

Resumen del conocimiento sobre la biología y taxonomía del género *Orestias* Valenciennes 1839 (Actinopterygii, Cyprinodontiformes)

Review of the biology and taxonomy of the genus *Orestias* Valenciennes 1839 (Actinopterygii, Cyprinodontiformes)

RESEÑA / REVIEW

Evans DE LA BARRA^{1,6,*}, Mabel MALDONADO¹, Irma VILA², Carla IBÁÑEZ³, Michel JÉGU⁴, Fernando M. CARVAJAL-VALLEJOS^{1,5}

Citación/ Citation: De La Barra E., Maldonado M., Irma Vila., Ibáñez C., Jégu M., Carvajal-Vallejos F.M. (2020). Resumen del conocimiento sobre la biología y taxonomía del género *Orestias* Valenciennes 1839 (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *Hidrobiología Neotropical y Conservación Acuática*, 1 (2): 185-224

Recibido/Received: 26 de Marzo 2020/26 March 2020

Aceptado/Accepted: 1 de Agosto 2020/1 August 2020

Publicado/Published: 15 de Diciembre 2020/20 December 2020

Copyright: © Editorial INIA

Acceso abierto/Open access article



¹ Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA), Universidad Mayor de San Simón (UMSS), Calle Sucre y Parque la Torre s/n. Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

² Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago de Chile.

³ Instituto de Ecología-UMSA, Unidad de Limnología, Campus Universitario, Cota Cota calle 27 s/n, La Paz, Estado Plurinacional de Bolivia.

⁴ IRD / UMR BOREA, Muséum National d'Histoire Naturelle (CP 26), 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

⁵ Museo de Historia Natural Alcide d'Orbigny, Av. Potosí #1458, zona Queru Queru, Cochabamba, Estado Plurinacional de Bolivia.

⁶ UNIBOL QUECHUA "Casimiro Huanca", Chimoré, Cochabamba, Estado Plurinacional Bolivia

*Autor para correspondencia: cyprinodon@gmail.com

RESUMEN

El género *Orestias* es un grupo de peces endémicos de los ambientes acuáticos de alta montaña de los Andes de América del Sur. La información sobre este género es dispersa, con un mayor enfoque en estudios taxonómicos. Paradójicamente estos estudios han generado una mayor incertidumbre sobre el estado taxonómico de las diferentes especies. Por otro lado, los estudios en ecología y genética están dando más luz sobre sus estrategias de vida y evolución respectivamente. En este contexto, se presenta un resumen del estado de conocimiento en general y la problemática taxonómica en el género, lo que puede ayudar a definir líneas de investigación a futuro.

Palabras clave: ecosistemas altoandinos, peces neotropicales, taxonomía, biodiversidad

ABSTRACT

The genus *Orestias* is a group of endemic fish from high mountain systems of the Andes of South America. Knowledge on this genus is dispersed and mostly focused on taxonomic issues. Unfortunately, there is still significant uncertainty on species status. On the other hand, ecological studies, and notably those on life history traits as well as on population genetics, provide new insights into the ecological strategies and evolution of *Orestias* spp. This paper summarizes the state of knowledge and taxonomic issues, and presents future research lines.

Keywords: High Andean ecosystems, killifish, neotropical fishes, taxonomy, biodiversity

INTRODUCCIÓN

Los peces andinos tropicales se encuentran entre los vertebrados menos estudiados del mundo; se estima que existen entre 400 y 600 especies endémicas (Anderson & Maldonado-Ocampo 2010). En este último grupo, sobresale el género *Orestias* (Cyprinodontidae, Cyprinodontiformes), endémico de la zona altoandina de los Andes centrales (Fig. 1). Las especies de este género son conocidas como carachis, ispis, bogas, entre otros nombres locales, y habitan sistemas lacustres, ríos y pequeñas charcas, bajo condiciones severas propias de los ecosistemas altoandinos. Desarrollaron adaptaciones a ambientes extremos como hipersalinidad y cambios bruscos diarios de temperatura, siendo capaces de sobrevivir temperaturas bajo cero (De La Barra *et al.* 2009, De La Barra 2012).

Las especies del género *Orestias* fueron importantes para los pueblos de las tierras altas de América del Sur, convirtiéndose en uno de los recursos naturales fundamentales para la sobrevivencia de culturas antiguas que poblaron esta parte del continente (Condori 1997). Por ejemplo, entre 1 000 ac- 400 dc, el género *Orestias* representaba el 80% del consumo de pescado entre los habitantes alrededor del lago Titicaca, pero en los últimos 500 años la pesca y el consumo declinaron fuertemente debido a causas ambientales y procesos sociales (Capriles *et al.* 2008). Hasta el día de hoy, las especies de *Orestias* todavía sostienen pesquerías importantes en los lagos Titicaca y Poopó, y varias de ellas han sido incluidas en las listas de especies amenazadas de los Andes (MMAyA 2009, Ortega *et al.* 2012, IUCN 2020).

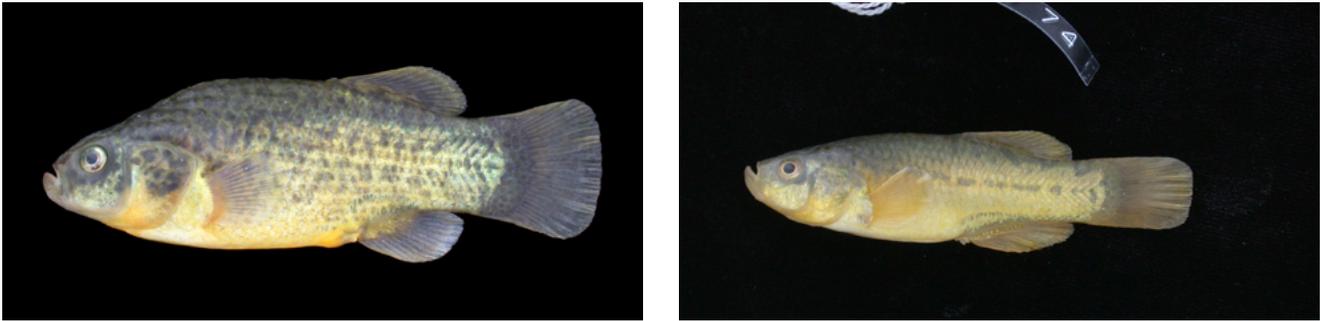


FIGURA 1. Representantes del género *Orestias* con amplia distribución en los Andes de Bolivia. Los ejemplares fueron colectados en el río Lacajahuira que conecta el lago Poopó con el Salar de Coipasa en el departamento de Oruro, Bolivia.
A) *O. lutea*
B) *O. agasii*

Debido a su importancia socio-económica y a su estado de conservación, hay un creciente interés en las especies de *Orestias*. Sin embargo, aún no se han desarrollado herramientas de gestión que puedan garantizar su conservación y uso sustentable. En el presente trabajo se realiza una sinopsis del estado de conocimiento sobre el género, dirigido a establecer prioridades de investigación para la generación de dichas herramientas.

LOS ANDES CENTRALES

Fisiografía y geología

La orogenia de los Andes duró más de 100 millones de años (Cretácico tardío y Cenozoico), dando como resultado una cordillera que puede ser dividida en tres secciones de acuerdo a la edad de su levantamiento: norte, central y sur, cada una con una historia geológica diferente. Con base en criterios geológicos, los Andes se extienden desde 13° S (sur del Perú) hasta 35 °S, donde la cordillera disminuye a menos de 100 km de ancho y los picos son de altitud menor a 4 000 m (Albert & Reis 2011).

La orogénesis andina pulsó alternadamente entre rápidos períodos de actividad orogénica con otros largos y relativamente estables, que resultaron en cambios en el modo deposicional, generándose desde abanicos aluviales hasta ambientes fluvio-lacustres (Garzzone *et al.* 2008). Esta historia geológica ha tenido un profundo impacto en la distribución y diversificación de la ictiofauna. Las fronteras actuales entre los mayores drenajes hidrológicos de América del Sur se establecieron como resultado de este levantamiento durante los últimos 20 millones de años (Schaefer 2011).

Los Andes Centrales se extienden sobre Perú, Bolivia, Chile y Argentina, desde la depresión de Huancabamba en el Perú, donde la Cordillera andina se divide en dos ramales, la Cordillera Occidental y la Cordillera Oriental, las cuales se dirigen hacia el sur para converger circunscribiendo el Altiplano del Lago de Junín (Perú). Posteriormente, en la frontera peruano-boliviana, la cordillera nuevamente se divide en ramales similares enmarcando el Altiplano peruano-boliviano, volviendo a unirse en el límite con Argentina y Chile cerca de los 22°S. Un perfil fisiográfico de los Andes centrales se presenta en la figura 2.

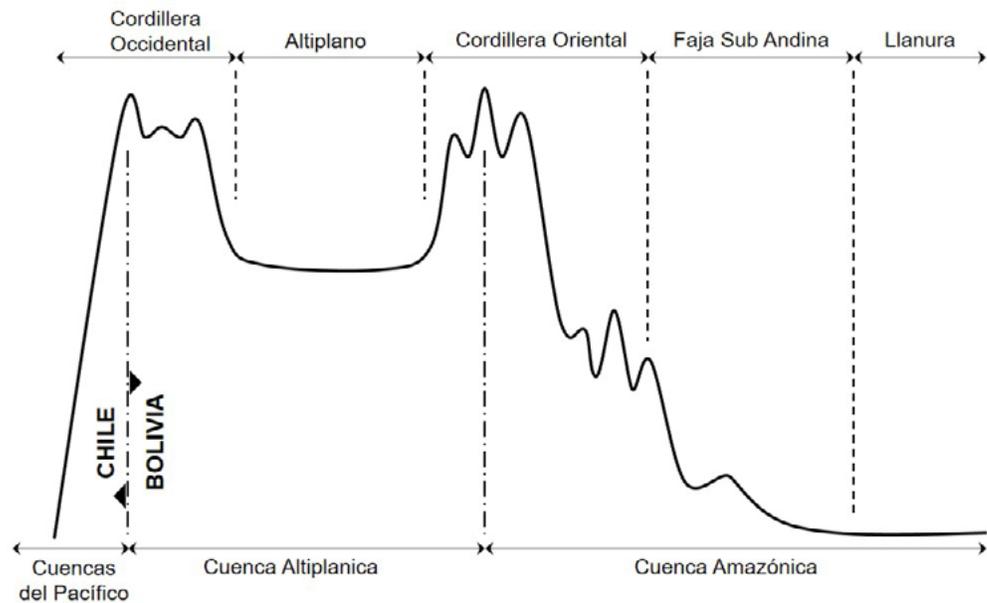


FIGURA 2. Perfil fisiográfico de los Andes Centrales en Bolivia

Los Andes Centrales se caracterizan por poseer las montañas más elevadas de la Cordillera andina (varias de ellas mayores a 6 000 m) y también por alcanzar la mayor amplitud (920 km de ancho cerca a los 19°S) en todo el sistema andino. Litológicamente, la Cordillera Occidental está formada principalmente por estratovolcanes y por una espesa capa de ignimbritas. La Cordillera Oriental está compuesta principalmente por sedimentos paleozoicos que sufrieron intensos plegamientos y metamorfismo. Entre ambas cordilleras, el Altiplano peruano-boliviano es un graben rellenado por espesos sedimentos que actualmente se encuentra entre 3 600 y 3 800 m de altitud (Montes de Oca 2005, Josse *et al.* 2009).

Bioclima

Los Andes Centrales presentan condiciones climáticas dominadas por un fuerte gradiente de precipitación que disminuye de norte a sur, y por la gran variación altitudinal, que condiciona la aparición de diversos pisos bioclimáticos y ecológicos. Así, en el Perú y norte de Bolivia, los bioclimas predominantes son los pluviales (sin época seca) y pluviestacionales (época seca entre 5 y 7 meses), en tanto que en el centro y sur de Bolivia hasta el norte de Argentina y Chile el bioclima es predominantemente xérico (época seca mayor a siete meses). En el gradiente altitudinal de los Andes Centrales, se reconocen siete pisos bioclimáticos, uno de los cuales es el piso altoandino (3 500 – 4 700 m aproximadamente) (Josse *et al.* 2009).

Hidrografía

Los Andes Centrales forman parte de las grandes cuencas sudamericanas Altiplánica (endorreica), Amazónica y Platense, que drenan al Atlántico, y varias cuencas costeras que drenan al Pacífico. En la figura 3, se observan las cuencas y

los niveles altitudinales generales en los Andes Centrales. Las cuencas exorreicas presentan en el piso altoandino sistemas lacustres de pequeño y mediano tamaño, además de numerosos cursos de agua que son las cabeceras de ríos importantes. Una situación diferente corresponde a la cuenca altiplánica, cuyos ríos drenan hacia los grandes lagos y salares situados en el Altiplano peruano-boliviano. Forman parte de esta cuenca, pequeños y numerosos sistemas endorreicos del suroeste boliviano y noreste chileno que drenan sus aguas hacia lagunas saladas y salares situados en la frontera chileno-boliviana. La figura 4 muestra algunos ambientes característicos de las cuencas descritas anteriormente.

- Cuenca Amazónica: Alto Amazonas (49), Madera (46)
- Cuenca Altiplánica: Titicaca (1), Altiplano Sur (2)
- Cuenca Platense: Pilcomayo (88), Bermejo (86)
- Cuencas del Pacífico Sur (13)

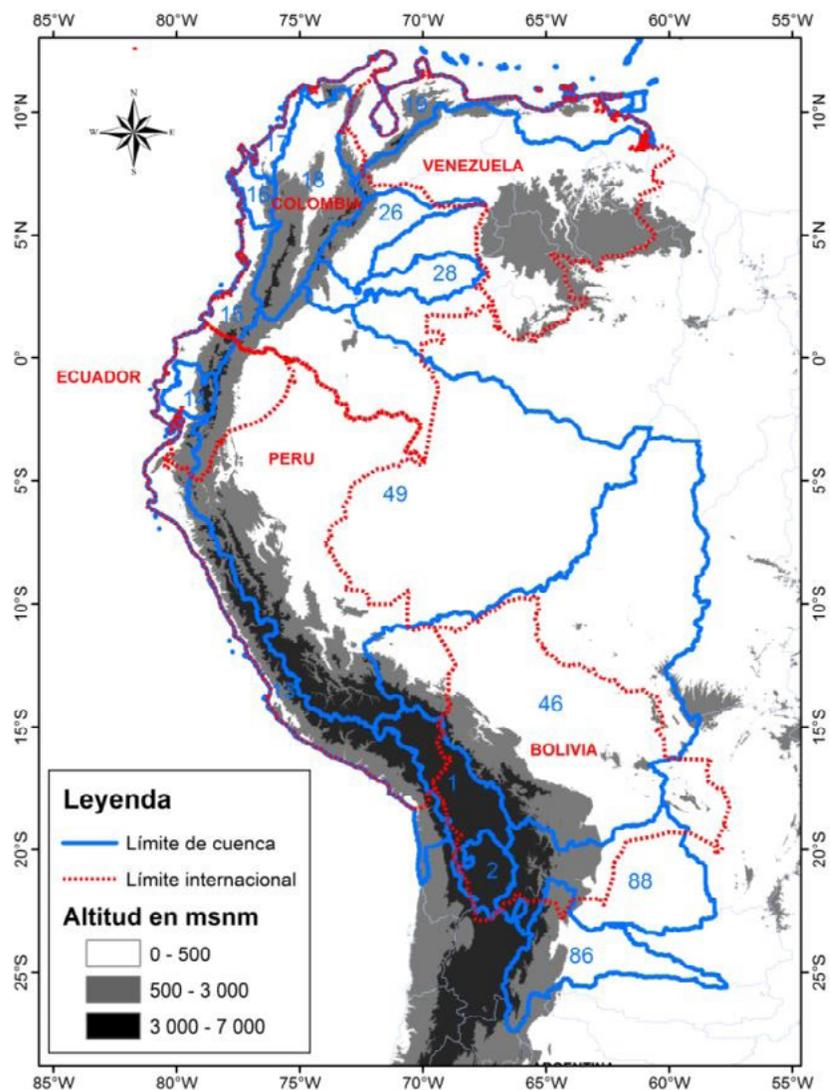
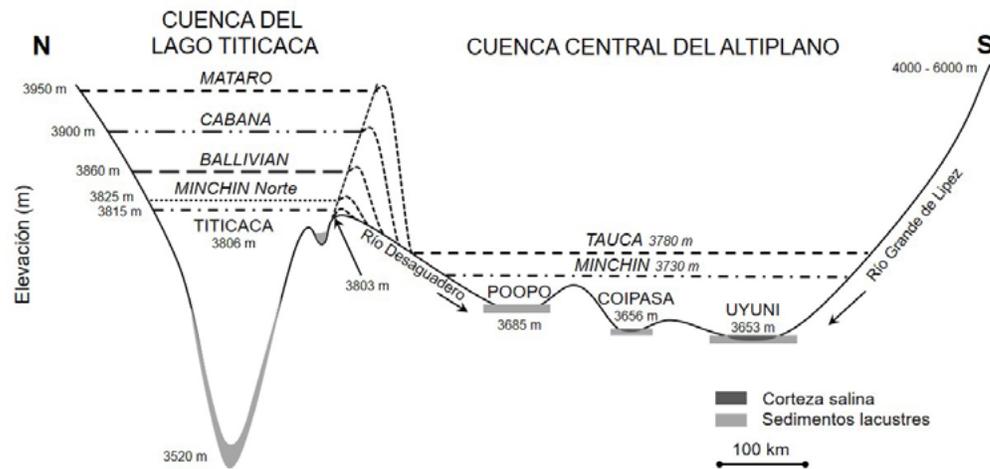


FIGURA 3. Cuencas y subcuencas hidrográficas a las que pertenecen los Andes Centrales (Extraído de Maldonado *et al.* 2011).



FIGURA 4. Ambientes acuáticos en la región altoandina de los Andes Centrales: (A) Arroyo en la Cordillera Occidental, (B) Lago Uru Uru (C) Laguna glaciar en la Cordillera Oriental, (D) Bofedal en la Cordillera Occidental, (E) Salar de Ascotán, (F) Lago Titicaca, (G) Lago Junín, (H) Laguna somera en el Altiplano. Fotos A, B, C, D, H: ULRA-UMSS; E-G: imágenes Google Earth; F: www.nodal.am/2017/10/

FIGURA 5. Perfil topográfico del Altiplano peruano-boliviano, que muestra las diferentes fases lacustres y las relaciones fisiográficas entre lagos y salares (Extraído de Risacher 1992).



Además de una compleja historia geológica, los Andes Centrales han registrado una historia paleoclimática particular. Un ejemplo son los cambios en la cuenca Altiplánica debido a las variaciones climáticas de los últimos 55 000 años. Se han descrito diversas fases lacustres con la presencia de grandes lagos, de los que los actuales lagos Titicaca y Poopó, además los salares Coipasa y Uyuni, representan las fases de menor nivel hidrológico (Risacher 1992, Argollo & Mourguiart 2000, Fornari *et al.* 2001). Una representación de estas fases se muestra en la figura 5.

Ambientes acuáticos altoandinos

Los ecosistemas acuáticos altoandinos son muy diversos. Existen grandes lagos, lagunas de diverso origen y con distintas características, ríos que representan las cabeceras de las cuencas más grandes de América del Sur, extensos humedales asociados, y sistemas extremos como salares y manantiales geotérmicos.

Resaltan los grandes lagos del Altiplano peruano-boliviano. El más conocido es el Titicaca, profundo, monomítico cálido y mesotrófico. Al sur se encuentra el lago Poopó, somero, altamente mineralizado y eutrófico, además de los grandes salares de Uyuni y Coipasa. Estos últimos, si bien no tienen biota acuática, mantienen extensos humedales costeros (Maldonado *et al.* 2011). En Perú, es también importante el lago Junín o Aguascancha, de menor extensión, pero importante para la biodiversidad (Chocano 2005).

Las lagunas son muy numerosas, principalmente de origen glaciar y tectónico, aunque las hay también de origen volcánico y fluvial. A pesar de su pequeña extensión, pueden sumar espejos de agua importantes debido a su número. Las lagunas de origen glaciar son relativamente profundas, oligotérmicas y frías polimíticas; son abundantes en la puna húmeda (Perú y norte de Bolivia). En cambio, en las zonas xéricas son más frecuentes los lagos someros salados de drástica estacionalidad (sur de Bolivia, noreste de Chile y norte de Argentina) (Navarro & Maldonado 2002).

Los ríos de cabecera son alimentados por aguas de deshielo de glaciares, precipitaciones, manantiales, lagunas y humedales. El régimen hidrológico es a menudo altamente impredecible, existen pocos ríos de caudal importante (Jacobsen 2008). Los bofedales son ambientes altoandinos muy característicos, albergan numerosas charcas y arroyos, permanentes o estacionales, de mineralización muy variable. Otros humedales abundantes son los manantiales geotermales, prácticamente desconocidos desde el punto de vista ecológico (Maldonado *et al.* 2011).

Las condiciones físicas y químicas en los ambientes acuáticos altoandinos son muy variados y dependen de las características geológicas, geomorfológicas y climáticas de la zona en que se ubican. Por ejemplo, en Bolivia, sobre la Cordillera Occidental de naturaleza volcánica, predominan lagunas someras perivolcánicas endorreicas salinas y con escasa vegetación, así como bofedales de gran extensión y numerosas charcas de aguas de diferente grado de mineralización, que se congelan al amanecer durante varios meses al año. En cambio, en la Cordillera Oriental, predominan lagunas de origen glaciar, mayormente oligotróficas, de aguas transparentes y muy poco mineralizadas. También hay bofedales extensos con charcas poco o nada mineralizadas. A diferencia, sobre el Altiplano, donde dominan los grandes lagos y salares, se encuentran muchas lagunas pequeñas someras y temporales. Todos estos ambientes, a excepción del lago Titicaca, se caracterizan por aguas de baja transparencia y alta mineralización (Navarro & Maldonado 2002).

Biogeografía y ecogeografía

Los Andes Centrales están incluidos en la Región Biogeográfica Surandina Tropical del Reino Neotropical-Austroamericano, y dentro de ella, en las provincias Peruano-Ecuatoriana Desértica, Puna Mesofítica, Puna Xerofítica, Boliviano-Tucumana y Yungueña (Rivas-Martínez *et al.* 2011). En términos de las ecoregiones de agua dulce, los Andes Centrales se ubican sobre las siguientes unidades: Titicaca, Atacama, Chaco, Vertientes del Pacífico de los Andes centrales y los Andes altoamazónicos (Abell *et al.* 2008).

La diversidad de la ictiofauna de los Andes Centrales es baja en relación a la de las tierras bajas de América del Sur, pero el endemismo de especies es alto. Schaefer (2011) estima la presencia de 237 especies sobre 1 000 m y 32 % de endemismo, destacando los géneros *Astroblepus* (Siluriformes) y *Orestias*, que son endémicos de los Andes.

EL GÉNERO *Orestias* Valenciennes 1839

Taxonomía

El género *Orestias* fue descrito por Valenciennes en 1839, a partir de colectas en el Lago Titicaca, y basado en la especie tipo *O. cuvieri*. Posteriormente, varias expediciones como las de Agassiz y Garman en el Lago Titicaca, y de Eigenmann & Allen (1942) entre 1918 y 1919, establecieron la distribución del género desde el

lago Junín (Perú) hasta el lago Ascotán (Chile); las de Percy Sladen en 1937 y de Tom Coon, entre otras, ampliaron el conocimiento sobre las especies (Esquer-Garrigos *et al.* 2013). Parenti (1984a) definió a *Orestias* como un grupo monofilético con base en siete sinapomorfias: 1) ausencia de aletas y cinturas pélvicas, 2) ausencia de vómer, 3) radios medios cartilagosos en las aletas anal y dorsal, 4) ceratohial posterior y anterior separados ventralmente por un gran espacio de cartílago, 5) ausencia del primer postcleitro, 6) anguloarticular sin extensión ventral paralela al retroarticular, y 7) patrón de escamación y poros en la cabeza caracterizado por un arreglo en forma de lira de diminutos neuromastos y un borde mediano prominente de escamas yendo de la punta de la cabeza al origen de la aleta dorsal.

El género *Orestias* pertenece al Orden Cyprinodontiformes. De acuerdo a Eschmeyer *et al.* (2018), la ubicación taxonómica del género es como sigue: Orden Cyprinodontiformes; Suborden Cyprinodontoidei; Familia Cyprinodontidae; Subfamilia Orestiinae; *Orestias* Valenciennes 1839. En cambio, de acuerdo a Nelson *et al.* (2016) es: Orden Cyprinodontiformes; Suborden Cyprinodontoidei; Superfamilia Cyprinodontoidea; Familia Cyprinodontidae; Subfamilia Cyprinodontinae; Tribu Orestiini; *Orestias* Valenciennes 1839. Recientemente, una revisión taxonómica de la familia Cyprinodontidae (Freyhof *et al.* 2017) discute la propuesta de Parenti (1981), quien distingue dos tribus en la subfamilia Cyprinodontinae (Cyprionodontini, Orestinii) juntando a los géneros *Aphanius* y *Orestias* en la tribu Orestinii. De acuerdo a estos autores, recientes análisis filogenéticos multigénicos de los Cyprinodontiformes demuestran que la familia Cyprinodontidae es claramente polifilética. Por estas razones proponen que la tribu Orestinii conforme el nivel de familia (Orestiidae) con el único género *Orestias*. La diagnosis del género *Orestias* de Parenti (1981) (ausencia de vómer y del primer postcleithrum) sería válida también para el nivel de familia (Freyhof *et al.* 2017). Con esta propuesta, la ubicación taxonómica del género sería: Orden Cyprinodontiformes; Suborden Cyprinodontoidei; Superfamilia Cyprinodontoidea; Familia Orestiidae; *Orestias* Valenciennes 1839.

A partir de la creación del género *Orestias* por Valenciennes, quien reconoció 10 especies, varios autores hicieron reconsideraciones hasta que la revisión exhaustiva de Tchernavin (1944) propuso 20 especies, dos subespecies y tres formas o infraespecies (Arratia 1982). Posteriormente, se describieron tres nuevas especies para el lago Titicaca (Lauzanne 1981), y otras dos nuevas para Chile fueron descritas por Arratia (1982). Luego, Parenti (1984a) realizó la revisión más exhaustiva del género añadiendo 14 especies, y contabilizando un total de 43 especies agrupadas en cuatro complejos monofiléticos: a) *cuvieri* (4 especies), b) *mulleri* (5), c) *gilsoni* (10), todas endémicas del lago Titicaca, y d) *agassii* con 24 especies con la distribución más amplia. Dentro este último complejo se encuentra el grupo *luteus* con cinco especies. Posteriormente, tres nuevas especies descritas en Chile pertenecientes al complejo *agassii* se sumaron a la lista (Vila & Pinto 1986, Vila 2006, Vila *et al.* 2011).

Si bien, hasta el momento, la clasificación propuesta por Parenti (1984a) continúa siendo la base de la lista de especies reconocidas para el género, el debate sobre la identidad de las especies continúa. En general, los autores concuerdan en que la dificultad para la delimitación taxonómica de las especies en el género *Orestias* parte principalmente de la elevada variabilidad morfológica y genética que muestran. Ya

para 1942, Eigenmann & Allen mencionaron que el género tiene sus dificultades notables para la diferenciación por la gran variación de las escamas que son diferentes entre las especies, distintas zonas del cuerpo y a distintas edades de los individuos, siendo esta una de las razones porque Valenciennes realizó descripciones poco precisas. De la misma manera, Lauzanne (1991) insistió en que se deben trabajar series importantes de jóvenes hasta adultos, debido a la plasticidad fenotípica del género en el lago Titicaca. Este autor encontró una importante variación fenotípica y llamó la atención que no pudo coleccionar varias especies descritas y reconocidas en la literatura, que fueron fundadas con base en pocos ejemplares.

A pesar de que existen diferentes especies descritas con caracteres morfológicos o genéticos bien constituidos, varios de ellos, al usarse en la diagnosis presentan ambigüedades. Arratia (1982) se percató de estas dificultades en el uso de las claves de identificación existentes, pues se podían identificar hembras como una especie y machos como otra. También, Parenti (1984a) hizo notar la dificultad para encontrar caracteres diagnósticos en la identificación de ciertas especies como *O. agassii*.

Otros ejemplos de elevada variabilidad morfológica son *O. multiporis*, *O. tschudii*, y *O. agassii*. *O. multiporis*, especie descrita por Parenti (1984a) para un tributario del lago Titicaca en el Perú, es diagnosticada por la sinapomorfia de dos a más neuromastos en cada escama de la serie lateral y el escudo medio, pero De La Barra & Jégu (obs. pers.) encontraron que en el lago Poopó (Bolivia) existen ejemplares de *O. agassii* que poseen escamas con uno, dos o tres neuromastos en la serie lateral y en el dorso. *O. tschudii* presenta como carácter diagnóstico un número modal mayor de radios en la aleta pectoral que en el resto, con base en la examinación de 10 ejemplares; pero este valor se sobrepone con los observados en *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. agassii*, *O. silustani* y *O. puni* (Parenti 1984b). *O. agassii* en el lago Titicaca muestra tres formas: una pelágica más grande, una béntica de la misma talla y coloración que la pelágica, pero con una cabeza más robusta, y una forma litoral más pequeña que podría ser simplemente una forma juvenil (Loubens & Sarmiento 1985).

La variabilidad morfológica también es mencionada frecuentemente para ambientes fuera del lago Titicaca. Se ha mostrado que la variabilidad en *O. agassii*, la especie de más amplia distribución en Bolivia, está asociada al tipo de ambiente acuático donde se encuentra (lagunas, ríos y charcas en bofedales) (De La Barra *et al.* 2009). Igualmente, se observó que en los lagos Uru Uru y Poopó (Bolivia) se encuentran especímenes que podrían ser identificados como especies que anteriormente no fueron reportadas para estos cuerpos de agua (p.e. *O. polonorum* y *O. jussiei*), habiendo encontrado además cinco morfotipos que no pueden identificarse de acuerdo a las claves existentes (Zepita 2013). Esta misma autora confirma la elevada variabilidad morfológica entre los especímenes de *O. agassii* y *O. lutea* colectados en los lagos Titicaca, Uru Uru y Poopó, y resalta que esta impresión taxonómica influye en la determinación de la distribución geográfica de las especies.

La variabilidad del género también es evidente en escalas espaciales pequeñas, como lo demostró el estudio de Cruz-Jofré *et al.* (2015) sobre *O. ascotanensis* que habita el salar de Ascotán (Chile). Los autores examinaron la variación y estructura genética de la especie usando DNA mitocondrial, y diferenciaron cuatro grupos

ubicados en diferentes sitios del salar. Atribuyeron las diferencias a la distancia geográfica entre los sitios y al descenso histórico del nivel del agua en el salar, ya que se supone que entre 17 y 11 millones de años atrás, esta zona contenía un lago que conectó los sitios de estudio. Durante el Holoceno (8.5 millones) empezó un período hiperárido que desecó muchos lagos en la región. En la actualidad, algunos lagos probablemente pueden conectarse durante los períodos de lluvia permitiendo un flujo génico y la existencia de algunas metapoblaciones.

La taxonomía morfológica fue complementada en las últimas décadas por estudios genéticos, con el afán de esclarecer las incertidumbres. Así, Sostoa *et al.* (2010) estudiaron el género en el lago Titicaca y, al igual que Lauzanne (1991), no lograron coleccionar algunas de las especies reconocidas por Parenti (p.e. *O. olivacea*, *O. tutini*, *O. minuta*, *O. tchernavini*, *O. tschudii* y *O. mooni*). Con las 22 especies colectadas evaluaron la correspondencia entre la variación morfológica y filogenética, reconociendo solo 13 especies como válidas. Concluyeron que en el caso de las especies descritas a partir de un número reducido de ejemplares tipo, probablemente ellas no representan grupos taxonómicos discretos y diferenciados. Tal hipótesis fue sugerida por Lauzanne (1982) para las especies *O. minima* y *O. minuta*; ambas fueron descritas a partir de dos ejemplares y no fueron reportadas en colectas posteriores. Sustentan además un patrón de radiación reciente que se observó en los diferentes linajes, y evidencia de diversos procesos de hibridación.

La validez de las especies descritas para el complejo *agassii* también fue debatida por diferentes autores. Lauzanne (1991) cuestionó la descripción de varias especies, lanzando la hipótesis de que las especies del grupo *agassii* (excluyendo al grupo *luteus*) podrían ser variaciones fenotípicas de *O. agassii*.

Una de las causas notables para el debate sobre la delimitación taxonómica de las especies de *Orestias* es la sospechada incidencia de hibridación interespecífica. Zepita (2013) sugiere la existencia de híbridos entre *O. agassii* y *O. lutea* en el lago Poopó. Igualmente, Esquer-Garrigos *et al.* (2015) presentan evidencias genéticas de híbridos entre las mismas especies mencionadas, las cuales se pueden distinguir bien eco-morfológicamente, pero sin comprender los factores ecológicos o demográficos que permiten estos eventos en condiciones naturales.

Probablemente, la discusión más drástica a la validez de las especies descritas de *Orestias* fue la de Villwock (1983). Este autor argumenta que los factores ecológicos fueron la fuerza principal para generar las variaciones que ocasionaron el proceso de especiación del género, y sugiere que deben reconocerse solamente cinco especies válidas, correspondientes a *O. agassii*, *O. lutea*, *O. pentlandii*, *O. cuvieri* y *O. mulleri*.

El debate sobre la validez de especies también se extiende a las especies presentes en Chile. Villwock & Sienknecht (1996), con base en estudios ontogénicos y cruzamientos interespecíficos en laboratorio, postularon que dichas especies pertenecerían a la única especie *O. agassii*. Proporcionaron también argumentos en función de la historia geológica del Altiplano y las cordilleras andinas, pues las conexiones entre el río Lauca y lagos cercanos podría haberse mantenido hasta hace unos 15 000 años, tiempo considerado como insuficiente para una especiación. Sin embargo, Dyer (2000) contradice tales argumentos e indica que como las descripciones están basadas en un conjunto de caracteres que incluyen las escamas, y que el entrecruzamiento no refuta la identidad de las especies, deben reconocerse dichas especies como válidas hasta que se provean más datos.

Si bien el parentesco genético y morfológico de las especies chilenas de *Orestias* es muy cercano, estudios realizados con un elevado número de loci moleculares permitieron inferir que las especies descritas para el norte de Chile corresponden a linajes independientes (Vila *et al.* 2013). Los estudios sugieren que cambios robertsonianos podrían haber jugado un rol importante en la evolución de estas especies muy cercanas.

En el mismo sentido, Vila *et al.* (2010) realizaron un estudio cariológico y morfológico en las especies chilenas de *Orestias*, encontrando mucha superposición en caracteres merísticos, sin diferencias entre juveniles y adultos, pero con diferencias en forma y número de cromosomas (Tabla 1). Los mismos autores indican que los estudios moleculares muestran que la divergencia de estas especies pudo ocurrir después de la desaparición del paleolago Tauca (18.1 – 14.1 millones), por ello, la leve diferenciación en estas especies sugiere una especiación cromosómica y/o ecológica.

TABLA 1. Características de los cariotipos y medidas merísticas de las especies de *Orestias* en Chile. R.D.1: Número de rayos aleta dorsal; R.A.2: Número de rayos aleta anal; R.P.3: Número de rayos aleta pectoral; R.C.4: Número de rayos aleta caudal; E. I.I.5: Número de escamas de la línea lateral. Extraído de Vila *et al.* (2010).

2n (NF)	Vértebras	R.D.1	R.A.2	R.P.3	R.C.4	E. I.I.5
<i>O. glorieae</i>	48 (56)	29-31	14-15	13-16	16-19	31-37
<i>O. cf. agassii</i>	48 (54)	31-35	11-16	11-16	14-20	30-37
<i>O. parinacotensis</i>	48 (54)	31-32	13-16	14-16	16-20	30-37
<i>O. laucaensis</i>	50 (54)	33	14-15	14-15	16-17	31-39
<i>O. chungarensis</i>	55 (54)	31-32	11-14	11-14	16-18	33-35
<i>O. ascotanensis</i>	48 (54)	31-32	12-15	12-14	17-19	29-34
<i>O. piacotensis</i>	52 (54)	32-34	12-14	12-14	14-16	30-34

Otro estudio sistemático y molecular en las seis especies chilenas de *Orestias* mostró que *O. ascotanensis*, registrada en los salares Ascotán y Carcote, se conforma de dos unidades evolutivas diferenciadas. Igualmente, *O. agassii*, presente en Isluga y Huasco, constituye dos linajes diferentes. A diferencia de este escenario, las cuatro especies registradas en el Parque Nacional Lauca no mostraron diferencias filogenéticas. Al margen de las similitudes observadas, los caracteres morfométricos y cariotípicos permiten diferenciar a todas las especies registradas en Chile (Scott *et al.* 2004).

No obstante, al comparar especies chilenas con otras cercanas, nuevamente resaltan imprecisiones. *O. piacotensis* (Vila 2006), especie bastante emparentada con *O. agassii* y descrita para el norte chileno, presenta caracteres morfológicos diagnósticos que no son discriminantes para la identificación. Estos hacen referencia a la forma que dibujan la serie de neuromastos en la cabeza, el número de radios medios de la aleta anal y la escamación de la parte ventral del cuerpo. Los caracteres mencionados se presentan aleatoriamente en diferentes ejemplares de *O. agassii* provenientes de distintas localidades del Altiplano boliviano (De La Barra 2010).

Cuestionamientos similares se expusieron para *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. chungarensis* y *O. ascotanensis* (Villwock & Sienknecht 1996, Villwock *et al.* 2000, Lüssen *et al.* 2003, Lüssen *et al.* 2004). Posiblemente, las especies en el norte de Chile sean válidas, pero los caracteres diagnósticos morfológicos ponen en duda su validez actual y no son suficientes para una clara identificación y separación (De La Barra 2010).

Ibañez *et al.* (2014) realizaron una compilación exhaustiva de los trabajos de sistemática y revisiones del género *Orestias* entre 1846 y 2010. Estos autores hicieron resaltar una vez más la taxonomía problemática del género, pues desde las primeras descripciones morfológicas hasta los últimos estudios con herramientas moleculares no se ha logrado esclarecer la situación sino aumentar la incertidumbre y confusión. Según estos autores, una combinación de factores como la práctica taxonómica (p.e. la descripción de especies con base en pocos individuos o especímenes mal preservados), barreras permeables entre especies debido a posibles procesos recientes de especiación y consecuentes procesos de hibridación son la base para la dificultad en la definición y delimitación de las especies.

Esquer-Garrigos (2013) sintetiza las dificultades sobre la taxonomía del género según factores extrínsecos e intrínsecos:

- Factores extrínsecos (inherentes a la práctica taxonómica o “inducidas por el hombre”: descripciones de uno o pocos especímenes (p.e. *O. minuta*), series juveniles o grupos de tamaño (p. e. *O. olivacea*, posible estado juvenil de *O. lutea*), especímenes pobremente preservados (p.e. *O. tutini*), pérdida de uniformidad en términos usados en las descripciones (p.e. misma línea lateral es descrita de forma diferente por dos autores), análisis poco detallado de la variación morfológica intra e interespecífica morfológica en una gran escala geográfica (p.e. para el complejo *agassii*), ausencia de especies actualmente colectables (p.e. *O. cuvieri* - extinta, *O. tutinii*, *O. taquiri*, *O. pentlandii*, *O. forgeti*).
- Factores intrínsecos potenciales: referidos al origen reciente de las especies; a la ausencia de barreras reproductivas efectivas; a la incidencia de hibridación (p.e. *O. cuvieri* y *O. pentlandii*); a la madurez sexual en estado temprano de desarrollo; a los caracteres variables con la edad y el tamaño; y a la plasticidad ecológica (algunas especies tienen ecotipos).

También existen confusiones y errores en las denominaciones nomenclaturales de las especies, estas fueron revisadas por Cruz-Jofré (2013).

Pese a que el debate continúa, en el presente trabajo elaboramos una lista (Tabla 2) con base en el Catálogo de Peces de California Academy of Sciences (Eschmeyer *et al.* 2020), según el cual son válidas 45 especies y una *inquirenda*. Comparada con la lista de Costa (2003) publicada en CLOFFSCA (2003), esta última no registra a *O. gloriae* y *O. piacotensis* pues sus descripciones son posteriores a 2003, tampoco incluye a *O. rotundipinnis*.

TABLA 2. Especies válidas del género *Orestias* (Eschmeyer *et al.* 2020).

No.	Especie	Localidad tipo
1	<i>Orestias agassii</i> Valenciennes 1846	Río Corocoro, San Antonio, Perú
2	<i>Orestias alba</i> Valenciennes 1846	Tributarios de Lago Titicaca
3	<i>Orestias ascotanensis</i> Parenti 1984	Lago Ascotán, Chile
4	<i>Orestias crawfordi</i> Tchernavin 1944	Bahía Taman, lado noreste de la península Capachica, Lago Titicaca
5	<i>Orestias ctenolepis</i> Parenti 1984	Cabeceras del río Zapatilla, río Camellaque, Provincia Chucuito, Perú
6	<i>Orestias cuvieri</i> Valenciennes 1846	Lago Titicaca
7	<i>Orestias chungarensis</i> Vila & Pinto 1986	Región litoral oeste del lago Chungará, Chile
8	<i>Orestias elegans</i> Garman 1895	Pequeños lagos en cabeceras del río Rimac, Perú
9	<i>Orestias empyraeus</i> Allen 1942	Lago Junín, Perú
10	<i>Orestias forgeti</i> Lauzanne 1981	Tiquina, Lago Titicaca, Bolivia
11	<i>Orestias frontosa</i> Cope 1876	Lago Titicaca
12	<i>Orestias gilsoni</i> Tchernavin 1944	Isla Taquiri, Lago Pequeño, sudeste de Lago Titicaca, Bolivia
13	<i>Orestias gloriae</i> Vila, Scott, Mendez, Valenzuela, Iturra & Poulin 2012	Manatiales del salar Carcote, Provincia Loa, Chile
14	<i>Orestias gracilis</i> Parenti 1984	Región noreste de lago Pequeño, localidad de Huatajata, Lago Titicaca, Bolivia
15	<i>Orestias gymnotus</i> Parenti 1984	Cerca Quishuarcancha, noroeste de Cerro de Pasco, Provincia de Pasco, norte de Perú
16	<i>Orestias hardini</i> Parenti 1984	Lago Yanacocha, Perú
17	<i>Orestias imarpe</i> Parenti 1984	Cerca de localidad Ojjerani, entre Puno y Chucuito, Bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú
18	<i>Orestias incae</i> Garman 1895	Bahía de Moho, Lago Titicaca, Perú
19	<i>Orestias ispi</i> Lauzanne 1981	Tiquina, Lago Titicaca, Bolivia
20	<i>Orestias jussiei</i> Valenciennes 1846	Lago Titicaca
21	<i>Orestias laucaensis</i> Arratia 1982	Río Lauca, Parinacota, Chile
22	<i>Orestias lutea</i> Valenciennes 1846	Lago Titicaca
23	<i>Orestias minima</i> Tchernavin 1944	Molinopampa, este de Juli, costa sudeste de Lago Titicaca, Bolivia
24	<i>Orestias minuta</i> Tchernavin 1944	Bahía Uruni, lado norte de península Capachica, Lago Titicaca
25	<i>Orestias mooni</i> Tchernavin 1944	Bahía Cota en Bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú
26	<i>Orestias mulleri</i> Valenciennes 1846	Lago Titicaca cerca Guaichu, Perú
27	<i>Orestias multiporis</i> Parenti 1984	Maravillas, cerca de río de Lampa, tributario de Lago Titicaca, Perú
28	<i>Orestias munda</i> Parenti 1984	Cuzco, Perú
29	<i>Orestias olivacea</i> Garman 1895	Lago Umayo, 9 millas al noroeste, 400 pies más alto que Lago Titicaca, Perú
30	<i>Orestias parinacotensis</i> Arratia 1982	Bofedales de Parinacota, Chile
31	<i>Orestias pentlandii</i> Valenciennes 1846	Lago Titicaca
32	<i>Orestias piacotensis</i> Vila 2006	Litoral este de laguna Piacota, Distrito de Arica, Chile
33	<i>Orestias polonorum</i> Tchernavin 1944	Lago Junín, Perú
34	<i>Orestias puni</i> Tchernavin 1944	Lago Titicaca
35	<i>Orestias richersoni</i> Parenti 1984	Río Coata río arriba de Coata, cuenca del Lago Titicaca, Perú
36	<i>Orestias robusta</i> Parenti 1984	Cerca de localidad Ojjerani, entre Puno y Chucuito, Bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú

No.	Especie	Localidad tipo
37	<i>Orestias rotundipinnis</i> Parenti 1984	Noreste Isla Esteves, Bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú
38	<i>Orestias silustani</i> Allen 1942	Lago Umayo, Perú
39	<i>Orestias taquiri</i> Tchernavin 1944	Isla Taquiri, Lago Pequeño, sudeste Lago Titicaca, Bolivia
40	<i>Orestias tchernavini</i> Lauzanne 1981	Tiquina, Lago Titicaca, Bolivia
41	<i>Orestias tomcooni</i> Parenti 1984	Cerca de localidad de Huatajata, lado norte de Lago Pequeño de Lago Titicaca, Bolivia
42	<i>Orestias tschudii</i> Castelnau 1855	Lago Titicaca
43	<i>Orestias tutini</i> Tchernavin 1944	Isla Taquiri, Lago Pequeño, sudeste lago Titicaca, Bolivia
44	<i>Orestias uruni</i> Tchernavin 1944	Bahía Uruni, lado norte de península Capachica, lago Titicaca
45	<i>Orestias ututo</i> Parenti 1984	Lago Ututo, Perú
	SPECIES INQUIRENDA	Lagos al este de Lima, Perú
	<i>Orestias lastarriae</i> Philippi, 1876	

La asignación de las especies válidas en los complejos descritos por Parenti (1984a) se presenta en la tabla 3. Parenti (1984b) describió las sinapomorfias que soportan la monofilia de cada complejo, de acuerdo a ello los complejos *mulleri* y *gilsoni* son grupos hermanos, cercanamente relacionados al complejo *cuvieri*, estos tres complejos juntos forman el grupo hermano del complejo *agassi* (Esquer-Garrigos 2013).

No obstante, Esquer-Garrigos (2013) y Sostoa *et al.* (2010) sugieren que tales complejos son artificiales. Con base en un análisis filogenético basado en la secuencia de los genes CYTB, D-LOOP y RHO, los últimos autores concluyeron en una ausencia de congruencia entre los complejos de especies de *Orestias* reconocidos morfológicamente y los linajes genéticos obtenidos en su trabajo. De la misma forma, observaron que existe una rama filogenética donde se incluye la mayor parte de las especies del complejo *agassii*. Sin embargo, esa agrupación fue más a nivel geográfico que morfológico. Así mismo, no existe agrupación de las especies del complejo *gilsoni* ni *mulleri*, siendo el complejo *cuvieri* el único grupo monofilético. Esquer-Garrigos (2013) mantiene a los complejos *cuvieri* y *agassii*, afirmando que el complejo *mulleri* no existe, ratifica a *gilsoni*, y sugiere un nuevo complejo para el grupo *luteus*.

Por otra parte, Takahashi & Moreno (2015) estudiaron la filogenia de la radiación de *Orestias* en el Lago Titicaca. Estos autores reconocieron mediante análisis de *cluster* de similitudes morfológicas la conformación de cuatro grupos (complejos) de especies en radiación, mientras que mediante el análisis de secuencias cortas de loci en el DNA nuclear (RAD) tres de los cuatro grupos fueron resueltos por máxima verosimilitud. El grupo definido por morfología que no fue resuelto como monofilético según la filogenia molecular presentó miembros que divergieron de su grupo hermano cerca de la raíz de la radiación del Lago Titicaca.

TABLA 3. Especies del género *Orestias* insertos en los diferentes complejos según Parenti (1984a), incluyendo las especies chilenas (*) descritas posteriormente.

Complejo	Especies
cuvieri	<i>O. cuvieri</i> , <i>O. pentlandi</i> , <i>O. ispi</i> , <i>O. forgeti</i>
mulleri	<i>O. mulleri</i> , <i>O. incae</i> , <i>O. crawfordi</i> , <i>O. tutini</i> , <i>O. gracilis</i>
gilsoni	<i>O. gilsoni</i> , <i>O. imarpe</i> , <i>O. uruni</i> , <i>O. robusta</i> , <i>O. tchernavini</i> , <i>O. taquiri</i> , <i>O. minima</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. tomcooni</i> , <i>O. mooni</i>
agassii	<i>O. agassii</i> , <i>O. ututo</i> , <i>O. hardini</i> , <i>O. munda</i> , <i>O. gymnota</i> , <i>O. elegans</i> , <i>O. ascotanensis</i> , <i>O. parinacotensis</i> , <i>O. laucaensis</i> , <i>O. puni</i> , <i>O. silustani</i> , <i>O. jussiei</i> , <i>O. multiporis</i> , <i>O. ctenolepis</i> , <i>O. frontosa</i> , <i>O. tschudii</i> , <i>O. richersoni</i> , <i>O. polonorum</i> , <i>O. empyraeus</i> , <i>O. piacotensis*</i> , <i>O. gloriae*</i> , <i>O. chungarensis*</i> Grupo <i>luteus</i> : <i>O. lutea</i> , <i>O. rotundipinnis</i> , <i>O. farfani</i> , <i>O. alba</i> , <i>O. olivacea</i>

Distribución

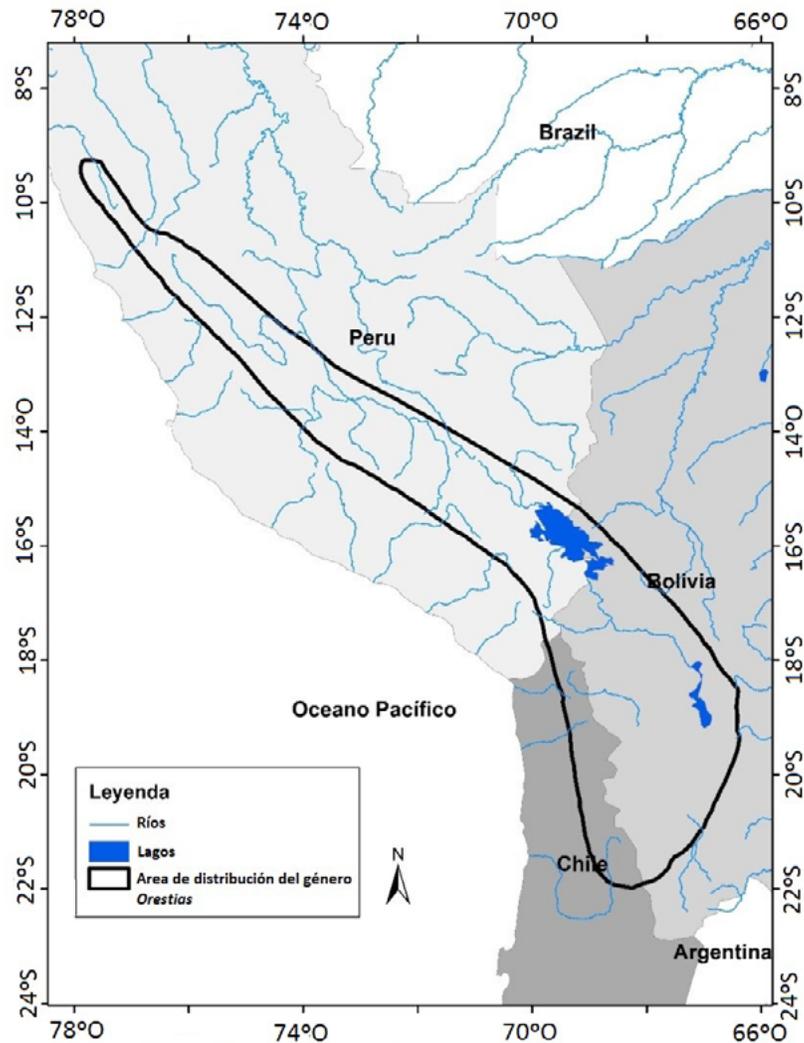
El primer mapa de la distribución del género *Orestias* corresponde a Parenti (1984a), quien describe el área desde la provincia Ancash en el norte del Perú, hasta la provincia Antofagasta en el norte de Chile (Fig. 6). Nótese que en este mapa está incluida solo la porción de la cuenca altiplánica en Bolivia, no así otras zonas de las cuencas amazónica y platense donde ha sido registrado el género en las últimas décadas.

Una actualización con los datos disponibles en la literatura indica que se distribuye desde aproximadamente 9° S y 77° W en el Departamento de Ancash (Perú) hasta los 23° S en la Provincia de Sud Lípez (Bolivia) y 66° W en la Provincia de Sud Chichas (Bolivia). En Perú existen registros en los departamentos de Ancash, Pasco, Lima, Junín, Cuzco y Puno. En Bolivia, en los departamentos de La Paz, Oruro y Potosí, y en Chile en las provincias de Parinacota (Región de Arica y Parinacota), del Tamarugal (Región de Tarapacá) y El Loa (Región de Antofagasta). La distribución conocida del género *Orestias* incluye las zonas de altitud superior a 3 000 m representadas en la figura 2.

La tabla 4 presenta la distribución del género *Orestias* en unidades hidrográficas y países, las primeras corresponden a las delimitadas en la figura 2. Para elaborar la tabla se utilizaron los trabajos de Eschmeyer *et al.* (2020), Parenti (1984a), Ortega *et al.* (2012), Carvajal-Vallejos *et al.* (2014), De La Barra *et al.* (2009), entre los principales. Cabe resaltar que la tabla 4 representa el primer intento de sintetizar la información de la distribución del género, permitiendo realizar los siguientes comentarios.

La especie de más amplia distribución es *O. agassii*, presente en cinco de seis subcuencas, y siendo la única presente en los tres países en que se presenta el género. La subcuenca con mayor riqueza de especies es la del lago Titicaca (aproximadamente 70%), y de ellas 21 son endémicas (65% de la subcuenca Titicaca y 47% del total de especies). Las subcuencas con baja riqueza son las del Pacífico Sur, Madera y Pilcomayo. Entre los países, la mayoría de las especies han sido registradas en Perú (87%), donde 13 son endémicas. Por otro lado, si bien en Chile se registran solo siete especies, seis son endémicas.

FIGURA 6. Mapa de distribución del género *Orestias* en los Andes centrales de Sud América. Extraído de Parenti (1984b).



Debe destacarse que esta información es provisoria pues como se puede observar en la columna de observaciones en la tabla 4, existen varias incertidumbres sobre la distribución. Varias de ellas parten de la generalización y/o vaguedad en las citas sobre los sitios, por ejemplo, en varios casos la localidad tipo indica “lago Titicaca” solamente. Por lo tanto, se ha extendido la distribución a Perú y Bolivia sin que existan evidencias de su presencia en ambos países. En otros casos se cita “cuenca del lago Titicaca” y ocurre lo mismo cuando solo se ha registrado en ríos y lagos del Perú. También, hay vacíos en la lista de peces del Perú cuando no se consignan las cuencas de las localidades tipo, etc. Las observaciones particulares para cada especie se consignan debajo de la tabla.

TABLA 4. Distribución de las especies del género *Orestias* en las cuencas y subcuencas en los países de la figura 2. Se indican las especies endémicas del Lago Titicaca. End LT= Especies endémicas del lago Titicaca; Obs= Observaciones, en esta columna se consignan números cuya leyenda se encuentra al pie de la tabla.

Especie	Cuenca - Subcuenca					Perú	Bolivia	Chile	End LT	
	Altiplánica		Amazónica		Platense					Pacífico Sur
	Titicaca	Altiplano Sur	Alto Amazonas	Madera	Pilcomayo					
<i>Orestias alba</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias ascotanensis</i>	x						x			
<i>Orestias agassii</i>	x	x	x	x	X	x	x	x		
<i>Orestias crawfordi</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias ctenolepis</i>	x					x				
<i>Orestias cuvieri</i>	x		x			x	x		x	
<i>Orestias chungarensis</i>	x						x			
<i>Orestias elegans</i>					x	x				
<i>Orestias empyraeus</i>		x				x				
<i>Orestias forgeti</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias frontosa</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias gilsoni</i>	x					x	x			
<i>Orestias gloriae</i>	x						x			
<i>Orestias gracilis</i>	x					x	x			
<i>Orestias gymnotus</i>	x		x ¹			x				
<i>Orestias hardini</i>	x ²					x				
<i>Orestias imarpe</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias incae</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias ispi</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias jussiei</i>			x			x				
<i>Orestias laucaensis</i>		x						x		
<i>Orestias lutea</i>	x	x				x	x			
<i>Orestias minima</i>	x					x	x		x	
<i>Orestias minuta</i>	x					x	x ³		x	
<i>Orestias mooni</i>	x					x	X ⁴		x	
<i>Orestias mulleri</i>	x		x			x	x			
<i>Orestias multiporis</i>	x					x				
<i>Orestias munda</i>	x		x ⁵			x				
<i>Orestias olivacea</i>	x					x	x ⁶			
<i>Orestias parinacotensis</i>		x						x		
<i>Orestias pentlandii</i>	x		x			x	X			

Especie	Cuenca – Subcuenca						Perú	Bolivia	Chile	End LT
	Altiplánica		Amazónica		Platense	Pacífico Sur				
	Titicaca	Altiplano Sur	Alto Amazonas	Madera	Pilcomayo					
<i>Orestias piacotensis</i>		x							x	
<i>Orestias polonorum</i>			x				x	x ⁷		
<i>Orestias puni</i>	x						x	x		
<i>Orestias richersoni</i>	x						x			
<i>Orestias robusta</i>	x						x	x	x	
<i>Orestias rotundipinnis</i>	x						x ⁸	x	x	
<i>Orestias silustani</i>	x						x			
<i>Orestias taquiri</i>	x						x	x	x	
<i>Orestias tchernavini</i>	x						x	x	x	
<i>Orestias tomcooni</i>	x						x	x	x	
<i>Orestias tschudii</i>	x						x	x ⁹	x	
<i>Orestias tutini</i>									x	
<i>Orestias uruni</i>									x	
<i>Orestias ututo</i>			x ¹⁰							
No. especies	35	8	11	1	1	2	39	25	7	21
No. especies exclusivas	26	6	3			1	11		6	

¹Ortega *et al.* (2012) citan en Pacífico Sur, pero la localidad tipo está en Alto Amazonas.

²Ortega *et al.* (2012) citan en el Lago Titicaca, pero la localidad tipo no se encuentra esta subcuenca.

³No está registrado en la lista de Peces de Bolivia por no existir evidencias de captura en lado boliviano del Lago Titicaca

⁴No está registrado en la lista de Peces de Bolivia por no existir evidencias de captura en lado boliviano del Lago Titicaca

⁵Ortega *et al.* (2012) citan en el Lago Titicaca, pero la localidad tipo está en el Alto Amazonas.

⁶No está registrado en la lista de Peces de Bolivia por no existir evidencias de captura en lado boliviano del Lago Titicaca

⁷Está registrado en la lista de Peces de Bolivia por existir evidencias de captura en la subcuenca.

⁸No registrado por Ortega *et al.* (2012) pero la localidad tipo está en Lago Titicaca (Bahía de Puno).

⁹Está registrado en la lista de Peces de Bolivia por existir evidencias de captura en la subcuenca.

¹⁰Ortega *et al.* (2012) citan en el Lago Titicaca, pero la localidad tipo está en el Alto Amazonas.

La distribución presentada anteriormente para las especies del género *Orestias* muestra un patrón en que pueden distinguirse cuatro “zonas”: (1) el territorio peruano al norte del lago Titicaca, con especies que no se encuentran en Bolivia y Chile, y que además parecen de distribución muy restricta a ciertos drenajes, (2) el lago Titicaca con la mayor diversidad de especies que se supone provienen de un proceso de radiación adaptativa generando un grupo (flock) de especies, (3) el territorio boliviano al sur del lago Titicaca con dos especies, una ampliamente distribuida (*O. agassii*) y otra presente solo en el lago Poopó, (4) la cordillera chilena con especies restrictas a drenajes endorreicos pequeños.

Filogenia y evolución

Las primeras apreciaciones sobre el origen del género *Orestias* indican que es un grupo antiguo cuyo origen está relacionado al levantamiento de los Andes. Sus ancestros habrían quedado confinados en ambientes que se desplazaron hacia arriba juntamente con el levantamiento de la cordillera, para quedar luego aislados de sus parientes que están prácticamente extintos de las costas del Pacífico en Perú y Andes del Ecuador (Eigenmann & Allen 1942, Costa 2011).

Su evolución se podría explicar por una larga serie de cambios más o menos violentos en el hábitat, ya que subieron desde el nivel del mar hasta unos 4 000 m, sufrieron trastornos distróficos, actividad volcánica y el cambio de agua salina a dulce. Quizás han sido los peces sujetos a la mayor variedad de fuerzas externas que moldearon su evolución, varias de ellas con cambios en su constitución genética (Eigenmann & Allen 1942).

Al levantarse las montañas, probablemente los elementos antiguos adaptados a zonas bajas y calientes perecieron, sobreviviendo solamente ancestros que, en términos de la biología evolucionaria, pudieron adaptarse a condiciones cambiantes. El ancestro de *Orestias* todavía se desconoce y debería estar entre ellos, pues es imposible imaginar que haya migrado al área del Altiplano después del levantamiento final. Sin embargo, debido a que no hay registros fósiles del género, no se puede tener idea sobre el ancestro en tierras bajas (Villwock 1983, Parenti 1984b).

Por otra parte, el levantamiento de los Andes puede haber tenido una historia más complicada que la que suponemos, pues la parte norte concuerda con un modelo de placa tectónica, no así la parte sur entre Perú, Chile y Bolivia ya que algunos autores postulan un origen extracontinental para esta parte. Ambas situaciones implican supuestos: el modelo de placa tectónica requiere que *Orestias* estuviera antes del levantamiento en el Mioceno, en el otro caso implica que *Orestias* sea más antiguo y haya entrado a la parte extracontinental. La historia de los lagos probablemente no tiene mucho que ver con la evolución del género, sino más bien la complicada historia geológica de los Andes en conjunto (Parenti 1984b).

Las relaciones filogenéticas dentro el género no están esclarecidas aún, aunque el tema ha sido objeto de varios estudios. En 1981, Parenti hipotetizó que sus géneros hermanos son *Aphanius* y *Kosswigichthys*, con base en caracteres osteológicos. En 1995, Parker & Kornfield realizaron un análisis filogenético de 16 especies de ciprinodóntidos, presentando un fuerte soporte a la monofilia de los

géneros *Orestias*, *Aphanius* y *Kosswigichthys*. El análisis zoogeográfico sugirió la distribución Tethiana de un linaje ancestral de cyprinodóntidos, y la formación de mares epicontinentales en el Cretácico explicaba la mayor proximidad entre *Orestias* y *Aphanius* del Mediterráneo.

Filogenéticamente, el género *Orestias* no tiene grupos hermanos actuales en el continente sudamericano (Costa 1997, Hrbek & Meyer 2003). Los géneros *Cubanichthys* (América Central) y *Lebias* (Europa) son los géneros más próximos a *Orestias*. *Lebias* representa el taxa basal de un grupo monofilético conformado por *Floridichthys*, *Cyprinodon*, *Garmanella*, *Jordanella*, *Cualac* y *Megupsilon*, géneros presentes en Norte América.

Las relaciones biogeográficas del género son todavía un desafío. Parenti (1984a) propuso la primera hipótesis de relaciones filogenéticas en que *Orestias* está más relacionado con los Cyprinodontiformes de Anatolia. Posteriormente, Costa (1997) propuso una alternativa en que estos últimos y los de América Central están más relacionados, siendo *Orestias* el clado hermano.

En 1982, Lauzanne estudió en el lago Titicaca 16 especies distinguiendo dos linajes evolutivos correspondientes a especies bénticas y especies pelágicas o litorales. El primer grupo tenía ejemplares con cuerpo corto, cabeza grande, pedúnculo caudal largo y aletas pectorales potentes, los otros grupos tenían características contrarias. En la línea béntica, el tipo primitivo lo representa *O. jussiei*, con dientes similares a *O. agassii*. Los dientes faríngeos de *O. lutea*, *O. crawfordi* y *O. olivacea* son fuertes para destrozar caparazones de moluscos. En la otra línea (excepto *O. mulleri*) todos son consumidores de plancton. *O. cuvieri* era el depredador de este grupo con boca grande y fuertes dientes maxilares.

Los patrones de diferenciación genética molecular entre taxa del complejo *agassii* definido por Parenti (1984a) fueron analizados y se confirmó la monofilia de este linaje, excluyendo *O. lutea*. Sin embargo, se encontraron dos unidades monofiléticas, uno que incluyó las especies chilenas y poblaciones de *O. agassii* y *O. tschudii* del lago Titicaca, y otro que comprendió especies del lago Titicaca como *O. lutea*, *O. ispi* y otras. Considerando que el lago Titicaca es el centro de origen de las especies, los ancestros pudieron haber colonizado las áreas chilenas. Sin embargo, las poblaciones más antiguas se encuentran en el sur de Chile, por lo cual *O. agassii* y *O. tschudii* no son las poblaciones basales de los linajes chilenos. Más bien, los taxa del norte chileno parecen haber colonizado el lago Titicaca más recientemente. Los eventos climatológicos del Cuaternario Tardío no explican las divergencias genéticas entre el complejo *agassii* (excluyendo *O. lutea*) y otras especies de *Orestias*. Se sugiere una divergencia entre 3-5 millones de años, indicando un evento vicariante más antiguo. Cronológicamente corresponde al levantamiento de los Andes del norte que comenzó en el Mioceno (Sostoa *et al.* 2010, Esquer-Garrigos 2013).

Lüssen *et al.* (2003) revisaron y cuestionaron la sistemática morfológica del género con base en análisis de DNA mitocondrial. Estos autores no obtuvieron la monofilia del complejo *agassii* de Parenti, y tampoco la monofilia recíproca de varias especies dentro del complejo. También mostraron que se debe excluir a *O. lutea* de este complejo por ser filogenéticamente un linaje diferente. Esto hace difícil seguir la sistemática del complejo *agassii*, el cual además parece tener una baja diversidad genética. Los mismos autores indican que los linajes de este complejo

evolucionaron hace 530 000- 880 000 años durante el Cuaternario Tardío, en tanto que las poblaciones chilenas divergieron hace unos 370 000 – 600 000 años atrás. Los eventos climatológicos (extensión y recesión de cuerpos de agua) pueden explicar diferencias y similitudes entre ellas.

O. agassi de Chile fue comparada morfológicamente con ejemplares del Lago Titicaca (Bolivia), y no se encontraron concordancias entre ambas procedencias (Cruz-Jofré *et al.* 2014). Los autores consideraron, al igual que Vila *et al.* (2013), que las formas asignadas a *O. agassii* en Chile son un grupo polifilético, del cual la población de Isluga podría estar relacionada con las poblaciones de Bolivia.

Otro estudio filogenético sobre DNA reciente y antiguo recuperado de especímenes preservados en museo revela una profunda dicotomía en *Orestias*, separando el complejo *agassii* en tres clados que muestran una diferenciación a nivel de complejos (*luteus (cuvieri, gilsoni)*) (Esquer-Garrigos *et al.* 2013). La dicotomía profunda concuerda con el escenario de una divergencia antigua entre el complejo *agassii* y el resto de *Orestias*, seguido de una reciente diversificación durante el Pleistoceno, dentro y fuera del lago Titicaca, posiblemente, como un evento de radiación adaptativa dentro de cada complejo. Esto constituye una primera prueba de la monofilia de los complejos. El análisis además cuestiona el uso de series de caracteres diagnósticos para los complejos y grupos de especies de *Orestias*.

Similares resultados fueron encontrados por Sostoa *et al.* (2010) para las especies del Lago Titicaca; la reconstrucción filogenética que realizaron no presentó una correspondencia con las especies determinadas con base en las características morfológicas. Lo anterior puede ser debido a: (1) muchas de las especies descritas pueden corresponder a variaciones poblacionales o a diferentes estadios de desarrollo en el ciclo de vida, y (2) el fenómeno observado en el lago Titicaca está relacionado con un proceso de especiación incipiente asociado a características ecológicas más que históricas, y por tanto, se requiere un análisis detallado desde la variación poblacional dentro cada especie.

Sostoa *et al.* (2010) tampoco encontraron los cuatro complejos reconocidos por Parenti (1984a). Estos autores, obtuvieron solo dos clados: el Clado 1 se constituyó de los complejos *gilsoni, mulleri, cuvieri* y algunas especies incluidas en el grupo *agassii* (*O. lutea, O. alba, O. rotundipinnis* y *O. farfani*). El complejo *cuvieri* dentro del Clado 1, fue el único observado como monofilético e incluyó a las especies *O. pentlandi, O. forgeti* y *O. ispi*. El Clado 2 se constituyó de especies del complejo *agassii* en sentido estricto, incluyendo solamente los “carachis negros”. De manera similar al Clado 1, no se observó una correlación de la variación genética con la morfología, sino más bien una relación con la distribución geográfica. También se infirió hibridización entre el Clado 1 y 2, siendo posible en algunos casos la determinación de las especies parentales potenciales. El fechaje molecular en este trabajo, mostró que la división entre los dos clados ocurrió durante el Mioceno Tardío, hace 4.4 – 5.5 millones de años. Estas fechas coinciden con una época de fuerte actividad geológica en la cordillera de los Andes, y estos eventos cladogenéticos antiguos posiblemente se relacionen más con eventos biogeográficos vicariantes. El resto de procesos de cladogénesis ocurrieron de manera reciente, y posiblemente han estado vinculados a eventos paleoclimáticos como la existencia de los paleolagos entre 12 000 – 20 000 años atrás. La variación genética encontrada puede ser explicada por eventos

de introgresión genética entre diferentes linajes, o una incompleta separación entre unidades evolutivas. La evidencia genética sustenta un patrón de radiación reciente que se observa en los diferentes linajes de *Orestias* presentes en el lago, sobre todo en el Clado 1.

Por otra parte, la diversidad de especies de *Orestias* en el lago Titicaca ha sido usada como justificación para aplicar el concepto de especies “flock”. Sin embargo, al no formar un grupo monofilético, mas bien debe ser considerado como un ensamblaje que incluye, en parte, varios “flock”, y su evolución no puede ser considerada explosiva (Parenti 1984a).

A pesar de la consideración anterior, otros autores indican que *Orestias* se considera un “flock” de especies debido a los siguientes mecanismos: tienen abundancia diferente en las zonas litoral y pelágica; son temporal, espacial y ontogénicamente diferentes en el uso del espacio y recursos; muestran una variación importante en la morfometría trofogástrica relacionada con su alimentación, ya que algunos son exclusivamente zooplanctívoros, otros generalistas probablemente combinando fitofagia, zooplanctivoría y bentofagia, y otros son claramente bentófagos (Northcote 2000).

En relación al escenario evolutivo de las especies del género *Orestias*, si bien la primera suposición sobre su origen recayó en el Lago Titicaca debido a la riqueza de especies actuales, los estudios filogenéticos mencionados anteriormente sugieren otros escenarios. Así, podría tratarse de una distribución ancestral hipotética muy extensa con posteriores extinciones localizadas y procesos de especiación diferenciados. Al parecer la especiación fue bastante activa en los Andes peruanos, ya que existen diferentes especies asociadas a pequeñas cuencas que drenan al Pacífico, Amazonas y a la cuenca cerrada del Altiplano (Tabla 4). Probablemente, las barreras geográficas existentes en esta zona jugaron un rol importante para la especiación alopátrica.

En el caso del Lago Titicaca se asumía en general una especiación simpátrica, siendo además la fuente de especies para otras áreas. Según Esquer-Garrigos (2013), se presentarían los dos tipos de especiación: simpátrica para los complejos *cuvieri*, *mulleri* y *gilsoni*, y alopátrica para el complejo *agassii*, lo que lleva a la hipótesis de que el lago sería un receptor de especies además de ser una fuente. Una hipótesis explicativa comprende sucesos de colonización, extinción y diversificación, tanto exitosas como fallidas, ocurridas en la cuenca Altiplánica. Los grandes lagos antiguos sufrieron intensas pulsaciones acuáticas, que llenaron y vaciaron casi la totalidad del Altiplano, a excepción del lago Titicaca. Este lago, con sus 300 metros de profundidad media, es un ambiente relativamente estable, en relación a los 100 m de pulsaciones interglaciares de la parte central y sur del Altiplano (Lago Tauca, Minchin, entre otros) (Fornari *et al.* 2001; Argollo & Mourguiart 2000). Estas pulsaciones acuáticas habrían causado drásticos cambios en el paisaje. A medida que se secaban las aguas, dejaban ambientes acuáticos aislados de condiciones diferentes (salinidad, temperatura, sustrato, etc.) al de los antecesores del complejo *agassii*. En el Altiplano central, las pulsaciones acuáticas de menor amplitud probablemente no permitieron la segregación total de las poblaciones, y aunque hubo diversificación morfológica se mantuvo un flujo génico histórico en cada nuevo reencuentro. Las poblaciones de *O. agassii* que actualmente habitan esta zona

apoyan esta hipótesis, pues en un mismo ambiente encontramos individuos con grandes variaciones morfológicas (De La Barra 2010). Al contrario, en el Altiplano sur, con pulsaciones más severas y una topografía compleja, es posible que las poblaciones llegaran a procesos de especiación y colonización de otros ambientes, especialmente en cuencas endorreicas que quedaron aisladas por períodos más largos. No se conoce si las especies de los otros tres complejos en algún momento salieron del lago Titicaca.

Para las especies chilenas de *Orestias*, se sugiere que su presencia refleja la distribución en un período en que los paleolagos dominaban el paisaje, y que las especies presentes se originaron vía fragmentación de una o más poblaciones ancestrales. La especiación habría sido conducida por inestabilidad del hábitat y condiciones ambientales heterogéneas. El estudio genético de estas especies muestra cuatro clados que sugieren un proceso de diferenciación mediante vicarianza y un modelo de especiación alopátrica. Un clado agrupa a *O. agassii*, otro a las especies de más al sur incluyendo a *O. agassii* del río Collacagua y del Salar de Huasco, sugiriendo que *O. agassii* es un grupo polifilético. Otro clado incluye las especies del Parque Nacional Lauca, que serían un grupo monofilético relacionado con el clado de *O. gloriae* del salar de Carcote. Sin embargo, dentro las especies del Parque Lauca no aparecen diferencias filogenéticas claras, quizás porque la divergencia es reciente y está todavía en proceso. Se enfatiza nuevamente el rol de las variaciones climáticas que pudieron influir en la divergencia, ya que la alternancia entre períodos húmedos y secos habrían ocasionado la mezcla o la diferenciación genética. Especialmente en los largos períodos secos, se acumularon las diferencias genéticas y probablemente hubo adaptación a diferentes ambientes locales (Vila *et al.* 2013).

Biología y ecología

Las primeras observaciones sobre los ambientes en que viven las especies de *Orestias* (Eigenmann 1920) indican que se los encuentra en remansos, lagunas, pantanos, lugares quietos de lagos y ríos, pero no en las porciones torrentosas de corrientes.

Los datos sobre las características físicas, químicas y ecológicas de los hábitats de estas especies son escasos. Algunos autores indican de manera general que los ambientes donde estos peces habitan son muy diversos. Podemos encontrarlos en ríos con alta velocidad y de sustrato grueso (grava, cascajo), ríos de baja pendiente con sustratos finos (limo y arcilla), lagos de gran tamaño y profundidad, lagunas someras, bofedales y pequeñas charcas. Estos ambientes, pueden ser desde poco mineralizados hasta muy salinos, de aguas termales hasta aquellos que se congelan todas las noches (Lauzanne 1991, De La Barra *et al.* 2009, De La Barra 2012).

En la Cordillera Occidental sur (norte de Chile), la génesis de los sistemas lacustres y fluviales ha estado asociada a intensa actividad tectónica y volcánica, la que, junto a una baja pluviosidad (50 a 200 mm anuales con balance hidrológico negativo) ha generado sistemas desconectados entre sí y con características físicas y químicas diferentes (Risacher *et al.* 2003, Márquez-García *et al.* 2009). En esta

región, las especies de *Orestias* se distribuyen en una de las regiones más áridas del mundo, desarrollándose en pequeñas pozas y vertientes junto a grandes salares.

Los estudios ecológicos y biológicos sobre el género *Orestias* son pocos. Existe información sobre sus rasgos de vida y alimentación para el Lago Titicaca y el norte de Chile. Ibañez *et al.* (2014) elaboraron una lista de trabajos con información para 32 especies del Lago Titicaca, siendo las más estudiadas *O. agassii*, *O. lutea*, *O. pentlandii* y *O. ispi*, resaltando que la mayoría de trabajos provienen de literatura gris en tesis e informes poco accesibles.

Con la información disponible se elaboró la tabla 5, en que se registran datos sobre el hábitat, dieta y gremio trófico de las diferentes especies. Puede observarse que los trabajos sobre estos aspectos no son numerosos (15), todos tratan de las especies del Lago Titicaca, Bolivia y Chile; no se pudo acceder a información sobre las especies del Perú. En general, hay más datos sobre las especies del Lago Titicaca, y en particular sobre *O. agassii*, la especie de más amplia distribución. Se puede generalizar que las especies de *Orestias* son carnívoras, la mayoría invertívoras, otras zooplanctófagas, y solo unas pocas ictiófagas.

TABLA 5. Hábitat y gremios tróficos de las especies de *Orestias*

Especie	Hábitat	Gremio trófico	Alimento	Fuente
<i>O. agassii</i>	Arroyos, bofedales y lagunas	Carnívoro	Dieta de acuerdo a oferta	Eigenmann & Allen (1942)
	Principalmente pelágico	Omnívoro	alimenticia	Van Damme <i>et al.</i> (2009)
	Lagunas y arroyos en Chile, entre vegetación	facultativo	Zooplancton y	Ibañez <i>et al.</i> (2014)
	En Lago Titicaca: zonas pelágica, béntica y perimacrofítica	Invertívoro	macroinvertebrados	Lauzanne (1991)
	Fuera del Lago Titicaca: ambientes diversos, en algunos casos extremos (vertientes termales, aguas mineralizadas), siempre asociados a vegetación acuática	Estenofágico	Cladóceros y algas	Flores (2013)
		Carnívoro ajustable	Preferencia: larvas de	Zepita (2013)
		Perifitófago	quironómidos, zooplancton	Guzmán & Sielfeld (2009)
		zooplanctófago	Cladóceros, anfípodos, ostrácodos	Riveros <i>et al.</i> (2012)
			Zooplancton, anfípodos y algas	Maldonado (2005)
			Zooperifiton: cladóceros, quironómidos, anfípodos, copépodos	Maldonado <i>et al.</i> (2009)
			En formas bentónicas: larvas de dípteros y ostrácodos	Loubens & Sarmiento (1985)
			Algas filamentosas, cladóceros, anfípodos	Sarmiento (1991)
			En lugares someros: anfípodos e insectos	
			En arroyos y orillas: plancton	

Especie	Hábitat	Gremio trófico	Alimento	Fuente
<i>O. alba</i>	En Lago Titicaca: zona béntica Principalmente en cintura vegetal	Ictiófago	Crustáceos (anfípodos preferentemente) y gasterópodos Anfípodos, macrófitas, algas, moluscos y peces Pequeños <i>Orestias</i> Crustáceos y gasterópodos	Lauzanne (1991) Maldonado (2005) Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014)
<i>O. crawfordi</i>	En Lago Titicaca: zona béntica En cintura vegetal en profundidades menores de 10 m		Anfípodos, moluscos y ostrácodos Bivalvos, gasterópodos y moluscos	Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991) Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. cuvieri</i>	En lago Titicaca: pelágico	Ictiófago	Peces, pequeños <i>Orestias</i>	Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014)
<i>O. forgeti</i>	En Lago Titicaca: zona pelágica En cintura vegetal en profundidades < 10 m	Zooplancívoro	Zooplancton	Vila <i>et al.</i> (2007) Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991)
<i>O. gloriae</i>			Larvas de insectos acuáticos, anfípodos, moluscos	Vila <i>et al.</i> (2011)
<i>O. ispi</i>	En Lago Titicaca: pelágico y perimacrofítico, entre 1 - 10 m.	Zooplancófago casi exclusivamente	Zooplancton	Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991) Vila <i>et al.</i> (2007) Gutiérrez (2013)
<i>O. jussiei</i>	En Lago Titicaca: litoral perimacrofítica		Cladóceros y algas Caldóceros y anfípodos Zooplancívoro (insectos, anfípodos) Cladóceros, coleópteros, hemípteros	Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991) Maldonado (2005) Maldonado <i>et al.</i> (2009) Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. lutea</i>	En Lago Titicaca: zona béntica y perimacrofítica, entre 1 - 10 m. Alevines en zona litoral, con vegetación acuática abundante. Adultos en zonas profundas. Temperatura óptima: 15 - 20 °C	Carnívoro con tendencia a invertívoro Omnívoro	Crustáceos y gasterópodos preferentemente Nematodos y anfípodos Gasterópodos, alevines, ovas y escamas Anfípodos, huevos de peces, ostrácodos Cladóceros, anfípodos, moluscos Macroinvertebrados bentónicos, zooplancton y algas Crustáceos y gasterópodos, bivalvos Crustáceos y anfípodos	Eigenmann & Allen (1942) Maldonado <i>et al.</i> (2009) Lauzanne (1991) Maldonado (2005) Zepita (2013) Puña (2004) Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014)

Especie	Hábitat	Gremio trófico	Alimento	Fuente
<i>O. mooni</i>			Algas y pequeños cladóceros	Ibañez <i>et al.</i> (2014)
<i>O. mulleri</i>	En Lago Titicaca: zona béntica En cintura vegetal en bajas profundidades hasta 60 m.		Cladóceros de tamaño pequeño, insectos, algas y plantas Anfípodos, moluscos y ostrácodos Cladóceros pequeños, zooplancton y algas	Eigenmann & Allen (1942) Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991)
<i>O. olivacea</i>	En Lago Titicaca: sobre macrofitia entre 1 - 10 m		Zooperifiton (insectos acuáticos, anfípodos) Ostrácodos, gastrópodos y moluscos	Vila <i>et al.</i> (2007) Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991)
<i>O. pentlandii</i>	En Lago Titicaca: zona pelágica	Zooplancívoro	Invertebrados acuáticos y zooplancton Cladóceros de forma abundante Copépodos, cladóceros y otros zooplanctones	Eigenmann & Allen (1942) Van Damme <i>et al.</i> (2009) Ibañez <i>et al.</i> (2014) Lauzanne (1991) Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. piacotensis</i>			Copépodos boeckéllidos y microalgas	Vila (2006)
<i>O. rotundipinnis</i>			Plancton y larvas de invertebrados	Ibañez <i>et al.</i> (2014)
<i>O. tchernavini</i>			Zooplancton	Ibañez <i>et al.</i> (2014)
<i>O. chungarensis</i> , <i>O. laucaensis</i> , <i>O. parinacotensis</i> , <i>O. piacotensis</i> , <i>O. cf. agassi</i> (Chile)		Oportunistas tróficos	Zooplancton y macroinvertebrados asociados a macrófitas Zooperifiton (insectos acuáticos, anfípodos) Anfípodos y quironómidos	Vila & Pinto (1986) Guerrero <i>et al.</i> (2015) Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. gracilis</i> , <i>O. tutini</i> , <i>O. incae</i> , <i>O. tomcooni</i> , <i>O. imarpe</i> , <i>O. robusta</i>	En Lago Titicaca: en cintura vegetal en profundidades menores de 10 m		Dieta variada	Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. ctenolepis</i> , <i>O. taquiri</i> , <i>O. frontosa</i> , <i>O. gilsoni</i> , <i>O. minima</i> , <i>O. richersoni</i> , <i>O. uruni</i>			Plancton y algas	Ibañez <i>et al.</i> (2014)

O. agassii habita una gran variedad de ambientes y tiene el espectro trófico más amplio. Es considerada una especie generalista, pero además oportunista, ya que los datos muestran que ajusta su dieta de acuerdo a la oferta alimenticia. Su dieta varía tanto entre sexos como entre épocas. Esta misma condición puede generalizarse sobre las especies chilenas de *Orestias*, consideradas oportunistas tróficos; consumen presas más frecuentes y no hay diferenciación entre especies (Guerrero *et al.* 2015, Guzmán & Sielfeld 2009, Lauzanne 1991, Riveros *et al.* 2012).

Por otro lado, un análisis de la relación morfología-dieta en diferentes hábitats, de cuatro especies en el lago Titicaca, mostró que hay diferencias morfológicas entre los que se alimentan en la zona pelágica, litoral o béntica, sugiriendo una partición de recursos que resulta en rasgos asociados a distintos hábitats adaptativos (Maldonado *et al.* 2009). Esto coincide con la hipótesis de radiación adaptativa, en la que la competencia favorece a los especialistas. Sin embargo, dado que las especies estudiadas no son de un grupo monofilético queda en duda si la divergencia adaptativa puede haber promovido un flujo génico limitado entre las poblaciones divergentes.

En el lago Titicaca, varias especies muestran segregación en la ocupación de nichos, algunos comen zooplancton, otros preferentemente moluscos y anfípodos, mientras otros consumen cladóceros y algas. Estas especies presentan una amplia variación de morfología trofogástrica, pero parece que la competencia interespecífica por recursos ocurre especialmente en la zona litoral (Esquer-Garrigos 2013).

Sobre el crecimiento de las especies de *Orestias* se sabe muy poco. Algunas observaciones en el sur de Chile muestran la formación de anillos a los tres años cuando alcanzan 18 cm (Vila *et al.* 2007). Para el caso de *O. agassii* en el Altiplano central de Bolivia, se ha observado en otolitos que el crecimiento sigue ciclos diarios más que estacionales o reproductivos (De La Barra & Jégu, datos no publicados). En el lago Titicaca, se realizaron estudios de crecimiento en *O. agassii* utilizando escamas y otolitos, además de ensayos de marcaje, pero ninguno fue exitoso (Loubens & Sarmiento 1985).

Las especies de *Orestias* son generalmente pequeñas, raramente exceden 5 cm de longitud estándar, aunque algunas pocas especies pueden sobrepasar y alcanzar hasta 20 cm. Se caracterizan por dimorfismo sexual en tamaño y color; los machos son más pequeños que las hembras en la mayoría de los casos (Parenti 1984a).

En cuanto a la reproducción, las especies de *Orestias* son ovíparas. Se sabe poco sobre los aspectos básicos. En la tabla 6 se resume la información disponible para las especies del lago Titicaca (Bolivia) y de Chile; no se pudo acceder a información sobre las especies peruanas. En general, se observa que para todas las especies la reproducción es continua sin una sincronización de ciclos individuales. Otros aspectos como la talla de primera madurez, fecundidad, entre otros, son conocidos para pocas especies. Se sabe que *O. agassii* posee variaciones en los parámetros reproductivos (fecundidad, talla de primera madurez, tamaño de huevos) según el tipo de ambiente en la cuenca altiplánica (lagunas, bofedales, ríos de montaña y ríos de planicie) (De La Barra 2012).

TABLA 6. Rasgos reproductivos de las especies de *Orestias*. H=hembras, M= machos, LE=longitud estándar

Especie	Época de desove	Talla 1ª madurez mm	Proporción H:M	Fecundidad	Autor
<i>O. agassii</i>	Todo el año	50.75 – 79.48	Variable 9:1 a 1:3	733 – 3 841 oocitos	Loubens (1989)
	> octubre - enero	60	4:1-6:1	Diámetro de oocitos:	De La Barra (2012)
	Desoves parciales todo el año	29 - 51	1:1 – 8:1	1,50 -1.81 mm	Zepita (2013)
	> diciembre - febrero	Machos: 60 hembras: 65 (en lago Titicaca)	% machos: 43 – 15, aumenta con tamaño	16 - 649 huevos por hembra	Chambilla et al. (2016)
	Inicio desove: septiembre, > intensidad: época de lluvias, variable según el ambiente	43 en ríos y bofedales altioplánicos de Bolivia	2:1 en ambientes altioplánicos de Bolivia	40 – 338 oocitos Diámetro de oocitos: 1.3 – 2.0 mm	Lauzanne (1991) Loubens & Sarmiento (1985)
<i>O. ascotanensis</i>	Todo el año	A un año de edad		Huevos 2-2.5 mm.	Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. alba</i>	Todo el año	< 100			Lauzanne (1991)
		> 100 LE			Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. forgeti</i>	Todo el año	< 60		Generalmente < 400 huevos	Lauzanne (1991)
	Varias puestas anuales				Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. gloriae</i>				Diámetro de oocitos: 1.9 – 2.3 mm, rodeados de filamentos	Vila <i>et al.</i> (2007)
<i>O. ispi</i>	Todo el año	< 55			Lauzanne (1991)
<i>O. lutea</i>	Todo el año	38,15 - 66,03		1 324 – 2 130 oocitos	Lauzanne (1991)
	En Lago Titicaca, varias puestas al año, > octubre - diciembre	Machos: 75 Hembras: 82 (en lago Titicaca)		Diámetro de oocitos: 1.58 -1.88 mm Fecundidad muy baja	Zepita (2013) Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. minima</i>	Varias puestas a lo largo del año	23.0		Fecundidad baja generalmente < 400 huevos	Parenti (1984b) Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. minuta</i>	Varias puestas a lo largo del año	24.0		Fecundidad baja generalmente < a 400 huevos	Parenti (1984b) Van Damme <i>et al.</i> (2009)
<i>O. olivacea</i>	Todo el año	< 45			Lauzanne (1991)
<i>O. pentlandii</i>	Todo el año	< 125			Lauzanne (1991)
<i>O. mulleri</i> , <i>O. gracilis</i> , <i>O. crawfordi</i> , <i>O. tutini</i> , <i>O. incae</i> , <i>O. gilsoni</i> , <i>O. taquiri</i> , <i>O. mooni</i> , <i>O. uruni</i> , <i>O. tchernavini</i> , <i>O. tomcooni</i> , <i>O. imarpe</i> , <i>O. robusta</i>	Varias puestas a lo largo del año			Fecundidad baja generalmente < 400 huevos	Van Damme <i>et al.</i> (2009)

Dentro el lago Titicaca, existen zonas de desove pertenecientes a una especie, así como zonas comunes a varias (Lauzanne 1991). Producen huevos demersales más pesados que el agua, adhesivos, traslúcidos, viscosos y a menudo amarillentos, que son depositados sobre las plantas sumergidas cerca de las orillas (Loubens 1989, Lauzanne 1991). Algunos aspectos distintivos anotados sobre la reproducción de estas especies en el lago Titicaca indican que el porcentaje de machos recién nacidos está entre 40-60, decreciendo a valores muy bajos en adultos grandes. Además, un caso potencial de hermafroditismo protrándrico (individuos que son machos al nacer pero que se tornan hembras en cierto punto de su ciclo vital) ha sido sugerido en *O. ispi*. De la misma forma, un caso de hermafroditismo fué reportado en el Lago Titicaca (Puno) para *O. agassii* (Chambilla *et al.* 2016).

Algunas especies alcanzan su madurez sexual a pequeños tamaños (p.e. *O. minima* y *O. minuta*, Parenti 1984b). En *O. tchernavini* nunca se han reportado hembras (Lauzanne 1991, Parenti 1984b) posiblemente representando un caso de ginogénesis, estrategia reproductiva común en otros Cyprinodontiformes como Poeciliidae.

En diferentes ambientes altiplánicos (ríos y bofedales) de Bolivia, De La Barra (2012) encontró variaciones significativas a lo largo del año en la proporción de hembras vs. machos. En general, la relación fue 2:1 en bofedales y 1:1 en ríos de montaña. Se considera que los primeros son ambientes inestables hidrológicamente y los últimos de régimen estable, donde la proporción sería equitativa. También encontró una relación significativa entre la longitud estándar, la fecundidad y el tamaño de huevos, pero sin diferencias entre los ambientes. Los rasgos descritos en este estudio indican que *O. agassii* se aproxima a un estrategia r_1 – oportunista (Winemiller & Taphorn 1989), el cual se caracteriza por tener una talla de primera madurez pequeña, mayor proporción de hembras, reproducción sincronizada con condiciones temporales favorables del ambiente y no necesariamente periódicas en el año, alta fecundidad sin cuidado parental en algunos ambientes.

El estado de condición de las especies de *Orestias* tampoco ha sido objeto de mucha atención. En tres especies del Lago Titicaca, se determinó que el factor de condición K no variaba ni con el sexo ni con los meses de captura. Probablemente, se debe a la gran estabilidad del medio así como a las modalidades de reproducción (Lauzanne 1991). Comparando entre los lagos Titicaca, Uru Uru y Poopó, *O. agassii* y *O. lutea* tienen mejor condición en el lago Uru Uru, y menor en el lago Poopó, además las hembras tienen valores de K mayores que los machos (Zepita 2013).

En general las especies de *Orestias* muestran dimorfismo sexual en tamaño y coloración una vez alcanzada la madurez; los machos son más pequeños y las hembras adquieren color amarillo naranja cuando oviponen. En pruebas de laboratorio con *O. ascotanensis*, los embriones tomaron 10 días para eclosionar a temperaturas entre 22° y 25° C. Poco después de la formación del saco embrionario, desarrollaron melanóforos negros probablemente como protección de la intensa radiación solar (Vila *et al.* 2007).

Los rasgos de vida descritos anteriormente para las diferentes especies de *Orestias* han dado lugar a sugerir que pueden tener elevada probabilidad de resistir a sobre-explotación pesquera (Loubens & Sarmiento 1985).

Un último aspecto biológico conocido es la existencia de diferentes parásitos en varias especies de *Orestias* en el lago Titicaca, de los cuales todavía se desconocen sus efectos (Bocángel & Larrea 1999, Choque 2005). Los principales son: *Ligula intestinalis* registrado en la cavidad peritoneal de *O. ispi* y *O. agassii*, y *Diplostomus* sp. que se encuentra parasitando con mayor incidencia el cerebro de *O. lutea*. Así mismo, se reporta la presencia de parásitos en el tracto intestinal y branquias, principalmente de *O. agassii* y *O. lutea* (Choque 2005).

ESTADO DE CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO

La revisión del estado de conservación del género *Orestias* con base en listas rojas (Tabla 7) muestra que 34 especies (75%) están en diferentes categorías. Sin embargo, resalta que estas evaluaciones se han realizado con el conocimiento reducido que se tiene de la mayoría de las especies. Existe información para Bolivia y Chile, pero para Perú solamente se dispone de la lista de IUCN, no pudiendo accederse a una lista propia para este país. Se observa en el cuadro que hay diferencias entre las listas de los países y la de IUCN, probablemente debido a los métodos utilizados en la categorización. En Bolivia, 24 especies han sido categorizadas y 20 (84%) de ellas se consideran vulnerables, estando la mayoría en el Lago Titicaca, donde una especie está extinta, una en estado crítico, una en peligro y una casi amenazada. En Chile, de seis especies presentes cuatro se encuentran en peligro, una en peligro crítico y otra aún no ha sido evaluada.

TABLA 7. Estado de conservación de las especies del género *Orestias*, con base en: The IUCN Red List of Threatened species (<http://www.iucnredlist.org>), Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia (Van Damme et al. 2009), Inventario nacional de especies de Chile (<http://especies.mma.gob.cl/CNMWeb/Web/WebCiudadana/pagina.aspx?id=87>). Ex=Extinto, DD=datos insuficientes, CR=En peligro crítico, VU=Vulnerable, EN=En peligro, NE=No evaluado, NT=Casi amenazado, LC=Preocupación menor

Especies	Bolivia	Chile	IUCN
<i>O. cuvieri</i>	EX		DD
<i>O. pentlandii</i>	CR		VU
<i>O. alba</i>	EN		
<i>O. laucaensis</i>		EN	NT
<i>O. parinacotensis</i>		EN	DD
<i>O. chungarensis</i>		EN	VU
<i>O. gloriae</i>		NE	
<i>O. piacotensis</i>		CR	
<i>O. ascotanensis</i>		EN	
<i>O. agassi</i>	VU		
<i>O. crawfordi</i>	VU		
<i>O. forgeti</i>	VU		
<i>O. gracilis</i>	VU		

Especies	Bolivia	Chile	IUCN
<i>O. gilsoni</i>	VU		
<i>O. imarpe</i>	VU		
<i>O. incae</i>	VU		
<i>O. lutea</i>	VU		
<i>O. minima</i>	VU		
<i>O. minuta</i>	VU		
<i>O. mooni</i>	VU		
<i>O. mulleri</i>	VU		
<i>O. robusta</i>	VU		
<i>O. taquiri</i>	VU		
<i>O. tchernavini</i>	VU		
<i>O. tomcooni</i>	VU		
<i>O. tutini</i>	VU		
<i>O. uruni</i>	VU		
<i>O. gymnota</i>	VU		EN
<i>O. silustani</i>	VU		VU
<i>O. ctenolepis</i>			VU
<i>O. polonorum</i>			EN
<i>O. olivacea</i>			VU
<i>O. empyraeus</i>			NT
<i>O. ispi</i>	NT		

Las principales amenazas sobre las especies evaluadas en Bolivia son: (1) pesca comercial en los lagos Titicaca y Poopó, donde probablemente el manejo inadecuado de los recursos pesqueros es el principal peligro (MMAyA 2009), (2) pesca de subsistencia por una cultura muy antigua: los Urus, cuyas principales fuentes de subsistencia son la caza y recolección, siendo *Orestias* parte importante de su dieta (Condori 1997), (3) la contaminación minera con metales pesados en las cuencas del Altiplano y Pilcomayo que acidifican las aguas (Coronado 2003), (4) pérdida de hábitat por forrajeo del cinturón vegetal en las orillas del lago Titicaca, (5) las especies exóticas introducidas como la trucha y el pejerrey (MMAyA 2009, Ortega *et al.* 2012). En relación al punto (5) otras opiniones indican que las especies de *Orestias* conviven con las especies introducidas, sin impacto negativo aparente de las últimas sobre las primeras (Lauzanne 1991).

En el Lago Titicaca, varias de las especies representan un importante componente de las pesquerías y se reportaron decrementos en el stock pesquero, rarefacción (p.e. *O. pentlandii*) y extinción (p.e. *O. cuvieri*) por efecto de esta actividad. Sin embargo, el efecto de la presión pesquera es muy difícil de evaluar porque la mayoría de reportes incluye solamente la zona de la Bahía de Puno, existiendo muy poca información sobre otras zonas dentro y fuera del lago Titicaca. Dentro el complejo *agassii*, la mayoría de especies muestra una distribución restringida a ambientes fragmentados y hábitats frágiles que las hacen particularmente vulnerables a perturbaciones antropogénicas y extinciones locales. Las charcas en los bofedales del Altiplano boliviano y chileno están en zonas sometidas a un balance hídrico negativo y fuerte extracción de agua para actividades mineras (Esquer-Garrigos 2013).

Se estima que en la parte peruana del lago Titicaca la contaminación, la acuicultura en jaulas y la sobrepesca causan disminución de poblaciones de *Orestias*. En 2015 se reportó un caso de mortandad masiva en la Bahía de Puno. Como alternativa se busca el repoblamiento; un primer intento con *Orestias pentlandii* en 1995 logró obtener larvas. También se realizó la producción de alevinos de *O. lutea* en el Lago Titicaca (Puno) con buenos resultados (Ochochoque & Méndez 2016).

En los lagos Poopó y Uru Uru son varios factores que deterioran el ambiente acuático: variabilidad climática, reducción de los niveles de agua por disminución de aportes de afluentes, contaminación minera y otras actividades humanas. Las pesquerías están relacionadas en particular con los niveles de agua que tienen gran variabilidad, en la década de 1990 se extinguió la pesquería de pejerrey quedando solamente *O. agassii* y *O. lutea*. La contaminación minera causa acumulación de metales pesados con índices elevados, sobre todo con cobre, cadmio, zinc, estaño, plomo y plata. La calidad del agua que empeora paulatinamente con elevaciones de salinidad, metales pesados, etc., hace que sus aguas no sean aptas para ningún uso (Marín & Quintanilla 2002).

También, en Chile, la alta demanda de agua y la introducción de especies exóticas ponen en peligro a las especies de *Orestias*. En vías de su restablecimiento se logró exitosamente la reproducción en cautiverio de *O. ascotanensis* (Jara *et al.* 1995).

En particular, la truchicultura en jaulas se considera una amenaza sobre el Lago Titicaca, pues de acuerdo al estudio de Vilca (2008) en el estrecho de Tiquina, se produce un cambio importante en la calidad del agua por aumento de las concentraciones de nutrientes, disminución de la transparencia, del oxígeno en el agua, de las poblaciones de bentos y de macrófitas sumergidas. Sin embargo, parece que estos cambios perjudican a algunas especies de *Orestias* pero favorecen a *O. ispi*.

A pesar de que las amenazas sobre el género *Orestias* parecen bien identificadas, el estado poblacional de las especies no ha sido estudiado sistemáticamente. Una de las pocas evaluaciones es la realizada por Sostoa *et al.* (2010), quienes mediante capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) en diferentes partes del lago Titicaca y sus diferentes hábitats, observaron 11 especies del género *Orestias*. Los grupos con mayor abundancia en las capturas fueron el complejo *mulleri* (51.3%) y *gilsoni* (25.6%). Los resultados evidencian que la zona litoral (Totoral) actúa como guardería o refugio de peces en el lago, donde se debería controlar el aprovechamiento de

los recursos pesqueros, ya que esta zona estaría habitada por especies de pequeña talla o juveniles de especies bentónicas o demersales. Los autores recomiendan establecer períodos de veda y evitar las capturas con artes de pesca demasiado selectivas y rombos de malla inferiores a 10 mm.

CONSIDERACIONES FINALES

Los antecedentes sobre el género *Orestias* presentados anteriormente permiten realizar las siguientes consideraciones:

Es evidente que la sistemática del género es un asunto pendiente de resolver, los esfuerzos realizados son parcializados y denotan lo siguiente:

- Las dudas se concentran sobre las especies del lago Titicaca, donde se cuestiona el número de especies dados los aportes de los estudios morfológicos y filogenéticos.
- Aunque la validez de las especies chilenas también fue discutida hace varias décadas, no existen suficientes evidencias para refutar dicha validez hasta no realizar una revisión taxonómica que considere a las especies de Chile, Bolivia y Perú.
- Sobre las especies peruanas fuera del lago Titicaca, aparentemente no existen dudas sobre su validez, aunque casi no tiene información sobre ellas.
- Los estudios filogenéticos han aportado a resolver el problema de la definición de especies. Sin embargo, es evidente la complejidad del género en términos de su historia evolutiva y todavía permanecen preguntas por resolverse.
- La gran variabilidad morfológica de las especies y su alta capacidad de ajustarse a diversos ambientes dificultan la definición de las especies. Además, muchos estudios están focalizados en lugares puntuales o restringidos. Una revisión del género que utilice diferentes herramientas, considerando todas las especies y la mayor amplitud geográfica posible, podría proporcionar una mejor resolución taxonómica del género.

Por otra parte, los rasgos de vida y ecología de la gran mayoría de las especies permanecen desconocidos, y se requiere de estos estudios para evaluar su vulnerabilidad a perturbaciones actuales y uso al que estuvieran sujetos.

Resalta que varias especies tienen un aporte importante a las pesquerías en los lagos y algunos ríos del Altiplano, principalmente en Bolivia y Perú. Sin embargo, las estadísticas sobre la productividad y desembarques son escasos y se realizan de manera más o menos regular solo en la porción peruana del lago Tititica. El monitoreo de las pesquerías de *Orestias* es fundamental para dimensionar y planificar la conservación de las especies y evitar el colapso de las pesquerías de varias especies. Lamentablemente, las acciones para obtener este tipo de información son costosas y requieren de mucho esfuerzo, por lo que todavía siguen siendo deficientes para las zonas donde ocurre la extracción de estos recursos.

REFERENCIAS

- Abell R., Thieme M., Revenga C., Bryer M., Kottelat M., Bogutskaya N., Coad N., Mandrak N., Contreras S., Bussing W., Stiassny M., Skelton P., Allen G., Unmack P., Naseka A., Sindorf R., Robertson J., Armijo E., Higgins J., Heibel T., Wikramanayake E., Olson D., López H., Ries R., Lundberg J., Sabaj Pérez M., Petra P. 2008. Freshwater ecoregions of the World: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58 (5): 403-414.
- Anderson E. P., Maldonado-Ocampo J.A. 2010. A regional perspective on the diversity and conservation of tropical Andean fishes. *Conservation Biology*, 25 (1): 30-39.
- Albert J.S., Reis R.E. 2011. Introduction to Neotropical Freshwaters. p 3-19. In: Albert J.S., Petry P., Reis R.E. (Eds.). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, Berkeley, USA.
- Argollo J., Mourguiat P. 2000. Late quaternary climate history of the Bolivian Altiplano. *Quaternary International*, 72: 37-51.
- Arratia F.G. 1982. Peces del Altiplano de Chile. p 93-144. En: Veloso A., Bustos-Obregon R. (Eds.). *El hombre y los ecosistemas de montaña: el ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del norte grande de Chile*, Vol. de Síntesis Proyecto Mab-6 – UNESCO-UNEP. Chile.
- Bocángel D., Larrea D. 1999. Algunos aspectos sobre la prevalencia del plerocercario de *Ligula Intestinalis* en *Orestias ispi* del lago Titicaca. *Ecología en Bolivia*, 32: 23-27.
- Capriles J.M., Domic A.I., Moore K.M. 2008. Fish remains from the Formative Period (1000BC-AD 400) of Lake Titicaca, Bolivia: Zooarchaeology and Taphonomy. *Quaternary International*, 180: 115-126.
- Carvajal-Vallejos F.M., Zeballos J.A., Sarmiento J., Bigorne R. 2014. Especies registradas en Bolivia. p 183-193. En: Sarmiento J., Bigorne r., Carvajal-Vallejos F.M, Maldonado M., Leciak E., Oberdorff T. (Eds.). *IRD-BioFresh (EU)*. Plural Editores, La Paz, Bolivia.
- Chambilla G.R.A., Yujra E., Gamarra G. 2016. Hermafroditismo en *Orestias agassi* (carachi gris) del Lago Titicaca en Puno, Perú: reporte de caso. *Revista de Investigaciones Altoandinas*. 18 (4): 467-474.
- Chocano L. 2005. Las zonas altoandinos peruanas y su ictiofauna endémica. *Revista Digital Universitaria*, 6(8): 1.13-6.13.
- Choque V. 2005. Identificación de los principales parásitos de cuatro especies ícticas nativas de Lago Titicaca. Universidad mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 94 p.
- Condori H. 1997. Cárcel para cazadores. Los derechos indígenas de los Uru Muratos. *Eco Andino*, 2 (3): 31-42.
- Coronado F. 2003. Sol, sal y olvido, evaluación ambiental de la comunidad de Toma Toma. Latinas Editores. Oruro – Bolivia. 108 p.
- Costa W.J. 1997. Phylogeny and classification of the Cyprinodontidae revisited (Teleostei: Cyprinodontiformes): are Andean and Anatolian Killifishes sister taxa? *Journal of Comparative Biology*. 2 (1):1-17.
- Costa W. 2003. Family Cyprinodontidae. p 550-555. In: Reis R., Kullander S., Ferraris C. (Eds.). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. EDIPUCRS. Porto Alegre, Brasil.

- Costa W. 2011. Redescription and phylogenetic position of the fossil killifish †*Carrionellus diumortuus* White from the Lower Miocene of Ecuador (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Cybium*, 35 (3): 181-187.
- Cruz-Jofré F. 2013. The genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): nomenclatural errors in the assignation of species names. *Zootaxa*, 3746 (4): 597-599.
- Cruz-Jofré F., Morales P., Esquer-Garrigos Y., Vila I., Hugueny B., Gaubert P., Méndez M.A. 2014. Taxonomic identity of the forms of *Orestias agassii* (Teleostei: Cyprinodontidae) from Chile: a morphological comparison with the syntypes of the species of Peru and Bolivia. *Gayana*, 78 (1): 25-29.
- Cruz-Jofré F., Morales P., Vila I., Esquer-Garrigos Y., Hugueny B., Gaubert P., Poulin E., Méndez M.A. 2015. Geographical isolation and genetic differentiation: the case of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae), an Andean killifish inhabiting a highland salt pan. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117 (4): 747-759.
- De La Barra E., Maldonado M., Carvajal-Vallejos F.M., Coronel J. 2009. Los peces del género *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae) en la Puna meridional de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 26: 15-21.
- De La Barra E. 2010. Distribución y caracterización morfológica de *Orestias agassii* (Teleostei: Cyprinodontidae) en el Altiplano central y sur de Bolivia. Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 57 p.
- De La Barra E. 2012. Estrategias reproductivas de *Orestias agassii* Valenciennes, 1846 (Teleostei: Cyprinodontidae) en ambientes altoandinos de Bolivia. Tesis de Maestría. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia. 67 p.
- Dyer B.S. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios. Oceanológicos (Chile)*. 19: 77-98.
- Eigenmann C.H. 1920. On the genera *Orestias* and *Empetrichthys*. *Copeia*, 89: 103-106.
- Eigenmann C. H., Allen W.R. 1942. Fishes of western South América. I. The intercordilleran and Amazonian lowlands of Perú. II. The High Pampas of Perú, Bolivia and Northern Chile with a revision of the Peruvian Gymnotidae, and of the genus *Orestias*. University of Kentucky XV. 494 p. USA,
- Eschmeyer W. N., Fricke R., Van der Laan R. (Eds). 2020. Catalog of Fishes: genera, species, references. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 20/05/2018.
- Esquer-Garrigos Y. 2013. Multi-scale evolutionary analysis of a high altitude freshwater species flock: diversification of *agassizii* complex (*Orestias*, Cyprinodontidae, Teleostei) across the Andean altiplano. These Doctorale. Museum National D'Histoire Naturelle. Ed 227, Paris, France. 201 p.
- Esquer-Garrigos Y., Hugueny B., Koerner K., Ibañez C., Bonillo C., Pruvost P., Causse R., Cruaud C., Gaubert P. 2013. Non-invasive ancient DNA protocol for fluid-preserved specimens and phylogenetic systematics of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Zootaxa*, 3640 (3): 373-394.
- Esquer-Garrigos Y., Hugueny B., Ibañez C., Zepita C., Koerner K., Lambourdiere L., Couloux A., Gaubert P. 2015. Detecting natural hybridization between two vulnerable Andean pupfishes (*Orestias agassizii* and *O. luteus*) representative of the Altiplano endemic fisheries. *Conservation Genetics*, 16: 717-727.
- Flores A.A. 2013. Ecomorfología y ecología alimentaria del género *Orestias* (Pisces, Cyprinodontiformes) en la puna xerofítica de la provincia de Sud Lipez, Potosí, Bolivia. Tesis de Licenciatura, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia. 80 p.

- Fornari M., Risacher F., Féraud G. 2001. Dating Paleolakes in the Central Altiplano of Bolivia. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 172: 269-282.
- Freyhof J., Özulug M., Sac G. 2017. Neotype designation of *Aphanius iconii*, first reviser action to stabilise the usage of *A. fontinalis* and *A. meridionalis* and comments on the family group names of fishes placed in Cyprinodontidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Zootaxa*, 4294 (5): 573–585.
- Garziona C.N., Hoke G.D., Libarkin J.C., Withers S., MacFadden B., Eiler J., Ghosh P., Mulch A. 2008. Rise of the Andes. *Science*, 320: 1304-1307.
- Guerrero J., Poulin E., Méndez M.A., Vila I. 2015. Trophic characterization of *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the Lauca National Park. *Gayana*, 79 (1): 18-25.
- Gutiérrez R.C. 2013. Análisis del contenido estomacal de ispi (*Orestias ispi*). Tesis de Ingeniería Agronómica, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. Bolivia.
- Guzmán A., Sielfeld W. 2009. Dieta de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Teleostei: Cyprinodontidae) del salar del Huasco, Norte de Chile. *Gayana*, 73 (1): 28-32.
- Hrbek T., Meyer A. 2003. Closing of the Tethys Sea and the phylogeny of Eurasian killifishes (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae). *Journal of Evolutionary Biology*. 16:17-36.
- Ibañez C., Hugueny B., Esquer-Garrigos Y., Zepita C., Gutiérrez R. 2014. Biodiversidad íctica en el lago Titicaca. p 135-153. En : Pouilly M., Lazzaro X., Point D., Aguirre M. (Eds.). Línea base de conocimientos sobre los recursos hidrológicos e hidrobiológicos en el sistema TDPS con enfoque en la cuenca del Lago Titicaca. IRD-UICN, Quito, Ecuador.
- IUCN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 22/10/2020.
- Jacobsen D. 2008. Tropical High-Altitude Streams. p 219-256. En: Dudgeon D. (Ed.). *Tropical Stream Ecology*. Elsevier – Academic Press, Amsterdam.
- Jara F., Soto D., Palma R. 1995. Reproduction in captivity of the endangered killifish (*Orestias ascotanensis*) (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia*, 1995 (1): 226-228.
- Josse C., Cuesta F., Navarro G., Barrera V., Cabrera E., Chacón-Moreno E., Ferreira W., Peralvo M., Saito J., Tovar A. 2009. Ecosistemas de los Andes del Norte y Centrales. Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru y Venezuela. Secretaría General Comunidad Andina (CAN), Programa Regional ECOBONA-Intercooperation, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, LTA-UNALM, IAvH, ICAE-ULA, CDC-UNALM, RUMBOL SRL. Lima, Perú. 96 p.
- Lauzanne L. 1981. Description de trois *Orestias* nouveaux du lac Titicaca, *O. ispi* n.sp., *O. forgeti* n.sp. et *O. tchernavini* n.sp. (Pisces: Cyprinodontidae). *Cybiurn*, 3^a serie. 5 (3): 71-91.
- Lauzanne L. 1982. Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Revue Hydrobiologie Tropicale*. 15 (1): 39-70.
- Lauzanne L. 1991. Especies nativas: las *Orestias*. p 409-430. En: Dejoux C., Iltis Y.A. (Eds.). *El Lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual*. ORSTOM, Hisbol, La Paz, Bolivia.
- Loubens G., Sarmiento J. 1985. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. *Revue Hydrobiologie Tropicale*. 18 (2): 159-171.
- Loubens G. 1989. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. IV. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri* et problèmes d'aménagement. *Revue Hydrobiologie Tropicale*. 22: 157-177.

- Lüssen A., Falk T., Villwock W. 2003. Phylogenetic patterns in populations of Chilean species of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): results of mitochondrial DNA analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29: 151-161.
- Lüssen A., Falk T., Villwock W. 2004. Systematics and phylogeny of Chilean species of the genus *Orestias* Valenciennes, 1839 (Teleostei: Cyprinodontidae) and related cyprinodontid taxa. *Mittelung Hamburg. Zoology Museum. Institute.*, 191: 55-64.
- Maldonado E. 2005. Différentiation morphologique et écologique de quelques espèces du genre *Orestias* Valenciennes, 1839 du Lac Titicaca : cas d'étude de radiation adaptative. Master 2 Recherche, Ecole Doctorale E2M2, Lyon, France.
- Maldonado E., Hubert N., Sagnes P., De Merona B. 2009. Morphology-diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca. *Journal of Fish Biology*, 74: 502-520.
- Maldonado M., Maldonado-Ocampo J.A., Ortega H., Encalada A.C., Carvajal-Vallejos F.M., Rivadeneira J.F., Acosta F., Jacobsen D., Crespo A., Rivera-Rondón C.A. 2011. Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes. p 276-294. En: Herzog S.K., Martínez R., Jorgensen P.M., Tiessen H. (Eds.). *Climate change and biodiversity in the Tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change research and Scientific Committee on Problems of the Environment.
- Marín R., Quintanilla J. 2002. Efectos ambientales sobre las pesquerías de los ecosistemas de los lagos Poopó y Uru-Uru. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 33 p.
- Márquez-García M., Vila I., Hinojosa L.F., Méndez M.A., Carvajal L.J., Sabando M.C. 2009. Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologia*, 39: 314-318.
- Ministerio de Medio Ambiente y Agua (MMAyA). 2009. Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. Ministerio de Medio Ambiente y Agua, La Paz, Bolivia. 571 p.
- Montes de Oca I. 2005. Enciclopedia geográfica de Bolivia. Ed. Atenea S.R.L., La Paz, Bolivia. 871 p.
- Navarro G., Maldonado M. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia, Vegetación y Ambientes Acuáticos. Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño, Cochabamba, Bolivia. 719 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.H.V. 2016. Classification of fishes from Fishes of the World. 5th Edition. <https://81a86d48-a-62cb3a1a-s-sites.googlegroups.com/site/fotw5th/home/FotW5Classification.pdf>
- Northcote T.G. 2000. Ecological interactions among an Orestiid (Pisces: Cyprinodontidae) species flock in the littoral zone of Lake Titicaca. *Advances in Ecological Research* 31: 399-420. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(00\)31021-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(00)31021-2)
- Ochochoque J.M., Méndez S. 2016. Producción de alevinos en *Orestias luteus* (carachi amarillo) mediante reproducción artificial con alimentación natural para su conservación en el lago Titicaca, Puno-Perú. *Campus XXI* (22): 166-171.
- Ortega H., Hidalgo M., Trevejo G., Correa E., Cortijo A.M., Meza V., Espino J. 2012. Lista anotada de los peces de aguas continentales del Perú: Estado actual del conocimiento, distribución, usos y aspectos de conservación. Ministerio del Ambiente, Dirección General de Diversidad Biológica- Museo de Historia Natural, UNMSM. Lima, Perú. 57 p.
- Parenti L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin American Museum of Natural History* 168:335-557.
- Parenti L.R. 1984a. A taxonomic revision of the Andean Killifish genus *Orestias*

- (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bulletin American Museum of Natural History, 107-214.
- Parenti L.R. 1984b. Biogeography of the andean killifish genus *Orestias* with coments on the species flock concept. p 85-92. En: Echelle A.A., Kornfield I. (Eds.). Evolution of fish species flocks. University of Maine at Orono Press, U.S.A.
- Parker A., Kornfield I. 1995. Molecular perspective on evolution and zoogeography of Cyprinodontid killifishes (Teleostei; Atherinomorpha). Copeia, 1995 (1): 8-21.
- Puña A.L. 2004. Evaluación del hábito alimenticio del punku (*Orestias luteus*) en la parte boliviana del Lago Titicaca. Tesis de Ingeniería Agronómica, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. 126 p.
- Risacher F. 1992. Geochimie des lacs salés et croûtes de sel de l'Altiplano bolivien. Sciences Géologiques Bulletin, 45 (3-4): 135-214.
- Risacher F., Alonso H., Salazar C. 2003. The origin of brines and salts in Chilean salars: a hydrochemical view. Earth –Science Reviews, 63: 249-293.
- Rivas-Martínez S., Navarro G., Penas A., Costa M. 2011. Biogeographic map of South America: a preliminary survey. International Journal of Geobotanical Research, 1: 21-40.
- Riveros J., Vila I., Méndez M.A. 2012. Nicho Trófico de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) del sistema de arroyos del Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W). Gayana, 76 (2): 79-91.
- Sarmiento J. 1991. Peces. p. 469-479. En: Forno E. & M. Baudoin (Eds.). Historia Natural de un valle de los Andes: La Paz. Universidad Mayor de San Andrés, Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia.
- Schaefer S. 2011. The Andes: Riding the tectonic Uplift. p 259-279. En: Albert J.S., Petry P., Reis R.E. (Eds.). Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. University of California Press, Berkeley, USA.
- Scott S., Méndez M., Iturra P., Vila I. 2004. Las especies del género *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) del Altiplano sur. Biological Research, 40 (Suppl. A): R44.
- Sostoa A., Doadrio I., Ornelas-García C., Caiola N., Pedraza C., Flores O., Monroy M., Maceda A. 2010. Estudio genético de las especies ícticas nativas del lago Titicaca. Caracterización y estructura poblacional. Informe final. 190 p.
- Takahashi T., Moreno E. 2015. A RAD-based phylogenetics for *Orestias* fishes from Lake Titicaca. Molecular Phylogenetics and Evolution, 93, 307–317. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.08.012>.
- Tchernavin V. 1944. A revision of the subfamily *Orestinae*. Proceedings of the Zoological Society of London, 114 (9): 140-233.
- Van Damme P.A., Carvajal.Vallejos F.M., Sarmiento J., Barrera S., Osinaga K., Miranda-Chumacero G. 2009. Peces. p. 25-90. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua 2009. Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Vila I., Pinto M. 1986. A new species of killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the Chilean Altiplano. Revue Hydrobiologie Tropicale. 19: 233-239.
- Vila I. 2006. A new species of killifish in the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the southern High Andes, Chile. Copeia, 3: 471-476.
- Vila I., Pardo R., Scott S. 2007. Freshwater fishes of the Altiplano. Aquatic Ecosystem Health & Management, 10 (2): 201-211.

- Vila I., Scott S., Lam N., Iturra N., Méndez M.A. 2010. Karyological and morphological analysis of divergence among species of the killifish genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the southern Altiplano. p. 471-480. En: Nelson J.S., Schultze H.P., Wilson M.V.H. (Eds.). Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- Vila I., Scott S., A.M. Méndez, Valenzuela F., Iturra P., Poulin E. 2011. *Orestias gloriae*, a new species of cyprinodontid fish from saltpan spring of the southern high Andes (Teleostei: Cyprinodontidae). *Ichthyological Exploration Freshwaters*, 22 (4): 345-353.
- Vila I., Morales P., Scott S., Poulin E., Veliz D., Harrod C., Méndez M. 2013. Phylogenetic and phylogeographic analysis of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the southern Chilean Altiplano: the relevance of ancient and recent divergence processes in speciation. *Journal of Fish Biology*, 82 (3): 927-943.
- Vilca J.L. 2008. Impacto de la truchicultura en jaulas flotantes sobre el ecosistema acuático en Tiquina, Lago Titicaca. Tesis Magister Scientiae en Desarrollo Rural. Universidad Nacional del Altiplano, Perú.
<http://repositorio.unap.edu.pe/handle/UNAP/618>
- Villwock W. 1983. El género *Orestias* y su evolución en el Altiplano de Perú y Bolivia. *Boletín de Lima*, 33: 57-64.
- Villwock W., Sienknecht U. 1996. Contribución al conocimiento e historia de los peces chilenos. Los Cyprinodóntidos del género *Orestias Valenciennes 1839* (Teleostei: Cyprinodontidae) del Altiplano chileno. *Medio Ambiente*, 13 (1):119-126.
- Villwock W., Sienknecht U., Lüssen A. 2000. Taxonomic considerations on the genus *Orestias Valenciennes, 1839* (Teleostei: Cyprinodontidae) of the Chilean Altiplano. *Bonn. Zoological Monographs*. 46: 55-67.
- Winemiller K, Taphorn D. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania*, 6: 77-122.
- Zepita C. 2013. Dieta y rasgos sexuales de las poblaciones del complejo *agassi* (género *Orestias*, Pisces-Cyprinodontidae) en los lagos Titicaca, Uru Uru y Poopó. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia. 66 p.