

















Historia evolutiva y paleobiogeografía de las tortugas de Colombia

Edwin Alberto Cadena



Primera parte: MACROEVOLUCIÓN

Colombia junto con Brasil son los dos países con mayor diversidad actual de tortugas en Suramérica y Colombia en particular, ocupa el primer lugar a nivel mundial por poseer el mayor número de familias en los diferentes ecosistemas marinos, terrestres y de agua dulce (Turtle Taxonomy Workin Group 2011). Sin embargo, bajo qué condiciones ecológicas, geográficas y climáticas esta diversidad actual surgió y evolucionó durante los últimos 150 millones de años, ha sido por muchas décadas un gran misterio, que apenas recientemente se empieza a revelar con la aparición y descripción de nuevos fósiles.

Este capítulo es un breve recorrido del conocimiento actual sobre tortugas fósiles en Colombia, incluyendo la descripción de las localidades, periodos geológicos, fósiles, así como las implicaciones sistemáticas, filogéneticas y paleobiogeográficas de estos descubrimientos en la comprensión de la evolución de estos reptiles en la región tropical de Suramérica. Finalmente, se discuten los grandes desafíos y rutas en la cuales se debería encaminar la investigación paleontológica sobre tortugas fósiles en Colombia.

Mesozoico (de 250 a 65 millones de años atrás)

La era Mesozoica incluye tres grandes periodos geológicos: Triásico, Jurásico y Cretáceo. En particular para los reptiles, el Triásico marca el inicio de una gran explosión evolutiva en la cual surgieron la mayoría de los grandes grupos actuales y otros ya extintos como los dinosaurios (no-aves), pterosaurios y grandes reptiles marinos. En el caso de las tortugas, el registro fósil muestra que su aparición ocurrió a finales del Triásico, hace aproximadamente 220 millones de años. Ejemplo de ello es Odontochelys semitestacea (Li et al. 2008) encontrada en rocas marinas en el suroeste de China y la cual constituye la tortuga más antigua encontrada hasta hoy, que muestra un plastrón completamente desarrollado y las primeras fases de lo que llegaría a ser posteriormente el caparazón. Durante el Jurásico Medio (hace ~165 millones de años), las tortugas se separaron en dos grandes grupos: criptodi-



A. Castro

ras, tortugas que retraen el cuello dentro de la concha y pleurodiras, tortugas que retraen el cuello lateralmente (Danilov y Parham 2008), grupos que han permanecido hasta el día de hoy, con importantes variaciones en su diversidad y distribución geográfica.

Cretáceo (de 145 a 65 millones de años atrás)

En el 2005 un gran descubrimiento tuvo lugar en Zapatoca, departamento de Santander (Figura 1). Se trata de la que hasta hoy en día constituye la tortuga fósil más antigua no solo de Colombia, sino también de todo el norte de Suramérica: *Notoemys zapatocaensis* (Cadena y Gaffney 2005)

como fue bautizada. Esta es una especie primitiva de pleurodiro que habitó un mar somero que cubría gran parte de la zona central v noroccidental de Colombia durante el periodo conocido como el Valanginiano (~130 millones de años; Figura 2a). Notoemys zapatocaensis está representada por varias conchas articuladas (caparazón y plastrón; Figura 3a-c) que constituyen los fósiles más completos que se conocen de este género. La importancia de esta especie fósil radica en la excelente preservación de las características del plastrón, las cuales muestran una transición entre las formas más primitivas de pleurodiros y los actuales representantes de este grupo, al igual que la primera evidencia de



Figura 1. Mapa de Colombia con las localidades en las cuales se han encontrado tortugas fósiles. **1)** Zapatoca, Santander; **2)** Villa de Leyva, Boyacá; **3)** Mina El Cerrejón, Guajira; **4)** Nemocon, Cundinamarca; **5)** Mina Calenturitas, Cesar; **6)** Relleno Doña Juana, Bogota D. C; **7)** La Venta, Huila; **8)** Castilletes, Guajira; **9)** Pubenza, Cundinamarca.

dimorfismo sexual en tortugas (Cadena et al. 2012a).

Recientemente, en la misma localidad en la cual se descubrió Notoemys zapatocaensis, aparecieron restos fósiles del caparazón de una tortuga criptodira, que constituyen el registro más antiguo de este grupo en el norte de Suramérica (Cadena 2011a). A su vez, se encontraron fragmentos de un caparazón que potencialmente pertenecerían al que sería el registro más antiguo de un podocnemidoideo (Cadena 2011b). La superfamilia Podocnemidoidea hace parte de los pleurodiros y en ella se incluyen varias familias extintas y la actual familia Podocnemididae, la cual incluye los géneros Podocnemis y Peltocephalus; tortugas que hoy en día habitan gran parte de los sistemas fluviales del norte de Suramérica.

Otra localidad de importancia por el abundante registro fósil de tortugas del Cre-

táceo particularmente del Barremiano-Aptiano (~125 millones de años), es Villa de Leyva, en el departamento de Boyacá (Figura 1). El primer reporte de tortugas marinas en esta localidad describe una mandíbula y un fragmento de molde craneal que fueron atribuidos a la superfamilia Chelonioidea (De la Fuente y Goñi 1983). A su vez un cráneo completo pero parcialmente descrito y que hace parte de las colecciones del Museo de Paleontología de la Universidad de California, en Berkely, USA, fue atribuido por Smith (1989) a la familia Protostegidae, potencialmente al género Desmatochelys; sin embargo, solo hasta hace pocos años el cráneo fue finalmente preparado. Actualmente se está trabajando en la redescripción de este cráneo, así como también en la descripción de nuevas y más completas tortugas fósiles de Villa de Levva, colectadas en la última década por la Fundación colombiana de Geobiología.

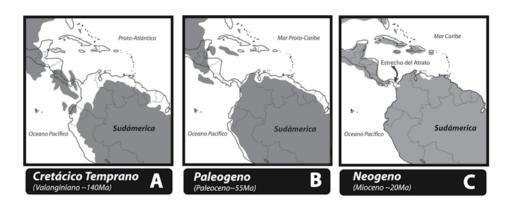


Figura 2. Reconstrucciones tectónicas para el norte de Suramérica, basadas en Paleomap project www.scotese.com. **a)** Cretáceo Temprano, Valanginiano. Se inicia la apertura del Atlántico tras la separación entre África y Suramérica. **b)** Paleogeno, Paleoceno. Se desarrolla un extenso mar epicontinental en el norte de Suramérica. **c)** Neogeno, Mioceno. El estrecho del Atrato separa Centroamérica de Suramérica. En sombreado gris se indican las zonas expuestas o no sumergidas por mar.



A. Castro

El Cretáceo Tardío (desde 100 hasta hace 65 millones de años), sigue siendo un completo enigma en cuanto a cuales especies de tortugas habitaron el norte de Suramérica, a pesar de la existencia de importantes secuencias de rocas de esta edad, particularmente en el valle superior del río Magdalena. Sin embargo, es muy probable que los grandes protostegididos como *Archelon y Protostega* de casi tres metros de largo o formas similares, hayan habitado los mares colombianos de ese entonces.

Cenozoico (de 65 millones de años hasta el presente)

Hace 65 millones de años un gran meteorito impactó la tierra en la Península de Yucatán (México), desencadenando una serie de eventos climáticos y ecológicos que terminaron por extinguir gran parte de la fauna y flora del Cretáceo, incluyendo los dinosaurios (no-aves), pterosaurios, reptiles marinos y amonitas, entre otros (Schulte *et al.* 2010). El evento de extinción del Cretáceo-Paleogeno, como es lla-

mado actualmente, marca el comienzo de la Era Cenozoica, la cual se divide en tres periodos: Paleogeno, Neogeno y Cuaternario.

Paleogeno (de 65 a 23 millones de años atrás)

Los primeros diez millones de años del Paleogeno constituyen la época conocida como Paleoceno (Figura 2b). Por décadas, la fauna y flora que habitó el norte de Suramérica durante el Paleoceno justo después de la extinción del Cretáceo-Paleogeno, fue un completo misterio. Hace aproximadamente cinco años, geólogos y paleontólogos del Instituto Colombiano de Petróleo, el Museo de Historia Natural de la Florida, el Instituto Smithsoniano, la Universidad Industrial de Santander y Carbones del Cerrejón, descubrieron la que hasta el momento es la más fascinante fauna y flora fósiles del Paleoceno de Suramérica en la mina de carbón del Cerrejón, en la Península de La Guajira (Figura 1). La fauna fósil del Cerrejón es principalmente

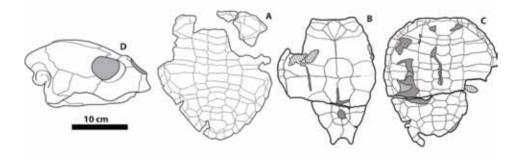


Figura 3. Tortugas fósiles del Cretáceo Temprano de Colombia. **a)** Vista dorsal del caparazón de *Notoemys zapatocaensis* (Cadena y Gaffney 2005). **b-c)** Vista ventral del plastrón y dorsal del caparazón del más completo espécimen de *N. zapatocaensis* descrito en (Cadena *et al.* 2012a). **d)** Cráneo de *Desmatochelys* sp. (Smith 1989), encontrado en Villa de Leyva, actualmente depositado en la colecciones del Museo de Paleontología de la Universidad de California en Berkeley.

dominada por reptiles, entre los que se encuentran *Titanoboa cerrejonensis*, que con sus 13 metros de largo es hasta ahora la serpiente más grande que haya existido en la tierra (Head *et al.* 2009); cocodrilos con hocicos extremadamente cortos como *Cerrejonisuchus improcerus* (Hastings *et al.* 2010) y de cerca de seis metros de largo como *Acherontisuchus guajiraensis* (Hastings *et al.* 2011).

Las tortugas son el grupo de reptiles más diverso en la fauna fósil del Cerrejón, incluyendo una de las tortugas pleurodiras con la concha más gruesa que se conoce hasta el momento, con un espesor óseo de casi tres centímetros en el caparazón y plastrón, y un tamaño total de la concha de al menos un metro. Bautizada como Cerrejonemys wayuunaiki (Cadena et al. 2010) (Figura 4b), es el podocnemídido más cercano al actual género Podocnemis, y forman la redefinida subfamilia Podocnemidinae, donde ambos géneros comparten la reducción del hueso post-orbital en el cráneo (Figura 4a-b). La segunda especie de podocnemídido del Cerrejón es la tortuga más grande que se conoce de todo el Paleogeno, con un cráneo de aproximadamente 23 cm de largo y bautizada como Carbonemys cofrinii (Cadena et al. 2012b) (Figura 4d). Una concha de aproximadamente 170 cm de largo podría corresponder a C. cofrinii; sin embargo, como no fue encontrada asociada con el cráneo, ha sido referida como Pelomedudoides incertae sedis Taxon A (Figura 4e), presentando gran similitud con la concha de Stupendemys geographicus (Wood 1976), la más grande tortuga de agua dulce que se conoce.

El tercer grupo de tortugas del Cerrejón, lo constituyen tortugas relativamente pequeñas que alcanzan un máximo de 35 cm de largo en la concha y que carecen totalmente de la serie de huesos neurales en el caparazón y de escama cervical. Debido a la falta de cráneo asociado a alguno de las casi 15 diferentes conchas encontradas, este taxon es también referido temporalmente como Pelomedusoides *incertae sedis* Taxon B (Cadena *et al.* 2012b).

El último grupo de tortugas fósiles del Cerrejón representa una familia extinta de pleurodiros. Bothremydidae ha sido la familia más diversa de pleurodiros que habitó sistemas fluviales y costeros de casi todos los continentes desde el Cretáceo Temprano hasta el Eoceno (~40 millones de años atrás; Gaffney et al. 2006). Puentemys mushaisaensis (Cadena et al. 2012c), como fue bautizado el bothremydidido del Cerrejón, fue una tortuga que alcanzó los 110 cm de largo, con la particularidad de tener un caparazón casi circular (Figura 4f). Al menos 65 especímenes de diferentes estados ontogenéticos fueron estudiados, lo cual permitió verificar la variación de las características de la concha desde el estado juvenil hasta adulto en esta especie fósil.

Una segunda localidad con tortugas también del Paleoceno, es la mina de carbón de Calenturitas, en la zona de la Jagua de Ibirico en el departamento del Cesar (Figura 1). Allí se encontró un plastrón con una excelente preservación de las cicatrices pélvicas, indicando que se trata de un pleurodiro que por la morfología general es potencialmente atribuido a la familia Podocnemididae. Este es estudiado en la actualidad por el autor de este capítulo.

Tortugas del Paleoceno Tardío también han sido encontradas en la Sabana de Bogotá, específicamente en el municipio de Nemocón, departamento de Cundinamar-



A. Castro

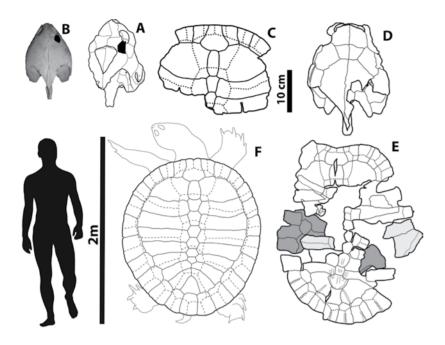


Figura 4. Tortugas fósiles del Paleoceno, mina de El Cerrejón, Guajira. **a)** Cráneo de *Cerrejonemys wayuunaiki* (Cadena *et al.* 2010) en vista dorsal, en negro se destaca la forma y posición del hueso post-orbital. **b)** Cráneo de una actual *Podocnemis expansa*, con la respectiva indicación en negro del hueso post-orbital. **c)** Parte anterior del caparazón de *C. wayuunaiki.* **d)** cráneo de *Carbonemys cofrinii* (Cadena *et al.* 2012b), en vista dorsal. **e)** Caparazón de Pelomedusoides *incertae sedis* Taxon A, en vista dorsal. **f)** Reconstrucción de *Puentemys mushaisaensis* (Cadena *et al.* en prensa), en vista dorsal.

ca (Figura 1). Allí fragmentos del plastrón y caparazón son abundantes en rocas de la Formación Bogotá. Aunque hasta el momento no se ha recuperado material craneal que permita una sistemática paleontológica más precisa, es claro que estos fragmentos fósiles pertenecen a pleurodiros, potencialmente atribuidos a la familia Podocnemididae.

La única localidad del Eoceno (de 55 a 35 millones de años atrás) con registro fósil de tortugas en Colombia, se encuentra

ubicada en la quebrada el Mochuelo, dentro de los límites del relleno sanitario de Doña Juana, al suroeste de Bogotá (Figura 1). Allí, no solo aparecen tortugas sino también pequeños lagartos, cocodrilos, ranas, mamíferos incluidos marsupiales, que en la actualidad están siendo estudiados por paleontólogos del Museo de Historia Natural de la Florida, incluyendo el autor de este capítulo.

Hasta el momento no se conocen localidades en Colombia con registro de tortugas fósiles del Oligoceno; la última época del Paleogeno, la cual tuvo lugar entre 35 y 23 millones de años atrás. Esto es debido en particular a la falta de exploración paleontológica, ya que las secuencias de rocas del Oligoceno existen principalmente en el valle medio del río Magdalena. Las campañas paleontológicas demandan gran cantidad de tiempo en la preparación logística, además de recursos económicos, que generalmente no son tan fáciles de conseguir en el campo de la Paleontología.

Neogeno (desde 23 a 2,5 millones de años atrás)

El Neogeno se divide en dos épocas conocidas como el Mioceno y el Plioceno. El registro de tortugas neogenas en Colombia se inicia con los fósiles encontrados por el Ingeominas, en la localidad de Pubenza, municipio de Tocaima, departamento de Cundinamarca (Figura 1), los cuales tienen una edad Mioceno temprano (~20 millones de años atrás). En esta localidad es abundante la presencia de Chelus colombiana, una tortuga pleurodira de la familia Chelidae y que tiene su representante actual, la matamata (Chelus fimbriatus) que habita las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas. La presencia de C. colombiana en la región central de Colombia hace 20 millones de años muestra que este género tuvo una más amplia distribución geográfica en el norte de Suramérica y que eventos geológicos como el levantamiento de la cordillera Oriental, así como tal vez limitaciones ecológicas y áreales, contribuyeron con extinciones locales y la posterior configuración biogeográfica actual de este género (Cadena et al. 2008). Fragmentos del caparazón y plastrón de podocnemídidos también hacen parte de los fósiles encontrados en esta localidad, indicando potencialmente relaciones ecológicas muy similares a las actuales, entre podocnemídidos y chélidos en los comienzos de la que es hoy la cuenca del río Magdalena.

Tortugas del Mioceno Tardío (hace ~14 millones de años), son abundantes en la región del desierto de la Tatacoa, particularmente en La Venta, departamento del Huila. Como parte de un gran proyecto paleontológico realizado en los años noventa, que contó con la colaboración de diferentes entidades, entre ellas Ingeominas, la Universidad Nacional de Colombia y la Universidad de Duke en USA, gran parte de la fauna fósil de La Venta fue descrita, incluyendo las tortugas (Wood 1997). La primera de estas tortugas corresponde a una concha articulada (caparazón y plastrón) bautizada como Podocnemis pritchardi. Una segunda especie denominada Podocnemis medemi está representada por la parte anterior de un caparazón y un plastrón casi completo. Adicionalmente, un cráneo parcialmente preservado fue atribuido como *Podocnemis* sp. y que desafortunadamente permanece extraviado de las colecciones tanto del Ingeominas como de la Universidad de Duke. Aunque la atribución del material de La Venta a la familia Podocnemididae está bien soportada, cumpliendo con el único carácter que permite identificar los podocnemídidos en la concha, como es la condición de las escamas pectorales cubriendo la parte posterior de ambos epiplastrónes (Gaffney et al. 2011), los caracteres diagnósticos usados para la definición de las dos especies P. pritchardi y P. medemi requieren de una reevaluación, ya que son altamente variables no solo dentro del género sino también a nivel de especies, e incluso varían ontogeneticamente (observación personal de material actual de Podocnemis).

 $^{\circ}$



A. Castro

Junto con los podocnemídidos de La Venta, también fue descrito un plastrón completo y parte del borde del caparazón de una tortuga criptodira terrestre, atribuida por Wood (1997) al género Geochelone sp. (actual Chelonoidis). Este registro es el registro más temprano que se conoce de miembros de la superfamilia Testudinoidea en Suramérica, la cual incluye las familias Geoemydidae, Testudinae, Emydidae y Platysternidae (Lourenco et al. 2012). Los testudinoideos arribaron desde Norte y Centroamérica a Suramérica, posiblemente a través de dos principales rutas, las Antillas caribeñas y el Istmo de Panamá. Recientemente, fósiles del Mioceno Temprano (~23 millones de años) colectados en los alrededores del Canal de Panamá, evidencian la presencia de varios testudinoideos habitando muy cerca de Suramérica mucho antes del cierre final del Istmo de Panamá (Figura 2c), el cual se produjo hace aproximadamente cinco millones de años. Junto a estos testuninoideos también fueron encontrados podocnemídidos, evidenciando el que tal vez fue el primer contacto entre tortugas de Norte y Centroamérica con tortugas de Suramérica, y que seguro tuvo un profundo impacto ecológico y en la configuración geográfica de las tortugas actuales de Colombia (Cadena et al. 2012d).

La primera localidad con tortugas fósiles del Plioceno fue descubierta recientemente en la región oriental del departamento de La Guajira (Figura 1), por un equipo de paleontólogos del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, con sede en Panamá. Hasta el momento se han encontrado varios restos de caparazón y plastrón que potencialmente corresponden a podocnemídidos, los cuales el autor está estudiando actualmente.

Cuaternario (desde 2,5 millones hasta el presente)

El Cuaternario se divide en dos épocas; el Pleistoceno (desde 2,5 millones a 12.000 años atrás) y el Holoceno (desde 12.000 años hasta el presente). Hasta el momento solo una localidad ha mostrado registro fósil de tortugas del Cuaternario en Colombia. Se trata de Pubenza, en el municipio de Tocaima, departamento de Cundinamarca (Figura 1). En esta localidad, la edad de las rocas es Pleistoceno tardío (~ 16.500 años atrás), y es abundante el contenido de pequeñas tortugas criptodiras, de la familia Kinosternidade, atribuidas como Kinosternon sp. (Cadena et al. 2007). Estas tortugas de aproximadamente diez centímetros de largo habitaron junto con mastodontes en pequeños lagos de la que hoy es la cuenca del río Bogotá. Al igual que los testudinoideos, los kinostérnidos es otro de los grupos que arribó a Suramérica desde Norte y Centroamérica, posiblemente a comienzos del Cuaternario a través del Istmo de Panamá.

En resumen, los nuevos descubrimientos fósiles del norte de Suramérica descritos en este capítulo revelan por primera vez la historia evolutiva de las tortugas en el Neotrópico. Una historia que tiene sus comienzos en el Cretáceo Temprano, con la existencia de pleurodiros y criptodiros primitivos que habitaron los mares someros que cubrían gran parte de lo que hoy es Colombia, y que muy seguramente se dispersaron y diversificaron al tiempo que Suramérica continuaba su separación de África. Aunque desconocemos que tortugas habitaron el Cretáceo Tardío en esta parte de Suramérica, es claro que sus descendientes sobrevivieron, se diversificaron y se adaptaron a los desafíos ecológicos y climáticos de inicios del Cenozoico, justo después de la extinción del CretáceoPaleogeno. El registro fósil muestra que ancestros de los actuales podocnemídidos que habitan el norte de Suramérica tuvieron su origen en el Paleoceno, y que a pesar de los importantes eventos climáticos como calentamientos, enfriamientos, fuerte actividad tectónica que produjo volcanismo y el levantamiento de los Andes en los últimos 55 millones de años, han logrado sobrevivir hasta hov. Adicionalmente, el cierre del Istmo de Panamá fue otro de los grandes eventos geológicos con impacto sobre la distribución de las tortugas actuales neotropicales, ya que facilitó el arribo de tortugas criptodiras del Norte y Centroamérica, las cuales se adaptaron muy bien a las condiciones tropicales y potencialmente tuvieron un importante papel en la restricción y configuración actual de los podocnemídidos.

Finalmente, es importante destacar que apenas se está tocando la punta del iceberg de lo que representa entender la historia evolutiva de las tortugas y de la fauna tropical en el norte de Suramérica. Será necesario desarrollar más campañas exploratorias, no solo en las áreas donde se han hecho descubrimientos, sino también en áreas que permanecen vírgenes y que nunca han recibido los ojos de paleontólogos intrépidos buscando al menos un fragmento de hueso fósil. Uno de los grandes desafíos de la paleontología en Colombia está en desarrollar un protocolo legal de colección y preservación del patrimonio paleontológico, así como también lograr un mayor impacto en la sociedad, lo cual se dará a través de la creación de más museos locales, conservación de los ecosistemas donde permanecen los yacimientos en la actualidad, sitios web para la difusión de los descubrimientos fósiles y la inclusión de temas evolutivos y de entendimiento

de la historia de nuestra biodiversidad en colegios y escuelas del país.

Bibliografía

- Cadena, E. A. 2011a. First record of eucryptodiran turtles from the Early Cretaceous (Valanginian), at the northernmost part of South America. South American Journal of Herpetology 6: 49-53.
- Cadena, E. A. 2011b. Potential earliest record of Podocnemidoid turtles from the Early Cretaceous (Valanginian) of Colombia. *Journal of Paleontology* 85: 877-881.
- Cadena, E. A. y E. S. Gaffney. 2005. Notoemys zapatocaensis, a new side-necked turtle (Pleurodira:Platychelyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. American Museum Novitates 3470: 1-19.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y M. E. Paramo. 2007. The first Late Pleistocene record of Kinosternon (Cryptodira: Kinosternidae) turtles for northern South America, Pubenza locality, Colombia. South American Journal of Herpetology 2: 201-205.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y M. E. Paramo. 2008. New material of *Chelus colombiana* (Testudines; Pleurodira) from the Lower Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1206-1212.
- Cadena, E. A., J. I. Bloch y C. A. Jaramillo.
 2010. New podocnemidid turtle (Testudines: Pleurodira) from the Middle-Upper Paleocene of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 367-382.
- Cadena, E. A., C. Jaramillo y J. I. Bloch. 2012a. New material of the platychelyid turtle *Notoemys zapatocaensis* from the Early Cretaceous of Colombia; Implications for understanding Pleurodira evolution. Pp. 145. En: Brinkman, D. B., P. A. Holroyd y J. D. Gardner (Eds.). Morphology and evolution of turtles. Springer, New York, New York.
- Cadena, E. A., D. T. Ksepka, C. A. Jaramillo y J. I. Bloch. 2012b. New pelomedusoid turtles (Testudines, Panpleurodira) from the Late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and implications for phylogeny and body size evolution. *Journal of Systematics Palaeontology* 10: 313:331.

- Cadena, E. A., J. I. Bloch y C. Jaramillo. 2012c. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Paleontology* 86: 689-699.
- Cadena, E. A., J. R. Bourque, A. F. Rincon, J. I. Bloch, C. A. Jaramillo, B. J. Macfadden y C. Montes. 2012d. New turtles (Chelonia) from the Late Eocene through Late Miocene of the Panama Canal Basin. *Journal of Paleontology* 86: 539-557.
- Danilov, I. G. y J. F. Parham. 2008. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. Journal of Vertebrate Paleontology 28: 306-318.
- De la Fuente, M. y R. Goñi. 1983. Primeras tortugas cretácicas marinas de Colombia. Geología Norandina 7: 44-48.
- Gaffney, E. S., H. Y. Tong y P. A. Meylan. 2006. Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. Bulletin of the American Museum of Natural History No. 300, 698 pp.
- Gaffney, E. S., P. A. Meylan, R. C. Wood, E. Simons y D. D. Campos. 2011. Evolution of the side-necked turtles: The Family Podocnemididae. Bulletin of the American Museum of Natural History, No. 350, 237 pp.
- Hastings, A. K., J. I. Bloch y C. A. Jaramillo. 2011. A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia: Biogeographic and behavioural implications for New-World Dyrosauridae. *Palaeontology* 54: 1095-1116.
- Hastings, A. K., J. I. Bloch, E. A. Cadena y
 C. A. Jaramillo. 2010. A new small shortsnouted dyrosaurid (Crocodylomorpha,
 Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of
 northeastern Colombia. *Journal of Verte-*brate Paleontology 30: 139-162.
- Head, J. J., J. I. Bloch, A. K. Hastings, J. R. Bourque, E. A. Cadena, F. A. Herrera, P. D. Polly y C. A. Jaramillo. 2009. Giant boid

- snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715-717.
- Li, C., X. C. Wu, O. Rieppel, L. T. Wang y L.
 J. Zhao. 2008. An ancestral turtle from the
 Late Triassic of southwestern China. Nature 456: 497-501.
- Lourenco, J. M., J. Claude, N. Galtier y Y. Chiari. 2012. Dating cryptodiran nodes: Origin and diversification of the turtle superfamily Testudinoidea. Molecular Phylogenetics and Evolution 62: 496-507.
- Schulte, P., L. Alegret, I. Arenillas, J. A. Arz, P. J. Barton, P. R. Bown, T. J. Bralower, G. L. Christeson, P. Claevs, C. S. Cockell, G. S. Collins, A. Deutsch, T. J. Goldin, K. Goto, J. M. Grajales-Nishimura, R. A. F. Grieve, S. P. S. Gulick, K. R. Johnson, W. Kiessling, C. Koeberl, D. A. Kring, K. G. MacLeod, T. Matsui, J. Melosh, A. Montanari, J. V. Morgan, C. R. Neal, D. J. Nichols, R. D. Norris, E. Pierazzo, G. Ravizza, M. Rebolledo-Vieyra, W. U. Reimold, E. Robin, T. Salge, R. P. Speijer, A. R. Sweet, J. Urrutia-Fucugauchi, V. Vajda, M. T. Whalen y P. S. Willumsen. 2010. The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. Science 327: 1214-1218.
- Smith, D. T. 1989. The cranial morphology of fossil and living sea turtles (Cheloniidae, Dermochelyidae, and Desmatochelyidae). Kingston Polytechnic, Surrey, 310 pp.
- Turtle Taxonomy Working Group TTWG 2011. Turtles of the world, 2011 update: Annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. Chelonian Research Monographs 5: 000.165-000.242.
- Wood, R. 1997. Turtles. Pp. 155-170. En:
 Kay, R. E., R. H. Madden, R. L. Cifelli y J.
 J. Flynn (Eds.). Vertebrate Paleontology in
 the Neotropics: The Miocene Fauna of La
 Venta, Colombia. Smithsonian Institution
 Scholarly Press, Washington, D. C.
- Wood, R. C. 1976. Stupendemys geographicus, the world's largest turtle. Breviora 436: 1-32.



Biogeografía continental colombiana: un enfoque desde la hidrografía

Germán Galvis, Lina M. Mesa S. y Carlos A. Lasso

La biogeografía de colombiana está enmarcada en dos grandes eventos, el levantamiento de los Andes en la plataforma continental emergida desde el Cretáceo (Escudo Guayanés) y el cierre del Istmo de Panamá y el surgimiento de la cordillera Occidental. Colombia es una región con una topografía muy accidentada debido a la presencia de tres cordilleras que atraviesan el país en sentido sur-norte, donde el desarrollo de estas en el tiempo delineó la distribución histórica de los organismos en este sector del continente.

La cordillera Central en Colombia desde el Cretáceo hasta el Terciario Medio

Después de la separación de África y Suramérica hace aproximadamente 100 Ma (Cretáceo Superior), en el borde noroccidental de la plataforma continental la única tierra emergida consistía en una extensa isla de poca altura y alargada en sentido sur-norte. Esta isla correspondía a la actual cordillera Central, la cual en su región más septentrional se encontraba coronada por la Sierra Nevada de Santa Marta y la

actual serranía de San Lucas. Según Duque (1978), el origen de este sector norte es de difícil explicación porque carece de registros sedimentarios del Cretáceo-Paleoceno Inferior. Sin embargo, esto mismo puede indicar que la actual Sierra Nevada estuvo acoplada a la cordillera Central durante dicha época, siguiendo la dirección del brazo de Mompóx. Al mismo tiempo, el borde occidental del continente y el flanco occidental de la cordillera Central estaban limitados por la falla de Romeral (Figura 1). Esta falla en la actualidad divide de norte a sur, tanto la corteza oceánica como la continental y las cordilleras Central y Occidental, extendiéndose desde Calamar en el canal del Dique al norte a lo largo de los valles de los ríos Cauca y Patía hasta Guayaquil en Ecuador (Duque 1978).

Al profundizarse más la falla de Romeral, el movimiento de subducción ocasionado por el desplazamiento continuo de la placa de Suramérica hacia el occidente, produjo que ésta se montara sobre la corteza oceánica de la placa de Nazca, generando así un borde occidental de la cordillera Central mas levantado y con un relieve



R. Antelo

más abrupto que el Oriental. Este último margen presenta menor pendiente y en él aún se pueden observar remanentes de la superficie del peneplano original.

En ese entonces la cordillera Central se encontraba separada del resto de la Plataforma Continental al oriente, por un mar epicontinental o cuenca marginal, que se abría paso al Caribe por lo que es hoy el Lago de Maracaibo (Venezuela) y que según Radelli (1967), consistía en una serie de fosas de diferentes profundidades (2.000 m o más), en las cuales se formaban lagos o mares interiores que se intercomunicaban al penetrar el mar durante las grandes transgresiones marinas. También podrían secarse al quedar aislados en períodos áridos y transformarse en grandes salares que al juntarse, dieron origen a domos salinos como los de Zipaquirá y Nemocón. Esta cuenca probablemente se abría paso al Pacífico en su sector sur en el portal de Guayaquil (Figura 2) y continuaba de allí hacia el sur por el costado oriental de los Andes hasta Bolivia (Lundberg et al. 1998).

A finales del Cretáceo la costa oriental de tierra firme en esta cuenca marginal se convierte en una planicie baja en la cual se depositan arcillas y arenas traídas por ríos del Escudo Guayanés y posteriormente de la cordillera Central. Aquí se forman extensos pantanos con acumulación de restos vegetales que al descomponerse constituyeron las turberas, que en la actualidad son los mantos de carbón que se encuentran en los alrededores de la Sabana de Bogotá y en otros departamentos como Boyacá, Norte de Santander, Córdoba, La Guajira, Antioquia, Valle del Cauca y Cauca. Estos sedimentos pertenecen a lo que hoy se conoce como formación Guaduas y formaron una planicie costera a la que todavía alcanza la influencia del mar (van der Hammen 1998). En esta planicie hubo muchos paleocauces meándricos, tanto de este período como de los subsiguientes; la mayoría con dirección oriente-occidente provenientes del Escudo Guayanés o con dirección contraria hacia el oriente provenientes de la cordillera Central.

Desde principios del Terciario (65 Ma) la influencia dulceacuícola marcó otra época en la historia de Colombia. El área de la actual Sabana de Bogotá que se encontraba en una zona baja tropical, solo tuvo influencia de ríos, los cuales depositaron arcillas, arenas y gravillas en lo que anteriormente eran las turberas. Ocasionalmente, se presentó un movimiento tectónico de compresión, que hizo plegar localmente los sedimentos y llegaron a formarse cerros bajos. Para esta época ya existen cadenas de cerros en el área de la actual cordillera Oriental, pero todavía gran parte es un área de tierra baja y plana que permite el paso de ríos desde lo que es actualmente el valle del Magdalena hacia los Llanos Orientales (van der Hammen 1998).

En el Mioceno Temprano (23 Ma) los llanos eran entonces una planicie costera del borde occidental de la cuenca marginal que se había colmatado con la erosión del Escudo Guayanés. Posteriormente, cuando la cordillera Central empezó a levantarse, los sedimentos fueron predominantemente andinos (Hoorn et al. 1995), lo que índica que la cuenca marginal se colmató, transformándose en una gran planicie y cuenca fluvial, formando el cauce del paleo Orinoco que desembocaba donde hoy es la cuenca del Lago de Maracaibo.

Es posible que en el lapso de tiempo que transcurrió entre el Paleoceno y el Mioce-

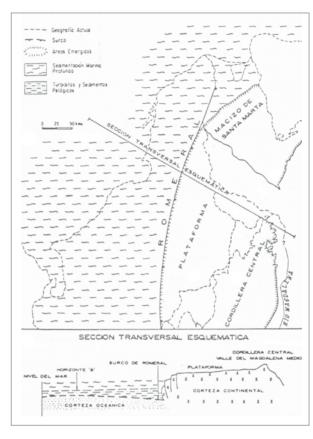


Figura 1. Sector noroccidental de Colombia en el Cretáceo Inferior. Tomado de Duque (1978).

no (alrededor de 34 Ma), la enorme planicie sedimentaria que se formó al colmatarse la cuenca marginal, haya drenado en forma alternativa o simultanea hacia el Caribe o hacia el portal de Guayaquil como desembocadura hacia el Pacífico del paleo Amazonas occidental, tal como ha sido propuesto por Katzer (1903) (Figura 3). Al cerrarse este portal, la gran extensión pantanosa (Lago de Pebas) que formaba hacia su desembocadura en el Amazonas occidental, se represó y desbordó hacia el

Caribe, con lo cual formó un sistema llamado paleo Amazonas-Orinoco.

Existen evidencias de la fauna dulceacuícola habitante del límite de esta planicie fluvial, en particular registros de fósiles de tortugas relacionados con los grupos de tortugas modernas (Capítulo 4). Así, la familia Podocnemididae presenta fósiles del período Paleoceno descubiertos en el Cerrejón y en la Sabana de Bogotá (Nemocón). En el Mioceno Superior los registros



R. Antelo

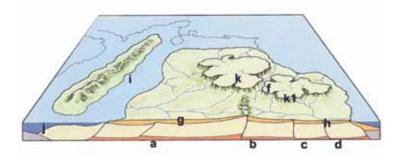


Figura 2. Esquema de la cordillera Central como una isla y del mar epicontinental del Cretáceo entre la cordillera Central y el Escudo Guayanés en el noroccidente de Suramérica. Cordillera Central (izquierda); Escudo Guayanés (derecha). Tomado de Galvis *et al.* (2006).

corresponden a otros podocnémidos y para Chelus sp. (Tocaima, Cundinamarca). Para el Mioceno Inferior existen registros del desierto de la Tatacoa en La Venta, Huila (Pritchardi y Podocnemis medemi). Adicionalmente hay registros de datación mucho más antigua para Zapatoca en Norte de Santander, donde se encontró un fósil de una Cryptodira de agua dulce del período Cretáceo Temprano. Estas distribuciones de grupos fósiles relacionados con especies actualmente cisandinas indican la ausencia de una cordillera Oriental, y la presencia de una cordillera Central emergida que marca el límite occidental de distribución que en el Mioceno Inferior se volvió más continuo continentalmente al emerger la cordillera Oriental, corroborando esto, la presencia ya de un género terrestre, Cheloniodis sp., para La Venta, Huila. En contraste y de datación mucho más reciente, para el Pleistoceno Inferior en Tocaima (Cundinamarca) se encontraron fósiles de tortugas relacionadas con Centro y Norteamérica (Kinosternidae), lo que supone una cordillera Central aún de baja elevación, o un límite norte de la cordillera Central menos septentrional (ver capítulo 4).

Una corroboración adicional a la existencia de esta cuenca colmatada son los registros fósiles de peces de agua dulce del Mioceno en el sistema paleo Orinoco estudiados por Lundberg et al. (1988). Así, numerosos elementos como Dipnoi, Serrasalmidae, Pimelodidae (*Phractocephalus hemiliopterus*) etc., se encontraron en localidades como el desierto de La Tatacoa en el alto Magdalena y en proximidades de Coro en el Estado Falcón de Venezuela. Sin embargo, son grupos ausentes en la actualidad en las cuencas de los ríos Magdalena y Catatumbo.

Surgimiento de la cordillera Oriental en el Mioceno Medio hasta la actualidad

En la región andina durante la mayor parte del Terciario hubo muy poca actividad orogénica hasta la reactivación en el Mioceno. Hace unos 11 a 10 Ma comenzó un levantamiento general de ciertas partes de la cordillera Oriental limitando la conexión entre el valle del Magdalena y los llanos, aunque la Sabana de Bogotá continuaba en un nivel tropical. El Macizo de Garzón en el sector sur de la actual cordillera Oriental (límite entre los departamentos de

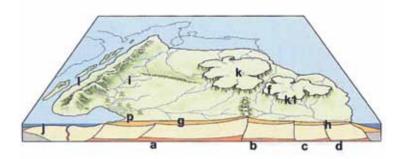


Figura 3. Portal de Guayaquil, desembocadura del Amazonas occidental. Tomado de Galvis *et al.* (2006).

Huila y Caquetá), es un bloque levantado que se inclina hacia el oriente, mientras que el borde occidental forma la cima de la cordillera en este sector, allí queda expuesto el basamento cristalino que hace parte del Escudo Guayanés. Este basculamiento fue producido por compresión al reactivarse el movimiento de la placa continental hacia el occidente, formando el valle alto del río Magdalena. En esa época los movimientos tectónicos causaron grandes deslizamientos y formaron corrientes de lodo que arrastraron grandes bloques de piedra (formación Marichuela). Hace unos 6 Ma comenzó el gran levantamiento final de la cordillera Oriental, hasta llegar a su altura actual hace unos 3 Ma (van der Hammen 1998).

Al mismo tiempo más al norte ocurría el desplazamiento hacia el oriente de la placa Caribe, que se movía en forma tangencial con respecto al borde continental e hizo desprender la Sierra Nevada de Santa Marta de la serranía de San Lucas y en un movimiento semicircular, desplazarse hacia su posición actual. La falla de Oca, que corta el borde norte de la Sierra Nevada en línea recta y continua a través de la baja Guajira y el Estado Falcón, marca el

límite entre dicha placa y el continente en ese sector.

El fracturamiento del Escudo en forma del Macizo de Garzón es precursor también de la separación posterior del Orinoco y el Amazonas, a través del levantamiento del arco del Vaupés. Este saliente promovió el afloramiento hace unos 11 Ma aproximadamente de basamento cristalino, que se observa en la serranía de La Macarena hacia el occidente (Galvis et al. 2007). Así, este paleo Amazonas represado como una gran cubeta, terminó después de colmatarse de sedimentos, desbordando sobre su antigua cabecera de poca elevación (arco de Purús). Esta fue la forma probablemente, mediante la cual debió formarse el actual río Amazonas.

Sin embargo, se debe tener en cuenta que los cauces de los dos enormes paleo ríos presentes en el continente americano en ese entonces, no se han encontrado hasta el momento, y de haberlo hecho, el paleo Amazonas al cerrarse el portal de Guayaquil, habría mantenido su salida al Pacífico, desgastando la cordillera a medida que esta se levantaba, convirtiéndose así, en lo que los geógrafos llaman un "río ante-



R. Antelo

cedente". Otro tanto habría ocurrido con el paleo Amazonas-Orinoco y el arco del Vaupés. Por tanto, es más probable que bajo un clima bastante más seco que el actual, estos "ríos" no eran otra cosa que cuencas semi-endorreicas con áreas pantanosas extensas de muy poca elevación que en períodos de mayor precipitación se intercomunicaban en forma similar a lo que actualmente ocurre con los ríos africanos de la zona subsahariana. Así, el continente en su conjunto debió ser árido, como lo es Australia o África, áreas donde no hay grandes cordilleras perpendiculares a la dirección de los vientos alisios y donde la zona de mayor precipitación debió ser el borde nororiental del Escudo Guayanés.

Surgimiento de la cordillera Occidental en el Paleoceno hasta la actualidad

La falla de Romeral también era el límite oriental de la cordillera Occidental. la cual en el Paleoceno en el sector norte aún se encontraba sumergida en forma de una cadena volcánica submarina. Esta bordeaba el margen de la plataforma y posteriormente en el Eoceno Temprano al profundizarse la falla como producto de un vulcanismo activo, dio origen a la fase inicial del levantamiento del cinturón fragmentado de San Jacinto al norte. Este último bordea el fragmento de plataforma continental que está cubierto hoy en día por los sedimentos de la Depresión Momposina (Duque 1978). Ya en el Eoceno Medio e Inferior en el occidente de esta área ocurrió un basculamiento entre la serranía de San Jacinto y la Depresión Momposina, lo que permitió que se formara un mar somero entre la serranía de San Jacinto emergida como islas costeras y la nueva línea de costa al oriente. En este mar crecieron arrecifes coralinos y se formaron por sedimentación areniscas y pizarras hacia el norte y grandes barras litorales al sur. Detrás de las barras hubo extensos manglares que son actualmente los mantos de carbón del alto río San Jorge y norte de Antioquia. En el Oligoceno al occidente de la serranía de San Jacinto, en lo que hoy es el valle del Sinú y la serranía de Las Palomas, hubo una sedimentación pelágica de turbiditas que hoy cubren el fondo del valle y su borde occidental.

En el Mioceno mientras las serranías continuaban su levantamiento, la plataforma continental se hundió y el mar cubrió casi toda la Depresión Momposina durante la transgresión marina de finales del Mioceno. Al ocurrir esto, el río Magdalena que probablemente desembocaba en el Lago de Maracaibo porque la serranía de Perijá aun no se levantaba, comenzó a verter sus aguas en esta depresión, cuya formación probablemente está relacionada con el desplazamiento de la Sierra Nevada hacia el norte a lo largo de la falla de San Jorge (Duque 1978).

En el Plioceno las turbiditas del valle del Sinú se levantaron y en su costado occidental se formaron barreras coralinas, separadas por lagunas, y paralelas a la línea de costa de la serranía de San Jacinto. Luego se formaron fallas perpendiculares a la costa y los bloques entre estas se inclinaron en distintas direcciones (Bürgl 1957). Paralelamente en el Eoceno, sedimentos v vulcanismo submarino contribuyeron a formar elevaciones más acentuadas al sur. tales como la serranía de los Paraguas y el cerro de Tatamá en los límites de los departamentos de Chocó y Valle de Cauca, y los Farallones de Citará entre Chocó y Antioquia, alcanzando alturas cercanas o superiores a 4.000 m. Mientras en el extremo norte, la serranía de San Jacinto y los Montes de María ni siquiera alcanzaban alturas de 1.000 m y algunas de sus cimas estaban coronadas de corales del Oligoceno, aún cuando eran simples atolones del mar Caribe (Bürgl 1957).

Más hacia el suroccidente, hace alrededor de 15 Ma, se empezó a formar el Istmo de Panamá. Primero fue un océano profundo v abierto hasta el crecimiento de un arco de islas y la subsecuente acumulación de terrenos en acreción y el progresivo crecimiento de cuencas sedimentarias aisladas a lo largo de la barrera que estaba creciendo. Sin embargo, el contacto entre el Pacífico y el Caribe persistió hasta el Mioceno Inferior y un mar somero permaneció abierto hasta alrededor de 3,5 Ma, pero solo hasta el final del Plioceno. No obstante, el istmo puede haber estado temporalmente abierto debido a las fluctuaciones del océano (Coates y Obando 1996) (Figura 4).

De esta forma en el Mioceno Inferior-Plioceno, se crearon una serie de cuencas sedimentarias que antecedieron el cierre del Istmo de Panamá y que corren paralelas a este; estas son las del Canal y Chucunaque en Panamá y la del Atrato en el Pacífico colombiano. Dichas cuencas se formaron en el Neógeno por subducción de la placa suramericana con el bloque Chocó en el sector del Istmo, lo que a su vez generó el levantamiento de las serranías del Darién, Baudó (único límite montañoso occidental del río Atrato) y Dabeiba (Coates y Obando 1996), modelando este sector del continente como lo conocemos en la actualidad.

A su vez, la parte oeste de la cordillera Occidental o región Pacífica actual, se formó con una gran depresión o geosinclinal (geosinclinal de Bolívar), que forma varias cuencas bajas separadas por anticlinales débiles que atraviesan estas depresiones

en sentido oriente-occidente (Figura 5). El Atrato drena la depresión norte que desemboca hacia el golfo de Urabá, mientras que hacia el sur esta depresión se continúa con la cuenca del San Juan. Las cabeceras de estos dos ríos están separadas por la divisoria de aguas que forma el anticlinal de Istmina, con solo 60 m s.n.m. (West 2000). Esto demuestra que esta área es geológicamente tan reciente que la divisoria de aguas es un terreno bajo y pantanoso, por el cual en aguas altas se puede pasar en canoas de una cuenca a la otra ("Arrastradero de las Ánimas") y en el que sus faunas ícticas sean casi similares con algunas diferencias que dependen mas bien de diferentes condiciones ecológicas en las dos cuencas. El Atrato tiene un extenso sistema pantanoso de agua dulce en la parte baja de su curso y el San Juan sólo pantanos salobres en el estuario. Circunstancias similares se presentan en Panamá con el río Tuira que también tuvo comunicación con el Atrato y fue la vía de penetración de la fauna dulceacuícola suramericana hacia Centroamérica y viceversa, aunque actualmente entre estos dos ríos si hay una divisoria neta. El caso de la fauna de tortugas también representa un ejemplo claro de conexión de la vertiente pacífica con Centroamérica, con el caso de la presencia común de géneros como Kinosternon y Rhinoclemmys que tienen como límite de distribución sur la cuenca del río San Juan, corroborando en lo que la mayoría de autores coinciden y es que la última barrera entre Centroamérica y Suramérica fue justamente lo que hoy es el valle Atrato-San Juan, el cual se colmató de cenizas y sedimentos provenientes de la cordillera Occidental hace 2,5 Ma.

El bajo San Juan es desviado en dirección occidental por un arco estructural ubicado al norte de Buenaventura y las colinas



R. Antelo

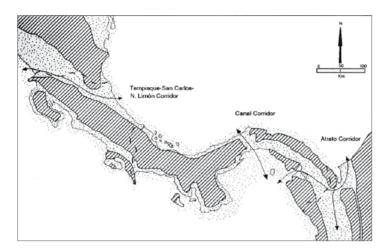


Figura 4. Istmo de Panamá en el Plioceno Superior, alrededor de 3 Ma. Tomado de Coates y Obando (1996).

que corresponden a esta planicie separan dicha cuenca de las planicies costeras que se extienden desde Buenaventura hacia el sur, hasta las inmediaciones de Guapi. El eje del geosinclinal en esta parte corresponde a la línea actual costera de estas planicies, ya que la parte occidental fue destruida por sumersión y erosión (Gorgona es remanente del límite occidental de esa antigua costa) (Figura 5). Al sur de Guapi se encuentra la elevación de Tumaco, expresada por elevaciones bajas que atraviesan el geosinclinal y a las cuales antecede el río Patía con su cauce abierto a través de rocas Terciarias de esta débil estructura y de la propia cordillera Occidental. Cuando estas comenzaban a emerger, las condiciones de humedad eran diferentes a las que había al mismo tiempo en la región precisandiana, por lo cual el costado occidental de la cordillera Central mostraba en ese entonces (Mioceno), condiciones suficientemente húmedas para que la cuenca del río Patía se convirtiera en un "río antecedente". Ya en el extremo sur del geosincli-

nal, se encuentra otro arco estructural que divide el sistema Esmeraldas-Quiquindé de la gran cuenca fluvial Guayas-Daule (West 2000).

Hacia el extremo occidental de la región andina, la presencia de mantos de carbón del Terciario Medio en el alto Cauca y en Amagá (los dos lugares situados al occidente de la cordillera Central) indican que esa zona era aún costa en el Mioceno, pues este carbón como todo el carbón que encontramos en Colombia, no es otra cosa que antiguos manglares, lo cual indica que para ese entonces el borde occidental de dicha cordillera era aún costa del Pacífico. Esta formación también sugiere que el río Cauca es posterior al levantamiento de la cordillera Occidental y que probablemente es el río Patía, el río más antiguo del territorio colombiano, ya que es el único río antecedente que corta la cordillera Occidental para desembocar al Pacífico, aunque con sus cabeceras muy cercanas a las del río Cauca.

Un ejemplo de distribución dulceacuícola que recrea la falla de Romeral es la del pez del género *Ichthyoelephas* (Characiformes, Prochilodontidae), conocido como besote o pataló, el cual se encuentra actualmente tanto en la cuenca del Magdalena y en el alto río Cauca, como en la cuenca del río Guayas en Ecuador. Esto permite asumir que estuvo presente de sur a norte siguiendo los ríos de la antigua línea de costa occidental de la cordillera Central a lo largo de la falla de Romeral, desde el río Guayas

hasta la región precursora del alto Cauca y Magdalena. Este género en la actualidad no se encuentra en los ríos de la vertiente Pacífica ni en los ríos Atrato y Sinú que nacen en la cordillera Occidental, por lo cual su dispersión debe ser anterior al levantamiento final de dicha cordillera. No se sabe con exactitud cuando se formó el río Cauca, pero probablemente su valle alto alcanzó la altura actual en el período de máxima actividad orogénica de los Andes en Colombia (entre 5-3 Ma).

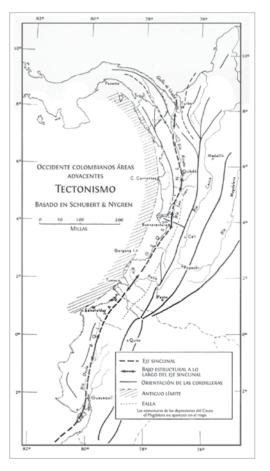


Figura 5. Geosinclinal de Bolívar en el Pacífico colombiano. Tomado de West (2000).

Bibliografía

- Bürgl, H. 1957. Materia prima para la fabricación de cemento en los alrededores de Cartagena (inédito). Biblioteca del Servicio Geológico Nacional.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus Pp. 21-57. En: Jackson J. B. C., A. F. Budd y A. G. Coates (Eds.). Evolution and Environment in Tropical America. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Duque, H. C. 1978. Geotectónica y evolución de la región noroccidental colombiana. Ministerio de Minas y Energía, Instituto Nacional de Investigaciones Geológico Mineras, Sección de Estratigrafía, Bogotá, Colombia. 48 pp.
- Galvis, G., J. I. Mojica, S. R. Duque, C. Castellanos, P. Sánchez-D., M. Arce, A. Gutiérrez, L. F. Jiménez, M. Santos, S. Vejarano, F. Arbeláez, E. Prieto y M. Leiva. 2006. Peces del medio Amazonas: región Leticia. Conservacion Internacional. Serie de Guias Tropicales de Campo 5. Bogotá, Colombia. 546 pp.
- Galvis, G., J. I. Mojica, F. Provenzano,
 C. A. Lasso, R. Royero, C. Castellanos, C.
 A. Gutiérrez, Y. L. P. Yesid, L. M. Mesa, P.
 Sánchez-D. 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.
- 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.
- Katzer, F. 1903. Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien). Verlag von Max Weg, Leipzig. 296 pp.
- Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. Malabarba y F. Wesselingh. 1998. The stage for neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers. Pp. 13-48. En: Malabarba L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena y C. A. S. Lucena (Eds.), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lundberg, J., O. J. Linares, M. E. Antonio y
 P. Nass. 1988. Phractocephalus hemiliopterus
 (Pimelodidae: Siluriformes) from the upper
 Miocene Urumaco formation, Venezuela:
 A further case of evolutionary stasis and
 local extinction among South American
 fishes. Journal of Vertebrate Paleontology 8:
 131-138.
- Radelli, L. 1967. Geologie des Andes Colombienes. Travaux du laboratoire de Geologie de la Faculté des Sciences de Grenoble, Memoires No. 6. 457 pp.
- van der Hammen, T. 1998. Plan ambiental de la cuenca alta del río Bogotá: Análisis y orientaciones para el ordenamiento territorial. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, Bogotá, Colombia. 142 pp.
- West, R. C. 2000. Las tierras bajas del Pacífico colombiano. Instituto Colombiano de Antropología e Historia. Imprenta Nacional de Colombia, Bogotá. 301 pp.



Filogenia y filogeografía de las tortugas continentales colombianas

Mario Vargas-Ramírez

Las investigaciones en filogenia y filogeografía, que han incluido especies de tortugas continentales colombianas, han contribuido significativamente al entendimiento de su diversidad y han aportado información importante relacionada con: (i) diversificación genética a través de su rango de distribución, (ii) relaciones evolutivas y tiempos aproximados de especiación/divergencia entre y dentro de especies, (iii) factores históricos y geográficos que han originado dicha diversidad y diversificación y (iv), inferencias cruciales hacia su conservación. En este capítulo se revisan las investigaciones en filogenia y filogeografía que han involucrado especies de tortugas continentales presentes en Colombia y se exponen las principales razones por la cuales se debe incentivar el desarrollo de este tipo de investigaciones en el país.

Estudios de filogenética molecular y filogeografía

La filogenética molecular es la disciplina que estudia filogenias y procesos evolu-

tivos mediante el análisis de secuencias de ADN o aminoácidos. Para el análisis filogenético de secuencias alineadas, tácitamente todos los métodos describen la evolución de dichas secuencias usando un modelo que consiste de dos componentes: un árbol filogenético y una descripción de la forma de evolución de secuencias individuales por reemplazamiento de nucleótidos o aminoácidos a lo largo de las ramas de ese árbol (Whelan et al. 2001). La única figura que Darwin utilizó en su libro El Origen de las Especies (Darwin 1859) para describir la evolución, fue un dibujo de estructura como árbol; desde los ancestros en las base de las ramas primarias, a través de ancestros más recientes en las ramas secundarias, hasta organismos contemporáneos en sus brotes terminales. Hoy día, estas relaciones son usualmente representadas mediante un "árbol" esquemático conformado por una serie de nodos unidos entre sí por ramas. Los nodos terminales (brotes o hojas) representan las secuencias conocidas de los organismos actuales. Los nodos internos representan divergencias ancestrales entre dos (o