

El Género *Orestias* y su Evolución en el Altiplano del Perú y Bolivia¹⁾

Wolfgang Villwock²⁾

INHALTSANGABE

Eingehende Untersuchungen zur Evolution der Gattung Orestias (Pisces: Cyprinodontidae) ermöglichen dem Autor, für die Taxonomie nur die folgenden 5 Arten vorzuschlagen: agassii, luteus, pentlandii, cuvieri y mülleri. Weitere Untersuchungen, in histochemischer, ultrastruktureller und enzymatischer Richtung, sind aber zur Erhärtung noch notwendig.

SUMMARY

The author has visited the geographic area referred and, interpreting geological and paleontological data of the Andean Highlands, and after the study of 5,000 specimens of fishes of the genus Orestias, he discusses all different ecological factors related with the conditions involved in the process of speciation of this genus of freshwater fishes belonging to Peruvian and Bolivian lakes. He concludes that only 5 species must be accepted as valid: agassii, luteus, pentlandii, cuvieri and mülleri. He emphasizes the lack of research on histochemistry, ultra-structure and enzymology of the genus studied.

SUMARIO

El autor ha visitado el área geográfica de la referencia y, después de interpretar datos geológicos y paleontológicos de la zona del Altiplano Andino, y habiendo estudiado unos 5,000 especímenes de peces del género Orestias, discute el conjunto de factores ecológicos relacionados con las variaciones que ocasionaron los procesos de especiación de este género de peces propio de los lagos del Perú y Bolivia. Como resultado, estima que se deben establecer solamente 5 especies válidas: agassii, luteus, pentlandii, cuvieri y mülleri. Enfatiza la falta de investigaciones histoquímicas, de ultraestructura y enzimáticas referidas al género en estudio.

INTRODUCCION

De acuerdo con Berg (1958) el orden Cyprinodontiformes incluye 7 familias, 6 de las cuales pertenecen al suborden Cyprinodontidei. Este suborden se divide en dos grupos de familias, que reúnen formas ovíparas y formas vivíparas, respectivamente. Los cyprinodontidos ovíparos se dividen en dos unidades sistemáticas, una de las cuales es la familia Cyprinodontidae, que incluye la subfamilia Orestiinae. Esta subfamilia ocupa una posición excepcional pues representa a especies geográficamente restringi-

das de un solo género (el género *Orestias*) de las áreas interandinas, principalmente del Perú y de Bolivia, teniendo al Lago Titicaca como su centro de distribución.

Consideraciones paleontológicas

La cuenca interandina, en concordancia con Moon (1939) y otros autores (e.g. Newell

- 1) Conferencia ofrecida en el IX Congreso Latinoamericano de Zoología, 9-15 de octubre 1983, Arequipa-Perú.
- 2) Zoologie, Universität Hamburg, Martin Luther King Platz 3, D-2000 Hamburg 13, Rep. Fed. Alemana.

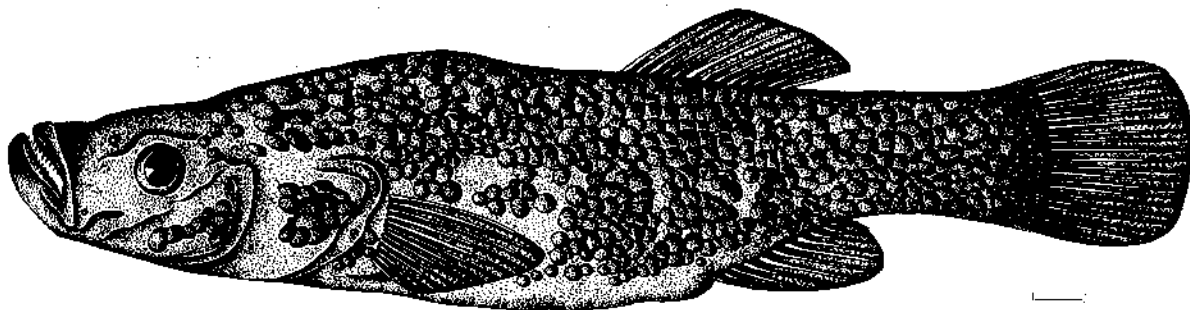


Fig. 6. *O. cuvieri* Val. 1839

1949), es una formación algo joven, cuyo origen puede fecharse en la segunda mitad del Mioceno (hace alrededor de 10 a 15 millones de años). Newell (1949) cita (p. 10) "hay abundante evidencia que en el Mioceno las montañas más jóvenes fueron erosionadas a una llanura de poco relieve antes del levantamiento del arco andino". Aún en el Plioceno (menos de 7 millones de años) el precursor del altiplano moderno estaba situado solamente unos pocos cientos de metros sobre el nivel del mar y, debido a su cercanía al Ecuador, estuvo poblado por una flora y fauna semitropical y aún tropical (c.f. Moon 1939). Se considera que la elevación de las montañas de los Andes y en conexión con ellas, el levantamiento de las áreas interandinas ha comenzado al final del Plioceno o al comienzo del Pleistoceno (alrededor de 5 a 2 millones de años). Una consecuencia del cambio de la elevación sobre el nivel del mar, fue la muerte de los elementos antiguos adaptados al calor, sobreviviendo solamente esos ancestros de especies animales recientes que, en términos de la biología evolucionaria, poseyeron la predisposición para su adaptación a condiciones cambiantes. El ancestro de *Orestias* todavía se desconoce, y debería haber estado entre ellos,

porque es absolutamente inimaginable que él pueda haber migrado al área después de haber ocurrido el levantamiento final.

Moon (1939) propuso que un antiguo y ya elevado cuerpo de agua se dividió en, cuando menos 2 ó 3 cuerpos menores, debido a su deterioro (causado por la disminución de la lluvia y el enfriamiento durante el comienzo del Pleistoceno). El más antiguo y el más grande de estos lagos se ha llamado el "Lago Ballivian" (fig. 1.a-II). Probablemente ha cubierto totalmente la planicie interandina, incluyendo el Altiplano, con el actual Lago Titicaca y el Lago Poopo, y también los Salares aislados en el sur (fig. 1.a, 1.a/I: la llanura del actual Lago de Junín y las aguas de cabecera del sistema amazónico). Con cambios hidrográficos posteriores, el "Lago Ballivian" se contrajo y resultó dividido en partes diferentes más o menos separadas (fig. 1.b/II: antiguo Lago Titicaca; III: el llamado "Lago Minchin" y IV "Lago Reck"). La situación actual (fig. 1.c/I: Lago Junín y el sistema de drenaje del norte; II: Lago Titicaca; III: Lago Poopo; IV: Salares del sur) se alcanzó durante los períodos glaciales y post glaciales, i.e., más recientemente, desde el punto de vista geológico.

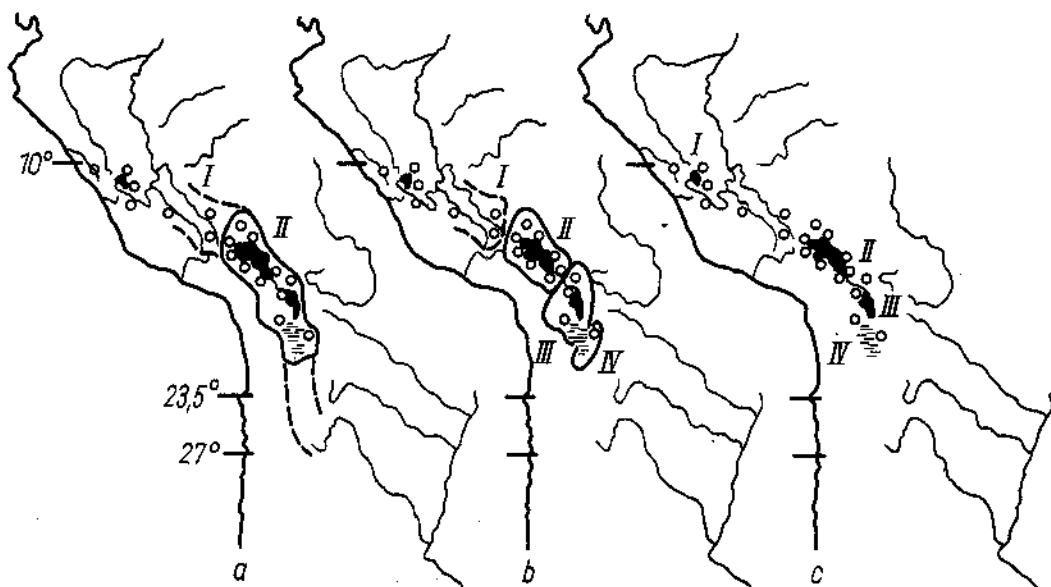


Fig. 1. Límites antiguos y recientes de los sistemas lacustres en el Altiplano
 a. Plioceno / Pleistoceno ; b. Pleistoceno temprano ; c. Situación reciente
 O = Modelos de distribución reciente de *Orestias*
 Límites de los sistemas lacustres: ——— cierto; - - - - - incierto
 (Ver texto para mayor información) (Tomado de Villwock, 1963)

Consideraciones ecológicas

El actual Lago Titicaca muestra una considerable diversidad en condiciones ecológicas, debido a su tamaño y estructuras geomorfológicas. No hay solamente extensas bahías de poco fondo (por ejemplo, la Bahía de Puno, Lago Pequeño y otros menores) sino también zonas costeras que muestran pendientes rocosas y caídas con más de 20 m. cerca de las orillas (ej. alrededores de Moho, NE de Lago Grande fig. 2.11). El fondo de las bahías someras y lagunas es predominantemente fango o arena fina, mientras que el sustrato de la costa rocosa consiste principalmente de grandes piedras o al menos de guijarros o cantos rodados.

Las áreas con agua de poco fondo principalmente están cubiertas con inmensos campos de totora, un *Scirpus* endémico (*Sc. tatora*, de acuerdo con Löffler 1968), algas sumergidas y otras plantas como *Fontinalis* sp., *Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp. etc., las cuales ocupan grandes secciones de la costa de poco fondo.

Las partes rocosas y pedregosas más profundas carecen de una vegetación densa que sea apreciable, excepto algunas plantas aisladas de *Potamogeton*.

Hay solamente dos grandes lagos en la vecindad del Lago Titicaca que reflejan condiciones ecológicas más o menos similares a las que son propias del lago principal (Lago Grande): ellos son el Lago Arapa y el Lago Umayo, que están conectados al Lago Grande por pequeños ríos (fig. 2). Todos los otros cuerpos de agua donde se han establecido *Orestias*, muestran similitudes muy importantes a las grandes bahías de poco fondo que posee el Lago Titicaca, no solamente dentro de la región del Lago Titicaca, sino también al norte de la vertiente de la cadena de montañas de La Raya en el Valle del Urubamba, y todavía más al norte en la Pampa del Lago de Junín (comparar fig. 1 con fig. 2). Los datos físico-químicos solamente son poco conocidos en detalle. De acuerdo a pocas informaciones disponibles en la literatura (c.f. Löffler 1954, citado de Monheim 1956) el

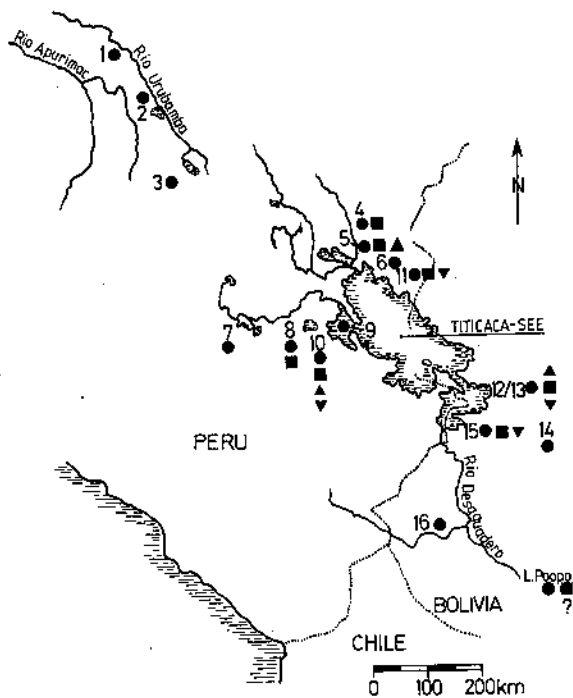


Fig. 2. Modelos de distribución de las principales especies de *Orestias*: ● Grupo *O. agassii*, ■ *O. luteus*, ▲ *O. cuvieri* y *O. pentlandii*; ▼ *O. mülleri* y otras. (Ver texto para mayor información) (Tomado de Villwock, 1963)
 1. Valle Urubamba (cerca a Cuzco) 2. Valle Urubamba (cerca a Urcos)
 3. Laguna Langui 4. Hacienda Checayani 5. Lago Arapa 6. Vilque Chico/Huanconé 7. Las Lagunillas 8. Lago Umayo 9. Península Capachica 10. Bahía de Puno 11. Moho 12/13. Huarina/Huatayata (L. Pequeño) 14. La Paz 15. Guaqú 16. Río Mauri

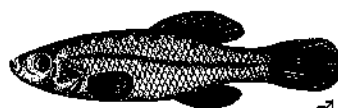


Fig. 3a. *O. agassii* / tipo (Cuv. y Val. 1846)

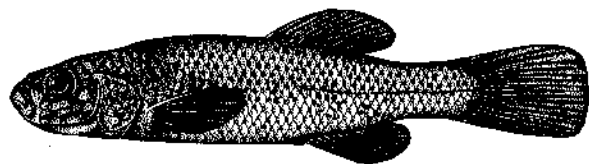


Fig. 3b. Grupo *O. agassii* (= *O. polanorum* Tchernavin 1944)

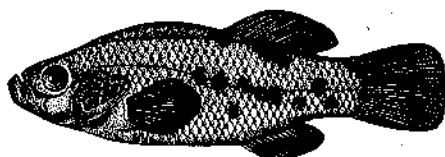


Fig. 4. *O. luteus* Cuv. y Val. 1846

— 1cm

Lago Titicaca puede ser caracterizado como un lago de agua dulce. La composición salina, lo mismo que la concentración debe distribuirse más o menos uniformemente dentro del Lago Grande, porque el estatus limnológico como un todo, fue indicado por Löffler (1968, p. 59) para el "lago tropical más grande del mundo en altas montañas", es "frío polymictico". Se dispone de menos información exacta para el Lago Poopo, los Salares del sur, o de otras lagunas aisladas, pantanos o aguas corrientes del área en discusión. Sin embargo, lo establecido parece ser que *Orestias* vive en aguas dulces; todo esto lo prueba la vegetación y la fauna asociada con estos peces tanto en el Lago Titicaca y sus tributarios, como en las Pampas de Junín.

Los únicos otros vertebrados nativos en la cuenca del Titicaca y sus diferentes cuerpos de agua son el pez siluroide *Trichomycterus* y la "rana" *Telmatobius*. La introducción al Lago Titicaca de diferentes salmónidos desde 1937, de acuerdo con Urquidí (1969) o desde 1942 según Everett (1971), se dice que ha llevado a la extinción de cuando menos una de las grandes especies: *Orestias cuvieri* (Villwock 1963, 1972).

EL GENERO ORESTIAS

Características

Los principales caracteres del género *Orestias*, referidos brevemente, son:

- Ausencia de aletas ventrales en todas las especies conocidas.
- La escamación es irregular y es reducida en la mayor parte de las especies, especialmente en el pecho, vientre y cuello que son desnudos, totalmente o en parte (figs. 3 a 6).
- La línea lateral es siempre clara y algo uniforme, y consiste de una hilera más o menos regular de escamas perforadas y ranuradas a lo largo del canal sensorial.
- Los dientes de las mandíbulas son cónicos, formando mayormente más de una hilera irregular (c.f. Villwock 1983).
- Marcado dimorfismo sexual; por ejemplo, las espinas y los ganchos que se encuentran en las escamas y los radios de las aletas de los machos maduros, existen en menor número y en menor grado en las hembras maduras.
- Más información detallada en caracteres osteológicos y otros de *Orestias* se dan en la publicación de Tchernavin (1944).

Las colecciones de *Orestias*

La primera colección de *Orestias* fue la efectuada por Pentland, traída a Francia en los años treinta del último siglo. Valenciennes (1839) estableció el nuevo género *Orestias* y describió 10 especies en 1846.

Una segunda colección, aún más grande que la primera, fue la de Agassiz y Garman, primeramente descrita por Garman en 1876 y luego revisada por él mismo en 1895.

La Expedición Británica al Titicaca trajo la tercera colección grande en 1937. La revisión de Tchernavin (1944) estuvo basada principalmente sobre este material.

La última colección extensa de estos cypriodontidos fue efectuada por el autor en 1960 (bajo la conducción del Profesor Kosswig) y trajo, al Instituto Zoológico y Museo Zoológico de la Universidad de Hamburgo, un total de 3,600 especímenes.

En adición a este material propio, se han examinado todas las *Orestias* disponibles en museos nacionales e internacionales. De esta manera, esta contribución se basa en, cuando menos, 5,000 especímenes, las cuales —de acuerdo a Tchernavin (1944)— pertenecen a 21 especies, infraespecies, etc.

RESULTADOS Y DISCUSION

Uno de los grupos de especies más abundantes corresponde a *O. agassii* y sus formas relacionadas,* el cual debe contener 9 especies y 4 infra-especies sensu Berg (1958, de acuerdo a Tchernavin 1944). Lo más probable es que este grupo incluya, cuando menos dos especies válidas, con un cierto número de infra-especies o subespecies. Ellas son *O. agassii* Cuv. et Val. 1846 y *O. luteus* Cuv. et Val. 1846, las cuales se distinguen fácilmente entre sí y entre las otras que se discuten en el presente trabajo, por su distribución local y por sus demandas ambientales (figs. 2, 3, 4, c.f. también Villwock, 1966).

Otro grupo de *Orestias* incluye la más grande de todas las especies, *O. pentlandii* Val. 1839 y *O. cuvieri* Val. 1839 (figs. 5, 6). Ambas pueden definirse como peces que enjambran, formando pequeños cardúmenes que se encuentran en forma pelágica en las partes abiertas del

* Mucho mayor información y discusión crítica sobre el estatus taxonómico de las diferentes especies de *Orestias* es hecho por Villwock (en prensa): "Especiación y radiación adaptativa en peces andinos del género *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae)" en: Adaptaciones y evolución en la biota de los ecosistemas tropicales de alta montaña. (título traducido del original en inglés). Editores M. Monasterio y F. Vuillemier.

Lago Grande. Para decidir si *O. pentlandii* y *O. cuvieri* pudieran estar relacionadas en forma cercana una a otra, o solamente enjambran juntas, etc., se ha examinado el contenido intestinal de un número representativo de cada una de ellas. Los resultados derivados de estos estudios, y también de datos propios concernientes a algunos caracteres taxonómicos, han comprobado que ellas son especies válidas.

El tercer grupo contiene 4 especies, cercanas a *O. mülleri* Cuv. et. Val 1846 (fig. 7), y pueden distinguirse fácilmente de todas las otras especies, porque sus especímenes no muestran ninguna reducción de las escamas al alcanzar la maduración sexual. Además, carecen de pigmentación y tienen peritoneo blanco como una adaptación a su preferencia para habitar mayores profundidades de agua que otras especies de *Orestias*; esto ha sido hallado por Tchernavin, pero no tenemos material propio.

Si se compara un número dado de especies de *Orestias* (sensu Tchernavin 1944) con las posibilidades de su especiación durante el pasado, hay razón para dudar de su validez. Existen dos principales probabilidades para la especiación: (a) la primera llamada *alopátrica* (en la terminología de Mayr 1967) que se basa en el aislamiento geográfico espacial, (b) la segunda se llama *simpátrica* y actúa dentro de áreas geográficas limitadas tales como las islas oceánicas o cuerpos de agua continentales cerrados, como por ejemplo los antiguos lagos de Eurasia y África, y la cuenca del Lago Titicaca en Sudamérica. Mientras que la especiación *alopátrica* se acepta principalmente como un modo de evolución, algunos biólogos evolucionistas no aceptan la vía *simpátrica* como una posibilidad real. Uno de los más prominentes evolucionistas que rechaza la evolución *simpátrica* hacia un nivel de especies "como difícilmente posible" es el propio Mayr.

El fenómeno mostrado por las *Orestias* de la antigua cuenca interandina induce a la pregunta de cómo las numerosas especies, sensu Tchernavin, se formaron justamente en los bordes del

moderno Lago Titicaca y las lagunas adyacentes, pero se encuentran ausentes en los cuerpos de agua separados, donde ellas deberían también existir si derivaran a través de su situación de aislamiento espacial geográfico. Este último tipo de aguas contienen justamente dos especies, *O. agassii* y más raramente, *O. luteus*. El argumento acerca de los cambios en el nivel del agua durante los tiempos históricos, como causa de la separación de los lagos antiguos en varias partes (ej. aislamiento geográfico espacial de parte de sus habitantes), sólo aporta poca evidencia aceptable, cuando se usa de manera general.

Existen, por ejemplo, los casos de lagos antiguos como el Lago Lanao situado en las Islas Filipinas de Mindanao, el cual —con excepción para el Lago Dapao al sur del Lago Principal— no muestra aislamiento espacial en absoluto. El hecho es que en el propio Lago Lanao se presentan diferentes especies de cyprinidos del género *Barbodes* cuya mayoría son endémicas; mientras que el sistema de drenaje —incluyendo el Lago Dapao aislado en la actualidad— se encuentra habitado sólo por una especie válida: *B. binotatus* (Villwock 1964a, Wahl 1976). Debe mencionarse que esta especie es la única común a toda el área de distribución del género *Barbodes*.

Otro ejemplo famoso es el del Lago Baikal en Siberia-URSS, el cual no sólo es el más grande sino uno de los más antiguos lagos de agua dulce, entre todos. De acuerdo a Kohzov (1963), es un hecho que existe un gran número de invertebrados y también de vertebrados que están restringidos al Lago Baikal. La mayoría de estas especies están ausentes de sus sistemas de drenaje y se mantienen aislados de toda la cuenca antigua del Lago Baikal. Existen pocas especies no especializadas apartadas de las endémicas que al presente también se encuentran ampliamente distribuidas en otros cuerpos de aguas siberianos. Estas son, por ejemplo *Paracottus keneri* y *P. kessleri*, miembros de la familia *Cottidae*.

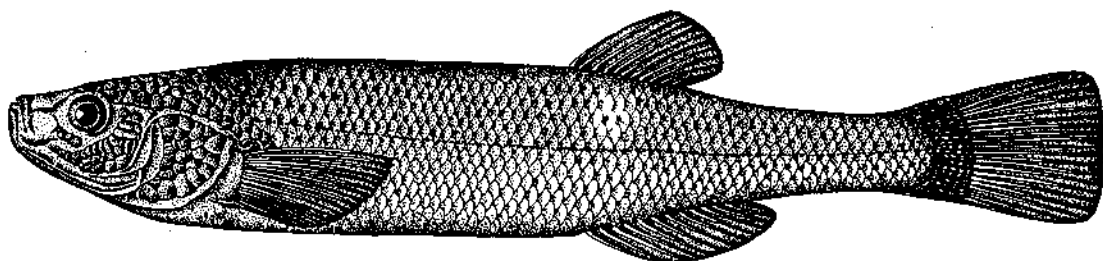


Fig. 5. *O. pentlandii* Val. 1839

El tercer ejemplo bien conocido, que puede darse, es el Lago Titicaca con sus grupos de especies de *Orestias*, en oposición a una sorprendente singularidad de especies dentro de las líneas generales de distribución del género.

Una excepción de estos ejemplos puede ser el caso del género *Haplochromis* (y algunos cíclidos relacionados) que se presenta en lagos antiguos de Africa Oriental (Fryer 1959, Kosswig 1960, Greenwood 1964), alguno de los cuales muestran extensas áreas de aguas de poco fondo. Tales áreas pueden haberse aislado de la cuenca del lago principal durante períodos de sequía de larga duración, con el resultado de tener a sus habitantes espacialmente aislados de la población del lago principal, e igualmente de otras partes aisladas. En interacción con los modelos muy especiales de comportamiento de apareamiento en la mayoría de estas especies, que comúnmente forman pequeños "grupos familiares" basados en una hembra y un macho los cuales casi nunca se entrecruzan. La "panmixia" se habría interrumpido pronto, habiendo resultado una especiación debido a un aislamiento espacial más un aislamiento etológico o de comportamiento. Por el contrario, los lagos antiguos que poseen muchas condiciones ecológicas diferentes no muestran ninguna forma de aislamiento geográfico espacial que se haya iniciado en forma primaria; o, en otras palabras, ninguna forma de especiación alopátrica. En estos casos, la suposición de una especiación simpátrica, o aún mejor, de una *especiación autóctona* (Kohzov 1963) parece ser más justificada que la forma alternativa. Viéndose bajo esta luz, por ejemplo la suposición de especiación autóctona, los lagos antes discutidos (Lanao, Baikal, Titicaca) muestran el mismo fenómeno significativo en el que la diversificación de sus faunas endémicas parece haber sido causada por un aislamiento ecológico, debido a que las condiciones son lo suficientemente diferentes sólo en el cuerpo de agua principal. La diferenciación de individuos gradualmente mejor adaptados puede haber permitido la separación de aquellos menos adaptados dentro del mismo stock de ancestros. Allí puede originarse, al menos dos o aún más comunidades de apareamiento separadas entre ellas, tanto como de su ancestro común.

Cualquier carácter biológicamente valorable, incluyendo aquellos de valencias ecológicas, comúnmente se asume que muestran una constitución poligénica con el resultado de tener alta variación genética de los caracteres involucrados. Con respecto a esta consideración, puede comprenderse fácilmente cómo se pone en acción una forma autóctona de especiación. De la

diversidad de las combinaciones de genes existentes, se seleccionarán aquellos que contribuyan en la mejor forma a la habilidad de sus poseedores para adaptarse a ciertas condiciones ecológicas cambiantes. Debido a que aquellos especímenes que llevan predisposiciones similares se presentarán en números considerables en el mismo nicho ecológico, ellos se separarán en forma natural, de los individuos o grupos de individuos que posean otras demandas ecológicas. El resultado es que tales grupos de individuos parcialmente separados se reproducirán más frecuentemente con miembros del mismo grupo, que con especímenes de otro nicho ecológico. Formando así comunidades de reproducción favorecida, ambos grupos hipotéticos se convertirán, con el tiempo, en grupos sexualmente separados, o, en otras palabras, la panmixia se interrumpirá y la diferenciación que se ha iniciado terminará cuando menos, en especies diferentes. Es completamente cierto que el proceso de especiación autóctona, como se ha esbozado anteriormente, es en su realización mucho más lenta que el proceso alopátrico, debido a que al comienzo de una especiación autóctona, los límites entre las poblaciones en diferenciación tienen abundancia de formas, de modo que la panmixia puede, por tanto, continuar por un tiempo variado, largo o corto.

Visto de esta manera, es evidentemente imposible que pudieran existir más especies válidas, que el número de diferentes nichos ecológicos disponibles para la inducción de la especiación autónoma, de *Orestias*, por ejemplo. Tampoco el período que debe tomarse en consideración desde que la formación de la cuenca del Titicaca llegó a su fin (ver Introducción y fig. 1), permitirá la aparición de numerosas y diferentes especies válidas. Debido a estas consideraciones, existe poca probabilidad de existencia de aún más "nuevas" especies (Lauzane 1981) que las ya postuladas por Tchernavin (1944).

Lo contrario puede ser cierto: los modelos de distribución local unidos a algún conocimiento de comportamiento vital favorable (ej. cuidado de la prole, ver Villwock 1966, Zúñiga 1941) dieron lugar al nacimiento de la conclusión que el número de especies de *Orestias* descritas tiene que reducirse a, por lo menos, cinco:

- *O. agassii* (altamente variable y la más común),
- *O. luteus* (que se supone se alimenta principalmente del fondo, con preferencia de bivalvos),

- KOSSWIG, C., 1960: Bemerkungen zum Phänomen der intralakustrischen Speziation. Zool.Beitr., N.F., 5: 497-512.
- KOZHOV, M., 1963: Lake Baikal and its life. W. JUNK, Publ., The Hague. 344 pp.
- LÖFFLER, H., 1968: Tropical high mountain lakes. Their distribution, ecology and zoogeographical importance. Coll. Geographicum 9: 57-76.
- MAYR, E., 1967: Artbegriff und Evolution. Paul PAREY-Verlag, Hamburg und Berlin. 617pp.
- MONHEIM, F., 1956: Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca-Beckens. Heidelb.-Geograph.Arb., H 1: 1-152.
- MOON, H.P., 1939: The geology and physiography of the Altiplano of Peru and Bolivia. Trans.-Linn.Soc.London 1: 27-43.
- NEWELL, N., 1949: Geology of the Lake Titicaca region, Peru and Bolivia. Geol.Soc.Am., Memoir 36: 1-85.
- TCHERNAVIN, V.V., 1944: A revision of the subfamily *Orestiinae*. In: Proc.Zool.Soc.London, 114: 140-233. LONGMANS, GREEN & Co., London.
- URQUIDI, W.T., 1969: Problemas de conversacion de los recursos pesqueros de Bolivia. Bol. Experimental 40: 1-16.
- VALENCIENNES, A., 1839: Rapport sur quelques poissons d'Amerique, rapportés par M. PENTLAND. L'Institut 7: 118.
- VILLWOCK, W., 1963: Die Gattung *Orestias* (Pisces: Microcyprini) und die Frage der intralakustrischen Speziation im Titicaca-Seengebiet. Verh.Dtsch.Zool.Ges. Wien (1962): 610-624.
- 1964a: Vermeintliche Artbastarde in der Gattung *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae). Mitt.Hamburg.Zool.Mus.Inst., KOSSWIG Festschrift: 285-291.
- 1964b: Genetische Untersuchungen an altweltlichen Zahnkarpfen der Tribus Aphanini (Pisces: Cyprinodontidae) nach Gesichtspunkten der Neuen Systematik. Z.zool.Syst.Evolut.—forsch., 2 (4): 267-382.
- 1966: Zur Biologie der *Orestiinae* (Pisces: Cyprinodontidae), unter besonderer Berücksichtigung von Darminhaltsuntersuchungen. Ein Beitrag zum Problem der Speziation in der Gattung *Orestias*. Abhdlg. und Verh.Naturwiss.VereinHamburg, N.F. (1965), 10: 153-166.
- 1972: Gefahren für die endemische Fischfauna durch Einbürgerungsversuche und Akklimatisation von Fremdfischen am Beispiel des Titicaca-Sees (Peru/Bolivien) und des Lanao-Sees (Mindanao/Philippinen). Verh.Internat.Ver.Limnol. 18: 1227-1234 (Leningrad 1971).
- 1982: *Aphanis* (NARDO, 1827) and *Cyprinodon* (LAC., 1803) (Pisces: Cyprinodontidae), an attempt for a genetic interpretation of speciation. Z.zool.Syst.Evolut.—forsch. 20: 187-197.
- 1983: Curt KOSSWIGs ichtthyologische Forschungen — ein Beitrag zur Faunengeschichte Anatoliens und zu Phänomenen der Evolution am Beispiel anatolischer Zahnkarpfen (in press).
- WAHL, E., 1976: Morphologisch-ökologische Untersuchungen zur Systematik der Lanao-Cypriniden. Diss.Univ.Hamburg. 72pp.
- ZUÑIGA, E., 1941: Regimen alimenticio y longitud del tubo digestivo en los peces del género *Orestias*. Bol.Mus.Hist.Nat. "Javier Prado", 16: 79-86.