

*Biología de Galaxias platei
(Pisces, Galaxiidae):
especializaciones relativas a su
distribución*

Autora: Lic. Daniela Milano

*Director: Dr. Víctor E. Cussac
Codirector: Dr. Pablo H. Vigliano*

*Trabajo para optar al título de Doctor en
Biología*

*Centro Regional Universitario Bariloche
Universidad Nacional del Comahue*

2003



A Manolo, Rogelio y Manuel

Índice

Resumen	1
Summary	3
Introducción	5
Objetivos	17
Materiales y métodos	18
Área de estudio	18
Recolección de la muestra	24
Reproducción	27
Crecimiento	28
Adaptaciones a la vida bentónica	31
Temperatura	31
Oxígeno y tasa metabólica	34
Epitelio branquial	35
Histología t descripción de línea lateral cefálica	35
Variación morfológica	36
Dieta de <i>Galaxias platei</i>	39
Resultados	40
Sitios de estudio y composición de especies	40
Reproducción	46
<i>Descripción del ovario</i>	46
<i>Oogénesis</i>	46
<i>Ciclo gonadal</i>	49
<i>Época de desove en el lago Moreno</i>	50
<i>Época de desove en el lago Rivadavia</i>	52
Crecimiento	55
<i>Distribución frecuencias de tallas</i>	55
<i>Relación Peso-Largo</i>	56
<i>Crecimiento de <u>Galaxias platei</u> en el lago Moreno</i>	58
<i>Crecimiento de <u>Galaxias platei</u> en el lago Rivadavia</i>	59
<i>Comparación del crecimiento entre lagos</i>	61
Talla y edad a la primera madurez	63

Adaptaciones a la vida bentónica	64
<i>Tolerancia a las altas y bajas temperaturas</i>	64
<i>Oxígeno mínimo crítico y tasa metabólica</i>	67
<i>Epitelio branquial de <u>G. platei</u></i>	69
<i>Descripción de la línea lateral cefálica de <u>G. platei</u></i>	71
Morfología asociada a la depredación	74
Diferencias interespecíficas de la dieta e incidencia de la piscivoría	74
Análisis morfométrico e incidencia de la piscivoría	75
Análisis de las dietas	81
Variación morfológica <i>versus</i> dieta dentro del lago Espejo	82
Variación morfológica cefálica y caudal	84
Diferencias de tallas entre lagos	84
Comparación morfométrica	85
Análisis de las dietas	90
Discusión	93
Reproducción y crecimiento	93
Ecofisiología y adaptaciones a la vida bentónica	96
Variación morfológica asociada a la depredación y a la alimentación	102
Historia de vida e historia geológica	111
Agradecimientos	113
Referencias bibliográficas	115



Resumen

Galaxias platei Steindachner 1898 se distribuye en aguas continentales de Chile y Argentina, incluyendo Tierra del Fuego y Malvinas. Su origen estuvo relacionado con una radiación gondwánica, presentando gran afinidad con los galáxidos de Australia y Nueva Zelanda. La existencia de la especie en la Patagonia, previa al surgimiento de los Andes, es sugerida por la presencia de poblaciones encerradas en la mayoría de los ambientes a ambos lados de los Andes. El conjunto de los sucesos reproductivos de *G. platei* determina que posee un desove anual, durante el otoño-invierno en el lago Moreno y desde fin del otoño hasta principio de la primavera en el lago Rivadavia. En el caso del lago Moreno la relación peso-largo muestra un crecimiento isométrico mientras que en el lago Rivadavia se observa una alometría positiva. Las tallas medias observadas en los ejemplares del lago Moreno fueron inferiores que las de los ejemplares del lago Rivadavia, para el mismo grupo de edad. Las características térmicas de *G. platei* lo ubican entre las especies con amplios rangos de tolerancia térmica y aparentemente reducidas capacidades de aclimatación a las altas y bajas temperaturas. Esta tolerancia térmica parece corresponderse con el gradiente latitudinal y altitudinal de sus localidades de origen. Los valores de osmolaridad del plasma sanguíneo de *G. platei* resultaron consistentes con las tolerancias térmicas observadas y con las condiciones ambientales en que pudo documentarse la presencia de la especie. También presenta una alta tolerancia a niveles bajos de oxígeno y una baja tasa metabólica y una importante capacidad conformadora. La tolerancia a la hipoxia y la gran tolerancia térmica parecen ser las claves que posee *G. platei* para enfrentar situaciones como la congelación invernal de cuerpos de agua someros. Los altos de los epitelios branquiales y el número de células mucosas parecen mostrar una solución de

compromiso entre la prevención de daños por abrasión y el acortamiento de las distancias de difusión en condiciones de baja disponibilidad de oxígeno. A estas adaptaciones se suma el desarrollo de la línea lateral cefálica, lo que le permitiría una eficaz detección de presas y depredadores en el bentos profundo y en ambientes someros con gran turbidez. Adaptarse al hábitat bentónico permite a la especie comer y encontrar refugio en el detrito, probablemente como una estrategia antidepredatoria. *Galaxias platei* presenta una marcada variación morfológica entre lagos. Esta variación involucra rasgos relacionados con las dimensiones de la aleta caudal y está relacionada con la intensidad de la piscivoría. La morfología también varía entre los individuos de un mismo lago, cuando el nivel de piscivoría es intermedio. La variación en la posición de las aletas dorsal, anal y pélvicas entre los individuos del lago Espejo está relacionada con el uso de algunos de los recursos tróficos del mismo. También se observa una fuerte variación en las dimensiones cefálicas, principalmente relacionada con la boca y la cavidad faríngea. Particularmente, los individuos pertenecientes a la cuenca de Río Pico y en especial los del lago Vilches, se caracterizan por poseer una ancha cabeza y una aleta caudal más corta aún. *Galaxias platei* presenta una extrema especialización, tanto morfológica como fisiológica, a la vida bentónica. La fuerte correspondencia observada entre formas corporales y lagos muestra qué pocos son los caminos disponibles para una forma extremadamente especializada que ha evolucionado en un ambiente altamente constante como el bentos profundo de los lagos andinos. En particular, su resistencia a las bajas temperaturas y a los bajos niveles de oxígeno pudo haberle permitido perdurar en los refugios glaciarios y ser la primer especie en recolonizar los paleolagos formados tras el retiro de los hielos del Pleistoceno.

Summary

Galaxias platei Steindachner 1898 occurs in continental waters of Chile and Argentina including Tierra del Fuego and Malvinas. Its origin was related with a Gondwanic radiation, with great similarities with galaxids from Australia and New Zealand. The existence of the species in Patagonia before the rising of the Andes is suggested by the presence of landlocked populations in most lakes east and west of the Andes. The ensemble of reproductive events of *G. platei* suggests that the species spawns once a year, during autumn–winter in lake Moreno and from the end of autumn to early spring in lake Rivadavia. In lake Moreno, the weight–length relationship shows an isometric growth whereas in lake Rivadavia a positive allometry was found. Mean lengths of specimens from Lake Moreno were lower than those from lake Rivadavia for the same age group. Thermal characteristics of *G. platei* allocates it among the species with wide range of thermal tolerance and, probably, small abilities for acclimatization to high and low temperatures. This thermal tolerance seems to correspond with the latitudinal and altitudinal gradient of its localities of origin. Blood plasma osmolarity values were consistent with the thermal tolerance showed by the species and the environmental conditions in which populations of *G. platei* occur. The species shows high tolerance to low oxygen levels and a low metabolic rate. Tolerance to hypoxia and high thermal tolerance appear as key–features in the biology of *G. platei* to endure some environmental bottlenecks such as winter water–freezing in shallow lakes. The high of the branchial epithelia and the number of mucous cells indicate a trade–off between protection against abrasion damage and diminishing the diffusion distance under conditions of low oxygen availability. Besides, the species has a well developed cephalic lateral line which may allow prey and predator detection even in the benthos of

deep lakes or in turbid waters of shallower lakes. Adaptation to the benthic habitat allows the species to feed and sheltering in the detritus, probably as an antipredatory strategy. *Galaxias platei* shows a remarkable morphological variation between lakes. The variation involves a number of features of the caudal fin and is related with the intensity of piscivory. The morphology also varies at the intra-lacustrine level, if the piscivory is intermediate. Variation in the position of dorsal, anal, and pelvic fins was found to relate with the use of some food resources in Lake Espejo. Also a strong variation was registered in head dimensions, especially in the mouth and pharyngeal cavity lengths. Particularly, the individuals from Pico basin and lake Vilches present a wide head and a comparatively short caudal fin. *Galaxias platei* is extremely adapted, morphologically and physiologically, to benthic life. The strong correspondence between body shapes and lakes suggests reduced alternatives for such specialized organism, evolving in a highly constant environment, as the deep benthos of the Andean lakes. In particular, the high tolerance to low temperatures and low oxygen levels may allow the species to maintain populations during the glaciations and to colonize the paleolakes originated with the retraction of the Pleistocene ices.



Introducción

La Patagonia experimentó grandes fluctuaciones climáticas a fines del Cenozoico (65×10^6 años hasta el presente). Durante el Paleoceno ($65-55 \times 10^6$ años) el clima continental fue más cálido que en la actualidad y después del Eoceno ($55-38 \times 10^6$ años) se apreció un enfriamiento gradual y una desecación que culminó en la etapa glacial del Pleistoceno ($2-0,1 \times 10^6$ años). El período Terciario ($65-2 \times 10^6$ años) se caracterizó especialmente por el levantamiento de la Cordillera de los Andes, mientras que en el Cuaternario (2×10^6 años hasta el presente) los factores más relevantes son el vulcanismo y la acción de los hielos que contribuyeron al modelado del macizo andino de esta región (Formas, 1979).

En el Cretácico ($144-65 \times 10^6$ años) superior ocurrieron en el oeste del continente los primeros movimientos orogénicos del llamado ciclo Andino que originaron las diversas partes de la Cordillera de los Andes. Durante el Eoceno ($55-38 \times 10^6$ años) se aceleraron los procesos orogénicos alcanzando gran desarrollo en el Mioceno ($24-5 \times 10^6$ años) y Plioceno ($5-2 \times 10^6$ años) dando origen a la forma actual de la Cordillera de los Andes (Formas, 1979). Antes del surgimiento de los Andes, los vientos del Pacífico llegaban hasta los sectores orientales de la Patagonia, pero con el elevamiento de este macizo los vientos fueron atenuados. Esto produjo la desaparición de formaciones boscosas dando origen a la estepa semiárida Patagónica (Báez & Scillato Yañé, 1979). En Patagonia, con excepción de la región más septentrional, el clima fue frío y semiárido a árido durante la mayor parte del Plioceno. Estas condiciones parecen haberse acentuado durante el Cuaternario, si bien ciertas evidencias sugieren algunos lapsos más húmedos (Báez & Scillato Yañé, 1979).

Al término del Eoceno, y posiblemente durante el Oligoceno ($38-24 \times 10^6$ años) el territorio fue bastante inestable. En este último período se produjeron procesos de

deformación y plegamiento en varias regiones y al finalizar estos se alcanzó una estabilidad. Durante el Mioceno hubo una gran transgresión marina que cubrió extensas áreas del sur de Chile. Entre fines del Plioceno y principios del Pleistoceno, el territorio fue profundamente modificado por un fuerte tectonismo. Los procesos glaciales pleistocénicos y la invasión de estas masas de hielo trajeron como consecuencia fuertes modificaciones en el clima y la fisiografía (Formas, 1979). El avance de los hielos afectó principalmente a la parte andina y solo al sur de los 52°S los glaciares alcanzaron la actual costa Atlántica (Báez & Scillato Yañé, 1979).

Poblaciones relativamente pequeñas de plantas y animales probablemente fueron aisladas y se diferenciaron en remanentes (refugios) de antiguos ambientes con clima adverso (Ceï, 1982; Premoli *et al.*, 2000). Estas poblaciones muchas veces alcanzaron el nivel de nuevas subespecies o especies antes de establecer contacto secundario con poblaciones de otros refugios durante períodos expansivos bajo clima favorable (Haffer, 1979). La reducción del tamaño poblacional, aislamiento y diferenciación ocurrieron primariamente durante los períodos interglaciales. La presencia de hielos glaciales y la formación de los lagos glaciales causaron restricciones y aislamiento de poblaciones terrestres (Simpson, 1979).

Para las poblaciones acuáticas la situación fue diferente. McDowall (1980), por ejemplo, adjudica la adquisición de patrones de historia de vida diadromos a una manera de poner las larvas a resguardo de los fríos inviernos del Pleistoceno. En el Pleistoceno tardío se formaron grandes paleolagos glaciales y fluviales a lo largo de los Andes y la estepa Patagónica. El descenso y desintegración de los paleolagos glaciares y el movimiento de las divisorias de agua ocurrió hace 13.200 años, formando los lagos actuales del Parque Nacional Nahuel Huapi. A los 41°S, los paleolagos glaciares del lado este de los Andes drenaron parcialmente hacia el Océano Pacífico a través del Río

Manso (Tatur *et al.*, 2002). Aschero *et al.* (1997) sugieren que por un proceso similar un paleolago llamado “Caldenius” (47° 40’-48’ S) formó los lagos hoy pertenecientes al Parque Nacional Perito Moreno en el sur de Argentina, hace 10.000 años, donde en el Pleistoceno tardío el drenaje hacia el Océano Atlántico fue cambiado hacia el Océano Pacífico a través del Río Nansen, con excepción del lago Burmeister que aún hoy sigue perteneciendo a la cuenca Atlántica. El mismo proceso ocurrió hace 7.800 años en el paleolago llamado “Fuegian” (54° 25’-55’ S), el cual formó los lagos Fagnano, Chepelmut y Yehuín y el Mallín Esperanza en Tierra del Fuego.

La Provincia Patagónica pertenece a la subregión Austral de la región Neotrópica. Esta provincia abarca la parte sur de Argentina, desde el Río Colorado hasta Tierra del Fuego y el sur de Chile desde Puerto Montt hasta Fuegia. Es el territorio íctico con mayor pobreza específica de toda la región Neotrópica (Ringuelet, 1975). El esquema establecido por Eigenmann, en 1909 divide a las especies en inmigrantes oceánicos (Atherinopsidae, Percichthyidae, Galaxiidae y Geotriinae), inmigrantes desde la parte norte del continente (Trichomycteridae y Characidae) y autóctonos de la Provincia Patagónica (*Diplomystes* sp. y *Nematogenys inermis* Guichenot 1848). Sin embargo McDowall (1971) reordenó este esquema agrupando especies con origen en Sudamérica, inmigrantes del norte y autóctonos de Eigenmann y tomando como un segundo grupo a los inmigrantes oceánicos de Eigenmann, con dos elementos oceánicos distinguibles por su diferente origen y modo de derivación.

El grupo de peces con origen en Sudamérica comprende especies pertenecientes a un fragmento periférico de la gran fauna Amazónica, que evidencian caracteres relictuales: *Diplomystes* spp., *N. inermis*, y *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1898 (McDowall, 1971). Las especies de la familia Diplomystidae habitan ríos de vertiente Atlántica y Pacífica. En Argentina *Diplomystes cuyanus* Ringuelet, 1965 se encuentra

en la Provincia Subandino-Cuyana (Ringuelet, 1975) o en la provincia Andino-Cuyana (Arratia *et al.*, 1983) y en la franja septentrional de la Provincia Patagónica. Se encuentran en los ríos del sistema Desaguadero-Salado y el Río Colorado, los que se conectan en períodos de mayor caudal de agua. *Diplomystes mesembrinus* Ringuelet, 1982 y *Diplomystes viedmensis* (Mac Donagh, 1931) son especies exclusivamente patagónicas. *Diplomystes mesembrinus* se encuentra en el sistema de ríos Chubut-Senguer (Azpelicueta, 1994b), mientras que *D. viedmensis* está limitada a poblaciones en el Río Negro (Azpelicueta, 1994a). Las cuencas hidrográficas ocupadas actualmente por los diplomístidos han sido directamente influenciadas por la acción tectónica que formó los Andes durante el Cenozoico, aunque una conexión entre estas cuencas fue posible durante el Pleistoceno (Azpelicueta, 1994b). Los registros más australes de los Siluriformes de agua dulce que se conocen en la Región Neotrópica corresponden a los tricomicteridos del género *Hatcheria*. Estos son endémicos de la subregión Austral y su distribución esta registrada desde el oeste de La Rioja, San Juan, Mendoza (cuenca del río Tunuyán y cuenca del río Atuel), Río Negro superior hasta la provincia de Santa Cruz (Del Valle & Núñez, 1990). El extremo más austral del rango de distribución de este género es el Río Blanco en la provincia de Santa Cruz (Gómez, 1990).

Gymnocharacinus bergi, es uno de los carácidos más australes del mundo y es el único miembro de la familia reportado para la Patagonia Argentina. Su aislamiento en el arroyo Valcheta, está relacionado con las condiciones termales de su hábitat, lo que explica su presencia y sobrevivencia en el clima de la Patagonia (Cussac & Ortubay, 2002; Ortubay & Cussac, 2000; Ortubay, *et al.*, 1997).

Existen otras especies paranaenses: *Jenynsia lineata* (Jenyns, 1942) con una distribución alterada por del hombre, debido a sucesivas introducciones, cuyo límite sur es Puerto Madryn (provincia del Chubut) y *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns,

1942) que se encuentra desde la provincia de Mendoza hasta la de Río Negro e incluso Chile (Ortubay *et al.*, 1994). Estas especies forman parte de un solapamiento de la fauna de las subregiones Austral y Brazílica en los Río Colorados y Negro (Almirón *et al.*, 1997).

El grupo de los inmigrantes oceánicos incluye la derivación de fauna marina inmediatamente adyacente a la región, adaptada a vivir en aguas continentales. Las percas (*Percilia* y *Percichthys*) hoy son completamente dulceacuícolas. Los atherinópsidos parecen ser una derivación oceánica más reciente, que comprende especies completamente dulceacuícolas y especies diádromas (McDowall, 1971). *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) habita los grandes lagos y ríos patagónicos desde la cuenca del río Colorado a la provincia de Santa Cruz (Cussac *et al.*, 1992; Cervellini *et al.*, 1993; Battini *et al.*, 1995; Del Valle & Núñez, 1990). La familia Percichthyidae tiene dos especies vivientes reconocidas del género *Percilia* y cinco del género *Percichthys*. Todas son endémicas del sur de Argentina y Chile (Ringuelet *et al.*, 1967; Arratia *et al.*, 1983; López *et al.*, 1987; Johnson, 1993; López Albarello, 1993). Los representantes del género *Percilia* son exclusivos de Chile mientras que dentro del género *Percichthys*, *P. melanops* Girard 1854 se halla al oeste de la Cordillera de los Andes. *Percichthys cohualpiensis* Mac Donagh 1955, *P. altispinnis* Regan 1905 y *P. vinciguerrai* Perugia 1891 en la Patagonia Argentina. Por último, *P. trucha* (Cuvier & Valenciennes 1840) se encuentra a ambos lados de los Andes (Ringuelet *et al.*, 1967; Arratia *et al.*, 1983) considerándose la especie más ampliamente distribuida tanto latitudinal como altitudinalmente (Arratia *et al.*, 1983). *Percichthys cohualpiensis*, *P. altispinnis*, *P. vinciguerrai* tienen una distribución geográfica más restringida y son encontradas en lagos, ríos y embalses del norte, noreste y centro de la Patagonia. Las especies de *Percichthys* ha sido profundamente estudiada en relación con su descripción

general (González Regalado, 1945; McDonagh & Thormahlen, 1945; Iwaszkiw, 1991), aspectos reproductivos (Mastrarriego, 1948; McDonagh, 1950; 1953; 1955; Fuster de Plaza & Plaza, 1955; López, *et al.*, 1978; 1981; Milano, 1996), alimentación (Férriz, 1989; 1993; Macchi, 1991) y crecimiento (Guerrero, 1989; 1991).

A partir de 1904 se introdujeron en Patagonia especies pertenecientes a la familia Salmonidae con un fin deportivo (Navas, 1987; Vigliano & Lippolt, 1991). De las especies introducidas originariamente sólo se adaptaron *Salvelinus fontinalis* (Mitchill 1815), *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792), *Salmo salar* Linnaeus, 1758, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) y *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). Actualmente se han detectado más especies de salmónidos, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) y *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792), ingresadas a la Argentina a través de ríos de vertiente Pacífica provenientes de introducciones realizadas en Chile (Ortubay *et al.*, 1994). En 1991 se importaron con fines de cultivo intensivo *Oncorhynchus masou* (Walbaum, 1792) en la provincia de Neuquén y *O. kisutch* en el lago Epuyén (Wegrzyn & Ortubay, 1991). *Oncorhynchus mykiss*, *S. trutta* y *S. fontinalis* son frecuentes en lagos, ríos y embalses de la Patagonia (Quirós *et al.*, 1986) mientras que *S. namaycush* y *S. salar* están más restringidas en su distribución. También se han introducido en la Patagonia *Odontesthes bonariensis* (Cuvier & Valenciennes 1835) y *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758 (Ortubay *et al.*, 1994) con fines pesqueros deportivos.

La familia Galaxiidae está presente solamente en las aguas templado frías del hemisferio sur e incluye nueve géneros divididos en tres subfamilias. La subfamilia Lovettinae con una sola especie (*Lovetia sealii* Johnston 1883) se encuentra restringida a Tasmania. La subfamilia Aplochitoninae posee dos especies (*Aplochiton zebra* Jenyns, 1842 y *Aplochiton taeniatus* Jenyns, 1842) que se hallan en Sudamérica. Por último, la subfamilia Galaxiinae posee seis géneros distribuidos en el sudeste de

Australia y Tasmania (13 especies de *Galaxias*, 3 de *Galaxiella* y 4 de *Paragalaxias*), en Nueva Zelanda (10 especies de *Galaxias* y 3 de *Neochanna*), en Sudamérica (3 especies de *Galaxias* y 1 de *Brachygalaxias*), Sudáfrica (1 especie de *Galaxias*) y en Nueva Caledonia (1 especie de *Nesogalaxias*) (Nelson, 1994). Dentro de las especies sudamericanas, *Brachygalaxias bullocki* (Regan, 1908) y *Galaxias globiceps* Eigenmann, 1928 se encuentran sólo en territorio chileno, mientras que *A. zebra*, *A. taeniatus*, *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) y *Galaxias platei* Steindachner 1898 se encuentran a ambos lados de los Andes (McDowall, 1971; Ringuelet, 1975; Campos, 1979; Arratia *et al.*, 1983).

Las características más sobresalientes de la familia Galaxiidae son la ausencia de escamas, el desplazamiento posterior de la aleta dorsal a la altura de la aleta anal y la ausencia de aleta adiposa. El género *Galaxias* es el más abundante en número de especies y es el más ampliamente distribuido. En Australia y Nueva Zelanda el grupo ha sido intensamente estudiado tanto en relación a su origen evolutivo como a su biogeografía (Mc Dowall, 1966; 1978), biología (Pollard, 1971a; 1971b; 1972a; 1972b; 1973; Pen *et al.*, 1993) e interacciones con salmónidos introducidos (Tilzey, 1976; Fausch & White, 1981; Sagar & Eldon, 1983; Mc Dowall, 1990; Minss, 1990; Kusabs & Swales, 1991; Crowl *et al.*, 1992; McIntosh *et al.*, 1992; 1994; Glova *et al.*, 1992; Ault & White, 1994).

La familia Galaxiidae constituye un grupo monofilético (McDowall, 1969) cuya radiación presenta ciertos interrogantes. Se han postulado dos hipótesis para explicar su distribución: la hipótesis de la vicariancia (deriva continental) y la de la dispersión (movimiento a través del mar). Rosen (1974; 1978) presentó la hipótesis de la vicariancia, sugiriendo que los galáxidos están presentes en todos los continentes gondwánicos, menos Asia, y que su distribución refleja la deriva continental a partir de

la fragmentación mesozoica. McDowall (1969) argumenta que no hay evidencia que apoye que *G. maculatus* formara parte de esta biota y que las dispersiones recientes pueden fácilmente explicar su distribución. McDowall (1978) también argumentó que la existencia de tal biota puede ser demostrada sólo por el registro fósil y que los registros fósiles de los galáxidos son muy limitados.

La teoría de la dispersión transoceánica propone que la amplia distribución geográfica que presenta *G. maculatus* ha sido posible debido a poseer estadio larval marino (McDowall, 1970). Al respecto, los juveniles de *G. maculatus* han sido encontrados a 700 km de la costa en Nueva Zelanda (McDowall *et al.*, 1975). Se postula que *G. maculatus* se originó en Australia y se dispersó hacia el este pasando por Tasmania, Nueva Zelanda y Sudamérica transportado por la corriente australiana del este y la deriva de los vientos del oeste (McDowall, 1971). Nelson (1994) concuerda en que la dispersión a través de las corrientes oceánicas es la hipótesis más parsimoniosa. Asimismo, evidencias sobre afinidades isoenzimáticas y las secuencias de ADN mitocondrial respaldarían la hipótesis de la dispersión (Berra *et al.*, 1996; Water & Burridge, 1999).

Para Sudamérica se plantea un doble arribo de las especies del género *Galaxias* (McDowall, 1971). A pesar que las especies son pocas, también exhiben grandes diferencias y parecen haber resultado de una separación previa a la colonización sudamericana. Al respecto, *G. maculatus* no tiene relación filogenética con las otras especies del área excepto por su origen común con la fauna australiana. *Galaxias platei* y *G. globiceps* son muy similares y parecen tener una relación filogenética muy clara. En Argentina, *G. maculatus* presenta poblaciones diádromas y poblaciones encerradas en los lagos andinos. Para las poblaciones lacustres de Argentina se sugiere que una conexión desde el oeste es más probable que un posible arribo por el este (McDowall,

1971) y es aceptado que las poblaciones de los lagos andinos de la Patagonia pudieron ser originadas a partir de poblaciones diádromas de Chile (Gosztanyi & McDowall, 1974; Azpelicueta *et al.*, 1996). Para *G. platei* la situación parece ser otra. La permanencia de la especie en la Patagonia sería previa al surgimiento de la cordillera de los Andes, lo que permite establecer una relación más antigua entre las poblaciones chilenas y argentinas.

Galaxias platei se distribuye en aguas templadas frías del sur de Chile y Argentina, incluyendo Tierra del Fuego y Malvinas (McDowall, 1971). Su presencia ha sido citada en ríos, lagos y lagunas de la Patagonia (McDowall, 1971; Ringuelet, 1975; Campos, 1979; Arratia *et al.*, 1983; Ortubay & Wegrzyn, 1991; Alonso *et al.*, 1997) y en zonas de estuario en las costas chilenas (Campos, 1984). Se trata de un galáxido de gran tamaño que en su estado adulto es de hábito bentónico (Campos, 1970; McDowall, 1971). Su dieta es diversa, aunque come principalmente organismos bentónicos, *Hyallela patagonica* (Amphipoda) y *Chilina dombeyana* (Gasteropoda), cambiando a larvas de quironómidos, ninfas de efemerópteros y copépodos calanoideos en tallas menores (Oldani & Padín, 1986). En el lago Rosario se reproduce entre otoño y primavera. Las hembras maduras presentan un alto índice gonadosomático y un alto número de ovas, presentando una fecundidad dos órdenes mayor que *G. maculatus* (85.000 a 130.000 vs. 400 a 800 huevos por hembra). Los huevos son demersales y se encuentran en fondos arenosos vegetados con *Scirpus* sp. y *Myriophyllum elatinoides*, a 2 o 3 m de profundidad (Ortubay & Wegrzyn, 1991).

Los embriones libres y larvas de *G. platei*, al igual que los de *G. maculatus*, son pelágicos. El período larval tiene dos fases, una pre-metamórfica, caracterizada por el crecimiento corporal y una metamórfica, que involucra cambios morfológicos importantes y un cambio de nicho (Barriga *et al.*, 2002). Sus larvas son más robustas y

abandonan la zona limnética con menores tallas que las de *G. maculatus*. Los huevos, embriones libres y larvas de ambas especies son difícilmente distinguibles y sus juveniles toman diferentes caminos. Los juveniles de *G. platei* se vuelven peces grandes del bentos profundo y los de *G. maculatus* mantienen un plan corporal generalista y una talla adulta más pequeña (Barriga *et al.*, 2002).

La introducción de salmónidos no sólo puso en contacto a especies del género *Salmo* y *Oncorhynchus*, las cuales no coexisten naturalmente, sino también a salmónidos y peces nativos en un experimento a gran escala y sin controles (Navas, 1987). Las consecuencias de estas introducciones son difíciles de establecer debido a la ausencia de estudios previos a las mismas. La introducción de salmónidos ha sido responsable de la declinación o desaparición de las poblaciones de peces nativos (McDowall, 1990; Glova *et al.*, 1992; McIntosh *et al.*, 1992; 1994). Los mecanismos responsables de estos efectos negativos son la competencia, la depredación y la alteración del hábitat (Krueger & May, 1991). Una evidencia de los efectos de la introducción de especies es la distribución diferencial entre las especies autóctonas e introducidas (Crowl *et al.*, 1992; Magnan, 1988). En la Patagonia los salmónidos depredan sobre galáxidos, atherinópsidos y percíctidos (Macchi *et al.*, 1999) siendo *G. maculatus* la principal presa entre los peces (Arenas, 1978; Ferriz, 1987; Macchi *et al.*, 1999). La depredación de galáxidos por parte de salmónidos introducidos ha sido reportada en Nueva Zelanda y Australia (Tilzey, 1976; Mc Dowall, 1990; Minss, 1990; Crowl *et al.*, 1992).

Al igual que los lagos postglaciaros del Hemisferio Norte, los lagos patagónicos típicamente son habitados por sólo unas pocas especies, sugiriendo la presencia de recursos no utilizados. La permanencia y el éxito de especies exóticas en algunos de estos lagos soporta la hipótesis de nicho vacío (Schluter, 1996). Así, el polimorfismo

trófico, relativamente frecuente en los lagos templados, post-glaciares, oligotróficos y con una baja diversidad de especies, ha sido reportado tanto en el Hemisferio Norte (por ejemplo, *Gasterosteus aculeatus*, Taylor & McPhail, 1999; *Salvelinus alpinus*, Skúlason *et al.*, 1999; Gíslason *et al.*, 1999; *Oncorhynchus nerka*, Taylor *et al.*, 1996; *Coregonus* sp., Bernatchez *et al.*, 1999; Taylor, 1999) como en el Hemisferio Sur (*P. trucha*, Cussac *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 2000). La variación morfológica intra específica en peces frecuentemente resulta de la competencia por los recursos en ambientes heterogéneos (Robinson & Wilson, 1994; Bell & Andrews, 1997; Skúlason *et al.*, 1999) o de la heterogeneidad espacial o temporal en la intensidad de depredación (Brönmark & Miner, 1992; Swain, 1992; Hori, 1993).

La segregación espacial entre las comunidades de peces es un fenómeno común cuando coexisten especies con similares requerimientos en relación al hábitat y el nicho trófico y ha sido demostrado para pares de especies encontradas en simpatria (Skúlason & Smith, 1995; Taylor, 1999; Magnan & Fitzgerald, 1982; Magnan, 1988; Jonsson & Gravem, 1985; Langeland *et al.*, 1991; L'abée- Lund *et al.*, 1993). Las causas para que ocurra una segregación espacial entre dos especies han sido entre otras, competencia, disponibilidad del recurso y riesgo de depredación (Werner & Hall, 1988; Werner *et al.*, 1983; Fraser & Cerri, 1982; Mittelbach & Chesson, 1987; He & Kitchell, 1990; L'abée- Lund *et al.*, 1993; Wootton, 1998). Estas causas se vuelven importantes en el caso de introducciones de especies, induciendo cambios en las comunidades nativas. En algunas ocasiones estos cambios involucran el decrecimiento en el número de especies nativas (Tilzey, 1976; Moore, *et al.*, 1986; Lydeard & Belk, 1993; Ault & White, 1994) o alteraciones en el hábitat y el nicho trófico (Magnan & Fitzgerald, 1982; Magnan, 1988). Sin embargo, las especies introducidas pueden ser rechazadas por una comunidad nativa con los mismos requerimientos para factores bióticos (Ross, 1991) o

bien, si la comunidad nativa es poco diversa puede ocurrir que estas ocupen nichos vacantes incrementando la complejidad de la estructura comunitaria (Nilsson, 1985). La competencia y la depredación son importantes en los lagos (Krueger & May, 1991; Grossman *et al.*, 1998) y las consecuencias de la liberación masiva de ejemplares de salmónidos en la Patagonia no han sido evaluadas en profundidad. Los datos de la incidencia de las introducciones sobre la fauna de peces autóctonos en general y sobre los galáxidos en particular han sido especulativos (Ringuelet, 1975). La actual abundancia de *G. maculatus*, *O. hatcheri* y *Percichthys* spp. en lagos y embalses de la Patagonia (Quirós *et al.*, 1986, Cussac *et al.*, 1998) parece indicar que no existe un fuerte efecto detrimental por parte de los salmónidos. Sin embargo, la situación parece ser diferente para *G. platei*, prácticamente ausente de las capturas litorales (Macchi *et al.*, 1999). Se podría suponer que la ausencia de *G. platei* en las zonas menos profundas del litoral está asociada con una fuerte presión de depredación en esta área por parte de los piscívoros nativos y los salmónidos introducidos (Arenas, 1978; Campos, 1985; Macchi *et al.*, 1999).



Objetivos

El presente trabajo pretende generar información que permita una comprensión acabada de la biología de la especie a nivel de reproducción, alimentación, edad, crecimiento y morfología, sus adaptaciones a la vida bentónica y rangos de tolerancia de la especie en relación al O₂ disuelto y la temperatura, estableciendo:

1. Características biológicas básicas:

- ☞ reproducción
- ☞ alimentación
- ☞ estructura de talla y/o edades.

2. Adaptaciones ecofisiológicas y morfológicas a la vida bentónica

- ☞ rangos de tolerancia térmica
- ☞ Nivel de tolerancia a niveles bajos de oxígeno y tasa metabólica
- ☞ Morfología branquial y línea lateral cefálica

3. Variación morfológica en distintos ambientes Patagónicos, e integrando el análisis de estos datos básicos de la biología de la especie en una interpretación ecofisiológica de sus patrones históricos de distribución y de sus interacciones interespecíficas más recientes.

Los resultados de esta tesis han sido parcialmente publicados (Milano & Vigliano, 1997; Milano *et al.*, 2002) o se encuentran en preparación.



Materiales y métodos

Área de estudio

Los ejemplares de *G. platei* aquí estudiados pertenecen a ambientes acuáticos de la Patagonia que se extienden desde los 40° 41' S hasta los 47° 63' S y entre los 71° 45' O y los 72° 09' O. Estos lagos corresponden a la Provincia Patagónica de la subregión Austral, en la región Neotropical (Ringuelet, 1975). La mayoría de estos ambientes están ubicados dentro de los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Puelo, Los Alerces y Perito Moreno, formando parte de las cuencas de los Ríos Limay, Manso, Puelo, Futaleufú, Pico y Nansen, con vertiente Atlántica, Pacífica o endorreica (Tabla 1). De norte a sur los lagos involucrados en este estudio son: Espejo, Moreno, Gutiérrez, Mascardi, Los Moscos, Fonck, Steffen, Martin, Puelo, Rivadavia, Torres, Vilches, Pico 2, La Pava y Belgrano, además de las lagunas Coyte y Del Mie (Fig. 1).

El clima de la región es frío húmedo, con lluvias desde fines del invierno a principio de la primavera y con mayor frecuencia de nevadas. La precipitación anual puede superar los 4.000 mm, pero disminuye rápidamente a 700-800 mm en un gradiente oeste-este. Las temperaturas medias anuales varían entre los 8 °C en los valles y 3 °C a 2.000 metros de altitud (Fig. 2). La duración del período con nieve es de varios meses y es frecuente la congelación superficial de los lagos pequeños. Los vientos predominantes son del sector oeste-suroeste y los fenómenos locales de su circulación contribuyen a la complejidad climática del área. Los suelos son en su mayoría poco desarrollados, originados a partir de cenizas volcánicas y con alto contenido de alofano (Thomasson, 1959).

Tabla 1. Características generales de los ambientes de origen de las muestras.

Vertiente	Cuenca	Ambientes	Ubicación	Altitud msnm	Área km ⁻¹	Perímetro x Área ⁻¹ km ⁻¹	Volumen hm ³	Profundidad máxima m	Profundidad media m	Secchi m	pH	Conductividad µScm ⁻¹	
Atlántica	Río Limay	Espejo	40°41'S-71°40'O	772	38,2	1,7	-	245	-	16	6,3	29,6	
		Gutiérrez	41°05'S-71°25'O	750	16,4	1,5	1307	111	79,7	18	6,7	58,1	
		Moreno	41°05'S-71°32'O	758	10,6	3,2	666	112	63	19,5	6,8	37,1	
		Río Senguer	Coyte	45°25'S-71°22'O	795	7,3	1,8	-	6	-	<0,2	7,4	304
		Río Belgrano	Del Mie	47°63'S-71°59'O	800	-	-	-	2	-	0,01	-	610
		Río Manso	Mascardi	41°17'S-71°38'O	796	39,2	1,4	4351,2	218	111	12	6,9	44,9
Pacífica		Los Moscos	41°21'S-71°36'O	-	2,3	2,6	67,9	50	29,6	12	-	-	
		Fonck	41°19'S-71°45'O	775	3,7	3,9	148,6	85	40	9,5	6,7	29,8	
		Steffen	41°31'S-71°33'O	509	6,3	2,6	294	76,8	46,7	13	-	40	
		Martin	41°30'S-71°40'O	510	1,78	5,4	76,6	68	43	11	-	-	
		Río Puelo	Puelo	42°07'S-71°36'O	190	44	1,25	4902	180	111,4	7	-	47,2
		Río Futaleufú	Rivadavia	42°30'S-71°45'O	527	21,7	1,5	2250	147,2	103,7	20,5	-	56
		Río Pico	Vilches	44°07'S-71°34'O	-	2	-	-	5,6	3,7	3,7	-	49
			Torres	44°07'S-71°06'O	-	-	-	-	9,4	3,6	5	-	140
			La Pava	44°10'S-71°30'O	-	-	-	-	13,4	7,7	10	-	40
			Pico 2	44°18'S-71°30'O	-	-	-	-	24,4	11,1	7	-	60
	Río Nansen	Belgrano	47°55'S-72°09'O	780	47	-	-	-	-	0,5-1	-	70,5	

Vigiano *et al.*, datos no publicados y datos propios no publicados.

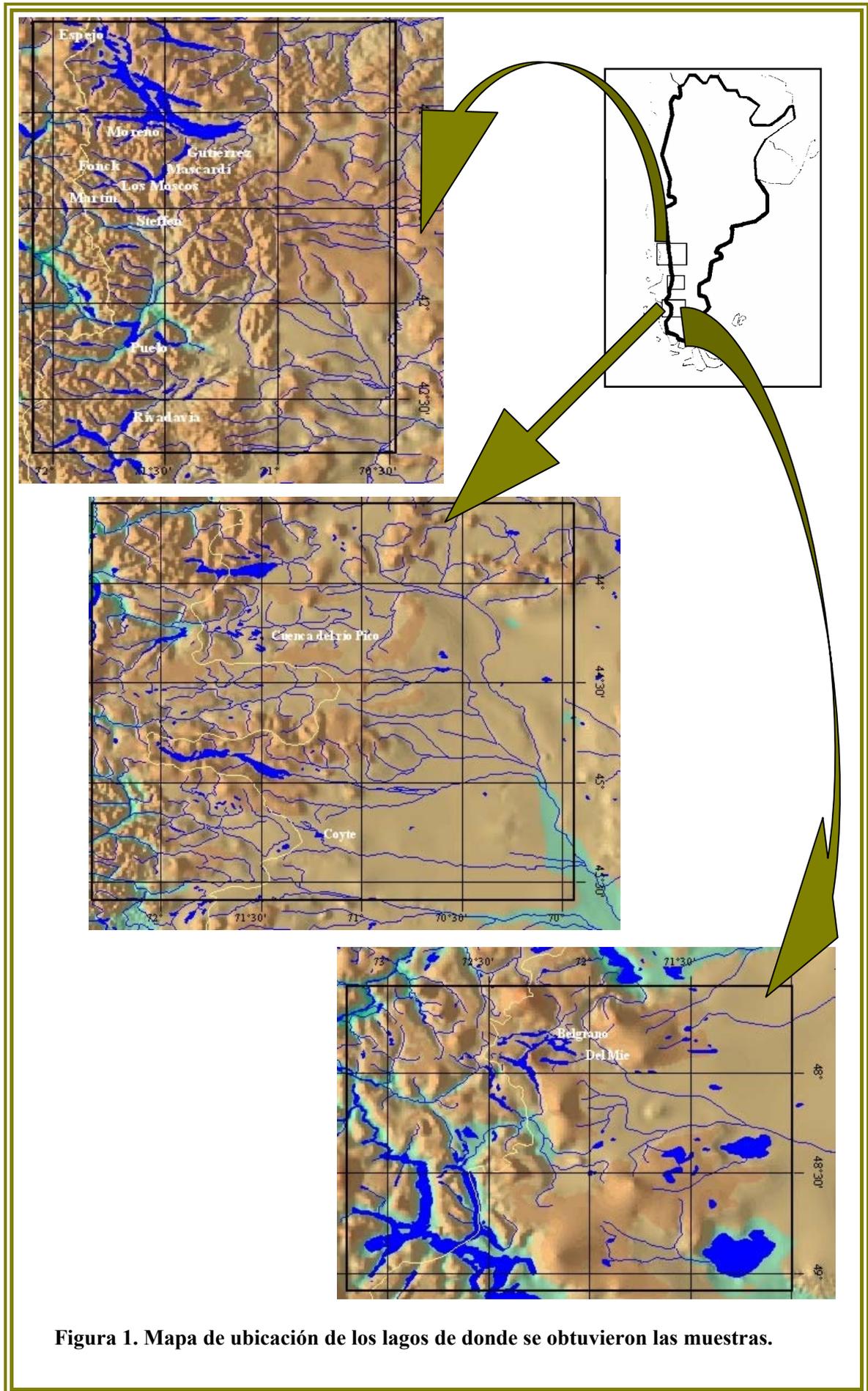


Figura 1. Mapa de ubicación de los lagos de donde se obtuvieron las muestras.

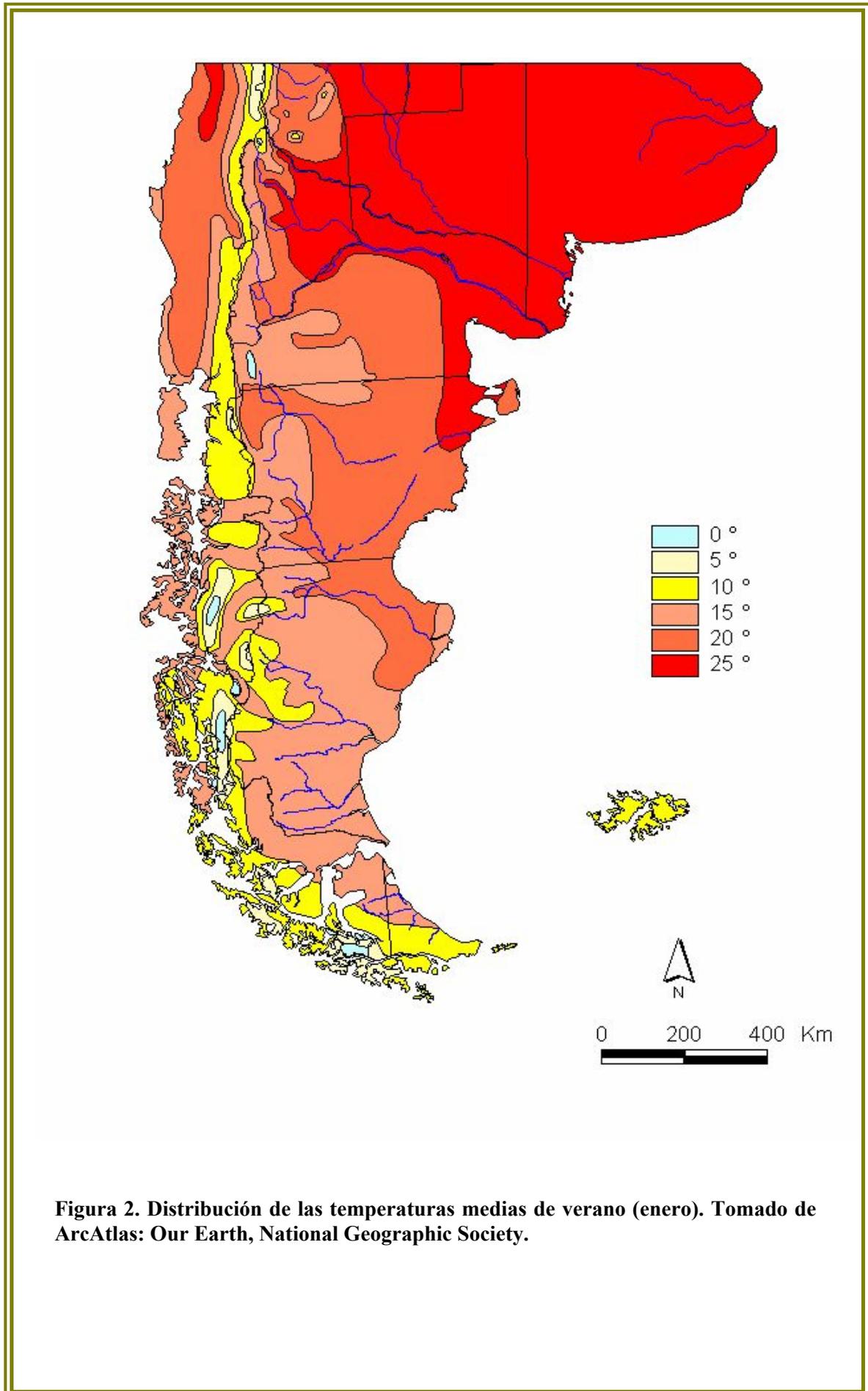


Figura 2. Distribución de las temperaturas medias de verano (enero). Tomado de ArcAtlas: Our Earth, National Geographic Society.

La Patagonia incluye dos regiones geomorfológicas: la Cordillera Andina-Patagónica y la Patagonia Extra-Andina (Iriondo, 1989; Drago & Quirós, 1996). Estas dos regiones tienen condiciones diferentes de desarrollo de lagos, debido a sus marcadas diferencias climáticas y geológicas. Los ambientes lacustres presentes en estas áreas pueden dividirse en lagos de origen glaciar de la Cordillera Austral y originados en depresiones cerradas de origen tectónico con erosión eólica (Iriondo, 1989).

Los lagos de la Cordillera Austral se originaron por la acción de los grandes glaciares durante el período Cuaternario y tienen una profundidad frecuentemente mayor a 100 m. Por su comportamiento térmico se consideran monomícticos con una estratificación directa en verano y una termoclina frecuentemente muy profunda entre 30 y 40 m (Quirós & Drago, 1985). Son lagos oligotróficos o ultraoligotróficos y tienen una extensa zona eufótica por debajo de los 50 metros (Morris *et al.*, 1995). Sin embargo algunos de ellos (por ejemplo Mascaradi y Belgrano) reciben arcillas glaciarias, lo cual incrementa su coeficiente de extinción de la luz (Pérez, 1998; Pérez *et al.*, 2002). En general estos lagos se caracterizan por tener bajas temperaturas, alta transparencia y oxigenación, baja conductividad, y pH levemente ácido a neutro. A pesar de tener un origen común, existen diferencias morfológicas, físicas y químicas entre ellos (Tabla 1). En contraste con estos grandes lagos, como los lagos de la cuenca del Río Pico o las lagunas Coyte y Del Mie tienen pequeña superficie y profundidad. No hay información en cuanto a su comportamiento térmico, pero otros ejemplos de ambientes similares muestran una estratificación estable durante el verano y en inviernos muy duros congelamiento superficial (Balseiro & Modenutti, 1990). Este es el caso de la laguna Del Mie e incluso del lago Belgrano, que se congelan durante el invierno hasta el principio de la primavera.

La composición química de las aguas de los lagos andinos están dominadas por sílice disuelto y bicarbonato de calcio, indicativos de procesos de meteorización dominados por litologías silíceas y carbonáticas (Pedrozo *et al.*, 1993; Díaz, 1994). En la mayoría de los ambientes hay una buena correlación entre la densidad de fitoplancton y la concentración de fósforo, relación que indica el grado trófico del lago (Díaz, 1994). El fitoplancton es la fracción más importante a lo largo del rango trófico (Díaz & Pedrozo, 1995) siendo los nanoflagelados los mayores representantes de esta fracción productora (Queimaliños, 1997). El zooplancton tiene baja diversidad específica y un alto grado de endemismo. Los herbívoros del zooplancton son típicamente rotíferos y pequeños crustáceos, siendo *Boeckella gracilipes* el crustáceo más distribuido y dominante en las comunidades pelágicas de los lagos andinos llegando hasta los 20-30 metros de profundidad durante el día (Balseiro & Modenutti, 1998).

Los productores primarios bentónicos incluyen macrófitas y perifiton. Estos lagos están caracterizados por las escasas macrófitas emergentes, representadas principalmente por *Schoenoplectus californicus* y *Potamogeton linguatus* y entre las sumergidas se encuentran *Myriophyllum elatinoides*, *Isoetes* sp. y *Nitella* sp. La comunidad del perifiton está dominada por diatomeas (Baffico, 2000; 2001). La herbivoría es importante en la regulación del perifiton y su intensidad de control depende del tipo de herbívoro involucrado (Gaglioti, 1993). El zoobentos es altamente diverso, con muchas especies endémicas. En el litoral se incrementa la abundancia y la riqueza de especies comparado con las zonas más profundas (Añón Suárez, 1991). La abundancia de los invertebrados bentónicos varía entre regiones geográficas, estratos de profundidad y entre sitios vegetados y rocosos (Walde *et al.*, *datos no publicados*). En general los grupos taxonómicos mejor representados son Odonata, Anisoptera (*Rialla villosa*), Amphipoda (*Hyallela* sp.), Gasteropoda (*Chilina* sp.), Trichoptera y

Ephemeroptera. La red trófica en lo profundo está basada en detritívoros y carnívoros con bajos valores de producción secundaria (Añón Suárez, 1997).

En cuanto a la vegetación circundante, estos ambientes se encuentran inmersos en un bosque mixto de *Nothofagus* spp., *Fitzroya cupresoides* y *Austrocedrus chilensis* y un sotobosque dominado por el género *Chusquea* (Mermoz & Martín, 1986). Los lagos profundos son usualmente alargados con una orientación oeste-este, determinado por la forma de los valles moldeados por los glaciares. Muchos de estos ambientes están situados dentro de una zona boscosa mientras que otros llegan con su margen oriental a la estepa Patagónica o están completamente rodeados de un paisaje estepario.

Recolección de las muestras

La mayoría de los peces fueron muestreados siguiendo la metodología de Vigliano *et al.* (1999). Las recolecciones se realizaron con redes agalleras de 10 metros de largo y 2 metros de alto por paño, con aperturas de malla de 15, 20, 30, 50, 60 y 70 mm de distancia entre nudos, agrupadas en trenes y colocadas a 10, 20, 30, 50 metros y ocasionalmente a 100 metros de profundidad sobre el fondo (Fig. 3a). Los trenes se ubicaron paralelos a la costa y operaron durante la noche. También se recolectaron ejemplares vivos de *G. platei* mediante el uso de trampas cebadas, colocadas sobre el fondo entre los 30 y 70 metros de profundidad (Fig. 3b). En otras ocasiones la captura de los peces fue realizada con una red de arrastre de 25 m de largo y 1,5 m de alto, con una apertura de malla de 5 mm (Fig. 3c).

En la laguna Coyte se recolectaron las muestras en marzo del año 1996. Durante los años 1996 y 1997 se realizaron muestreos bimensuales en el lago Gutiérrez. Las muestras pertenecientes a la cuenca del Río Manso se tomaron en el verano del 1997 (Mascardi, Fonck y Los Moscos) y en el verano de 1998 (Steffen y Martín). Las

muestras del lago Rivadavia se tomaron en el verano de 1998 y tres veces durante el año 2000. En el período comprendido entre los años 1999 y 2000 se recolectaron muestras cada tres meses en el lago Moreno. Los ejemplares de los lagos de la cuenca del Río Pico fueron recolectados por el Prof. Ricardo Ferriz y colaboradores durante el verano del año 2000. Las muestras del lago Belgrano y la laguna Del Mie se colectaron durante el verano del 2001 y los ejemplares del lago Puelo se recolectaron en el verano de 2002.

Todas las especies capturadas fueron identificadas según Ringuelet *et al.* (1967), McDowall (1971), Berra & Ruíz (1994) y Scott & Crossman (1978). Los ejemplares de *G. platei* fueron destinados a diferentes análisis. A todos se les registró el largo estándar (Lst) y peso total (Pt). En algunos casos (n=218) los peces fueron disecados y/o fijados en el campo y en otras ocasiones (n=42) se los trasladó vivos al laboratorio.

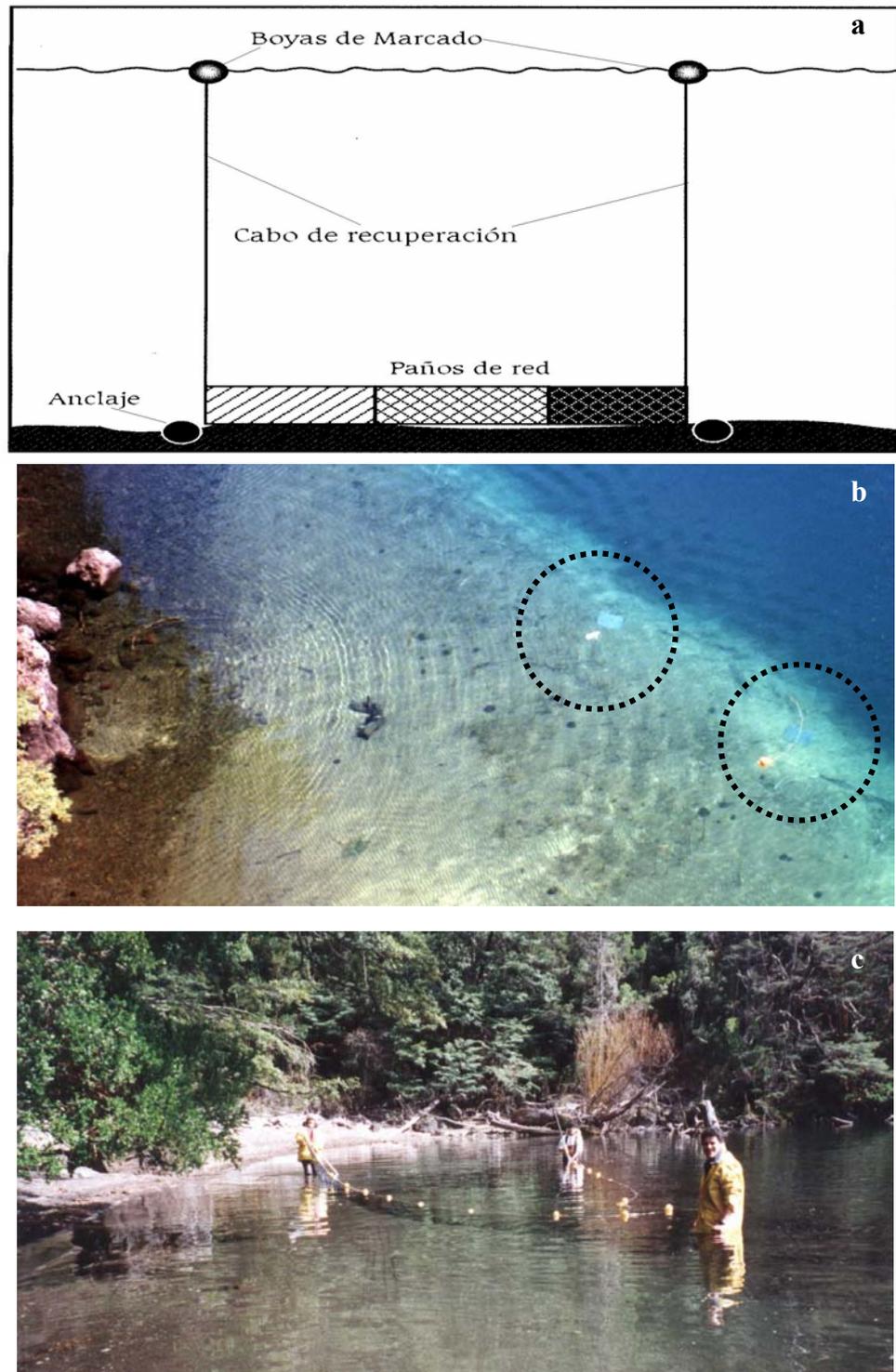


Figura 3. Artes de pescas. a) redes agalleras bentónicas, b) trampas cebadas de profundidad y c) red de arrastre costero.

Reproducción

Para el estudio de la biología reproductiva de *G. platei* se utilizaron ejemplares pertenecientes a los lagos Moreno y Rivadavia. La muestra fue disecada en campo registrándose además de las medidas generales el peso de ambas gónadas (Pgon). Los dos ovarios completos fueron fijados en líquido de Bouin (Martoja & Martoja Pierson, 1970) y conservados en etanol 70 %. Una vez en el laboratorio una porción del ovario fue sometida a las rutinas histológicas convencionales, usando Tricrómico de Masson para la tinción (Martoja & Martoja Pierson, 1970).

Se establecieron cuatro estadios de desarrollo oocitario sobre la base de la descripción histológica. Los diámetros oocitarios se midieron sobre los mismos cortes con el auxilio de una cámara de video adosada al microscopio y un analizador de imágenes. Las diferencias entre los diámetros de los oocitos entre los estadios oocitarios de cada lago fueron comparadas mediante Análisis de la Varianza (ANOVA) cuando los datos cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza o con una prueba de Mann Whitney U (M-W) en caso de datos no normales o heterocedásticos.

El índice gonadosomático (IGS) se calculó para cada individuo de acuerdo con la expresión:

$$\text{IGS} = (\text{Pgon} \times 100) / \text{Pt}$$

donde Pgon es el peso de ambas gónadas y Pt es el peso total del individuo.

A partir del análisis de los IGS y de la presencia de oocitos vitelogénicos se determinó la talla a la primera madurez.

Crecimiento

Para analizar los patrones de crecimiento de *G. platei* se usaron los ejemplares de los lagos Moreno y Rivadavia. A cada ejemplar se le extrajo el par de otolitos sagittae. Posteriormente se incluyó un otolito en resina epoxi y se lo desgastó hasta llegar al centro, exponiendo el plano transversal del mismo. Para resaltar la lectura de las marcas se pinceló la superficie pulida con Verde Luz (Martoja & Martoja Pierson, 1970). La edad fue determinada mediante el recuento de marcas de crecimiento bajo un microscopio estereoscópico con cámara de video. Se tomaron imágenes y por medio de un analizador se midió el radio total (R_t) y la distancia entre el centro del kernel y la marca anual (R_i) (Pannella, 1980) (Fig. 4).

Las diferencias entre lagos para las distribuciones de frecuencia de tallas se probaron por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S; Zar, 1999).

Para el estudio de la relación peso-largo se ajustaron los datos a la ecuación (Ricker, 1975):

$$P_t = a L_{st}^b$$

donde P_t : peso total, L_{st} : largo estándar, a : constante y b : la pendiente de la relación doble logarítmica peso-largo. Las relaciones peso-largo entre lagos se compararon con una prueba de pendientes (Zar, 1999).

Con el fin de analizar el crecimiento de *G. platei*, se calcularon los valores de las tallas de los ejemplares de edades ausentes con una relación lineal entre el largo estándar (L_{st}) y el radio total (R_t):

$$L_{st} = a + b R_t$$

Con los parámetros a y b de esta relación se calcularon las tallas correspondientes a la distancia entre el centro del kernel y la marca anual (R_i), asumiendo que éste es el radio a esa edad. Las diferencias entre las tallas de los

ejemplares capturados y las tallas retrocalculadas fueron comparadas mediante un Análisis de la Varianza (ANOVA) cuando se probó su normalidad y homogeneidad de varianza o con una prueba de Mann Whitney U (M-W) cuando los datos no fueron normales y/o no presentaron homogeneidad de varianza.

La relación talla-edad se describió mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (von Bertalanffy, 1938), utilizando un ajuste no lineal por mínimos cuadrados:

$$Lst_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

donde L_{∞} = talla máxima asintótica, k = tasa de crecimiento, t = edad a la que se quiere conocer la talla y t_0 = edad para la cual la talla del pez es cero.

Por medio de una regresión lineal se ajustaron las relaciones entre largo estándar, radio total y distancia desde el centro del kernel y la marca anual (R_i) *versus* número de marcas anuales (edad). Posteriormente se realizó la comparación del crecimiento de *G. platei* entre los lagos Moreno y Rivadavia mediante Prueba de Comparación de Pendientes (Zar, 1999).

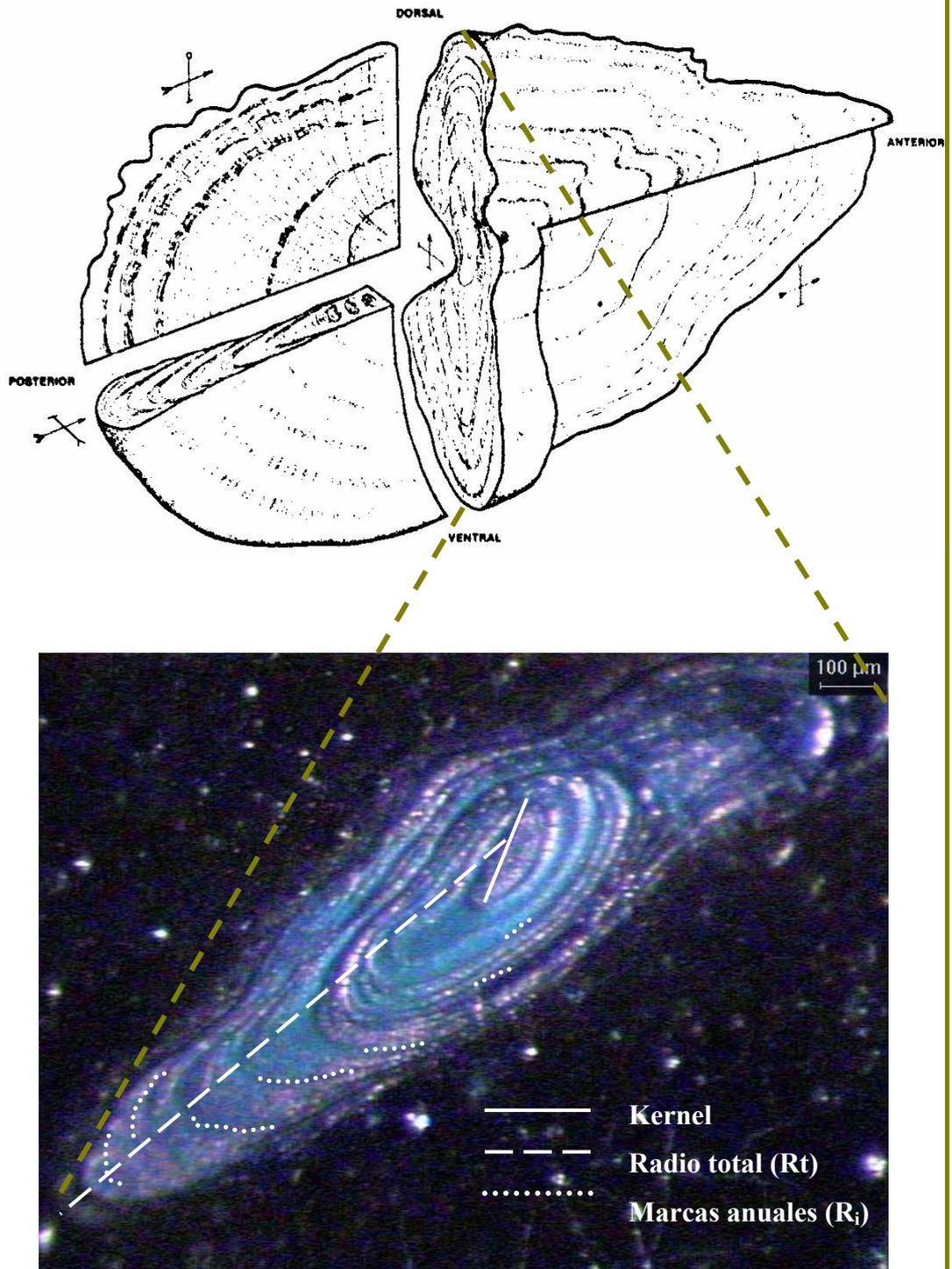


Figura 4. Otolito. Panel superior, diagrama del otolito (tomado de Pannella, 1980). Panel inferior, fotografía de un otolito de *G. platei* con siete marcas anuales.

Adaptaciones a la vida bentónica

Para determinar en *G. platei* los niveles letales máximos y mínimos de temperatura, nivel mínimo de oxígeno y tasa metabólica, se trabajó con ejemplares vivos procedentes de los lagos Gutiérrez, Belgrano y Puelo.

Los individuos fueron trasladados al laboratorio en un recipiente provisto de aireador. Con excepción del lago Puelo en todos los casos los peces fueron mantenidos en acuario a temperatura ambiente (considerada como temperatura de aclimatación) entre 8 y 11 °C, con alimento artificial, fotoperíodo natural y atenuando la llegada de luz directa sobre el acuario. Para los ensayos realizados en el lago Puelo, los peces fueron sometidos en el día de captura a las diferentes experiencias en un espacio cedido por la Intendencia del Parque Nacional Lago Puelo en cercanías al lago. Estas experiencias fueron realizadas en el campo a fin de evitar el traslado y mantenimiento de ejemplares vivos en el laboratorio.

Temperatura

A fin de establecer la temperatura máxima de pérdida de equilibrio y muerte de *G. platei* se trabajó con 11 ejemplares entre 31-94 mm Lst y 0,18-8,12 g Pt, mientras que para buscar la temperatura mínima de pérdida de equilibrio se utilizaron 10 ejemplares de 35-63 mm Lst y 0,37-2,54 g Pt, todos del lago Puelo. También se realizaron las mismas experiencias con 4 ejemplares pertenecientes al lago Belgrano con tallas entre 113,19-122 mm Lst y pesos entre 11,06-23,7 g Pt. En esta ocasión los cuatro ejemplares fueron los mismos para los experimentos de mínima y máxima temperatura ya que eran los únicos ejemplares con que se contaba. Así, se realizaron los experimentos de temperatura mínima de pérdida de equilibrio, luego los de temperatura máxima de pérdida de equilibrio y luego los de muerte, con un tiempo de recuperación

mayor a 2 semanas entre experimentos. A los peces sometidos a ensayos en el laboratorio se les suspendió la alimentación 24 horas antes de cada experimento con el fin de evitar un sesgo ligado a la acción dinámica específica (Hill, 1980; Randall *et al.*, 1997).

Los peces se mantuvieron una semana en acuario para su aclimatación a la temperatura ambiente (8,4-11°C) con excepción de los ejemplares del lago Puelo donde se usó como temperatura de aclimatación la temperatura del agua al momento de la captura (13,4-17 °C). El ensayo consistió en un cambio progresivo de la temperatura partiendo desde la temperatura de aclimatación. La tasa de enfriamiento promedio utilizada fue de 0,04 °C x h⁻¹ lograda en un congelador de heladera (Fig. 5a). La tasa de calentamiento fue de 1 °C x h⁻¹, y se logró adosando un termorregulador al acuario (Fig. 5b). En ambos casos se registró la temperatura cada 10 minutos hasta la primer pérdida de equilibrio y la muerte de cada individuo. Al finalizar cada experiencia se tomaron las medidas generales de cada ejemplar, largo total, largo estándar y peso total. Se tomaron muestras de sangre sin heparina con el fin de medir osmolaridad (Osmomat 030 Gonotec). Sobre la base de los valores de osmolaridad se estimó la temperatura de congelación de la sangre del ejemplar (Gonotec, 1998).

Las diferencias entre ambos lagos para las temperaturas mínima y máxima de pérdida de equilibrio y muerte fueron comparadas mediante una prueba de Mann Whitney U (M-W) debido a que los datos no ajustaron a una distribución Normal y resultaron con varianza heterogénea.

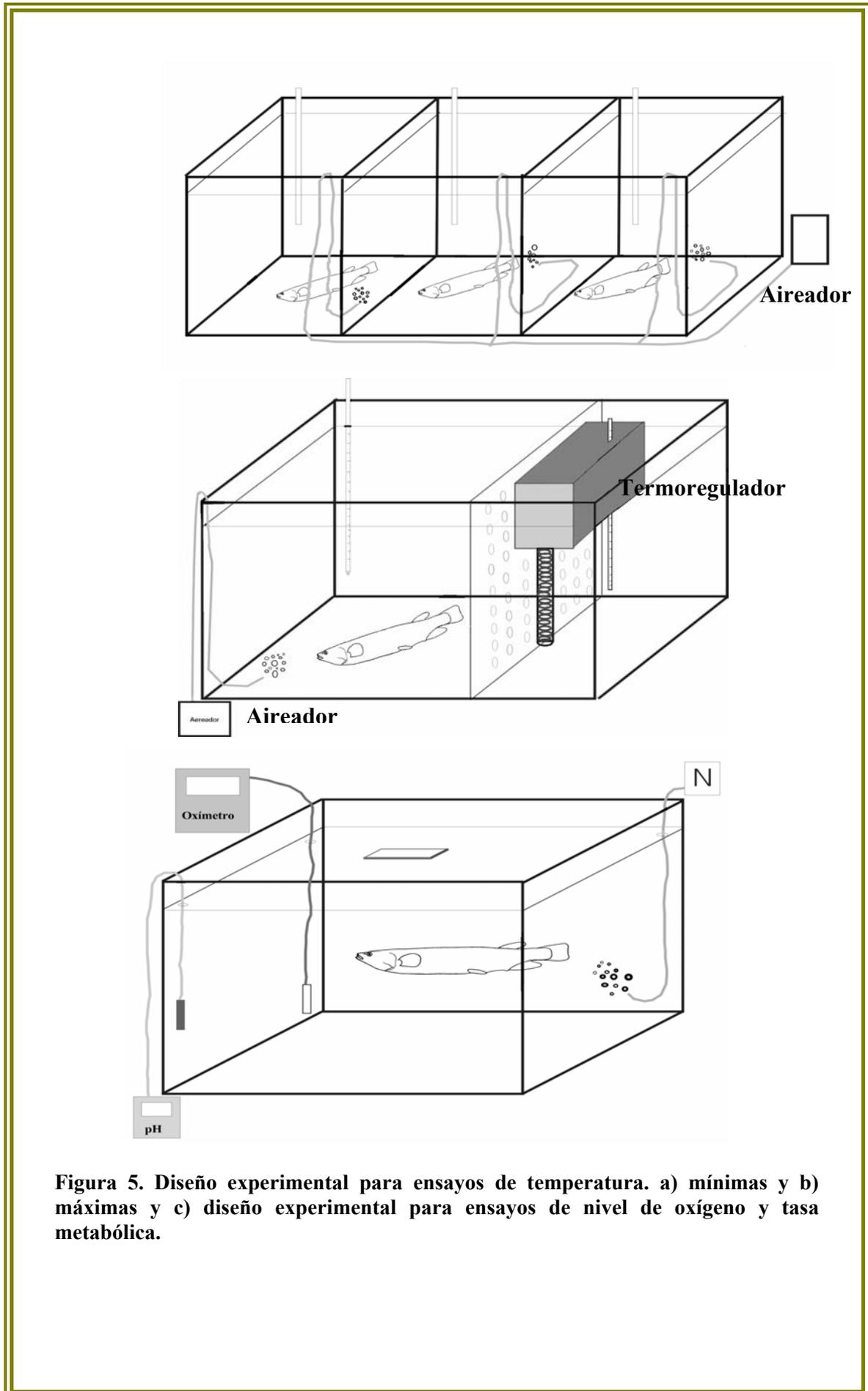


Figura 5. Diseño experimental para ensayos de temperatura. a) mínimas y b) máximas y c) diseño experimental para ensayos de nivel de oxígeno y tasa metabólica.

Oxígeno y tasa metabólica

Para determinar el nivel de tolerancia de *G. platei* a bajas concentraciones de oxígeno se utilizaron 8 ejemplares entre 120 y 135 mm Lst y entre 18 y 26 g Pt procedentes del lago Gutiérrez y 9 ejemplares entre 40 y 93 mm Lst y entre 0,8 y 8,0 g Pt del lago Puelo. También se estimó la tasa metabólica de 8 de estos 9 individuos.

Los peces procedentes del lago Gutiérrez fueron mantenidos en el Centro de Salmonicultura Bariloche en tanques circulares con un volumen útil de 500 litros (1,1 m de diámetro y 0,7 m de profundidad), con un flujo de agua constante de 30 l x min⁻¹. Los ejemplares fueron alimentados con alimento balanceado para truchas y sometidos a fotoperíodo natural durante un mes antes de comenzar con los experimentos. Los ejemplares procedentes del lago Puelo fueron sometidos a experimentación en el día de captura.

El experimento consistió en introducir un individuo en un acuario cerrado con tapa acrílica sumergida de tal manera de minimizar la existencia de burbujas de aire, sellando las juntas con cinta adhesiva. Este acuario estuvo provisto de un sensor de oxígeno y temperatura y uno de pH (Fig. 5c). Con los ejemplares del lago Puelo, se dejó que el pez consumiera el oxígeno disponible en el agua del acuario, registrándose la tasa metabólica y el nivel de oxígeno a la pérdida de equilibrio y muerte. En estos experimentos no resultó posible controlar la temperatura, en consecuencia se la consideró dentro del análisis de datos para el cálculo de la tasa metabólica. Para ello se ajustó una función cuadrática a los datos de concentración de oxígeno (multiplicada por el volumen del acuario y dividida por la masa corporal) *versus* tiempo de experimentación y se obtuvo la derivada primera en cada tiempo de registro experimental. Así pudo confeccionarse una tabla de tasa metabólica *versus* temperatura experimental.

Para los experimentos con los individuos del lago Gutiérrez se le incorporó al acuario un burbujeo de nitrógeno puro con flujo ajustado manualmente para lograr que la concentración de oxígeno en agua disminuyera rápidamente, registrándose la concentración de oxígeno a la pérdida de equilibrio.

Epitelio branquial

Para evaluar diferencias en la morfología branquial de *G. platei* de ambientes con diferentes condiciones de transparencia se trabajó con ejemplares procedentes de lago Moreno y laguna Del Mie y con ejemplares de *G. maculatus* procedentes del lago Moreno para su comparación. Se realizaron cortes histológicos de las branquias para poder comparar el alto del epitelio branquial y determinar el número de células mucosas. El tejido branquial fue fijado en formaldehído 4%, sometido a las rutina histológica corriente y teñido con Tricrómico de Masson (Martoja & Martoja Pierson, 1970).

Los altos de los epitelios branquiales de *G. platei* de los dos ambientes y los de *G. maculatus* se compararon mediante una Prueba de Kruskal Wallis (K-W) mientras que el número de células mucosas se comparó entre ejemplares de *G. platei* por medio de una Prueba de Mann Whitney U (M-W), ya que en ambos casos los datos no se ajustaron a una distribución Normal y no presentaron homogeneidad de varianza.

Histología y descripción de la línea lateral cefálica

Se registró la presencia de poros cefálicos en *G. platei* realizándose cortes transversales seriados de una cabeza fijada en líquido de Bouin, los que se tiñeron con Tricrómico de Masson (Martoja & Martoja Pierson, 1970). Posteriormente se prepararon muestras por disección de algunos poros de la línea lateral cefálica, congelamiento y posterior deshidratación en liofilizador (Heto Drywinner). Por último,

las muestras fueron metalizadas con oro y observadas al microscopio electrónico de barrido (Philips SEM 515).

Variación Morfológica

Se trabajó en una primera etapa con 169 especímenes provenientes de los lagos Espejo, Moreno, Gutiérrez, Mascardi, Los Moscos, Fonck, Steffen, Martin, Rivadavia y laguna Coyte. Posteriormente se agregaron al análisis 49 ejemplares provenientes de los lagos Torres, Vilches, Pico 2 y La Pava.

Se midieron 24 variables morfométricas, usando un calibre digital según McDowall (1971). Las 24 medidas fueron: largo estándar (Lst), largo de la aleta caudal (LC), alto del pedúnculo caudal (APC), largo del pedúnculo caudal (LPC), largo pre-dorsal (LPRD), largo pre-anal (LPRA), largo de la base de la aleta dorsal (LBD), largo máximo de la aleta dorsal (LMD), largo de la base de la aleta anal (LBA), largo máximo de la aleta anal (LMA), largo pre-pélvico (LPRP), distancia pectoral-pélvica (LPCP), largo máximo de la aleta pectoral (LMPC), distancia pélvica-anal (LPA), largo máximo de la aleta pélvica (LMP), largo de la cabeza (LCAB), alto de la cabeza (ACAB), ancho de la cabeza (ANCAB), largo del hocico (LH), ancho inter-orbital (ANI), diámetro del ojo (DO), largo de la mandíbula superior (LMS), largo de la mandíbula inferior (LMI) y ancho de la boca (ANB) (Fig. 6). En una primera instancia se agregaron tres variables a las anteriormente mencionadas: distancia cabeza-pélvica (LCP), distancia pélvica-dorsal (LPD) y distancia dorsal-anal (LDA). Debido a la nula influencia de estas variables en el estudio, las mismas no fueron consideradas para los análisis que se realizaron posteriormente.

La diferencia de talla de los ejemplares de los distintos lagos fue analizada mediante una Prueba de Kruskal-Wallis (K-W). Debido al bajo número de ejemplares

capturados los peces de la cuenca del Río Manso fueron tratados como procedentes de un único lago.

Las medidas morfométricas fueron independizadas de la talla corporal mediante dos metodologías alternativas. En algunos casos se aplicó la relación presentada a continuación:

$$MA_i = \text{Log}(MO_i) - b [\text{Log}(Lst_i) - \text{media}(\text{Log}(Lst))]$$

donde MA_i y MO_i son la medida ajustada y original de la variable para el individuo i , Lst_i es el largo estándar del individuo i y b es la pendiente de la regresión del logaritmo de MO versus el logaritmo del Lst (Cussac *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998). La constancia de b en el rango de tallas fue verificada a través de gráficos doble logarítmicos MO versus Lst y MA versus Lst , siguiendo a Battini (1998) y Barriga *et al.* (2002). El ajuste fue hecho usando una pendiente (b) para cada lago y un largo estándar medio común a todos los lagos. En los casos en los cuales se advirtió la existencia de diferencias significativas entre sexos (Mann-Whitney) se utilizó una pendiente para cada sexo. Alternativamente, se utilizó la metodología propuesta por Kováč *et al.* (1999) y Simonović *et al.* (1999), que utiliza los residuos no estandarizados de una regresión lineal doble logarítmica de la variable morfométrica versus el largo estándar.

Para el análisis de los datos morfométricos se utilizaron alternativamente Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis Discriminante (AD), Correlación de Pearson, Correlación rho de Spearman, ANOVA ajustado para comparaciones múltiples por el método de Bonferroni y Prueba de Kruskal-Wallis (K-W). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con SPSS^(R) y Sigmatat^(R) (Norusis, 1986; Sokal & Rohlf, 1969; Zar, 1999).

Dieta de *Galaxias platei*

Se examinaron los contenidos estomacales de todos los individuos de *G. platei* capturados en los lagos Espejo, Gutiérrez, Moreno, Mascardi, Los Moscos, Fonck, Steffen, Martin, Torres, Vilches, Pico 2 y La Pava.

Para cada categoría de presa (i) se consideró su volumen relativo (V_i) en relación al volumen total de cada estómago. Con el fin de comparar las dietas entre lagos y para correlacionarlas con la morfometría sólo se utilizaron las dietas de verano. Se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales y se evaluaron las diferencias con una Prueba de Kruskal-Wallis (K-W).

Las dietas del resto de la comunidad de peces de cada lago se analizaron reuniendo las presas en grandes grupos taxonómicos. La incidencia de la piscivoría se analizó teniendo en cuenta el porcentaje de peces con presencia de peces en sus estómagos, correlacionando esta medida con las formas corporales de *G. platei*.



Resultados

Sitios de estudio y composición de especies

Se observó que existen diferencias apreciables tanto en las características generales (Tabla 1) como en la composición de la comunidad íctica de los ambientes estudiados (Tabla 2). En general, la ictiofauna de estos lagos está integrada por los peces nativos: *Percichthys trucha* (Percichthyidae), *Odontesthes hatcheri* (Atherinopsidae), *Diplomystes viedmensis* (Diplomystidae), *Galaxias maculatus*, *Galaxias platei* y *Aplochiton zebra* (Galaxiidae) y por los salmónidos introducidos *Oncorhynchus mykiss*, *Salvelinus fontinalis* y *Salmo trutta* (Salmonidae).

Percichthys trucha y *O. hatcheri* están ausentes en el lago Gutiérrez, en los lagos de la Cuenca del Río Manso y en la Cuenca del Río Pico. *Galaxias maculatus* está presente, en sentido norte-sur, hasta la cuenca del Río Manso inclusive. Mientras que *A. zebra* sólo se encuentra en los lagos Rivadavia y Puelo. *Diplomystes viedmensis* sólo se encontró en los lagos de la cuenca del Río Limay, mientras que ningún nativo, a excepción de *G. platei*, se encuentra en lago Belgrano, lagunas Del Mie y Coyte (Tabla 2).

El lago Rivadavia exhibe una gran abundancia de peces, la cual se debe en particular a la alta abundancia de *O. mykiss*, *P. trucha* y *O. hatcheri*. *Salvelinus fontinalis* y *S. trutta* son poco abundantes en este lago mientras que sus mayores capturas se registraron en los lagos Steffen y Fonck respectivamente. Los lagos pertenecientes a la cuenca del Río Pico son en general lagos pequeños, de poca profundidad, con litoral muy vegetado y en la mayoría de ellos se encuentra *O. mykiss*. La laguna Coyte es un cuerpo de agua somero ubicado en la estepa que en ciertas ocasiones se comunica al Río Senguer. En esta laguna, al igual que en el lago Belgrano y en la laguna Del Mie, *G. platei* es la única especie íctica (Tabla 2).

Tabla 2. Composición cuali-cuantitativa de las poblaciones de peces de cada lago. Los números indican captura por unidad de esfuerzo (numero de peces x (100 m² de red x 15 horas de pesca)⁻¹ o composición numérica porcentual de la captura. En todos los casos se trata de capturas de verano.

* Captura con redes de arrastre o trampas de fondo, # Especies introducidas.

Lagos	<i>S. trutta</i> #	<i>S. fontinalis</i> #	<i>O. mykiss</i> #	<i>G. maculatus</i>	<i>G. platei</i>	<i>A. zebra</i>	<i>D. viedmensis</i>	<i>O. hatcheri</i>	<i>P. trucha</i>
Espejo	0,66	2,83	2,98	*	3,38	-	0,09	0,37	5,77
Gutiérrez	0,97	2,23	7,39	*	0,39	-	0,39	-	-
Moreno	0,23	1,71	1,89	*	0,59	-	0,12	0,12	5,97
Mascardi	1,43	1,04	0,96	*	0,39	-	-	-	-
Los Moscos	0,74	0,74	1,27	*	0,31	-	-	-	-
Fonck	0,38	4,21	1,88	*	1,12	-	-	-	-
Steffen	15,07	0,73	2,93	*	0,54	-	-	-	-
Martín	7,32	1,77	5,05	*	*	-	-	-	-
Puelo	5,78	-	0,67	-	*	0,67	-	*	20,43
Rivadavia	0,09	2,09	11,17	-	1,50	*	-	6,41	10,20
Vilches	-	-	48%	-	52%*	-	-	-	-
Torres	-	-	87%	-	13%	-	-	-	-
Pico 2	-	-	95%	-	5%	-	-	-	-
La Pava	-	-	-	-	100%	-	-	-	-
Coyte	-	-	-	-	*	-	-	-	-
Belgrano	-	-	-	-	10,35	-	-	-	-
Del Mie	-	-	-	-	*	-	-	-	-

Estos dos últimos ambientes están expuestos a fuertes vientos y muy bajas temperaturas invernales. En el caso de la laguna Del Mie se observó que en agosto del 2001 poseía una capa superficial de hielo de unos 35 cm de espesor y una temperatura del agua de 0,2°C, en un invierno con una temperatura ambiental mínima media de -20 °C (Destacamento de Parques Nacionales, Perito F. P. Moreno).

Con anterioridad a esta tesis, *G. platei* sólo había sido citado en algunos lagos andino-patagónicos (Ringuelet, 1967; McDowall, 1971; Arratia *et al.*, 1983; Ortubay & Wegrzyn, 1991; Ortubay *et al.*, 1994). Esos registros y los que se presentan en este estudio demuestran que la especie es común en la mayoría de los cuerpos de agua Patagónicos. Así también *G. platei*, es frecuente en los ambientes cercanos a la Cordillera de los Andes en la subregión Austral (Tabla 3 y Fig. 7). Mediante el muestreo con redes por estratos de profundidad se pudo confirmar que *G. platei* está asociado al bentos principalmente por debajo de los 30 metros de profundidad en la mayor parte de los lagos profundos, con la excepción del lago Espejo donde se capturaron ejemplares a 10 metros de profundidad. Sólo en el lago Puelo y en el lago Rivadavia se obtuvieron capturas litorales. En los ambientes menos profundos, donde es la única especie íctica, su captura es altamente frecuente en el litoral. Estos resultados concuerdan con lo manifestado por Campos (1970) y McDowall (1971), respecto al hábito bentónico de los adultos de *G. platei*.

Tabla 3. Distribución geográfica de *G. platei*.

Provincia	Ambiente	Referencias
Neuquén	Laguna del Casco	Ortubay, 2002a
	Lago Ruca Choroí	Milano & Vigliano, 1997
	Lago Falkner	Milano & Vigliano, 1997
	Lago Traful	McDowall, 1971; Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Espejo Chico	Vigilano <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
	Lago Espejo	Milano & Vigliano, 1997; Milano <i>et al.</i> , 2002
	Lago Correntoso	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
Río Negro	Río Negro	Almirón <i>et al.</i> , 1997
	Lago Frías	McDowall, 1971
	Lago Nahuel Huapi	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Moreno	Milano <i>et al.</i> , 2002
	Laguna Ezquerra	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Gutiérrez	Milano & Vigliano, 1997
	Los Césares	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Mascardi	Milano & Vigliano, 1997
	Lago Los Moscos	Milano & Vigliano, 1997
	Lago Fonck	Milano & Vigliano, 1997
	Lago Steffen	Milano <i>et al.</i> , 2002
	Lago Martín	Milano <i>et al.</i> , 2002
Chubut	Lago Puelo	<i>datos propios</i>
	Lago Esperanza	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Cisne	Ortubay, 2001a
	Lago Cholila	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Río Carrileufú	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Lezama	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Laguna Escondida	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Rivadavia	Ortubay & Wegrzyn, 1991; Milano <i>et al.</i> , 2002
	Lago Futaleufquén	Ortubay & Wegrzyn, 1991; <i>datos propios</i>
	Lago Verde y Río Arrayanes	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Menéndez	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Amutui Quimei	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna Terraplén	Grossman, 1993/1994
	Laguna Caradogh Jones	Ortubay & Wegrzyn, 1991, Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Laguna de los Cisnes	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna Zeta	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Laguna Willamanco o Huilamanco	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Arroyo Esquel	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna Cronómetro	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Musters	Arratia <i>et al.</i> , 1983
	Lago Rosario	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Arroyo Nant y Fall	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna del Sapo	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Río Corcovado o Carrenleufú	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lagunas del Engaño	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Arroyo Genoa	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Lago Azul	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Embalse Florentino Ameghino	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Lago Baguillt	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Arroyo Montoso	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Arroyo La Madera	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Arroyo Lep	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
Laguna Williams	Ortubay & Wegrzyn, 1991	
Laguna del Junco	Ortubay & Wegrzyn, 1991	
Río Chubut	Ortubay & Wegrzyn, en prensa	
Río Tigre	Ortubay & Wegrzyn, en prensa	
Lago Vintter	Ortubay & Wegrzyn, 1991	
La Vilches	Férriz, <i>comunicación personal</i>	
Lago Torres	Férriz, <i>comunicación personal</i>	

	Lago Tres	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Cuatro	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Pico 2	Férriz, <i>comunicación personal</i>
	Lago Cinco	Ortubay & Wegrzyn, en prensa
	Lago La Pava	Ortubay & Wegrzyn, 1991; Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Constancio	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Río Pico	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Blanco	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna Esquel	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Arroyo Los Caños	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Río Grande	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Río Senguer	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Laguna Coyte	Milano & Vigliano, 1997
Santa Cruz	Río Salado	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Pueyrredón	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Lago Buenos Aires	McDowall, 1971; Oldani y Padín, 1986
	Río Chico	McDowall, 1971
	Lago Volcán	Ortubay, 2001b
	Río Belgrano	McDowall, 1971
	Lago Belgrano	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
	Laguna Del Mie	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
	Laguna Roble	Ortubay, 2001b
	Laguna del Pescado	Ortubay, 2001b
	Laguna La Oriental	Ortubay, 2001b
	Río Santa Cruz	Ortubay & Wegrzyn, 1991
	Lago Argentino	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
Tierra del Fuego	Yehuín	Ortubay <i>et al.</i> , 1994
	Río Grande	McDowall, 1971
	Lago Fagnano	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
	La Escondido	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
	Lago Margarita	Ruzzante <i>et al.</i> , <i>datos sin publicar</i>
Islas Malvinas		McDowall, 1971
Chile	Península de Pucatrihue	Azpelicueta <i>et al.</i> , 1996
	Lago Don Poli	Zama, 1986
	Lago Meullín	Soto <i>et al.</i> , 2001
	Lago Yulton	Soto <i>et al.</i> , 2001
	Río Maullín	McDowall, 1971; Campos, 1985
	Lago Llanquihue	McDowall, 1971
	Lago Ranco	Campos, 1986
	Río Petrohue	McDowall, 1971
	Lago Todos Los Santos	McDowall, 1971
	Río Bueno	Campos, 1985
	Río Valdivia	Campos, 1985
	Lago Riñihue	McDowall, 1971
	Lago Panguipulli	Campos, 1985
	Río Tolten	Campos, 1985
	Río Imperial	Campos, 1985
	Río Puñir	Torres <i>et al.</i> , 1988
	Río San Pedro	Torres <i>et al.</i> , 1988
	Lago Sarmiento	McDowall, 1971
	Laguna Azul	McDowall, 1971
	Río Tres Pasos	McDowall, 1971
	Laguna Figueroa	McDowall, 1971
	Laguna Sofia	McDowall, 1971
	Río Pescado	McDowall, 1971
	Lago Roca	Soto <i>et al.</i> , 2001

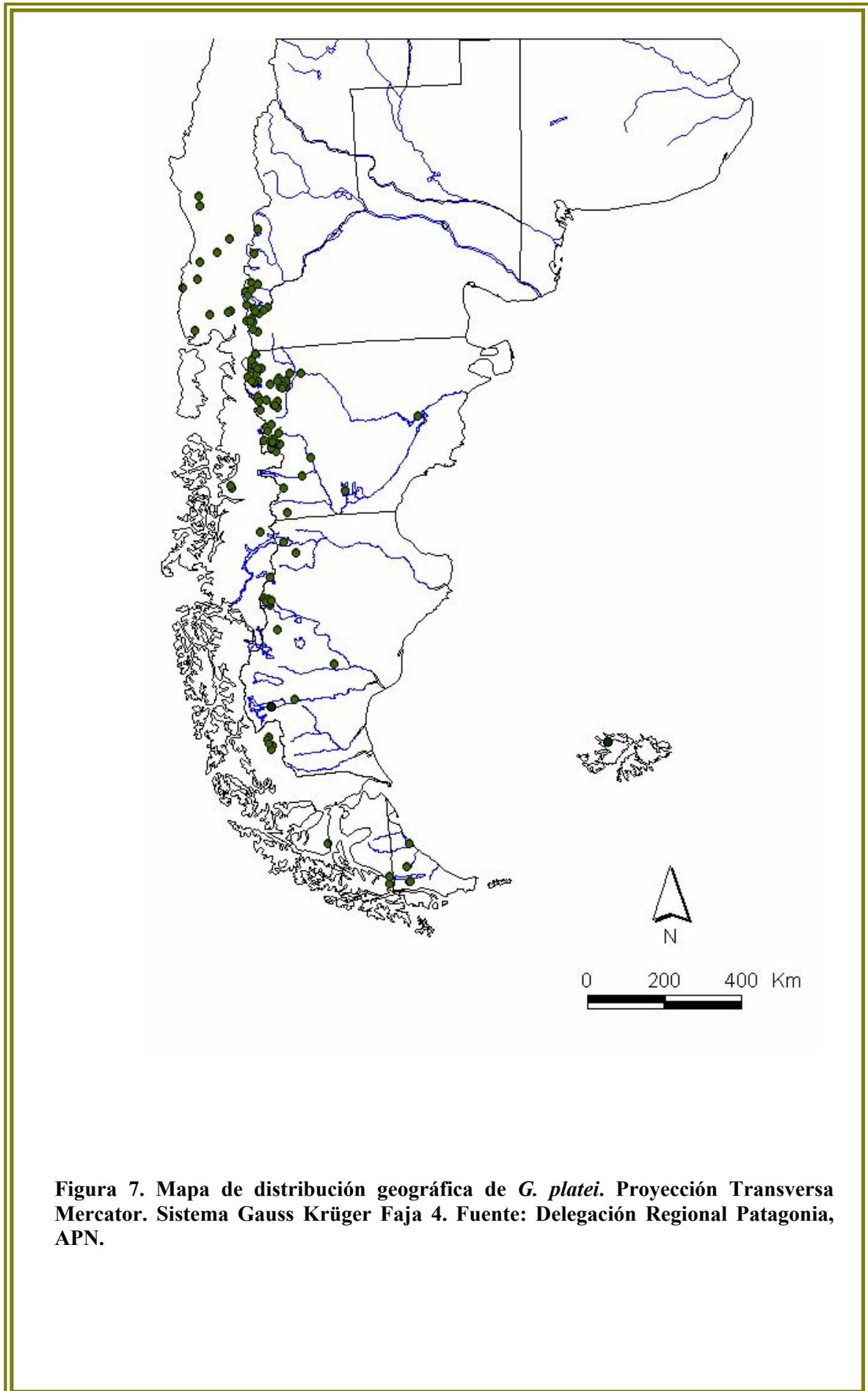


Figura 7. Mapa de distribución geográfica de *G. platei*. Proyección Transversa Mercator. Sistema Gauss Krüger Faja 4. Fuente: Delegación Regional Patagonia, APN.

Reproducción

La biología reproductiva de *G. platei* fue analizada en los lagos Moreno y Rivadavia. Se capturaron 80 ejemplares en el lago Moreno, 45 hembras (61-285 mm), 27 machos (61-265 mm) y 8 ejemplares indeterminados. El largo estándar en general de los especímenes fue entre 31 y 285 mm. En el lago Rivadavia se capturaron 67 ejemplares, 29 hembras (116-278 mm), 35 machos (60-285 mm) y 3 ejemplares indeterminados, los cuales presentaron entre 10 y 285 mm de largo estándar.

Descripción del ovario

Los órganos sexuales femeninos de *G. platei* son estructuras pares de forma sacular semejante a las de la mayoría de los teleósteos (Nagahama, 1983; Cussac & Maggese, 1986; Cussac & Ortubay, 2002). Se hallan en posición dorsal al tubo digestivo y puede ocupar gran parte de la cavidad abdominal. Las lamelas ováricas están abiertas a la cavidad abdominal (Fig. 8a) como en los salmónidos. Al microscopio óptico se observa que el folículo oocitario posee con una capa de células tecaes, una capa de células granulosa y una envoltura vitelina en contacto con el oocito.

Oogénesis

Sobre la base de la observación microscópica se pudieron determinar cuatro estadios oocitarios:

Estadio I: Los oocitos (diámetro 37-150 μm) poseen un núcleo central relativamente grande y esférico, con numerosos nucleolos periféricos. El citoplasma es fuertemente basófilo. Dos capas delgadas, una de células foliculares y otra de células tecaes, rodean al oocito constituyendo las capa granulosa y teca del folículo (Fig. 8b).

Estadio II: La envoltura nuclear se aprecia plegada. El citoplasma posee un aspecto espumoso otorgado por las vesículas cromóforas. Los oocitos poseen diámetros que varían entre 113 y 223 μm (Fig. 8c). La capa granulosa está formada por una sola

hilera celular, con células cúbicas bien evidentes. Por fuera de ésta, una capa de células planas forma la teca.

Estadio III: En el citoplasma comienzan a ingresar pequeños gránulos Naranja G+ que coalescen ocupando todo el citoplasma. Las vesículas cromóforas son desplazadas hacia la periferia (Fig. 8d). Aparece la envoltura vitelina, que acompaña en grosor al incremento de tamaño del oocito. Las células de la capa granulosa se hacen columnares mientras que las tecaes permanecen sin cambios. Los oocitos poseen diámetros que varían entre 208-449 μm (Fig. 8e).

Estadio IV: Los gránulos de vitelo forman una masa homogénea ocupando casi todo el citoplasma del oocito. Las vesículas corticales se localizan en la periferia. El núcleo migra a la periferia del oocito. Los oocitos poseen diámetros que varían entre 1031 y 1419 μm .

La observación histológica a lo largo del ciclo ovárico anual sugiere una única moda de oocitos. Esta situación define a *G. platei* como un desovante sincrónico (Nagahama, 1983). No se observaron diferencias significativas entre los lagos Moreno y Rivadavia para los diámetros de los oocitos en el estadio I (M-W; $n = 89$; $P > 0,59$), el estadio II (ANOVA; $n = 100$; $P > 0,16$) y el estadio IV (M-W; $n = 133$; $P > 0,36$), pero se registraron diferencias significativas entre los oocitos del estadio III (ANOVA; $n = 92$; $P < 0,001$) (Fig. 9).

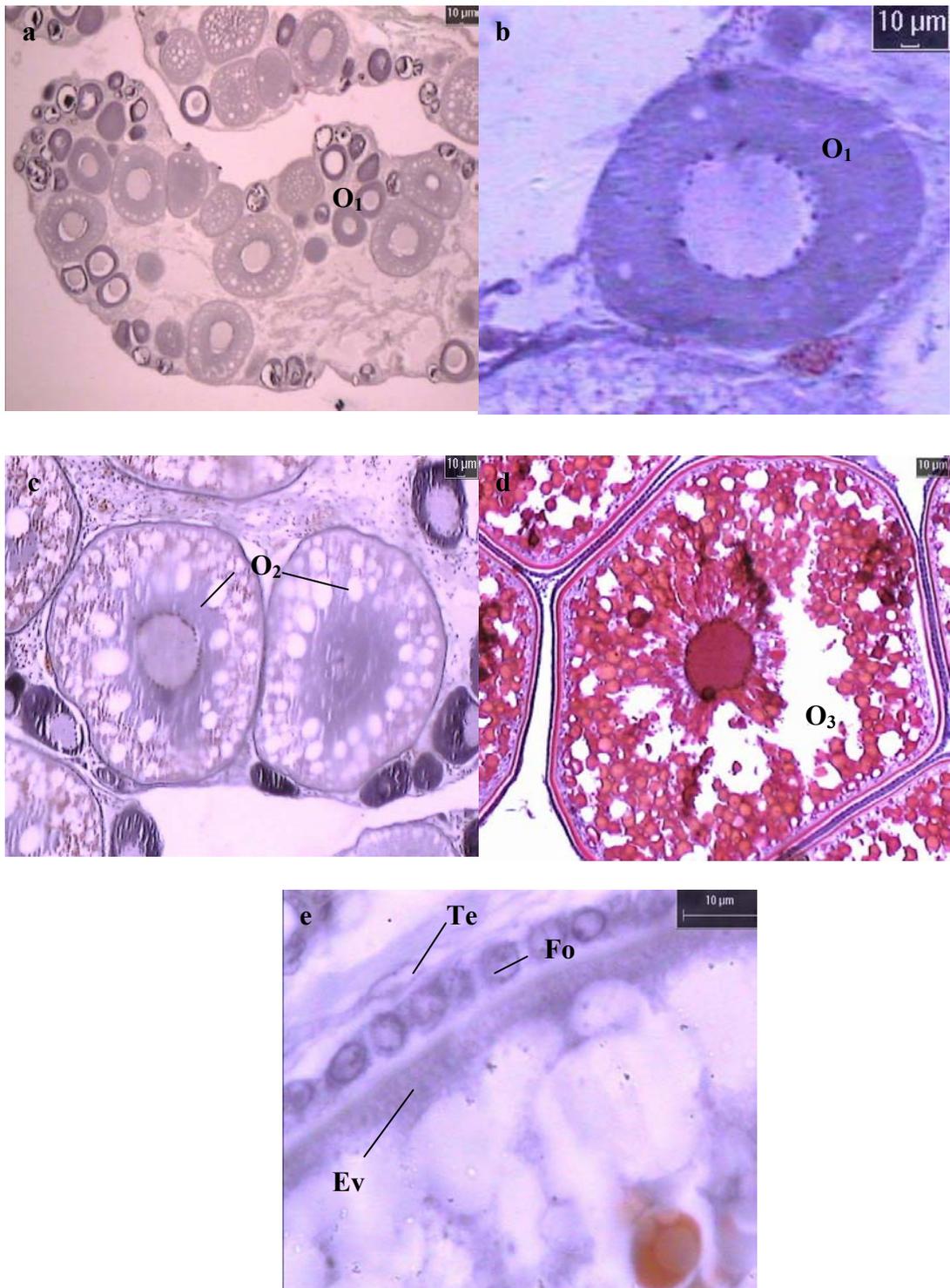


Figura 8. Estadios oocitarios de *G. platei*. a) Aspecto general de la lamela ovárica; b) estadio I (O₁), c) estadio II (O₂), d) estadio III (O₃) y e) detalle del folículo (Te: células tecaes; Fo: células foliculares; Ev: envoltura vitelina).

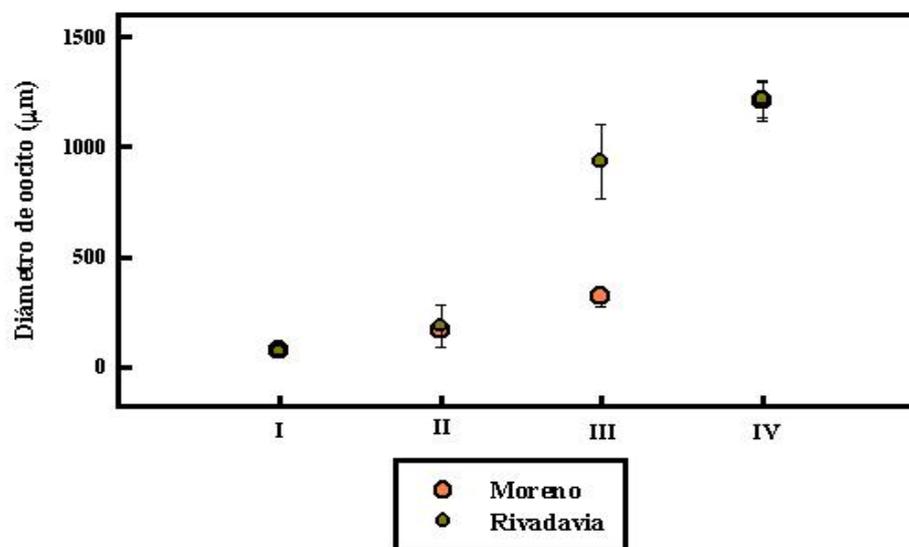


Figura 9. Distribución de los diámetros de los oocitos de *G. platei*.

Ciclo gonadal

Sobre la base del aspecto macroscópico y de la información que aporta la descripción oocitaria se han definido tres categorías de estado gonadal de *G. platei*.

Prepuesta: Los ovarios son cilíndricos levemente aplanados y amarillentos. A simple vista se pueden divisar los oocitos, frecuentemente en estadio III. El mayor evento es la vitelogénesis y es aquí donde los oocitos adquieren su mayor tamaño. Los ovarios pasan de amarillo tenue a amarillo fuerte y se hacen más voluminosos hasta ocupar gran parte de la cavidad abdominal. Los testículos son órganos tubulares y aplanados de color blanco. También presentan un cambio en el volumen hasta ocupar gran parte de la cavidad abdominal.

Puesta: Los ovarios presentan una gran abundancia de oocitos en estadio IV, los mismos se liberan a la cavidad abdominal. Los testículos se presentan fluyentes.

Postpuesta: Las gónadas presentan un color rojizo. Los ovarios poseen mayor frecuencia de oocitos en estadio I y en menor frecuencia oocitos en estadio II. Ovarios y testículos son de pequeño tamaño.

Época de desove en el lago Moreno

El análisis de los IGS del lago Moreno muestra que ambos sexos poseen un mayor tamaño gonadal relativo entre los meses de marzo y junio y un mínimo tamaño entre agosto y noviembre (Fig. 10). Los mayores valores de IGS se encuentran en las hembras en el mes de abril y en los machos en el mes de marzo.

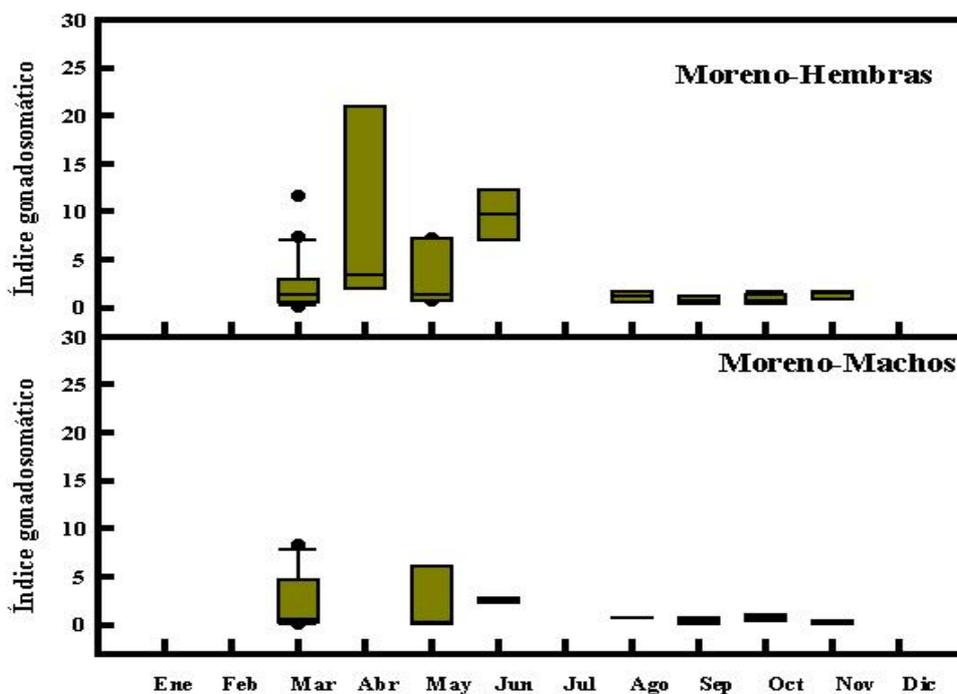


Figura 10. Índice gonadosomático por sexos para ejemplares del lago Moreno. Se indican mediana, cuartiles y extremos.

La distribución de los pesos gonadales, a lo largo del año, revela el mismo patrón (Fig. 11), mostrando para las hembras mayores valores en el mes de junio y en el

mes de abril. Es decir que en este último mes los valores de IGS son grandes porque se trata de individuos de bajo peso corporal con gónadas grandes.

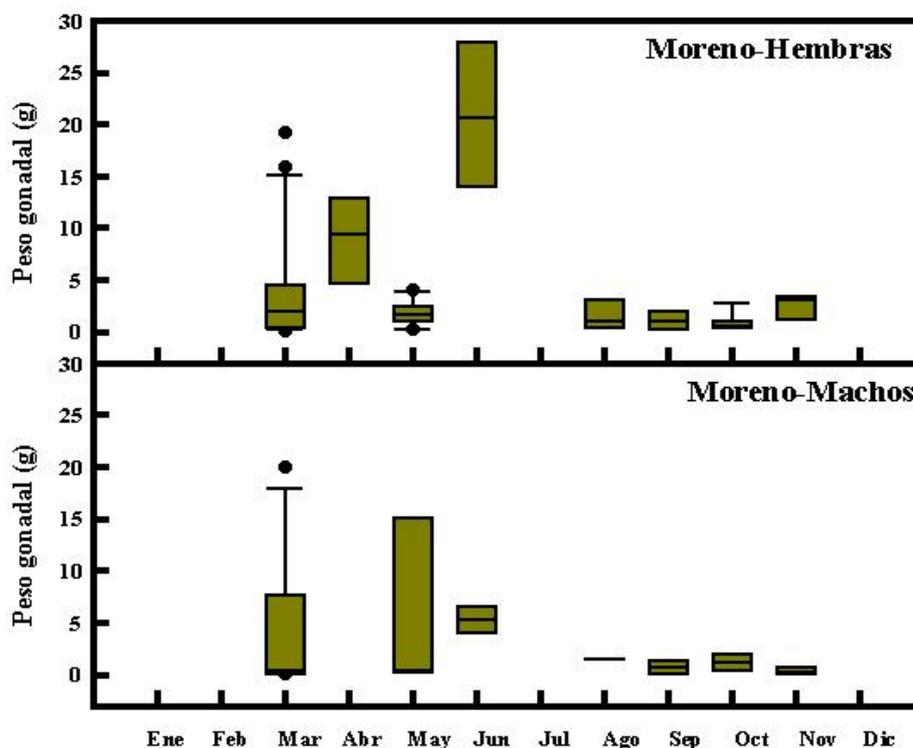


Figura 11. Peso gonadal de *G. platei* por sexos, en el lago Moreno. Se indican mediana, cuartiles y extremos.

Complementariamente, el análisis de estados gonadales (Fig. 12) muestra un alto porcentaje de hembras y machos en prepuesta en el mes de marzo aunque, en el caso de los machos hay un porcentaje de individuos en puesta. En abril, donde sólo se capturaron hembras, se hallaron porcentajes similares de cada estado gonadal. En mayo, la totalidad de los machos se encontraban fluyentes mientras que el 50% de las hembras se observaban en postpuesta. El resto de la captura se repartió entre individuos en prepuesta y puesta. Por último, en el mes de junio la totalidad de las hembras fueron desovantes mientras que el 66,6% de los machos eran postevacuados. En el resto de los meses del año ambos sexos se registraron en postpuesta.

La información reunida en este estudio establece el período otoño-invierno como época reproductiva en el lago Moreno.

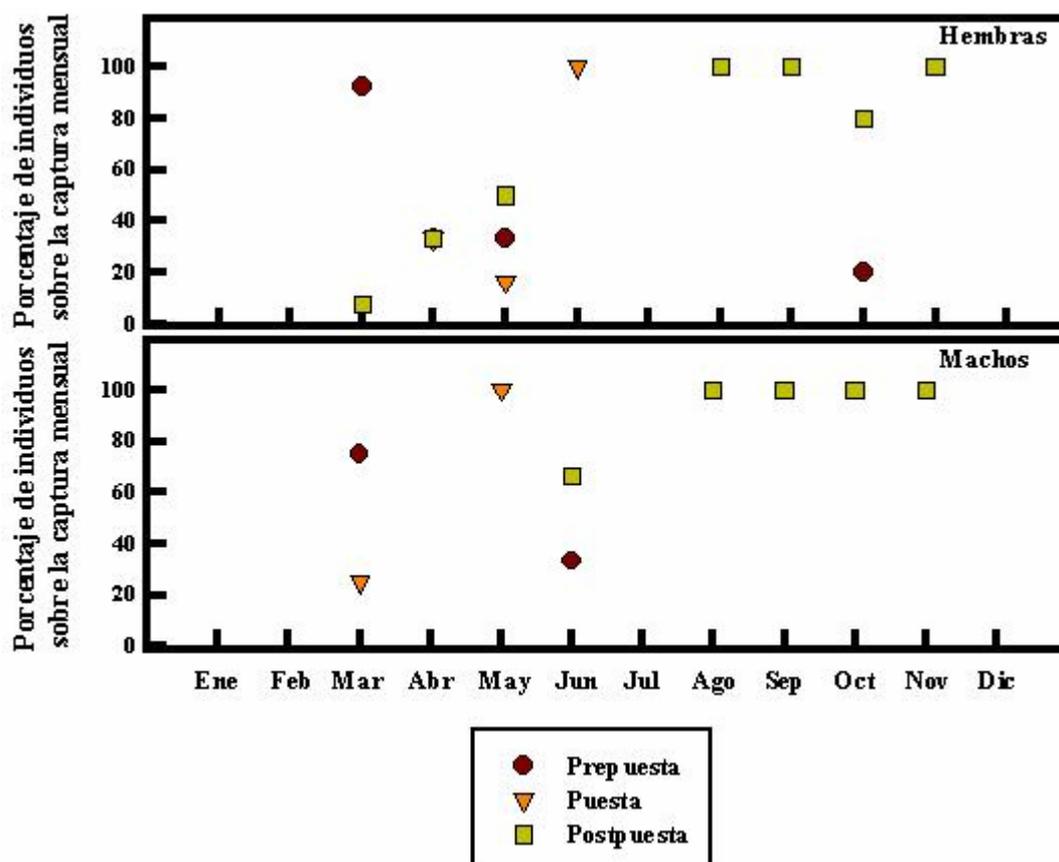


Figura 12. Porcentaje mensual de los tres estados gonadales por sexos en el lago Moreno

Época de desove en el lago Rivadavia

En el caso del lago Rivadavia la situación parece ser diferente. Para ambos sexos se observan los mayores IGS en el mes de septiembre (Fig. 13), aunque en las tres fechas en que se tomaron las muestras hay altos IGS y pesos gonadales (Fig. 14). El análisis de los porcentajes de individuos en estado de prepuesta, puesta y postpuesta (Fig. 15) muestra que en el mes de febrero el 100% de los ejemplares de ambos sexos se encontraban en prepuesta. En el mes de mayo las hembras permanecen en prepuesta mientras que los machos se encuentran fluyentes. En el mes de septiembre las hembras

se distribuyen en 43% prepuesta, 29% puesta y 29% postpuesta. Entre los machos el 50% estuvo fluyente, el 44% postevacuado y el 7% se encontró en prepuesta.

Los datos obtenidos son de difícil interpretación dado el pequeño número de individuos capturados y debido a la baja periodicidad de muestreo. Sin embargo los resultados sugieren dos períodos de desove anuales, en otoño y en primavera o, eventualmente, un período extendido desde el fin del otoño hasta principio de la primavera. Como evidencia se puede sumar el dato de presencia de larvas premetamórficas (Barriga, *comunicación personal*) en el mes de septiembre y la ausencia de las mismas en febrero y mayo.

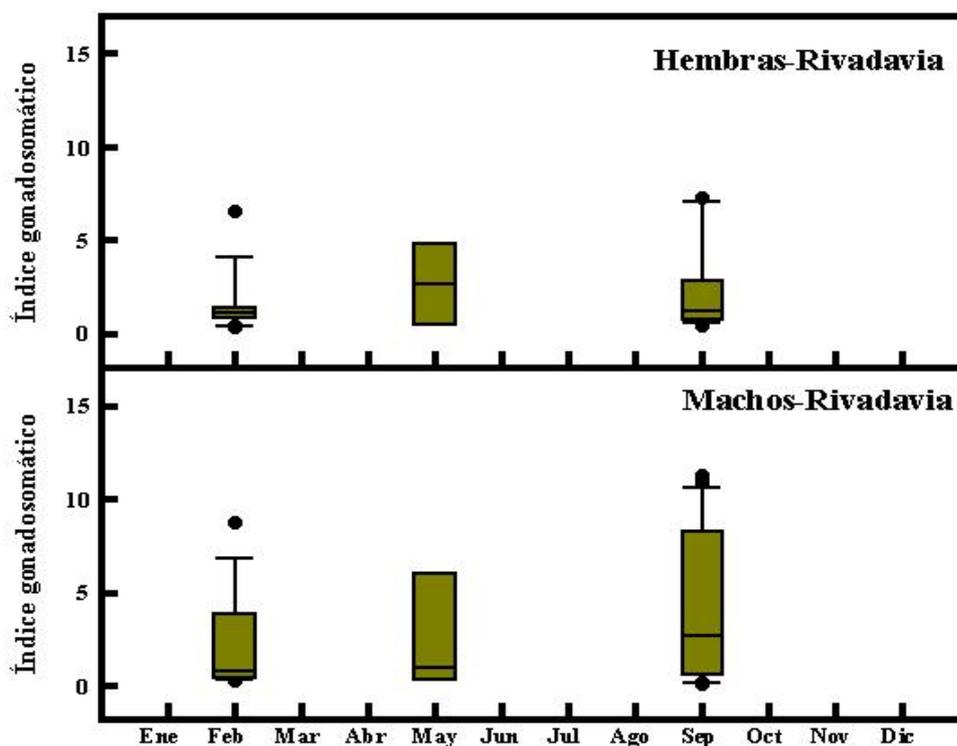


Figura 13. Índice gonadosomático *G. platei* por sexos en el lago Rivadavia. Se indican mediana, cuartiles y extremos

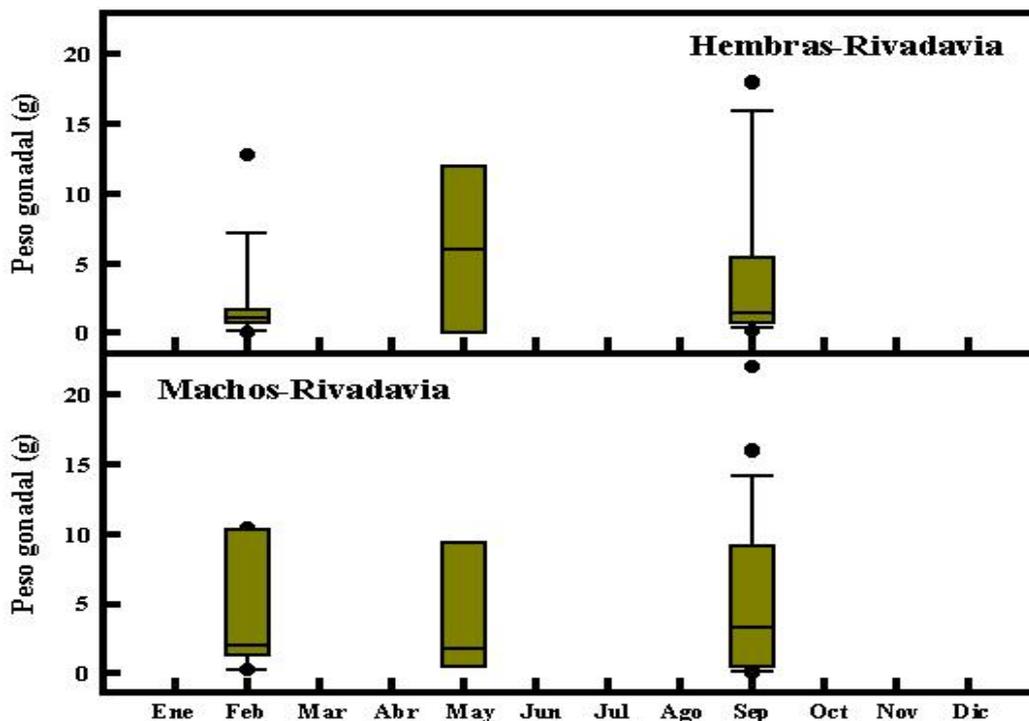


Figura 14. Peso gonadal de *G. platei*, por sexos en el lago Rivadavia. Se indican mediana, cuartiles y extremos.

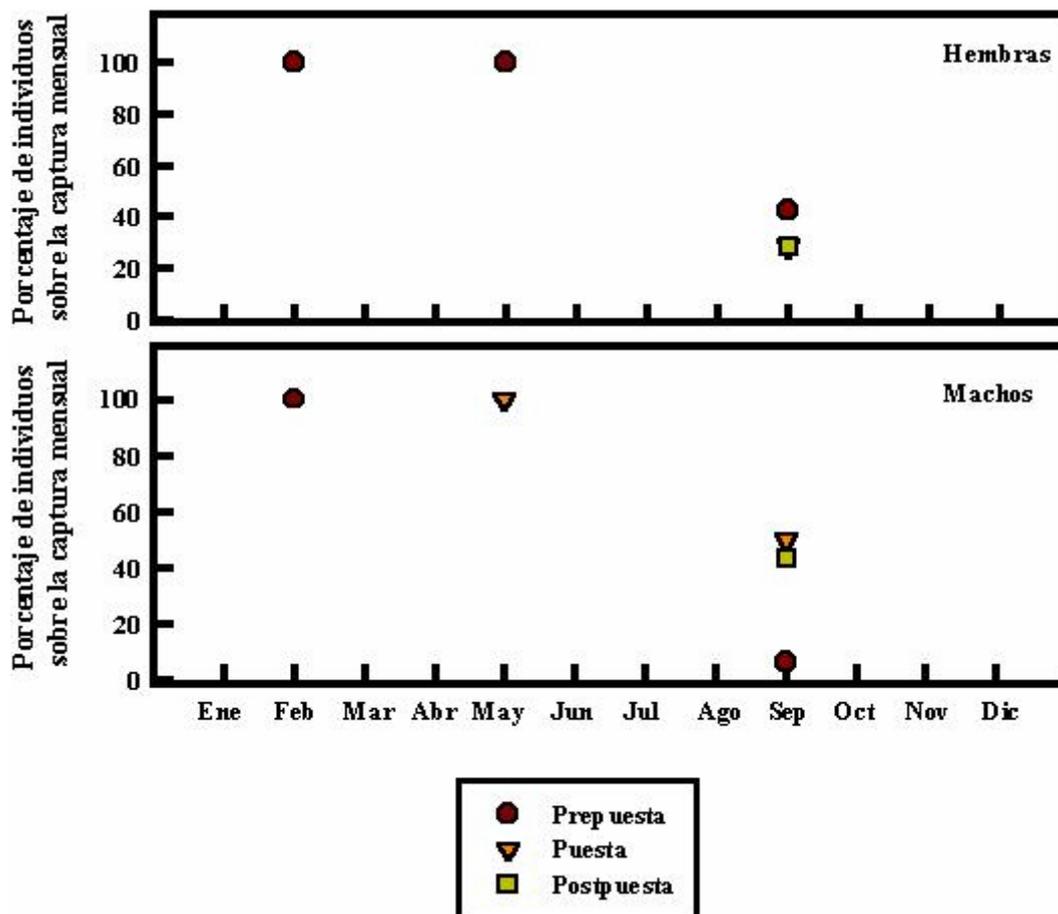


Figura 15. Porcentaje de los tres estados gonadales por sexos, en el lago Rivadavia

Crecimiento

Distribución de frecuencias de tallas

Las poblaciones de *G. platei* mostraron distribuciones de tallas normales tanto para el lago Moreno ($n = 50$; $P > 0,054$) como para el lago Rivadavia ($n = 44$; $P > 0,788$). No hay diferencias significativas (K-S; $P > 0,907$) entre las distribuciones de tallas de los ejemplares de ambos lagos.

Se establecieron 6 clases de edad, IV a IX años, para los individuos de *G. platei* del lago Moreno mientras que se determinaron 5 clases de edad, III a VII años, para los individuos del lago Rivadavia. Aun cuando no se rechazó la normalidad, y por lo tanto la unimodalidad de la distribución, estas clases de edad se visualizan parcialmente en la frecuencia de tallas. En el lago Moreno la distribución de las tallas parece mostrar tres modas de largo estándar: 133, 178 y 245 mm. (Fig. 16). La distribución de tallas del lago Rivadavia sugiere también tres modas de largo estándar: 118, 193 y 268 mm. (Fig. 17).

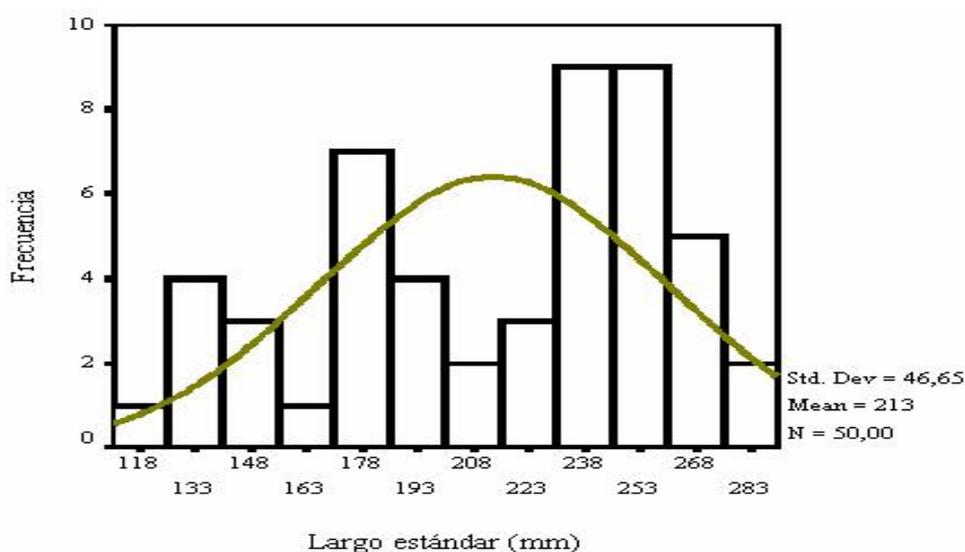


Figura 16. Distribución de frecuencia de tallas para *G. platei* del lago Moreno.

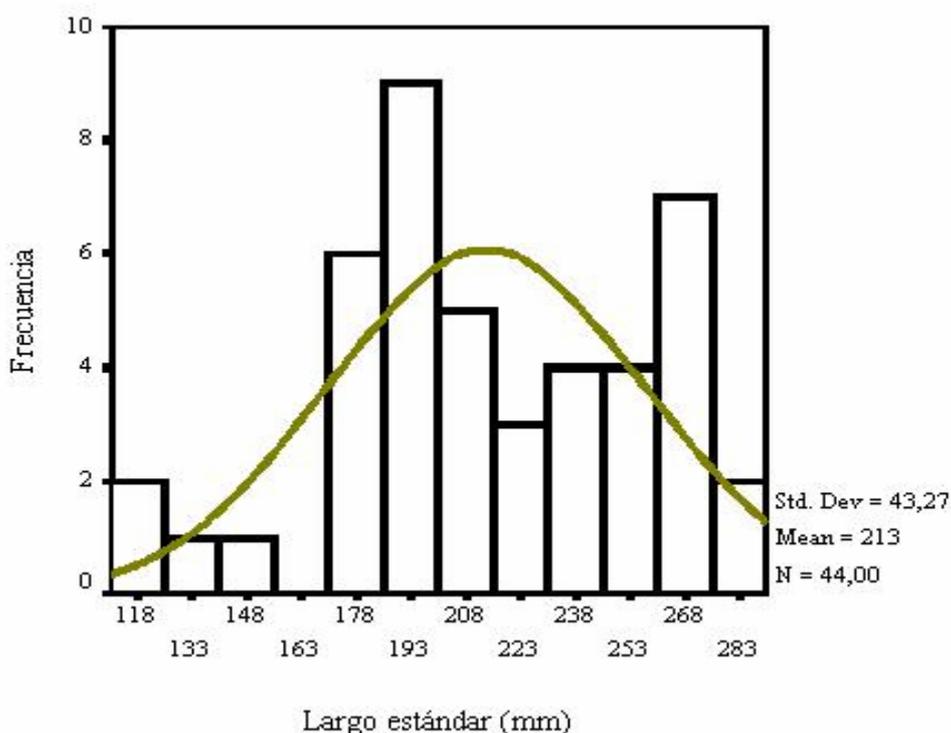


Figura 17. Distribución de frecuencia de tallas para *G. platei* del lago Rivadavia.

Relación Peso-Largo

Se calcularon las relaciones peso-largo para cada sexo de *G. platei* dentro de cada lago. No se hallaron diferencias significativas entre las relaciones peso-largo de las hembras y los machos en ninguno de los dos lagos. La relación peso-largo de los ejemplares del lago Moreno es: $\log Pt = -4,47 + 2,82 \log Lst$ ($r^2=0,94$; $P < 0,001$) (Fig. 18) mientras que para el lago Rivadavia es: $\log Pt = -5,90 + 3,44 \log Lst$ ($r^2 = 0,97$; $P < 0,001$) (Fig. 19). No se observaron diferencias significativas (t ; $P > 0,05$) entre ambas pendientes. Sin embargo, en el caso del lago Rivadavia, el intervalo de confianza del 95 % para la pendiente alcanza a superar el valor de 3 ($3,26 < b < 3,63$), señalando una alometría positiva entre el peso y el largo de *G. platei*. En el caso del lago Moreno no se evidencia alometría en los parámetros mencionados ($2,62 < b < 3,02$).

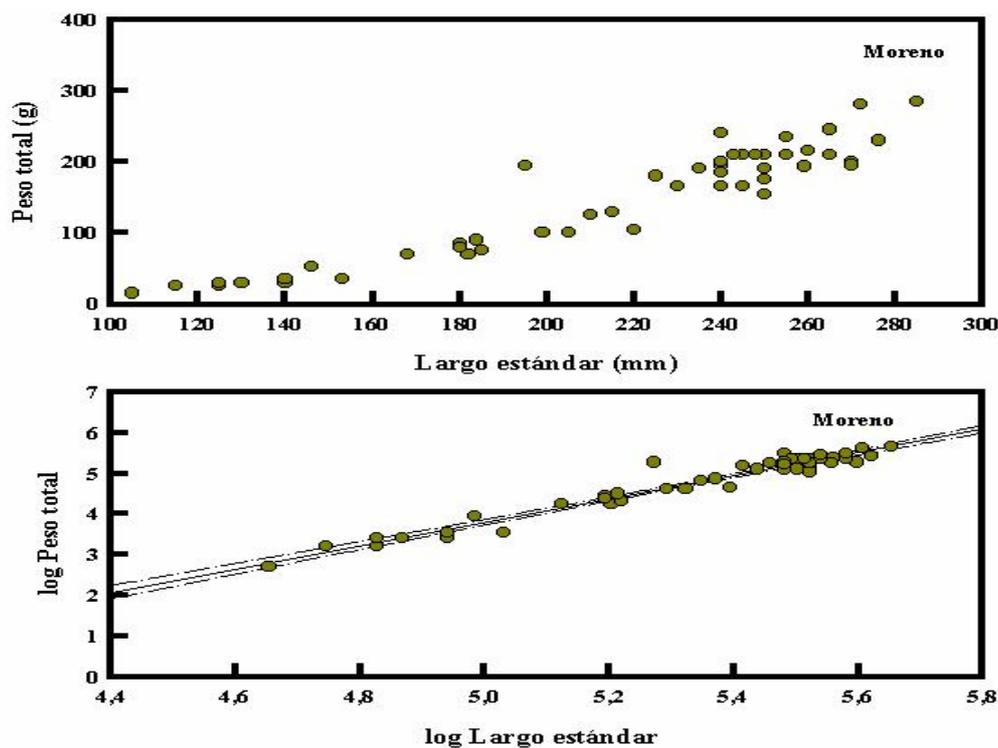


Figura 18. Relación Peso total-Largo estándar para *G. platei* del lago Moreno (panel superior). En el panel inferior se indica la relación doble logarítmica y la banda de confianza del 95 %.

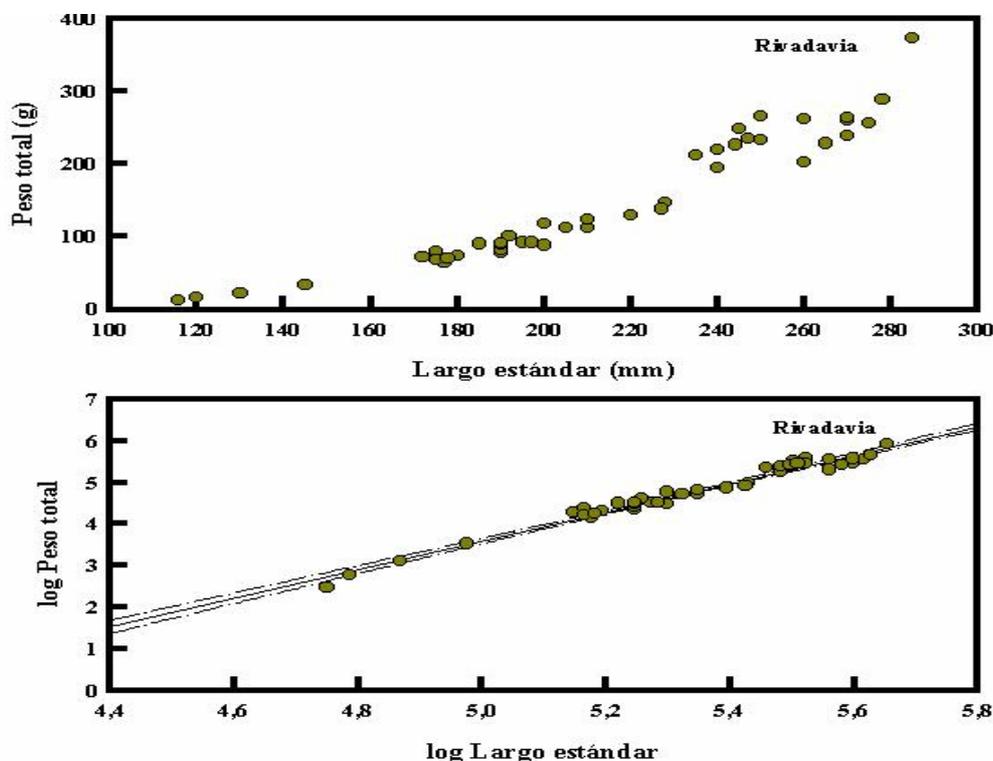


Figura 19. Relación Peso total-Largo estándar para *G. platei* en el lago Rivadavia (panel superior). En el panel inferior se indica la relación doble logarítmica y la banda de confianza del 95 %.

Crecimiento de *Galaxias platei* en el lago Moreno

Se pudo establecer una relación lineal significativa ($r^2=0,51$; $P < 0,001$) entre el largo estándar y el radio total del otolito ($Lst = 92,82 + 84,56 Rt$; Fig. 20), por medio de la cual se pudieron calcular las tallas de los primeros grupos de edades de *G. platei*. La regresión doble logarítmica ($\log Rt = -1,81 + 0,84 \log Lst$; $r^2 = 0,50$; $P < 0,05$) no descartó la isometría ($0,6 < b < 1,1$).

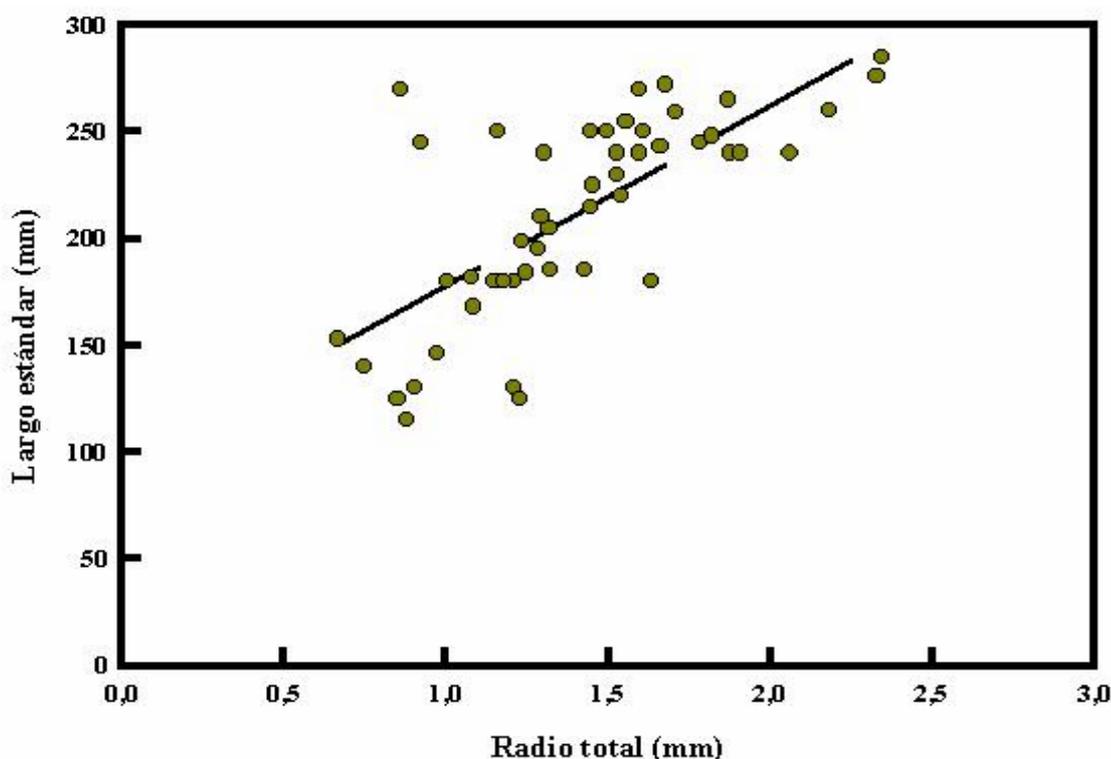


Figura 20. Relación Largo estándar- Radio total del otolito en el lago Moreno. Se indica la relación lineal.

Se encontraron diferencias significativas entre las tallas retrocalculadas y las tallas de captura para las edades **V** (M-W; $P < 0,021$), **VI** (ANOVA; $P < 0,003$), **VII** (M-W; $P < 0,001$) y **VIII** (M-W; $P < 0,001$), pero no para la edad **IV** (M-W; $P > 0,133$) y la edad **IX** (M-W; $P = 0,05$). A partir de la edad **VI**, las talla capturadas siempre fueron mayores que las retrocalculadas. En consecuencia, solamente se pudo ajustar el modelo de von Bertalanffy a los datos de captura (Tabla 4).

Tabla 4. Parámetros e intervalos de confianza del modelo de von Bertalanffy para el largo estándar (mm) de captura versus la edad en años de *G. platei* en el lago Moreno.

Modelo	Parámetros	Estimación	Intervalos de confianza ($P= 0,05$)	
von Bertalanffy (datos de captura; N=50)	L_{∞}	600,88	-772,44	1974,21
	k	0,73	-0,18	0,33
	t_0	0,5	-3,26	4,26
	r^2	0,77	-	-

Sobre la base del modelo ajustado se extrapolaron las tallas medias para cada clase de edad (Tabla 5).

Tabla 5. Largo estándar medio (mm, datos observados) y datos extrapolados a partir del modelo de von Bertalanffy para cada clase de edad en el lago Moreno.

	Datos observados	Modelo de von Bertalanffy
IV	132	135,37
V	168	168,11
VI	207	198,55
VII	225	226,85
VIII	256	253,16
IX	276	277,62

Crecimiento de Galaxias platei en el lago Rivadavia

El largo estándar y el radio total de los otolitos mostraron una relación lineal significativa ($r^2 = 0,74$; $P < 0,001$) en el lago Rivadavia ($Lst = 35,42 + 119,202 Rt$; Fig. 21) que permitieron calcular las tallas correspondientes a los grupos de edades faltantes. Se encontraron diferencias significativas entre las tallas retrocalculadas y las tallas de captura para las edades **V** (ANOVA; $P < 0,001$), **VI** (M-W; $P < 0,001$) y **VII** (ANOVA; $P < 0,001$), aunque no se hallaron diferencias significativas para el grupo de edad **III** (M-W; $P > 0,133$) y **IV** (M-W; $P > 0,052$). Para todos los casos las tallas medias observadas son mayores que las retrocalculadas. En consecuencia, solamente se pudo ajustar el modelo de von Bertalanffy fueron a los datos de captura (Tabla 6). El sesgo que se observa en las tallas retrocalculadas posiblemente se deba a que el crecimiento del

otolito es más lento que el crecimiento de la talla de los ejemplares, mostrando una alometría negativa ($\log Rt = -1,74 + 0,82 \log Lst$; $r^2 = 0,73$; $P < 0,05$; $0,7 < b < 0,9$).

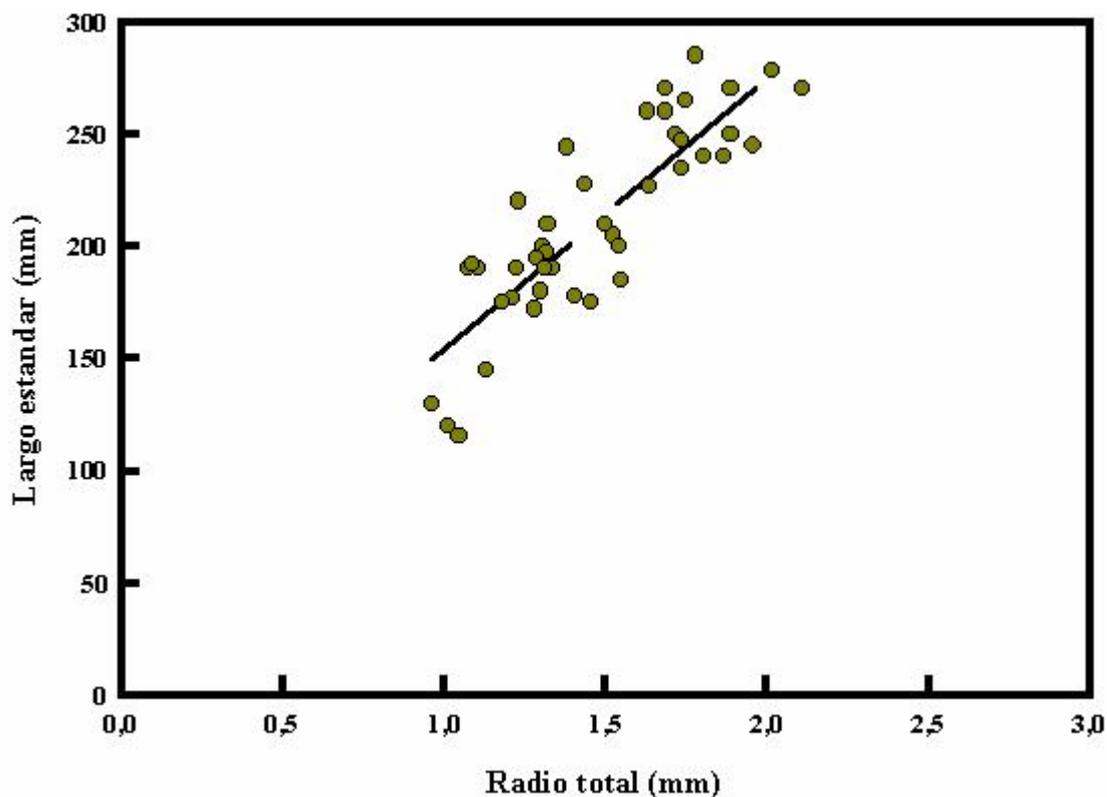


Figura 21. Relación Largo estándar-Radio total del otolito en *G. platei* del lago Rivadavia. Se indica la relación lineal.

Tabla 6. Parámetros e intervalos de confianza del modelo de von Bertalanffy para el largo estándar (mm) de captura *versus* la edad en años de *G. platei* en el lago Rivadavia.

Modelo	Parámetros	Estimación	Intervalos de confianza ($P = 0,05$)	
von Bertalanffy (datos de captura; N = 44)	L_{∞}	984,23	-4390,52	6358,98
	k	0,486	-0,27	0,36
	t_0	0,045	-3,00	3,97
	r^2	0,73	-	-

Con los parámetros obtenidos se calcularon las tallas medias de cada grupo de edad (Tabla 7).

Tabla 7. Largo estándar medio (mm, datos observados) y datos extrapolados a partir del modelo de von Bertalanffy para cada clase de edad en el lago Rivadavia.

	Datos observados	Modelo de von Bertalanffy
III	116	105,99
IV	144	144,91
V	186	182,11
VI	215	217,65
VII	254	251,62

Comparación del crecimiento entre lagos

Aun cuando los modelos de Von Bertalanffy ajustados por lago superponen ampliamente en lo que hace a los intervalos de confianza (95%) de las tasas de crecimiento (K), puede observarse que las pendientes de las regresiones lineales entre el largo estándar y la edad difieren significativamente (t ; $P < 0,05$; Fig. 22) entre el lago Moreno ($Lst = 25,15 + 28,56 \text{ edad}$; $r^2 = 0,77$; $P < 0,001$) y en el lago Rivadavia ($Lst = 4,56 + 35,40 \text{ edad}$; $r^2 = 0,76$; $P < 0,001$).

También se observó una relación lineal significativa entre los radios totales de los otolitos y la edad para los ejemplares de *G. platei* del lago Moreno ($Rt = 0,094 + 0,202 \text{ edad}$; $r^2 = 0,53$; $P < 0,001$) y del lago Rivadavia ($Rt = 0,27 + 0,259 \text{ edad}$; $r^2 = 0,53$; $P < 0,001$), obteniéndose diferencias significativas entre las pendientes de ambas regresiones (t ; $P < 0,05$) (Fig. 23).

La distancia entre el kernel y la marca anual también ajustó significativamente con la edad en el lago Moreno ($R_i = 0,022 + 0,1421 \text{ edad}$; $r^2 = 0,74$; $P < 0,001$) y en el lago Rivadavia ($R_i = -0,0066 + 0,1674 \text{ edad}$; $r^2 = 0,74$; $P < 0,001$; Fig. 24). Se registraron diferencias significativas entre las pendientes de estas dos relaciones (t ; $P < 0,05$). En todos los casos las pendientes de las relaciones analizadas fueron mayor en el lago Rivadavia.

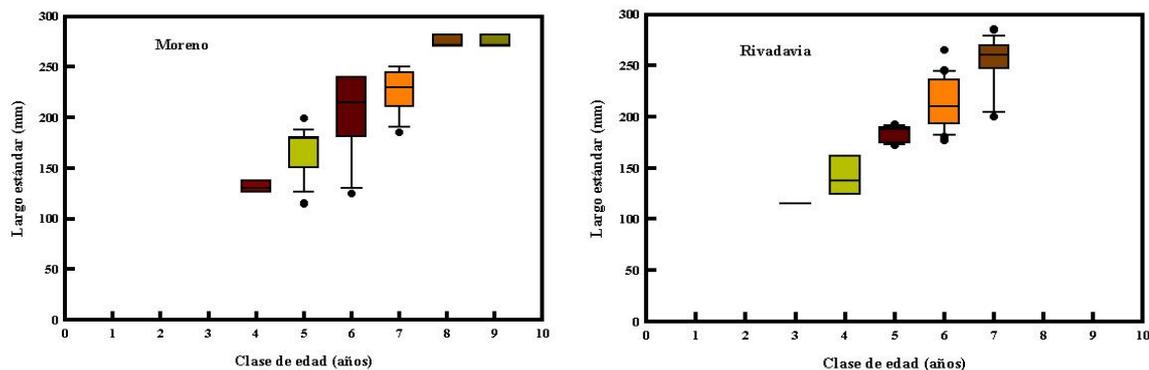


Figura 22. Relación largo estándar-edad de *G. platei* en los lagos Moreno y Rivadavia. Se indican mediana, cuartiles y extremos

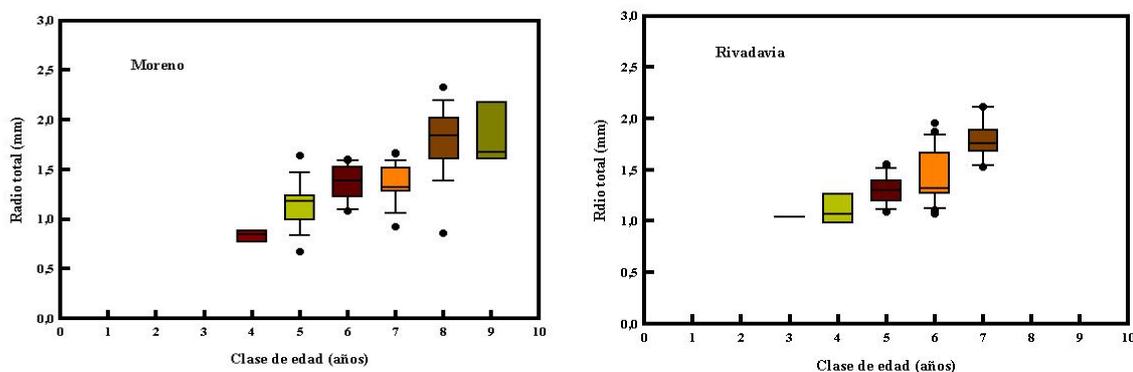


Figura 23. Relación radio total del otolito-edad en *G. platei* en los lagos Moreno y Rivadavia. Se indican mediana, cuartiles y extremos

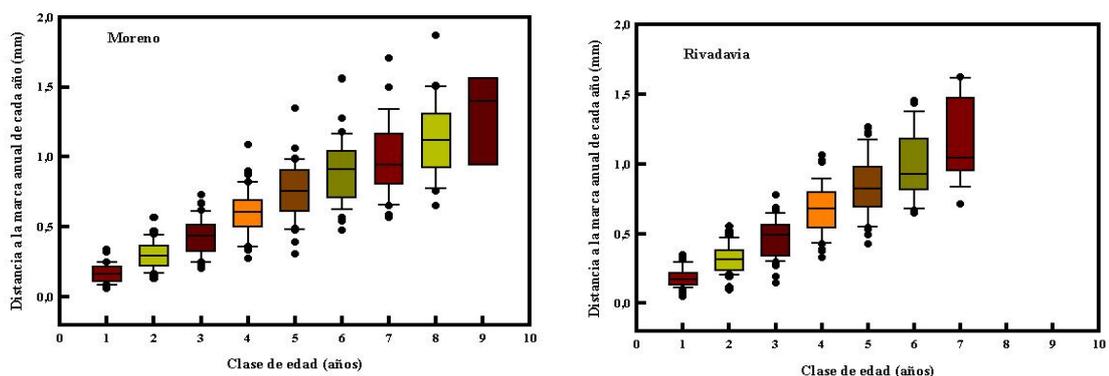


Figura 24. Relación de la distancia desde el kernel a la marca anual-edad de *G. platei* en los lagos Moreno y Rivadavia. Se indican mediana, cuartiles y extremos.

Talla y edad a la primera madurez

La hembra más pequeña con oocitos en vitelogenesis de *G. platei* en el lago Moreno tuvo un largo estándar de 115 mm, al igual que en el lago Rivadavia (Fig. 25). Estas tallas corresponden a una edad entre III y IV años, para ambos lagos

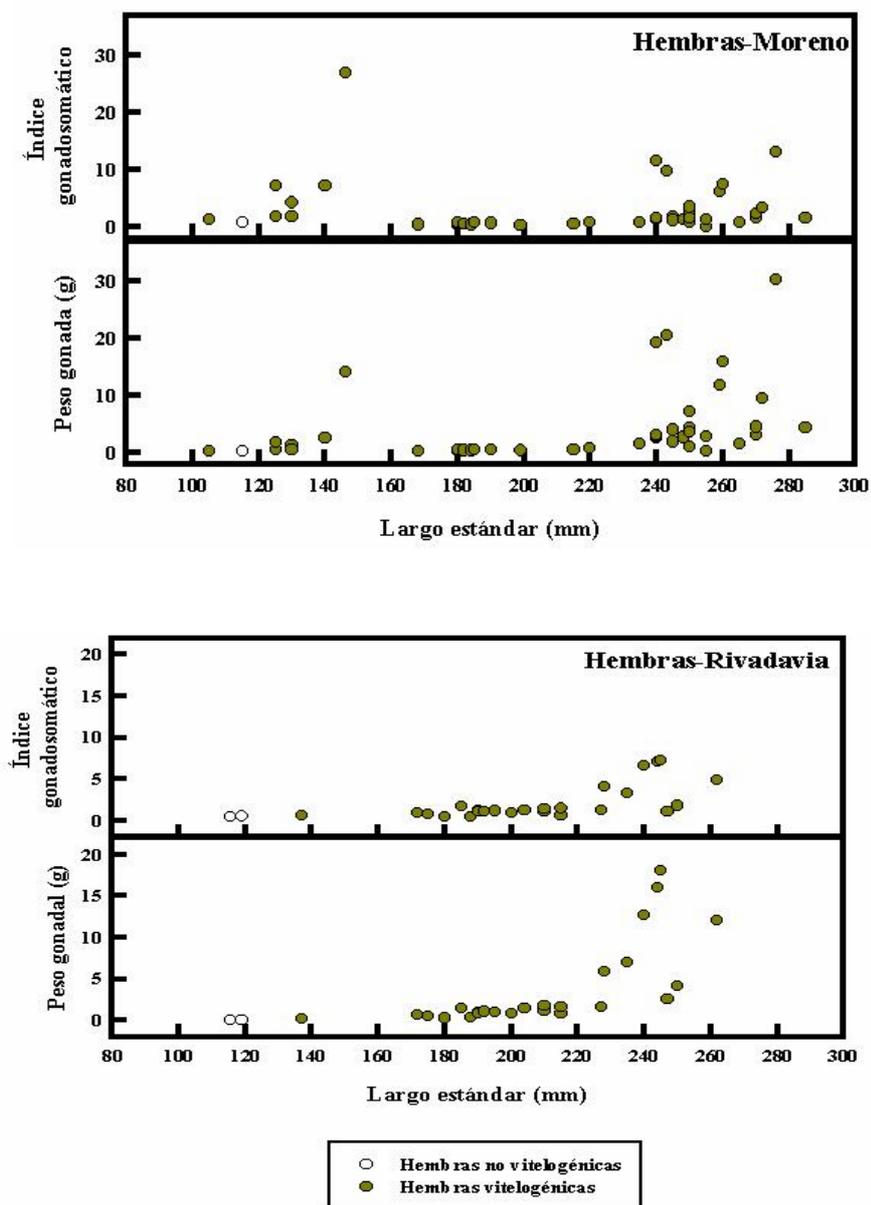


Figura 25. Índices gonadosomáticos y pesos gonadales vs. largo estándar para las hembras de *G. platei*.

Adaptaciones a la vida bentónica

Tolerancia a las altas y bajas temperaturas

La existencia de fenómenos de aclimatación solo pudo ser probada para los ejemplares de Lago Puelo. Las regresiones lineales entre las temperaturas máximas ($n=11$; $r^2=0,006$; $P>0,81$) y mínimas ($n=10$; $r^2=0,002$; $P>0,91$) de pérdida de equilibrio y las temperaturas máximas de muerte ($n=11$; $r^2=0,01$; $P>0,77$) con las temperaturas de aclimatación no permitieron rechazar la hipótesis de no dependencia. Así, pese al estrecho rango de temperaturas de aclimatación (13,4-17 °C, Fig. 26) y al reducido número de ejemplares, se mantuvo el supuesto de una casi nula capacidad de aclimatación para *G. platei*.

Los ejemplares del Lago Puelo mostraron pérdida de equilibrio a una temperatura media máxima de $29,6 \pm 0,8$ °C (media \pm desvío estándar) y murieron a $30,0 \pm 0,8$ °C. Los ejemplares del lago Belgrano, 5 grados más al sur y 590 m más alto y con temperaturas de aclimatación de 8,4 a 11°C, perdieron su equilibrio a $25,8 \pm 1,7$ °C y murieron a $27,1 \pm 0,8$ °C (Fig. 26 y 27). Se detectaron diferencias significativas entre ambos lagos en las temperaturas máximas de pérdida de equilibrio (M-W; $P<0,009$). Las temperaturas de muerte también difirieron significativamente entre ambos ambientes (M-W; $P<0,01$).

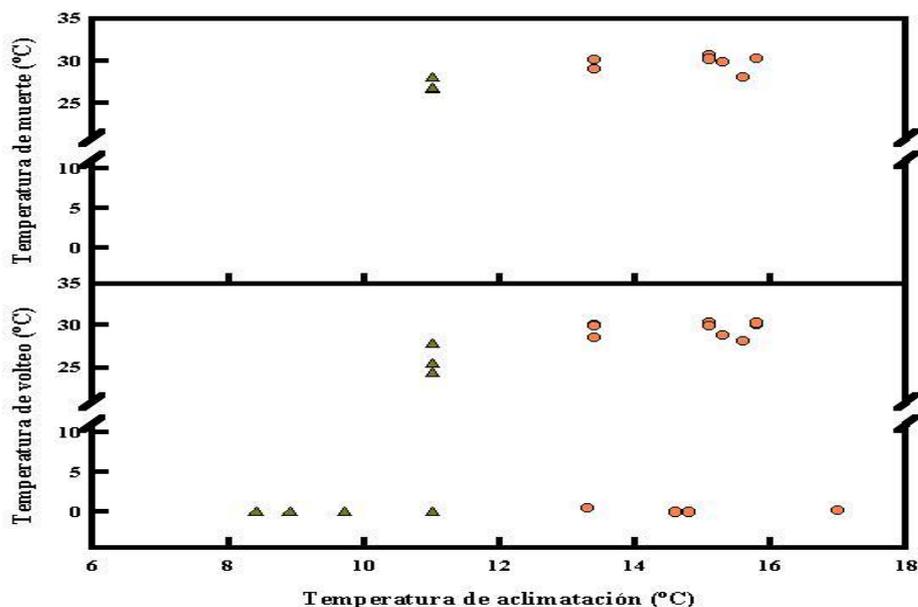


Figura 26. Temperaturas de pérdida de equilibrio y de muerte en relación con la temperatura de aclimatación para *G. platei*

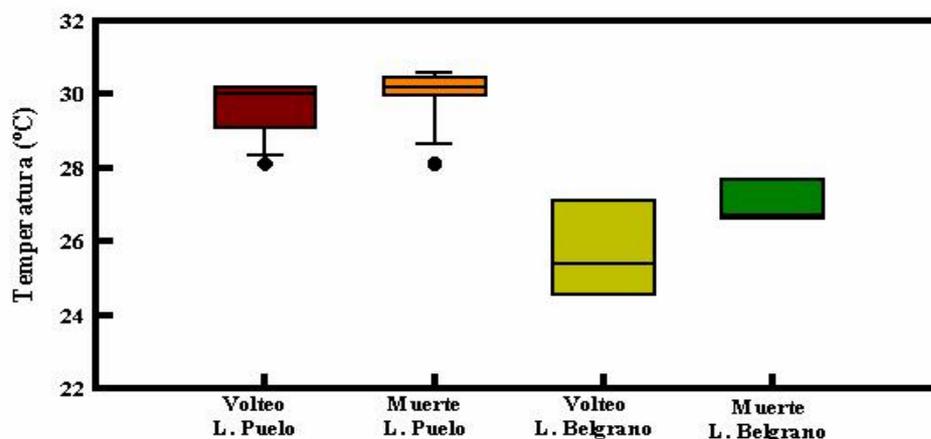


Figura 27. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas máximas, de pérdida de equilibrio y letales, de *G. platei* en dos ambientes Patagónicos

La temperatura mínima de pérdida de equilibrio en los ejemplares del lago Puelo fue $0,1 \pm 0,17$ °C mientras que los ejemplares del lago Belgrano perdieron su equilibrio a los $0,0$ °C (Fig. 28). No se detectaron diferencias significativas entre lagos para las temperaturas mínimas de pérdida de equilibrio (M-W; $P > 0,15$).

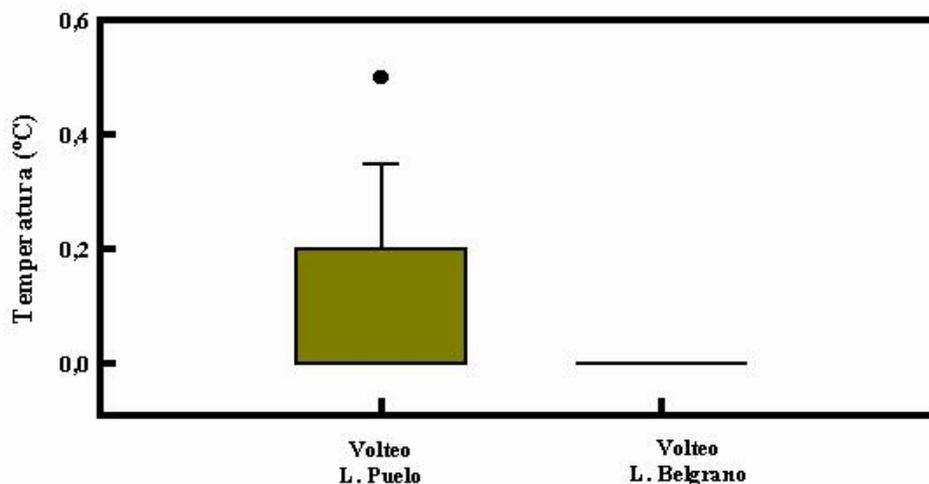


Figura 28. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas mínimas, de pérdida de equilibrio y letales de *G. platei* en dos ambientes Patagónicos.

La determinación de la temperatura mínima letal en esta especie excede las posibilidades de la técnica de mínimo térmico crítico (Becker & Genoway, 1979). En condiciones experimentales se observó que cuando el agua de los acuarios comenzaba a congelarse el ejemplar permanecía con pérdida de equilibrio. En dos casos en que el hielo alcanzó al ejemplar quedando el mismo incluido dentro del bloque de hielo formado. En uno de los casos al descongelar al ejemplar con agua corriente, éste comenzó a nadar desorganizadamente y al cabo de 30 minutos murió.

Se pudo observar que los ejemplares del lago Puelo pierden rápidamente el equilibrio a 0,0 °C mientras que los ejemplares del lago Belgrano permanecen cierto tiempo a esa temperatura antes de mostrar esta disfunción (Fig. 29).

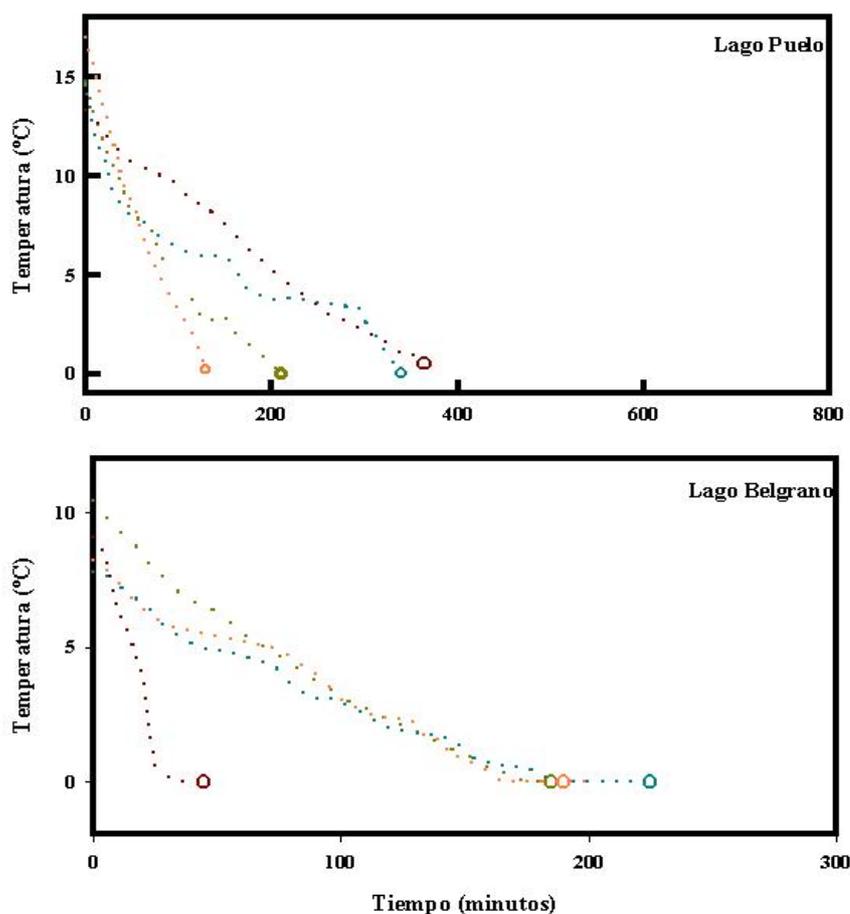


Figura 29. Curva de enfriamiento (temperatura del agua *versus* tiempo) para *G. platei* provenientes de los lagos Puelo y Belgrano. Las líneas representan un individuo y los círculos indican pérdida de equilibrio

El valor de la osmolaridad sanguínea (antes de la coagulación y sin heparina) en un ejemplar del lago Belgrano fue $311 \text{ mosmol} \times \text{kg}^{-1}$. En otro ejemplar se midió después del tratamiento a bajas temperaturas el valor de $279 \text{ mosmol} \times \text{kg}^{-1}$ mientras que después del tratamiento de altas temperaturas se registraron $345 \text{ mosmol} \times \text{kg}^{-1}$. Estas osmolaridades indican temperaturas de congelamiento para la sangre de $-0,56$, $-0,51$ y $-0,64$ respectivamente.

Oxígeno mínimo crítico y tasa metabólica

El nivel de oxígeno a la pérdida de equilibrio en los ejemplares de *G. platei* del lago Gutiérrez fue $0,4 \pm 0,2 \text{ mg O}_2 \times \text{l}^{-1}$. En el caso de los ejemplares del lago Puelo, el

nivel mínimo de oxígeno a la pérdida de equilibrio fue $0,6 \pm 0,2$ mg O₂ x l⁻¹, seguido inmediatamente por la muerte del ejemplar a los $0,5 \pm 0,2$ mg O₂ x l⁻¹ (Fig. 30).

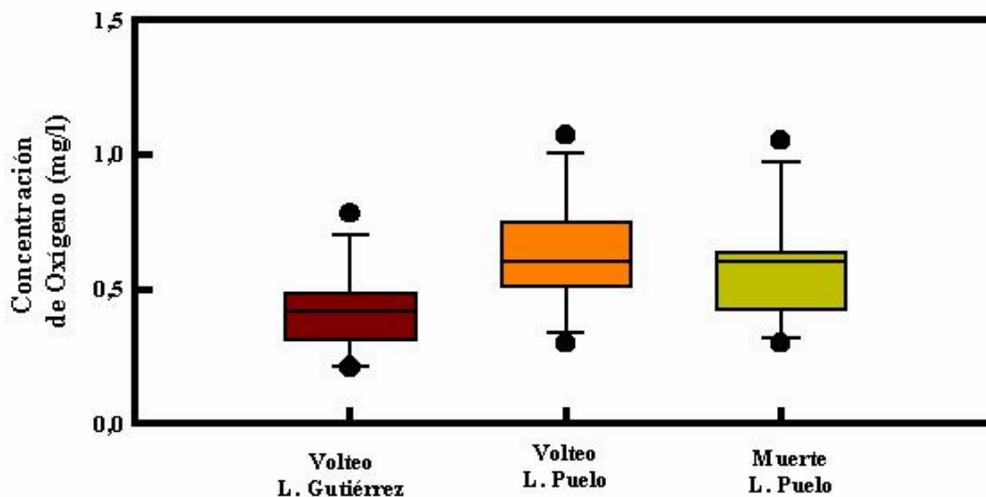


Figura 30. Medianas, cuartiles y extremos para los niveles mínimos de oxígeno, con pérdida de equilibrio y letales, de *G. platei* en dos ambientes Patagónicos.

La tasa metabólica para cada uno de los 8 ejemplares del lago Puelo fluctuó entre $0,06$ y $0,35$ mg O₂ x g⁻¹ x h⁻¹ en relación con el rango de temperaturas experimentales (13-21 °C) y, sorprendentemente (Hill, 1980), con las concentraciones de oxígeno (Fig. 31) mostrando fuertes capacidades conformadoras (Randall *et al.*, 1997).

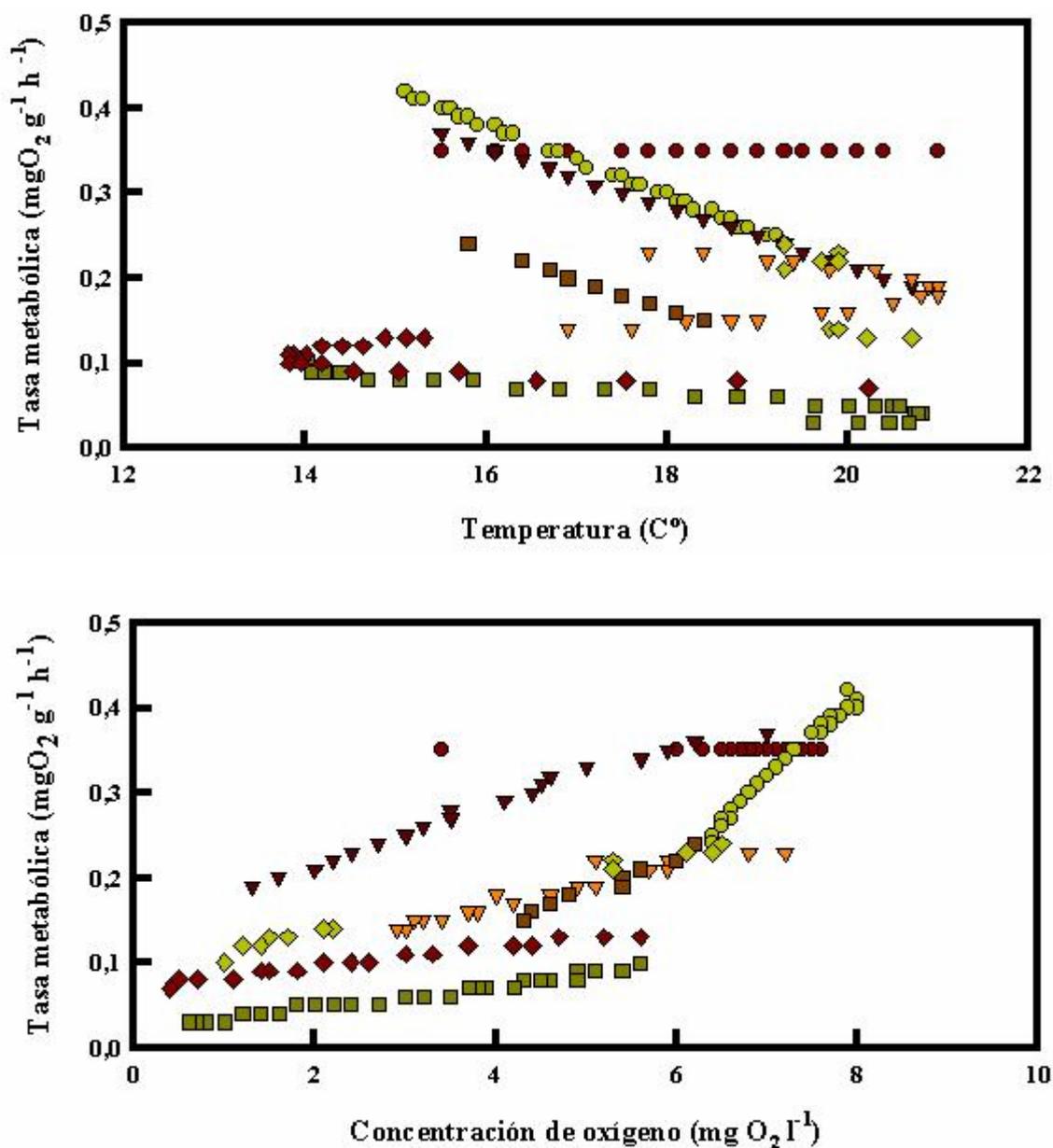


Figura 31. Tasa metabólica en función de a: temperatura experimental y de b: concentración de oxígeno, para *G. platei* en el Lago Puelo. Los diferentes símbolos señalan los registros obtenidos para distintos individuos (n= 8).

Epitelio branquial de Galaxias platei

Se observaron diferencias significativas entre los altos del epitelio branquial de los ejemplares de *G. platei* del lago Moreno, la laguna Del Mie y los de *G. maculatus* del lago Moreno (K-W; n = 140; $P < 0,001$). Los epitelios branquiales de *G. platei* en el lago Moreno son más altos que los de los ejemplares de la laguna Del Mie (Dunn's;

$P < 0,05$) y estos últimos más altos que los de *G. maculatus* del lago Moreno (Dunn's; $P < 0,05$) (Fig. 32).

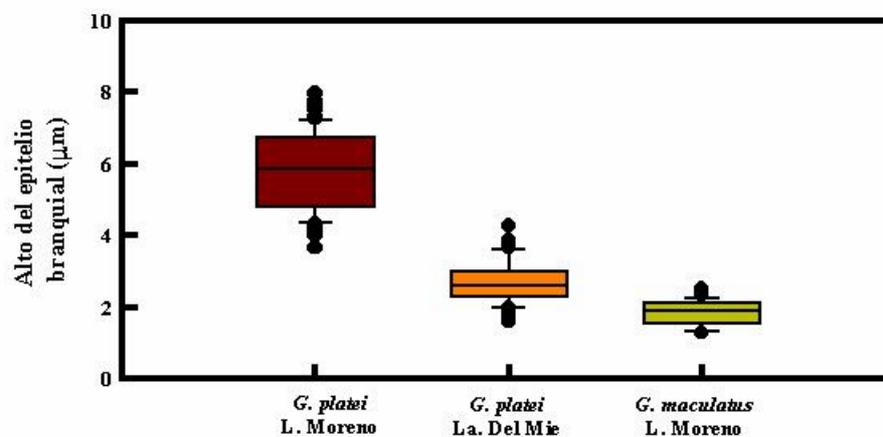


Figura 32. Medianas, cuartiles y extremos para el alto del epitelio branquial de *G. platei* en el lago Moreno y laguna Del Mie y el alto epitelial de *G. maculatus* en el lago Moreno.

En cuanto al número de células mucosas, existen diferencias significativas entre los ejemplares de *G. platei* del lago Moreno y de la laguna Del Mie, siendo mayor el número de células mucosas en los individuos de la laguna Del Mie (M-W; $n = 120$; $P < 0,001$; Fig. 33).

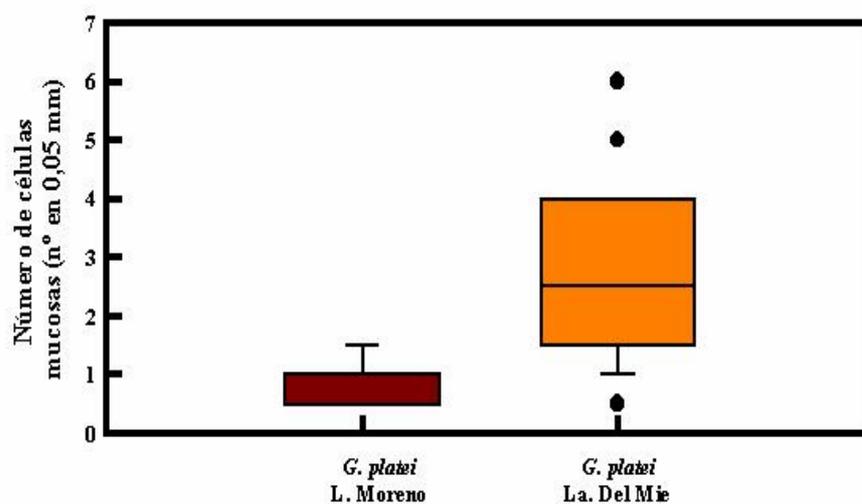


Figura 33. Medianas, cuartiles y extremos para el número de células mucosas en la laminilla branquial de *G. platei* en el lago Moreno y laguna Del Mie.

Descripción de la línea lateral cefálica de *Galaxias platei*

Galaxias platei posee un sistema laterosensorial cefálico muy desarrollado. Consiste en un conducto de origen epidérmico que recorre los lados de la cabeza, tapizado por células mecanoreceptoras (neuromastos, Randall *et al.*, 1997) que se abre al exterior por 17 poros muy evidentes (Fig. 34a). Se puede dividir a la línea lateral cefálica en una rama supraorbital (poros: 12, 13, 14, 15, 16 y 17) que va desde la narina por encima del ojo hasta unirse detrás del mismo con una rama hiomandibular (poros: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 9) que recorre dorso-ventralmente el opérculo. Ésta a su vez divide su recorrido en una rama supramandibular (poros: 10 y 11) por encima del labio superior y una rama inframandibular (poros: 7 y 8) por debajo del labio inferior. La rama supramandibular se conecta a través del poro 11 con el poro 12 de la rama supraorbital (Fig. 34b).

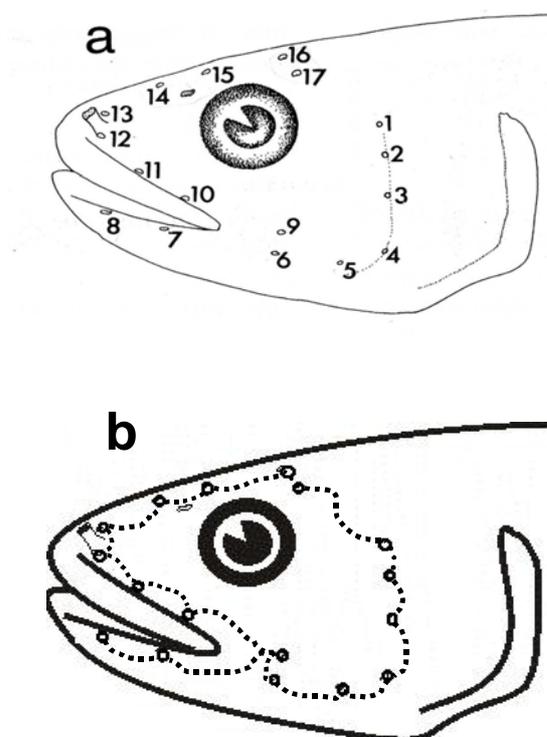
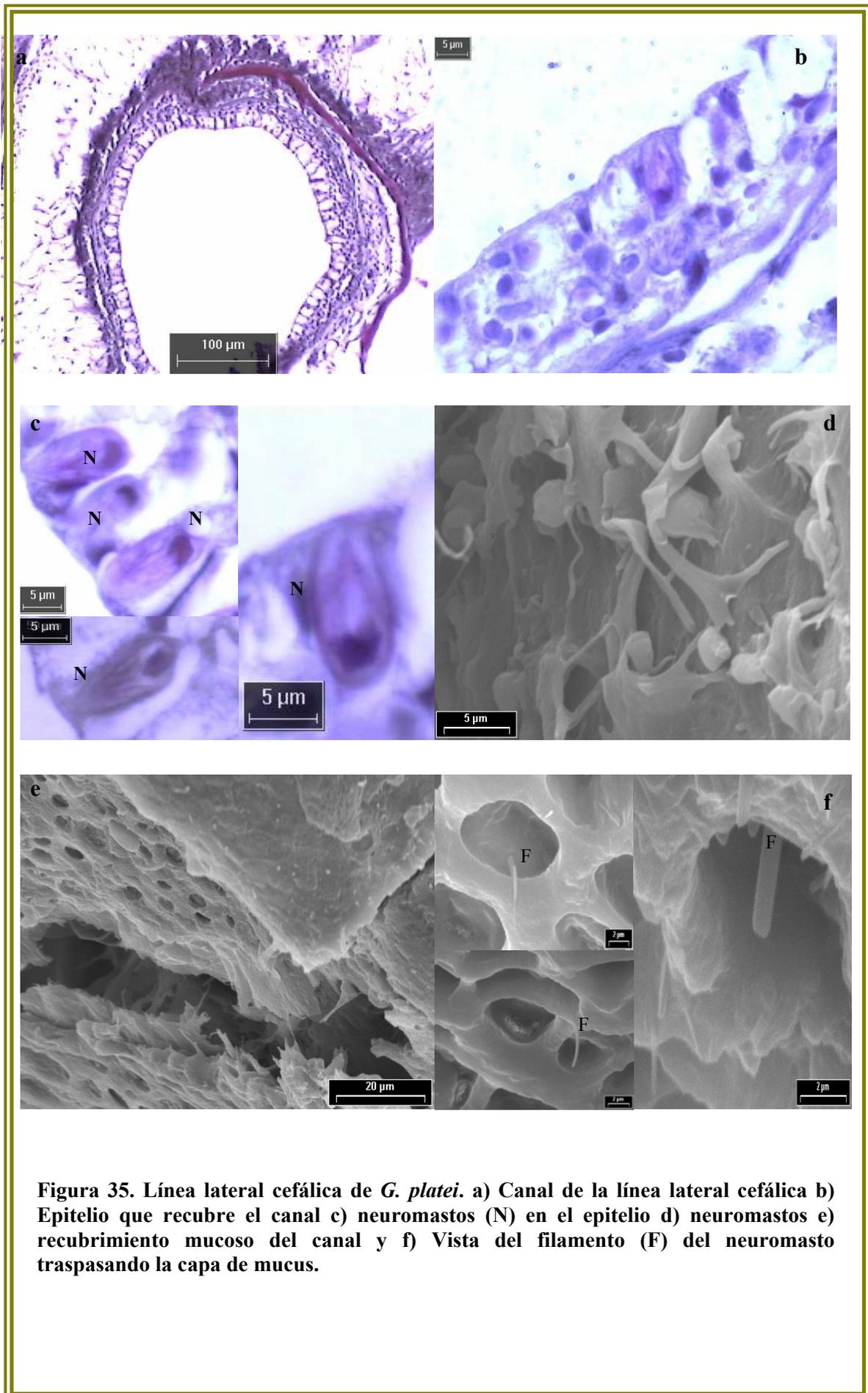


Figura 34. Línea lateral cefálica de *G. platei*. a) detalle del número de poros y b) detalle del recorrido del canal

A escala microscópica, se pudo observar la conexión entre los poros y observar el recubrimiento del canal (Fig. 35a). El mismo se encuentra tapizado por tres tipos celulares: células epiteliales propiamente dichas, numerosas células mucosas y neuromastos (Fig. 35b). Estos últimos son células ovales con un filamento sensorial y un gran núcleo basal en forma de U que descansan sobre la membrana basal del epitelio (Fig. 35c y 35d). El canal se encuentra protegido, al igual que todo el epitelio externo del pez, por una gruesa capa mucosa (Fig. 35e). Dentro del canal los filamentos de los neuromastos atraviesan la capa mucosa hacia la luz (Fig. 35f).



Morfología asociada a la depredación

Diferencias interespecíficas de la dieta e incidencia de la piscivoría

Las dietas de las distintas especies que conviven en los lagos donde se analizó la variación morfológica de *G. platei* presentan diferencias importantes (Fig. 36). El análisis revela ausencia de organismos planctónicos en los contenidos estomacales de todas las especies ícticas de todos los lagos, excepto en el dos especies de salmónidos del lago Rivadavia. La importancia relativa del bentos, peces e insectos terrestres en las dietas de los salmónidos difiere entre los lagos. *Galaxias platei* exhibe un hábito piscívoro y caníbal en la laguna Coyte.

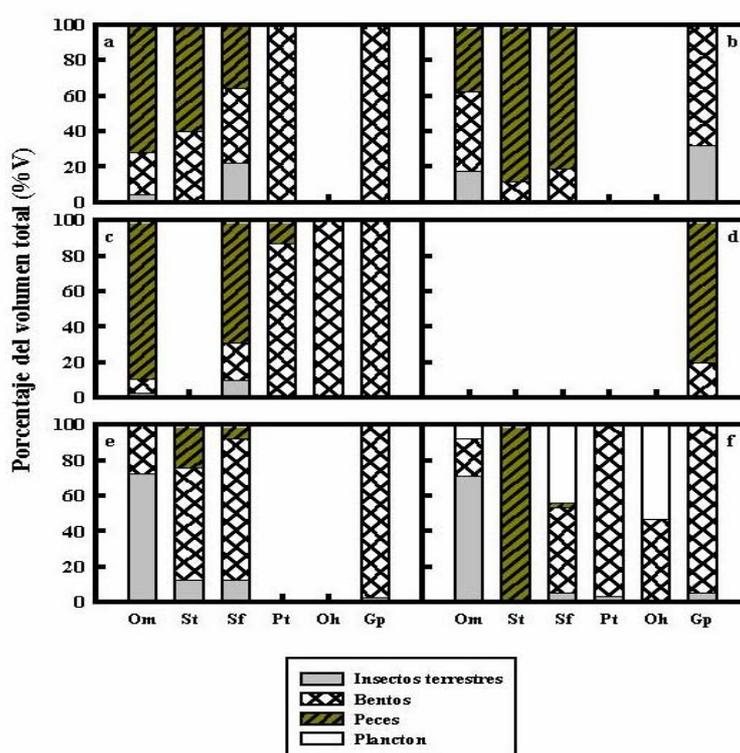


Figura 36. Composición de la dieta expresados como porcentaje del volumen total en cada estómago de *O. mykiss* (Om), *S. trutta* (St), *S. fontinalis* (Sf), *P. trucha* (Pt), *O. hatcheri* (Oh) y *G. platei* (Gp) en a) lago Espejo, b) lago Gutiérrez, c) lago Moreno, d) laguna Coyte, e) lagos de la cuenca del Río Manso y f) lago Rivadavia.

La incidencia de la piscivoría, medida como el porcentaje de peces con peces en sus estómagos (Tabla 8), fue baja en el lago Rivadavia (1,2%) y en los lagos pertenecientes a la cuenca del Río Manso (8,5%), intermedia en el lago Espejo (14,5%) y en la laguna Coyte (24,0%, donde *G. platei* es el único pez presente) y alta en los lagos Gutiérrez (35,6%) y Moreno (44,2%).

Tabla 8. Número de peces analizados y porcentaje de individuos con peces en sus estómagos (entre paréntesis).

	Espejo	Gutiérrez	Moreno	Coyte	Cuenca del río Manso	Rivadavia	Total
<i>S. trutta</i>	6 (50)	12(66,7)	0 (0)	-	170(11,2)	1 (100)	189
<i>S. fontinalis</i>	30 (20)	19 (52,6)	18 (72,2)	-	89(5,6)	20 (5)	176
<i>O. mykiss</i>	25 (24)	53 (24,5)	28 (50)	-	110(9,1)	80 (0)	296
<i>G. platei</i>	23 (4,3)	3 (0)	8 (25)	21 (24)	32(0)	13 (0)	100
<i>O. hatcheri</i>	-	-	-	-	0(0)	8 (0)	8
<i>P. trucha</i>	54 (7,5)	-	32 (28,1)	-	0(0)	45 (0)	131
Total	138 (14,5)	87 (35,6)	86 (44,2)	21 (24)	401(8,5)	167 (1,2)	900

Análisis morfométrico e incidencia de la piscivoría

Once individuos de *G. platei* de largo estándar menor a 104 mm fueron considerados juveniles y excluidos del análisis. Se verificaron diferencias significativas entre lagos para las tallas de *G. platei* (K-W; n= 158; $P < 0,001$; Tabla 9).

Tabla 9. Largo estándar (media, mediana y rango en mm) y número de *G. platei* capturados por sexos, para cada lago.

Lago	Media	Mediana	Rango	Lst (mm)	
				Hembras	Machos
Espejo	190	195	130 - 275	17	20
Gutiérrez	190	189	140 - 260	14	11
Moreno	229	250	104 - 276	14	4
Coyte	217	195	175 - 305	11	16
Fonck	139	130	115 - 190	10	1
Los Moscos	154	155	126 - 180	3	0
Martin	110	110	110	1	0
Mascardi	172	175	110 - 255	10	5
Steffen	132	125	117 - 155	3	0
Rivadavia	192	188	130 - 290	10	8
Vilches	249	245	240 - 260	1	4
Torres	209,9	187	155 - 300	7	1
La Pava	179,3	186	155 - 197	3	0
Pico 2	190,2	179,5	142 - 275	12	14

Se registraron diferencias significativas entre sexos en el diámetro del ojo (M-W; $P < 0,002$), el largo de la mandíbula superior (M-W; $P < 0,011$) y el largo de la mandíbula inferior (M-W; $P < 0,002$).

Para examinar la variación en la forma corporal de *G. platei* se realizó un Análisis de Componentes Principales de 149 peces medidos (9 fueron eliminados por valores ausentes) provenientes de todos los lagos muestreados usando todas las variables morfométricas ajustadas para la talla. Se obtuvieron seis Componentes Principales los cuales explican en conjunto el 68% de la varianza total (Tabla 10; Fig. 37).

Tabla 10. Variación morfológica entre lagos. Componentes Principales 1 al 6 (CP1 a CP6) y varianza explicada. En negrita, la mayor contribución de cada variable a los seis componentes principales.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6
Largo máximo de la aleta pélvica	0,843	-0,027	0,080	0,061	0,109	0,117
Largo máximo de la aleta pectoral	0,825	0,075	0,120	0,084	-0,069	0,032
Largo máximo de la aleta dorsal	0,682	0,019	0,192	0,132	-0,189	0,440
Distancia pélvica-anal	0,593	-0,134	-0,209	0,098	0,295	-0,318
Largo del pedúnculo caudal	-0,583	-0,082	0,131	-0,009	0,072	0,376
Largo de la base de la aleta dorsal	0,459	0,073	0,060	0,290	-0,210	0,405
Largo Pre-pélvico	-0,096	0,893	0,227	0,107	-0,142	0,157
Distancia cabeza pélvica	-0,145	0,878	-0,186	-0,067	-0,185	0,124
Distancia Pectoral-pélvica	0,169	0,761	-0,117	0,098	0,025	-0,007
Largo Pre-anal	0,278	0,719	0,124	0,128	0,341	-0,128
Largo de la mandíbula inferior	-0,154	0,047	0,886	0,101	-0,016	0,046
Largo de la mandíbula superior	-0,121	0,027	0,868	0,129	0,090	0,024
Largo de la cabeza	0,082	0,085	0,749	0,315	0,074	0,064
Ancho inter-orbital	0,234	-0,133	0,568	0,020	-0,035	-0,027
Diámetro del ojo	0,322	0,079	0,404	-0,097	-0,187	-0,098
Ancho de la cabeza	-0,013	0,205	0,255	0,742	-0,218	-0,019
Ancho de la boca	-0,026	-0,028	0,346	0,716	0,066	0,058
Alto del pedúnculo caudal	0,318	0,142	-0,129	0,655	0,008	-0,008
Largo de la aleta caudal	0,448	-0,088	-0,151	0,643	-0,042	0,086
Largo del hocico	-0,028	-0,245	0,422	0,601	0,103	0,176
Alto de la cabeza	0,118	0,413	0,179	0,581	-0,158	-0,091
Distancia pélvica-dorsal	-0,015	-0,299	-0,082	-0,103	0,846	-0,177
Largo Pre-dorsal	-0,092	0,496	0,123	-0,040	0,815	-0,080
Distancia dorsal-anal	0,469	0,139	-0,055	0,154	-0,520	-0,037
Largo base de la aleta anal	-0,231	0,024	-0,035	0,094	-0,030	0,783
Largo máximo de la aleta anal	0,286	0,088	0,037	-0,024	-0,099	0,783
Variación explicada (%)	14,54	13,07	12,63	11,34	8,31	7,71
Total de la varianza explicada (%)	14,54	27,61	40,24	51,59	59,90	67,61

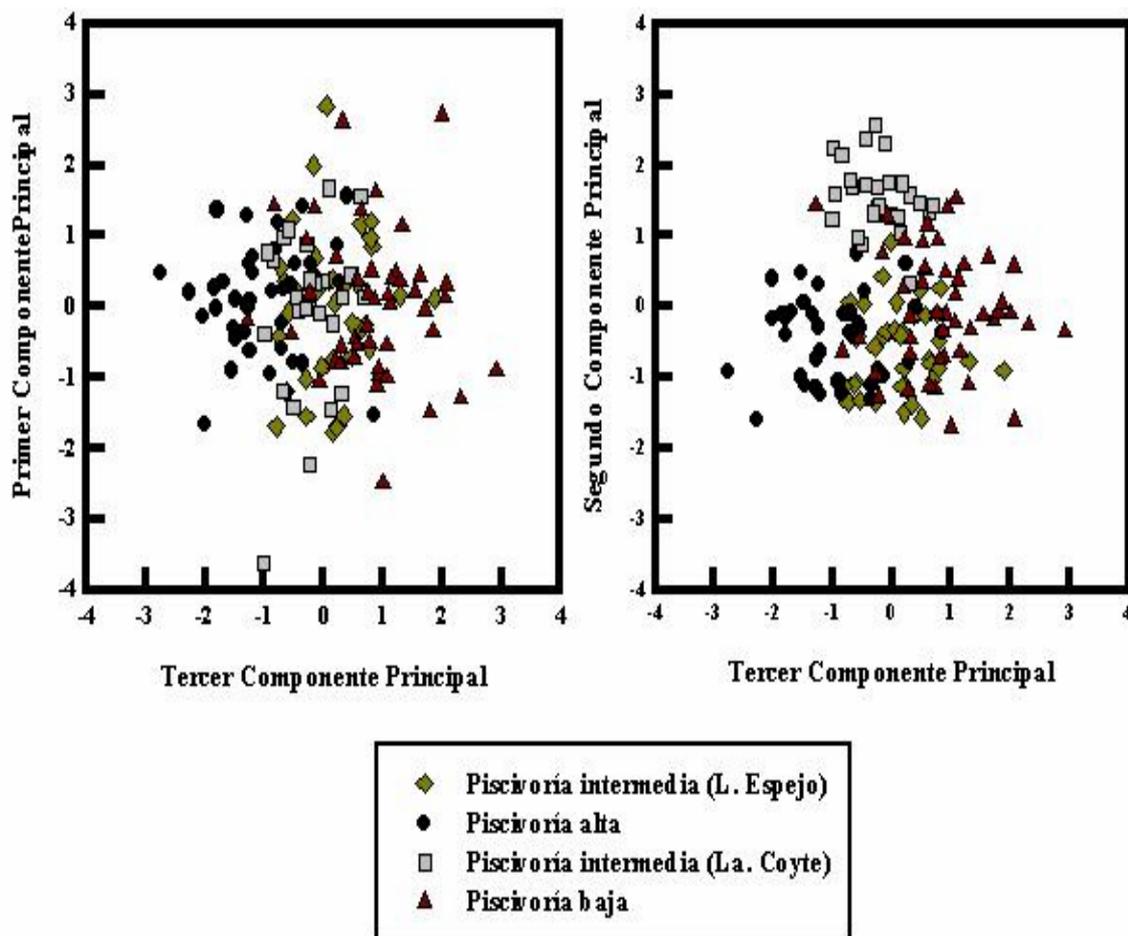


Figura 37. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la morfología de *G. platei* para cada lago. Nube de puntos de los valores de los tres primeros CP, expresados en relación con la tasa de piscivoría.

Del Análisis Discriminante entre lagos se obtuvieron 5 funciones significativas ($P < 0,0001$) que clasifican correctamente al 96% de los individuos. Las cinco funciones explican la principal fracción de la varianza total (Tabla 11).

Tabla 11. Diferencias morfológicas entre lagos. Funciones discriminantes canónicas estandarizadas 1 a 5 (FD1 a FD5), variancia explicada, Lambda de Wilks y correlación canónica. En negrita: la más alta contribución de cada variable morfométrica a las cinco funciones discriminantes.

	FD1	FD2	FD3	FD4	FD5
Largo de la aleta caudal	1,057	-0,350	0,158	-0,101	-0,128
Largo del hocico	0,527	-0,229	-0,104	0,260	0,344
Ancho de la cabeza	-0,395	-0,117	0,638	-0,660	0,335
Largo de la base de la aleta dorsal	0,317	0,224	-0,170	0,189	0,301
Largo máximo de la aleta pélvica	0,026	0,593	-0,223	0,097	-0,203
Largo de la mandíbula inferior.	-0,345	-0,537	-0,168	0,052	-0,222
Distancia pélvica-anal	0,297	0,525	-0,363	-0,122	-0,123
Largo máximo de la aleta pectoral	-0,174	0,505	0,444	-0,380	0,436
Distancia cabeza-pélvica	-0,034	-0,233	0,458	-0,054	0,077
Ancho inter-orbital	-0,264	0,358	0,401	-0,113	-0,621
Largo Pre-dorsal	0,006	-0,077	-0,394	-0,258	0,725
Ancho de la boca	0,273	0,241	-0,338	0,121	-0,211
Largo máximo de la aleta anal	-0,158	-0,173	-0,258	0,582	-0,108
Largo máximo de la aleta dorsal	-0,205	-0,260	0,300	0,575	0,049
Anal fin base length	-0,045	-0,163	-0,142	-0,495	-0,277
Alto de la cabeza	-0,168	-0,175	0,193	0,305	-0,332
Diámetro del ojo	-0,081	0,292	0,174	0,295	0,310
Variancia explicada (%)	53,9	23,8	12,9	6,2	3,2
Total de la variancia explicada (%)	53,9	77,7	90,6	96,8	100
Wilks' Lambda	0,002	0,023	0,111	0,337	0,666
Correlación Canónica cuadrada	0,895	0,790	0,671	0,494	0,334

La incidencia de piscivoría fue correlacionada con los seis componentes principales y con las cinco funciones discriminantes. A pesar del bajo número de lagos, el CP4 (11% de la varianza total) correlacionó significativamente (coeficiente de Pearson $r = -0,95$; $n = 6$; $P < 0,003$) con la incidencia de la piscivoría. Las variables con mayor peso en el CP4 fueron el ancho de la cabeza, ancho de la boca, alto del pedúnculo caudal, largo de la aleta caudal, largo del hocico y alto de la cabeza.

La nube de puntos del largo de la aleta caudal *versus* el largo estándar indica que las formas que habitan lagos con alta incidencia de la piscivoría (lagos Gutiérrez y Moreno, Tabla 8) están caracterizadas por tener una aleta caudal relativamente corta (Fig. 38). Contrariamente, las que habitan los lagos con baja incidencia de la piscivoría

(lago Rivadavia y lagos de la cuenca del Río Manso) están caracterizadas por tener aleta caudal larga. El lago Espejo fue el único lago con una forma corporal intermedia. En efecto, el largo de la aleta caudal es la variable con mayor diferencia entre los lagos con alta (lagos Gutiérrez y Moreno) y baja piscivoría (lago Rivadavia y los lagos de la cuenca del Río Manso). Al respecto, los valores de las medias ajustadas difirieron para cada condición de piscivoría en un 13% de la media total.

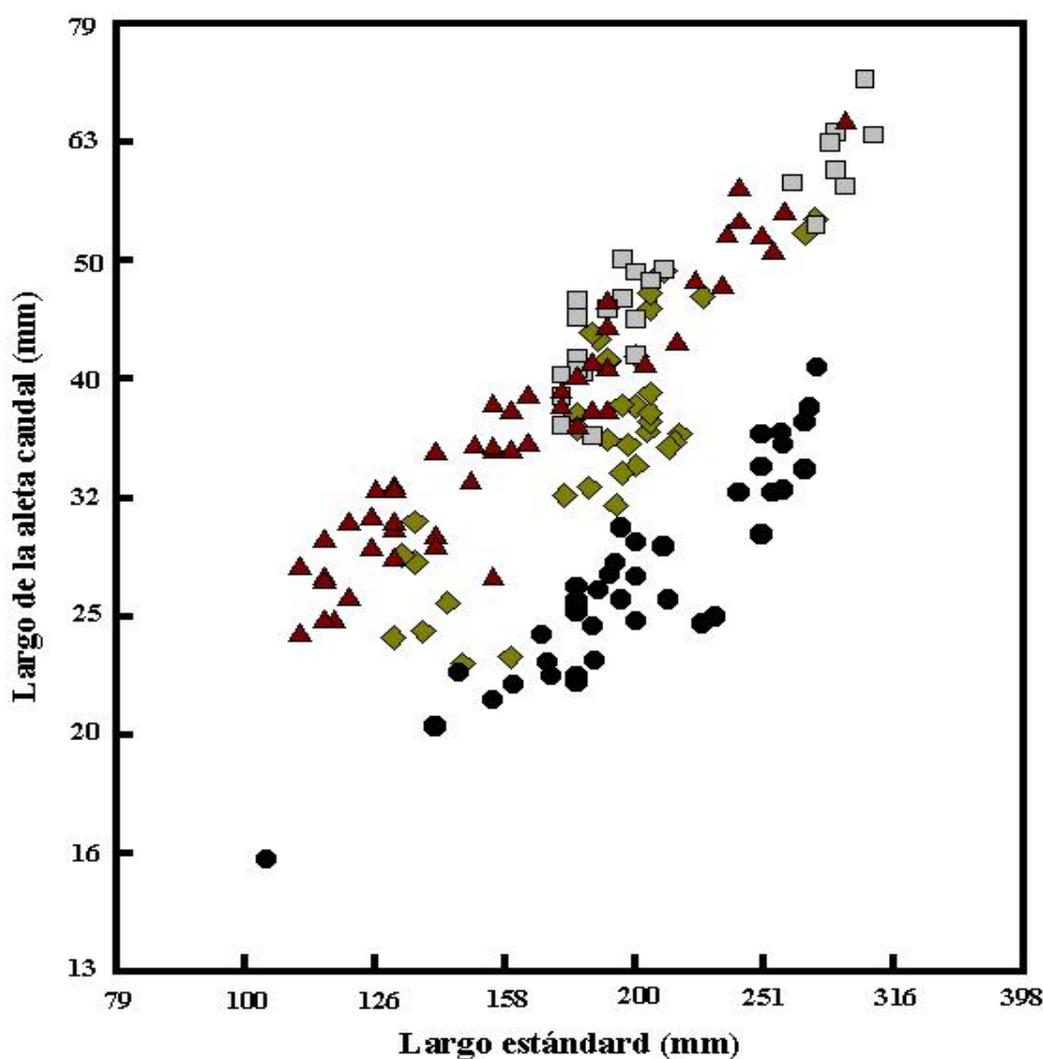


Figura 38. Nube de puntos para el largo de la aleta caudal (mm) *versus* el largo estándar (mm), en una escala doble logarítmica. Lagos Espejo (rombo verde), lagos Gutiérrez y Moreno (círculo negro), lago Rivadavia, lagos de la cuenca del Río Manso (triángulo marrón) y laguna Coyte (cuadrado gris)

Análisis de las dietas

La dieta de *G. platei* presenta diferencias entre los distintos lagos (Fig. 39). En los ejemplares del lago Rivadavia se registró más detrito, moluscos e insectos terrestres en los contenidos estomacales que en los ejemplares capturados en los demás lagos. Los ejemplares del lago Rivadavia no se alimentan del anfípodo *Hyalella* sp. ítem alimenticio que está presente en los contenidos estomacales de los ejemplares de los demás lagos. Las presas grandes y móviles (decapodos y peces) dominan el contenido estomacal de los ejemplares de *G. platei* del lago Moreno mientras que los anfípodos, larvas y pupas de Dípteros y el detrito dominan los contenidos estomacales de los ejemplares en los lagos de la cuenca del Río Manso.

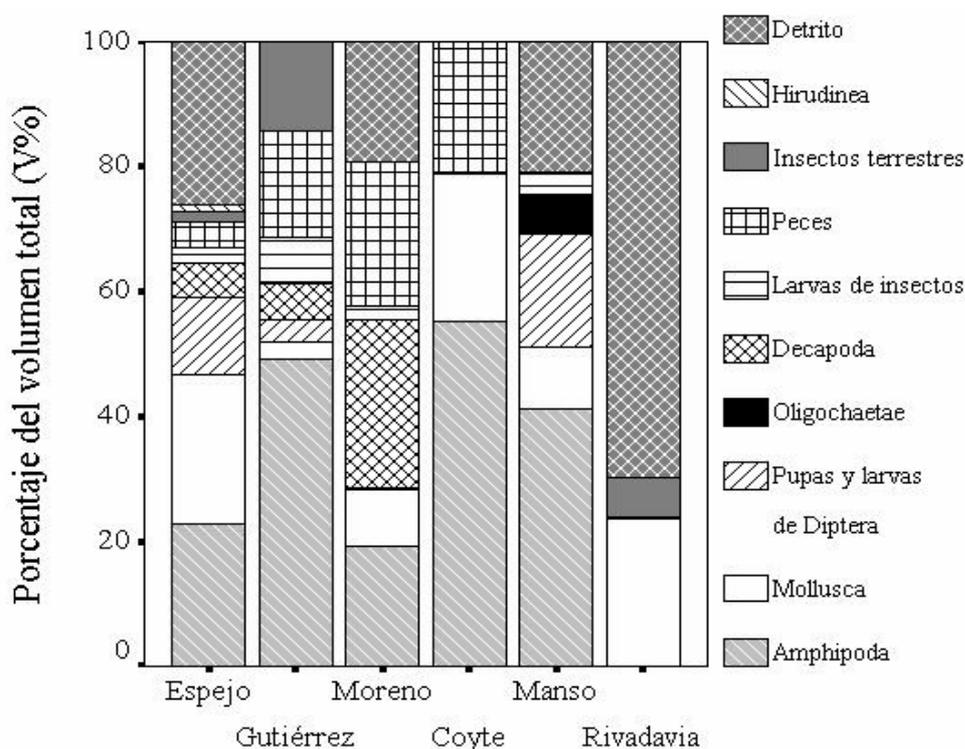


Figura 39. Composición de la dieta (% del volumen total de cada estómago) de *G. platei* por lago.

El Análisis de Componentes Principales para las dietas muestra diferencias significativas entre lagos para los nueve primeros CP (K-W; $n=135$; $P<0,05$). El Análisis Discriminante entre lagos está basado en los ítem alimenticios: detrito, moluscos, decápoda y pupas y larvas de díptera. Este estudio proporciona tres funciones discriminantes significativas ($P<0,007$) (Tabla 12). La FD1 de dietas se correlaciona negativamente con la FD2 de morfometría (coeficiente de Pearson $r = -0,91$; $n = 6$; $P<0,012$), y las variables principales son el largo máximo de la aleta pélvica, largo de la mandíbula inferior, distancia entre la aleta pélvica y la aleta anal, y largo máximo de la aleta pectoral.

Tabla 12. Diferencias en las dietas de *G. platei*. Funciones discriminantes canónicas estandarizadas 1 a 3 (FD1 a FD3), variancia explicada y correlación canónica. En negrita, la mayor contribución de cada variable morfométrica a las tres funciones discriminantes.

	FD1	FD2	FD3
Detrito	1,095	0,131	0,014
Mollusca	0,642	-0,037	-0,146
Decapoda	0,155	0,916	0,392
Pupas y larvas de Díptera	0,370	-0,354	0,902
% de la Variancia	62,8	22,0	10,4
% Acumulado	62,8	84,7	95,1
Correlación Canónica Cuadrada	0,367	0,169	0,088

Variación morfológica versus dieta dentro del lago Espejo

Se examinó la variación morfológica de *G. platei* dentro del lago Espejo, un lago en que se registra valor intermedio de piscivoría y morfología. Entonces, utilizando sólo los individuos del lago Espejo se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales para la morfología e independientemente para los contenidos estomacales. Luego se examinó la correlación entre estos dos grupos de CP.

Dentro del lago Espejo, sólo el CP3 de morfología está correlacionado significativamente (rho de Spearman; $n=36$) con cuatro componentes principales de

dietas, CP2 ($P < 0,005$), CP4 ($P < 0,014$), CP5 ($P < 0,017$), y CP7 ($P < 0,007$). Estos valores significativos indicarían una tendencia, aunque debido al gran número de pruebas estadísticas realizadas disminuye la significancia de los resultados obtenidos. Las principales variables involucradas en CP3 (de morfología) fueron el largo pre-dorsal, largo pre-anal y largo pre-pélvico. El largo pre-anal ajustado se correlaciona positivamente con el porcentaje en volumen de anfípodos en el contenido estomacal (rho de Spearman = 0,41; $n = 36$; $P < 0,013$; Fig. 40a).

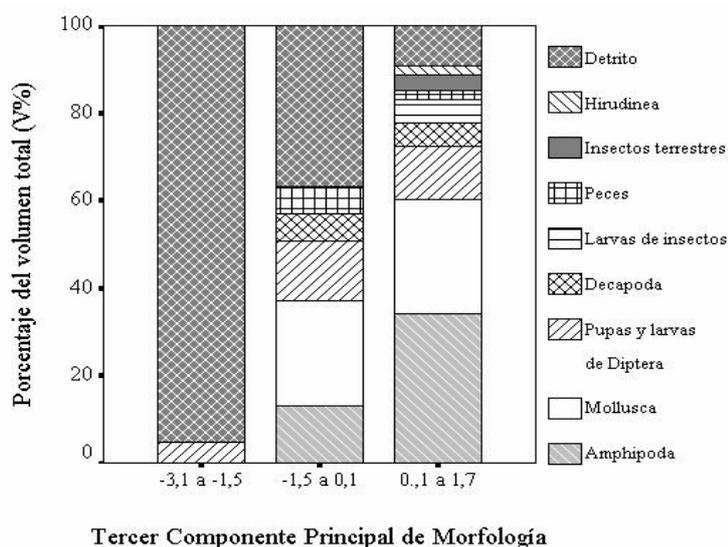


Figura 40. Composición de la dieta (% del volumen total del estómago) de *G. platei* en relación con el 3º Componente Principal de morfología en el lago Espejo.

No se observó una correlación significativa entre la dieta de *G. platei* y la profundidad de captura de los ejemplares ($P > 0,05$; Fig. 41). Sin embargo, algunos aspectos de la morfología de esta especie mostraron estar correlacionados con la profundidad (CP5, rho de Spearman = -0,46; $n = 36$; $P < 0,004$). El largo y alto del pedúnculo caudal se correlacionaron de manera positiva (rho de Spearman = 0,33; $n = 36$; $P < 0,049$) y negativa (rho de Spearman = -0,34; $n = 36$; $P < 0,049$) respectivamente con la profundidad de captura. Los individuos capturados en aguas someras poseen una

cola relativamente corta, pedúnculos caudales altos y cortos y un gran volumen de anfipodos en sus estómagos. Los individuos capturados en aguas profundas exhiben una cola más larga, pedúnculos caudales angostos y largos y un mayor volumen de detrito en sus estómagos.

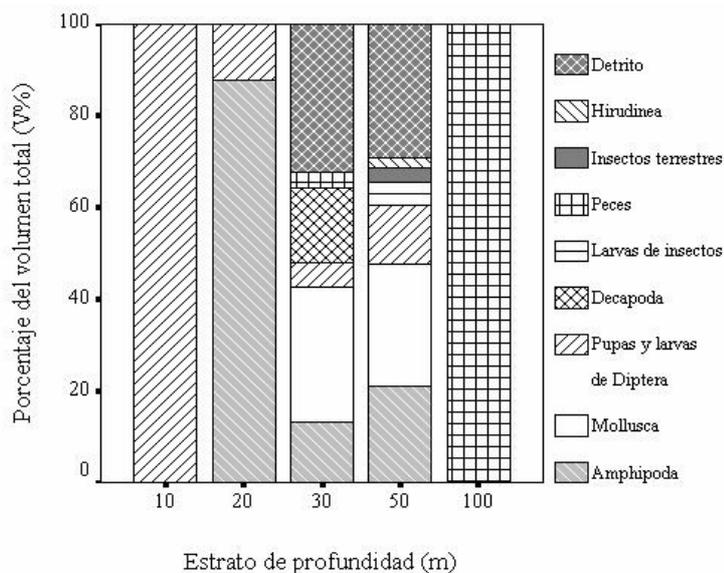


Figura 41. Composición de la dieta (% del volumen total de cada estómago) de *G. platei* en relación con la profundidad de captura en el lago Espejo.

Variación morfológica cefálica y caudal

Diferencias de tallas entre lagos

Los tamaños corporales de *G. platei* presentaron diferencias significativas (K-W; $n = 218$; $P < 0,0001$) entre los catorce lagos estudiados, los diez analizados anteriormente y los cuatro lagos de la cuenca del Río Pico. Particularmente, los individuos de la cuenca del Río Manso fueron más pequeños que los del lago Vilches y los de la laguna Coyte (Dunn; $P < 0,05$). Al comparar por separado los ejemplares de los cuatro lagos pertenecientes a la cuenca del río Pico, se detectaron diferencias significativas en las tallas (K-W; $n = 42$; $P < 0,04$; Tabla 9). Sin embargo, la prueba de comparaciones

múltiples fue incapaz de individualizar los lagos responsables de la diferencia (Dunn; $P > 0,05$).

Comparación morfométrica

Se realizó un Análisis de Componentes Principales usando las 25 variables morfométricas de 208 ejemplares de *G. platei*. Se obtuvieron cinco Componentes Principales, los cuales explican el 64 % de la varianza total. El CP1 explica el 26% de la varianza incluye variables tales como el alto de la cabeza, largo de la cabeza, largo de la mandíbula inferior, ancho de la boca, largo de la mandíbula superior, alto de la cabeza, largo del hocico, alto del pedúnculo caudal y ancho inter-orbital (Tabla 13; Fig. 42a). A fin de validar esta aproximación se realizó un Análisis Discriminante, con el fin de separar los individuos por lago. Se obtuvieron seis funciones (Lambda de Wilks; $P < 0,001$) las cuales explican el 82 % de la varianza y clasifican correctamente el 87 % de los casos. La variable con mayor peso en la primera de las funciones discriminantes fue el largo de la aleta caudal (Tabla 13; Fig. 42b).

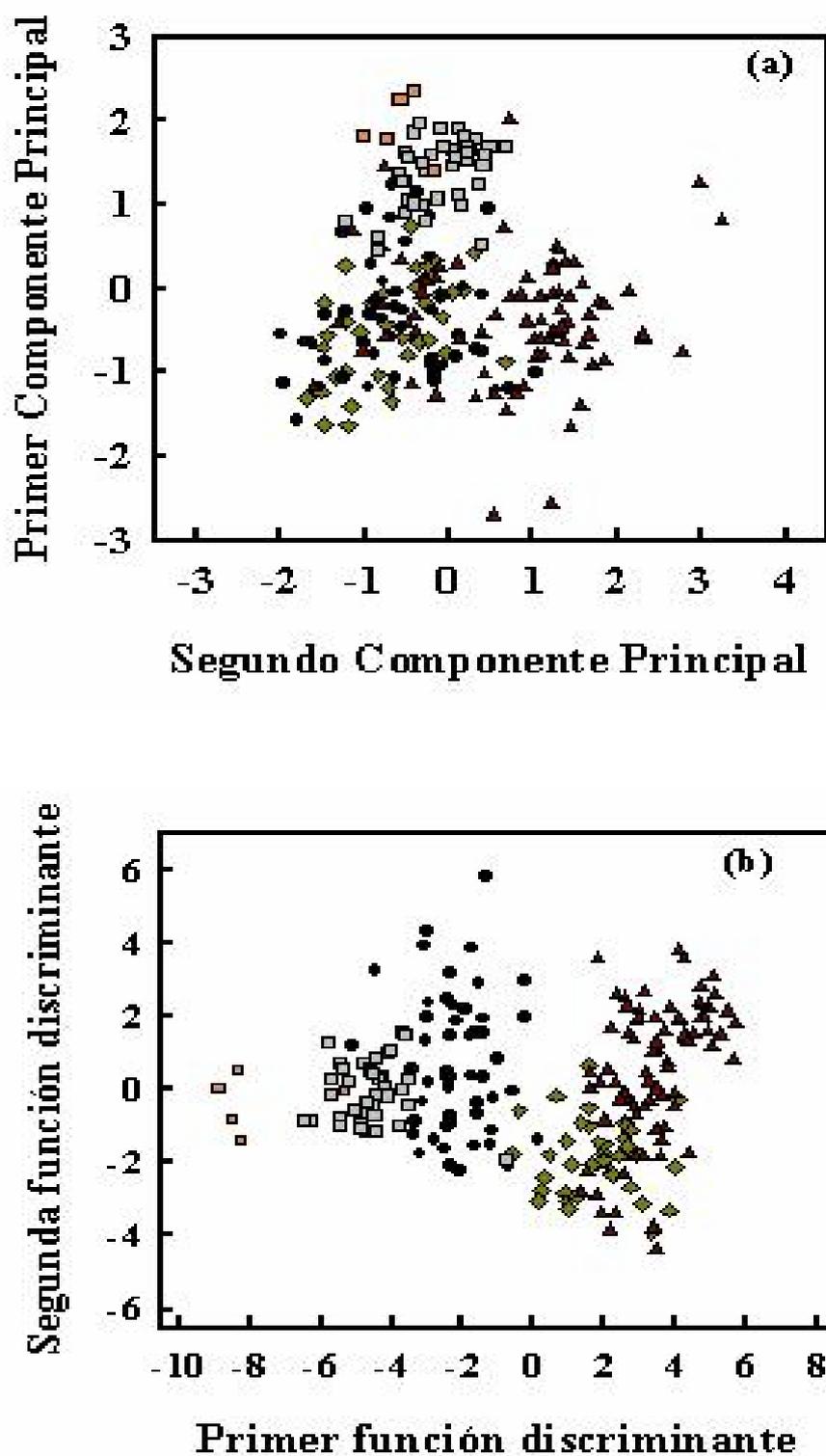


Figura 42. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la morfología (a) y análisis Discriminantes de morfología (b) para cada lago. Lago Espejo(rombo verde), lagos Gutiérrez y Moreno (círculos negros), laguna Coyte, lagos Rivadavia y de la cuenca del río Manso (triángulo marrón), lagos de la cuenca del río Pico sin el lago Vilches (cuadrados grises) y Lago Vilches (cuadrados naranjas).

Tabla 13. Primer (CP1) y Segundo (CP2) Componente Principal y Coeficientes de la primera (FD1) y segunda (FD2) función discriminante canónica estandarizada. En negrita la mayor contribución de cada variable a los componentes y funciones.

	CP1	CP2	FD1	FD2
Ancho de la cabeza	0,847	0,015	-0,411	-0,125
Largo de la cabeza	0,832	-0,081		
Largo de la mandíbula inferior	0,802	-0,184		
Ancho de la boca	0,801	-0,025	0,079	-0,012
Largo de la mandíbula superior	0,783	-0,172		
Alto de la cabeza	0,743	0,089		
Largo del hocico	0,705	-0,092	0,099	-0,334
Alto del pedúnculo caudal	0,637	0,230	-0,222	-0,007
Ancho inter-orbital	0,580	0,145	-0,075	0,343
Largo máximo de la aleta pectoral	-0,022	0,809	-0,006	0,535
Largo máximo de la aleta pélvica	0,084	0,808	-0,169	0,448
Distancia pélvica-anal	-0,232	0,659	0,250	0,378
Largo máximo de la aleta dorsal	0,207	0,577	-0,103	-0,009
Largo del pedúnculo caudal	-0,157	-0,540	0,004	-0,209
Largo de la aleta caudal	-0,364	0,537	1,168	-0,342
Largo Pre-pélvica	0,339	-0,052	-0,316	-0,574
Largo Pre-anal	0,308	0,245		
Distancia pectoral-pélvica	-0,360	0,208	0,436	0,163
Largo base de la aleta anal	0,073	-0,187	0,019	-0,153
Largo base de la aleta dorsal	0,058	0,381		
Largo máximo de la aleta anal	0,186	0,320		
Diámetro del ojo	0,331	0,143	-0,140	0,271
Largo Pre-dorsal	0,176	0,012	-0,472	-0,007
Variación explicada (%)	26,33	16,18	67,7	14,1
Total de la variación explicada (%)	26,33	42,51	67,7	81,7

Considerando el ancho de la cabeza y el largo de la aleta caudal como las variables más representativas evidenciadas por ambos análisis, se puede apreciar la morfología intermedia de los ejemplares del lago Espejo (Fig. 43a). Si se excluye el lago Espejo del análisis, se discrimina nuevamente en base al el largo de la aleta caudal, el largo pre-dorsal, el alto del pedúnculo caudal, el largo de la mandíbula inferior, el diámetro del ojo y el largo máximo de la aleta pélvica (Lambda de Wilks; $P < 0,001$). Se distingue entonces dos grupos: el primero integrado por los ejemplares de Coyte, Rivadavia y lagos de la cuenca del Río Manso, y el segundo lagos de la cuenca del Río Pico y de la cuenca del Nahuel Huapi (sin el lago Espejo). También se pudo

discriminar, en base al ancho de la cabeza, largo de la mandíbula inferior, largo de la base de la aleta anal, largo de la mandíbula superior, ancho de la boca y alto del pedúnculo caudal, a los lagos de la cuenca del Río Pico y los de la cuenca del Nahuel Huapi (sin el lago Espejo) (Lambda de Wilks; $P < 0,001$). Finalmente se discriminó al lago Vilches del resto de los lagos de la cuenca del Río Pico, en base al ancho de la cabeza, largo de la aleta caudal, largo máximo de la aleta pélvica y el alto del cuerpo a la altura de la aleta dorsal (Lambda de Wilks; $P < 0,001$; (Fig. 43b).

En síntesis, se puede observar en *G. platei* la existencia de cuatro grupos morfológicos más o menos discretos (Fig. 43c). El grupo de ejemplares de la laguna Coyte, el lago Rivadavia y los lagos de la cuenca del Río Manso presenta aleta caudal larga. El grupo formado por los ejemplares de los lagos Gutiérrez y Moreno posee aleta caudal corta y cabeza estrecha. Los ejemplares de la cuenca del Río Pico, sin el lago Vilches, presentan aleta caudal corta y cabeza más ancha. Por último, en los ejemplares del lago Vilches se registra aleta caudal más corta y cabeza más ancha que en el grupo anterior.

Los individuos pertenecientes al lago Espejo poseen anchos de cabeza claramente similares al primer (Coyte-Rivadavia-Río Manso) y segundo grupo (Gutiérrez-Moreno). Sin embargo, el largo de la aleta caudal para estos ejemplares es intermedio entre estos grupos, con cierto solapamiento con el primer grupo.

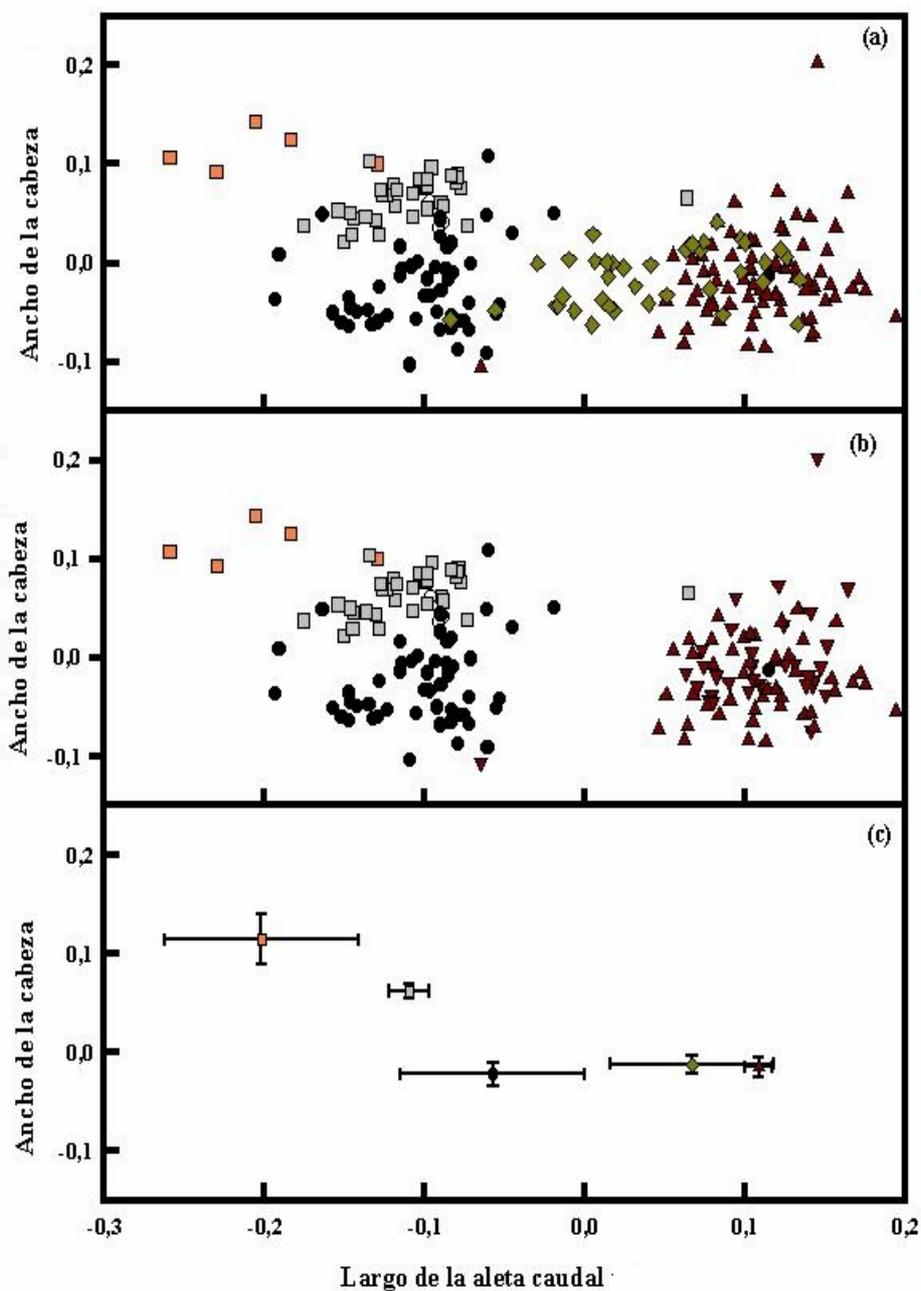


Figura 43. Variación morfológica en *G. platei*. a) Ancho de la cabeza vs largo de la aleta caudal para todos los lagos; b) la misma relación que en a) pero sin el lago Espejo y c) media y intervalos de confianza 95% para la relación ancho de la cabeza vs largo de la aleta caudal. Lago Espejo: rombo verde; lagos Gutiérrez y Moreno: círculos negros; laguna Coyte, lagos Rivadavia y de la cuenca del río Manso: triángulo marrón; lagos de la cuenca del río Pico, sin el lago Vilches: cuadrados grises y lago Vilches: cuadrados naranjas. Las variables están expresadas como residuales de la regresión doble logarítmica sobre el largo estándar.

Análisis de las dietas

En base al criterio de agrupamiento anteriormente expuesto para la variación morfológica de *G. platei*, se analizó la dieta de la especie considerando separadamente los ambientes Coyte-Rivadavia-Manso y Pico-Nahuel Huapi (sin lago Espejo). Estos dos grupos pudieron ser discriminados en base al porcentaje en volumen de detrito y de hirudíneos en los contenidos estomacales (Lambda de Wilks; $P < 0,001$; Fig. 44). En una segunda instancia los individuos de *G. platei* correspondientes a la cuenca del Río Pico y Nahuel Huapi (excluyendo al lago Espejo) fueron discriminados (Lambda de Wilks; $P < 0,001$) por los items alimenticios de decápodos y detrito (Fig. 45). Al aplicar el Análisis Discriminante entre los ejemplares del lago Vilches y el resto de los lagos de la cuenca del Río Pico se obtuvo una función significativa en base a en los insectos terrestres en el contenido estomacal (Lambda de Wilks; $P < 0,001$; Fig. 46).

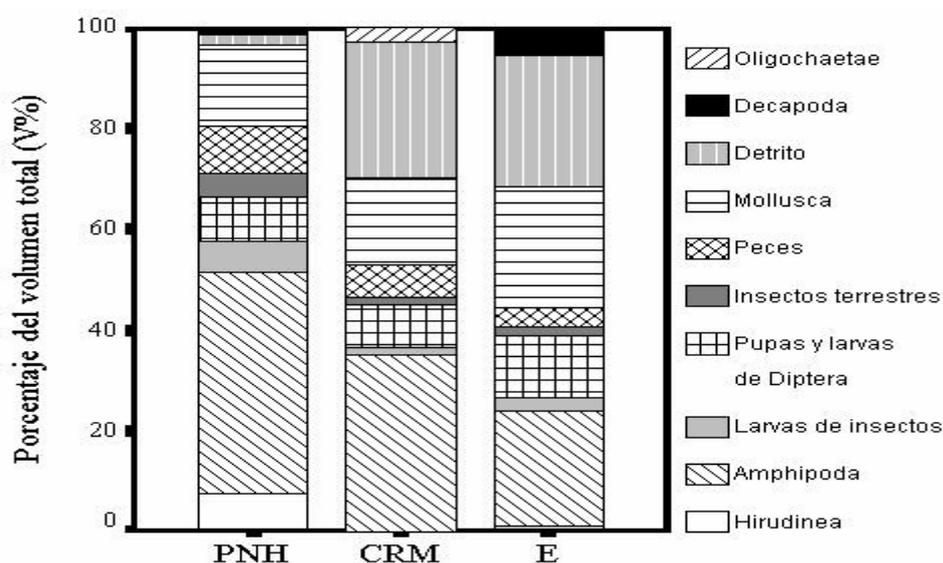


Figura 44. Composición de las dietas de *G. platei* en la cuenca del Nahuel Huapi y el río Pico (sin el lago Espejo) (PNH), en la laguna Coyte, lago Rivadavia y cuenca del río Manso (CRM) y lago Espejo (E).

Al analizar la dieta de *G. platei* entre los cuatro grupos discretos (el grupo de aleta caudal larga de Coyte-Rivadavia-Río Manso, el grupo de aleta caudal corta y

cabeza ancha de Gutiérrez-Moreno, el grupo de aleta caudal corta y cabeza ancha del río Pico (sin lago Vilches) y el de las aletas caudales más cortas y cabezas más anchas del lago Vilches) surgen tres funciones significativas (Lambda de Wilks; $P < 0,001$). La primera de ellas se basa principalmente en el contenido del ítem alimenticio detrito, la segunda en los insectos terrestres y la tercera en los decápodos. Incluyendo al lago Espejo en este contexto de análisis, se discriminan las dietas de *G. platei* por grupo morfométrico y sólo una función resultó significativa (Lambda de Wilks; $P < 0,001$). La misma se basa en el ítem alimenticio de los hirudíneos. Y separa un grupo (Pico-Nahuel Huapi) del resto (Coyte-Rivadavia-Manso-Espejo). En consecuencia, la dieta de los ejemplares del lago Espejo se asemeja a la del grupo de individuos con aleta caudal larga por la abundancia de detrito en sus contenidos estomacales (Fig. 44).

Al incluir al lago Espejo en el Análisis Discriminante de las dietas de *G. platei* de la cuenca del río Pico y Nahuel Huapi (Lambda de Wilks; $P < 0,001$) se separan los lagos de la cuenca del río Pico de los otros lagos en base a la abundancia de detrito y decápodos en los contenidos estomacales (Fig. 45).

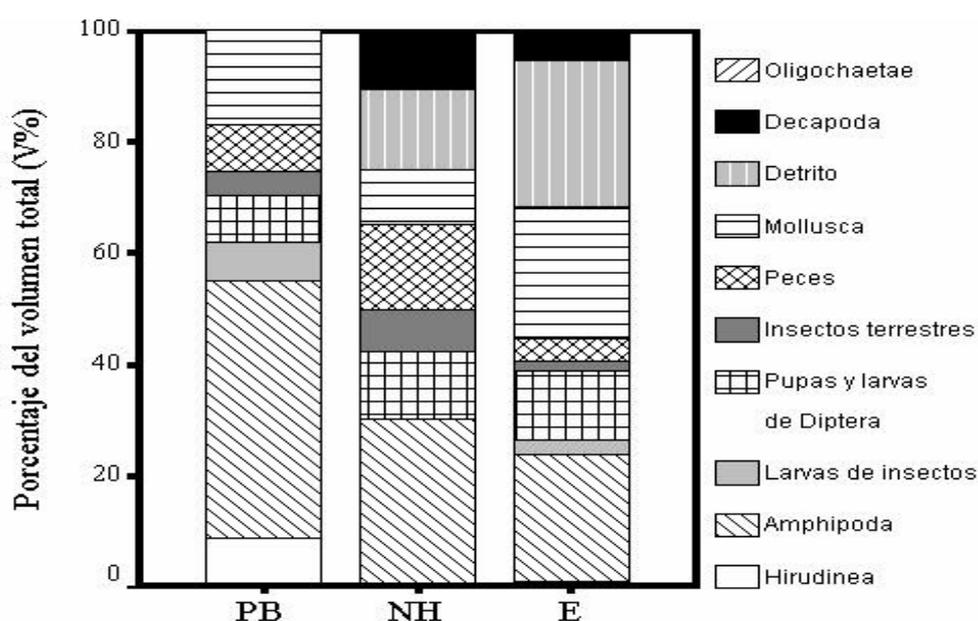


Figura 45. Composición de la dietas de *G. platei* en la cuenca del río Pico (PB), cuenca del Nahuel Huapi (sin el lago Espejo) (NH) y lago Espejo (E).

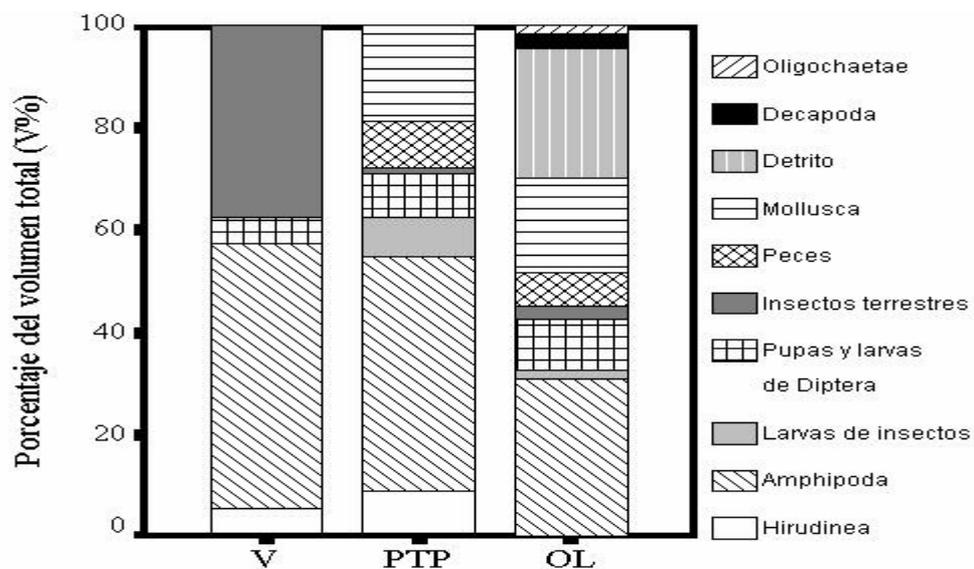


Figura 46. Composición de la dietas de *G. platei* en el: lago Vilches (V), la cuenca del río Pico (sin lago Vilches) (PTP) y el resto de los lagos (OL)

Q

Discusión

Reproducción y crecimiento

El conjunto de los sucesos reproductivos de *G. platei* en el lago Moreno sugiere que esta especie posee un desove anual entre otoño-invierno, lo que coincide con lo encontrado por Ortubay & Wegrzyn (1991) en el lago Rosario y Barriga *et al.* (2002) en el lago Gutiérrez. Un solo desove anual es esperable en especies de altas latitudes en las que las temperaturas y el fotoperíodo tienen amplias variaciones anuales (Matthews, 1998; Wootton, 1998). Sin embargo, en el lago Rivadavia los resultados no muestran de modo definido una época de desove sino que sugieren dos períodos, uno en otoño y otro en primavera, o eventualmente un período extendido desde el fin del otoño hasta principio de la primavera. La presencia de larvas en el mes de septiembre (Barriga, *datos sin publicar*) y el tiempo transcurrido desde la eclosión de estas larvas, que sería aproximadamente 2 o 3 meses (Benzie, 1962; Barriga *et al.*, 2002), indican que el período reproductivo se extendería entre el fin del otoño y el principio de la primavera (mayo a septiembre). Si esto es así, la época reproductiva de *G. platei* en el lago Rivadavia se presenta algo desplazada respecto a la del lago Moreno. Si bien la relación no es clara, debe tenerse en cuenta que la existencia de diferencias térmicas entre ambos ambientes, por lo menos durante los meses de verano, podría afectar la cronología reproductiva de *G. platei* de una manera compleja (Fig. 2). Al respecto, Zama (1986) afirma que el desove de los ejemplares de *G. platei* del lago Poli (46° 15' S, 71° 57' W) ocurre en verano, lo que tal vez responda a una modificación de las épocas reproductivas relacionada con el gradiente de temperatura a lo largo del rango latitudinal.

El tamaño de los oocitos de *G. platei*, tanto en el lago Moreno como en el lago Rivadavia, coincide con el tamaño de los oocitos de los ejemplares del lago Rosario (Ortubay & Wegrzyn, 1991). Sin embargo los diámetros de los oocitos para los ejemplares del lago Poli son mayores (Zama, 1986). La fecundidad registrada en el lago Poli (20.000 huevos por hembra) está dentro del rango reportado por Campos (1984) en el lago Panguipulli (1.300-30.000 huevos por hembra) y es mucho menor que la registrada en el lago Rosario (85.000-130.000 huevos por hembra, Ortubay & Wegrzyn, 1991). La variación del tamaño oocitario se traduce en una variación en el número de huevos, como ocurre en la mayoría de los animales, ya que la limitación está dada por el tamaño corporal de las hembras (Matthews, 1998). En *G. platei* no parece haber una variación del número de oocitos con la talla de los ejemplares (Zama, 1986).

En el lago Moreno se capturaron individuos a partir del grupo de edad IV hasta el grupo de edad IX mientras que en el lago Rivadavia captura fue a partir del grupo de edad III hasta el VII. Las distribuciones de frecuencias de tallas halladas para el lago Moreno y el lago Rivadavia no presentan diferencias y en ambos casos las distribuciones no permiten distinguir claramente las distintas cohortes más allá de las modas principales, existiendo un notable solapamiento de tallas entre los grupos de edades (Fig. 22). En lo que hace a las tallas menores, las larvas de *G. platei* fueron capturadas entre los 7 y 30 metros de profundidad en el lago Gutiérrez, abandonando la zona limnética con una talla de 24 mm Lst (Barriga *et al.*, 2002). En el lago Puelo, los juveniles han sido capturados tanto en la desembocadura de los ríos como en la zona litoral donde existe refugio de vegetación sumergida (Milano, *observación personal*). La ausencia de los grupos de edades menores en la captura podría deberse a la distribución propia de los distintos estadios del ciclo de vida y no a la selectividad del arte de pesca utilizado.

No se advirtieron diferencias entre sexos en las relaciones peso-largo dentro de cada lago. La pendiente de la relación doble logarítmica hallada para la relación peso-largo de los ejemplares del lago Moreno no difiere significativamente de 3, y por lo tanto se puede descartar una isometría en el crecimiento. Sin embargo, se halló que para los ejemplares del lago Rivadavia el intervalo de confianza para la pendiente supera a este valor, pudiendo establecerse una alometría positiva. Zama (1986) halló que la relación peso largo de 15 ejemplares de *G. platei* en el lago Don Poli (46° 15`S, 71° 57`W) está dada por la relación $Pt = 2.483 \times 10^{-4} Lst^{2,516}$.

McDowall *et al.* (1994) señalan la dificultad en el recuento de anillos de crecimiento en los otolitos de galáxidos y consecuentemente la probabilidad de subestimar la edad. Para las poblaciones estudiadas en este trabajo, el retrocálculo genera una subestimación de las tallas debida a una relación alométrica entre el radio del otolito y el largo del pez. El crecimiento del otolito es dependiente de la temperatura, pero el crecimiento somático y el del otolito sólo parecen estar acoplados en temperaturas óptimas (Hoff & Fuiman, 1993). Además, en el hábitat abisal, el crecimiento de los otolitos se vería afectado no sólo por la temperatura sino también por la alta presión (Lombarte & Lleonart, 1993). En *G. platei* podría existir un efecto complejo semejante dado que ha sido reportado hasta 300 m de profundidad (Campos, 1972).

Las tallas medias observadas en los ejemplares del lago Moreno siempre fueron inferiores que las de los ejemplares del lago Rivadavia para el mismo grupo de edad (Fig. 22), lo que sugiere un menor crecimiento en los ejemplares del lago Moreno. Esta diferencia se observa también en los radios totales de los otolitos (Fig. 23) y para la distancia desde el centro del otolito a cada marca anual (Fig. 24).

En muchos casos, los cambios de la historia de vida inducen una reducción en el crecimiento debido a una depresión en la alimentación inducida y al un aumento del riesgo de depredación. La tasa de crecimiento podría incrementarse debido a la reducción de la densidad de la población (Stoks *et al.*, 1999). El lago Rivadavia, como veremos más adelante, presenta una trama trófica diferente a la de otros lagos andinos, con una liberación de las presiones competitivas sobre el recurso bentónico debido al mayor uso del plancton que hacen los salmónidos. Entonces, *G. platei* sufre menores restricciones ambientales que se reflejarían en su reproducción y crecimiento.

Ecofisiología y adaptaciones a la vida bentónica

Las características térmicas de *G. platei* lo ubican entre las especies con amplios rangos de tolerancia térmica (euritérmicas) y, aparentemente, con bajas capacidades de aclimatación (Fig. 26). Johnson & Kelsch (1998) han presentado y validado un modelo conceptual que explica la variación de las temperaturas de preferencia sobre la base del régimen térmico en el cual viven las especies. En este modelo, *G. platei* estaría comprendido en la categoría de especies que experimentan poca amplitud térmica anual pero pueden estar expuestas a importantes fluctuaciones diarias o subestacionales. Las especies que experimentan estas condiciones no obtendrían una ventaja ajustando su metabolismo o su temperatura de preferencia, sino que tenderían a incrementar su eficiencia metabólica en todo el rango de temperaturas al que suelen estar expuestas (Johnson & Kelsch, 1998).

La temperatura del agua condiciona la distribución de los peces en general (Matthews, 1998; Fry, 1971) y se reconoce como una variable importante para comprender la biogeografía de los peces en el sur de Sudamérica en particular (McDowall, 1971; Ringuelet, 1975; Gómez, 1988; Almirón *et al.*, 1997). Los lagos de

la Patagonia se formaron por la retracción de los hielos del período glacial del Pleistoceno y fueron colonizados desde el norte y el este (Barriga *et al.*, 2002) en los últimos 10.000 a 20.000 años. Esta colonización fue realizada por poblaciones de peces gondwánicos (silúridos y galáxidos) y formas de penetración marinas (percíctidos, atherinópsidos y galáxidos) previamente desplazados por los hielos. Aunque la importancia de la temperatura fue bien entendida para las especies Paranaenses (Dione & Reartes, 1975; Ringuelet, 1975; Gómez, 1988; Menni *et al.*, 1996), poco se sabe de su influencia sobre las especies de la Patagonia. Se conoce que *Hatcheria macreii* posee una adaptación térmica ancestral a las altas temperaturas (Gómez, 1990) y que *G. bergi* posee limitaciones térmicas para su distribución (Ortubay *et al.*, 1997).

Los ejemplares de *G. platei* del lago Puelo mostraron un límite superior de tolerancia térmica mayor que los del lago Belgrano, en esperable relación con la latitud y altitud. En el extremo inferior del rango de tolerancia, *G. platei* mostró una gran resistencia a las bajas temperaturas. Si bien los límites inferiores del rango de tolerancia térmica no mostraron diferencias entre los lagos Puelo y Belgrano, sí se pudo observar un mayor tiempo de resistencia a la pérdida del equilibrio a 0 °C en los ejemplares del lago Belgrano. Nuevamente, esto muestra una relación con la latitud y altitud de los lagos de origen. Hay poca información en cuanto a las tolerancias térmicas de los galáxidos. Su distribución geográfica está asociada a las aguas frías y templadas y todos se distribuyen por debajo del los 30° S, con la excepción de *Nesogalaxias neocaledoniensis* de Nueva Caledonia (McDowall, 1984). La distribución de *G. platei* muestra una situación diferente a la de los demás galáxidos sudamericanos (Cussac *et al.*, 2001), ya que presenta poblaciones encerradas en la mayoría de los lagos desde Neuquén hasta Tierra del Fuego ocupando todo el rango latitudinal de la Patagonia (Tabla 3, Fig. 7). La tolerancia a bajas temperaturas y los valores de osmolaridad del

plasma sanguíneo de *G. platei* se encuentran contenidos dentro del rango normal determinado para peces de aguas dulces templado-frías (DeVries, 1971; Gómez, 1988) y resultan consistentes con las condiciones ambientales en que pudo documentarse la presencia de la especie. Así, *G. platei* fue capturado en las dos condiciones generales que detalla DeVries (1971), lagos más o menos profundos que congelan su superficie manteniendo la columna de agua a 4°C y lagos someros donde la temperatura del agua continúa descendiendo y alcanza eventualmente a permitir la congelación total (Laguna Del Mie, 0,2°C bajo 35 cm de hielo, con temperatura de aire de -20°C, datos tomados en el invierno de 2001 por Guardaparques del Parque Nacional Perito Moreno).

La información ecofisiológica disponible para Galaxiidae es escasa. Dean & Richardson (1999) hallaron experimentalmente que el 38 % de los adultos de formas diadromas de *G. maculatus* resisten durante aproximadamente 48 horas una concentración de 1 mg O₂ l⁻¹ mientras que el 61% de las larvas sobreviven en las mismas condiciones. Las larvas diadromas de *G. fasciatus* son mucho más sensibles y mueren todas luego de 12 horas de exposición. Meredith (1985; en Dean & Richardson 1999) encontró que *G. maculatus* puede sobrevivir hasta un día fuera del agua en un ambiente húmedo y concluyó que en *G. fasciatus* hay un alto consumo de oxígeno a través de la piel de la cabeza y el cuerpo. El uso de una respiración cutánea junto con la absorción de oxígeno por las branquias no es una estrategia desconocida dentro de la familia Galaxiidae. *Neochanna burrowsius*, presente sólo en Nueva Zelanda, tiene la habilidad de respirar por la piel y tomar oxígeno del aire, lo que le permite sobrevivir en cuerpos de agua con agotamientos periódicos del oxígeno disuelto (Eldon, 1979; Wells *et al.*, 1984). *Galaxias platei* presenta valores más o menos bajos de tasa metabólica (Tabla 14), una respuesta conformadora al descenso de los niveles ambientales de oxígeno y una alta resistencia a niveles bajos de oxígeno. Estas dos últimas

características resultan explicables suponiendo que por debajo de ciertas tensiones ambientales de oxígeno *G. platei* pone en juego importantes capacidades anaeróbicas, como las observadas en *Carassius auratus*, donde concentraciones de ca. 2 ppm pueden ser soportadas durante un semana sobre la base de una anaerobiosis compensatoria (Hochachka & Somero, 1971). Esto, sumado al amplio rango de tolerancia térmica que posee, nos plantea la necesidad de confirmar en el futuro si en aquellos cuerpos de agua someros y que se congelan, como la laguna Del Mie, se generan bajas tensiones de oxígeno durante el invierno, como ocurre en los pequeños estanques de carpas (Hochachka & Somero, 1971; Holopainen *et al.*, 1997).

Tabla 14. Comparación de las tasas metabólicas registradas para *G. platei*, *P. trucha* (Percichthyidae) (datos propios) y otros dos peces de aguas templadas, *C. carpio* (Cyprinidae) y *O. mykiss* (Salmonidae), tomados de Brett & Groves (1979).

	Peso (g)	Temperatura (°C)	Tasa metabólica estándar (mg O ₂ kg ⁻¹ h ⁻¹)
<i>Galaxias platei</i>	0,8-8,0	13,4-17	60-350
<i>Percichthys trucha</i>	658	11,5-16,9	47
<i>Cyprinus carpio</i>	10 ± 5	10	80
	10 ± 5	15	136
	10 ± 5	20	214
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	30	15	100

Esta estrategia de resistencia a la hipoxia con tasa metabólica reducida (Brett & Groves, 1979) y tolerancia térmica amplia se puede comparar con la estrategia adaptativa que poseen *Cyprinus carpio* (Zhou *et al.*, 2000) y *Carassius carassius* en las mismas condiciones. Los mismos resisten la hipoxia e incluso la anoxia (Holopainen *et al.*, 1997). Estas especies sobrellevan las condiciones mencionadas en forma prolongada, mediante el mantenimiento de la entrega de oxígeno a los tejidos y la reducción de la tasa metabólica, sosteniendo el suministro de energía con recursos anaeróbicos (Máxime *et al.*, 2000; Ruggerone, 2000). La hipoxia prolongada en *C.*

carpio y *C. carassius* conlleva una mayor actividad del hígado, donde se reserva glucógeno para sostener el metabolismo anaeróbico (Jobling, 1995). La supervivencia a la anoxia depende de la reserva hepática inicial y su apropiada movilización (Holopainen *et al.*, 1997). Los peces que habitan cuerpos de agua hipóxicos frecuentemente modifican la cinética enzimática disminuyendo además la actividad locomotora y la tasa de consumo de oxígeno (Zhou *et al.*, 2000).

El incremento del alto del epitelio branquial comúnmente puede ser indicador de contaminantes en el agua (Evans *et al.*, 1988) pero también puede estar relacionado con la tensión de oxígeno y la temperatura. Los cambios en las características del agua, como pH y salinidad, pueden también afectar la composición y la distribución de las células mucosas, ya que la secreción mucosa sobre las lamelas branquiales aportan una protección a la superficie de intercambio (Laurent, 1984). Los ejemplares de *G. platei* de distintos ambientes muestran diferencias en los altos de los epitelios branquiales y en la abundancia de las células mucosas. Esta variación podría deberse a las diferentes condiciones de conductividad, niveles de sólidos disueltos, disponibilidad de oxígeno disuelto y características de textura del fondo en los lagos profundos (Wetzel, 2001; Modenutti *et al.*, 2000; Milano, *observaciones personales*). Los epitelios branquiales son más altos y el número de células mucosas es menor en los ejemplares del lago Moreno que en los de laguna Del Mie. La explicación de estos resultados parece involucrar una solución de compromiso entre la prevención de daños por abrasión, gracias al engrosamiento del epitelio y la producción de mucus, y el acortamiento de las distancias de difusión en condiciones de baja disponibilidad de oxígeno mediante la disminución del alto del epitelio. Por su parte *G. maculatus* posee epitelios más bajos que *G. platei* en el mismo ambiente (lago Moreno). Allí *G. platei* está restringido al

hábitat bentónico profundo mientras que *G. maculatus* no enfrenta condiciones de abrasión en la zona litoral.

Galaxias platei se enfrenta a condiciones de turbidez en los fondos limosos del bentos profundo en lagos con aporte de arcillas glaciarias (Mascardi y Belgrano) o en ambientes someros con altísima carga de sólidos suspendidos (Coyte y Del Mie) (Tabla. 1). De este modo encuentra refugio en un hábitat que es evitado por los depredadores visuales (Rowe & Dean, 1998). Muchos galáxidos poseen una visión muy bien adaptada para ver en la oscuridad (Ali *et al.*, 1990) y muchos de ellos tienen un hábito nocturno (Kusabs & Swales, 1991; Glova *et al.*, 1992; McIntosh *et al.*, 1992; Ault & White, 1994; McIntosh *et al.*, 1994; McIntosh, 2000). *Galaxias platei* no es una excepción. Los bastones retinales de sus ojos poseen una alta complejidad mitocondrial (Schoebitz *et al.*, 1973, Randall *et al.*, 1997) sugiriendo una adaptación para los altos requerimientos energéticos de la visión en oscuridad (Ali *et al.*, 1990).

El uso de la línea lateral para la detección de presas o depredadores (Janssen & Corcoran, 1993) está bien documentado entre los peces (Pitcher, 1993). Muchas especies con buen desarrollo de la visión usan la línea lateral para localizar sus presas en condiciones crepusculares (Mohr & Bleckmann, 1998). Las especializaciones para vivir en aguas profundas incluyen adaptaciones para comer con poca luz o sin ella. En el lago Baikal hay gran diversidad anatómica en las líneas laterales entre especies que explotan diferentes nichos (Janssen *et al.*, 1999). Así mismo algunas especies de los peces marinos abisales poseen un sistema mecanoreceptor muy bien adaptado (Kajiura, 2001). En ambientes de alta turbidez *Gymnocephalus cernuus* presenta gran eficiencia en la captura de presas y forrajeo a través del uso que hace del sistema de la línea lateral. *G. cernuus* reduce la densidad de presas bentónicas y consecuentemente interfiere en el crecimiento de *Perca fluviatilis*, provocando un cambio en su dieta

(Janssen, 1997). Los galáxidos en particular, poseen la capacidad de atrapar presas en ambientes con poca o sin luz usando el sistema mecanosensorial de la línea lateral (Rowe & Dean, 1998). Dentro de Galaxiidae, la línea lateral corre a ambos lados por la mitad del tronco (McDowall, 1990). En algunos galáxidos de Australia y Nueva Zelanda existe una línea lateral accesoria (McDowall, 1997) y en otros la línea lateral cefálica está bien desarrollada (McDowall, 1998). *Galaxias platei* posee una línea lateral cefálica muy bien desarrollada que se abre al exterior por 17 poros muy evidentes (Fig. 34 y 35).

En síntesis, la distribución de *G. platei* en el amplio rango latitudinal de la Patagonia se relaciona en gran parte con una fuerte especialización morfológica y fisiológica relacionada con la vida bentónica: tiene branquias abiertas lateralmente y aletas también posicionadas lateralmente, ojos localizados dorsalmente y los labios superior e inferior gruesos (Matthews, 1998), protección branquial contra la abrasión, visión adaptada para ver en oscuridad (Schoebitz *et al.*, 1973) y una alta resistencia a la hipoxia con una baja tasa metabólica. De este modo puede enfrentar inviernos muy crudos en lagos o lagunas con su superficie congelada y lagunas someras donde probablemente durante el verano experimenta importantes cambios térmicos diarios.

Variación morfológica asociada a la depredación y a la alimentación

Galaxias platei presenta una marcada variación morfológica entre lagos. Esta variación involucra rasgos relacionados con las dimensiones de la aleta caudal y está relacionada con la intensidad de la piscivoría. La morfología también varía entre los individuos de un mismo lago, cuando el nivel de piscivoría es intermedio. La variación en la posición de las aletas dorsal, anal y pélvicas entre los individuos del lago Espejo está relacionada con el uso de algunos de los recursos tróficos del mismo.

La variabilidad morfológica intraespecífica en los peces, a menudo resulta de la competencia por los recursos en ambientes heterogéneos (Robinson & Wilson, 1994; Bell & Andrews, 1997; Skúlason *et al.*, 1999) o de la heterogeneidad espacial y temporal de la intensidad de la depredación (Brönmark & Miner, 1992; Swain, 1992; Hori, 1993). Los polimorfismos tróficos son relativamente frecuentes en lagos templados post-glaciarios y oligotróficos, con baja diversidad de especies y han sido reportados para peces de ambos hemisferios (Taylor, 1999). En el Hemisferio Norte se ha observado polimorfismo trófico en *Gasterosteus* sp. (Taylor & McPhail, 1999), *Salvelinus alpinus* (Skúlason *et al.*, 1999; Gíslason *et al.*, 1999) y *Coregonus* sp., (Bernatchez *et al.*, 1999) y en el Hemisferio Sur en *Percichthys* spp. (Ruzzante *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 2000). La depredación tiene el potencial de influir en la morfometría y en los rasgos de la historia de vida (Swain, 1992). La exposición de los individuos a la depredación ha mostrado ser un determinante de peso en el uso del microhábitat en peces de agua dulce y marinos (Werner & Hall, 1988; McCormick, 1998). Los cambios ontogenéticos en las dietas de los peces, el uso del hábitat y la tasa de crecimiento estarían también impactados por cambios en el riesgo de depredación (Mittelbach & Chesson, 1987). Por ejemplo, *Salvelinus alpinus* se encuentra en el bentos profundo y en la zona pelágica cuando se encuentra en simpatria con *S. trutta*, mientras que en alopatria, explota la zona litoral (L'abée-Lund *et al.*, 1993). *Lepomis macrochirus* prefiere el bentos donde el alimento es más abundante y los depredadores están ausentes. Sin embargo, cuando el depredador *Micropterus salmoides* está presente, los individuos pequeños de *L. macrochirus* exhiben menor preferencia por el bentos (Milinski, 1993). En peces hay ejemplos de variación morfológica inducida por depredación en respuesta a señales químicas del depredador (Stabell & Lwin, 1997). En *C. carassius*, Brönmark & Miner (1992) han demostrado que una modificación inducida

por depredación en la forma del cuerpo reduce la vulnerabilidad a la depredación. *Carassius carassius* desarrolla un cuerpo alto cuando coexiste con un pez piscívoro. Esto resulta una relativa desventaja hidrodinámica en relación con la forma de cuerpo ahusada de sus conespecíficos (Brönmark *et al.*, 1999). Los individuos de cuerpo alto compensan este incremento teniendo una tasa metabólica estándar baja (Pettersson & Brönmark, 1999).

La competencia con los salmónidos introducidos y con otras especies afecta la distribución espacial de algunos galáxidos (McIntosh, 2000) y se sabe que ha causado extinciones en algunos arroyos australianos (Tilzey, 1976). La depredación también ha tenido influencia en la distribución espacial de *G. platei* (Macchi *et al.*, 1999). Lamentablemente, no hay datos de la abundancia y distribución de las especies de peces nativos antes de la introducción de los salmónidos, durante la primera mitad del siglo XX. Esta ausencia de datos previos no permite asegurar si las especies han sido afectadas de alguna forma por esta introducción y si se hubiera producido tal efecto, en qué grado han sido afectadas la abundancia y la distribución de las especies de peces nativos. Al respecto, es poco lo que se conoce de la abundancia y la distribución de los peces Patagónicos: *G. maculatus*, *O. hatcheri* y varias de las especies de *Percichthys* que están expuestas a la depredación por parte de peces nativos y salmónidos (Macchi *et al.*, 1999). Estas especies aparecen regularmente en las redes agalleras en el litoral, en arrastres costeros y en los análisis de los contenidos estomacales. *Galaxias platei* en particular, no es frecuente en la zona litoral. Su captura ocurre habitualmente y de forma casi exclusiva en la mayoría de los lagos, asociadas al hábitat bentónico desde los 30 metros de profundidad hasta más profundo, por debajo de la termoclina de verano y la zona eufótica para la mayoría de estos lagos Patagónicos. Todo indicaría que la ausencia de *G. platei* en la zona litoral somera está asociada con la alta depredación relativa en el

área, posiblemente por los piscívoros nativos *P. trucha* y/o por los salmónidos introducidos (Arenas, 1978; Campos, 1985; Macchi *et al.*, 1999).

La familia Galaxiidae exhibe una marcada tendencia a la variación morfológica, particularmente en caracteres relacionados con la función trófica y en caracteres asociados con el esqueleto caudal (McDowall, 1998; 1999). Recientemente McDowall (1998) documentó una divergencia ecomorfológica entre las cuatro especies del género *Paragalaxias*, dos de las cuales viven en simpatria. También han sido registradas diferencias genéticas y morfológicas en *Galaxias occidentalis* entre y dentro de poblaciones de arroyos del sudoeste australiano (Watts *et al.*, 1995). *Galaxias platei* exhibe considerable variación morfológica en todo su rango de distribución desde la Patagonia Norte hasta Tierra del Fuego, variación que ha sido atribuida a causas termales (McDowall, 1971).

Se pudieron establecer tres categorías de riesgo de depredación en los lagos estudiados considerando presencia, abundancia y dieta de los depredadores y en el mismo *G. platei* (Tabla 8 y Fig. 36). Así, los lagos Gutiérrez y Moreno se consideraron en una categoría con alto riesgo de depredación, el lago Espejo y la laguna Coyte con un riesgo intermedio y por último el lago Rivadavia y los lagos de la cuenca del Río Manso con bajo riesgo de depredación. Los lagos con una alta incidencia de piscivoría están caracterizados por no poseer o poseer pocos refugios litorales, como es el caso del lago Gutiérrez y; por la presencia de *P. trucha* en el lago Moreno. Los lagos a los que se les adjudicó la categoría de bajo riesgo de depredación están caracterizados por tener una abundancia relativamente alta de alimento planctónico, como es el caso del lago Rivadavia y poseer aguas de menor transparencia, como los lagos de la cuenca del Río Manso. Esto último, favorece el refugio de *G. platei* frente a los depredadores visuales. En el lago Rivadavia es frecuente en las dietas de los salmónidos, el zooplancter de gran

tamaño *Daphnia* sp. (Fig. 36). *Daphnia* esta ausente en muchos de los lagos Andinos (Modenutti & Balseiro, 1994; Balseiro *et al.*, 1997; Modenutti *et al.*, 1998) pero es altamente abundante en este lago (Battini, *datos sin publicar*).

En general, *G. platei* ejerce mayor piscivoría en los lagos donde *P. trucha* está presente (Espejo y Moreno) que en aquellos donde *P. trucha* no forma parte de la comunidad íctica. Dos excepciones son el lago Rivadavia, en el cual hay una clara diferencia en la estructura trófica del cuerpo de agua y la laguna Coyte donde ninguna otra especie está presente y la piscivoría (canibalismo) es ejercida entre conespecíficos. Esto probablemente, aparte de la relación de depredación sobre *G. platei*, resulte de la competencia por los recursos bentónicos con *P. trucha* (Fig. 36).

Una relación significativa se ha observado entre el riesgo de depredación y la morfología caudal. Los individuos de *G. platei* que habitan lagos con riesgo de depredación alto poseen una aleta caudal corta mientras que en aquellos lagos con riesgo de depredación bajo, el largo de la aleta caudal es mayor. El incremento en las dimensiones del pedúnculo caudal mejora la propulsión de la aleta caudal, resultando en una mayor fuerza de giro y rapidez que permite evadir al depredador una vez que es detectado (Videler, 1996). Por ejemplo, los renacuajos pueden pasar desapercibidos por mantenerse inactivos o bien tienen las habilidades remarcables que pueden ayudarlos a escapar del depredador (McCollum & Leimberger, 1997). Los resultados de este trabajo sugieren que la variación morfométrica de *G. platei* puede ser interpretada y adjudicada, al menos en parte, a diferencias en el uso del hábitat y al riesgo de depredación. La aleta caudal larga que exhibe *G. platei* en condiciones de bajo riesgo de depredación probablemente resulten de sustentar su habilidad locomotora.

Las características del nicho, además de la incidencia de la piscívora, están también probablemente influenciando la morfología de *G. platei*. La información sobre

el comportamiento de alimentación de *G. platei* es poca, salvo la insinuación de una actividad trófica nocturna. Sin embargo, la relación entre la morfología caudal y la dieta dentro de los lagos sugiere un papel principal para la ingesta masiva de detrito (Wainwright, 1998). El aumento de las capacidades de locomoción puede tener efectos beneficiosos en la habilidad de comer detrito, probablemente debido a que incrementan la fuerza necesaria para perturbar el fondo.

Los resultados indican que *G. platei*, habitante de fondo especializado, presenta una variación morfológica entre lagos en la región caudal y que esta variación está altamente influenciada por la intensidad de depredación. Dentro de un lago donde la depredación es intermedia, la morfología parece estar afectada tanto por la depredación como por la diferente explotación que la especie hace de los recursos. El conjunto de características de *G. platei*, que le permiten tener una adaptación morfológica y fisiológica a la vida bentónica, así como su morfología general (McDowall, 1971; Matthews, 1998), sugieren la existencia de un conjunto complejo de rasgos y un balance de costos-beneficios. El hábitat bentónico permite a la especie comer y encontrar refugio en el detrito, probablemente como una estrategia antidepredatoria (Wootton, 1998). Al mismo tiempo, la alta frecuencia de alimento terrestre en los estómagos de *G. platei* (Macchi *et al.*, 1999) y las capturas nocturnas sugiere que durante la noche nadan hacia la zona litoral (McIntosh *et al.*, 1992) lo que concuerda con evidencias sobre peces nocturnos que forrajean con la ayuda del sistema de la línea lateral (McDowall *et al.*, 1996; Van Snik Gray & Stauffer, 1999).

En una segunda instancia de análisis, los resultados reafirman la variación de la morfología caudal de *G. platei*, pero también muestra una fuerte variación en las dimensiones cefálicas, principalmente relacionada con la boca y la cavidad faríngea. Particularmente, los individuos pertenecientes a la cuenca de Río Pico y en especial los

del lago Vilches, se caracterizan por poseer una ancha cabeza y una aleta caudal más corta aún.

Las diferencias en la dieta que pudieron ser relacionadas con la variación morfológica cefálica de *G. platei* mostraron la misma categoría de alimento, el detrito, que anteriormente fue relacionado con la variación caudal. Cuando se compara la dieta de los ejemplares de *G. platei* en lagos donde los especímenes presentan cabezas anchas frente a los de lagos donde presentan cabezas angostas, la diferencia recae sobre la utilización de detritos (lagos de la cuenca del Río Pico, sin el lago Vilches y lagos de la cuenca del Nahuel Huapi) y de insectos terrestres (lago Vilches y el resto de los lagos de la cuenca del Río Pico) como recursos alimenticios.

De acuerdo con los datos que anteriormente se han discutido, el cambio a la piscivoría en *G. platei* es probablemente inducido por competencia por el recurso trófico bentónico con *P. trucha*. En los cuerpos de agua como la laguna Coyte y los lagos de la cuenca del Río Pico, en los que ninguna otra especie de pez nativo está presente, el cambio hacia la piscivoría se debería a la competencia intraespecífica. Alternativamente, el incremento en los parámetros cefálicos de *G. platei* podría considerarse como una defensa antidepredatoria. Se ha observado en *C. carassius* una semejante modificación inducida que reduce la vulnerabilidad a la depredación (Brönmark & Miner, 1992; Holopainen *et al.*, 1997; Pettersson & Brönmark, 1999; Swain & Foote, 1999). Es posible que el aumento del ancho de la cabeza de *G. platei* en los individuos de la cuenca del Río Pico represente una limitación para el canibalismo ejercido por los individuos de mayor talla.

Los resultados de la comparación de la variación morfológica de *G. platei* y de *G. globiceps* (datos propios, además de McDowall, 1971 y Berra & Ruíz, 1994), tomando las tres variables elegidas por Berra & Ruíz (1994) para distinguir ambas

especies (Fig. 45), muestran que no es clara la existencia de diferencias interespecíficas mayores que la propia variación intraespecífica de *G. platei*. Esto sugiere que el *status* taxonómico de ambas especies debe ser revisado exhaustivamente. Los individuos considerados bajo el nombre de *G. platei* y *G. globiceps* podrían pertenecer a una única especie con gran variación intraespecífica o bien los individuos hasta el presente considerados como *G. platei* pertenecerían a dos o más especies diferentes.

Trabajos recientes sobre *Percichthys* (Cussac *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 2000) y varias especies de peces de agua dulce del hemisferio norte (Skúlason *et al.*, 1999; Swain, 1992; Taylor, 1999) que habitan lagos postglaciaros (Taylor, 1999) indican que las condiciones post pleistocénicas de los lagos andinos (Báez & Scillato Yané, 1979; Simpson, 1979) y la relativa simplicidad de estos ecosistemas facilitaría las variaciones morfológicas intralacustres. Esto provocaría la presencia de pares de especies o de formas infraespecíficas. Sin embargo la situación para *G. platei* parecería ser diferente ya que en cada uno de los lagos estudiados se encontró un solo tipo morfológico de la especie.

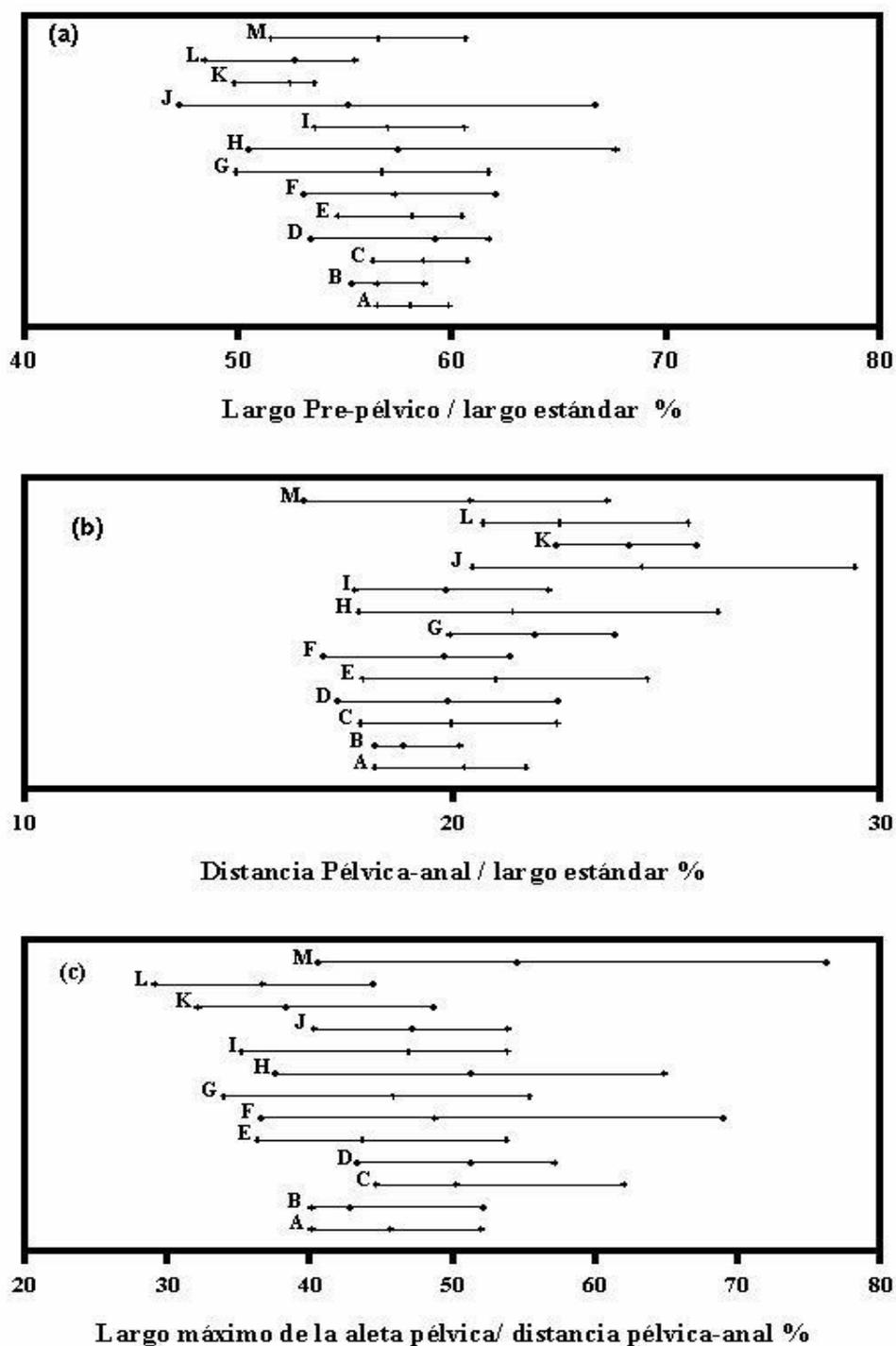


Figura 45. Diferencias morfológicas entre *G. platei* y *G. globiceps*. Largo pre-pélvico como porcentaje del largo estándar (a), Distancia entre las aletas pélvicas y anal como porcentaje del largo estándar (b) y largo máximo de la aleta pélvica como porcentaje de la distancia entre las aletas pélvicas y anal (c). Los ejemplares propios de *G. platei* provienen de los lagos A: Vilches, B: La Pava, C: Pico 2, D: Torres, E: Espejo, F: Moreno, G: Gutiérrez, H: Cuenca del Manso, I: Rivadavia y J: Coyte. Los datos de *G. globiceps* proceden de K: McDowall (1971) y L: Berra & Ruíz (1994) y los de *G. platei*, M: McDowall (1971).

Historia de vida e historia geológica

McDowall *et al.* (1994) compararon el tamaño de los huevos, la talla de los embriones a la eclosión, la talla y la edad al momento de la migración hacia las aguas dulces de formas diadrómicas de *G. maculatus* y *G. fasciatus*. Estos autores hallaron que *G. maculatus* produce pequeños huevos de los que se originan larvas pequeñas que permanecen más tiempo en el océano retornando como larvas metamórficas de mayor tamaño. Estos peces son semélparos y mueren después del desove. En cambio, *G. fasciatus* produce grandes huevos que originan larvas grandes. Su vida en el mar es breve ya que, retornan al agua dulce a una pequeña talla y retardando su madurez sexual hasta alcanzar mayor edad y mayor tamaño. En poblaciones encerradas *G. platei* produce huevos más grandes y larvas más robustas que abandonan la zona limnética a una talla más pequeña que la de las formas encerradas de *G. maculatus*. Aun cuando los huevos, embriones y larvas de ambas especies son difícilmente distinguibles, los juveniles toman diferentes caminos. *Galaxias platei* se transforma en un pez grande del bentos profundo mientras que *G. maculatus* retiene un plan corporal generalizado y una pequeña talla a la madurez sexual (Barriga *et al.*, 2002).

Galaxias platei muestra una fuerte adaptación tanto morfológica como fisiológica a la vida bentónica posee los ojos en posición dorsal, los labios engrosados, conos retinianos con alta complejidad mitocondrial (Schoebitz *et al.*, 1973) sugiriendo una adaptación a los altos requerimientos de la visión en oscuridad (Ali *et al.*, 1990) y una alta resistencia a la hipoxia y a las bajas temperaturas. Si *G. platei* y *G. globiceps* tienen un origen Gondwánico (McDowall, 1971), ello implica un largo tiempo, al menos desde el Eoceno (Cione, comunicación personal) para interactuar con *Percichthys* spp. (Cione, 1978; López Arbarello, 1993) y con el otro pez estrictamente bentónico de la Patagonia, *Diplomystes* (Azpelicueta, 1994 a). Se podría considerar una

progresiva asociación al bentos profundo, *Percichthys-Diplomystes-G. platei* (Arratia, 1983; Cussac *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998; Vigliano *et al.*, 1997, Macchi *et al.*, 1997). Esta asociación se relacionada con el número de formas originadas a nivel específico o subespecífico. *Percichthys* posee cinco especies actuales, una de ellas con dos formas simpátricas. Existen tres especies actuales de *Diplomystes* las cuales están separadas en tres cuencas de la Patagonia (cuencas del Río Colorado, del Río Negro y del Río Chubut, Azpelicueta, 1994a). *Galaxias platei* muestra una variación conspicua pero solo con formas alopátricas. Podríamos preguntarnos si el bentos profundo es realmente un ambiente con baja competencia como son considerados globalmente los lagos postglaciaros (Ruzzante *et al.*, 1998; Taylor, 1999). En ese sentido, parece que la fuerte correspondencia entre una forma corporal y un ambiente acuático indica que son pocas las vías disponibles para una forma extremadamente especializada como *G. platei* que ha evolucionado en un ambiente altamente constante, como el bentos profundo de los lagos andinos.

Galaxias platei es una de las especies endémicas de la Patagonia más ampliamente distribuidas, con llamativos rasgos de especialización. Tanto su extrema tolerancia fisiológica como las diferencias morfológicas y su historia de vida, muestran fuertes adaptaciones a los ambientes patagónicos. En particular, su especial resistencia a las bajas temperaturas y bajos niveles de oxígeno, pudo haberle permitido perdurar en los refugios glaciares (Cei, 1982; Premoli *et al.*, 2000) y ser la primer especie en recolonizar los paleolagos formados tras el retiro de los hielos (Aschero *et al.*, 1997; González, 1992; Tatur *et al.*, 2002).



Agradecimientos

Todos sabemos que desde que surge la primera idea hasta que al fin se termina de defender una tesis muchas personas de distintas maneras ponen su granito de arena. Y al fin es uno el que se lleva el mérito en su trabajo. En mi experiencia personal muchas personas hicieron posible esta tesis doctoral y a ellos les quiero agradecer.

En primer lugar agradezco al **Dr. Víctor E. Cussac** por el conocimiento y la experiencia transmitida, por su confianza, paciencia y apoyo en mi trabajo.

A una gran amiga, mamá y compañera de la vida, **Mamalia**. A quien le debo gran parte de esta tesis en especial por el aporte hecho en todos los detalles de este trabajo (ideas, gráficos, fotos mapas, etc.). A un gran amigo y compañero de grande y fructíferas discusiones en la vida y en lo profesional, **Patty**. Quien me presentó a los peces cuando yo no tenía la menor idea la rama biológica a la que dedicarme. A otro gran amigo y compañero, **Mariyo**. Quien me enseñó, con mucha paciencia como crecen los peces y a usar los programas de diseño (aunque fue él quien hizo los dibujos). Y a mi amigo-hermanito menor, **ET**. El que principalmente, se ocupó de mis peces en cautiverio, Rogelio, Manolo y Manuel, como si fueran de él (en verdad lo fueron). ¡¡Gracias de verdad!!

Agradezco a mis compañeros de laboratorio con quienes comparto gran parte de cada día y de quienes aprendí muchísimo en lo personal y en lo profesional, **Víctor, Miguel, Juana, Juan Pablo, María Eugenia, Melisa, Jorgelina, Carla, Leo, Julius y Nora**. Cada uno de ellos hizo muchísimo para que esta tesis fuera posible.

Cuatro agradecimientos en especial: a **Meli** porque con el poco tiempo que lleva en la investigación es una gran maestra de la histología, ¡Gracias Meli por estar frente al micróscopo conmigo!. A **Jua** mi compañera de equipo de esta última e interminable etapa de escribir. Y a **Juan Pablo y María Eugenia** mis compañeros galáxidos con los que compartí mucho en el campo, en el laboratorio y fuera del trabajo.

Al **Dr. Pablo H. Vigliano** quien me presentó a *Galaxias platei* y me entusiasmó con estudiar esta especie.

A los **Srs. Mauricio Uguccioni y Pepe De Guisto**, dos maestro y dos grandes personas, esas de las que vale la pena conocer. ¡Mil Gracias por todo!!

Al **Dr. Daniel Ruzzante** a quien el destino me lo puso en mi camino profesional para transmitirme mucha de su experiencia. Una gran persona, quien junto a su esposa, **Sandy Walde** y sus hijos **Pascal y Sasha Ruzzante**, protagonizaron gran parte de esta tesis doctoral y mucho tiempo en el campo.

Gracias a la **Dra. Silvia Ortubay** quien principalmente me ayudó en el traslado de los peces vivos. Ella hizo posible que los peces del lago Belgrano y muchos otros de tantos lugares, llegaran hasta Bariloche (muchos kilómetros por la ruta 40) en buen estado. Por su aporte, junto con el **Sr. Gustavo Iglesias**, en el mapa de distribución de la especie y la búsqueda bibliográfica de los registros de la especie.

Quiero agradecer a todas las personas que trabajan en el Centro de Salmonicultura Bariloche, principalmente **Willy y Noemí**. Que junto con **Víctor Báez** me dieron todo su tiempo y equipo para desarrollar los primeros experimentos en sus instalaciones.

A **Luis Mansilla ¡Ídolo!!** quien se ocupó de los pequeños (aunque no tan pequeños) detalles que hacían a mi trabajo. Siempre listo con su caja de herramientas para resolver lo que necesité.

A los **guardaparques del Parque Nacional Perito Moreno**, que con voluntad tomaron datos en invierno de la laguna Del Mie.

A **Ricardo Ferriz** por permitirme medir los ejemplares de la Cuenca del río Pico.

A todas las personas del Parque Nacional Lago Puelo, desde el **Sr. Intendente Roberto** quien autorizó nuestro trabajo por 10 días en la cocina del la propia Intendencia, a las chicas que trabajan en la intendencia a quienes les trastocamos su rutina laboral durante el tiempo que allí trabajamos, a los guardaparques, **Félix, Horacio, Arturo, Fanny** quienes nos acompañaron en el bote y sobre todo cada mañana nos traían el tacho con los peces vivos hasta la Intendencia, a **Leo** con quien compartimos su casa (el quincho) durante nuestra estadía en el Parque, a las voluntarias **Paulina y Sol y los chicos de la Brigada de Incendios** del Parque (ICE), con quienes también compartimos el quincho en un momento en que los incendios arrasaban con todo. ¡Gracias por su buena onda!

Al Laboratorio de Parasitología del CRUB, a la cabeza de la **Dra. Liliana Semenas, Norma, Verónica, Carlos, Anita y Gusti**. Con quienes compartí todos los *G. platei* del lago Moreno y algún otro con parásitos interesantes (para ellos) de otros ambientes. Y además siempre pusieron lo mejor de ellos para cada necesidad que tuve en el ámbito laboral y a veces personal, como los mates o los prestamos de yerba.

A las personas del laboratorio de Limnología del CRUB, **Gonzalo, Mariana, Claudia, Vero y Beatriz** por miles de consultas y bibliografía. Y a **Esteban** por su ayuda informática.

A **Cacho Cotarro** por su ayuda y esfuerzo en las fotos de microscopía electrónica.

A mis amigos: **Mary, Pata, Lucio y Teo; Flor, Lato, Juan Y Paly; Pata, Mono y Ange; Amalia, Santi y Pably; May; Andre, Silvia y Naty; Gusti y Sonia; Anita, Cacho, Mato, Inés, Belunchu y Fran; Mario, Gus y Lili; la Enana; Gaby y el Negro**. Todos vivieron conmigo esta experiencia de la tesis, pero bueno para eso están los amigos ¡Mil Gracias!!!!!!.. Especialmente a **Mary** por su apoyo incondicional a lo largo de estos 17 años que llevamos juntas, a **Silvia** quien la leyó y corrigió entera y sobre todo me soportó, a **Gus** quien me ayudó a armarla y me tuvo una paciencia infinita y a **Juan** que me resolvió la impresión de las fotos. También les doy las ¡Gracias! a: **Galende, Mirian, Vir, Pedry, Moni, Marcela, González, el Grof** (en especial por el mapa viejo) quienes en lo personal me brindaron todo su apoyo. A la barra de "**el Bar**", principalmente **Martín, Nora Baccalá, la Pato, Horacio**...con los que comparto los almuerzos diarios y en esa hora le dan a mi día una cuota de alegría. ¡¡Gracias a todos!!

Y aún más importante les agradezco a **mis padres**, por todo su amor y apoyo, a mis hermanos y en especial a mis tres tesoros, **María Pía, Macarena y Pepe**.

Y finalmente a **Murphy** cuya presencia se sintió de forma constante en esta última etapa de la tesis.

El presente trabajo fue parcialmente subsidiado por: Universidad Nacional del Comahue (UNC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), National Geographic Society, NSERC (Canadá).



Referencias bibliográficas

- Ali, M. A.; Sakurai, S. & Collin S. P. 1990. Adaptative radiation of the retina in Galaxiidae (Salmoniformes). Australian Journal of Zoology 38: 173-186.
- Almirón, A.; Azpelicueta, M.; Casciotta, J. & López Cazorla, A. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. Biogeographica 73: 23-30.
- Alonso, M. F.; Vigliano P. H.; Macchi P. J.; Milano D.; Denegri A. & Lippolt G. E. 1997. Extensive fish surveys from lakes of Atlantic and Pacific basins on the Andean region of northern Patagonia. En libro de Resúmenes: 7º Conferencia Internacional sobre Conservación y Gestión de Lagos. Lacar '97 Vol. 2.
- Añón Suárez, D. 1991. Distribución del bentos en el lago Escondido (Río Negro, Argentina) con especial énfasis en los quironómidos (Diptera, Chironomidae). Studies on Neotropical Fauna and Environment 26: 149-157.
- Añón Suárez, D. 1997. Estructura y dinámica de la taxocenosis Chironomidae (Diptera, Nematocera) de un lago Andino. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 181 pp.
- Arenas, J. N. 1978. Análisis de la alimentación de *Salmo gairdneri* Richardson en el Lago Riñihue y Río San Pedro, Chile. Medio Ambiente 3: 50-58.
- Arratia, G.; Peñafort, M. B. & Menú- Marque, S. 1983. Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. Deserta 7: 48-107.
- Aschero C. A.; Goñi, R.A.; Civalero, M. T.; Molinari, R. L.; Espinosa, S. L.; Guraieb, A. G. & Bellelli, C. T. 1998. Holocenic Park: Arqueología del Parque Nacional Perito Moreno (PNPM). Anales de la Administración de Parques Nacionales Nº 17, 64 pp.
- Ault, T. R. & White, R. W. 1994. Effects of habitat structure and the presence of brown trout on the population density of *Galaxias truttaceus* in Tasmania, Australia. Transactions of the American Fisheries Society 123: 939-949.
- Azpelicueta, M. M. 1994a. Los Diplomístidos en Argentina (Siluriformes, Diplomystidae). Fauna de Agua dulce de la República Argentina 40 (4): 1-27.
- Azpelicueta, M. M. 1994b. Three East-Andean species of *Diplomystes* (Siluriformes: Diplomystidae). Ichthyology and Exploration of Freshwaters 5: 223-240.
- Azpelicueta, M.; Almirón, A.; López Cazorla, A. & Casciotta, J. 1996. Geographical distribution of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces: Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia. Biogeographica 72: 157-160.
- Báez, A. M. & Scillato Yané, G. J. 1979. Late Cenozoic environmental changes in temperate Argentina. En: The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal

- (Duellman, W.E. ed.). Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas Monograph No. 7: 141-156.
- Baffico, G. D. 2000. Periphyton community of Nahuel Huapi lake (Patagonia, Argentina) related to environmental factors. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* 27: 211-215.
- Baffico, G. D. 2001. Variations in the periphyton community structure and dynamic of Lake Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia* 455: 79-85.
- Balseiro, E. & Modenutti, B. E. 1990. Zooplankton dynamics of Lake Escondido (Río Negro, Argentina) with special reference to a population of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida). *International Review Gesamten Hydrobiologia* 75: 475-491.
- Balseiro, E. & Modenutti, B. E. 1998. Pelagic communities and ecosystem processes in Andean Patagonian lakes. *Ecología Austral* 8:183-189.
- Balseiro, E. G.; Modenutti, B. E. & Queimaliños, C. P. 1997. Nutrient recycling and shifts in N:P ratio by different zooplankton structures in a South Andes lake. *Journal of Plankton Research* 19: 805-817.
- Barriga, J. P.; Battini, M. A.; Macchi, P. J.; Milano, D. & Cussac V. E. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 349-363.
- Battini, M. A.; Alonso, M. F & Cussac, V. E. 1995. Growth and nutritional condition of the larvae of *Odontesthes microlepdotus* (Atherinidae): an experimental approach. *Environmental Biology of Fishes* 42: 391-399.
- Battini, M. A. 1998. Los estadios tempranos de vida de *Galaxias maculatus* (Jenyns,1842) y *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909), con especial referencia a su alimentación y crecimiento. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 187 pp.
- Becker, C. D. & Genoway, R. G. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. *Environmental Biology of Fishes* 4: 245-256.
- Bell, M. A. & Andrews, C. A. 1997. Evolutionary consequences of postglacial colonization of fresh water by primitively anadromous fishes. En: *Evolutionary Ecology of Freshwater Animals* (Streit, B.; Städler, T. & Lively, C. M. eds.). Birkhäuser Verlag Basel/Switzerland. 323-363.
- Benzie, V. 1968. Stages in the normal development of *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 2: 606-627.
- Bernatchez, L.; Chouinard, A. & Lu, G. 1999. Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 173-194.

- Berra, T. M. & Ruíz V. H. 1994. Rediscovery of *Galaxias globiceps* Eigenmann from Southern Chile. Transactions of the American Fisheries Society 123: 595-600.
- Brett, J. R. & Groves, T. D. D. 1979. Physiological energetics. En: Hoar, W. S., D. J. Randall & J. R. Brett (ed). Fish Physiology: Bioenergetics and growth. Academic Press INC. 8: 279-352.
- Brönmark, C. & Miner, J. G. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. Science 258: 1348-1350.
- Brönmark, C.; Pettersson, L. B. & Nilsson, P. A. 1999. Predator-induced defense in crucian carp. En: The ecology and evolution of inducible defenses (Tollrian, R. & Harvell, C. D. ed.). New Jersey: Princeton. 203-217.
- Campos, H. 1970. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. Noticiero Mensual 14: 3-9.
- Campos, H. 1972. Kariology of three galaxiid fishes *Galaxias maculatus*, *G. platei*, and *Brachigalaxias bullocki*. Copeia 1972: 368-370.
- Campos, H. 1979. Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthyes: Salmoniformes). Archivos de Biología y Medicina Experimental 12: 107-118.
- Campos, H. 1984. Gondwana and neotropical galaxioid fish biogeography. Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes. Thomas M. Zaret (ed). Dr Junk Publishers. The Hague, Netherlands: 113-125.
- Campos, H. 1985. Distribution of the fishes in the Andean rivers in the South of Chile. Archiv Für Hydrobiologie 104: 169-191.
- Campos, H. 1986. Productividad íctica de ríos y lagos araucanos. En Trabajos presentados en el Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Vila, I & Fagetti, E (eds) Santiago; Chile. COPESCAL Doc Téc. 4: 8-32.
- Cei, J. M. 1982. Reliquias y refugios, al sur del trópico, de la herpetofauna Austral Pleistocénica Sudamericana. En: Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología. Mérida, Venezuela. 213-227.
- Cervellini, P. M.; Battini, M. A & Cussac, V. E. 1993. Ontogenetic shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). Environmental Biology of Fishes 36: 283-290.
- Cione, A. L. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. Ameghiniana 15 (1-2): 183-208.
- Crowl, T. A.; Townsend, C. R. & McIntosh, A. R. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. Fish Biology and Fisheries 2: 217-241.

- Cussac, V. & Maggese, M. 1986. Oogenesis in *Rhamdia sapo* (Pisces: Pimelodidae). Stages of the oocyte, egg's envelopes and effects of the human chorionic gonadotropin. *Revista Brasileira de Biología* 46 (1): 139-147
- Cussac, V. & Ortubay, S. 2002. Gametogenesis and development of *Gymnocharacinus bergi* (Pisces: Characidae): reproductive mode relative to environmental stability. *Environmental Biology of Fishes* 63: 289-297.
- Cussac, V. E., Cervellini, P. M. & Battini, M. A. 1992. Intralacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae) during their early life history. *Environmental Biology of Fishes* 35: 141-148.
- Cussac, V. E.; Ruzzante, D. E.; Walde, S.; Macchi, P. J.; Ojeda, V.; Alonso, M. F. & Denegri M. A. 1998. Body shape variation of three species of *Percichthys* in relation to their coexistence in the Limay River basin, in northern Patagonia. *Environmental Biology of Fishes* 53: 143-153.
- Cussac, V.; Battini, M.; Ortubay, S.; Macchi, P.; Milano, D.; Alonso, M. & Barriga, J. 2001. Edad de los sistemas, complejidad y peces autóctonos: el factor nativo. En libro de Resúmenes de XX Reunión Argentina de Ecología. Bariloche, Argentina. Pág. 19.
- Dean, T. L. & Richardson, J. 1997. Responses of seven species of native freshwater fish and a shrimp to low levels of dissolved oxygen. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 33: 99-106.
- Del Valle, A. & Núñez, P. 1990. Los peces de la provincia del Neuquén: Informe Técnico N° 31. CEAN. Junín de los Andes. 86 pp.
- DeVries, A. L. 1971. Freezing resistance in fishes. En: Hoar, W. S. & Randall, D. J (ed.) *Fish Physiology: Environmental relations and behaviour*. Academic Press INC. 6: 157-190.
- Díaz, M. 1994. Fitoplancton de lagos andinos-patagónicos: su relación con los factores abióticos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires. 178 pp.
- Díaz, M. & Pedrozo, F. 1995. Nannoplankton and trophic status of the Andean Patagonian Lakes, Argentina. En libro de Resúmenes del XXVI Congreso Internacional de la Asociación de Limnología Teórica y Aplicada. San Pablo, Brasil. Pág. 356.
- Dione, W. & Reartes, J. L. 1975. Susceptibilidad de algunos peces del Paraná medio expuestos a temperaturas extremas en condiciones de campo y laboratorio. *Physis* 34: 129-137.
- Drago, E. & Quirós, R. 1996. The hydrochemistry of the inland waters of Argentina: a review. *International Journal Salt Lake Research* 4:315-325.
- Eldon, G. A. 1979. Habitat and interspecific relationships of the Canterbury mudfish, *Neochanna burrowsius* (Salmoniformes: Galaxiidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13: 111-119.

- Evans, R.; Brown, S. B. & Hara, T. J. 1988. The effects of aluminium and acid on the gill morphology in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Environmental Biology of Fishes* 22: 299-311.
- Fausch K. D. & White, R. J. 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 1220-1227.
- Férriz, R. A. 1987. Biología del puyen "*Galaxias maculatus*" (Jenyns) (Teleostomi, Galaxiidae) en un embalse norpatagónico. Ciclo de vida, ciclo gonadal y fecundidad. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 6: 29-38.
- Férriz, R. A. 1989. Alimentación de *Percichthys colhuapiensis* (Mac Donagh, 1955) y *P. trucha* (Girard, 1854) (Osteichthyes, Percichthyidae) en el embalse Ramos Mexía, provincia del Neuquén, Argentina. *Iheringia* 69: 109-116.
- Férriz, R. A. 1993. Algunos aspectos de la dieta de cuatro especies ícticas del Río Limay (Argentina). *Revista de Ictiología* 2/3:1-7.
- Formas, J. R. 1979. La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En. *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal* (Duellman, W.E. ed.). Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas Monograph No. 7. 341-369
- Fraser, D. F. & Cerri, R. D. 1982. Experimental evaluation of predator-prey relationship in a patchy environment: consequences for habitat use patterns in minnows. *Ecology* 63: 307-313.
- Fry, F. E. J. 1971. Effects of environmental factors on the physiology of fish. En Hoar, W. S. & Randall, D. J (ed.). *Fish Physiology: Environmental relations and behaviour*. Academic Press INC. 6: 1-98.
- Fuster de Plaza, M. L. & Plaza, J. C. 1955. Nuevos ensayos para obtener la reproducción artificial de las percas o truchas criollas (*Percichthys* sp.). *Publicación Miscelánea N° 407*. Ministerio de Agricultura y Ganadería. 47 pp.
- Gaglioti, P. V. 1993. Efectos del pastoreo en la comunidad de algas adheridas de un ambiente lénticos andino. En libro de Resúmenes de XVI Reunión Argentina de Ecología. Pág. 43.
- Gíslason, D.; Ferguson, M. M.; Skúlason, S. & Snorrason, S. S. 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2229-2234.
- Glova, G. J.; Sagar, P. M. & Näslund, &. 1992. Interaction for food and space between populations of *Galaxias vulgaris* Stokell and juvenile *Salmo trutta* L. in a New Zealand streams. *Journal of Fish Biology* 41: 909-925.

- Gómez, S. E. 1988. Susceptibilidad a diversos factores ecológicos extremos, en peces de la Pampasia bonaerense, en condiciones de laboratorio. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional del La Plata. 308 pp.
- Gómez, S. E. 1990. Some thermal ecophysiological observations on the catfish *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Pisces, Trichomycteridae). *Biota* 6: 89-95.
- Gonotec, 1998. Osmomat 030. Instruction manual. 16 pp.
- González, M. A. 1992. Paleoambientes del Pleistoceno Tardío/Holoceno. Temprano en la cuenca de los lagos Belgrano y Burmeister (47° 40'/48° Sur, 72° 30' Oeste, Santa Cruz). Fundación Carl C. Zon Caldenius. Informe Técnico N° 9: 1-7.
- González Regalado, T. 1945. Los peces de los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Lanín y Los Alerces, Anales del Museo de la Patagonia. Ministerio de Obras Públicas 1: 121-133.
- Gosztanyi, A. E. & McDowall, R. M. 1974. Zoogeography of *Galaxias maculatus* in South America. *Copeia* 1974(4): 978-979.
- Grossman, F. 1993/1994. Interacciones tróficas entre trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), pejerrey patagónico (*Patagonina hatcheri*) y perca (*Percichthys trucha*) en un ambiente patagónico. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 24-25: 15-25.
- Grossman, G. D.; Ratajczak, R. E.; Crawford, M. & Freeman, M. C. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68: 395-420.
- Guerrero, C. A. 1989. Demografía y dinámica de la población de la perca de boca grande *Percichthy colhuapiensis* del embalse Ezequiel Ramos Mexía. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. 201 pp.
- Guerrero, C. A., 1991. Crecimiento de la perca de boca chica (*Percichthys trucha*) en cuatro ambientes lénticos patagónicos (Argentina). En: Trabajos presentados al Segundo Taller Internacional sobre Ecología y Manejo de Peces en Lagos y Embalses, Santiago, Chile. Vila, I. (ed). COPESCAL Doc. Téc. 9: 47-71
- Haffer, J. 1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. En. *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal* (Duellman, W.E. ed.). Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas Monograph No. 7: 107-140.
- He, X. & Kitchell, J. F. 1990. Direct and indirect effects of predation on a fish community: a whole lake experiment. *Transactions of American Fisheries Society* 119: 825-835.
- Hill, R. W. 1980. *Fisiología Animal Comparada: Un enfoque ambiental* (ed). Reverté. Barcelona. 901 pp.
- Hochachka, P.W. & Somero, G.N. 1971. Biochemical adaptation to the environment. En: Hoar, W. S. & Randall, D. J (ed.) *Fish Physiology: Environmental relations and behaviour*. Academic Press INC. 6: 99-156.

- Hoff, G. R. & Fuiman, L. A. 1993. Morphology and composition of red drum otoliths: Changes associated with temperature, somatic growth rate and age. *Comparative Biochemistry and Physiology* 106A: 209-219.
- Holopainen, I. J.; Tonn, W. M. & Paszkowski, C. A. 1997. Tales of two fish: the dichotomous biology of crucian carp (*Carassius carassius* (L.)) in northern Europe. *Annales Zoologici Fennici* 34: 1-22.
- Hori, M. 1993. Frequency dependent natural selection in the handedness of scale eating cichlid fish. *Science* 260 (5105) 216-219.
- Iriondo, M. 1989. Quaternary lakes of Argentina. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 70:81-88.
- Iwaszkiw, J. M. 1991. Fecundidad de la perca de boca chica *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) de la laguna Esquel, Chubut, Argentina. En libro de Resúmenes: IV Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral Santa Fe.
- Janssen, J. 1997. Comparison of response distance to prey via the lateral line in the ruffe and yellow perch. *Journal of Fish Biology* 51: 921-930.
- Janssen, J. & Corcoran, E. 1993. Lateral line stimuli can override vision to determine sunfish strike trajectory. *Journal of Experimental Biology* 176: 299-305
- Janssen, J.; Sideleva, V. & Biga, H. 1999. Use of the lateral line for feeding in two Lake Baikal sculpins. *Journal of Fish Biology* 54: 404-416.
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. 1st ed. Chapman & Hall, London. 309 pp.
- Johnson, G. D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bulletin of Marine Science* 52 (1): 3-28.
- Johnson, J. A. & Kelsch, S. W. 1998. Effects of evolutionary thermal environment on temperature-preference relationships in fishes. *Environmental Biology of Fishes* 53: 44-458.
- Jonsson, B. & Gravem, F. R.. 1985. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes* 14: 281-293.
- Kajiura, S. M. 2001. Head morphology and electrosensory pore distribution of carcharhinid and sphyrnid sharks. *Environmental Biology of Fishes* 61: 125-133.
- Kováč, V.; Copp, G. H. & Francis, M. P. 1999. Morphometry of the stone loach, *Barbatula barbatula*: do mensural characters reflect the species' life history thresholds? *Environmental Biology of Fishes* 56: 105-115
- Krueger, C. C. & May, B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 66-77.
- Kusabs, & A. & Swales, S. 1991. Diet and food resource partitioning in koaro, *Galaxias brevipinnis* (Günther), and juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Richardson),

- in two Taupo streams, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 317-325.
- L'abée-Lund, J. H.; Langeland, A.; Jonsson, B. & Ugedal, O. 1993. Spatial segregation by age and size in Arctic charr: a trade-off between feeding possibility and risk of predation. *Journal of Animal Ecology* 62: 160-168.
- Langeland, A.; L'abée-Lund, J. H.; Jonsson, B. & Jonsson, N. 1991. Resource partitioning and niche shift in arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 60: 895-912.
- Laurent, P. 1984. Gill Internal Morphology. En: H. S. Hoar & , D. J. Randall (ed.). *Fish Physiology: Gills*. Academic Press INC. 10 A: 73-183.
- Logan, M. S.; Iverson, S. J.; Ruzzante, D. E.; Walde, S. J.; Macchi, P. J.; Alonso, M. F. & Cussac, V. E. 2000. Long term diet differences between morphs in trophically polymorphic *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) populations from the southern Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 599-616.
- Lombarte, A. & Lleonart, J. 1993. Otolith size changes related with body growth, habitat depth and temperature. *Environmental Biology of Fishes* 37: 297-306.
- López Arbarello, A. 1993. Análisis morfométrico de las especies argentinas de la familia Percichthyidae (Osteichthyes, Perciformes). Seminario de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 114 pp.
- López, H. L.; Menni, R. C. & Miquelarena, A. M. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática* 12: 1-50
- Lydeard, Ch. & Belk, M. C. 1993. Management of indigenous fish species impacted by introduced mosquitofish: an experimental approach. *The Southwestern Naturalist* 38: 370-373.
- Macchi, P. J. 1991. Ecología trófica de los peces autóctonos del Lago Moreno, (Brazo Morenito). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. 106 pp.
- Macchi, P. J.; Milano, D.; Alonso, M. F. & Vigliano, P. H. 1997. Alimentación, relaciones trópicas y uso del espacio de la comunidad de Peces del lago Gutiérrez, Prov. De Río Negro. II Congreso Argentino de Limnología. Buenos Aires. Pág. 97.
- Macchi, P. J.; Cussac, V. E.; Alonso, M. F. & Denegri, M. A. 1999. Predation relationships between introduced salmonids and native fish fauna in lakes and reservoirs of northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 227-236.
- Magnan, P. 1988. Interaction between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 999-1009.

- Magnan, P. & FitzGerald, G. J. 1982. Resource partitioning between brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and creek chub (*Semotilus atromaculatus* Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1612-1617.
- Martoja, R. & Martoja Pierson, M. 1970. Técnicas de histología animal. Toray-Masson S.A. Barcelona. 450 pp.
- Mastrarrigo, V. 1948. Reproducción artificial de la perca o trucha criolla (*Percichthys trucha*). Almanaque del Ministerio de Agricultura de la Nación . Buenos Aires. 427-434.
- Matthews, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. 2nd ed. Chapman & Hall, Norwell, Massachusetts. 756 pp.
- Máxime, V.; Pichavant, K.; Boeuf, G. & Nonnotte, G. 2000. Effects of hypoxia on respiratory physiology of turbot, *Scophthalmus maximus*. *Fish Physiology and Biochemistry* 22: 51-59.
- McCollum, S. A. & Leimberger, J. D. 1997. Predator-induced morphological changes in a amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109: 615-621.
- McCormick, M. I. 1998. Ontogeny of diet shifts by microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology* 132: 9-20.
- McDonagh, E. 1950. Las razas de las percas o truchas criollas (*Percichthys*) y su valor para la repoblación pesquera. *Revista del Museo de La Plata* 6: 71-150.
- McDonagh, E. 1953. Las truchas criollas. *Anales Museo Nahuel Huapi* 3: 89-104.
- McDonagh, E. 1955. Las truchas criollas (*Percichthys*) del Lago Colhue Huapi. (Comodoro Rivadavia) y el problema de la especie. *Revista del Museo de La Plata* 6: 297-329.
- McDonagh, E. & Thormahlen, A. 1945. Observaciones sobre las especies de truchas criollas. *Revista del Museo de La Plata* 4: 139-193.
- McDowall, R. M. 1966. Further observations on *Galaxias* whitebait and their relation to the distribution of the Galaxiidae. *Tuatara* 14: 12-18.
- McDowall, R. M. 1969. Relationships of Galaxioid Fishes with a further discussion of Salmoniform classification. *Copeia* 4:796-824.
- McDowall, R. M. 1970. The galaxiid fishes of New Zealand. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 139 (7): 341-431.
- McDowall, R. M. 1971. The galaxiid fishes of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 50: 33-73.
- McDowall, R. M. 1978. Sexual dimorphism in a Australian galaxiid (Pisces: Galaxiidae). *Australian Zoologist* 19: 309-314.
- McDowall, R. M. 1980. Freshwater fishes and plate tectonics in the southwest Pacific. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 31: 337-351.

- McDowall, R. M. 1984. Southern hemisphere freshwater Salmoniforms: Development and relationships. En: Moser, G. H. ed. Ontogeny and systematic of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication. I: 150-153
- McDowall, R. M. 1990. When galaxiid and salmonid fishes meet, a family reunion in New Zealand. *Journal of Fish Biology* 37: 35-43.
- McDowall, R. M. 1997. An accessory lateral line in some New Zealand and Australian galaxiids (Teleostei: Galaxiidae). *Ecology of Freshwater Fish* 6: 217-224.
- McDowall, R. M. 1998. Phylogenetic relationships and ecomorphological divergence in sympatric and allopatric species of *Paragalaxias* (Teleostei: Galaxiidae) in high elevation Tasmanian lakes. *Environmental Biology of Fishes* 53: 235-257.
- McDowall, R. M. 1999. Caudal skeleton in Galaxias and Allied Genera (Teleostei: Galaxiidae). *Copeia* 1999: 932-939.
- McDowall, R. M., Robertson, D. A. & Saito, R. 1975. Occurrence of galaxiid larvae and juveniles in the sea. *New Zealand Journal of Marine and Research* 9: 1-9.
- McDowall, R. M.; Mitchell, C. P. & Brothers, E. B. 1994. Age at migration from the sea of juvenile *Galaxias* in New Zealand (Pisces: Galaxiidae). *Bulletin of Marine Science* 54: 385-402.
- McDowall, R. M.; Main, C. P.; West, D. W. & Lyon, G. L. 1996. Terrestrial and benthic foods in the diet of the shortjawed kokopu *Galaxias postvectis* Clarke (Teleostei: Galaxiidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 30: 257-269.
- McIntosh, A. R. 2000. Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2140-2151.
- McIntosh, A. R.; Crowl, T. A. & Townsend, C. R. 1994. Size-related impacts of introduced brown trout on the distribution of native common river galaxias. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 28: 135-144.
- McIntosh, A. R.; Townsend, C. R. & Crowl, T. A. 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in New Zealand stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13: 285-294.
- Menni, R. C.; Gómez, S. E. & López Armengol, F. 1996. Subtle relationships: freshwater fishes and water chemistry in southern South America. *Hidrobiologia* 328: 173-197.
- Meredith, A. S. 1985. Metabolism and cutaneous exchange in an amphibious fish *Neochanna burrowsius* Phillipps. PhD thesis. University of Canterbury. 242 pp.
- Mermoz, M. & Martín, C. 1986. Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales. 22 pp.

- Milano, D. 1996. Reproducción d la perca de boca chica *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes, 1840) del Lago Moreno. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. 54 pp.
- Milano D. & Vigliano, P. H. 1997. Nuevos registros de *Galaxias platei* Steindachner, 1898 en lagos andinos-patagónicos (Teleostei: Osmeriformes: Galaxiidae). *Neotrópica* 43: 109-111.
- Milano, D.; Cussac, V. E.; Macchi, P. J.; Ruzzante, D. E.; Alonso, M. F.; Vigliano P. H & Denegri, M. A. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*. 61/1: 138-156.
- Milinski, M. 1993. Predation risk and feeding behaviour. En: *Behaviour of teleost fishes*. Chapman & Hall, London. 285-305.
- Minns, CH. K. 1990. Patterns of distribution and association of freshwater fish in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 24: 31-44.
- Mittelbach, G. G. & Chesson, P. L. 1987. Predation risk: Indirect effects of fish populations. En: *Predation. Direct and indirect impact on aquatic communities* (Keefoot, W. C. & Sih, A. eds.). New England: Hanover. 315-332
- Modenutti, B. E. & Balseiro, E. G. 1994. Zooplankton size spectrum in four lakes of the Patagonian Plateau. *Limnologia* 24: 51-56.
- Modenutti, B. E.; Balseiro, E. G.; Queimaliños, C. P. 2000. Ciliate community structure in two South Andean lakes: the effect of lake water on *Ophrydium naumanni* distribution. *Aquatic Microbial Ecology* 21: 299-307.
- Modenutti, B. E.; Balseiro, E. G.; Queimaliños, C. P.; Añón Suárez, D. A.; Diéguez, M. C & Albariño, R. J. 1998. Structure and dynamic of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 3: 179-186.
- Mohr, C. & Bleckmann, H. 1998. Electrophysiology of the cephalic lateral line of the surface-feeding fish *Aplocheilus lineatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 3: 807-815.
- Moore, S. E.; Larson, G. L. & Ridley, B. 1986. Population control of exotic raimbow trout in streams of a natural area park. *Environmental Management* 10: 215-219.
- Morris, D.; Zagarese, H.; Williamson, C.; Balseiro, E.; Hargreaves, B.; Modenutti, B.; Moeller, R & Queimaliño, C. 1995. The attenuation of UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography* 40: 1381-1391.
- Nagahama, Y. 1983. The funcional morphology of teleost gonads. En: W. S. Hoar, D. J. Randall & E. M. Donaldson (ed). *Fish Physiology: Reproduction. Endocrine tissues and hormones*. Academic Press INC. 10 A: 223-275.
- Navas, J. R. 1987. Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*. *Zoología* 14: 7-38.

- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. 3^o ed. John Wiley & Sons, INC. 600 pp.
- Nilsson, N. A. 1985. The niche concept and the introduction of exotics. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 62: 128-135.
- Norusis, M. J. 1986. SPSS/PC+ Advanced statistics. SPSS inc. Chicago, Illinois.
- Oldani, N & Padín, O. 1986. Abundancia de larvas de puyen (*Galaxias platei*) y caracterización limnológica del Lago Buenos Aires (Santa Cruz, Argentina). Informe Técnico ILPLA. 20 pp.
- Ortubay, S. 2001a. Ictiofauna del lago Cisne, Parque Nacional Los Alerces. Delegación Regional Patagonia. Administración de Parques Nacionales. 8 pp.
- Ortubay, S. 2001b. Ictiofauna del Parque Nacional Perito Moreno. Delegación Regional Patagonia. Administración de Parques Nacionales. 16 pp.
- Ortubay, S. 2002a. Relevamiento de la ictiofauna en el Parque Nacional Lanín. Primera parte: cuencas del río Hua Hum y del lago Filo Hua Hum. Delegación Regional Patagonia. Administración de Parques Nacionales. 25 pp.
- Ortubay, S. 2002b. Relevamiento de lagunas del Parque Nacional Los Alerces. Segunda parte: lagunas Escondida, Neira y Torrecillas. Delegación Regional Patagonia. Administración de Parques Nacionales. 9 pp.
- Ortubay, S & Cussac, V. 2000. Threatened fishes of the world: *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae). Environmental Biology of Fishes 58: 144.
- Ortubay, S & Wegrzyn, D. 1991. Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). Medio Ambiente 11: 84-89.
- Ortubay, S & Wegrzyn, D. en prensa. "Salmonid-free water bodies in Patagonia (Argentina)" (enviado Water SA, recibido sept 2001).
- Ortubay, S. G.; Semenas, L. G.; Ubeda, C. A.; Quaggiotto, A. E. & Viozzi, G. P. 1994. Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos. Dirección de Pesca Subsecretaría de Recursos Naturales, Provincia de Río Negro. 110 pp.
- Ortubay, S. G.; Gómez, S. E. & Cussac, V. E. 1997. Lethal temperatures of a Neotropical fish relic in Patagonia, the scale-less characinid *Gymnocharacinus bergi*. Environmental Biology of Fishes 49: 341-350.
- Pannella, G. 1980. Growth patterns in fish sagittae. En: D. C. Rhoads & R. A. Lutz (ed) Skeletal Growth of Aquatic Organisms, Plenum Press, New York. 519-560.
- Pedrozo, F. Chillrud, S. Temporetti, P & Díaz, M. 1993. Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of Northern Patagonian Andes (39° 5' -42° S; 71°W) (Argentina). Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie 25: 207-214.
- Pen, L. J.; Gill, H. S.; Humphries, P. & Potter, I. C. 1993. Biology of the black-stripe minnow *Galaxiella nigrostriata*, including comparisons with the other two *Galaxiella* species. Journal of Fish Biology 43: 847-863.

- Pérez, G. L. 1998. Perfiles de penetración lumínica y pigmentos fotosintéticos en un lago andino. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. 68 pp.
- Pérez, G. L.; Queimaliños, C. P. & Modenutti, B. E. 2002. Light climate and plankton in the deep chlorophyll maximum in North Patagonian Andean lakes. *Journal of Plankton Research* 24 (6): 591-599.
- Petterson, L. B. & Brönmark, C. 1999. Energetic consequences of an inducible morphological defence in crucian carp. *Oecologia* 121: 12-18.
- Pitcher, T. J. 1993. *Behaviour of Teleost Fishes*. 2nd ed. Chapman & Hall, London, UK. 715 pp.
- Pollard, D. A. 1971a. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). I: Life cycle and origin. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 22: 91-123.
- Pollard, D. A. 1971b. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). II: Morphology and systematic relationships. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 22: 125-137.
- Pollard, D. A. 1972a. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). III: Structure of the gonads. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 23:17-38.
- Pollard, D. A. 1972b. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). IV: Nutritional cycle. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 23: 39-48.
- Pollard, D. A. 1973. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). V: Composition of the diet. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 24: 281-295.
- Premoli, A. C. Kitzberger, T. & Veblen, T. T. 2000. Isozyme variation and recent biogeographical history of the long-lived conifer *Fitzroya cupressoides*. *Journal of Biogeography* 27: 251-260.
- Queimaliños, C. P. 1997. Some physical and biological factors affecting a spring-summer phytoplankton dynamic in a shallow, temperate lake of south Andes (Argentina). *International Review of General Hydrobiology* 82: 147-160.
- Quirós, R. & Drago, E. 1985. Relaciones entre variables físicas, morfométricas y climáticas en lagos patagónicos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 16:181-199.
- Quirós, R., Cuch, S & Baigún, C. 1986. Relación entre la abundancia de peces y ciertas propiedades físicas, químicas y biológicas, en lagos y embalses patagónicos (Argentina). En Trabajos presentados en el Taller Internacional sobre ecología y manejo

- de peces en lagos y embalses. Vila, I & Fagetti, E (eds) Santiago; Chile. COPESCAL Doc Téc. 4: 180-202.
- Randall, D., Burggren, W. & French, K. 1997. *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*. 4th ed. New York. 728 pp
- Ricker, 1975. Computations and interpretation of biological statistic of fish populations. Fisheries Research of Canada Bulletin 191, Ottawa, Ontario. 382 pp.
- Ringuelet, R. A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2: 1-122.
- Ringuelet, R. A.; Aramburu, R. H. & Alonso, A. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*. 1st edn. (Provincia de Buenos Aires. Comisión de Investigación Científicas). Buenos Aires. 602 pp.
- Robinson, B. W. & Wilson, D. S. 1994. Character release and displacement in fishes: A neglected literature. *American Naturalist* 144: 596-627.
- Rosen, D. E. 1974. Phylogeny and zoogeography of salmoniforms fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153: 269-325.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 24: 431-464
- Ross, S. T. 1991. Mechanisms structuring stream fish assemblages: are there lessons from introduced species? *Environmental Biology of Fishes* 30: 359-368.
- Rowe, D. K. & Dean, T. L. 1998. Effects of turbidity on the feeding ability of the juvenile migrant stage of six New Zealand freshwater fish species. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 32: 21-29.
- Ruggerone, G. T. 2000. Differential survival of juvenile sockeye and coho salmon exposed to low dissolved oxygen during winter. *Journal of Fish Biology* 54:1013-1016.
- Ruzzante, D. E.; Walde, S; Cussac, V. E.; Macchi, P. J.; & Alonso, M. F. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* 65:191-214.
- Sagar P. M. & Eldon, G. A. 1983. Food and feeding of small fish in the Rakaia River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 17: 213-226.
- Schluter, D. 1996. Ecological causes of adaptive radiation. *The American Naturalist* 148: 40-64.
- Schoebitz, K.; Rodríguez Echandia, E. L. & Campos, H. 1973. Complex mitochondria in the retinal cones of the Teleost *Galaxias platei*. *Journal of Microscopie* 18: 109-114.
- Scott, W. B. & Crossman, E. J. 1978. *Poissons d'eau douce du Canada*. Office des Recherches sur les pêcheries du Canada, Ottawa. Bull. 184. 1026 pp.

- Simonović, P. D.; Garner, P.; Eastwood, E. A.; Kováč, V & Copp, G. H. 1999. Correspondence between ontogenetic shifts in morphology and habitat use in minnow *Phoxinus phoxinus*. *Environmental Biology of Fishes* 56: 117-128
- Simpson, B. B. 1979. Quaternary biogeography of the high montane regions of South America. En *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. (Duellman, W.E. ed.). Kansas Museum of Natural History, University of Kansas. Monograph No. 7: 157-188.
- Skúlason, S. & Smith, T. B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Tree* 10: 366-370.
- Skúlason, S.; Snorrason, S. S. & Jónsson, B. 1999. Sympatric morphs, populations and speciation in freshwater fish with emphasis on arctic charr. En: *Evolution of biological diversity* (Magurran, A. E. & May, R. M., eds.). New York: Oxford. 70-92.
- Sokal R. R. & Rohlf F. J. 1969. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: W. H. Freeman and Co. 832 pp.
- Soto, D.; Arismendi, I.; Sanzama, J. & Jara, F. 2001. Expansión de especies salmonideas en el sur de Chile: se ocupan nichos vacíos. En libro de Resúmenes de XX Reunión Argentina de Ecología. Bariloche, Argentina. Pág. 34.
- Stabell O. B. & Lwin, M. S. 1997. Predator-induced phenotypic changes in crucian carp are caused by chemical signal from conspecifics. *Environmental Biology of Fishes* 49: 145-149.
- Stoks, R.; De Block, M.; Van Gossum, H. & De Bruyn, L. 1999. Phenotypic shifts caused by predation: selection or life-history shifts? *Evolutionary Ecology* 13: 115-129.
- Swain, D. P. & Foote, C. J. 1999. Stocks and chameleons: the use of phenotypic variation in stock identification. *Fisheries Research* 43: 113-128.
- Swain, D. P. 1992. Selective predation for vertebral phenotype in *Gasterosteus aculeatus*: reversal in the direction of selection at different larval sizes. *Evolution* 46: 998-1013.
- Tatur, A.; Del Valle, R.; Bianchi, M. M.; Outes, V.; Villarosa, G. Niegodzisz, J. & Debaene, G. 2002. Late Pleistocene palaeolakes in the Andean and Extra-Andean Patagonia at mid-latitudes of South America. *Quaternary International* 89: 135-150.
- Taylor, E. B. 1999. Species pairs of north temperate freshwater fishes: Evolution, taxonomy and conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 299-324.
- Taylor, E. B. & McPhail, J. D. 1999. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insights from mitochondrial DNA. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 271-291.
- Taylor, E. B.; Foote, C. J. & Wood, C. C. 1996. Molecular genetic evidence for parallel life-history evolution within a Pacific salmon (sockeye salmon and kokanee, *Oncorhynchus nerka*). *Evolution* 50: 401-416.

- Torres, P., R. Franjola, V. Cubillos, J. C. Miranda & R. Vera. 1988. Parasitismo en ecosistemas de agua dulce en Chile. I. Presencia de metacercarias del género *Stephanostomum* (Digenea: Acanthocolpidae) en peces. *Journal of Veterinary Medicine Serie B* 35:169-177.
- Thomasson, K. 1959. Araucarian lakes. *Acta Phytogeographica Suecica* 47:11-139.
- Tilzey, R. D. J. 1976. Observations on interactions between indigenous Galaxiidae and introduced Salmonidae in the Lake Eucumbene Catchment, New South Wales. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 27: 551-564.
- Van Snik Gray, E. & Stauffer, J. R. 1999. Comparative microhabitat use of ecologically similar benthic fishes. *Environmental Biology of Fishes* 56: 443-453.
- Videler, J. J. 1996. *Fish Swimming*. Chapman & Hall London, UK. 260 pp.
- Vigliano, P. H. & Lippolt, G. E. 1991. El factor humano de la pesca deportiva y recreacional de salmónidos en el lago Fonck, Provincia de Río Negro, Argentina. *Medio Ambiente* 11: 69-78.
- Vigliano, P. H.; Macchi, P. J.; Alonso, M. F.; Denegri, M. A.; Lippolt, G.; Milano, D. & Padilla, G. 1997: Rendimiento y Distribución Espacial de la Comunidad de Peces del lago Gutiérrez, Prov. de Río Negro. En libro de Resúmenes de II Congreso Argentino de Limnología. Buenos Aires. Argentina. Pág. 158.
- Vigliano, P.; Macchi, P.; Alonso, M.; Denegri, A.; Milano D.; Lippolt, G. & Padilla, G. 1999. Un diseño modificado y procedimiento de calado de redes agalleras para estudios cuali-cuantitativos de peces por estratos de profundidad en lagos araucanos. *Natura Neotropicalis* 30: 1-11.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10: 181-213.
- Wainwright, P.C. 1998. Ecomorphology of prey capture in fishes. En: *Ichthyology: recent research advances* (Saksena, D.K. ed.). New Delhi: Oxford. 403-415
- Waters J. M. & Burrige, C. P. 1999. Extreme intraspecific mitochondrial DNA sequence divergence in *Galaxias maculatus* (Osteichthys: Galaxiidae), one of the world's most widespread freshwater fish. *Molecular Phylogenetic and Evolution*. 11(1): 1-12
- Watts, R. J.; Storey, A. W.; Hebbert, D. R. & Edward, D. H. D. 1995. Genetic and morphological differences between populations of the western minnow, *Galaxias occidentalis*, from two river systems in south-western Australia. *Marine and Freshwater Research* 46: 769-777.
- Wegrzyn, D. & Ortubay, S. 1991. Nuestros salmónidos. Dirección de Pesca, Ministerio de Recursos Naturales, Provincia de Río Negro. 120 pp.

- Wells, R. M. G.; Forster, M. E. & Meredith, A. S. 1984. Blood oxygen affinity in the amphibious fish *Neochanna burrowsius* (Galaxiidae: Salmoniformes). *Physiological Zoology* 57: 261-265.
- Werner, E. E. & Hall, D. J. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology* 69: 1352-1366.
- Werner, E. E.; Hall, D. J.; Mittelbach, G. G. & Gilliam, F. J. 1983. Experimental test of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64: 1525-1539.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3rd ed. Academic Press. San Diego. 1006 pp.
- Wootton, R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes*. 2nd ed. London: Kluwer Academic Publications. 386 pp.
- Zama, A. 1986. Some biological observations on the galaxiid fish, *Galaxias platei*, collected en Southern Chile. *Japanese Journal of Ichthyology* 32: 450-453.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Análisis*. 4th ed. Prentice-Hall, Inc, New Jersey. 663 pp.
- Zhou, B. S.; Wu, R. S. S.; Randall, D. J.; Lam, P. K. S.; Ip, Y. K. & Chew, S. F. 2000. Metabolic adjustments in the common carp during prolonged hypoxia. *Journal of Fish Biology* 57: 1160-1171.

