

VARIABILIDAD GENÉTICA DEL BAGRE RAYADO *PSEUDOPLATYSTOMA FASCIATUM* (PISCES: PIMELODIDAE) EN EL RÍO MAGDALENA (COLOMBIA)

por

Helena Gallo & Jaime Díaz-Sarmiento*

Resumen

Gallo, H. & J. Díaz-Sarmiento: Variabilidad genética del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum*, (Pises: Pimelodidae) en el río Magdalena (Colombia). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **27** (105): 599-605, 2003. ISSN 0370-3908.

La variabilidad genética del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* fue estudiada a través del análisis de isoenzimas en 15 *loci* codificadores de proteínas en muestras de tejido hepático tomadas en tres localidades del río Magdalena. La distancia genética estándar D (0.00006-0.00041) y el índice de Fijación F_{ST} (0.006) sugieren que son muestras de un mismo linaje. Los valores promedio de heterocigocidad fueron muy bajos y no se encontró polimorfismo en ningún sistema enzimático. Los resultados soportan la idea de la existencia de una población panmictica favorecida por el aislamiento reproductivo generado por eventos geológicos durante la formación de la cuenca, por la ausencia de barreras geográficas infranqueables y el carácter migratorio de *P. fasciatum*. Sin embargo, debido a los sostenidos niveles de sobreexplotación que enfrenta el recurso y al evidente deterioro de la cuenca, surge el cuestionamiento en torno al impacto que puede estar ejerciendo la reducción en el tamaño poblacional sobre la pérdida de variabilidad genética. Se identificaron dos marcadores que pueden ser de gran utilidad para el monitoreo de la salud poblacional.

Palabras clave: Variabilidad genética, peces, río Magdalena, *Pseudoplatystoma*, bagre.

Abstract

Genetic variation of *Pseudoplatystoma fasciatum* (bagre rayado) was explored through allozyme analysis at 15 polymorphic protein coding *loci* in samples from three localities in the Magdalena river basin. Both the Standard genetic distance ($0.00041 < D > 0.00006$) and the Fixation index ($F_{ST}=0.006$) values suggest that individuals belong to the same gene pool. Mean heterozygosity

* Centro de Investigaciones Científicas, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Calle 22 No. 3-30 Bogotá-Colombia. jaime.diaz@utadeo.edu.co

values were extremely low and no polymorphism was detected in any system. Results support the idea of a single panmictic population favored by the reproductive isolation produced by geological events during the formation history of the basin, the absence of geographic barriers and the migratory behavior of the species. However, a question rises on the impact that is being imposed by the sustained overfishing process and the evident deterioration of the basin. The two markers identified may result useful to monitor the health of the population.

Key words: Genetic variability, fish, Magdalena river, *Pseudoplatystoma*, bagre.

Introducción

El estudio de la variabilidad genética constituye un factor fundamental para entender la forma como se estructuran las poblaciones de especies de peces de agua dulce y su interpretación se encuentra estrechamente relacionada con eventos geológicos en la evolución de la cuenca, con las características geomorfológicas, con aspectos biológicos de la especie, como su carácter migratorio, y con la influencia de actividades antrópicas sobre las poblaciones y su hábitat.

El nivel de conocimiento de la genética de poblaciones de la fauna íctica en los principales sistemas riberos de Suramérica, es aún incipiente y las deficiencias en la información disponible impiden el análisis histórico sobre la biogeografía de las especies (Sivasundar *et al.*, 2001) o la diferenciación de stocks o subpoblaciones con fines de manejo.

El río Magdalena es el principal sistema fluvial de Colombia y uno de los complejos acuáticos más extensos de Sudamérica, tiene una longitud de 1.540 km y una cuenca que abarca 273.350 km² (24% del territorio). En la actualidad cuenta con una ictiofauna estimada entre 190 (Mojica, 1999) y 245 especies (Álvarez-León *et al.* en prep), diversidad muy inferior a la de las cuencas del Orinoco (>1.000 especies) y Amazonas, entre 2.500-3.000 especies (Goulding *et al.*, 1996) con las cuales compartió un legado común antes del aislamiento ocasionado por el levantamiento de la cordillera de los Andes en el terciario tardío (Lundberg & Chernoff, 1992).

Aunque la evolución hacia el estado actual de los principales sistemas riberos de Suramérica comenzó con una serie de eventos tectónicos hace 89 millones de años (Ma), que culminaron con el levantamiento de la Cordillera de los Andes hace 10 Ma (Sivasundar *et al.*, 2001), no existen estudios que exploren una posible relación entre éstos y la magnitud o la distribución de la variabilidad genética en especies de la cuenca del Magdalena.

A pesar de que existen evidencias de múltiples extinciones locales en la cuenca (Lundberg & Chernoff,

1992), especies como el bagre rayado, *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766), persisten como evidencia de una adaptación exitosa a las condiciones ambientales sufridas por la cuenca a lo largo de su historia geológica reciente. En el Magdalena, el bagre rayado es la especie de mayor tamaño y ocupa la posición trófica más alta entre los peces carnívoros. Presenta dos picos reproductivos bien definidos y sus migraciones estacionales aguas arriba en el canal principal del río, conocidas localmente como “subienda”, son evidentes en las capturas artesanales, las cuales se han constituido junto con las del bocachico *Prochilodus magdalena* en la base de la pesquería artesanal de la cuenca.

Las capturas de *P. fasciatum* que alcanzaron su volumen máximo de 15.960 toneladas en 1977 (Gutiérrez-Bonilla, 2000), se han visto seriamente disminuidas por motivo de la sobrepesca y del deterioro ambiental evidente que sufren hábitats en el canal principal del río y en el amplio sistema de ciénagas en su plano inundable. Durante la última década se han registrado niveles preocupantes en las capturas (Zárate *et al.*, 1988; Valderrama *et al.*, 1997) y en la actualidad se considera como especie amenazada (Mojica *et al.*, 2002). Con el fin de evitar el colapso total en las capturas, se han implementado medidas de control tradicionales (tallas mínimas, vedas, artes de pesca), pero su eficiencia es aún incierta. Sin embargo, independientemente del resultado que se obtenga a partir de las medidas de control establecidas, éstas no serán suficientes para garantizar la viabilidad del recurso sin una definición de unidades poblacionales.

En el manejo de recursos con importancia pesquera como es el caso el bagre rayado, el reconocimiento de la variabilidad genética con el objetivo de diferenciar stocks puede ser de gran utilidad, para maximizar de manera sostenible el rendimiento de las capturas e identificar el impacto de actividades antrópicas en procesos ecológicos y evolutivos (Moritz *et al.*, 1995), ya que es al nivel de stock donde se establecen las variaciones genéticas y la diversidad intraespecífica necesaria, para responder a condiciones ambientales particulares e incrementar la habilidad para soportar perturbaciones ocasionadas por pesca o degradación del hábitat (Stepien, 1995).

Si se considera que la variabilidad genética refleja de manera importante la historia evolutiva de la especie y representa su probabilidad de adaptación y persistencia, resulta fundamental su exploración como requisito indispensable para su conservación y uso, tal como lo propone la Política Nacional de Biodiversidad (MINAMBIENTE, 1997). Dilucidar la estructura poblacional e identificar las características de la variabilidad genética que permiten a especies con poblaciones amenazadas, como el bagre rayado (Mojica *et al.*, 2002) responder a condiciones ambientales particulares e incrementar la habilidad para soportar problemas de contaminación, como los que enfrenta la cuenca del Magdalena, resulta indispensable en la implementación de estrategias de conservación y manejo.

El estudio planteó la exploración de patrones particulares en la variabilidad genética de *P. fasciatum*, a través del análisis de isoenzimas en muestras de tejido hepático tomadas en tres puntos de la cuenca, y se constituyen en la primera aproximación al tema en la cuenca del Magdalena. Los resultados obtenidos brindan la oportunidad de introducir la reflexión sobre la forma como se establecen las poblaciones de peces migratorios en la cuenca, los factores que pueden afectar la variabilidad genética y su incidencia en la construcción de estrategias de conservación y manejo efectivas de los recursos pesqueros continentales en el país.

Materiales y métodos

Las muestras de tejido hepático se recolectaron durante el segundo semestre de 1999 en tres localidades sobre el río Magdalena (Figura 1). En el momento de la extrac-

ción las muestras se refrigeraron en hielo seco para su transporte al laboratorio, donde fueron maceradas en solución K_2HPO_4 0,1M y congeladas a $-40^{\circ}C$.

Durante el estudio se efectuó electroforesis horizontal en gel de almidón al 10% para 15 loci codificadores de proteínas (Tabla 1). Se emplearon los sistemas buffer Tris-bórico EDTA (pH 9.0), Tris-cítrico (pH 7.1) (Murphy *et al.*, 1996); TBE alcalino (pH 8.6), Tris-HCl (pH 8.6)

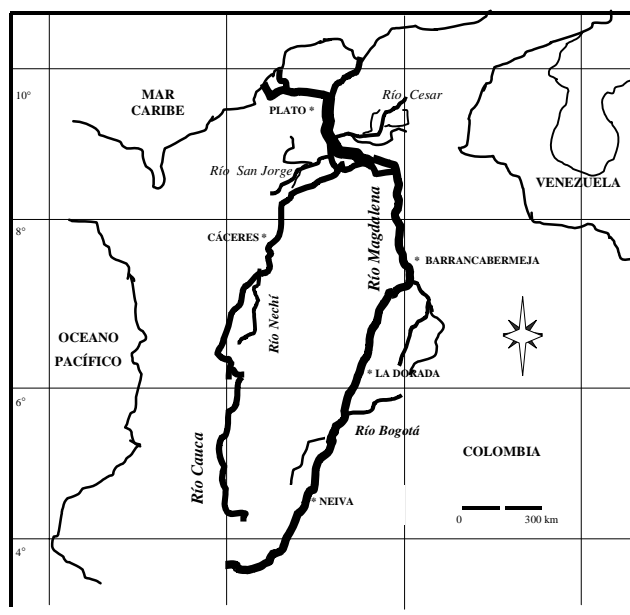


Figura 1. Localización geográfica de las áreas de muestreo sobre el río Magdalena (Plato, Dorada y Barrancabermeja) y localidades hasta donde se distribuye la especie (Cáceres y Neiva).

Tabla 1. Sistemas enzimáticos y loci analizados

Código	Locus	Sistema Enzimático
1.1.1.37	MDH*	Malato dehidrogenasa
1.1.1.204	XDH*	Xantina dehidrogenasa
1.1.1.27	LDH*	Lactato dehidrogenasa
1.1.1.42	IDH*	Isocitrato dehidrogenasa
1.1.1.14	IDDH*	Sorbitol dehidrogenasa
3.1.1.-	aEST*	Alfa Esterasa
1.1.1.8	aGPDH-1*	Alfa Glicerofosfato
	aGPDH-2*	
1.1.1.49	GCDH*	Glucosa fosfato dehidrogenasa
	AO*	Aldehído oxidasa
1.1.1.1	ADH-1*	Alcohol dehidrogenasa
	ADH-2*	
1.1.1.73	ODH-1*	Octanol dehidrogenasa
	ODH-2*	
1.15.1.1	SOD*	Superóxido dismutasa

(Ramírez, 1993). La tinción se realizó de acuerdo con el método de Murphy *et al.*, (1996) y la nomenclatura para los diferentes loci y proteínas siguió lo sugerido por Shaklee *et al.* (1990).

Las frecuencias alélicas se calcularon directamente a partir de los genotipos observados. La distribución de estas frecuencias se comparó con la esperada en el equilibrio de Hardy-Weinberg (Chakraborty & Leimar, 1987; Nei, 1987). Un locus fue asumido como polimórfico en cada población si la frecuencia del alelo más común no sobrepasaba el valor de 0.95 (Sato & Masuda, 1997). La prueba de homogeneidad de las frecuencias alélicas se efectuó mediante el estadístico G (Sokal & Rohlf, 1979). El índice de fijación (F_{ST}) se calculó mediante $F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$ (Nei, 1987; Hartl & Clark 1989) y la prueba de chi-cuadrado se realizó según Röhner *et al.* (1997) $F_{ST} X^2 \approx 2NF_{ST}(K-1)$. La distancia genética estándar (D) fue establecida a partir de $D = -\ln(I)$ (Nei, 1972; 1987) y la migración genética (N_m) se estableció a través de $F_{ST} = 1 / (4N_m + 1)$ (Allendorf & Utter, 1979; Chakraborty & Leimar, 1987).

Resultados

En los 216 individuos analizados no se encontró polimorfismo para ningún sistema. En la localidad de Plato se expresó de manera exclusiva el alelo *101 para IDH^* y MDH^* y en La Dorada y Barrancabermeja el alelo *99 (Tabla 2).

Los valores de heterocigocidad para los 15 loci analizados fueron muy bajos en general con un promedio de 0.0039 (Tabla 3). Los genotipos observados fueron consistentes con lo esperado en el equilibrio de H&W para IDH^* y MDH^* . La prueba de homogeneidad de las frecuencias alélicas no reveló diferencias significativas para estos loci. Por otra parte, el índice de fijación se aproximó a $F_{ST} = 0$, lo cual indicó baja variabilidad genética (Tabla 3).

La distancia genética estándar D en las áreas estudiadas fue baja (0.00006 - 0.00041) (Tabla 4) y el flujo génico arrojó un valor de $Nm = 40$

Tabla 2. Frecuencias alélicas en los 12 sistemas enzimáticos presentes en las tres localidades.

PLATO-MAGDALENA															
ALELOS	MDH	GCDH	aGPDH-1	aGPDH-2	IDH	LDH	a EST	XDH	IDDH	AO	ODH-1	ODH-2	ADH-1	ADH-2	SOD
*101	0.0161				0.008										
*100	0.9839	1	1	1	0.992	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
N	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	62	42	62	42	62
BARRANCABERMEJA-SANTANDER															
*100	1	1	1	1	0.985	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
*99					0.015										
N	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	65	57	65	58	65
LA DORADA-CALDAS															
*100	0.9944	1	1	1	0.972	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
*99	0.0056				0.028										
N	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89

Tabla 3. Índice de fijación (F_{ST}) y prueba de homogeneidad (G)

LOCUS	F_{ST}	G
MDH*	0.0069	6.7830
IDH*	0.0059	7.8220
General	0.0062	-

$P < 0.05$

Tabla 4. Identidad genética (I) (sobre la línea) y distancia genética estándar (D) (abajo de la línea).

PLATO	BARRANCABERMEJA	DORADA
EL PLATO	0.99978	0.99959
BARRANCA BERMEJAMEJA	0.00022	0.99994
DORADA	0.00041	0.00006

Discusión

Los resultados obtenidos evidencian una variabilidad genética muy baja y sugieren la existencia de una población panmíctica, sin grupos locales genéticamente establecidos. Estos resultados que pueden estar asociados con una multiplicidad de factores (ej.: tamaño y estructura poblacional, patrones de migración, sistema de apareamiento y reproducción, estrategia reproductiva, heterogeneidad de hábitat, interacciones tróficas) que son difíciles de evaluar a la luz del conocimiento existente sobre la especie. Sin embargo, si se considera que la variabilidad genética es el resultado de la interacción histórica y actual de los individuos con el ambiente, resulta útil analizar los resultados obtenidos en función de algunos factores relacionados con la historia geológica de la cuenca, la biología de la especie y la influencia antrópica.

El levantamiento tectónico de la cordillera de los Andes, hace 10.5 Ma, ocasionó no sólo cambios en los factores generadores de heterogeneidad en el paisaje de la cuenca (pendiente, sustrato mineral, barreras geográficas, vegetación), sino que de manera fundamental aisló reproductivamente a la población de *P. fasciatum* en el Magdalena con otras poblaciones conespecíficas en las cuencas de la Amazonia y Orinoquia. Este aislamiento que erosionó la diversidad íctica del Magdalena (**Lundberg, 1998; Lundberg et al., 1998; Lundberg & Chernoff, 1992**), sometió a las poblaciones de peces remanentes en la cuenca a la necesidad de asimilar nuevas condiciones (ej.: hábitat, aspectos demográficos, relaciones interespecíficas), lo cual fue logrado exitosamente por *P. fasciatum*, pero no por otras especies que compartían su rango de distribución original (*Arapaima* sp., *Colossoma* sp., *Brachyplatystoma* sp.), que se extinguieron localmente del Magdalena, pero que persisten actualmente en el Amazonas y el Orinoco (**Lundberg & Chernoff, 1992**).

Considerando que la fragmentación del hábitat es un factor determinante en el establecimiento de la variabilidad genética (**Chakravorty & Leimar, 1987; Hartl & Clark, 1989**), la interrupción del flujo génico con individuos que hacían parte de un paisaje mucho más amplio y diverso como las cuencas del Orinoco y Amazonas, puede haber propiciado un proceso de erosión genética, como el que se evidencia en los resultados obtenidos. Sin embargo, resulta importante considerar que la erosión genética no es el único proceso posible a partir de un aislamiento geográfico y reproductivo de una población, ya que a estos eventos puede seguirle una divergencia en el pool génico (**Dobzhansky, 1972**), que en el caso particular, podrían ser responsables de la variabilidad existente y de la presencia de alelos específicos diferentes a los que se

expresan en la cuenca del Orinoco para la misma especie (**Escobar, 2001**).

Otro factor que debe ser considerado para entender la variabilidad genética baja encontrada, es la carencia de barreras geográficas reconocibles en el paisaje actual de la cuenca, lo cual habría actuado a favor de un flujo génico alto como el encontrado y en la prevención del establecimiento de subpoblaciones. Así mismo, a pesar de la incertidumbre que aún existe sobre algunas particularidades de los movimientos estacionales de *P. fasciatum* (extensión, frecuencia de migración individual, fidelidad espacial), el carácter migratorio de la especie como factor facilitador del flujo génico, puede ser a su vez co-responsable de la alta homogeneidad encontrada.

Aun cuando la variabilidad genética baja puede ser el resultado de eventos naturales en la historia evolutiva y adaptativa de la especie, o de su carácter migrador, los resultados obtenidos pueden estar asociados con fenómenos recientes de origen antrópico como la sobrepesca y el deterioro de la cuenca, los cuales son ampliamente reconocidos como precursores en la pérdida de variabilidad genética (**Reeves et al., 1995**).

La sobrepesca en el Magdalena es evidente y a pesar del establecimiento de épocas de veda, regulación de artes de pesca y establecimiento de tallas mínimas de captura, la población se ha reducido drásticamente. Las tallas medias de las capturas sugieren desde 1987 un alto riesgo para la renovación natural (**Zárate et al., 1987**) que se acentúa con el tiempo (**Zárate, 1991; Moreno et al., 1993**) y el volumen de capturas máximo alcanzado en 1977 de 15.960 ton. ha disminuido de una manera progresiva durante las décadas subsiguientes (1.509 ton. en 1986 y 398 ton. en 1995) hasta alcanzar un mínimo registrado de 173 ton (**Gutiérrez-Bonilla, 2000**), con lo cual se plantea la existencia de un fenómeno de “cuello de botella”. Ante esta situación, los resultados encontrados pueden estar reflejando una reducción en la variabilidad genética, ocasionada por endogamia y deriva genética, consideradas ambas como causas principales de esta situación en especies explotadas a nivel pesquero (**Allendorf & Utter, 1979**).

En este momento no se puede determinar con certeza si las reducciones en la abundancia de individuos ha influido en la pérdida de variabilidad genética, sin embargo, cuando la reducción de tamaños poblacionales genera “cuellos de botella” por periodos de tiempo prolongados, los riesgos de pérdida de variabilidad genética, potencial adaptativo y deterioro en la salud de la población son altos. En el caso de *Pseudoplatystoma fasciatum*, se

ha establecido que 10 años o 3 generaciones podrían ser suficientes para ocasionar problemas de vulnerabilidad para la población (**Froese & Pauly**, 2002). Dilucidar este aspecto resulta fundamental en la medición de la efectividad que tienen las acciones de manejo actuales, ya que si se demuestra un impacto real en la estructura genético-poblacional, esto implicaría un efecto negativo e importante en la adaptabilidad y en el legado evolutivo de la especie, además de la permanencia del recurso como tal y sería conveniente reconsiderar la manera como se plantea su manejo para garantizar la viabilidad del recurso.

Así mismo, aunque no existen estudios particulares que relacionen de manera directa la disminución del tamaño poblacional de *P. fasciatum* con el gran deterioro que está sufriendo la cuenca (**Cala**, 1987), es bien conocido que al igual que la sobrepesca, factores como la contaminación o la pérdida de hábitats fundamentales durante alguna parte del ciclo de vida de la especie, actúan sobre la disminución de tasas de reproducción y sobrevivencia, que inciden en la disminución de tamaños poblacionales (**Stepien**, 1995) y en la pérdida de variabilidad genética (**Gaggiotti & Vetter**, 1999). La alteración por contaminación o taponamiento de hábitat (**Bisson**, 1995), como las ciénagas, fundamentales para la permanencia en la cuenca de especies como *P. fasciatum* (**Lundberg & Chernoff**, 1992), afecta la amplitud de nicho, y esto puede contribuir a que se den niveles tan bajos de heterocigocidad y polimorfismo como los obtenidos.

Existen evidencias teóricas y empíricas de la gran importancia que tiene la variabilidad genética en la adaptación y persistencia de una especie, y los resultados obtenidos parecen sugerir que en *P. fasciatum* ésta condición está asociada con una variabilidad genética baja. Sin embargo, aunque la alta homeogeneidad poblacional en los individuos analizados no es extraña en un ambiente con pocas barreras geográficas identificables, como es la cuenca del Magdalena, y con una especie migratoria como el *P. fasciatum*, esta no debe ser interpretada como una respuesta definitiva en torno de la estructura poblacional. La alta homeogeneidad genética debe ser considerada como un factor que incrementa la vulnerabilidad de la especie y los resultados obtenidos deben dar lugar a una exploración más precisa del efecto que pueden estar ejerciendo sobre la variabilidad genética de la especie, factores de origen antrópico como los mencionados anteriormente.

La búsqueda de una interpretación para los resultados del estudio, conduce sin duda al cuestionamiento sobre la forma como se considera la estructura y dinámica de los recursos pesqueros dentro de los sistemas de manejo

actuales en Colombia y nos brinda una oportunidad para la reflexión sobre la necesidad de incorporar enfoques poblacionales más complejos y pertinentes.

Agradecimientos

A Colciencias y a la Universidad Jorge Tadeo Lozano por la financiación del proyecto, a Alirio Montañón por guiar el trabajo de análisis de las muestras y aportar comentarios útiles durante el análisis de los datos, al Dr. Arturo Acero por sus comentarios a lo largo del trabajo y a Pedro Bonfante, William Escorcía y Flor Molla por su colaboración en la recolección de las muestras. Agradecemos también al Dr. Abdón Cortés, a Gloria Vargas y al personal del Centro de Investigaciones Científicas de la UJTL por su colaboración a lo largo de la investigación.

Referencias bibliográficas

- Allendorf F. W & F. M. Utter**. 1979. Population genetics. Pp. 407-454 in D. J. Randall, J. S. Hoar, and R. Brett, eds. Fish Physiology. Academic Press, New York.
- Bisson, P.** 1995. Ecosystem and habitat conservation: More than just a problem of geography. En: evolution and the Aquatic Ecosystem, Defining Unique Units in Population Conservation, Nielsen J. & D. Powers (Ed). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 17:329-333.
- Cala, P.** 1987. La ictiofauna dulceacuática de Colombia: Una visión histórica y su estado actual. Separata: Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. **16**(62): 69-84.
- Chakraborty R., & O. Leimar.** 1987. Genetic variation within a subdivided population. Pp. 89-120. in N. Ryman, and F. Utter eds. Population genetics and fisheries management. University of Washington Press, Seattle.
- Dobzhansky T.** 1972. Species of *Drosophila*. Science 177: 664-669
- Escobar, D.** 2001. Variabilidad genética de los Bagres *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la Orinoquia Venezolana y sus implicaciones de manejo. Tesis de Maestría Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora" UNELLEZ, Guanare, Venezuela 90p.
- Froese, R. & Pauly, D.** Editors. 2002. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. 30 September 2002.
- Gaggiotti, O. E. & Vetter, R. D.** 1999. Effect of life history strategy, environmental variability, and overexploitation on the genetic diversity of pelagic fish populations. Can. J. Aquat. Sci., **56**:1376-1388.
- Goulding M., N. Smith & D. Mahar.** 1996. Floods of Fortune. Columbia University Press, New York, 180p.
- Gutiérrez-Bonilla F.** 2000. El Río Grande de la Magdalena. Ministerio del Medio Ambiente, Dirección de Ecosistemas, Informe Técnico, s.p.
- Hartl, D. L., & A. G. Clark.** 1989. Principles of population genetics. 2 ed. Sinauer Associates.

- INPA, 1998. Boletín Estadístico Pesquero. Bogotá, 114p.
- Lamus E., & C. Beltrán.** 1975. Contribución al conocimiento de la biología del bagre pintado *Pseudoploystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766) y su importancia pesquera. Medellín.
- Lundberg, J. G.** 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. Pp. 49-68 in L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari et al. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Edipucrs. Porto Alegre.
- **L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. Malabarba, & F. Wesselingh.** 1998. The stage for neotropical fish diversification: An history of tropical South American rivers. Pp. 13-48 in L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari et al. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Edipucrs. Porto Alegre.
- **& B. Chernoff.** 1992. A Miocene Fossil of the Amazonian Fish *Arapaima* (Teleostei, Arapaimidae) from Magdalena river region of Colombia-Biogeographic and evolutionary implications. *Biotrópica* 24(1): 2-14.
- MINAMBIENTE, 1997. Reporte Nacional de la Biodiversidad. Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, 3 Tómos.
- Mojica, J.I.** 1999. Lista preliminar de las especies de peces dulceacuícolas de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Volumen XXIII. Bogotá, Colombia.
- **C. Castellanos, J.S.Usma & R. Álvarez-León.** 2002. Libro Rojo de Peces Dulceacuícolas de Colombia. Serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia/Ministerio del Medio Ambiente/Instituto Alexander Von Humboldt, Editorial Panamericana, Bogotá, 285p.
- Moreno C., M. Valderrama & C. Beltrán.** 1993. Epocas de reproducción, tallas medias de madurez gonadal y análisis de la problemática con referencia a las tallas de captura del bagre rayado (*Pseudoploystoma fasciatum*) en el Medio Magdalena, sector de Barrancabermeja. INPA, Bogotá, Inform Técnico. 23 p.
- Moritz C., S.Lavery & R. Slade.** 1995. Using Allele Frequency and Phylogeny to Define Units for Conservation and Management. En: Evolution and the Aquatic Ecosystem, Defining Unique Units in Population Conservation, Nielsen J & D. Powers (Ed). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 17: 249-262.
- Murphy R. W., J. W. Sites, D. G. Buth, & C. H. Haufler.** 1996. Proteins: Isozyme electrophoresis. In Molecular systematic. 2ed. Sinauer Associates Inc. Massachusetts.
- Nei M.** 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-293.
- . 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press. New York.
- Ramírez H.** 1993. Características genéticas, moleculares e Fisiológicas de *Collophysus macroperus* (Siluriformes, Pimelodidae) do Rio Solimoes e do Rio Negro (Amazônia Central). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia Universidade Federal do Amazonas.
- Reeves, G. H. L. E. Brenda, K. M. Burnett, P. A. Bisson & Sedell, J. R.** 1995. A disturbance-based ecosystem approach to maintaining and restoring freshwater habitats of evolutionary significant units of Anadromous Salmonids in the Pacific Northwest. En: Evolution and the Aquatic Ecosystem, Defining Unique Units in Population Conservation, Nielsen J & D. Powers (Ed). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 17:334-349.
- Röhner M., R. Bastrop & K. Jürss.** 1997. Genetic differentiation in *Hediste diversicolor* (Polychaeta: Nereididae) for the North Sea and the Baltic Sea. *Marine Biology* 130: 171-180.
- Sato M., & Y. Masuda.** 1997. Genetic differentiation in two sibling species of the brackish-water polychaete *Hediste japonica* complex (Nereididae). *Marine Biology* 130: 163-170.
- Shaklee J. B., F. W. Allendorf, D. C. Morizot, & G. S. Whitt.** 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Transactions of the American fisheries Society.* 119: 2-15.
- Sivasundar A., B. Eldredge & G. Orti.** 2001. Population structure and biogeography of migratory freshwater fishes (*Prochilodus: Characiformes*) in major South American rivers. *Molecular Ecology* (2001) 10, 407-417.
- Sokal R. R., & F. J. Rohlf.** 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica.* H. Blume. Madrid.
- Stepien C.** 1995. Population genetic divergence and geographic patterns from DNA sequences: examples from marine and freshwater fishes. En: Evolution and the aquatic ecosystem, defining unique units in population conservation, Nielsen J & D. Powers (Ed). American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 17: 263-287.
- Valderrama M., I., Beltrán, & C. Moreno.** 1997. Épocas de reproducción, talla media de madurez gonadal y análisis de la problemática con referencia a las tallas de captura del bagre rayado *Pseudoploystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766), en el medio Magdalena, Sector Barrancabermeja. IV Simposio colombiano de Ictiología 75.
- Zárate M.** 1991. Estimación del crecimiento y mortalidad del bagre pintado (*Pseudoploystoma fasciatum*) en la parte baja de la cuenca del río Magdalena y su relación con el grado madurez sexual. INDERENA, Cartagena, Informe Técnico. 59 p.
- . **M. Valderrama, G.Vera & C. Moreno.** 1987. Talla media de madurez y talla media de captura del bagre rayado (*Pseudoploystoma fasciatum*) en la cuenca del Magdalena, y análisis de su problemática. INDERENA, Cartagena, Informe Técnico. s.p.
- . **J. Martínez, & P. Caraballo.** 1988. Captura y esfuerzo pesquero en la Cuenca del Río Magdalena y su sistema de planos inundables durante la subienda 1987 y estado actual de sus pesquerías. INDERENA, Cartagena.

