sectores alto, medio y bajo: Napo (Nap), Ucayali (Ucay), Putumayo (Put), Caquetá (Caq), Solimões (Sol), Juruá (Jur), Purús (Pur), Beni (Ben), Madre de Dios (MdD), Mamoré (Mam), Guaporé (Guap), Negro (Neg), bajo Negro (Lneg), Branco (Bra), bajo Madeira (Lmad), Trombetas (Tro), bajo Tapajós (Ltap), Tocantins (Toc), bajo Tocantins (Ltoc), Xingú (Xin), Maranhao (Mrn) y bajo Amazonas (Lama).

Cuenca del río Paraná: este sector contó con cuatro unidades hidrológicas: Paraguay (Parg), Uruguay (Uru), Paraná (Parn) y bajo Paraná (Lparn).

Drenajes costeros: para el sector de la Guayana se seleccionaron ocho unidades hidrológicas: Essequibo (Ess), Courantijis (Cou), Surinam (Sur), Mana (Man), Maroní (Mar), Oyapock (Oya), Approuague (App), Sinnamary (Sin).

El sector transandino contó con tres unidades hidrológicas: Magdalena (Mag), Pacífico (Pacif) y Panamá (Panam); y los drenajes atlánticos de Brasil contaron con tres: Parnahiba (Prn), Paraíba (Pab) y Laguna de los Patos (Ldp).

Se seleccionó una unidad hidrológica hipotética como ancestral (outgroup) desde donde todas las especies estuvieron ausentes, para poder enraizar el cladograma. Con las unidades hidrológicas ubicadas en las filas y las especies como caracteres en las columnas, se construyó una matriz de $n \times n$ (44×204), que relacionó la presencia de cada especie en cada unidad como 1 y la ausencia como 0 (Anexo I). La matriz resultante se procesó con el programa PAST, y se usó el algoritmo heurístico TBR (*tree-bisection reconnection*) de Wagner.

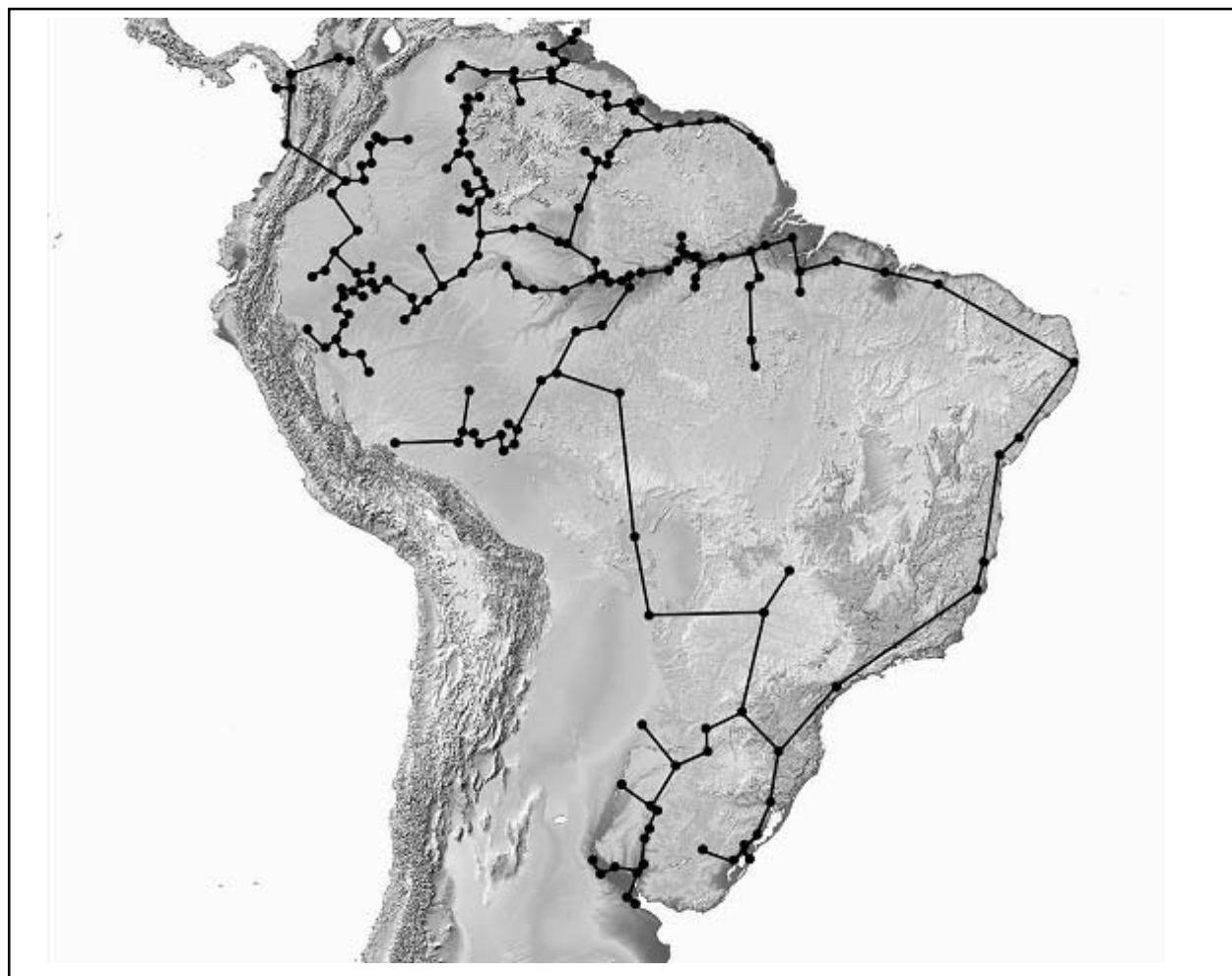


Figura 1. Mapa de distribución y de tendido mínimo de la subfamilia Geophaginae.

RESULTADOS

La subfamilia Geophaginae se encuentra en todas las vertientes desde el norte al sur de Suramérica y aunque es principalmente cisandina, cuenta con algunas especies en el sector trasandino (Fig. 1). Los géneros que cuentan con el mayor número de especies son *Crenicichla* (77 especies), *Apistogramma* (64 especies) y *Geophagus* (22 especies). Los demás tienen nueve especies o menos y algunos son monotípicos (*Acarichthys*, *Apistogrammoides*, *Mazarunia* y *Taenicara*).

En Suramérica, *Crenicichla* y *Apistogramma* son los que tienen más amplia distribución, ya

que están presentes en casi todas las principales cuencas, aunque a diferencia de *Apistogramma*, *Crenicichla* tuvo representación en drenajes orientales de Brasil (Figs. 2 y 3). Con respecto a *Geophagus*, se puede mencionar que tiene distribución más restringida, se encuentra al norte del continente, es el único con representación trasandina (Pacífico, Atrato y Magdalena), además de estar presente en los drenajes del flanco oriental brasilero, pero ausente de la cuenca del río Paraná (Fig. 4). *Satanoperca* con un bajo número de especies (7 especies) está bien distribuido en Suramérica, ausente solamente de la sección trasandina y del flanco oriental brasilero (Fig. 5), mientras que *Gymnogeophagus* con 9 especies, solo se encuentra en la

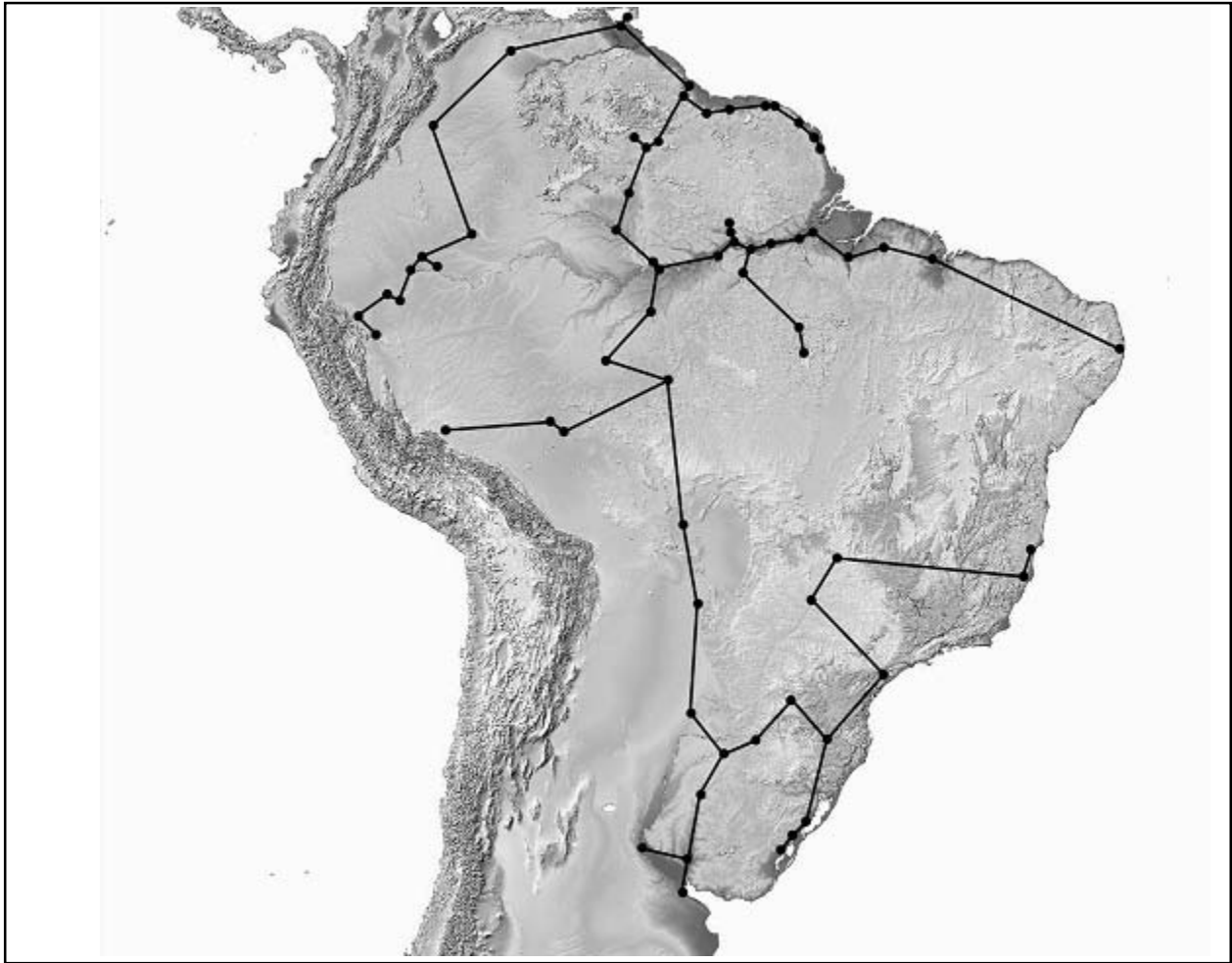


Figura 2. Trazo individual de las especies de *Crenicichla*

cuenca del río Paraná y en los drenajes orientales del sector de la Laguna de Los Patos (Fig. 6). De los géneros monotípicos, *Acarichthys* es el que presenta la distribución más amplia, está a lo largo de gran parte del cauce principal del río Amazonas y en la parte baja de algunos afluentes de este, además en la cuenca del Essequibo (Fig. 7), mientras que *Taeniacara*, *Mazarunia* y *Apistogrammoides*, tienen distribuciones muy restringidas (Figs. 8, 9 y 10).

Análisis Panbiogeográfico

Trazos individuales. Al analizar el árbol tendido mínimo para el conjunto de la subfamilia

Geophaginae (Fig. 1) se hacen evidentes las distribuciones agrupadas en el sector alto de la cuenca del río Amazonas, su cauce medio y en el alto río Madeira (río Mamoré, Guaporé, Madre de Dios y Beni), al igual que en la cuenca alta del río Orinoco, Guayanas en general y en los ríos Branco y Negro; mientras que el sector sur solo muestra grupos en la cuenca del río Paraná. El trazo individual para la subfamilia (Fig. 1) indica uniones en diferentes sectores del continente que en la actualidad corresponden a drenajes aislados, es el caso del piedemonte llanero de la cuenca del río Orinoco (alto río Guaviare y Meta) con el sector del alto Amazonas (ríos Napo y Ucayali) (con *Apistogramma* y *Crenicichla*) (Figs. 2 y 3). Igualmente existe una

interconexión entre el alto río Orinoco y el alto río Negro (con *Biotodoma*, *Dicrosus*, *Geophagus*, *Satanoperca* y *Apistogramma*) (Figs. 3, 4, 5, 12 y 14), así como entre el río Branco con la cuenca del Essequibo y Guayanas (con *Satanoperca*, *Apistogramma* y *Crenicichla*) (Figs. 2, 3 y 5). También entre el río Madeira (cuenca del Amazonas) y el río Paraguay (cuenca del Paraná) (con *Satanoperca* y *Apistogramma*) (Figs. 3 y 5).

Los demás árboles de tendido mínimo de los restantes 10 géneros se muestran en las Figuras 6-11, 13, 15-17.

Trazo generalizado y nodos (Fig. 18). El trazo generalizado para la subfamilia refleja la presencia de biotas ancestrales fragmentadas en el pasado, evidencia de paleo-rutas de distribución. Así, son claras algunas conexiones que en la actualidad no existen, como la que hubo entre los ríos Branco y el Essequibo, de este último con la Guayana Francesa y el bajo Amazonas, o conexiones que existen parcialmente y se asume en algún momento fueron un continuo como es el caso del alto río Orinoco y alto río Negro; otras son las conexiones al noreste entre el río Xingú hasta Parnahiba, pasando por Maranhao, y al sur la de la Laguna de los Patos hacia

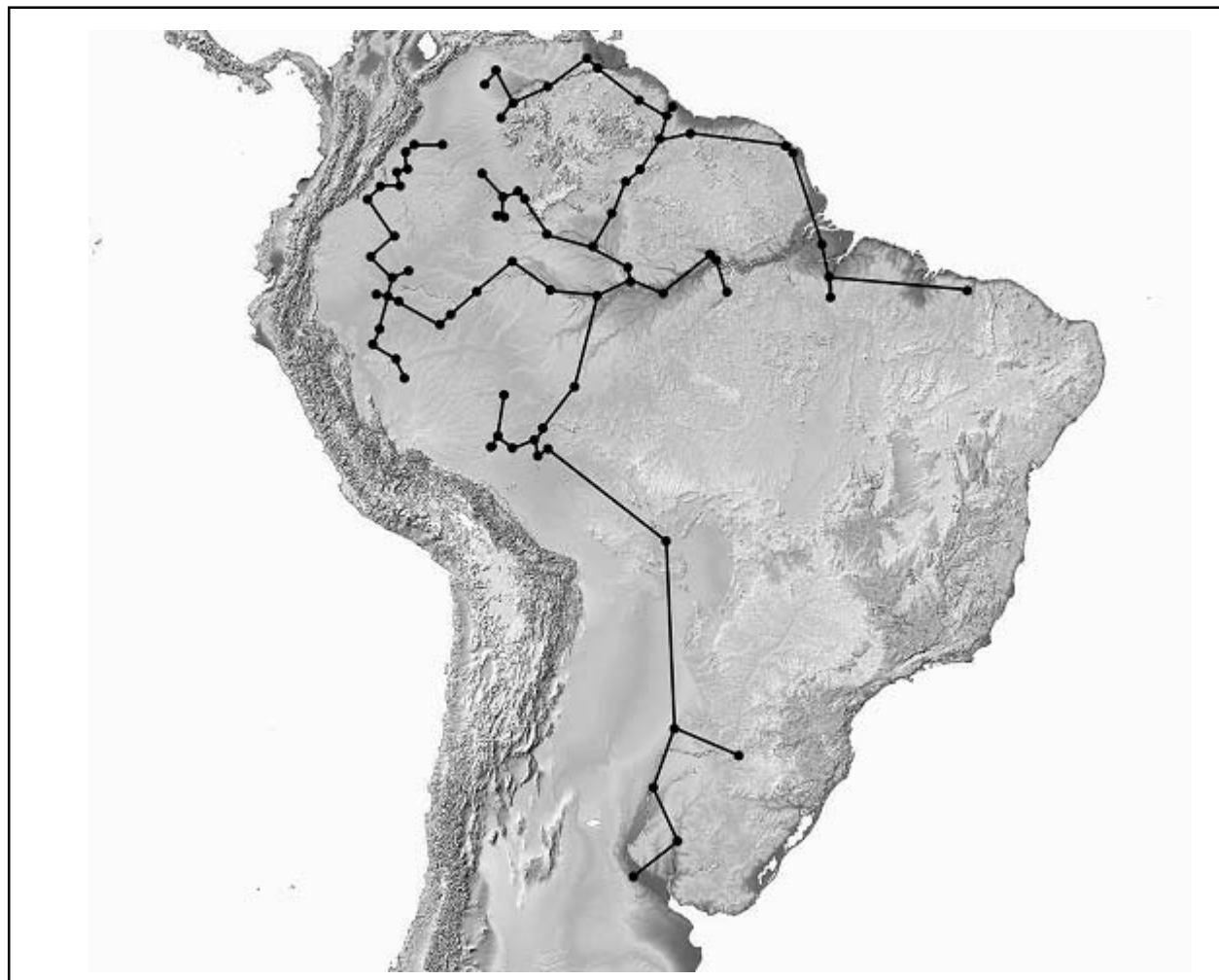


Figura 3. Trazo individual de las especies de *Apistogramma*

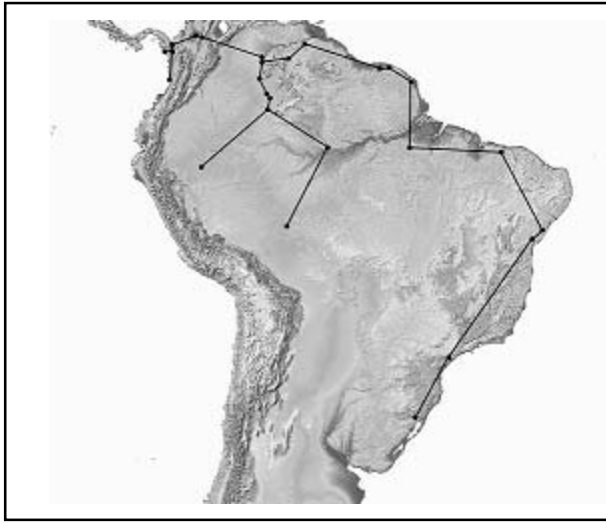


Figura 4. Trazo individual de las especies de *Geophagus*

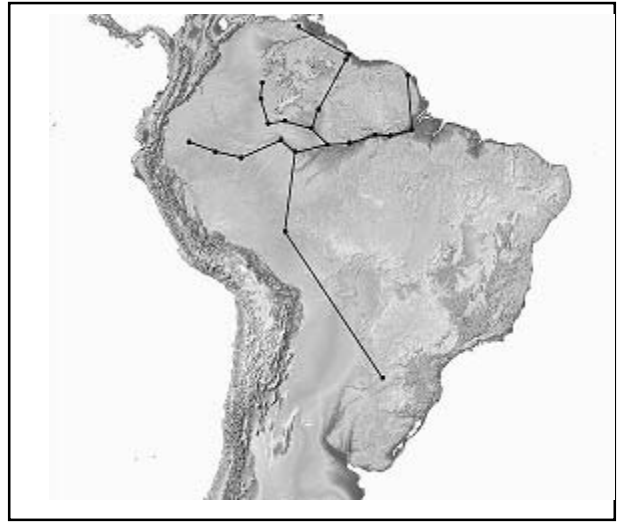


Figura 5. Trazo individual de las especies de *Satanoperca*

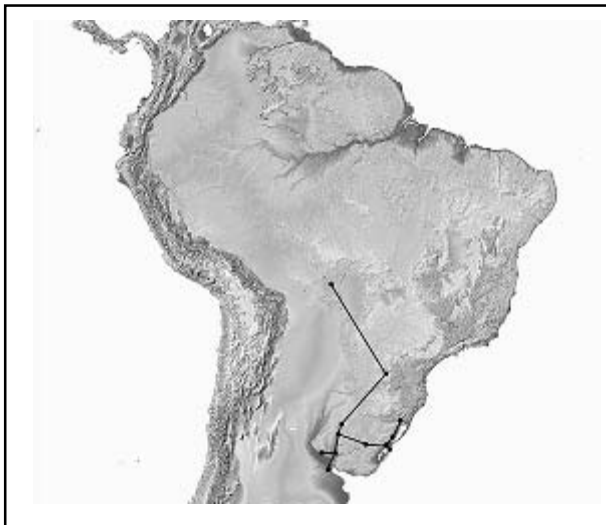


Figura 6. Trazo individual de las especies de *Gymnogeophagus*

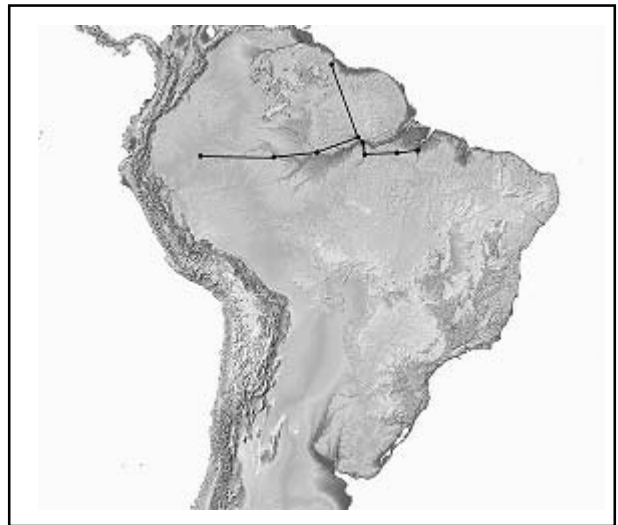


Figura 7. Trazo individual de las especies de *Acarichthys*

su sector norte cerca de Río de Janeiro. También el caso contrario es evidente, con zonas que ahora son un continuo, pero que en el pasado se supone que estuvieron fragmentadas, como es el bajo Amazonas a la altura del río Tapajós, muy cercano al arco de Monte Alegre.

Los nodos a su vez, delimitan zonas con una historia geológica compleja. Así, se ve que gran parte de las cuencas como el Amazonas en su cauce principal, Madeira, Orinoco y Essequibo-Guayanas, además de estar estrechamente rela-

cionadas con los trazos generalizados, cuentan con la presencia de seis nodos; tres correspondientes al río Amazonas, en su sector alto, otro a la altura del río Tapajós y otro en el alto río Madeira; el Orinoco presenta uno terminal al trazo generalizado en el sector medio de la cuenca; otro está presente en el Essequibo y por último, uno para el sector norte a la altura de la Guayanas. Por otro lado, la cuenca del Paraná también está delimitada por un trazo generalizado que vincula dos nodos en el sector del río Paraná, cerca a la desembocadura del río Paraguay

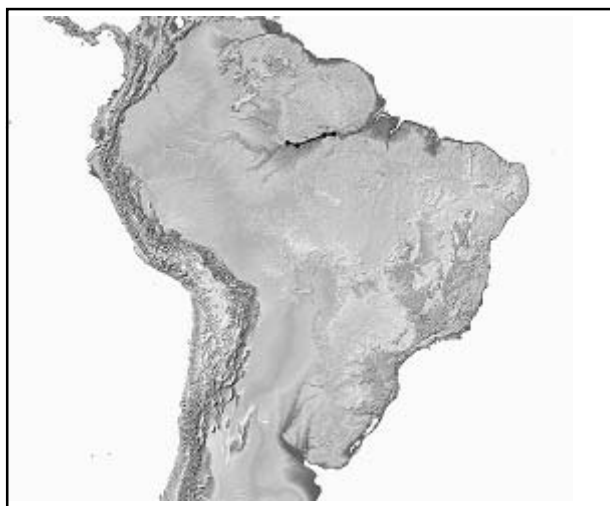


Figura 8. Trazo individual de las especies de *Taeniacara*

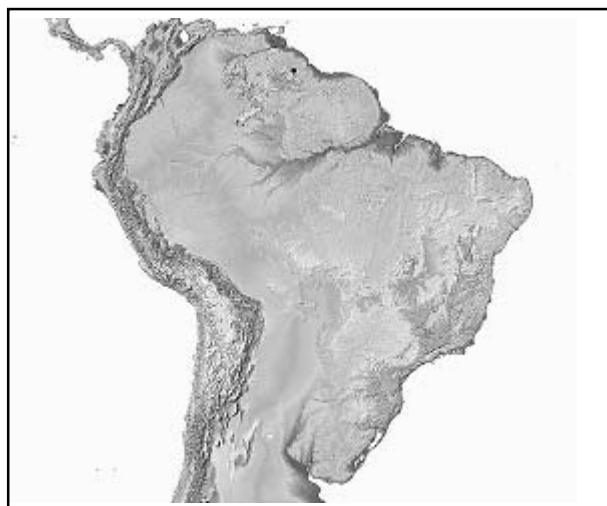


Figura 9. Trazo individual de las especies de *Mazarunia*

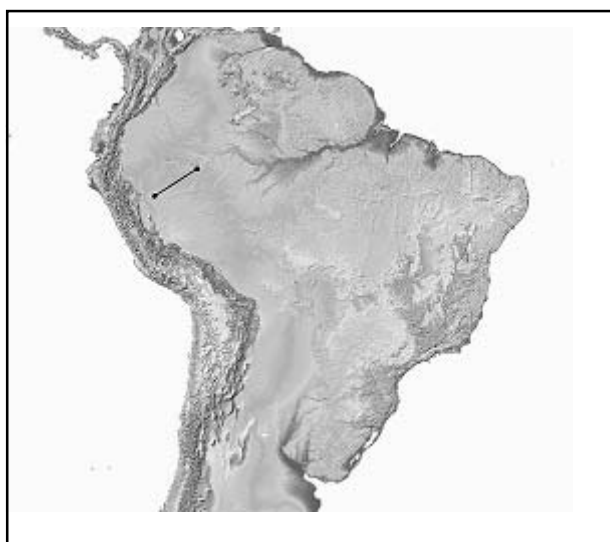


Figura 10. Trazo individual de las especies de *Apistogrammoides*

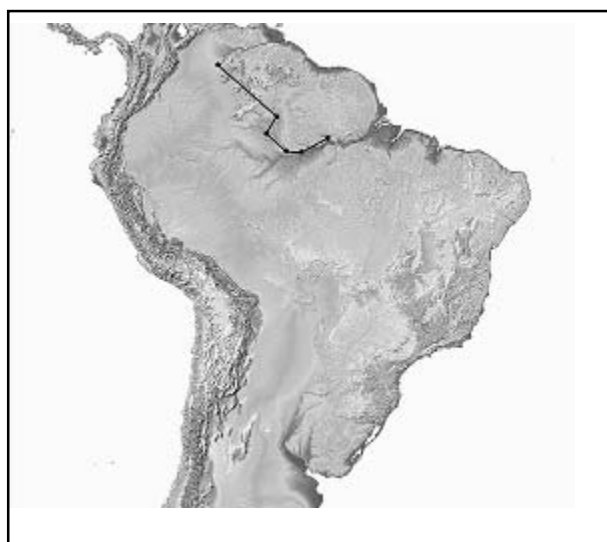


Figura 11. Trazo individual de las especies de *Biotecus*

y otro a la del Uruguay, mientras que el trazo correspondiente a la Laguna de los Patos y drenajes orientales encuentra la presencia de un nodo que lo divide.

Análisis de parsimonia de endemismos (PAE) basado en localidades

El cladograma arrojó un único árbol de 267 pasos y un CI de 0,764 (Figura 19 y Anexo I). En éste se evidencian nueve clados, de los cuales los que de mayor resolución son: río Negro, Llanos y Barinas (Neg-Llan-Bar), con

tres especies, dos de ellas presentes en las tres unidades hidrológicas, *Geophagus abalios* y *Geophagus dicrozoster*, y *Apistogramma hongloi* ausente en el río Negro; Mamoré con Madre de Dios (Mam-MdD), con tres especies que sustentan bien la sinapomorfia (*Apistogramma luelingi*, *Crenicara punctulatum* y *Crenicichla semisineta*); Ucayali, Napo, Caquetá y Putumayo (Ucay-Nap-Caq-Put), definido por *Apistogramma cruzi*, sin embargo esta especie se encuentra ausente del río Ucayali, otras dos especies que integran el grupo son *Apistogramma eunotus* y *Crenicichla proteus*; Guaporé,



Figura 12. Trazo individual de las especies de *Biotodoma*



Figura 13. Trazo individual de las especies de *Crenicara*



Figura 14. Trazo individual de las especies de *Dicrossus*

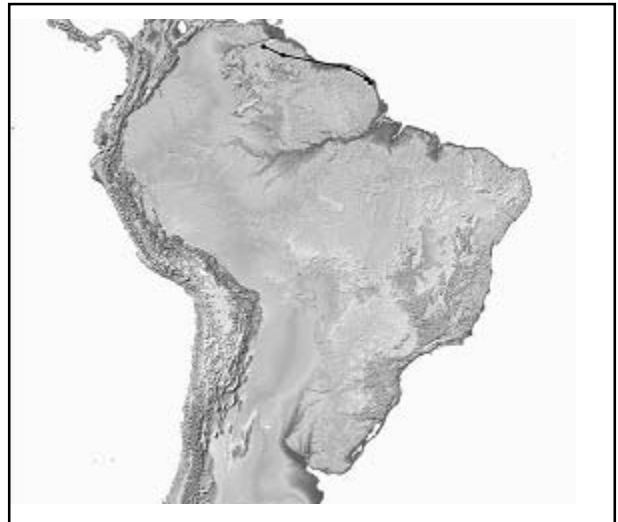


Figura 15. Trazo individual de las especies de *Guianacara*

Paraguay y Paraná (Guap-Parg-Parn) con tres especies, *Apistogramma trifasciata* definiendo la sinapomorfia, ya que está presente en los tres ríos, además, *Apistogramma combrae* ausente del Guaporé y *Satanoperca pappaterra* ausente del río Paraguay; Branco, bajo Amazonas y Tocantins (Bra-Lama-Toc) determinado por la presencia de tres especies, *Satanoperca lilith*, *Crenicichla johanna* y *Satanoperca acuticeps*, siendo la última la que define la sinapomorfia del grupo al estar presente en las tres unidades hidrológicas; Laguna de Los Patos con Uruguay (Ldp-Uru) determinado por dos especies, *Gymno-*

geophagus gymnogeys y *Gymnogeophagus rhabdotus*; y bajo Paraná con Paraíba (Lparn-Pab) determinado por una única especie, *Crenicichla lacustris*.

Otros grupos que presentan algunas politomías, son: Courantijs, Essequibo, Surinam, Oyapock, Approuague, Sinnamary, Mana y Maroní (Ess-Cou-Sur, Oya-App, Sin-Man-Mar), este clado presenta mayor nivel de complejidad ya que lo integran 13 especies, de las cuales solamente una define la sinapomorfia del gran grupo, *Crenicichla saxatilis* presente en todos los ríos, y

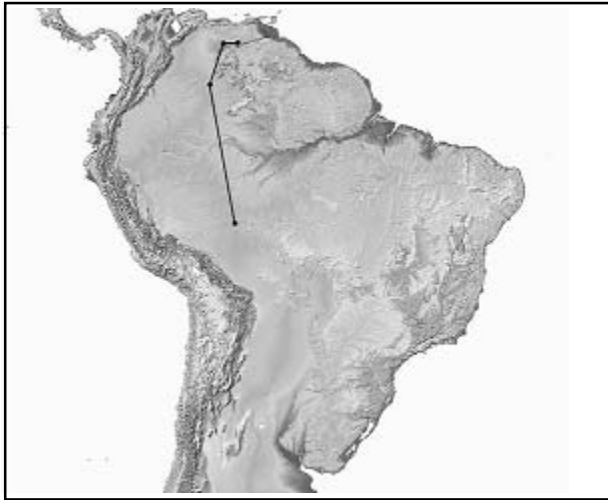


Figura 16. Trazo individual de las especies de *Mikrogeophagus*

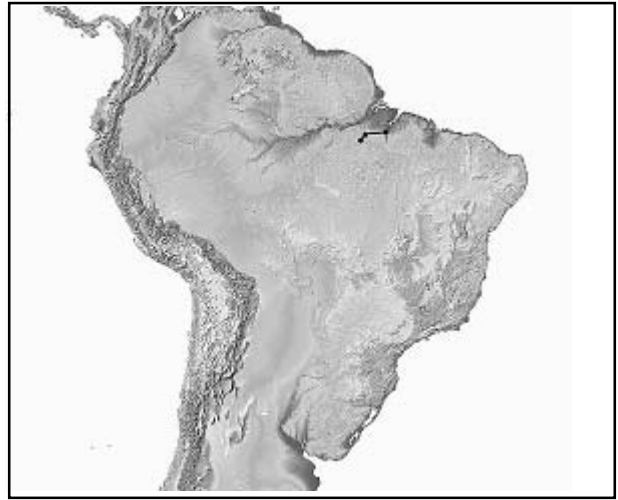


Figura 17. Trazo individual de las especies de *Teleocichla*

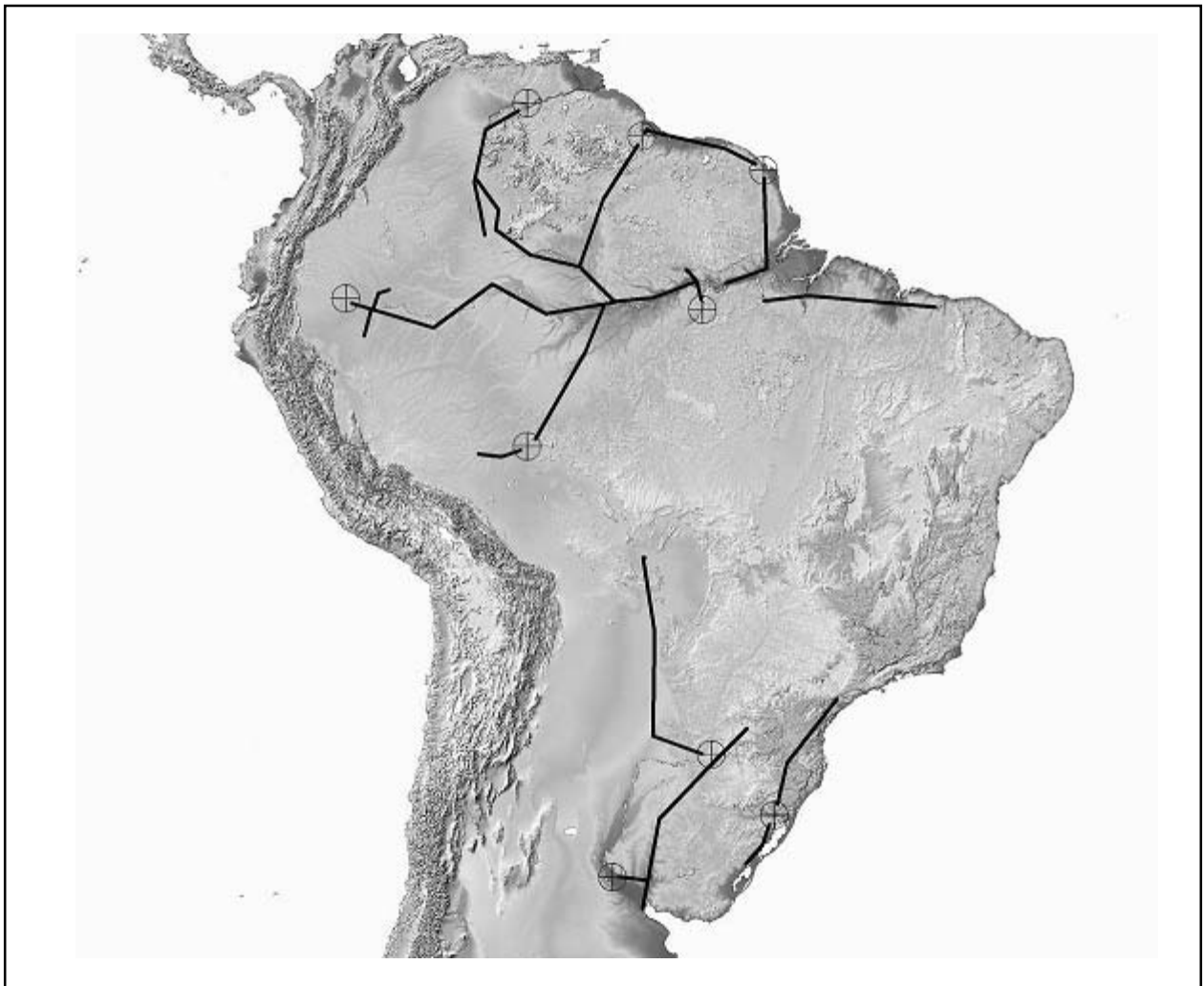


Figura 18. Trazo generalizado y nodos de la subfamilia Geophaginae

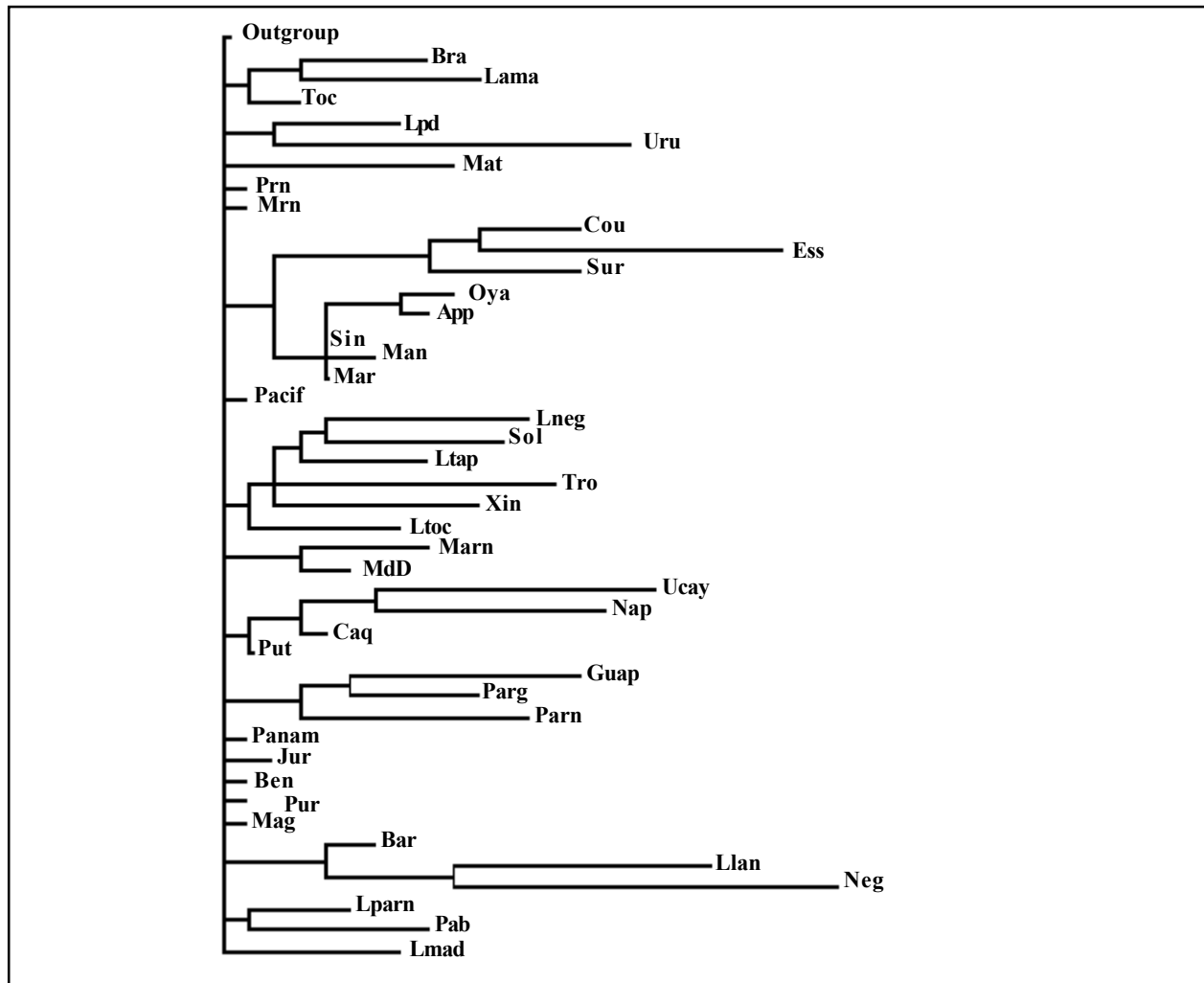


Figura 19. Análisis de simplicidad de endemismos (PAE), Consenso estricto y de mayoría para la subfamilia Geophaginae en el Neotrópico.

seguidamente se encontró que *Geophagus surinamensis* está ausente solo del río Essequibo. A su vez los subclados están definidos por diferentes especies, el del Oya-App está bien soportado por la presencia de *Guianacara geayi*, *Geophagus camopiensis* y *Apistogramma gossei*; el del Cou-Ess-Sur está también bien definido, determinado por *Apistogramma steindachneri* y *Geophagus brachibranchus*; y aunque el subclado de Sin-Man-Mar presenta una politomía evidente, la sinapomorfia está dada por la presencia de *Crenicichla strigata* y *Satanoperca jurupari*. Bajo Negro, Solimões, bajo

Tapajós, Trombetas, Xingú y bajo Tocantins (Lneg-Sol-Ltap, Tro, Xin-Ltoc), aunque agrupa un número considerable de unidades hidrológicas, no se encuentra muy resuelto ya que solo presenta tres especies, *Taeniacara candidi*, *Crenicichla macrops* y la única especie que sustenta la sinapomorfia del grupo, *Acarichthys heckelii*.

Las diez unidades hidrológicas restantes (Parahiba, Maranhao, Juruá, Beni, Purús, bajo Madeira, Magdalena, Pacífico y Panamá), no encuentran ningún tipo de agrupamiento.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El registro fosilífero de la familia Cichlidae documenta y ayuda a interpretar la biogeografía histórica de la subfamilia Geophaginae en el Neotrópico; el más antiguo data del Eoceno con *Proteracara argentina* en lo que actualmente es el noroccidente argentino. Esta especie es considerada grupo hermano de las subfamilias Geophaginae y Ciclasomathinae, por una serie de homologías anatómicas (Malabarba *et al.*, 2006). Otros registros corresponden a especies relacionadas con la subfamilia Ciclasomathinae, como *Tremembichthys pauloensis* para el Oligoceno - Mioceno de Minas Gerais en Brasil, *Aequidens saltensis* y *Paleocichla longirostrum* para el Mioceno de la Argentina, y por último el de *Macracara prisca* para el Plioceno en la zona correspondiente a Parnaíba en Brasil (Malabarba *et al.*, 2008).

Los geofagines ocupan buena porción de Suramérica, sin embargo, para la mayoría de las áreas geográficas donde se han reportado fósiles de la familia no existen reportes actuales para la subfamilia, en parte debido a la modificación temporal de los paleo drenajes, que dio como resultado zonas con menor diversidad aledañas al registro fosilífero, mientras que las regiones más diversas donde están presentes los geofagines, no tienen reportes de este tipo. Esta riqueza diferencial es muy probable que se deba a los ambientes que se generaron en el pasado en las cuencas del Amazonas, del Orinoco y en las Guayanas, los cuales permitieron a una variedad de especies prosperar sin mucha competencia, reflejando la hipótesis de museo planteada por diferentes autores. Por otro lado sería prematuro aseverar que por la pobre representación de la subfamilia en zonas colindantes al registro fosilífero, estas áreas fueran los lugares más antiguos desde donde irradian al resto del continente especies que se diferenciaron con el tiempo. Además se reconoce un gran sesgo en el registro fósil del grupo, en parte debido a que lo integran especies pequeñas no idóneas para conservarse.

Los árboles de tendido mínimo de *Apistogramma* y *Crenicichla* se corresponden a grandes rasgos con los trazos generalizados, exceptuando las áreas de La Laguna de Los Patos en Apistogramma y el medio Amazonas y alto Orinoco en Crenicichla; también son consistentes con las áreas de nodos del conjunto de la subfamilia, al estar presentes en todas las zonas identificadas con estos (Figs. 2, 3 y 18). Se puede inferir así, que quizás la riqueza de estos géneros es debida a su capacidad de dispersión y vicarianza la cual se vio potencializada por los paleo drenajes.

El trabajo de Hubert y Renno (2006) es punto de partida para establecer comparaciones y complementar, de alguna manera, resultados biogeográficos con ictiofauna dulceacuícola en el Neotrópico, ya que estos autores trabajaron con los Characiformes y establecieron de forma hipotética rutas de dispersión ancestrales y paleo conexiones que existieron entre las redes hidrográficas. Así, una de las rutas de dispersión que se supone existió en la antigüedad, es la del alto río Madeira con el alto Paraguay, esta ruta puede ser sustentada con los árboles de tendido mínimo de *Satanoperca* (Fig. 5), *Crenicichla* y *Apistogramma* (Figs. 2 y 3), estos géneros unen estas dos áreas con su recorrido gráfico; de igual manera el PAE da soporte a esta hipótesis, ya que encuentra un clado bien resuelto entre Guap-Parg-Parn, sustentado por la presencia de *Apistogramma trifasciata* (Fig. 19). Otra paleo conexión está entre el Tapajós y el Paraná, observable con el trazo individual de Crenicichla, que une el Paraguay con el Tapajós en su recorrido hacia el alto Madeira. Estas dos rutas se corroboran al saberse que en el Eoceno y Oligoceno, las cabeceras del Paraná alcanzaron a entrar en contacto con el sistema del paleo Amazonas-Orinoco y luego fueron separados por el oroclinal de Bolivia (Lundberg *et al.*, 1998), y si se reconoce que el fósil más antiguo reportado para la familia Cichlidae en Suramérica corresponde al Eoceno y se ubica en el noroccidente argentino, se encuentra mucho sustento a esta hipótesis.

Otras rutas de dispersión planteadas por Hubert y Renno (2006), son la del Paraná con la zona de Paraíba, la cual sustenta el trazo generalizado de *Crenicichla*, que une los sectores del alto río Paraná con el oriente hacia Paraíba (Fig. 2), el PAE brinda sustento igualmente, ya que forma un clado entre Lparn y Pab (Fig. 19). Por otro lado, la paleo ruta del Trombetas-Essequibo con el cladograma arrojado por el PAST no encuentra sustento, sin embargo con el análisis panbiogeográfico el trazo de *Acarichthys* (Fig. 7) la esboza, ya que va desde el Trombetas al Essequibo en una única línea ininterrumpida.

La conexión entre el alto río Negro y alto río Orinoco (Hubert y Renno, 2006) está muy bien soportada con el análisis panbiogeográfico, la evidencian los géneros *Apistogramma*, *Geophagus*, *Satanoperca*, *Biotodoma* y *Dicrossus*, al igual que el trazo generalizado de la subfamilia (Figs. 3, 4, 5, 12, 14 y 18). El PAE obtenido también la corrobora, dando un clado bien resuelto, en el cual las cuatro especies presentes pertenecientes a los géneros *Geophagus* y *Apistogramma* contribuyen a la sinapomorfia del clado Neg-Llan-Bar, en este grupo las dos últimas unidades hidrológicas corresponden a la zonas de los llanos (inundados y altos) y al sector guayanés del occidente venezolano de la cuenca orinoquense (Fig. 19). Con el PAE de Hubert y Renno (2006) también se corrobora esta unión, a través del clado formado entre el Orinoco y alto río Negro.

Otra conexión ancestral ya propuesta y bien corroborada por el análisis panbiogeográfico, es la del río Branco con el Essequibo, a través de los árboles de tendido mínimo de los géneros *Apistogramma*, *Crenicichla* y *Satanoperca*, además del trazo generalizado (Figs. 2, 3, 5 y 18), sin embargo el PAE no la evidencia, dejando al río Essequibo agrupado solamente con drenajes guayaneses (Fig. 19). Por último la ruta de dispersión costera entre las Guayanas y en el nororiente de Brasil planteada por Hubert y Renno (2006), coincide con los árboles de tendido mínimo de *Crenicichla*, *Apistogramma*, *Geo-*

phagus y *Guianacara* (Figs. 2, 3, 4 y 15), sin embargo en el PAE estos drenajes están agrupados con otras unidades hidrológicas o se muestran como autapomorfias (Fig. 19).

Adicionalmente a las paleo conexiones ya reportadas por Hubert y Renno (2006), con el análisis panbiogeográfico se encontraron otras, entre la cuenca del río Orinoco en su sector occidental con el alto río Amazonas, específicamente en las zonas correspondientes al alto río Guaviare (cuenca Orinoco) y al alto río Caquetá (cuenca Amazonas); los géneros que claramente la exponen son *Crenicichla* y *Apistogramma*, y de alguna manera aunque no con la misma longitud, los trazos generalizados (Figs. 2, 3 y 18); esta conexión ha sido documentada por Kullander (2004) en cuanto a la presencia de cíclidos en el piedemonte llanero de la cuenca del río Orinoco y el alto río Caquetá. Otra posible ruta encontrada, es la de la cuenca del río Madeira con el Essequibo, la cual con los árboles de tendido mínimo se sustenta en los géneros, *Crenicichla*, *Biotodoma*, *Crenicara* (Figs. 2, 12 y 13) e indirectamente con paso por el río Amazonas, en *Apistogramma* y *Satanoperca* (Figs. 3 y 5), además del mapa de trazos generalizados (Fig. 18). Sobre estas dos últimas paleo conexiones vale la pena destacar la presencia de nodos para cada una de ellas, en el Madeira y en el alto Amazonas, lo que puede llevar a interpretar como áreas complejas estos dos sectores, de donde poco se sabe y no se encuentra documentado de cómo interactuaron con los demás drenajes.

Aunque no hayan muchas pruebas físicas de la fauna del final del Mioceno, se sabe que en esa época sucedieron muchas incursiones marinas, las cuales fueron bastante drásticas en lo que es hoy en día la cuenca del Paraná, mientras que en el alto Amazonas fueron moderadas por el volumen de las descargas dulceacuícolas y el establecimiento de grandes lagos (Hoorn *et al.*, 1995; Galvis *et al.*, 2006). Estos lagos y el mar en el Paraná estaban relacionados por la conexión que aún existía entre las dos cuencas,

lo que seguramente produjo la dispersión de muchos organismos acuáticos (Galvis *et al.*, 2006). A su vez lo que son hoy en día los afluentes occidentales del Orinoco (Guaviare, Meta, Inírida, por ejemplo) probablemente no se encontraban aislados de los tributarios nortes del Amazonas (lo sugieren los casos de distribución de los géneros *Apistogramma* y *Crenicichla*) y el patrón casi circular de distribución de muchas especies acuáticas en la cuenca alta del Amazonas, podría sugerirse como evidencia de este trabajo, que el nivel del agua con los biotopos ofrecidos no era idóneo, por lo cual las especies se replegaron hacia la parte alta de los drenajes existentes para esa época, y dados los hábitos de muchos de estos organismos se refugiaron en esas zonas, las cuales permanecieron sometidas a los procesos geomorfológicos que hasta hoy en día no han dejado de modificar estos ambientes.

Ya el levantamiento de los paleo arcos, como el del Vaupés y el Michicola, terminó por separar las grandes cuencas (Lundberg *et al.*, 1998 y Machado-Allison, 2007) y a las especies que respectivamente las habitaban; de esta forma algunos hábitats se convirtieron en puntos de marcados endemismos, por la especiación alopátrica que en ellos sucedió.

Complementariamente una coincidencia geológica con respecto a los nodos que se corresponden con los clados resueltos (Figs 18 y 19), es la ubicación de estos con respecto a los paleo arcos, lo que demuestra la complejidad histórica de ciertas áreas geográficas en Suramérica. La zona del medio Orinoco presenta un nodo terminal, el cual coincide con los arcos del Baúl y Arauca en el norte; el nodo presente en el alto Amazonas, se corresponde a la complejidad de paleo arcos presentes en este sector: los de Florencia-Caquetá, Marañon, Serra do Moa, Contaya y Jutai; el nodo del alto río Madeira se corresponde con el arco de Fizcarraldo; el del bajo río Tapajós coincide con el arco de Monte Alegre, y es un punto de ruptura de los trazos generalizados. Mientras que el arco de Purús y de cierta forma el de Caravari, se corresponden

con la zona del río Negro, la cual aunque sin la presencia de nodos, sí es un vértice intrincado de trazos generalizados; algo similar a esto es lo que sucede con el arco del Vaupés, que aunque no encuentra correspondencia con ningún nodo, coincide con una ramificación del trazo generalizado en esta parte. A su vez, el arco de Michicola sin presencia de nodo ni de trazo generalizado (el más cercano corresponde al alto río Paraguay), se puede inferir como un punto de ruptura en la distribución de la subfamilia, corroborando esta hipótesis con el mapa de trazos generalizados, en el cual se observa una desconexión entre el Paraná y el Amazonas (Fig. 18).

El Paraná en particular carece de características geomorfológicas como las de los paleo arcos, lo que permite suponer una historia diferente de la del resto del continente, y a pesar de presentar una riqueza menor a la de las demás regiones, es un área compleja (ya que presenta dos nodos) que se encuentra bien representada por el género *Gymnogeophagus*, el cual con su árbol de tendido mínimo (Fig. 6), asocia a esta cuenca con la zona oriental de La Laguna de Los Patos.

Las rutas históricas establecidas con el mapa de trazos generalizados recuerdan el Neotrópico del temprano-medio Mioceno (20-11,8 Ma.) (Lundberg *et al.*, 1998) en cuanto a la forma de las cuencas del paleo Amazonas y Paraná, y si se tiene en cuenta que las incursiones marinas oscilaron, también hace referencia a los trazos del Orinoco (Fig. 18); además se debe tener presente que la familia Cichlidae es de origen marino y algunas hipótesis a su distribución hacen referencia a rutas transcontinentales. Debido al profundo desconocimiento de la historia de la familia, no podemos dimensionar la influencia de estas transgresiones saladas en la distribución pasada y actual de la subfamilia en el Neotrópico o si por el contrario, fueron los paleo arcos y las conexiones históricas continentales las que realmente determinan la distribución presente. Sin embargo, se puede suponer que la distribución de ésta en la actualidad, es respuesta a fenómenos

geológicos históricos que determinaron la especiación alopátrica y la posterior dispersión en el continente.

Con respecto al PAE, el subclado de Mana, Maroní y Sinnamary, está determinado por dos especies de amplia distribución presentes en muchas más unidades hidrológicas, *Satanoperca jurupari* y *Crenicichla strigata* es muy probable que la politomía presente en esta rama sea debida a esto (Fig. 19). Por otro lado, los clados que exhiben muchas politomías basales, surgen ya que en muchas localidades solo se encuentra una especie, lo que brinda demasiadas autapomorfias que contribuyen como caracteres homoplásicos al análisis del conjunto de la subfamilia; sin embargo, se encuentran algunos clados bien resueltos, soportados por sinapomorfias de caracteres.

También del PAE se puede decir que los clados de las Guayanas y del alto Amazonas son muy similares desde diferentes grupos ícticos, como Characiformes y Perciformes, al igual que las autapomorfias encontradas con drenajes trasandinos, caso del Pacífico, Magdalena y Atrato (Fig. 19). De esta forma se establece que la relación que se encuentra entre el análisis panbiogeográfico y el PAE es alta, ya que casi todas las rutas de dispersión mostradas con los trazos generalizados se corresponden con los clados del PAE, destacándose los de las Guayanas, alto y medio Amazonas, Orinoco y Río Negro, alto Madeira y Paraná (Figs.18 y 19). A este respecto, vale la pena mencionar un trabajo de Lasso *et al.* (1989), donde se plantean hipótesis biogeográficas usando métodos de análisis comparativos de similaridad y PAUP, los

resultados de esta investigación sugieren una relación histórica estrecha entre la ictiofauna de la Gran Sabana y la presente en los ríos Cuyuní y Essequibo, más que una relación de la primera con el río Orinoco; estos resultados tienen correspondencia con el trazo generalizado de la subfamilia en esta área, el cual queda interrumpido entre el bajo Orinoco y la cuenca del Essequibo, presentando nodos estos sectores.

De esta forma, la subfamilia Geophaginae es un ejemplo informativo de las relaciones históricas entre el ambiente y la biota del Neotrópico, ya que corrobora rutas de distribución ancestrales que le permitieron estar presente en el conjunto del continente, actuando las barreras geográficas como modeladoras diferenciales de la gran diversidad de este grupo. La metáfora por la cual se formalizó el método de la Panbiogeografía: “*tierra y vida evolucionan juntas*” y “*la vida es la última capa geológica*”, implica que las barreras geográficas evolucionan con las biotas como fue originalmente establecido por Croizat (1964) y de esta forma, describe muy bien la conexión entre la paleogeografía del Neotrópico y la distribución actual de los geofaginos.

AGRADECIMIENTOS

A Ángel Vilorio por motivar la iniciativa de esta investigación, a Jorge Pérez por su gentil ayuda en el manejo de algunos programas, a Antonio Machado-Allison y Germán Galvis por sus comentarios y discusiones siempre enriquecedoras.

LITERATURA CITADA

- CRISCI, J.V., L. KATINAS Y P. POSADAS
2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, 169 pp.
- CROIZAT, L.
1964. *Space, time and form: the biological synthesis*. Publicados por el autor, Caracas, 881 pp.
- FARIAS, E.P., G. ORTÍ, I. SAMPAIO, H. SCHENEIDER Y A. MEYER
1999. Mitochondrial DNA phylogeny of the family Cichlidae: monophyly and fast molecular evolution of the Neotropical assemblage. *Journal of Molecular Evolution*, 48: 703-711.
- FARIAS, E.P., G. ORTÍ Y A. MEYER
2000. Total evidence: Molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes. *Journal of Experimental Zoology (MOL DEV EVOL)*, 288: 76-92.
- GALVIS, G., J.I. MOJICA, S.R. DUQUE, C. CASTELLANOS, P. SÁNCHEZ-DUARTE, M. ARCE Y A. GUTIÉRREZ
2006. Peces del medio Amazonas, Región Leticia. Serie de guías tropicales de campo No. 5. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia, 546 pp.
- GALVIS, G., J.I. MOJICA, F. PROVENZANO, C. LASSO, R. ROYERO, C. CASTELLANOS, C.A. GUTIÉRREZ, M.A. GUTIÉRREZ, Y.L.P. YESID, L.M. MESA, P. SÁNCHEZ-DUARTE Y C. CIPAMOCHA
2007. Peces de la Orinoquia colombiana con énfasis en especies de interés ornamental. Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, 425 pp.
- HAMMER, Ø., D. HARPER Y P. RYAN
2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 1-9.
- HOORN, C.J., J. GUERRERO, G.A. SARMIENTO Y M.A. LORENTE
1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23: 237-240.
- HUBERT, N. Y J.F. RENNO
2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414-1436.
- KULLANDER, S.O.
1983. A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma*. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 296 pp.
- KULLANDER, S.O.
1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). pp. 461-498. En: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS (Eds.) Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- KULLANDER, S.O.
2004. *Apistogramma alacrina*, a new species of cichlid fish (Teleostei: Cichlidae) from Colombia. *Ichthyological Explorer Freshwaters*, 15 (1): 41-48.
- LASSO, C. A., A. MACHADO-ALLISON Y R. P. HERNÁNDEZ.
1989. Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (alto Caroní) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales, IL (132-131): 109-129.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, H., R.L. HONEYCUTT, M.L.J. STIASSNY Y K.O. WINEMILLER
2005 a. Morphology, molecules, and character congruence in the phylogeny of South American geofagine cichlids (Perciformes, Labroidei). *Zoologica Scripta*, 34 (6): 627-651.
- LÓPEZ-FERNANDEZ, H., R.L. HONEYCUTT Y K.O. WINEMILLER
2005 b. Molecular phylogeny and evidence for an adaptive radiation of geofagine cichlids from South America (Perciformes: Labroidei). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 277-244.
- LUNDBERG, J.G., L.G. MARSHALL, J. GUERRERO, B. HORTON, M.C.S.L. MALABARBA Y F. WESSELINGH
1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical south American rivers. pp. 13-48. En: Malabarba LR, Reis RE, Vari RP, Lucena ZMS, Lucena CAS (Eds.) Phylogeny and classification of Neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- MACHADO-ALLISON, A
2007. Sobre el origen del río Orinoco, su relación con cuencas vecinas, las evidencias biológico-paleontológicas y la conservación de hábitat acuáticos: una revisión basada en la información íctica. *Bol. Acad. C. Fis., Mat. y Nat.*, LXVII (3-4): 25-64.
- MALABARBA, M.C., O. ZUETAB, C. DEL PAPAC
2006. *Proterocara argentina*, a new fossil cichlid from the Lumbra formation, Eocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (2): 267-275.

MALABARBA, M.C. Y L.R. MALABARBA

2008. A new cichlid *Tremembichthys garciae* (Actinopterygii, Perciformes) from the Eocene-Oligocene of eastern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11 (1): 58-68.

MORRONE, J.J.

2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista brasileira de entomología*, 48 (2): 149-162.

SWOFFORD, D.L.

1999. PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony (and another methods). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, M. A.

