

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE

ECOLOGÍA E HISTORIA DE VIDA DE
Aplochiton zebra (OSMERIFORMES,
GALAXIIDAE) EN AGUAS PATAGÓNICAS

AUTORA

LIC. MARÍA EUGENIA LATTUCA

DIRECTOR

DR. VÍCTOR E. CUSSAC

CO-DIRECTOR

DR. MIGUEL A. BATTINI

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN
BIOLOGÍA

Marzo de 2006

A mi familia y muy especialmente a mi hijita

ÍNDICE

RESUMEN	<i>i</i>
ABSTRACT	<i>iv</i>
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS GENERALES Y PARCIALES	12
3. MATERIALES Y MÉTODOS	13
3.1. ÁREA DE ESTUDIO	13
3.2. CAPTURA DE PECES	18
3.3. REVISIÓN DE MATERIAL DE COLECCIÓN	21
3.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	21
3.5. SISTEMÁTICA E IDENTIFICACIÓN	21
3.6. MORFOLOGÍA	23
3.6.1. Relación de la morfología con el riesgo por depredación y la transparencia de los lagos.	24
3.7. ECOLOGÍA TRÓFICA	26
3.7.1. Análisis de las dietas	26
3.7.2. Relación entre la morfología y dieta en <i>A. zebra</i>	28
3.7.3. Interacciones tróficas	29
3.7.4. Tamaños de presas.	29
3.8. EDAD Y CRECIMIENTO	29
3.8.1. Crecimiento diario	29
3.8.2. Crecimiento anual	35
3.8.3. Estimación de las fechas de eclosión y desove.	38
3.9. REPRODUCCIÓN	38
3.10. DESARROLLO EMBRIONARIO.	39
3.10.1. Condiciones ambientales para el desove.	39

3.10.2. Descripción del desarrollo	40
3.11. FISIOLÓGÍA Y METABÓLICA	41
3.11.1. Tolerancia térmica	41
3.11.2. Preferencia térmica	43
3.11.3. Nivel mínimo mínimo de oxígeno y tasa metabólica ...	46
4. RESULTADOS	49
4.1. CAPTURA DE PECES	49
4.2. REVISIÓN DE MATERIAL DE COLECCIÓN Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	49
4.3. IDENTIFICACIÓN	56
5.3.1. Características del adulto	56
5.3.2. Características del juvenil	61
4.4. MORFOLOGÍA	64
4.4.1. Relación de la morfología con el riesgo por depredación y transparencia de los lagos	69
4.5. ECOLOGÍA TRÓFICA	72
4.5.1 Análisis de las dietas	72
4.5.2. Relación entre la dieta y la morfología	80
4.5.3. Interacciones tróficas	82
4.5.4. Tamaños de presas	82
4.6. EDAD Y CRECIMIENTO	86
4.6.1. Edad y crecimiento diario	86
4.6.2. Edad y crecimiento anual	96
4.6.3. Estimación de las fechas de eclosión	103
4.7. REPRODUCCIÓN	103
4.7.1 Proporción de sexos e índice gonadosomático	103
4.7.2. Gónadas femeninas	106
4.7.3. Gónadas masculinas	108
4.7.4. Dimorfismo sexual	110

4.7.5. Adquisición de la madurez sexual	110
4.7.6. Establecimiento de la época de desove	112
4.7.6. Condiciones ambientales para el desove	112
4.8. DESARROLLO EMBRIONARIO	114
4.8.1 Embriones libres	115
4.9. FISIOLÓGÍA TÉRMICA Y METBÓLICA	118
4.9.1 Tolerancia térmica	118
4.9.2 Preferencia térmica	124
4.9.3. Nivel mínimo crítico de oxígeno y tasa metabólica	126
5. DISCUSIÓN	129
5.1. DISTRIBUCIÓN	129
5.2. MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA TRÓFICA	129
5.3. EDAD Y CRECIMIENTO	133
5.4. REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO	136
5.5. MOVIMIENTOS INTRALACUSTRES	139
5.6. FISIOLÓGÍA TÉRMICA Y METABÓLICA	140
6. BIBLIOGRAFÍA	147
7. AGRADECIMIENTOS	170

RESUMEN

Aplochiton zebra está presente en cuencas de vertiente pacífica de la Patagonia, tanto en poblaciones diadrómicas como encerradas, mayormente fuera del área glacial del Pleistoceno. El análisis de la morfología de *A. zebra* no mostró dependencia de la forma corporal con el ambiente para individuos con LE > 40 mm, no obstante los ejemplares menores de los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen mostraron diferencias en el diámetro del ojo y en la longitud de la aleta dorsal. Los juveniles del lago Puelo, donde la transparencia del agua es menor, tuvieron ojos más grandes, mientras que los juveniles capturados en el lago Futalaufquen, de mayor transparencia, mostraron los diámetros de ojos más pequeños. La relación entre los componentes principales de la morfología y la dieta en los lagos Puelo y Futalaufquen indica que, en parte, la morfología de los pequeños juveniles podría correlacionarse con la dieta. Los hábitos tróficos de la especie mostraron un cambio del zooplancton al bentos litoral. La captura de ejemplares con peces en sus estómagos amplió el espectro trófico de *A. zebra*, caracterizada anteriormente como “predador de invertebrados”. El análisis de las interacciones tróficas puso de manifiesto un solapamiento significativo entre la dieta de juveniles de *A. zebra* y *Oncorhynchus mykiss* en la zona litoral de los lagos. *Aplochiton zebra* a su vez fue consumido por adultos de *Percichthys trucha* y *Salmo trutta*. Para el análisis del crecimiento se validó la frecuencia de formación de los anillos diarios en los otolitos *sagittae* de juveniles, mediante experimentos de marcado con oxitetraciclina. Los individuos capturados en los distintos ambientes correspondieron a siete grupos de edad, entre 0+ y 7+ años. Los datos largo

estándar - edad de juveniles pequeños (incrementos diarios) se ajustaron el modelo de Laird-Gompertz ($LS_t = 9.244 e^{1.881 (1 - \exp(-0.0162 t))}$) y los datos largo estándar - edad para los ejemplares mayores (marcas anuales) se ajustaron al modelo de von Bertalanffy ($LS = 155.93 (1 - e^{(-0.624 (t + 0.08))})$). A partir de estos datos también se calcularon las tasas de crecimiento para los lagos Puelo y Rivadavia. La determinación de la edad y el estudio gonadal a nivel histológico permitieron estimar la talla - edad de la primera madurez sexual en 129,8 mm LS y 3 años para las hembras con oocitos vitelogénicos y en 116,4 mm LS y 2 años para los machos con espermatozoides. El conteo de oocitos vitelogénicos en ovario permitió establecer la fecundidad en 5700-6400 huevos por hembra. La estimación de la época de desove provino de 4 evidencias: 1) la presencia de huevos en las paredes de concreto de la trampa de peces del arroyo Pocahullo, 2) el estado gonadal de los adultos colectados en el mismo ambiente, 3) el análisis del crecimiento diario en los juveniles del lago Rivadavia y 4) el análisis del crecimiento anual y de la frecuencia de tallas de los ejemplares del lago Puelo. Se estableció una única época de desove por lago, que varía latitudinalmente entre Julio-Agosto (Lago Lácar), Agosto (Lago Puelo) y Septiembre (Lago Rivadavia). Se describió el desarrollo embrionario de la especie, a una temperatura media diaria de 4,5 °C, que no difirió del resto de los galáxidos. La eclosión ocurrió entre 40 y 42 días después del desove y los embriones libres midieron 9-13 mm LT. Las características térmicas de *A. zebra* lo ubican entre las especies con amplios rangos de tolerancia térmica (euritérmicas) y, aparentemente, con bajas capacidades de aclimatación. El rango de temperaturas de capturas ocupa una fracción importante (50%) del rango de tolerancia térmica, excediendo incluso el rango de temperaturas de

preferencia. Esto indicaría una solución de compromiso entre su óptimo metabólico y cuestiones ecológicas tales como la evasión a la depredación y la disponibilidad de alimento.

La información presentada en este trabajo permitió clarificar la distribución y diversos aspectos de la historia de vida de *A. zebra*, con importantes implicancias en la conservación de la especie.

ABSTRACT

Aplochiton zebra is represented in Pacific watersheds of Patagonia, by diadromic as well as landlocked populations, mainly outside of the Pleistocenic glacial area. *Aplochiton zebra* individuals larger than 40 mm standard length (SL) did not show any dependence of body shape on the lakes where they were caught. The morphological analysis of smaller juveniles from Puelo, Rivadavia and Futalaufquen lakes showed differences in eye diameter and dorsal fin length. Juveniles from Lake Puelo, where water transparency showed the minimum value, had larger eyes, and those from Lake Futalaufquen, with high transparency values, showed the smallest eyes. The relationship between PCs for morphology and for diet, indicates that, at least in part, variation in body shape could also be related to diet. Feeding habits of *A. zebra* showed a change from zooplankton to littoral species with growth. An increase in prey items size with increasing fish size was also noted. The presence of fish in the stomach contents of *A. zebra* greater than 115 mm SL (Lake Puelo) enlarges the trophic spectrum of the species, previously defined as an invertebrate predator. The analysis of trophic interactions revealed a significant diet overlap between *A. zebra*, *Galaxias platei*, *Odontesthes hatcheri* and *Oncorhynchus mykiss*, in the littoral zones of the lakes. *Aplochiton zebra* was, in turn, preyed upon by *Percichthys trucha* and *Salmo trutta* adults. For growth analyses, the daily frequency of increment deposition in *sagittae* otoliths was initially validated by means of tetracycline marking experiments. Individuals captured in different lakes belonged to seven age groups. Then, the SL - age data of juveniles (daily increments) were fitted to a Laird-Gompertz growth model ($SL_t = 9,244 e^{1,881 (1-$

$\exp(-0,0162 t)$) and the SL - age data of larger individuals (annual marks) were fitted to a von Bertalanffy growth model ($SL = 155.93 (1 - e^{(-0,624 (t + 0,08)})}$). Growth rates were also calculated from these data, for Puelo and Rivadavia lakes. Age determination and the histological analyses of gonads allowed us to establish that the smallest male with running milt was 116,4 mm SL and the smallest vitellogenic female was 129,8 mm SL, two and three years old respectively. Fecundity was rather high, from 5.700 to 6.400 adherent eggs per female. Spawning season was predicted to occur on the basis of the following evidence: a) the presence of eggs in Pocahullo stream during July and August (2001, 2003 and 2004), b) the gonadal development of the fish caught in the same stream in winter 2003-2004, c) the analysis of otolith daily growth increments in juveniles from Rivadavia and Puelo lakes, and d) the individual size distribution of Lake Puelo individuals throughout the year. *Aplocheilichthys zebra* has a short winter-spring spawning season that varies latitudinally between July-August (Lake Lácar), September-October (Lake Puelo) and October-November (Lake Rivadavia). Embryonic development of *A. zebra*, which did not differ from the other Galaxiidae, took 40-42 days at a mean daily temperature of 4,45 °C. Size at hatching was 7,9 – 12,7 mm TL. The thermal physiology of *A. zebra* places it among species with a wide thermic tolerance range (eurithermics) and, apparently with low acclimation capacities. The range of capture temperatures occupied an important fraction (50%) of the tolerance range, even exceeding the range of preference temperatures. This could indicate a trade-off between the metabolic optimum and some ecological cues, such as evasion from predation and food availability.

The information presented in this work allowed us to clarify the species distribution and its main life history traits, with important implications on the species conservation.

1. INTRODUCCIÓN

Los lagos y ríos de la Patagonia tienen una ictiofauna poco diversa, probablemente como consecuencia de una activa historia de orogenia, glaciaciones y vulcanismo (Formas 1979, Báez & Scillato Yañé 1979, Clapperton 1993, Turner *et al.* 2005, Gonzalez 1992, Aschero *et al.* 1998, Tatur *et al.* 2002, Villagrán 1991, Mercer 1976, Lara 1997).

La Provincia Patagónica pertenece a la subregión Austral de la región Neotropical (Ringuelet 1975). 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, donde se encuentran presentes las familias Galaxiidae, Trichomycteridae, Diplomystidae, Atherinopsidae y Percichthyidae (Ringuelet *et al.* 1967, Ringuelet 1975, Arratia *et al.* 1983, López *et al.* 2003, Ortubay *et al.* 1994, Almirón *et al.* 1997, Dyer 2000, Menni 2004). A ellas se sumó la introducción intencional de varias especies de Salmonidae (Navas 1987), al comienzo del siglo XX. Las introducciones en la Argentina comenzaron en el año 1904 (Tulian 1908), llevadas a cabo tanto por entes gubernamentales como privados (Pascual *et al.* 2001). La mayoría han desarrollado en poblaciones auto sostenidas en el sur y oeste del país (Quirós 1991, Pascual *et al.* 2000). Casi 100 años después, cinco especies de salmónidos están establecidas en nuestro territorio. Las más comunes y ampliamente distribuidas son *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) y *Salvelinus fontinalis* (Mitchill 1814). *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) y *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1794) tienen distribuciones más restringidas, siendo la

primera común en algunos ríos de las provincias del Neuquén y Chubut y la segunda en el Lago Argentino e inmediaciones, habiéndose detectado recientemente su presencia también en las aguas del Parque Nacional Perito Moreno, Santa Cruz (S. Ortubay com. pers.). Si bien las introducciones directas de salmones marinos en Argentina no han sido exitosas (Wergzyn & Ortubay 1991), actualmente se encuentra a *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) en algunos ríos de vertiente pacífica como el Carrenleufú, el Pico o el Futaleufú (Chubut), los que remontan para desovar provenientes de Chile, donde la salmonicultura tiene gran desarrollo y los escapes son frecuentes.

La familia Galaxiidae presenta una distribución circumpolar restringida a las aguas templado-frías del hemisferio sur (McDowall 1971a). Esta familia incluye nueve géneros divididos en tres subfamilias: la subfamilia Lovettinae, representada por una sola especie (*Lovetia sealii* Johnston 1883) en Tasmania, la subfamilia Aplochitoninae con tres especies (*Aplochiton zebra* Jenyns, 1842, *Aplochiton taeniatus* Jenyns, 1842 y *Aplochiton marinus* Eigenmann, 1928) en Sudamérica y por último, la subfamilia Galaxiinae que 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 2 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), *Brachygalaxias gothei* Busse, 1982 y *Galaxias globiceps* Eigenmann, 1928 se encuentran sólo al oeste de los Andes y desde Chiloé hacia el norte, mientras que *A. zebra*, *A. taeniatus*, *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) y *Galaxias platei* Steindachner

1898 se encuentran a ambos lados de los Andes (McDowall 1971a,b, Ringuelet 1975, Campos 1979, Arratia *et al.* 1983).

Günther (1864) propuso inicialmente la creación de la familia Aplochitonidae compuesta por los géneros *Aplochiton*, *Lovettia* y *Prototroctes*. Años más tarde, McDowall (1969b) redefinió la familia y ubicó al género *Prototroctes* dentro su propia familia, Prototroctidae, criterio que fue avalado por numerosos autores (Patterson 1970, Rosen 1974, Berra *et al.* 1982). Aún así, siempre fue dudosa la condición monofilética de la familia Aplochitonidae. La actual composición de la familia Galaxiidae (con las tres subfamilias arriba mencionadas) fue propuesta por Begle (1991), quien considera a los Aplochitoninae el grupo hermano de los Galaxiinae. Si bien Nelson (1994) sigue a Begle (1991) en su clasificación, no descarta la necesidad de mayores estudios sobre la filogenia de *Aplochiton* y *Lovettia*. Williams (1996, 1997) sigue considerando correcta la inclusión de dichos géneros dentro de la familia Aplochitonidae, basándose en estudios osteológicos y musculares del suspensorio. De la misma manera la monofilia de *Galaxias* se ve cuestionada por los resultados de Carrea (2005) y García-Revilla (2005).

La distribución geográfica de los galáxidos ha llevado a considerable polémica (Menni 2004). Las primeras ideas propuestas contemplaban la necesidad de conexiones terrestres para explicar las distribuciones conocidas (Gill 1893, Oliver 1925, Stokell 1953). Las dos hipótesis definidas son la de vicariancia (Croizat *et al.* 1974, Rosen 1974, 1978, Campos 1984) y la de dispersión transoceánica (McDowall 1964, 1978, 1980, 1990, 2002).

La hipótesis de la vicariancia sugiere que la familia Galaxiidae está presente en todos los continentes gondwánicos, menos Antártida e India, y que

su distribución refleja la deriva continental a partir de la fragmentación mesozoica. Dicha hipótesis surge de la comparación de la distribución de esta familia con la de otros grupos (*Notophagus*, quironómidos y aves) cuyos rangos de distribución son bien conocidos y abarcan las masas terrestres que, previo a su fragmentación, formaron parte del continente gondwánico (Brundin 1966, Rosen 1974, Humphries 1981, Humphries *et al.* 1986, Hill 1996). Rosen (1974) sostuvo que una hipótesis gondwánica de distribución explica de manera sencilla los centros de población actualmente separados de los galáxidos. Insiste incluso en que “es posible descubrir en qué partes de la tierra del Gondwana deben haberse originado los galáxidos, identificando el grupo hermano primitivo en una filogenia bien establecida del grupo”. Así señala que en los Aplochitonidae (de nivel subfamiliar para él), las formas sudamericanas como *Aplochiton* pueden representar un grupo hermano primitivo del género *Lovettia*, una forma tasmaniana muy especializada. A su criterio, esto “quizá indicaría que los Aplochitonidae se originaron en el fragmento sudamericano de Gondwana”, y como este grupo es el hermano primitivo de los Galaxiinae, toda la familia (Galaxiinae + Aplochitoninae sensu Rosen) podría haberse originado en América del Sur, extendiéndose hacia el Este a través de aguas continentales (en lugar de a través del mar), para colonizar África, y vía el continente Antártico a Australia y Nueva Zelanda (Menni 2004).

McDowall (1984, 2000, 2002) argumenta que la existencia de una biota gondwánica sólo puede ser demostrada por el registro fósil y que los registros fósiles de los galáxidos son muy limitados. Además, señala que si la distribución data del Mesozoico, las especies han sido extraordinariamente estables y conservativas en su morfología a lo largo de un período de

aproximadamente 80 millones de años. En contraposición, la teoría de la dispersión transoceánica propone que aquellas especies presentes en más de una de las grandes áreas de distribución (Australia, Nueva Zelanda, Sudamérica), son diádromas, con un estadio larval marino de varios meses de duración en su historia de vida (McDowall 1988, 1990, McDowall *et al.* 1994). La dispersión a través del océano de esta fase larval migratoria sería el mecanismo responsable de los vastos rangos de distribución de los galáxidos y de su estabilidad fenotípica a través del constante flujo génico. Al respecto, McDowall (1970) cita la distribución de *G. maculatus*, resaltando que sus juveniles han sido encontrados a 700 km de la costa en Nueva Zelanda y 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). Evidencias sobre afinidades isoenzimáticas y secuencias de ADN mitocondrial respaldan la hipótesis de la dispersión para esta especie (Berra *et al.* 1996, Waters & Burrige 1999, Waters *et al.* 2000).

McDowall (1971b) se inclina a creer que la hipótesis de la vicariancia no debería ser invocada para explicar la distribución de *Aplochiton*. Argumenta que se conocen estadios de vida marinos de *Lovettia* y se sospechan en *Aplochiton*; de modo que la dispersión a través del mar, como debe haber ocurrido en *G. maculatus*, es plausible. La segunda razón consiste en que la cercanía filogenética de *Aplochiton* y *Lovettia* no está bien establecida, de modo que si correspondieran a diferentes familias, el rango transpacífico de los “Aplochitonidae” sería un artefacto taxonómico y la cuestión no tendría mayor significado zoogeográfico (Menni 2004).

La identificación y la distribución de *Aplochiton* señalan un conjunto de incógnitas. *Aplochiton taeniatus* fue mencionada en la Argentina desde el Lago Lácar hacia el sur, hasta Tierra del Fuego (Ringuelet *et al.* 1967). *Aplochiton zebra* ha sido citada para los ríos de la cuenca del Río Negro (Pozzi 1945), pero Ringuelet *et al.* (1967) limitan su distribución a Tierra del Fuego e Islas Malvinas (McDowall 1971a) y su presencia no ha sido registrada en cuerpos de agua pertenecientes a cuencas del Atlántico, con excepción de la cita de Pozzi (1945) y Piacentino (1999). Además, los únicos trabajos donde se detallan las localidades de captura son los de Jenyns (1842), Günther (1866), González Ragalado (1945), McDowall (1971a), Bruzone (1986), Ruiz *et al.* (1993), Ortubay *et al.* (1994, corregido por S. Ortubay), Ruiz & Berra (1994), Piacentino (1999) y McDowall *et al.* (2001). Estas localidades han sido resumidas en Cussac *et al.* (2004).

El establecimiento de la distribución de *Aplochiton* y la medida en que la distribución presente es un remanente de la original, luego de impactos humanos como la construcción de represas, la pesca y la destrucción del hábitat, es uno de los mayores obstáculos en el estudio de la especie (Campos 1970a, b, 1985). La distribución de *Aplochiton* en Sudamérica coincide con la de *G. maculatus* pero difiere de la de *G. platei*, principalmente en la existencia de una franja latitudinal (43° a 50° S) donde las poblaciones encerradas de *Aplochiton* y *G. maculatus* están ausentes de la zona glacial, pero *G. platei* está bien representado. Más importante, aún cuando *Aplochiton* y *G. maculatus* parecen compartir el área de distribución, son escasos los registros puntuales de ambas especies en los mismos lagos y ríos, lo que podría indicar algún tipo de mutua exclusión. De las 59 localidades de captura de *Aplochiton* y 124

localidades de captura de *G. maculatus* citadas en Cussac *et al.* (2004), sólo 11 son coincidentes y sólo una corresponde a un lago en la Patagonia continental Argentina.

En los últimos años el estudio de los peces nativos de la Patagonia ha aumentado considerablemente (Ferriz *et al.* 1998, Pascual *et al.* 2002, Baigún & Ferriz 2003). Sin embargo, las investigaciones relacionadas con las especies de *Aplochiton* son muy escasas (Campos 1969, McDowall 1969a, 1971a, 1984, McDowall & Nakaya 1988, Williams 1996).

Las características más sobresalientes de *Aplochiton* son la ausencia de escamas, la presencia de una aleta adiposa y la posición adelantada de la aleta dorsal. Las variaciones morfológicas producen algunas dificultades taxonómicas. Dentro de ambas especies existe considerable variación interpoblacional en algunos caracteres merísticos. Para *A. taeniatus* se encontró que el número de vértebras varía de acuerdo a la naturaleza del cuerpo de agua del cual provienen los peces, siendo considerablemente mayor en las poblaciones diadrómicas que en las lacustres o fluviales (McDowall 1971a). Diferencias similares se encontraron en la cantidad de branquiespinas, siendo mayores los valores para las poblaciones lacustres que para las fluviales o diadrómicas. Las poblaciones de los lagos mostraron también un mayor número de radios en la aleta pectoral que en otras poblaciones. Otros caracteres merísticos fueron muy estables, con pequeñas variaciones entre las poblaciones (McDowall 1971a).

Poco se sabe sobre el hábitat de esta especie, McDowall (1969a) capturó un juvenil en el Lago Villarrica (Chile), entre rocas cerca de la costa, en la desembocadura de un pequeño arroyo. En cuanto a la biología reproductiva,

A. taeniatus, con una fecundidad de 2.500 a 3.000 oocitos, desova en agua dulce durante el invierno. Los huevos son esféricos, demersales y se los encuentra firmemente adheridos al sustrato, con un tiempo de desarrollo de aproximadamente 20 días. Los embriones libres y larvas son alargados, delgados y con el saco vitelino bajo las aletas pectorales. La cola representa un 25 % del largo del cuerpo. El pliegue impar rodea el tronco y la cola. Presentan un gran melanóforo delante del ano, otros a lo largo del abdomen y en el pedúnculo caudal. Cuando la larva alcanza una longitud de 24 mm tiene bien diferenciados los radios en las aletas dorsal, caudal, anal y pectoral y ya son evidentes los esbozos de las aletas pélvicas. La aleta adiposa está también diferenciada. La pigmentación está limitada a los melanóforos ubicados a lo largo del abdomen (McDowall 1984). Capturas de *A. taeniatus* en Fiordo Aisén, al sur de Chile, muestran que ocurren movimientos hacia el mar. Los ejemplares de *A. zebra* capturados en Chile (McDowall 1971a) en cuerpos de agua lóticos fueron encontrados principalmente en la desembocadura de pequeños arroyos, bajo cubiertas rocosas o entre bancos de vegetación en pequeñas piletas formadas a los costados de los arroyos. Ejemplares más grandes fueron encontrados entre grandes piedras en la base de caídas de agua.

Poco se sabe sobre la reproducción de esta especie, Smitt (1901) y Eigenmann (1928) encontraron que *A. zebra* desova durante el mes de marzo.

La introducción de salmónidos (Macchi *et al.* 1999, Pascual *et al.* 2002, Milano *et al.* 2002, 2006) genera disminución de la fauna nativa (McIntosh *et al.* 1994), cambios en las relaciones tróficas y en las condiciones ambientales (McDowall 2003) e interacciones negativas entre las especies involucradas

(Macchi *et al.* 1999, Milano *et al.* 2002). En lagos y ríos andinos de la provincia de Chubut, *A. zebra* era una especie considerada abundante por los pobladores locales antes de la introducción de los salmónidos, sin embargo, sus poblaciones han disminuido o desaparecido (Wegrzyn & Ortubay 1991). Los salmónidos han sido en parte responsables de la declinación o desaparición de las poblaciones de peces nativos en Nueva Zelanda y Australia (McDowall 1990, Glova *et al.* 1992, McIntosh *et al.* 1992, 1994) y los mecanismos responsables de estos efectos negativos son la competencia, la depredación y la alteración del hábitat (Krueger & May 1991).

Quirós (1991) planteó que la coexistencia entre peces nativos y salmónidos era posible gracias a la complejidad estructural y la diversidad de hábitats. Así, la zona litoral de los lagos, con un alto grado de complejidad estructural debido a la presencia de macrófitas, piedras, raíces y troncos sumergidos (Lewin *et al.* 2004), reduce la eficiencia de los depredadores piscívoros minimizando el riesgo para los peces de tallas menores (Werner & Hall 1988). Más aún, la zona litoral es una interfase entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, de modo que recibe el aporte de material alóctono aumentando la producción de los detritívoros, manteniendo una alta densidad de invertebrados (Wetzel 2001, Lewin *et al.* 2004). De esta manera las áreas litorales proveen refugio a los peces pequeños contra los predadores y una adecuada disponibilidad de alimento (Werner & Hall 1988, Savino & Stein 1989).

Es en la zona litoral donde transcurren gran parte de las interacciones dentro de un ensamble de peces. Es notable la casi completa ausencia de peces planctófagos (Macchi *et al.* 1999) en los lagos Patagónicos, con la

excepción del eurifago *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) y de las larvas de Galaxiidae (Cervellini *et al.* 1993, Modenutti *et al.* 1993). Los estudios sobre la ecología trófica de los peces nativos de la Patagonia fueron realizados principalmente en adultos (Ferriz 1984, 1987, 1988, 1989, Macchi 1991, Cussac *et al.* 1998, Milano *et al.* 2002, 2006, Ruzzante *et al.* 1998, 2003, Macchi *et al.* 1999, Logan *et al.* 2000) y pocos de ellos hacen referencia a la zona litoral (Ferriz 1984, Macchi 1991). Más aún, el conocimiento del uso del hábitat, la dieta y las interacciones intra e interespecíficas de los juveniles es escaso (Cussac *et al.* 1992, Cervellini *et al.* 1993, Modenutti *et al.* 1993, Ruzzante *et al.* 2003).

Las especies pueden explotar diferentes categorías de presas, diferentes tallas de una misma presa o alimentarse en horarios y/o sitios diferentes (Schoener 1974, Keast 1978, Pianka 1983). A partir de las capturas litorales de *A. zebra* en los lagos Cholila (Ortubay *et al.* 1994), Rivadavia y Futalaufquen (Lattuca *et al.* 2001, Ortubay *et al.* 2001) surge un conjunto de preguntas referidas a la interacción con *G. maculatus* ¿Reemplazan las especies de *Aplochiton* a *G. maculatus* en el litoral lacustre? ¿Es la dieta de *Aplochiton* similar a la de *G. maculatus*? ¿Son comparables las interacciones de *Aplochiton* con los salmónidos con las mostradas por *G. maculatus*?

El conocimiento del estado de conservación de la ictiofauna es fundamental para su manejo. Bello & Úbeda (1998) estimaron que el valor de conservación de las especies de *Aplochiton* resultó superior al valor medio calculado para todas las especies nativas de Patagonia. McDowall *et al.* (2001) señalan que en las Islas Malvinas, *A. zebra* sólo está protegida de la pesca. Surge aquí la importancia del conocimiento de la biología y ecología esta

especie para poder contribuir al conjunto de información básica necesaria para la formulación de medidas de protección y conservación.

2. OBJETIVOS GENERALES Y PARCIALES

El objetivo general de esta Tesis es avanzar en el conocimiento en un punto particular de la biología de los peces de la Patagonia, como es la ecología y la historia de vida de *Aplochiton zebra*, las características de sus nichos espaciales y tróficos y sus interacciones con otras especies nativas e introducidas.

Los objetivos parciales incluyen,

- 1) El reconocimiento taxonómico en los distintos períodos de vida y el establecimiento de los mismos.
- 2) El estudio de la distribución espacial y temporal de dichos estadios en diferentes lagos, el análisis de la posible existencia de un patrón migratorio intralacustre y su comparación con el de los otros galáxidos.
- 3) El establecimiento de relaciones tróficas interespecíficas.
- 4) El estudio del ciclo reproductivo y de la adquisición de la madurez sexual de la especie en relación con la talla y la edad de los individuos.
- 5) El estudio del desarrollo embrionario y crecimiento de la especie
- 6) El establecimiento de rangos de tolerancia para variables ambientales como temperatura y oxígeno disuelto.

En términos generales estos datos parciales sobre la especie permitirán inferir sobre su distribución, estilo de vida y su resistencia a las acciones antrópicas así como también sobre su relación con otras especies.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. ÁREA DE ESTUDIO

Para la obtención de la información biológica de *A. zebra*, se realizaron muestreos en distintos lagos y ríos andino-patagónicos (Tabla 1). Estos ambientes pertenecen a la región Patagónica, que corresponde a la Subregión Austral (Ringuelet 1975, Arratia *et al.* 1983, Almirón *et al.* 1997).

Los lagos donde *A. zebra* fue capturado fueron de norte a sur: lago Lácar (Neuquén), laguna Foyel (Río Negro), lago Puelo (Chubut), lago Epuyén (Chubut), lago Rivadavia (Chubut) y lago Futalaufquen (Chubut) (Figura 1, Tabla 1). Todos pertenecen a las cuencas de vertiente pacífica de los ríos Hua Hum, Puelo, Manso y Futaleufú. La mayoría de estos lagos se encuentran bajo la jurisdicción de la Administración de Parques Nacionales. El lago Lácar se encuentra dentro del Parque Nacional Lanín, el lago Puelo da su nombre al Parque Nacional Lago Puelo y por último, los lagos Rivadavia y Futalaufquen forman parte del Parque Nacional Los Alerces.

Tabla 1. Características físicas de los ambientes estudiados. En negrita: ambientes donde *A. zebra* fue capturado.

Ambiente	Ubicación	Altitud	Prof. máxima (m)	Prof. media (m)	Volumen (x 10 ⁶ m ³)	Superficie (km ²)	Línea de costa (km)	Secchi (m)	Cuenca
Ruca Choroí	39°14'S-71°11'W	1000	-	-	-	3,7	-	-	Limay
Quillén	39°25'S-71°15'W	975	155	59	1357	33,8	48	-	Limay
Lácar	40°09'S-71°21'W	625	277	166	8134	49	58	-	Hua-Hum
Piedra del Aguila	40°20'S-70°10'W	590	120	41,3	12600	305	783,6	-	Limay
Falkner-Villarino	40°27'S-71°32'W	850	-	-	-	17,6	-	-	Limay
Correntoso	40°40'S-71°40'W	800	-	-	-	20,5	42,0	-	Limay
Alicura	40°40'S-71°00'W	705	110	48,4	3270	67,5	215,6	-	Limay
Espejo	40°41'S-71°40'W	772	245	-	-	38,2	-	16	Limay
Morenito	41°02'S-71°32'W	764	12	-	-	0,08	-	6,95	Limay
Ezquerria	41°03'S-71°30'W	764	3	-	-	0,06	-	2,5	Limay
Moreno oeste	41°03'S-71°33'W	758	90	52,8	-	5,22	-	17,57	Limay
Gutiérrez	41°05'S-71°25'W	750	111	79,7	1307	16,4	25	18	Limay
Moreno este	41°05'S-71°30'W	758	112	86,3	666	5,42	-	14,75	Limay
Foyel	41°44'S-71°25'W		1,5	-	-	-	-	1,5	Manso
Puelo	42°10'S-71°40'W	150	180	111,4	4902	44	57	9	Puelo
Epuyén	42°15'S-71°25'W	250	148	92,4	1608	17,4	33	20	Puelo
Rivadavia	42°37'S-71°41'W	527	147,2	103,7	2250	21,7	32	11,7	Futaleufú
Futalaufquen	42°49'S-71°41'W	518	168	101	4510	44,6	72,5	12-18	Futaleufú
Muster	45°22'S-69°11'W	260	38,5	20	8280	414	150	-	Chubut
Pueyrredón	47°18'S-71°55'W	155	-	-	-	285,0	-	11	Baker
Del Mie	47°54'S-71°59'W	800	2	-	-	-	-	0,01	Chico
Belgrano	47°55'S-72°09'W	780	-	-	-	47	-	0,5-1	Nansen
Burmeister	47°58' S-72°10'W	700	-	-	-	10,5	-	-	Roble
Argentino	50°20'S-72°45'W	187	500	150	219900	1466	640	-	Santa Cruz
Roca	50°32'S-72°45'W	200	-	-	-	6,4	19,0	-	Santa Cruz
Chepelmuth	54°22'S-67°38'W	259	-	-	-	45,3	25,0	-	Azopardo
Yehuín	54°24'S-67°44'W	241	-	42,7	1857	43,5	51	17	Azopardo
Fagnano	54°35'S-68°00'W	140	-	80,7	46806	580	230	-	Azopardo
Escondido	54°38'S-67°48'W	142	-	38	266	7	-	5,15	Azopardo
Margarita	54°40'S-67°50'W	-	-	-	-	-	-	4	Azopardo

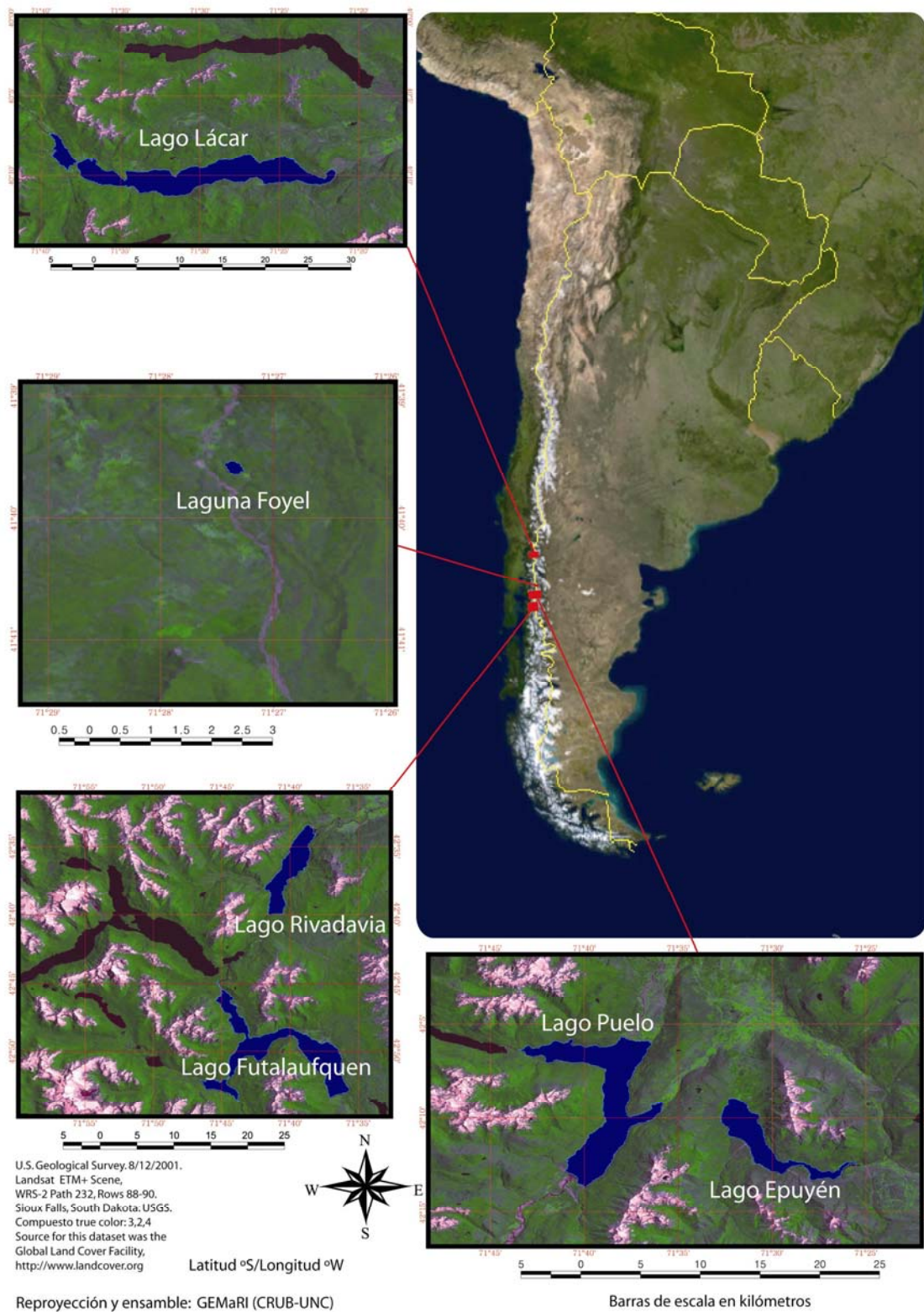


Figura 1. Ubicación de los ambientes muestreados.

El régimen termal de los lagos grandes y profundos (Lácar, Puelo, Epuyén, Rivadavia y Futalaufquen) es monomíctico cálido, con estratificación térmica directa durante la primavera tardía y el verano, y una termoclina frecuentemente muy profunda entre los 30 y 40 m (Quirós & Drago 1985). En contraste con estos grandes lagos, la laguna Foyel es de pequeña superficie y tiene poca profundidad (Tabla 1). Si bien no hay información en cuanto a su comportamiento térmico, en general los lagos pequeños y someros no presentan una estratificación térmica estable durante el verano y pueden congelarse durante el invierno (Queimaliños *et al.* 1998, Modenutti *et al.* 2000b). Observaciones personales de S. Ortubay permitieron corroborar el congelamiento de su superficie durante los meses de julio y agosto.

Desde el punto de vista geomorfológico, el área estudiada se encuentra ubicada en la región denominada Cordillera Andino-Patagónica (Iriondo 1989). En ella, los movimientos tectónicos y los procesos glaciales son considerados los principales formadores de los lagos allí presentes, cuya profundidad es frecuentemente mayor a 100 m (Iriondo 1989). La dominancia de una mezcla de rocas ígneas cristalinas, volcánicas y plutónicas (Modenutti *et al.* 1998), produce aguas muy diluidas dominadas por calcio, bicarbonato y sílice disuelto (Drago & Quirós 1996). Son lagos oligotróficos a ultraoligotróficos y tienen una extensa zona eufótica que alcanza los 50 metros (Morris *et al.* 1995).

En particular, los principales muestreos se llevaron a cabo en dos de los grandes lagos mencionados:

Lago Puelo (P.N. Lago Puelo): Se encuentra ubicado en un valle en forma de "L", con salida hacia el lago Puelo Inferior (Chile). Sus tres afluentes principales son los ríos Turbio, Epuyén y Azul. Las laderas se encuentran

recubiertas hasta los 1.500 m por “lenga” (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Edl.) Krasser) y más abajo por “ciprés” (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizarri), “coihue” (*Nothofagus dombeyi* (Mirb) Oerst.), “ñire” (*Nothofagus antarctica* (Forst. F.) Oerst) y “pitra” (*Myrceugenia exsucca* (DC) Berg). Drena una cuenca con alto índice de crecimiento demográfico y con más de 20.000 turistas durante el verano. Su transparencia presenta un gradiente desde la desembocadura del río Turbio, que le aporta arcillas glaciarias, hacia la salida del emisario. La zona fótica se extiende en promedio hasta los 25 m. La profundidad de la termoclina se encuentra por debajo de los 30 m hacia fines del verano, variando en los distintos sectores del lago. Los valores de clorofila ($0,23 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$) y fósforo total ($2,5 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$) indican un estado de oligotrofia (IARH-INCYTH 1995). La comunidad íctica está compuesta tanto por salmónidos, *S. trutta*, *O. mykiss*, como por especies nativas, *A. zebra*, *G. platei*, *O. hatcheri* y *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes, 1833). Durante el verano de 2002, el fitoplancton de este lago estuvo dominado por *Chrysochromulina parva* Lackey, entre los 0 y 10 m, a mayor profundidad (20 – 50 m) esta misma especie codominó con *Rhizosolenia eriensis* Smith. Un tercer grupo en importancia fue el de los dinoflagelados (entre ellos *Gymnodinium paradoxum* Schilling) que siempre sumaron entre el 10 y 20% en toda la columna de agua. (C. Queimaliños, com. pers.).

Lago Rivadavia (P. N. Los Alerces): recibe las aguas de los lagos Cholila, Lezama y Mosquito, de estados tróficos muy diferentes entre sí y drena hacia el lago Verde y éste al lago Futalaufquen, conformando la cadena de lagos de la cuenca del río Futaleufú. Se encuentra inmerso en un bosque mixto de *N. dombeyi* y *A. chilensis*, que se extiende prácticamente desde el nivel de

los lagos hasta los 1.100 – 1.200 m.s.m. Estas especies suelen estar acompañadas por "radal" (*Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels), "laura" (*Schinus patagonicus* (Phil.) Johnst.), "maitén" (*Maytenus boaria* Mol) y "michai" (*Berberis darwinii* Hook) entre otros. El lago Rivadavia es un lago ultraoligotrófico que, tanto en primavera como verano muestra bajas concentraciones epilimnéticas de clorofila a ($1,4 - 1,8 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$) y fósforo total ($4,2 - 6,8 \mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$) (Balseiro *et al.* 2004). Al igual que en el lago Puelo, aquí se capturan tanto salmónidos (*S. trutta*, *S. fontinalis*, *O. mykiss*) como especies nativas (*G. platei*, *O. hatcheri* y *P. trucha*). El zooplancton crustáceo de este lago está dominado por copépodos calanoideos, *Boeckella michaelsoni* (Mrázek) y *Parabroteas sarsi* (Daday), y un cladóceros de gran tamaño (*Daphnia* cf. *commutata* Ekman); mientras que en la red microbiana los nanoflagelados fototróficos y los ciliados mixotróficos muestran las mayores abundancias (Modenutti *et al.* 2003). En el fitoplancton de red predominan las diatomeas, crisofitas y dinoflagelados (C. Queimaliños, com. pers.).

3.2. CAPTURA DE PECES

Los muestreos se realizaron durante el período comprendido entre los años 2000 y 2005. Con el fin de lograr la captura de ejemplares de *A. zebra*, se utilizaron diferentes artes de pesca: redes de arrastre, agalleras, de mano, trampas cebadas, pesca eléctrica y en particular, para la captura de larvas se utilizaron redes de ictioplancton. La red de arrastre (25 m de largo y 1,5 m de alto, con una apertura de malla de 5 mm) se utilizó en la zona costera, donde mediante 5 ó 6 operaciones se cubrió una distancia de aproximadamente 300 m de la línea de costa, desde los 0 a los 1,5 m de profundidad. Las redes agalleras (cada una de 10 metros de largo y 2 metros de alto, con aperturas de

mallas de 15, 20, 30, 50, 60 y 70 mm de distancia entre nudos) fueron colocadas a 10, 20, 30 y 50 metros de profundidad sobre el fondo (Vigliano *et al.* 1999). Los trenes se ubicaron tanto perpendiculares como paralelos a la costa y se operaron durante la noche. Las trampas cebadas se ubicaron sobre el fondo desde los 1 a los 50 m. La pesca eléctrica (600 a 900 V, 60 Hz, 6 ms de pulso estándar) se realizó durante aproximadamente 45 minutos a lo largo de la zona litoral. El ictioplancton fue colectado mediante dos redes cónicas (la menor de 32 cm de diámetro, 1,05 m de longitud y 270 μm de apertura de malla y la mayor de 50 cm de diámetro, 2,60 m de longitud y 1.500 μm de apertura de malla) remolcadas en la zona limnética, desde un bote neumático con motor a una velocidad aproximada de 0,65 m x s⁻¹. Los arrastres se hicieron de día, en superficie y a dos profundidades (7,5 y 20 m) con ayuda de un depresor. En la Tabla 2 se indican las fechas de muestreo, el número de ejemplares de *A. zebra* capturados y el arte de pesca empleado. La transparencia de los lagos se determinó mediante un disco de Secchi.

Los peces fueron fijados *in situ* o trasladados vivos al laboratorio. El ejemplar de *A. taeniatus* (fijado en formaldehído 4%) procedió de la Piscicultura Río Olivia (Ushuaia, Tierra del Fuego) y fue capturado en marzo de 1984 por un pescador artesanal en la desembocadura del río Pipo (canal Beagle, Tierra del Fuego).

Tabla 2. Capturas de *A. zebra* con diversas artes de pesca en los distintos ambientes y fechas de muestreo.

	Fecha de captura	Arte de pesca	N
Rivadavia	02/00 - 05/00 – 02/01 02/00	Red de arrastre costero Nasas	170 3
Futalaufquen	02/00	Red de arrastre costero	54
Foyel	12/01	Redes agalleras	10
Puelo	10/01 – 02/02 – 12/02 10/01	Red de arrastre costero Redes agalleras	168 2
Lácar	07/03 – 08/03 – 07/04 – 08/04	Red de mano	11
A° Coronado	05/04	Pesca eléctrica	1

3.3. REVISIÓN DE MATERIAL DE COLECCIÓN

Se examinó la colección de *Aplochiton* depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Esta colección está compuesta por: *A. zebra*: MACN 732, N= 2, Puerto Blest, Lago Nahuel Huapi (09/04/1930); MACN 6538, N= 1, El Bolsón (1972); MACN 1214, N= 2, río Neuquén (18/01/1933); MACN 4975, N= 1, El Hoyo, Chubut (26/11/1962); MACN 8015, N= 2, Lago Epuyén – Chubut (18/03/1984); MACN 8016, N= 21, Lago Puelo – Chubut (18/03/1984). *A. taeniauts*: MACN 4600, N= 1, Bahía Lomas, Isla Dawson, Tierra del Fuego (17/10/1960).

3.4. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Los muestreos realizados en el marco de la presente Tesis Doctoral, una exhaustiva revisión bibliográfica y la incorporación de datos no publicados permitieron establecer la distribución de las especies de *Aplochiton* para la Patagonia argentino – chilena. Los datos fueron cargados en el sistema de información geográfica (Arcview) de la Delegación Regional Patagonia de la Administración de Parques Nacionales. A partir del mismo se confeccionó el mapa de distribución de la especie.

3.5. SISTEMÁTICA E IDENTIFICACIÓN

La sistemática adoptada para el presente trabajo fue la seguida por Nelson (1994) y Dyer (2000).

Orden Osmeriformes

Suborden Osmeroidei

Superfamilia Galaxioidea

Familia Galaxiidae

Subfamilia Aplochitoninae

Género *Aplochiton*

Aplochiton zebra Jenyns, 1842

Aplochiton taeniatus Jenyns, 1842
Aplochiton marinus Eigenmann, 1928

El género *Aplochiton* está representado por *A. zebra* y *A. taeniatus* (McDowall 1971b, 1988, McDowall & Nakaya 1987, Piacentino 1999, Cussac *et al.* 2004) y una tercera especie, *A. marinus*, descrita por Eigenmann (1928) y cuya existencia Dyer (2000) no descarta.

Los ejemplares de *A. zebra* y *A. taeniatus* fueron identificados según los criterios de Ringuelet *et al.* (1967) y McDowall (1971a).

Clave propuesta por Ringuelet *et al.* (1967):

1. La aleta dorsal reclinada no llega al nivel del origen de la anal. El extremo de las pectorales dista del origen de las ventrales por un espacio casi el doble de su propio largo. No hay barras verticales de color sobre el flanco:*Haplochiton taeniatus* Jenyns.
2. La aleta dorsal reclinada sobrepasa el nivel del origen de la anal. El extremo de las pectorales dista del origen de las ventrales por un espacio igual o algo menor que su propia longitud. Una serie de angostas barras verticales de color en el flanco: *Haplochiton zebra* Jenyns.

Clave propuesta por McDowall (1971a):

1. Altura de la cabeza generalmente superior al 53% del largo de la cabeza; hocico redondeado y bulboso; ojo bastante grande; bandas verticales oscuras en el tronco claramente visibles:*Aplochiton zebra*.
2. Altura de la cabeza generalmente inferior al 54% de la longitud de la cabeza; hocico alargado; ojo pequeño; sin bandas verticales oscuras en el tronco:*Aplochiton taeniatus*.

El resto de las especies capturadas junto con *A. zebra* fue identificado según Ringuelet *et al.* (1967), McDowall (1971b) y Scott & Crossman (1978).

A fin de corroborar la identificación de los ejemplares de *A. zebra*, se compararon las variables morfológicas registradas en el único ejemplar adulto de *A. taeniatus* con las de los adultos, de tallas similares, capturados en la laguna Foyel. A partir de una base de datos común, se obtuvieron los residuales no estandarizados de las regresiones de cada una de las variables morfológicas *versus* el largo estándar, que fueron luego utilizados en el Análisis de Componentes Principales y en el Análisis Discriminante. Al igual que con los adultos, para corroborar la identificación de los juveniles, se compararon las variables morfológicas de un juvenil de *A. taeniatus* (McDowall 1969) con las de los juveniles, de tallas similares, capturados en los lagos Rivadavia, Puelo y Futralaufquen.

3.6. MORFOLOGÍA

Para la descripción morfológica de los individuos de *A. zebra* se utilizaron 109 juveniles, cuya talla osciló entre los 31,8 y 92,6 mm LS, y 102 adultos, con tallas comprendidas entre los 83,5 y 245 mm LS. A cada individuo se le registró el peso total (PT; ± 2 mg y ± 2 g, dependiendo de la talla del pez) y las siguientes medidas corporales con un calibre tipo vernier ($\pm 0,1$ mm): largo total (LT), largo fork (LF), largo estándar (LE), alto del cuerpo (AC), ancho del cuerpo (AnC), longitud de la cabeza (LCab), ancho de la cabeza (AnCab), alto máximo de la cabeza (AMCab), alto de la cabeza en el ojo (ACab), longitud del hocico (LH), longitud de la boca (LB), ancho de la boca (AnB), diámetro del ojo (DO), ancho interorbital (AI), longitud del pedúnculo (LP), longitud predorsal (LPD), longitud preadiposa (LPA_d), longitud prepectoral (LPP_c), longitud

prepélvica (LPPe), longitud preanal (LPA), distancia pectoral - pélvica (DPcPe), distancia pélvico - anal (DPeA), longitud de la aleta dorsal (LD), longitud de la aleta pectoral (LPc), longitud de la aleta pélvica (LPe) y longitud de la aleta anal (LA) (Figura 2).

Las relaciones morfométricas conocidas de *A. zebra* provienen de ejemplares medidos por Ringuélet *et al.* (1967) y McDowall (1971a). Como criterio de identificación se realizó además, la comparación de los índices usados por estos autores y los obtenidos para los ejemplares aquí estudiados.

A continuación, se analizó la forma corporal de los individuos según la metodología propuesta por Kováč *et al.* (1999) y Simonović *et al.* (1999). Para eliminar la dependencia de cada una de las medidas registradas con la talla de los individuos, se realizaron las regresiones doble logarítmicas del peso corporal y las variables morfológicas *versus* el largo estándar. Los residuales no estandarizados de estas regresiones fueron utilizados como variables en el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis Discriminante (AD). Todos los análisis estadísticos fueron realizados con SPSS^(R) (Norusis 1986).

3.6.1. Relación de la morfología con el riesgo por depredación y la transparencia de los lagos.

Se intentó analizar la existencia de una posible relación entre la variabilidad observada en la forma corporal de los juveniles más pequeños de *A. zebra* con la presión por depredación y con la transparencia de los lagos. Para los distintos ambientes, el riesgo de piscivoría se estimó como el porcentaje de peces con peces en sus estómagos (N= 75 para el lago Puelo, N= 96 para el lago Rivadavia y N= 83 para el lago Futralaufquen).

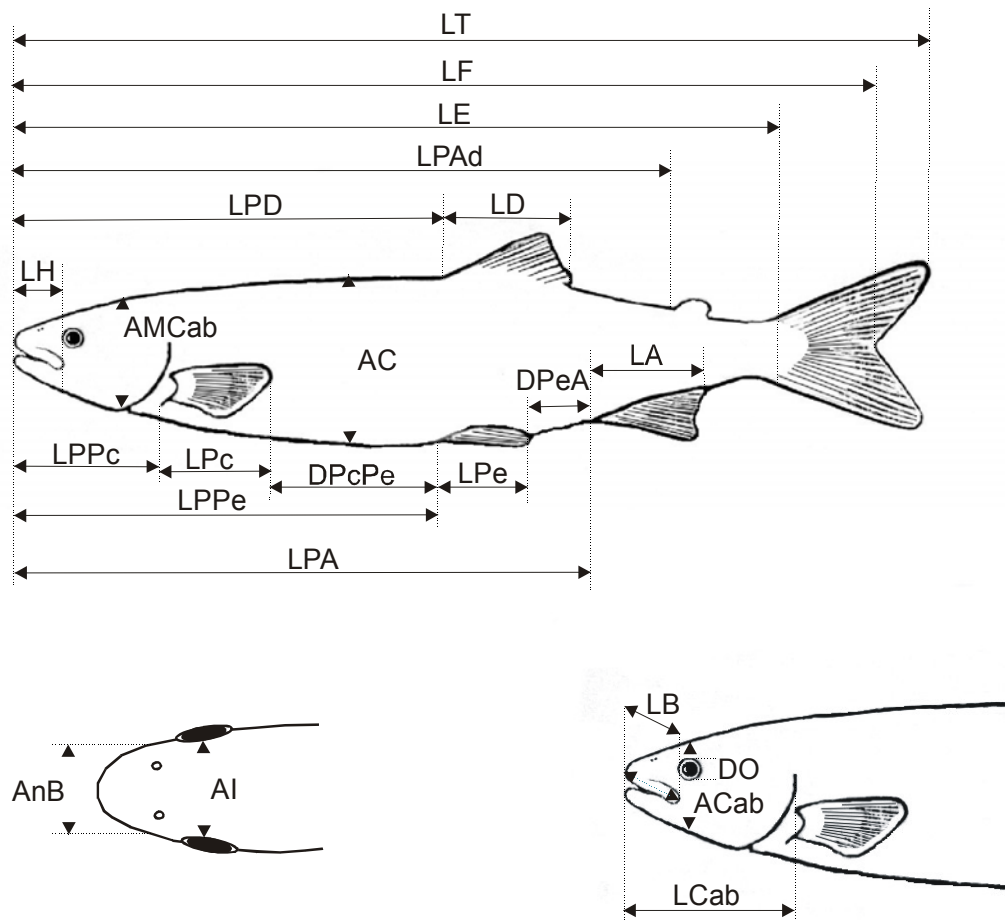


Figura 2. Dimensiones de *A. zebra* medidas para el análisis morfológico. Largo total (LT), largo fork (LF), largo estándar (LE), alto del cuerpo (AC), ancho del cuerpo (AnC), longitud de la cabeza (LCab), ancho de la cabeza (AnCab), alto máximo de la cabeza (AMCab), alto de la cabeza en el ojo (ACab), longitud del hocico (LH), longitud de la boca (LB), ancho de la boca (AnB), diámetro del ojo (DO), ancho interorbital (AI), longitud del pedúnculo (LP), longitud predorsal (LPD), longitud preadiposa (LPAAd), longitud prepectoral (LPPc), longitud prepélvica (LPPe), longitud preanal (LPA), distancia pectoral - pélvica (DPcPe), distancia pélvico - anal (DPeA), longitud de la aleta dorsal (LD), longitud de la aleta pectoral (LPc), longitud de la aleta pélvica (LPe) y longitud de la aleta anal (LA).

3.7. ECOLOGÍA TRÓFICA

3.7.1. Análisis de las dietas

A fin de establecer los hábitos alimenticios de *A. zebra* y sus interacciones tróficas con otras especies, se realizó un análisis cuali – cuantitativo de los contenidos estomacales de 547 individuos (*A. zebra* N= 280, *G. platei* N=13, *O. hatcheri* N=38, *P. trucha* N=144, *O. mykiss* N=72), capturados en los lagos Puelo, Epuyén, Rivadavia, Futalaufquen y laguna Foyel. El análisis se restringió a las presas encontradas en el estómago. En el caso de *O. hatcheri* que no posee estómago, sólo se analizó la porción anterior del tracto digestivo. Los peces con estómagos vacíos fueron registrados pero no considerados en el análisis.

Los ítems alimentarios fueron identificados al menor nivel taxonómico posible y contados con microscopio estereoscópico (Wallace 1981). El volumen de cada categoría de presa presente en los estómagos se midió por desplazamiento de agua en un cilindro graduado. Para presas de pequeño tamaño como Chidoridae y Ostracoda el volumen se estimó mediante regresiones ancho - volumen. Para ajustar estas regresiones, se registraron diferentes medidas (siempre incluyendo el ancho) de por lo menos 30 individuos de cada una de las categorías de presas, mediante un microscopio provisto de un ocular graduado. El volumen fue luego estimado a partir de la figura geométrica más apropiada. Luego el ancho de cada ítem perteneciente a estas categorías fue medido y su volumen calculado a partir de las regresiones ajustadas. Para Cyclopoidea se utilizó la relación general citada en Bottrell *et al.* (1976):

$$\log (v_i) = 1,95 + 2,4 \log (b/i)$$

donde (v_i) es el volumen de cada ítem i y bl_i es el largo del cuerpo de esa presa.

Para cada una de las especies capturadas en los distintos ambientes, se expresó la contribución de cada una de las categorías de presas como la frecuencia de ocurrencia ($\%Fi$), el porcentaje en número ($\%Ni$) y el porcentaje en volumen ($\%Vi$), que fueron determinadas de la siguiente manera:

$$\%Fi = 100 n_i / n_t$$

donde n_i es el número de peces conteniendo a la categoría de presa i en su estómago, y n_t es el número total de peces con alimento en sus estómagos,

$$\%Ni = 100 N_i / N_t$$

donde N_i es el número total de ítems de la categoría de presa i , y N_t es el número total de ítems de todas las categorías de presas.

$$\%Vi = 100 V_i / V_t$$

donde V_i es el volumen total de ítems de la categoría de presa i , y V_t es el volumen total de ítems de todas las categorías de presas.

La importancia relativa de cada categoría de presa se determinó mediante el índice de importancia relativa (IRI) (Pinkas *et al.* 1971, Hacunda 1981), el cual es una combinación de las tres medidas aquí consideradas:

$$IRI_i = (\%Ni + \%Vi) \%Fi$$

Este índice se expresó como $\%IRI_i = (IRI_i / \sum IRI_i) 100$.

La amplitud de la dieta de cada especie fue calculada mediante el índice de Levins (Krebs 1989):

$$B = 1 / (\sum^n (\%IRI_i^2 / 100))$$

donde %IRI_i es el índice de importancia relativa de la categoría de presa *i*, y *n* es el número de categorías de presas.

Para cada individuo, se calculó la contribución relativa de cada una de las categorías de presas al número y al volumen total de presas en el estómago de la siguiente manera:

$$\%ni = 100 n_i / n_t$$

donde *n_i* es el número total de ítems de la categoría de presa (*i*) en un estómago y *n_t* es el número total de ítems de todas las categorías de presas en ese estómago.

$$\%vi = 100 v_i / v_t$$

donde *v_i* es el volumen total de ítems de la categoría de presa (*i*) en un estómago y *v_t* es el volumen total de ítems de todas las categorías de presas en ese estómago.

Para examinar posibles diferencias de la dieta entre lagos (AD) y la variabilidad dentro de cada ambiente (ACP) se analizaron las dietas de primavera - verano.

3.7.2. Relación entre la morfología y dieta en *A. zebra*

La variabilidad en las dietas y la variación morfológica observadas dentro de cada ambiente fueron correlacionadas mediante el coeficiente de Pearson, o el Coeficiente de Spearman cuando los supuestos de normalidad no pudieron ser validados. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS® (Norusis 1986).

3.7.3. Interacciones tróficas

El establecimiento del solapamiento de las dietas de *A. zebra* con las distintas especies presentes en las capturas fue analizado mediante el cálculo del índice de Schoener (IS) para cada par de especies:

$$IS = 1 - 0,5 (\sum (\%IRI_{xi} - \%IRI_{yi}))$$

donde $\%IRI_{xi}$ es el índice de importancia relativa de la categoría de presa i en la dieta de la especie x y $\%IRI_{yi}$ es el índice de importancia relativa de la categoría de presa i en la dieta de la especie y (Schoener 1970).

Fueron considerados biológicamente significativos los valores iguales o superiores a 0,6 (Wallace 1981).

3.7.4. Tamaños de presas

Se registró el ancho de por lo menos 30 individuos de cada una de las categorías de presas consumidas por las distintas especies, mediante un microscopio provisto de un ocular graduado. Para establecer la relación existente entre estas medidas y el ancho de la boca de los peces, se realizó una correlación de Spearman.

3.8. EDAD Y CRECIMIENTO

3.8.1. Crecimiento diario

Para validar la frecuencia diaria de formación de los anillos de crecimiento en los otolitos *sagittae* de juveniles de *A. zebra*, se realizaron experimentos de marcado con oxitetraciclina (TCC) (Campana 2001). Los ensayos se llevaron a cabo durante febrero de 2004 con 30 ejemplares (37 – 41 mm LS, 0,4 – 0,6 g PT) del lago Puelo. El marcado de los incrementos se

realizó por inmersión de los juveniles en una solución 200 mg x l^{-1} de TCC en agua durante 2 horas. Esta concentración se estableció teniendo en cuenta la información disponible en la bibliografía (Tzeng & Yu 1989, Sogard 1991, Szedlmayer & Able 1992, D. Brown, com. pers.). Veinte ejemplares fueron marcados con TCC en las instalaciones del P. N. Lago Puelo y luego permanecieron en dos jaulas de red ($0,35 \text{ m}^3$) ubicadas en una bahía protegida a 5 m de profundidad (Figura 3). Diez días después del correspondiente marcado fueron sacrificados y luego conservados en alcohol 96° y en oscuridad.

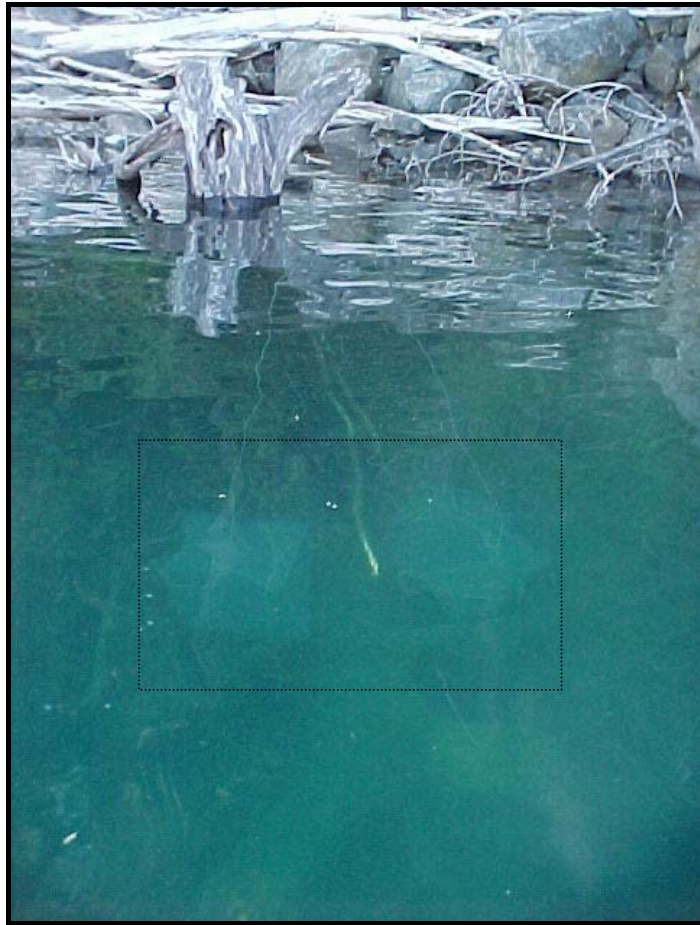


Figura 3. Jaulas con juveniles marcados con Oxitetraciclina (TCC), en la zona litoral del lago Puelo.

Para el análisis del crecimiento diario se utilizaron los otolitos *sagittae* de los juveniles capturados en Febrero (34 – 39 mm LS, 0,5– 0,8 g PT) y Mayo de 2000 (48 – 57 mm LS, 1,3 – 2,7 g PT) en el lago Rivadavia y de los juveniles capturados en Febrero de 2002 (35 – 41 mm LS, 0,4 – 0,7 g PT) en el lago Puelo. Previo a su observación, los otolitos fueron limpiados por inmersión en una solución diluida (10%) de NaOCl durante 5 minutos seguido de un enjuague con agua destilada para evitar la formación de cristales de NaOCl en la superficie. Los otolitos fueron montados sobre portaobjetos, utilizando resina Protexx como medio de montaje, y luego desgastados en sus caras distal y/o proximal con papel para pulir de porosidad decreciente (300, 900, 1200 μm), como indican Secor *et al.* (1991). El análisis de la microestructura se realizó utilizando un microscopio óptico binocular de luz transmitida marca Zeiss Modelo Axioscop (400 x), conectado a una cámara de video Sony y a una computadora equipada con un software para procesamiento digital de imágenes (Programa Kontron). El conteo de los incrementos fue realizado desde el núcleo hacia el margen en dirección postero-dorsal sobre el plano sagital. Se registraron además el radio total de cada otolito (RT) y los anchos (a_i) de cada incremento ($\pm 0,1 \mu\text{m}$) (Pannella 1980). En la Figura 4 se muestra la apariencia de los incrementos en un otolito *sagitta*.

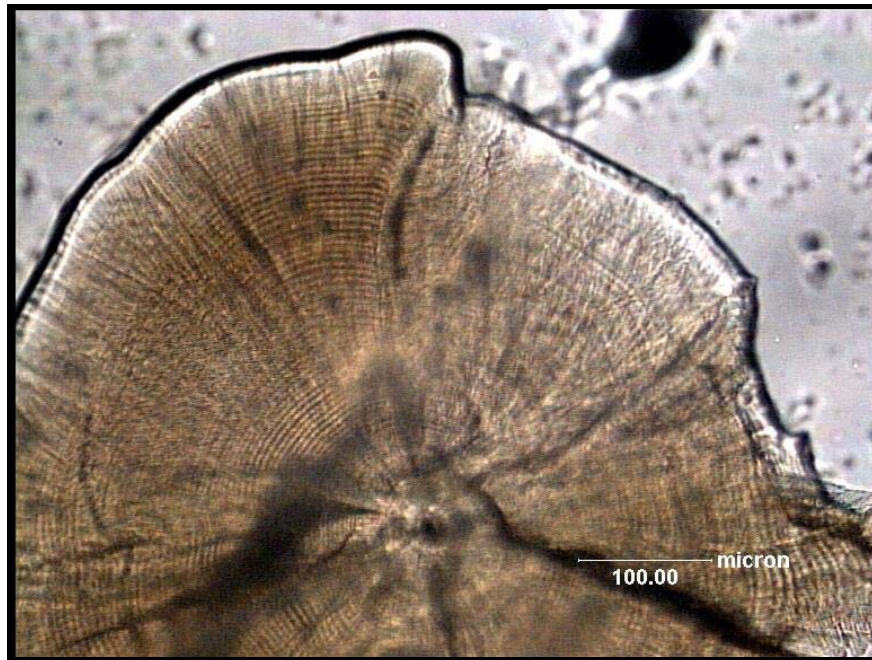


Figura 4. Aspecto de un otolito *sagitta* (pulido) de un juvenil (38 mm LE) del lago Rivadavia.

Asumiendo que la distancia entre el núcleo y cada incremento (r_i) es el radio total del otolito a edades previas, se calcularon las tallas pretéritas (LE_a) de los ejemplares mediante el método del "Biological Intercept":

$$LE_a = LE_c + (RT_a - RT_c) (LE_c - LE_o) (RT_c - RT_o)^{-1}$$

donde LE_c y RT_c son el largo estándar y el radio total del otolito a la captura; LE_o y RT_o son el largo estándar y el radio total del otolito a la eclosión; LE_a es la talla retrocalculada correspondiente a RT_a ; y RT_a es el radio del otolito a edades previas (1, 2, 3... días) (Campana 1990).

Las tasas de crecimiento instantáneas se calcularon a partir de las sucesivas tallas pretéritas y actual como la diferencia entre dos tallas consecutivas.

La relación entre el largo estándar (LE_t) y la edad (t) de estos ejemplares se ajustó al modelo de Laird-Gompertz (Zweifel & Lasker 1976) de acuerdo a la siguiente función:

$$LE_t = LE_o \cdot e^{k \cdot (1 - \exp(-bt))} \quad (1)$$

donde t es la edad en días, LE_t representa el largo estándar del pez a la edad t , LE_o es el largo estándar a $t=0$ o tiempo de formación del primer incremento, k es la tasa de catabolismo y b representa la tasa de decaimiento.

Los parámetros LE_o , k y b se estimaron mediante un algoritmo no lineal por mínimos cuadrados (programa FISHPARM, Prager *et al.* 1987).

La tasa de crecimiento instantánea fue calculada nuevamente como la derivada primera de la ecuación (1) respecto de la edad, utilizando el programa TableCurve2D.

3.8.2. Crecimiento anual

Para el análisis del crecimiento se utilizaron ejemplares de *A. zebra* de talla superior a los 59 mm LE, provenientes del lago Rivadavia (N= 13) en Febrero de 2001; ejemplares de la laguna Foyel (N= 7) capturados en Diciembre de 2000; ejemplares del lago Puelo (N= 109) capturados en Octubre de 2001 y Febrero y Diciembre de 2002 y ejemplares provenientes del arroyo Pocahullo (lago Lácar) (N= 6) capturados en Agosto de 2003.

A cada individuo se le extrajo el par de otolitos *sagittae*, los cuales fueron limpiados mecánicamente y/o siguiendo el método utilizado para los otolitos destinados al análisis del crecimiento diario. En este caso los otolitos se observaron directamente bajo una gota de agua. Se determinó la edad mediante el recuento de marcas de crecimiento anuales con un microscopio estereoscópico (objetivo 10 x) y un sistema analizador de imágenes (RATOK). Se midieron las radios (r_i) y anchos (a_i) de cada uno de los incrementos y el radio total (RT) de los otolitos (Pannella 1980) (Figura 5).

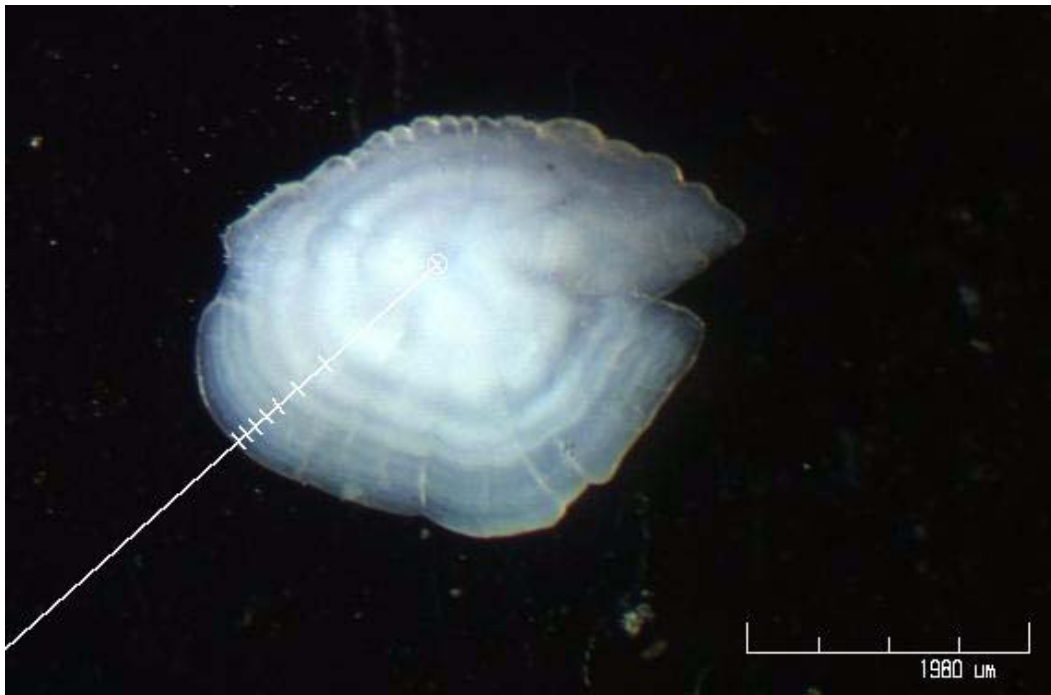


Figura 5. Aspecto de un otolito *sagitta* de un ejemplar (270 mm LE) de la laguna Foyel.

Para corroborar la estimación de la edad (en marcas anuales) de los ejemplares mayores, se realizó en 3 ejemplares (grupo de edad 1, 59 - 72 mm LE) el conteo de los anillos diarios comprendidos dentro de una banda opaca y la banda hialina consecutiva, que corresponden a las dos fases de crecimiento experimentadas a lo largo un año (Morales-NIn, 1988).

La cantidad de individuos capturados permitió realizar un análisis del crecimiento de *A. zebra* sólo en el lago Puelo, durante el período comprendido entre Octubre de 2001 y Diciembre de 2002. Para dicho ambiente se analizó la distribución de frecuencia de tallas agrupándose a los ejemplares en intervalos de 10 mm.

El crecimiento de estos ejemplares se ajustó al modelo de von Bertalanffy (von Bertalanffy 1938) de acuerdo a la siguiente función:

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

donde t es la edad en años, LS_t representa el largo estándar del pez a la edad t , L_∞ es la talla máxima asintótica, k es la tasa de crecimiento y t_0 representa la edad para la cual la talla del pez es cero.

Sobre la base de la estructura de edades se estimó, por medio de una curva de captura, la tasa de mortalidad instantánea total de la especie (Z). En ésta la mortalidad se obtuvo como la pendiente de la regresión entre el logaritmo natural de las capturas versus la edad, a partir de la edad de primera captura:

$$\ln N = a + b t$$

donde N es el número de peces capturados, a es la ordenada al origen de la regresión lineal, t es el grupo de edad y b es la pendiente de la regresión lineal.

El método requiere que sólo se considere la porción descendente de la curva de captura. El valor b con signo cambiado proporciona una estimación de Z ($-b = Z$). A partir de los valores de Z hallados se calcularon los coeficientes anuales de supervivencia ($S = e^{-Z}$) y de mortalidad ($A = 1 - S$) (Ricker, 1975).

3.8.3. Estimación de las fechas de eclosión y desove

Las fechas de eclosión para los lagos Puelo y Rivadavia se estimaron como la fecha de captura menos el número de incrementos diarios registrados en los otolitos. Asimismo, la fecha de desove para el lago Puelo pudo ser inferida a partir de la distribución de las frecuencias de tallas y la función de crecimiento de von Bertalanffy.

3.9. REPRODUCCIÓN

Para el estudio de la biología reproductiva de *A. zebra* se utilizaron ejemplares provenientes de los lagos Lácar (arroyo Pocahullo), Rivadavia y Puelo y de la laguna Foyel. Los individuos fueron fijados en el sitio de captura, en formaldehído 4% o solución de Bouin (Martoja & Martoja Pierson 1970) y transferidos a etanol 70° a las 24 horas. En el laboratorio, las gónadas fueron disecadas y pesadas (± 2 mg). El peso total de las gónadas se empleó en el cálculo del índice gonadosomático, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$IGS = (PG \times 100) \times PT^{-1}$$

donde PG es el peso de ambas gónadas y PT es el peso total del individuo.

En base al análisis del IGS, se seleccionaron los individuos para la realización de los preparados histológicos. Las gónadas fueron deshidratadas mediante una serie creciente de alcoholes y embebidas en parafina (57 ± 1 °C)

o en parafina : cera de abeja (60 : 40). Los tacos fueron seccionados cada 7 μm y los cortes histológicos fueron coloreados con Hematoxilina-Eosina (Martoja & Martoja Pierson 1970).

La observación de las gónadas se realizó bajo microscopio óptico conectado a una cámara de video y a una computadora equipada con un software para procesamiento de imágenes.

Se determinó para ambos sexos la talla de la primera madurez a partir de la presencia de oocitos vitelogénicos y espermatozoides.

La fecundidad se estimó de dos maneras: (1) como el producto entre el número de folículos vitelogénicos en una pieza de ovario y la proporción entre el peso de los dos ovarios y el peso de la pieza (Kipling & Frost 1969) y (2) por el conteo directo de los huevos depositados por una hembra en cautividad.

3.10. DESARROLLO EMBRIONARIO

3.10.1. Condiciones ambientales para el desove

Se establecieron las condiciones ambientales, en cuanto a temperatura y nivel del agua, bajo las cuales *A. zebra* migra hacia los arroyos para desovar. La temperatura del agua fue registrada diariamente (2001 – 2003) con un termógrafo Kohari 168/24 en la Estación de Captura y Reproducción de Peces del Arroyo Pocahullo (lago Lácar, S. M. Andes, Provincia del Neuquén). Los registros del nivel del agua del lago Lácar provinieron de Subsecretaría de Recursos Hídricos, Ministerio de Planificación Federal, Inversión Pública y Servicios de la Provincia del Neuquén.

3.10.2. Descripción del desarrollo

El desarrollo embrionario fue observado en huevos colectados de las paredes de concreto del canal de la Estación de Captura y Reproducción de Peces del Arroyo Pocahullo y mantenidos en Cajas de Petri, protegidos de la luz y a la misma temperatura que la registrada en el canal.

Los huevos colectados fueron identificados en base a su semejanza a los obtenidos en un desove en cautiverio de una hembra de la especie y a las características comunes al género (Campos 1969) mostradas en el desarrollo embrionario posterior.

Al momento de la primera colecta se registró la temperatura (termógrafo Kohari 168/24), conductividad (conductímetro Hanna, HI 8733), velocidad de corriente y concentración de O₂ (oxímetro Iijima Electronics Corp.ID - 100) del agua.

Los estadios tardíos de desarrollo se observaron en huevos colectados a diario. Los eventos en el desarrollo se refirieron a las unidades térmicas acumuladas (U.T.A.). Los huevos fueron fotografiados bajo microscopio estereoscópico con una cámara Minolta X-300.

Una vez producida la eclosión, se registraron el largo total, el diámetro medio del saco vitelino, el ancho y el largo de la boca de 10 embriones libres, fijados en formaldehído 4%, con la ayuda de un analizador de imágenes (Image-Pro Plus®, version 4,0). Asimismo se registró el número y posición de los melanóforos.

3.11. FISIOLÓGÍA TÉRMICA Y METABÓLICA

Para determinar el rango de tolerancia térmica, el rango de temperaturas de preferencia, el nivel mínimo de oxígeno y la tasa metabólica de *A. zebra*, se trabajó con ejemplares adultos capturados durante Febrero de 2002 y juveniles capturados en Febrero de 2004 en el lago Puelo. Parte de las experiencias fueron realizadas en las instalaciones de la Intendencia del P. N. Lago Puelo y parte en el laboratorio. Durante las experiencias realizadas en el P. N. Lago Puelo, los peces fueron procesados el mismo día de su captura y se consideró como temperatura de aclimatación a la temperatura del lago en el momento y lugar de la captura (13,5 – 17 °C). Para las experiencias realizadas en el laboratorio, los peces debieron ser trasladados en una conservadora con aireación y luego mantenidos en acuarios de 300 l con aireación, fotoperíodo natural y alimento artificial (Vita Fish Food). La temperatura de aclimatación osciló entre 15 y 22,5 °C.

3.11.1. Tolerancia térmica

La tolerancia térmica se estableció mediante la técnica del crítico térmico máximo o mínimo (Cowles & Bogert 1944, Lowe & Vance 1955, Hutchinson 1961, Becker & Genoway 1979).

Para determinar las temperaturas máximas y mínimas de pérdida de equilibrio y muerte se trabajó con dos grupos de peces: 20 ejemplares adultos capturados durante Febrero de 2002 y 46 ejemplares juveniles capturados durante Febrero de 2004. En la Figura 6 se muestran los dispositivos utilizados en cada caso.

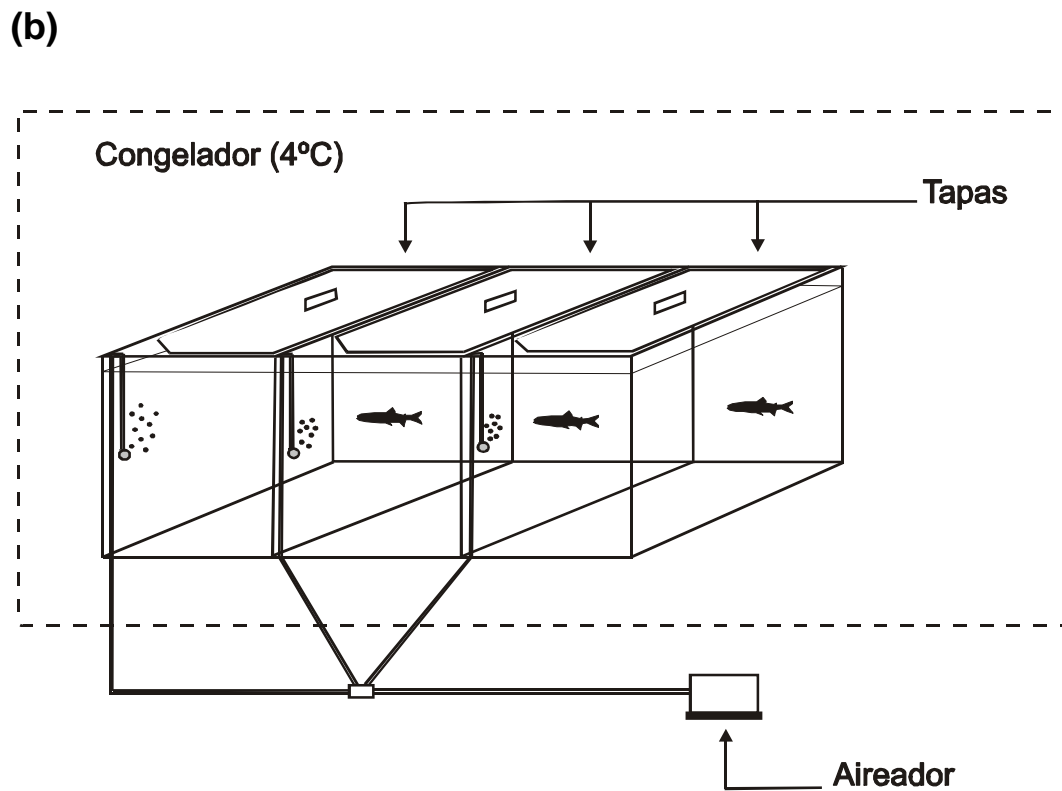
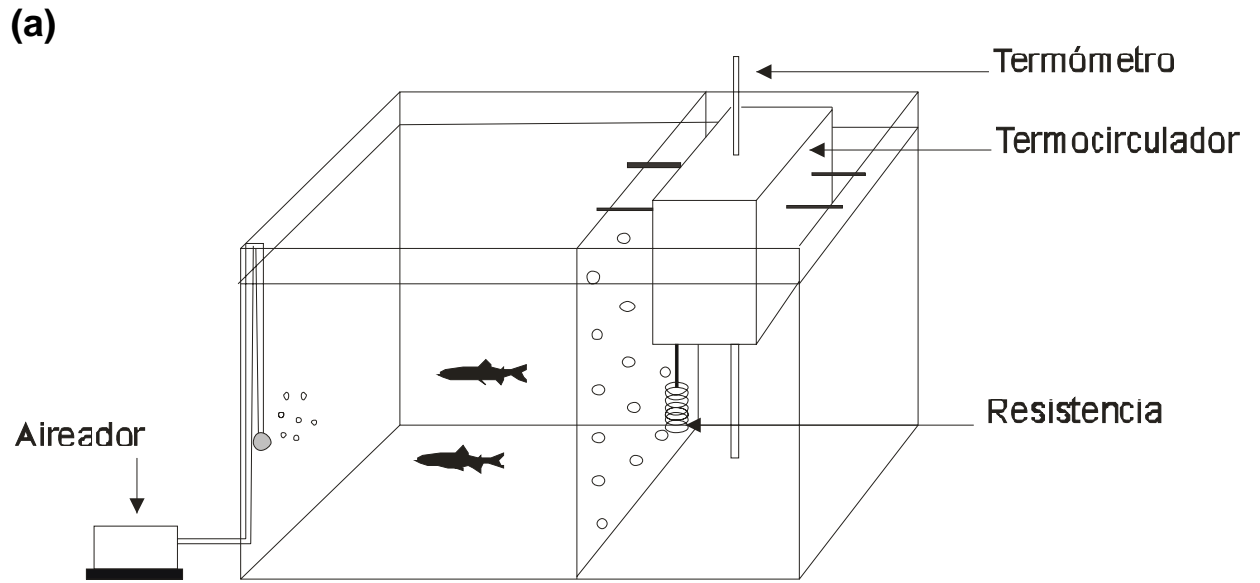


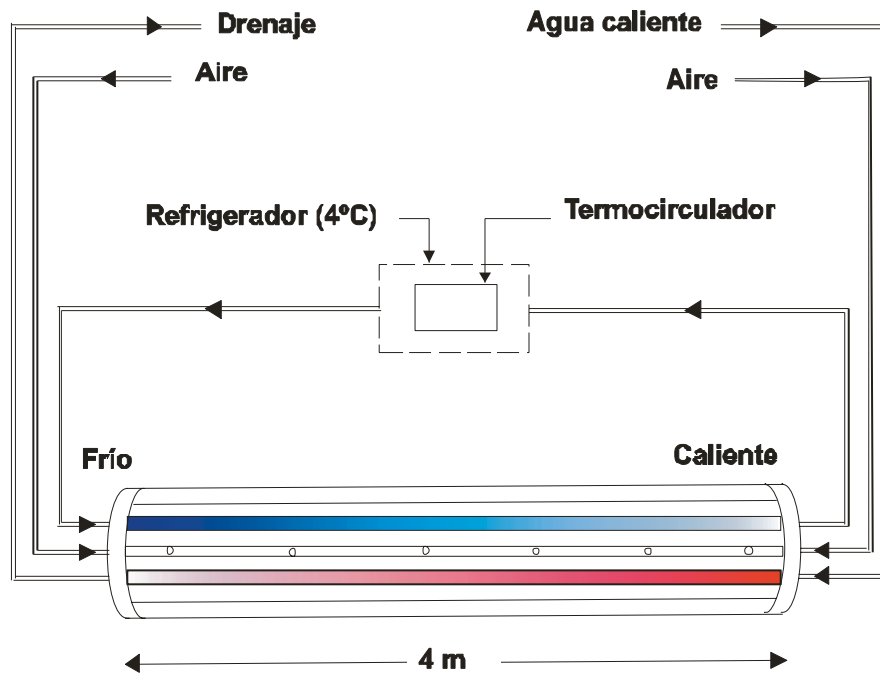
Figura 6. a. Dispositivo utilizado para la determinación de las temperaturas máximas de tolerancia y **b.** dispositivo utilizado para la determinación de las temperaturas mínimas de tolerancia.

En las experiencias se utilizó una tasa de enfriamiento ($2,2\text{ }^{\circ}\text{C x h}^{-1}$) con los adultos (104 – 164 mm LS y 15 - 55 g PT, N= 10) y dos tasas de enfriamiento ($2,2$ y $5,0\text{ }^{\circ}\text{C x h}^{-1}$) con los juveniles (36 – 42 mm LS y 0,3 – 0,7 g PT, N= 22). En todos los casos el enfriamiento se logró con el uso de un refrigerador. Asimismo se utilizó una tasa de calentamiento ($1,4\text{ }^{\circ}\text{C x h}^{-1}$) con los adultos (103 – 150 mm LS y 10 - 60 g PT, N= 10) y dos tasas de calentamiento ($1,4$ y $6,0\text{ }^{\circ}\text{C x h}^{-1}$) con los juveniles (36 – 41 mm LS y 0,3 – 0,6 g PT, N= 24). El calentamiento se realizó con un termocirculador de inmersión. En todos los casos las cámaras experimentales estuvieron provistas de aireación y en ellas se registró el cambio de temperatura cada 5 minutos. Para cada individuo se determinaron las temperaturas de pérdida de equilibrio (punto en que el pez pierde la habilidad para mantener su posición dorsoventral) y muerte (cese de los movimientos operculares).

3.11.2. Preferencia térmica

Los rangos de temperaturas de preferencia de los individuos fueron determinados mediante un sistema de gradiente térmico horizontal (Figura 7), con un diseño similar al descrito por Bettoli *et al.* (1984).

(a)



(b)

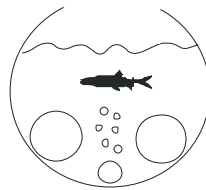


Figura 7. a. Dispositivo empleado para la determinación de las temperaturas de preferencia. **b.** vista transversal del tubo.

El sistema consistió en un canal horizontal de PVC de 4 m de largo, 16 cm de diámetro interior y una abertura longitudinal superior de 10 cm de ancho, en cuyo interior se generó y mantuvo un gradiente de temperatura mediante dos conductos, uno de agua fría y otro de agua caliente, ubicados a lo largo del piso del tubo y circulando en sentidos opuestos. Cada uno de estos conductos, de 4 m de largo y 19 mm de diámetro, fue construido con 2 m de caño de polipropileno y 2 m de caño de *hidrobronz*, de manera tal que el extremo metálico permitiera un mejor intercambio térmico entre el agua circulante en su interior y el agua en el interior del tubo de PVC. La fuente de agua fría consistió en un acuario, con una capacidad de 50 l, mantenido a 4 °C en el interior de un refrigerador. El agua era bombeada en circuito cerrado desde y hacia el sistema a través de caños plásticos, impulsada por una bomba centrífuga. El agua caliente fue tomada de un termotanque y descartada a la salida del gradiente. El ajuste de estas dos fuentes permitió la regulación del gradiente de temperatura. La aireación y mezcla vertical se logró con el burbujeo de aire a través de un caño de goma de 6 mm de diámetro con pequeños orificios en su cara superior, ubicados a 40 cm unos de otros. Este sistema se mantuvo bajo luz natural y constante en el interior de una habitación.

Para estas experiencias se trabajó con 11 ejemplares 35 - 40 mm LS y 0,27 – 0,378 g PT. Los peces se mantuvieron 20 días en un acuario para su aclimatación a la temperatura ambiente (15 – 22,5 °C) y 24 h antes de las experiencias se les suspendió la alimentación. Cada experiencia comenzó con la introducción de un único individuo en la región de los 15 – 17 °C del gradiente. Luego de un período de 10 minutos de habituación se registró, a intervalos de 5 minutos, la temperatura preferida por el pez con un termómetro

digital y una termocupla con una precisión de 0,1 °C. Las experiencias duraron entre 30 y 60 minutos, finalizando en el momento en que se desorganizaba el gradiente. Para cada individuo se calculó el promedio de las temperaturas preferidas y se construyó un histograma de frecuencias.

3.11.3. Nivel mínimo crítico de oxígeno y tasa metabólica

El nivel mínimo crítico de oxígeno y la tasa metabólica de la especie fueron establecidos de manera indirecta a través de la técnica de respirometría de sistema cerrado (Hill 1980, Randall *et al.* 1997).

Se utilizaron 50 ejemplares entre 37 – 41 mm LS y 0,410 – 0,612 g PT provenientes del lago Puelo. Con el fin de evitar un sesgo ligado a la acción dinámica específica (Hill 1980, Randall *et al.* 1997), 24 h antes de las experiencias se les suspendió la alimentación.

Las experiencias consistieron en introducir 5 individuos en un recipiente cerrado de 637 ml de manera que los peces consumieran el oxígeno disponible en el agua, y a su vez este recipiente fue sumergido en una pecera de 9 l para estabilizar la temperatura del sistema (Figura 8).

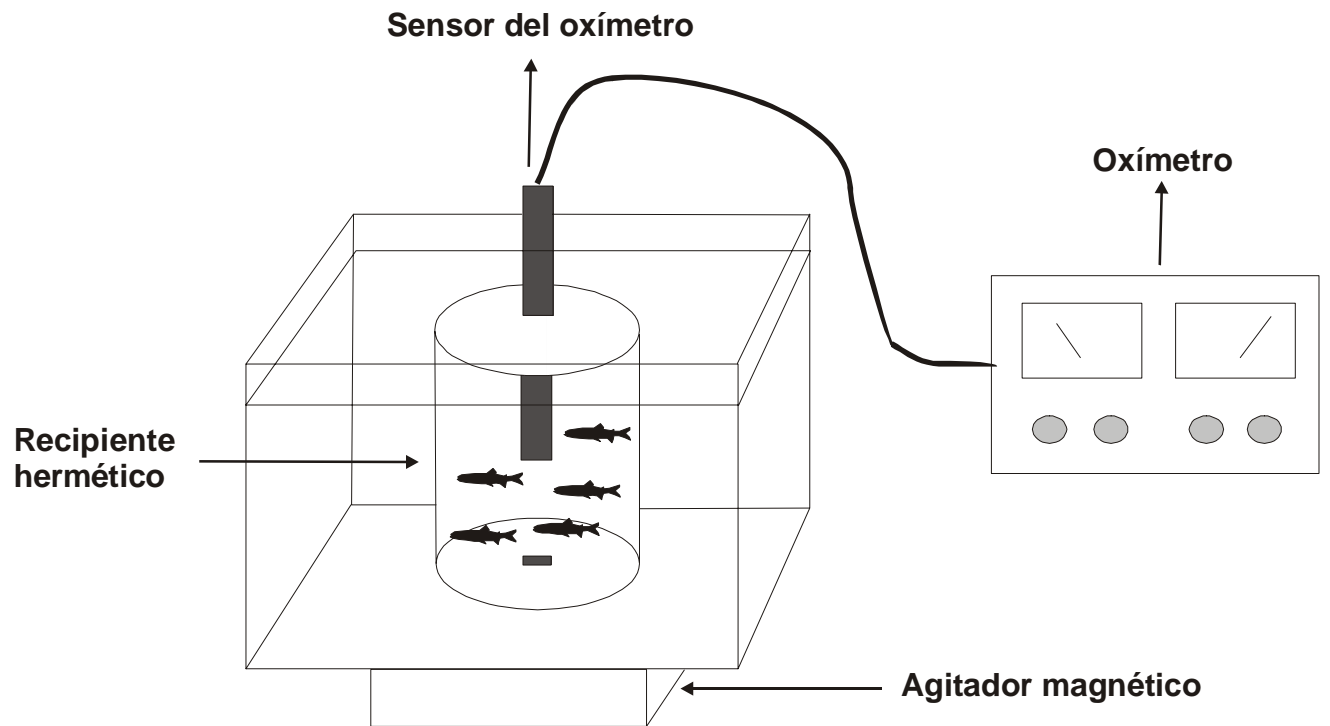


Figura 8. Dispositivo empleado para la determinación de las tasas metabólicas.

Se realizaron 10 experiencias que permitieron establecer la tasa metabólica, mediante el registro de la concentración de oxígeno y temperatura a intervalos de 10 – 15 minutos con un oxímetro YSI modelo 51B. Para establecer el rango de tolerancia a las bajas concentraciones de oxígeno, en 3 de estas experiencias se registró además el nivel mínimo crítico de oxígeno a la pérdida de equilibrio y muerte de cada uno de los individuos.

Los registros de concentración de oxígeno fueron corregidos de acuerdo con la solubilidad del oxígeno en relación con la temperatura (Wetzel & Likens 2000). Dado que existe una dependencia de la concentración de oxígeno en el agua con la temperatura (se observaron variaciones entre 0 – 2,5 °C), los datos de concentración de oxígeno *versus* tiempo se ajustaron a una función cuadrática y la tasa metabólica se determinó como la derivada primera de dicha función, multiplicada por el volumen del recipiente y dividida por la masa corporal de los peces. De esta manera pudo construirse una tabla de tasas metabólicas registradas durante el experimento, en relación con la temperatura.

4. RESULTADOS

4.1. CAPTURA DE PECES

En la Tabla 3 se indican las especies capturadas junto con *A. zebra* en los ambientes considerados. Es de resaltar que *Diplomystes viedmensis* (Mac Donagh, 1931), *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) y *G. maculatus* estuvieron ausentes en todas las capturas donde se capturó *A. zebra*.

4.2. REVISIÓN DE MATERIAL DE COLECCIÓN Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La distribución de las especies de *Aplochiton* (Tabla 4, Figura 9), muestra un rango latitudinal desde los 39° 46' hasta los 54° 22' Sur.

Tabla 3. Otras especies presentes en las capturas de *A. zebra*.

Especies	Ambientes					
	Lácar	Foyel	Puelo	Epuyén	Rivadavia	Futalaufquen
<i>Aplochiton zebra</i> Jenyns	x	x	x	x	x	x
<i>Galaxias platei</i> Steindachner			x			
<i>Odontesthes hatcheri</i> (Eigenmann)		x	x		x	
<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes)	x		x	x	x	
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum)	x		x		x	x
<i>Salvelinus fontinalis</i> (Mitchill)		x				
<i>Salmo trutta</i> L.			x			

Tabla 4. Distribución geográfica de *A. marinus*, *A. taeniatus* y *A. zebra*. Se indican las poblaciones diádromicas y encerradas establecidas para las 3 especies.

Referencias	Localidad	Latitud Sur	Longitud Oeste
<i>A. marinus</i> diádromos			
Eigenmann 1928, McDowall 1971a	Estero Cutipay	39° 46'	73° 11'
<i>A. taeniatus</i> diádromos			
Lattuca, M.E. este trabajo	Desembocadura del río Pipo (Canal Beagle, Ushuaia)	54° 50'	67° 29'
<i>A. taeniatus</i> encerrados			
McDowall 1969a	Afluente SW del lago Villarica	39° 17'	72° 06'
McDowall 1971a	Lago Villarica	39° 17'	72° 06'
Campos 1969, McDowall 1971a	Lago Llanquihue	41° 04'	72° 54'
<i>A. taeniatus</i>			
Campos 1969, McDowall 1971a	Estero Santa Rosa	39° 46'	73° 11'
Campos 1969, McDowall 1971a	Estero Cutipay	39° 46'	73° 11'
Campos 1969	Río Valdivia	39° 50'	73° 00'
González Regalado 1945	Lago Lácar	40° 09'	71° 21'
Campos 1969	Río Peúlla	40° 28'	71° 46'
McDowall 1971a	Osorno	40° 32'	73° 02'
Campos 1969	Río Pescado	40° 58'	73° 46'
McDowall 1971a	Lago Todos los Santos	41° 02'	72° 13'
McDowall 1971a	Río Petrohué	41° 05'	72° 20'
Campos 1969	Saltos de Petrohué	41° 08'	72° 23'
McDowall 1971a	Puerto Varas	41° 18'	72° 53'
McDowall 1971a	Puerto Montt	41° 22'	72° 49'

Tabla 4. Distribución geográfica de *A. marinus*, *A. taeniatus* y *A. zebra*. Se indican las poblaciones diadrómicas y encerradas establecidas para las 3 especies (continuación).

Referencias	Localidad	Latitud Sur	Longitud Oeste
López 1944, González Regalado 1945	Lago Puelo	42° 06'	71° 37'
McDowall 1984	Fiordo Aisén	45° 19'	73° 14'
McDowall & Nakaya 1988	Fiordo Steele	47° 58'	73° 14'
McDowall & Nakaya 1988	Estero Ventisquero	48° 07'	73° 05'
Campos 1969	Lago del Toro	51° 08'	72° 43'
Campos 1969	Goree Sound	54° 22'	67° 37'
Ringuelet <i>et al.</i> 1967	Tierra del Fuego	54° 22'	67° 37'
McDowall 1971a	Canal de Beagle	54° 54'	67° 59'
Lonnberg 1907, Campos 1969	Lapataia	54° 55'	66° 50'
<i>A. zebra</i> encerrados			
McDowall 1971a, Torres <i>et al.</i> 1988	Lago Calafquén	39° 31'	71° 52'
Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Puelo	42° 06'	71° 37'
Ortubay <i>et al.</i> 1994, Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Cholila	42° 20'	71° 47'
Bruzzone 1986, Piacentino 1999, Ortubay <i>et al.</i> 1994, Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Epuyén	42° 15'	71° 25'
Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Rivadavia	42° 33'	71° 38'
Bruzzone 1986, Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Futalaufquen	42° 46'	71° 44'
<i>A. zebra</i>			
McDowall 1971a	Bahía Tom	36° 41'	72° 52'
Campos <i>et al.</i> 1996	Concepción	36° 54'	72° 56'
Ruiz & Berra 1994, Campos <i>et al.</i> 1996	Galletué, Río Bío Bío	38° 30'	71° 12'
Ruiz & Berra 1994, Campos <i>et al.</i> 1996	Lago Icalma	38° 42'	71° 10'
Piacentino 1999	Río Negro	39° 01'	67° 52'
McDowall 1971a	Lago Riñihue	39° 39'	72° 27'

Tabla 4. Distribución geográfica de *A. marinus*, *A. taeniatus* y *A. zebra*. Se indican las poblaciones diadrómicas y encerradas establecidas para las 3 especies (continuación).

Referencias	Localidad	Latitud	Longitud
		Sur	Oeste
McDowall 1971a	Estero Cutipay	39° 46'	73° 11'
Bruzzone 1986	Lago Queñi	40° 08'	71° 42'
Bruzzone 1986	Lago Lácar	40° 09'	71° 21'
Campos 1985	Río Bueno	40° 14'	73° 07'
McDowall 1971a	Río Pescado	40° 58'	73° 46'
McDowall 1971a	Lago Todos los Santos	41° 02'	72° 13'
McDowall 1971a	Río Petrohué	41° 05'	72° 20'
McDowall 1971a	Salto de Petrohué	41° 08'	72° 23'
McDowall 1971a	Puerto Otuai	41° 16'	72° 48'
McDowall 1971a	Puerto Montt	41° 22'	72° 49'
McDowall 1971a	Abtao	41° 23'	72° 47'
Campos 1985	Río Maullín	41° 24'	73° 23'
McDowall 1971a	Ancud	41° 53'	73° 42'
Ortubay <i>et al.</i> 1994, Cussac <i>et al.</i> 2004	Lago Foyel	41° 55'	71° 18'
McDowall & Nakaya 1988	Lago Quetro	48° 03'	73° 17'
McDowall 1971a	Río Tres Pasos	51° 08'	72° 43'
McDowall 1971a	Lago Sofía	51° 16'	72° 38'
Jenyns 1842	Islas Malvinas	51° 40'	58° 45'
Günther 1866	Puerto Luis	51° 40'	58° 45'
Piacentino 1999, Lattuca, M.E. este trabajo.	Bahía Lomas	52° 42'	69° 00'
Ringuelet <i>et al.</i> 1967	Tierra del Fuego	54° 22'	67° 37'

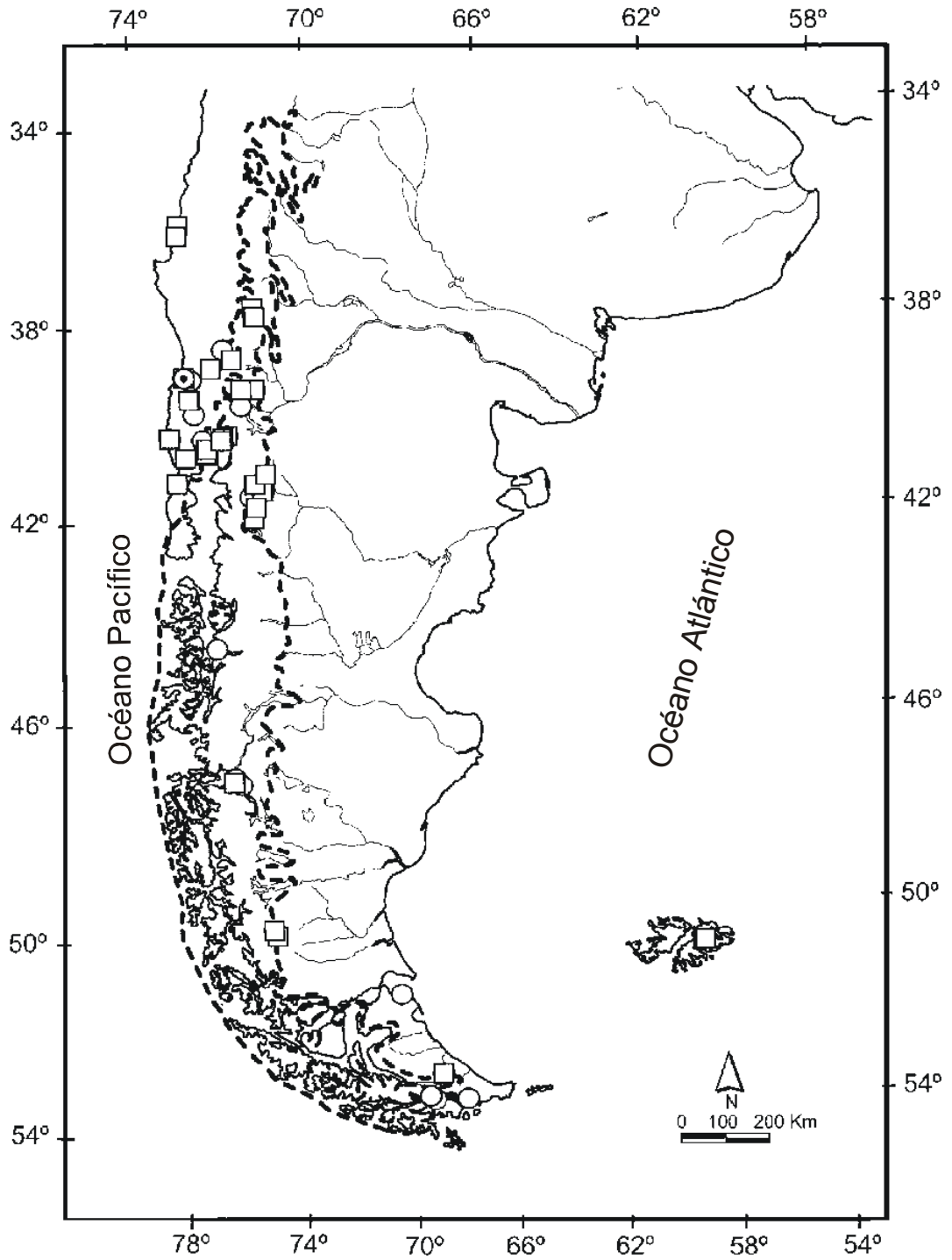


Figura 9. Localidades de captura de *A. marinus* (círculos con punto central), *A. taeniatus* (círculos vacíos) y *A. zebra* (cuadrados).

Aplochiton marinus, descrita por Eigenmann (1928), fue posteriormente sinonimizada con *A. taeniatus* (Fowler 1945, McDowall 1971a, 1988, McDowall & Nakaya 1987). Aún así Dyer (2000) no descarta su probable existencia debido al poco conocimiento disponible sobre la historia de vida y las diferencias entre poblaciones encerradas y marinas, dentro del género.

La distribución de *A. taeniatus* fue establecida desde el lago Lácar hasta Tierra del Fuego en Argentina (Ringuelet *et al.* 1967) y desde Valdivia a Tierra del Fuego en Chile. La revisión de los ejemplares de *Aplochiton* del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", permitió corregir la identificación del ejemplar de *A. taeniatus* capturado en 1945 por Pozzi en Bahía Lomas Dawson (Tierra del Fuego), que en realidad es *A. zebra* de acuerdo con la clave de McDowall & Nakaya (1988). A su vez, los datos de captura de Ortubay *et al.* (1994) para los lagos Cholila y Epuyén y la laguna Foyel, corresponden a *A. zebra* (S. Ortubay, com. pers.). En consecuencia, el único sitio de captura de *A. taeniatus* en Argentina es Tierra del Fuego (Cussac *et al.*, 2004). Efectivamente, de allí proviene un único ejemplar de *A. taeniatus* capturado en la desembocadura del río Pipo en el canal de Beagle y depositado en la Piscicultura "Río Olivia" (Ushuaia, Tierra del Fuego).

Aplochiton zebra fue citado en la Argentina, en la cuenca del río Negro por Pozzi (1945) y en Tierra del Fuego e islas Malvinas por Ringuelet *et al.* (1967) y en Chile, desde Valdivia hasta Tierra del Fuego (Ringuelet *et al.* 1967). Los únicos trabajos donde se detallan las localidades de captura son los de Jenyns (1842), Günther (1866), González Ragalado (1945), McDowall (1971a), Bruzone (1986), Ortubay *et al.* (1994 corregido por S. Ortubay, com. pers.), Piacentino (1999) y McDowall *et al.* (2001) y Cussac *et al.* (2004).

Particularmente, los únicos registros de *A. zebra* en cuencas de vertiente Atlántica son los de Pozzi (1945) y Piacentino (1999). Si bien la cuenca Nahuel Huapi - Limay - Negro es probablemente la más estudiada de Patagonia, desde 1945 no hay aquí otros registros de captura de la especie.

4.3. IDENTIFICACIÓN

4.3.1. Características del adulto

Aplochiton zebra (Figura 10) es un pez sin escamas. En fresco, la coloración es ligeramente verdosa con reflejos dorados. Presenta bandas verticales oscuras a lo largo del tronco, en su mayoría curvadas, aproximadamente en número de 13. La primera banda ubicada por encima de la inserción de las aletas pectorales es más oscura. Las bandas en el pedúnculo pueden reducirse semejando manchas. Las aletas pares e impares son ligeramente anaranjadas. El cuerpo es moderadamente alto y comprimido. La línea lateral, claramente visible y recta, está ubicada a la altura de la línea media del cuerpo. Las aletas son relativamente gruesas. Las pectorales son redondeadas y de base ancha; las pélvicas se insertan por delante del origen de la aleta dorsal. Ésta, a su vez, se origina por detrás del punto medio de la longitud estándar; la aleta adiposa está bien desarrollada y su origen se encuentra a la altura de la mitad de la base de la aleta anal. Ésta es de base larga, con los radios anteriores notablemente más largos que los posteriores. La aleta caudal es ahorquillada, con lóbulos redondeados. La cabeza es pequeña y presenta ojos prominentes, con un espacio interorbital ancho y convexo. El hocico es corto y redondeado. Los labios son carnosos. Las quijadas, iguales, son ligeramente oblicuas, alcanzando el margen anterior del

ojo. El perfil de la mandíbula, desde una vista ventral, tiene forma de U. Los dientes subiguales y ligeramente curvados, se ubican sobre el dentario, el premaxilar y la lengua. Las branquiespinas son cortas a moderadamente largas. El tubo digestivo presenta un estómago sacular e intestino con un asa y no más de un ciego pilórico. Cuando está presente, está bien desarrollado y se ubica sobre el lado derecho de la cavidad.

Las proporciones corporales de los individuos adultos, provenientes de los lagos Puelo y Lácar y la laguna Foyel, coinciden en su mayoría con los datos de Ringuelet *et al.* (1967) y McDowall (1971a, para 114 individuos capturados en la Patagonia chilena) (Tabla 5).

A fin de corroborar la identificación de estos ejemplares, se compararon las variables morfológicas registradas en el único ejemplar adulto de *A. taeniatus* disponible con las de los adultos, de tallas similares, capturados en la laguna Foyel. A partir de una base de datos común, se obtuvieron los residuos no estandarizados de las regresiones de cada una de las variables morfológicas *versus* el largo estándar. Un Análisis de Componentes Principales permitió establecer las diferencias entre los ejemplares de la laguna Foyel y *A. taeniatus* (Figura 11). Dada la marcada separación observada entre ellos, se usó un Análisis Discriminante para probar la hipótesis de que todos los ejemplares de la laguna Foyel eran *A. zebra*. Se obtuvo una función discriminante significativa ($p < 0,001$) cuyas variables fueron la longitud de la aleta pélvica (CFD= 11,687), el ancho y la longitud de la cabeza (CFD= -10,233 y CFD= 8,596), la longitud de la aleta anal CFD= -5,524), la longitud preanal (CFD= 5,262) y el ancho de la boca (CFD= -2,169).

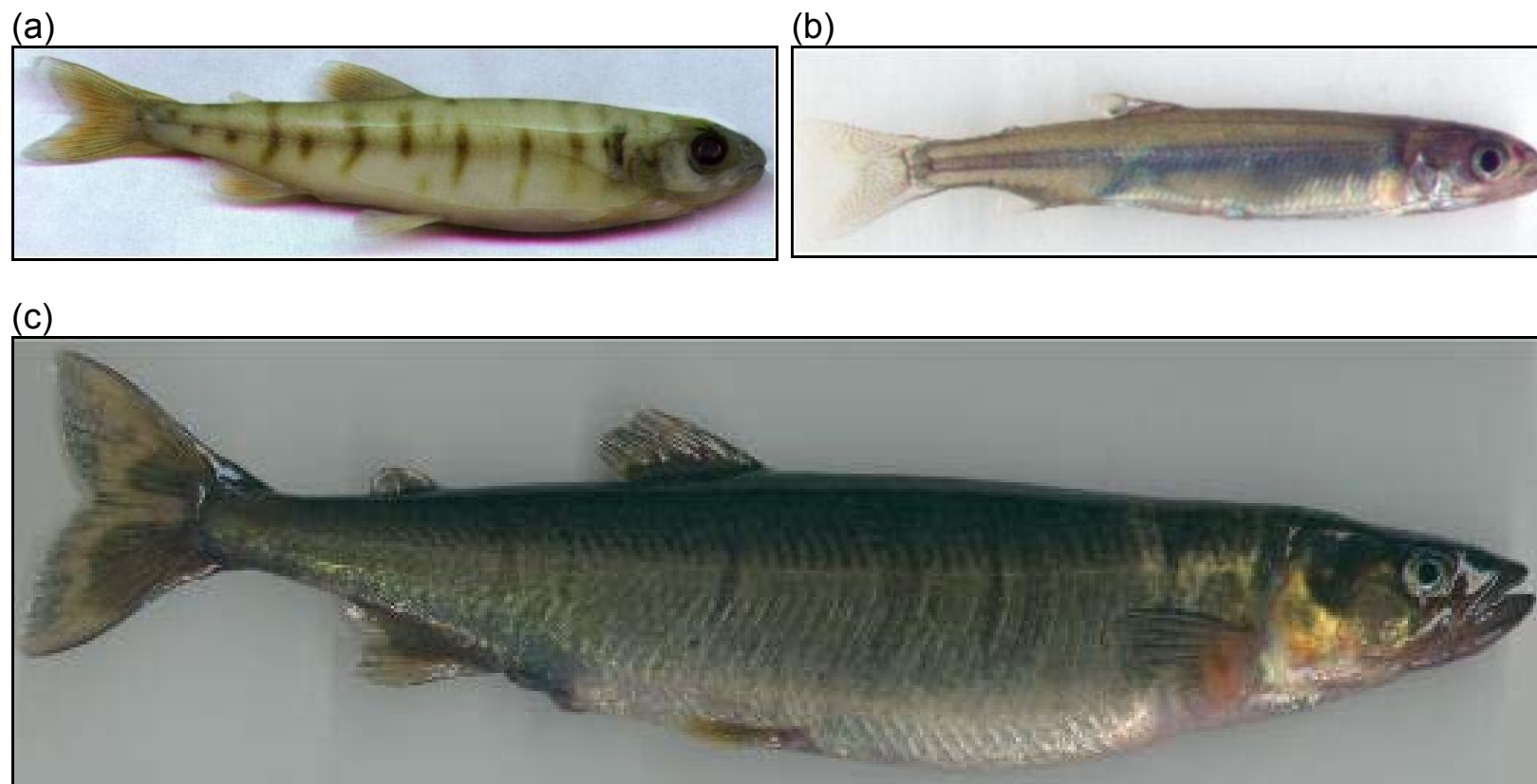


Figura 10. *Aplochiton zebra* Jenyns. **a.** juvenil pequeño (55 mm LE) del lago Rivadavia, **b.** juvenil (76 mm LE) del lago Rivadavia y **c.** adulto (224 mm LE) de la laguna Foyel. (Fotos M. E. Lattuca y S. Ortubay)

Tabla 5. Comparación de las proporciones corporales de los adultos de *A. zebra* provenientes de los lagos Puelo y Lácar y la laguna Foyel con los datos de McDowall (1971a) y Ringuelet *et al.* (1967). LT: largo total, LE: largo estándar, AC: alto del cuerpo, LCab: longitud de la cabeza, AnCab: ancho de la cabeza, AMCab: alto máximo de la cabeza, LH: longitud del hocico, AnB: ancho de la boca, DO: diámetro del ojo, AI: ancho interorbital, LP: longitud del pedúnculo, LPD: longitud predorsal, LPPe: longitud prepélvica, LPA: longitud preanal, DpcPe: distancia pectoral - pélvica, DpeA: distancia pélvica - anal, LD: longitud de la aleta dorsal, LPc: longitud de la aleta pectoral y LPe: longitud de la aleta pélvica.

	Datos propios			McDowall (1971a)			Ringuelet <i>et al.</i> (1967)	
	Mín	Media	Máx	Mín	Media	Máx	Min	Máx
DO / LCab	0,180	0,221	0,268	0,171	0,238	0,353		
DO / LE	0,04	0,049	0,062				0,046	0,060
AI / LE	0,052	0,066	0,080	0,236	0,306	0,369		
LH / LCab	0,189	0,277	0,492	0,211	0,287	0,429		
LH / LE	0,045	0,062	0,111				0,054	0,062
LCab / LE	0,194	0,223	0,254	0,207	0,240	0,277	0,226	0,259
LPA / LE	0,707	0,752	0,846				0,715	0,736
AnB / LCab	0,117	0,288	0,384	0,214	0,283	0,365		
DPcPe / LE	0,152	0,206	0,273	0,258	0,311	0,476		
DPeA / LE	0,075	0,112	0,194	0,172	0,215	0,254		
AnCab / LCab	0,399	0,493	0,672	0,392	0,431	0,633		
AnCab / LE	0,091	0,110	0,149				0,111	0,122
LPc / DPcPe	0,492	0,539	0,595	0,345	0,444	0,553		
LPe / DPeA	0,617	0,788	0,952	0,490	0,598	0,667		
LE / LT	0,797	0,859	0,890	0,862	0,909	0,980		
AC / LE	0,132	0,168	0,226	0,142	0,188	0,260	0,186	0,236
LP / LE	0,229	0,314	0,480	0,122	0,140	0,189	0,155	0,163
LPD / LE	0,538	0,573	0,617	0,510	0,571	0,606	0,558	0,612
LPD / LPA	0,690	0,763	0,861	0,655	0,764	0,824		
LPPe / LE	0,481	0,536	0,578	0,451	0,600	0,760	0,506	0,555
AMCab / LCab	0,465	0,558	0,675	0,518	0,621	0,741		

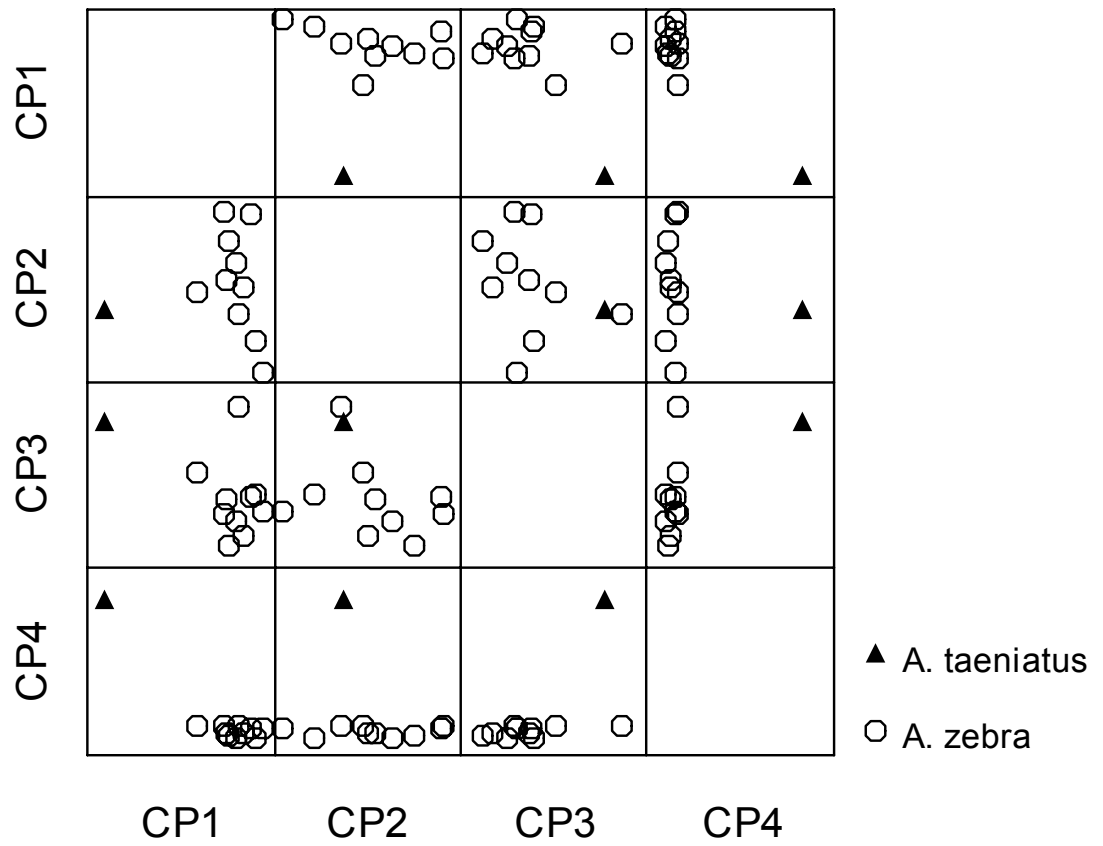


Figura 11. Primeros 4 Componentes Principales mostrando las diferencias en la morfología del adulto de *A. taeniatus* (▲) del Canal Beagle con respecto a los adultos de *A. zebra* (○) de la laguna Foyel.

4.3.2. Características del juvenil

Los juveniles pequeños de *A. zebra* (Figura 10) son alargados y no muestran las típicas bandas verticales de los adultos. Los melanóforos dorsales se extienden hasta la línea lateral. Los ojos están bien pigmentados. Los juveniles más grandes son robustos y presentan las bandas verticales y una coloración similar a la de los adultos. En la Tabla 6 se muestran las proporciones corporales de los juveniles de *A. zebra* capturados en los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen.

Al igual que con los adultos, para corroborar la identificación de estos juveniles, se compararon sus variables morfológicas con las de un juvenil de *A. taeniatus* (correspondiente a la colección de McDowall 1969a). Nuevamente, el Análisis de Componentes Principales permitió establecer las diferencias entre estos ejemplares y el juvenil de *A. taeniatus* (Figura 12). El Análisis Discriminante utilizado para probar la hipótesis de que todos los juveniles capturados en los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen eran *A. zebra*, produjo una función discriminante significativa ($p < 0,001$) cuyas variables fueron la longitud del pedúnculo (CFD = 1,074) y la longitud preanal (CFD = 0,385).

Tabla 6. Proporciones corporales de juveniles de *A. zebra* capturados en los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen. LT: largo total, LE: largo estándar, AC: alto del cuerpo, LCab: longitud de la cabeza, AnCab: ancho de la cabeza, AMCab: alto máximo de la cabeza, LH: longitud del hocico, AnB: ancho de la boca, DO: diámetro del ojo, AI: ancho interorbital, LP: longitud del pedúnculo, LPD: longitud predorsal, LPPe: longitud prepélvica, LPA: longitud preanal, DpcPe: distancia pectoral - pélvica, DpeA: distancia pélvica - anal, LD: longitud de la aleta dorsal, LPc: longitud de la aleta pectoral y Lpe: longitud de la aleta pélvica.

	Mín	Media	Máx
DO / LCab	0,227	0,283	0,382
DO / LE	0,048	0,062	0,083
AI / LE	0,048	0,065	0,079
LH / LCab	0,132	0,198	0,286
LH / LE	0,027	0,043	0,068
LCab / LE	0,169	0,219	0,255
LPA / LE	0,481	0,726	0,852
AnB / LCab	0,125	0,244	0,588
DPcPe / LE	0,109	0,188	0,332
DPeA / LE	0,081	0,141	0,250
AnCab / LCab	0,333	0,474	0,622
AnCab / LE	0,082	0,104	0,137
LPc / DPcPe	0,473	0,757	0,970
LPe / DPeA	0,607	0,963	1,585
LE / LT	0,716	0,853	0,900
AC / LE	0,108	0,144	0,188
LP / LE	0,230	0,283	0,343
LPD / LE	0,510	0,575	0,670
LPD / LPA	0,719	0,784	0,932
LPPe / LE	0,461	0,504	0,569
AMCab / LCab	0,474	0,564	0,675

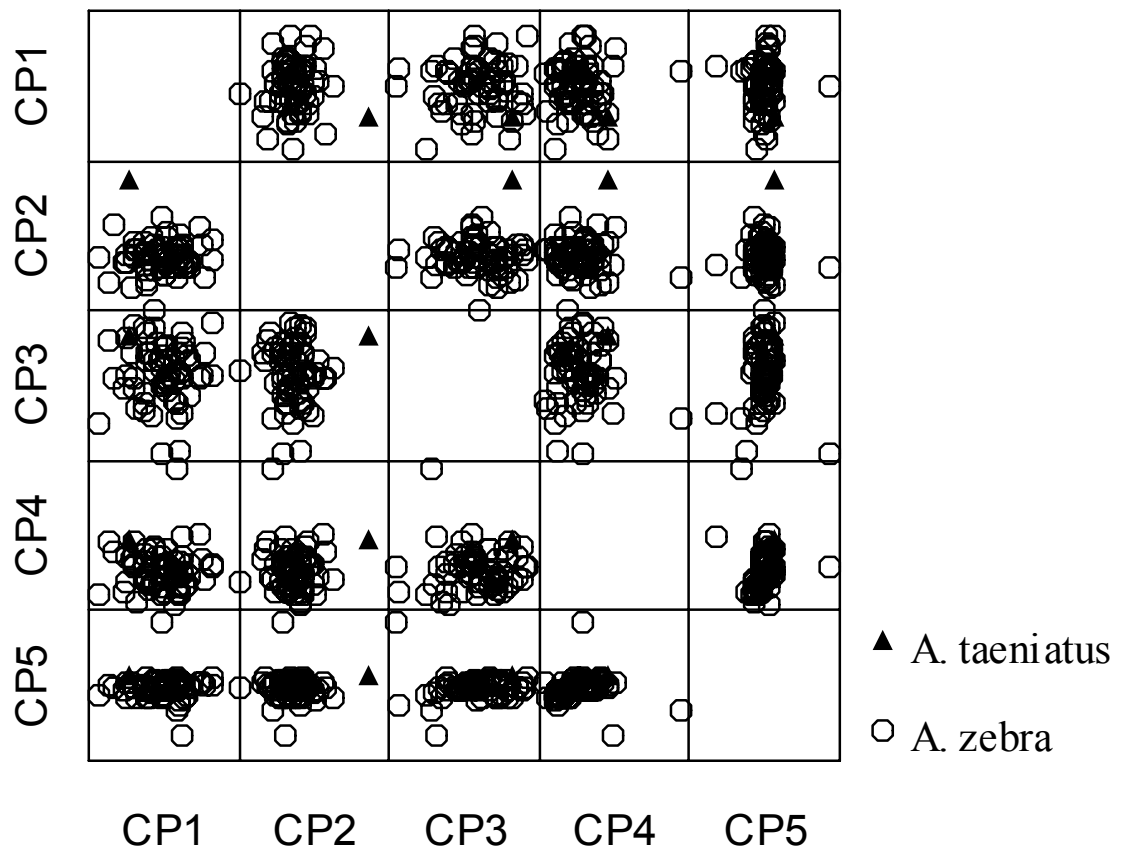


Figura 12. Primeros 5 Componentes Principales mostrando la diferente morfología del juvenil de *A. taeniatus* (▲) del lago Villarrica con respecto a los juveniles de *A. zebra* (○) de los lagos Rivadavia y Futralaufquen.

4.4. MORFOLOGÍA

Un estudio preliminar de las diferencias en la morfología corporal (entre ambientes y tallas) mostró una relación general entre el logaritmo del peso (PT) y el largo (LE) levemente superior a 3 ($3,03 < 95\%$ intervalo de confianza $< 3,13$), señalando una alometría positiva para el peso corporal. Consistentemente con esto, el Factor de Condición ($FC = PT \times LE^{-3}$) aumentó con la talla ($FC = 0,0101 + (0,000155 \times LE)$, $r^2 = 0,104$, $N = 211$, $p < 0,001$, Figura 13). En ambos gráficos se observa una pequeña variación entre los individuos más pequeños.

Para examinar potenciales diferencias en la forma corporal entre los individuos de *A. zebra* provenientes de los lagos considerados, se realizó un Análisis de Componentes Principales con 211 ejemplares, cuya talla osciló entre los 32 y 245 mm LE. Si bien se utilizaron variables presuntamente independientes de la talla (residuales no estandarizados de las regresiones dobles logarítmicas de cada variable morfológica *versus* LE), el CP1 (21% de la varianza total) mostró cambios relacionados con la talla de los ejemplares (Figura 14). Por lo tanto, se investigaron las diferencias en la forma corporal separadamente entre adultos ($N = 102$, 83- 245 mm LE), juveniles grandes ($N = 47$, 40 - 93 mm LE) y juveniles pequeños ($N = 62$, 32 - 40 mm LE). No se observó dependencia con la talla dentro de ninguno de estos 3 grupos. Tanto para los adultos como para los juveniles, la morfología de los individuos (Análisis de Componentes Principales) no mostró diferencias entre ambientes. Sin embargo, la situación fue diferente para los juveniles pequeños. Entre ellos, las variables morfológicas mostraron una significativa dependencia con el ambiente (Análisis Discriminante, $N = 62$, $p < 0,001$, Figura 15, Tabla 7).

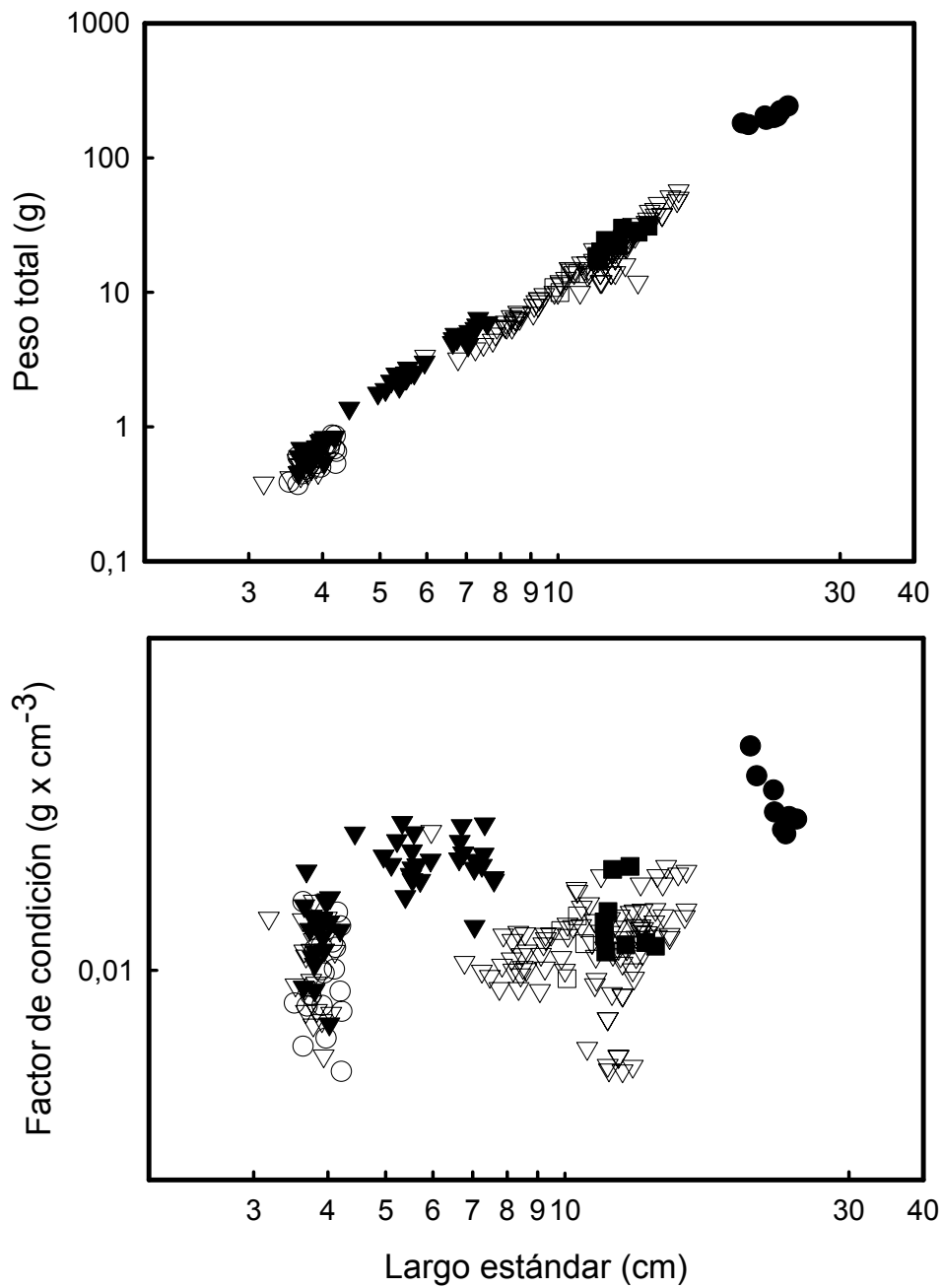


Figura 13. a. Relación Peso total - Largo estándar (en escala logarítmica) y **b.** Factor de Condición - Largo estándar (en escala logarítmica) para ejemplares de *A. zebra* capturados en la laguna Foyel (●) y los lagos Lácar (■), Puelo (▽), Epuyén (□), Rivadavia (▼) y Futalaufquen (○).

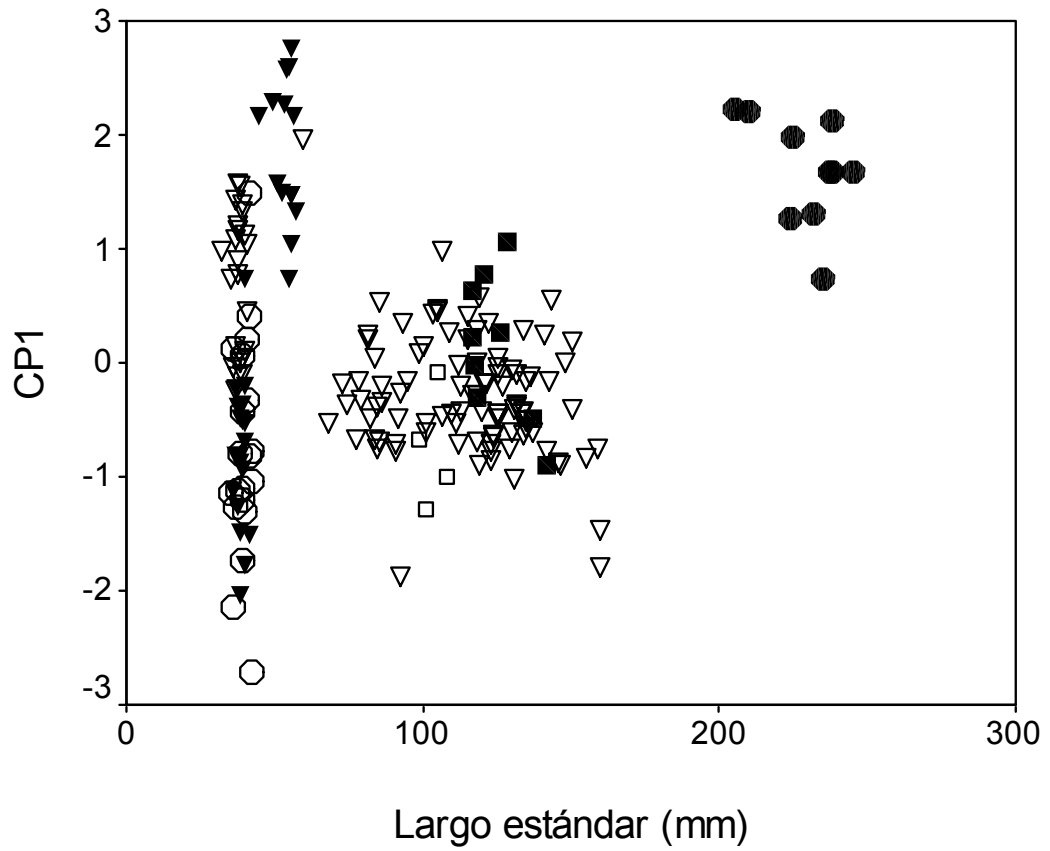
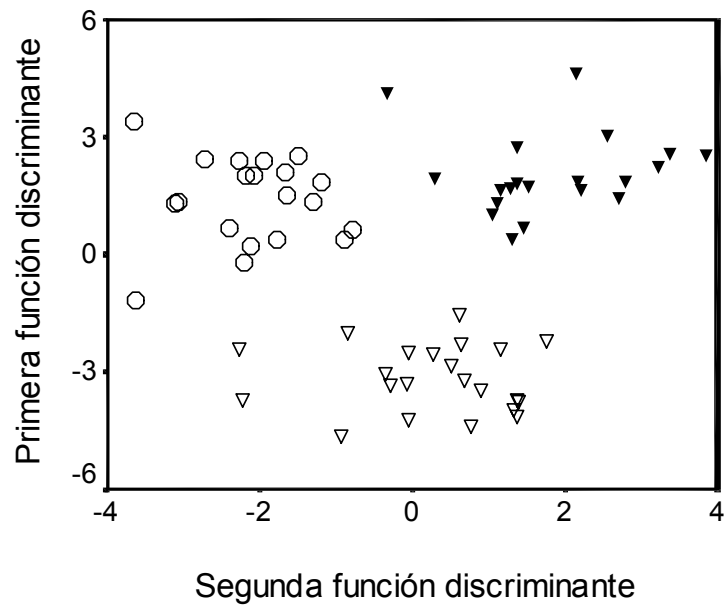


Figura 14. Relación entre el primer componente principal para la forma corporal y el largo estándar para ejemplares de *A. zebra* capturados en la laguna Foyel (●) y los lagos Lácar (■), Puelo (▽), Epuyén (□), Rivadavia (▼) y Futalaufquen (○).

(a)



(b)

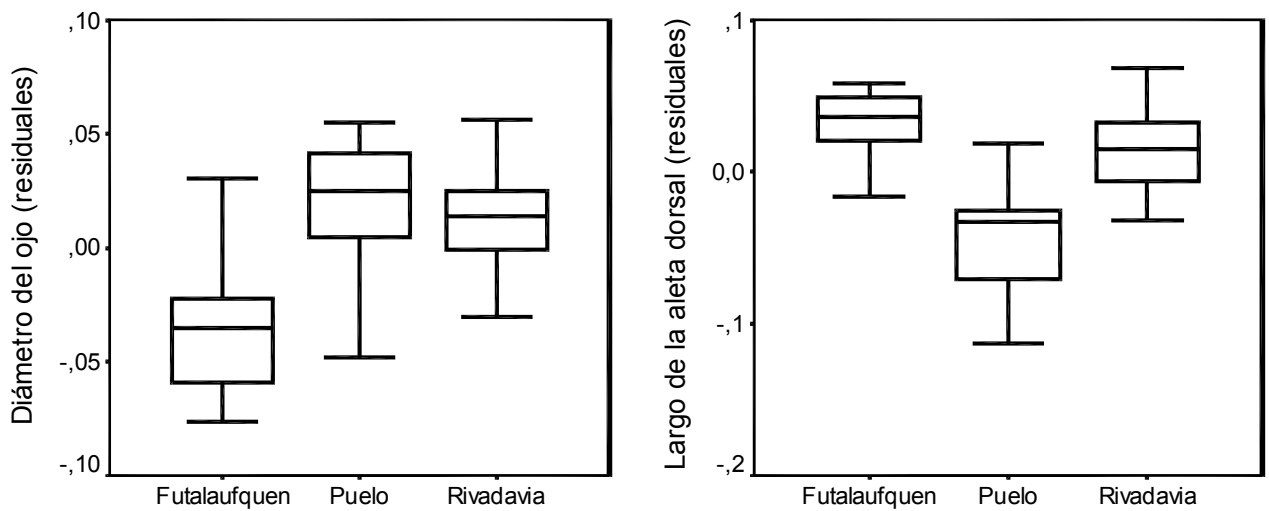


Figura 15. a. Análisis Discriminante de la morfología para los lagos Puelo (∇), Futalaufquen (\circ) y Rivadavia (\blacktriangledown). **b.** Medianas, cuartiles y extremos para los residuales del diámetro del ojo y de la longitud de la aleta dorsal.

Tabla 7. Diferencias en la forma corporal de los juveniles pequeños de *A. zebra*. Funciones discriminantes canónicas estandarizadas, varianza explicada y Lambda de Wilks. En negrita: la más alta contribución de cada variable morfométrica a las funciones discriminantes.

	FD1	FD2
Longitud de la aleta dorsal	0,636	-0,086
Longitud de la aleta pélvica	0,586	-0,448
Ancho de la boca	-0,557	-0,505
Distancia pectoral - pélvica	0,383	0,281
Longitud de la aleta anal	-0,388	-0,243
Diámetro del ojo	-0,002	0,807
Longitud prepélvico	0,280	0,397
Varianza explicada (%)	68,4	31,6
Lambda de Wilks	0,040	0,273

Particularmente, dos variables con los mayores coeficientes dentro de la función discriminante, diámetro del ojo y la longitud de la aleta dorsal, mostraron diferencias significativas entre los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen (Figura 15, Tabla 8). Estas variables, observadas a lo largo de todo el rango de tallas, mostraron una clara relación alométrica con la talla (Figura 16).

4.4.1. Relación de la morfología con el riesgo por depredación y transparencia de los lagos.

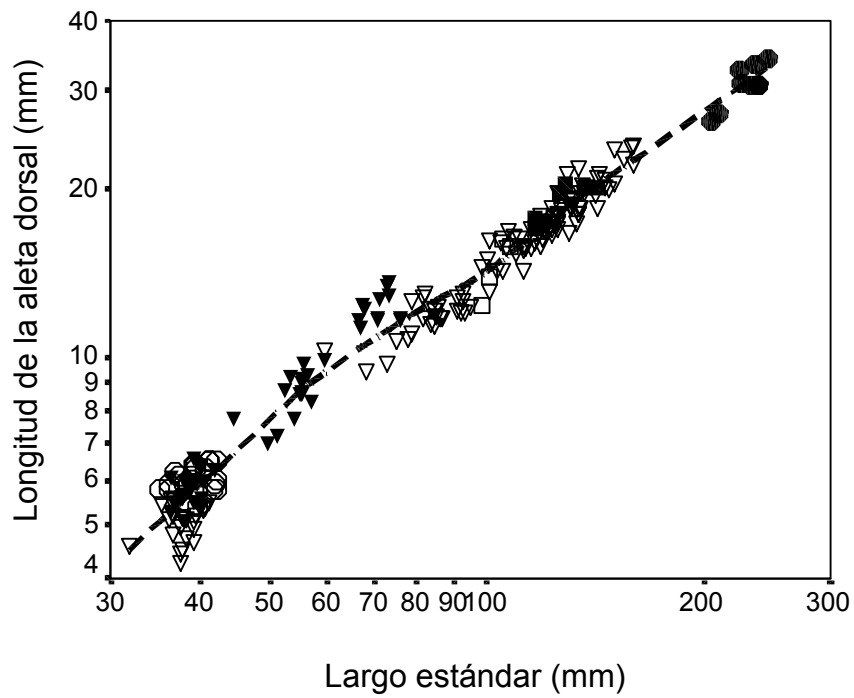
El riesgo por depredación fue mayor para el lago Puelo (9,7 %), mientras que para el lago Rivadavia el valor registrado fue el menor (4,4 %) y para el lago Futalaufquen se obtuvo un valor intermedio (6,3 %). Con sólo tres lagos no pudo correlacionarse el riesgo por depredación con la forma corporal.

Asimismo, si bien tampoco pudo establecerse estadísticamente la relación entre la forma corporal y la transparencia de los lagos, los datos muestran una relación inversa. La profundidad de Secchi fue de 9 m para el lago Puelo, 11,7 m para el lago Rivadavia y de 15 m para el lago Futalaufquen. Los peces mostraron ojos con mayor diámetro en el lago con menor transparencia y ojos con menor diámetro en el lago con mayor transparencia.

Tabla 8. Diferencia de medias (\pm desvío estándar) entre ambientes para el diámetro del ojo y el largo de la aleta dorsal (ANCOVA, N= 63, $p < 0,001$). Las letras indican los resultados de la prueba de Bonferroni con $p < 0,05$.

Lago	Variable	Media	Significancia
Futalaufquen	Diámetro del ojo	2,12 \pm 0,15	a
Puelo		2,39 \pm 0,15	b
Rivadavia		2,36 \pm 0,12	b
Futalaufquen	Largo de la aleta dorsal	6,09 \pm 0,31	c
Puelo		5,07 \pm 0,38	d
Rivadavia		5,78 \pm 0,39	c

(a)



(b)

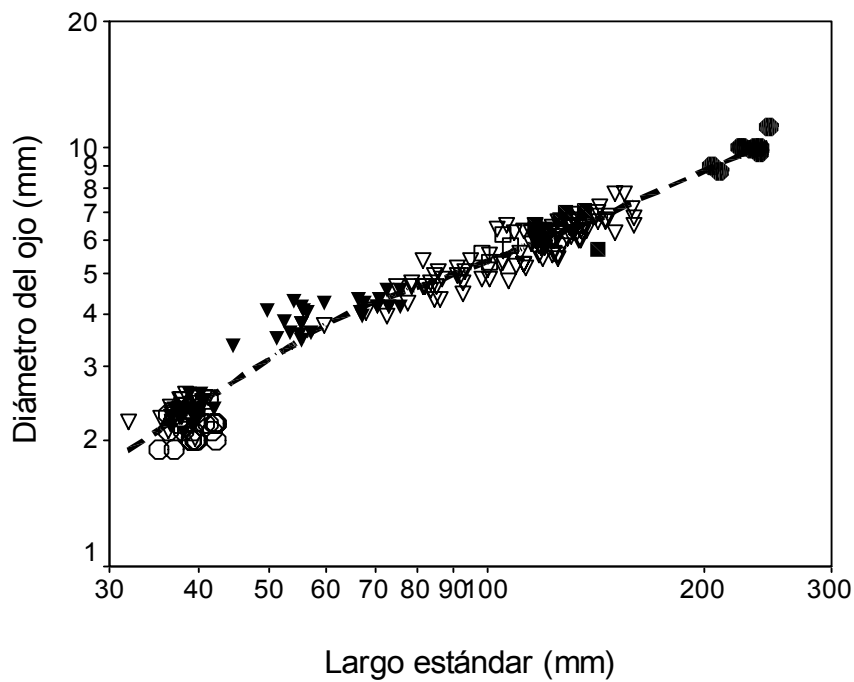


Figura 16a. Relación Longitud de la aleta dorsal - Largo estándar (en escala logarítmica) y **b.** Relación Diámetro del ojo - Largo estándar para ejemplares de *A. zebra* capturados en la laguna Foyel (●) y los lagos Lácar (■), Puelo (▽), Epuyén (□), Rivadavia (▼) y Futalaufquen (○).

4.5. ECOLOGÍA TRÓFICA

4.5.1 Análisis de las dietas

Se identificaron 16 categorías de presas en los estómagos de *A. zebra*, correspondientes a las capturas de primavera - verano en la laguna Foyel y en los lagos Puelo, Epuyén, Rivadavia y Futalaufquen (Tablas 9 y 10)

Durante la primavera, *A. zebra* mostró una dieta más diversa en el Lago Puelo que en la laguna Foyel, donde se alimentó casi exclusivamente de pupas de quironómidos (Tabla 9). En verano, la mayor diversidad en la dieta se observó en los lagos Rivadavia y Epuyén, mientras que los valores más bajos de B se registraron para los lagos Puelo y Futalaufquen (Tabla 10).

Tabla 9. Contribución de cada categoría de presa a la dieta de primavera de *A. zebra*, expresada como porcentaje en número (%N), porcentaje en volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IRI). N: Número de peces con alimento en sus estómagos y sin alimento (entre paréntesis), B: Amplitud de la dieta, A: adultos, L: Larvas y P: pupas.

	Foyel		Puelo			
N =	10 (0)		32 (0)			
B =	1,17*		2,95			
Presas	%N	%F	%N	%V	%F	%IRI
Amphipoda	0,0	0,0	0,1	0,2	0,9	0,0
Insectos A	0,0	0,0	6,5	5,0	28,1	2,6
L Chironomidae	2,6	100,0	31,3	8,1	71,9	23
L Coleoptera	0,0	0,0	11,5	20,5	68,7	17,9
L Ephemeroptera	0,0	0,0	0,5	1,1	12,5	0,2
L Odonata	3,3	70,0	0,0	0,0	0,0	0,0
L Plecoptera	0,0	0,0	8,7	23,1	25,0	6,5
L Trichoptera	1,7	60,0	1,6	1,0	15,6	0,3
P Chironomidae	92,4	40,0	39,8	41,1	75,0	49,4

*Calculado a partir de %N.

Tabla 10. Contribución de cada categoría de presa a la dieta de verano de *A. zebra*, expresada como porcentaje en número (%N), porcentaje en volumen (%V), frecuencia de ocurrencia (%F) y porcentaje del Índice de Importancia Relativa (%IRI). N: Número de peces con alimento en sus estómagos y sin alimento (entre paréntesis), B: Amplitud de la dieta, A: adultos, L: Larvas y P: pupas.

Presas	Rivadavia				Puelo				Epuén				Futalaufquen			
	%N	%V	%F	%IRI	%N	%V	%F	%IRI	%N	%V	%F	%IRI	%N	%V	%F	%IRI
N =	49 (7)				44 (6)				4 (0)				67 (24)			
B =	2,70				1,58				2,31				1,94			
Amphipoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	2,7	18,2	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	4,4	3,0	0,2
Calanoidea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,0	21,9	23,9	8,4
Chidoridae	5,1	0,3	51,0	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ciclopoidea	58,3	8,7	46,9	25,1	96,0	5,6	40,9	78,3	0,0	0,0	0,0	0,0	80,5	10,8	58,2	69,5
Daphnidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	10,1	30,7	16,4	8,8
Hirudinea	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	8,4	11,4	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Insectos A	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,9	11,4	0,3	37,9	50,2	100	53,9	0,0	0,0	0,0	0,0
L Chironomidae	12,7	23,3	75,5	21,7	1,0	2,8	31,8	2,3	58,1	23,1	75,0	36,4	0,2	0,9	3,0	0,04
L Ephemeroptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	1,8	6,8	0,3	4,0	26,7	50,0	9,6	0,0	0,0	0,0	0,0
L Plecoptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	1,8	6,8	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Oligochaeta	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	2,4	9,1	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
P Chironomidae	23,9	67,8	69,4	50,9	1,0	2,9	43,2	3,2	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	31,2	28,4	13,1
Peces	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	70,6	9,1	12,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

En la Figura 17 se muestra la composición de la dieta de *A. zebra*, expresada como porcentaje del IRI de cada categoría de presa, para los 3 grupos de tallas considerados en el análisis morfológico. Se observaron algunas diferencias en las principales presas consumidas en los distintos ambientes.

En particular para los adultos (83 mm < LE < 245 mm), sólo se muestra la composición de la dieta de los lagos Epuyén y Puelo, ya que no se dispone de los datos de %IRI de cada categoría de presa para la laguna Foyel. Los adultos del lago Epuyén consumieron principalmente dípteros adultos (53,9%) y larvas de quironómidos (36,4%), mientras que los del lago Puelo consumieron copépodos ciclopoideos (58,7%) y pupas de quironómidos (21,8%). Cabe destacar que en el lago Puelo se registraron individuos con LE > 115 mm con peces en sus estómagos.

Los juveniles de tallas mayores (40 mm < LE < 93 mm) sólo fueron capturados en los lagos Puelo y Rivadavia. En el primero de ellos los contenidos estomacales estuvieron compuestos por copépodos ciclopoideos (49,5%), larvas (29,5%) y pupas de quironómidos (20,5%), en el segundo las principales presas consumidas consistieron en insectos adultos, en su mayoría dípteros (86,8%) seguidos por las larvas de quironómidos (12,1%).

Los juveniles más pequeños del lago Puelo (40 mm > LE) consumieron mayoritariamente copépodos ciclopoideos (74,7%) y anfípodos (12,7%). En el lago Rivadavia los copépodos ciclopoideos (25,1%) estuvieron representados en menor medida, junto con larvas (21,7%) y pupas de quironómidos (50,9%) y, en el lago Futalaufquen los copépodos ciclopoideos (69,5%) volvieron a ser las presas dominantes en los contenidos estomacales. Otras presas presentes en

las dietas de este grupo de ejemplares fueron los copépodos calanoideos y dáfidos en el lago Futalaufquen y los quidóridos en el lago Rivadavia.

Los juveniles pequeños que mostraron diferencias en su morfología, también mostraron diferencias significativas en la dieta entre ambientes (Análisis Discriminante, N= 136, $p < 0,001$) tanto en la abundancia como en el volumen de las presas en el total de los estómagos (Tablas 11 y 12). La dieta de los individuos del lago Puelo pudo ser discriminada por el consumo de insectos adultos, anfípodos (ambos incluidos en la categoría “otros” en la Figura 17) y oligoquetos, y la del lago Futalaufquen fue discriminada por la presencia de dáfidos y copépodos calanoideos.

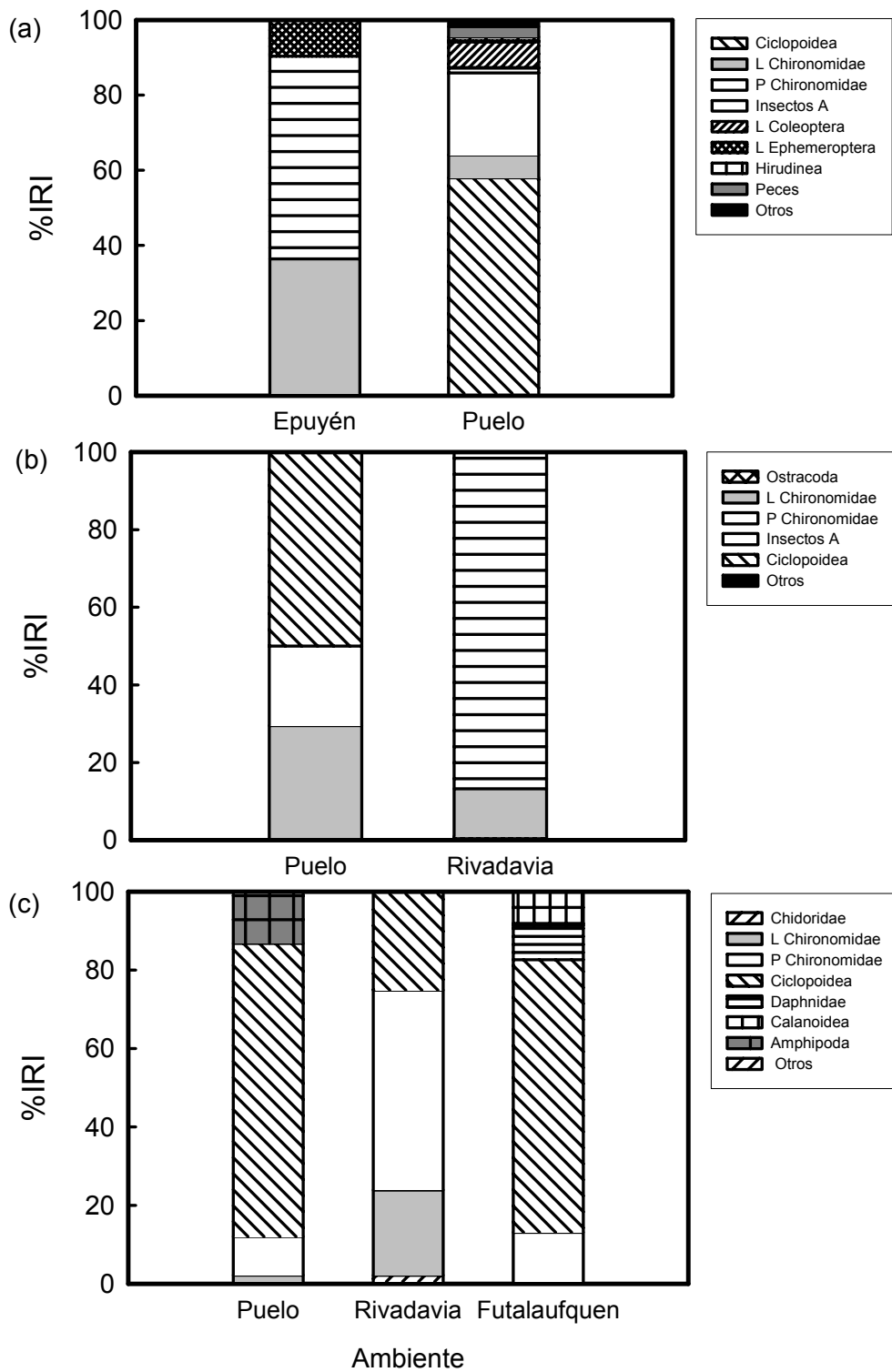


Figura 17. Composición de la dieta de *A. zebra* por grupos de tallas. **a.** adultos (83 mm < LE < 245 mm), **b.** juveniles grandes (40 mm < LE < 93 mm) y **c.** juveniles pequeños (40 mm > LE).

Tabla 11. Coeficientes de la función canónica discriminante, varianza explicada y Lambda de Wilks para la abundancia de las presas en los contenidos estomacales. En negrita, se indica la contribución más alta de cada categoría de presa a cada función discriminante. L: larvas, A: adultos.

	FD1 (%N)	FD2 (%N)
L Chironomidae	0,582	0,031
Chidoridae	0,502	-0,320
Calanoidea	-0,459	-0,279
Daphnidae	-0,353	-0,218
Amphipoda	0,042	0,717
Insectos A	0,032	0,462
Oligochaeta	0,032	0,462
Varianza explicada (%)	67,3	32,7
Lambda de Wilks	0,453	0,755

Tabla 12. Coeficientes de la función canónica discriminante, varianza explicada y Lambda de Wilks para el volumen de las presas en los contenidos estomacales. En negrita, se indica la contribución más alta de cada categoría de presa a cada función discriminante. L: larvas, A: adultos.

	FD1 (%V)	FD2 (%V)
L Chironomidae	0,564	0,122
Chidoridae	0,554	-0,316
Calanoidea	-0,395	-0,336
Daphnidae	-0,308	-0,274
Amphipoda	-0,005	0,705
Insectos A	0,007	0,453
Oligochaeta	0,007	0,453
Varianza explicada (%)	72,2	27,8
Lambda de Wilks	0,391	0,743

4.5.2. Relación entre la dieta y la morfología

Se realizaron de manera independiente Análisis de Componentes Principales de la morfología y de los contenidos estomacales de los juveniles pequeños capturados en los lagos Futralaufquen, Puelo y Rivadavia. A continuación se investigó la correlación entre estos grupos de componentes principales y se obtuvieron algunos resultados significativos (Tabla 13).

En el lago Futralaufquen, el CP1 de la morfología correlacionó positivamente con el CP1 de la dieta (%V) (Coeficiente de Pearson $r = 0,483$, $N = 20$, $p < 0,031$).

En el lago Puelo, el CP2 de la morfología correlacionó negativamente con el CP2 de la dieta (%N y %V) (Coeficiente de Pearson $r = -0,477$, $N = 20$, $p < 0,033$) y con el CP3 de la dieta (%N y %V) (Coeficiente de Pearson $r = -0,765$, $N = 20$, $p < 0,001$). También el CP5 de la morfología correlacionó negativamente con el CP2 de la dieta (%N) (Coeficiente de Pearson $r = -0,564$, $N = 20$, $p < 0,01$).

No se observaron correlaciones significativas para el lago Rivadavia.

Las variables morfológicas y las categorías de presa involucradas en cada CP y la relación particular entre ellas se muestran en la Tabla 13. Los hábitos planctónicos (lago Futralaufquen) y bentónicos (lago Puelo) de alimentación podrían responder simplemente a una oferta trófica diferente, estas correlaciones sugieren que también podrían relacionarse con habilidades natatorias dependientes de dimensiones tales como longitud de la aleta anal, longitud preadiposa, longitud prepectoral, longitud preanal y longitud predorsal y, en menor medida, con una diferente forma de la boca dependiente del largo del hocico.

Tabla 13. Correlaciones significativas (Coeficiente de Pearson, $p < 0,05$) entre componentes principales de morfología y dieta de los juveniles pequeños de *A. zebra*, tanto en abundancia (%N) como en volumen (%V). Se indican las variables con la mayor contribución a cada CP. El signo, + o -, indica el signo de la correlación y el signo de los coeficientes de las variables morfológicas y de la dieta.

Morfología	Dieta				
	CP1 (%V)	CP2 (%V)	CP3 (%V)	CP2 (%N)	CP3 (%N)
Lago Futalauquén					
	CP1: +				
- Longitud prepélvica	+Calanoida				
+ Longitud del hocico					
Lago Puelo					
	CP2:	-	-	-	-
+ Longitud aleta anal		+Amphipoda	+L Chironomidae	+Amphipoda	+L Chironomidae
+ Altura del cuerpo		+L Plecoptera	-Oligochaeta	+L Plecoptera	
+ Longitud del hocico					
+ Longitud preadiposa					
	CP5:			-	
+ Longitud prepectoral				+Amphipoda	
+ Longitud preanal				+L Plecoptera	
+ Longitud predorsal					

4.5.3. Interacciones tróficas

Una primera aproximación al análisis del solapamiento de las dietas, a nivel intra e interespecífico, consistió en el cálculo del Índice de Schoener. En el lago Puelo, los juveniles y adultos de *A. zebra* se capturaron conjuntamente con el salmónido introducido *O. mykiss* y las especies nativas *G. platei*, *O. hatcheri* y *P. trucha*. Los juveniles pequeños de *A. zebra* solaparon sus dietas con *G. platei* (IS= 0,802), con *O. hatcheri* (IS= 0,774) y con los adultos de su propia especie (IS= 0,708). En el lago Rivadavia, donde también *O. mykiss*, *O. hatcheri* y *P. trucha* estaban presentes, se obtuvo un solapamiento significativo entre los juveniles de *A. zebra* y la especie introducida (IS= 0,686). En el lago Futralaufquen, el solapamiento de las dietas de *A. zebra* y *O. mykiss* no resultó significativo.

4.5.4. Tamaños de presas

En las Tablas 14, 15, 16 se muestran los tamaños medios de las presas consumidas por cada una de las especies capturadas en los lagos Puelo, Rivadavia y Futralaufquen. En particular, el ancho de la boca de *A. zebra* correlacionó positivamente con el ancho de las presas consumidas en los tres ambientes considerados (Puelo: Rho de Spearman =0,457, N= 382, $p < 0,0001$; Rivadavia: Rho de Spearman =0,186, N= 515, $p < 0,0001$; Futralaufquen: Rho de Spearman =0,208, N= 383, $p < 0,0001$).

Tabla 14. Tamaños de presas (mm, media \pm desvío estándar) consumidas por las 5 especies capturadas en el Lago Puelo.

Presas	Especies					
	<i>A. zebra</i> (32 – 41 mm LE)	<i>A. zebra</i> (92 – 160 mm LE)	<i>O. hatcheri</i> (50 - 137 mm LE)	<i>P. trucha</i> (17 – 69 mm LE)	<i>G. platei</i> (29 – 37 mm LE)	<i>O. mykiss</i> (47 – 81 mm LE)
Amphipoda	1,235 \pm 0,068	1,132 \pm 0,056	-	1,036 \pm 0,624	0,995 \pm 0,826	1,439 \pm 0,728
L Ephemeroptera	-	1,235 \pm 0,058	-	1,082 \pm 0,242	-	0,750 \pm 0,102
L Plecoptera	0,607 \pm 0,0679	1,068 \pm 0,071	-	-	-	-
L Chironomidae	0,506 \pm 0,067	0,327 \pm 0,083	0,312 \pm 0,087	0,453 \pm 0,110	0,4325 \pm 0,140	0,689 \pm 0,320
P Chironomidae	0,621 \pm 0,106	0,693 \pm 0,171	0,687 \pm 0,235	0,857 \pm 0,312	0,791 \pm 0,498	1,325 \pm 0,474
Insectos A	0,765 \pm 0,171	0,927 \pm 0,444	-	-	-	-
L Trichoptera	-	-	-	-	0,437 \pm 0,092	-
Chilina	0,470 \pm 0,058	-	-	-	-	-
Ciclopoidea	0,290 \pm 0,026	0,352 \pm 0,056	0,323 \pm 0,043	-	0,333 \pm 0,048	-
Hirudinea	-	1,402 \pm 0,557	-	1,690 \pm 0,305	-	-
Oligochaeta	0,5 \pm 0,041	0,646 \pm 0,173	-	-	-	-
Peces	-	4,971 \pm 1,113	-	-	-	-
Daphnidae	-	-	0,25 \pm 0,650	-	0,333 \pm 0,036	-
Ostracoda	-	-	-	-	0,515 \pm 0,298	-

Tabla 15. Tamaños de presas (mm, media \pm desvío estándar) consumidas por las 4 especies capturadas en el Lago Rivadavia.

Presas	Especies			
	<i>A. zebra</i> (35 – 42 mm LE)	<i>O. hatcheri</i> (55 – 115 mm LE)	<i>P. trucha</i> (10 – 34 mm LE)	<i>O. mykiss</i> (41 -109 mm LE)
Amphipoda	-	-	0,716 \pm 0,402	1,077 \pm 0,438
Chidoridae	0,235 \pm 0,623	-	0,367 \pm 0,06	
Ciclopoidea	0,353 \pm 0,257	0,303 \pm 0,112	0,295 \pm 0,051	
Daphnidae	-	0,916 \pm 0,140	0,875 \pm 0,403	
Insectos A	-	0,867 \pm 0,362	0,3921 \pm 0,148	1,026 \pm 0,366
L Chironomidae	0.294 \pm 0,112	0,232 \pm 0,09	0,244 \pm 0,095	0,214 \pm 0,112
L Coleoptera	-	-	-	0,749 \pm 0,133
L Ephemeroptera	-	0,823 \pm 0,042	-	
L Odonata	-	-	-	2,565 \pm 0,456
L Trichoptera	-	1,000 \pm 0,025	-	2,400 \pm 0,125
Ostracoda	-	0,366 \pm 0,06	-	0,593 \pm 0,377
P Chironomidae	0,411 \pm 0,083	0,625 \pm 0,132	0,470 \pm 0,080	0,586 \pm 0,197

Tabla 16. Tamaños de presas (mm, media \pm desvío estándar) consumidas por las 2 especies capturadas en el Lago Futralaufquen.

Presas	Especies	
	<i>A. zebra</i> (32 – 42 mm LE)	<i>O. mykiss</i> (20 – 91 mm LE)
Amphipoda	0,678 \pm 0,252	1,564 \pm 0,439
Calanoida	0,662 \pm 0,094	0,723 \pm 0,103
Ciclopoidea	0,323 \pm 0,06	0,344 \pm 0,108
Daphnidae	0,378 \pm 0,123	0,5 \pm 0,079
Hirudinea	-	1,625 \pm 0,322
Insectos A	-	1,279 \pm 0,623
L Chironomidae	0,312 \pm 0,042	0,344 \pm 0,081
L Ephemeroptera	-	1,161 \pm 0,870
L Plecoptera	-	0,543 \pm 0,138
P Chironomidae	0,699 \pm 0,166	0,614 \pm 0,140
Peces	-	4,78 \pm 0,101

4.6. EDAD Y CRECIMIENTO

4.6.1 Edad y crecimiento diario

Luego de la inmersión en TCC y la clausura durante 10 días en el lago Puelo, se observó una alta mortalidad (14 de 20 peces), probablemente debida a la proliferación de hongos en las jaulas. Los peces que sobrevivieron mostraron marcas de TCC claramente definidas. El número de incrementos depositados entre dicha marca y el margen del otolito indican una frecuencia diaria de formación de los mismos (Figura 18).

Las capturas de red de arrastre del mes de febrero (2000 para Lago Rivadavia y 2002 para Lago Puelo) mostraron diferencias significativas para las tallas (M-W, $p < 0,04$) de los juveniles pero no para la edad diaria de los mismos (M-W, $p > 0,55$). Esto no permitió analizar el crecimiento de los ejemplares capturados en ambos ambientes en forma conjunta. En la Figura 19 se muestran las relaciones lineales significativas entre el largo estándar de captura y el radio total de los otolitos para los lagos Puelo y Rivadavia.

El rango de tallas y el número de datos disponibles para el lago Puelo, sólo permitieron determinar las tallas pretéritas de los ejemplares y sus correspondientes tasas de crecimiento instantáneas (Figura 20). La distancia promedio desde el núcleo del otolito al primer incremento visible fue 14,93 μm . De la comparación de las tallas pretéritas con las tallas a la captura no surgieron diferencias entre las mismas, para edades iguales (M-W, $p > 0,196$). Las tasas de crecimiento específicas tomaron valores entre los 0,26 y 0,31 $\text{mm} \times \text{d}^{-1} \times \text{g}^{-1}$.

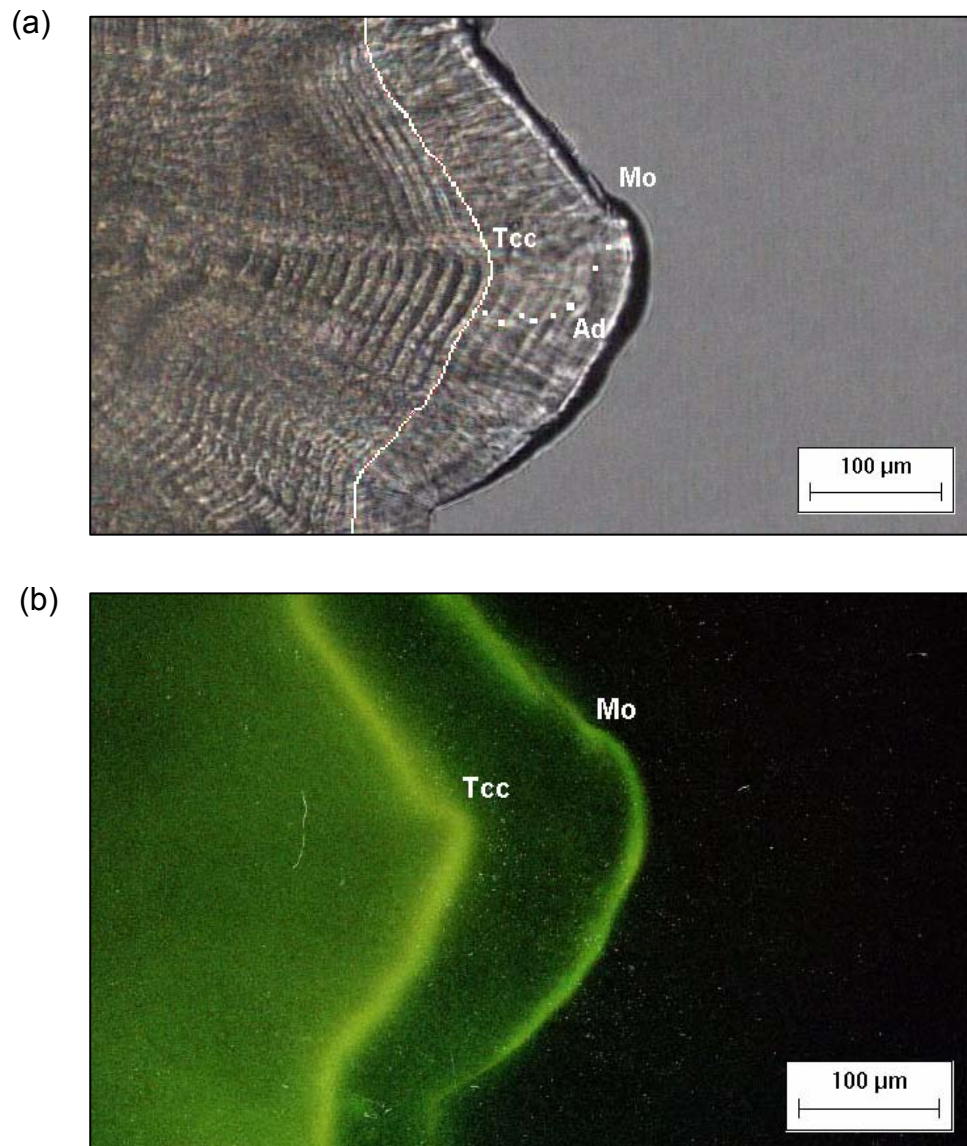


Figura 18. Otolito *sagitta* marcado con Oxite tetraciclina. **a.** imagen microscópica bajo luz normal, **b.** bajo luz fluorescente. Ad: anillos diarios, Mo: margen del otolito, Tcc: marca de Oxite tetraciclina.

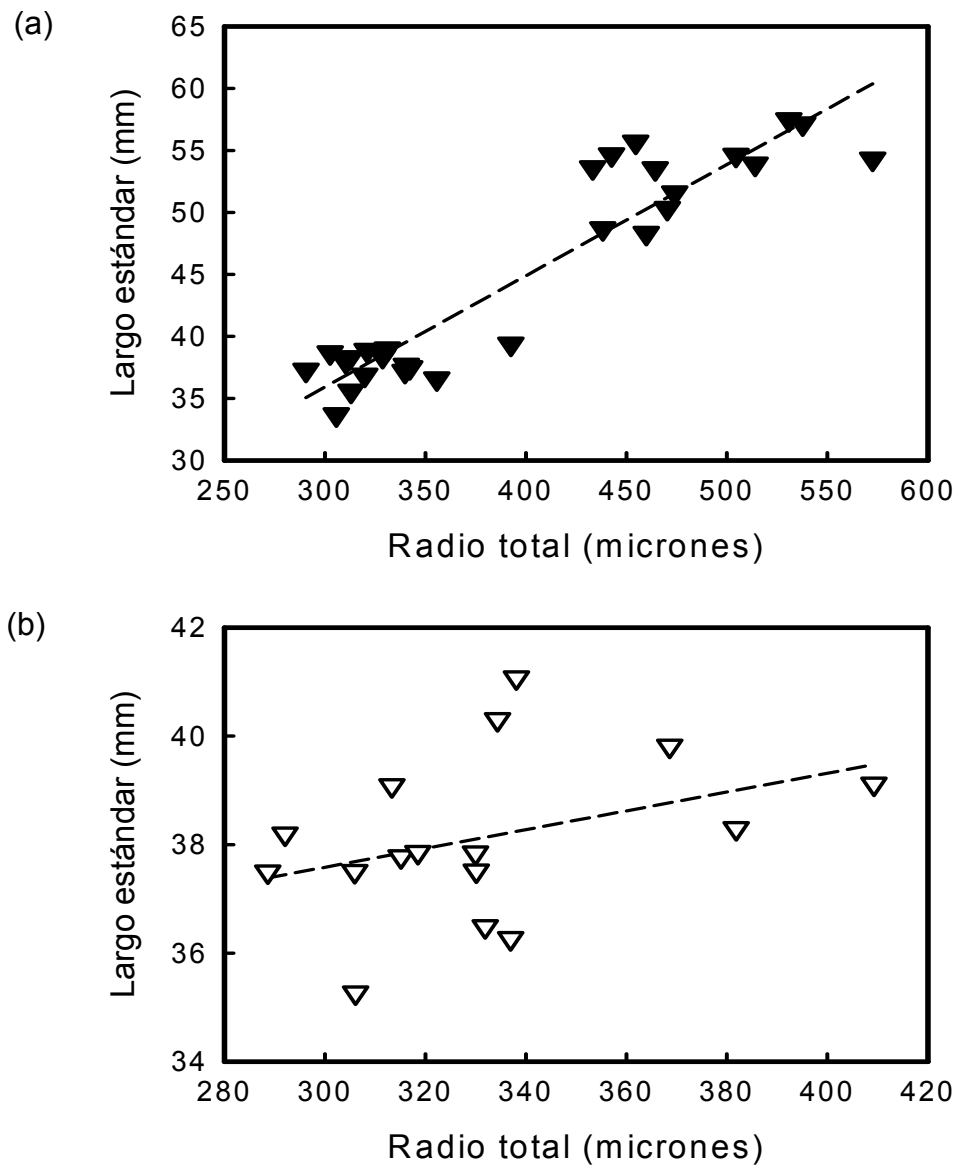


Figura 19. Relación lineal entre el largo estándar y el radio total de los otolitos para **a.** los juveniles del lago Rivadavia y **b.** los juveniles del lago Puelo.

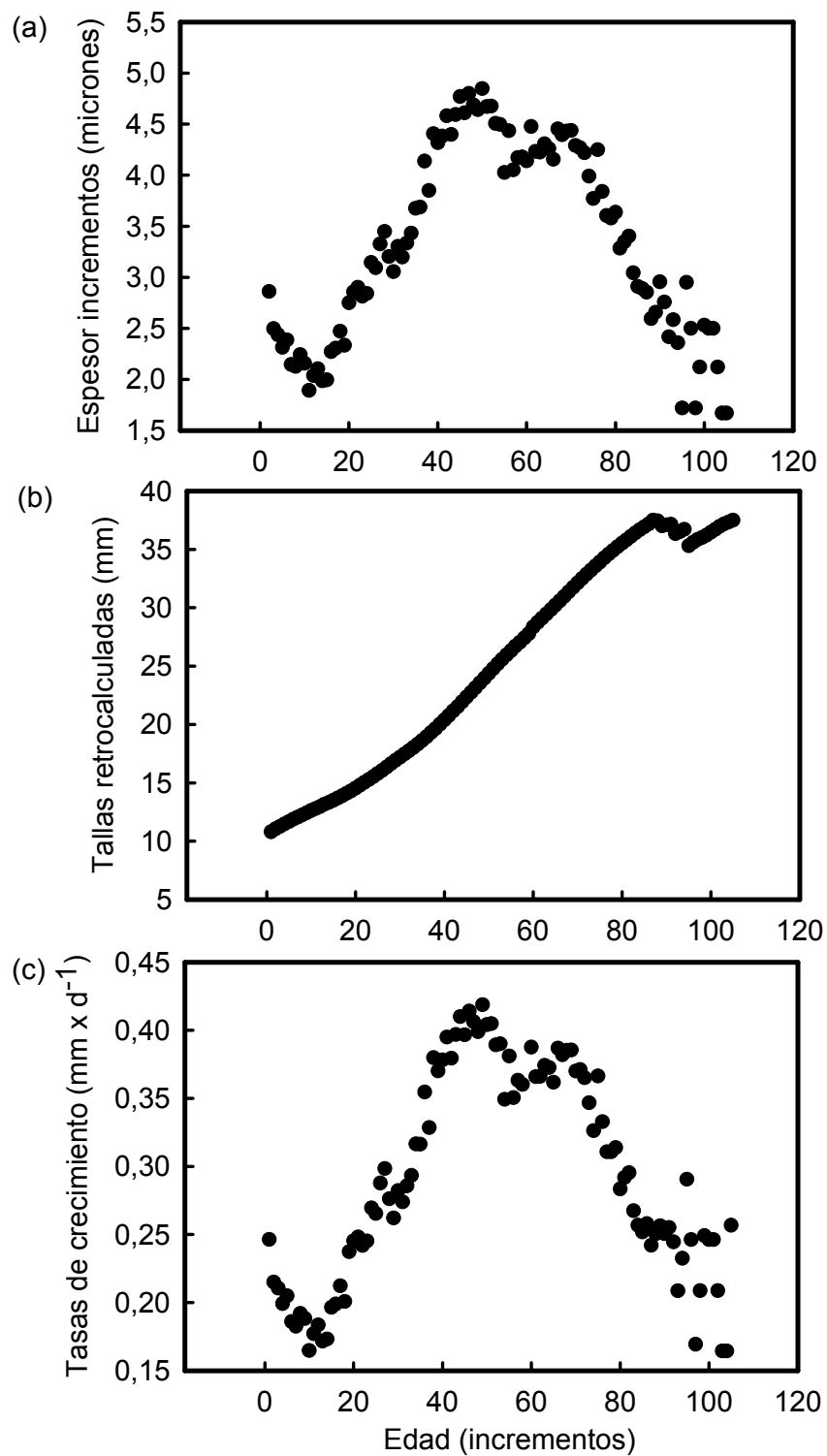


Figura 20. a. espesor de los incrementos diarios, b. tallas pretéritas retrocalculadas y c. tasas de crecimiento para los juveniles del lago Puelo. Los (●) corresponden a los ejemplares capturados en Febrero de 2002.

En la Figura 21 se muestran los promedios de los espesores de los incrementos diarios, las tallas retrocalculadas y las tasas de crecimiento instantáneas para los ejemplares del lago Rivadavia. La distancia promedio desde el núcleo del otolito al primer incremento visible fue 15,10 μm . De la comparación de las tallas pretéritas con las tallas a la captura no surgieron diferencias entre las mismas, para edades iguales (M-W, $p > 0,626$). Las tasas de crecimiento específicas de los ejemplares menores oscilaron entre los 0,26 y 0,37 $\text{mm} \times \text{d}^{-1} \times \text{g}^{-1}$, mientras que los mayores oscilaron entre los 0,21 y 0,31 $\text{mm} \times \text{d}^{-1} \times \text{g}^{-1}$.

Los juveniles pequeños (34 – 41 mm LE) capturados en ambos ambientes no mostraron diferencias significativas en los espesores de los incrementos (M-W, $p > 0,222$), ni en las tallas retrocalculadas (M-W, $p > 0,439$), ni en las tasas de crecimiento instantáneas (M-W, $p > 0,2753$) y tampoco en las tasas de crecimiento específicas (t, $p > 0,718$).

Para los juveniles del lago Rivadavia, los espesores de los incrementos de los individuos capturados en el verano (hasta 89 días de edad) resultaron ser mayores que los primeros 89 incrementos de los otolitos pertenecientes a los juveniles capturados en otoño (M-W, $p < 0,001$), mientras que las tallas retrocalculadas (M-W, $p > 0,3511$) y las correspondientes tasas de crecimiento instantáneas (M-W, $p > 0,1077$) no mostraron diferencias significativas. Por otro lado las tasas de crecimiento específicas mostraron diferencias significativas (t, $p < 0,001$).

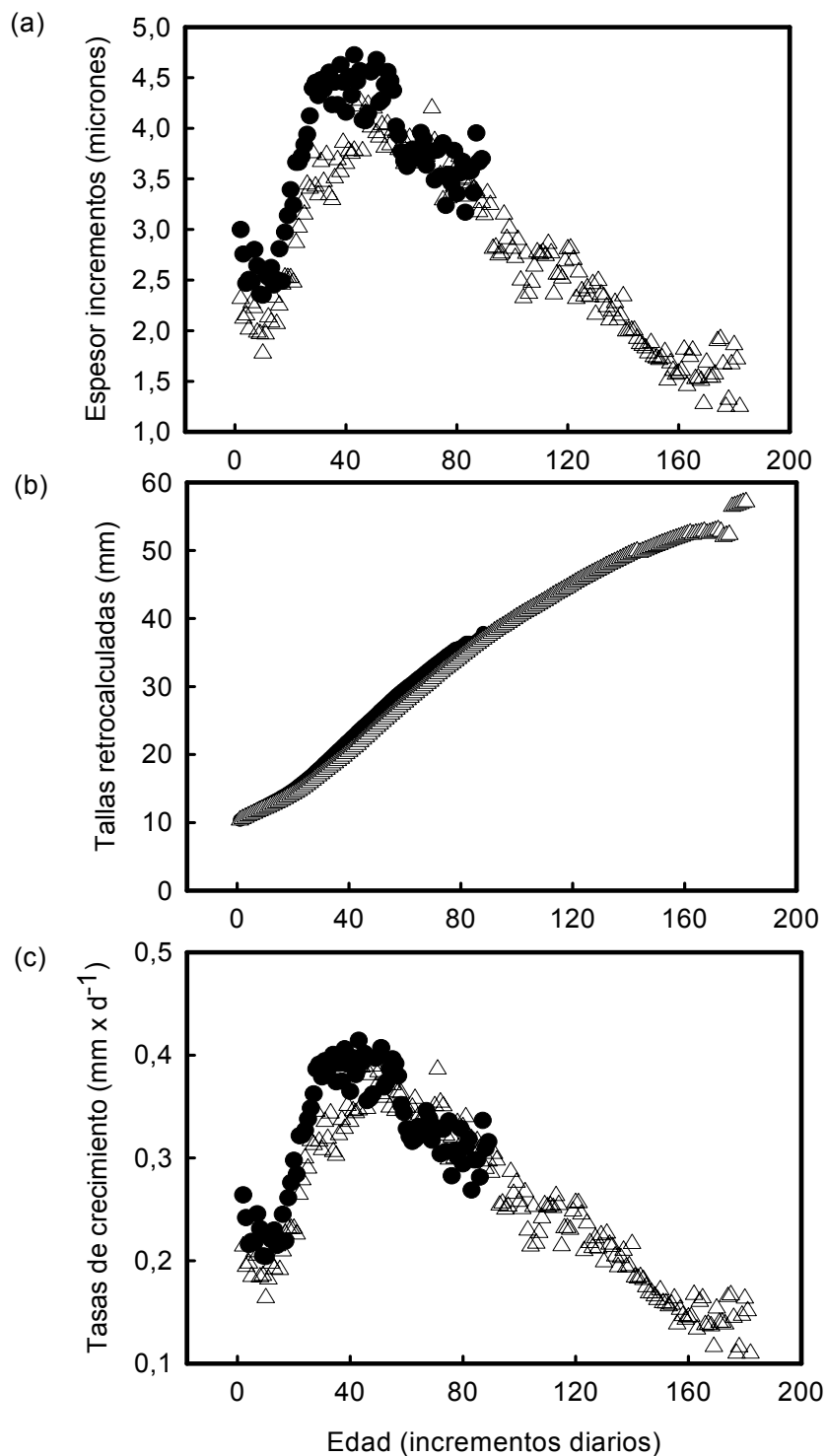


Figura 21. **a.** espesor de los incrementos diarios, **b.** tallas pretéritas retrocalculadas y **c.** tasas de crecimiento para los juveniles del lago Rivadavia. Los (●) corresponden a los ejemplares capturados en Febrero de 2000 y los (△) a los ejemplares capturados en Mayo de 2000.

Dado el número de ejemplares y el rango de tallas observado, el modelo de crecimiento de Laird-Gompertz sólo se aplicó a los juveniles del lago Rivadavia, con edades entre 79 - 182 días y 34 – 58 mm LE. Los valores obtenidos para los parámetros de dicho modelo junto con sus errores estándar y coeficientes de variación se detallan en la Tabla 17. En la Figura 22 se muestra el modelo de Laird-Gompertz ajustado a los datos LE - edad. Dentro del rango de edades y tallas observadas, la tasa de crecimiento instantánea (C') osciló entre los 0,03 y 0,18 mm x d⁻¹ (Figura 23).

En la Figura 24 se muestra el modelo de Laird-Gompertz ajustado a los datos LE – días, considerando también las tallas retrocalculadas. Para tal fin, teniendo en cuenta las fechas de capturas y el conteo de anillos diarios, se le asignó a cada anillo su fecha de formación.

Tabla 17. Parámetros, errores estándar y coeficientes de variación (C.V.) del modelo de Laird-Gompertz para el largo estándar *versus* la edad en días de juveniles de *A. zebra* en el lago Rivadavia.

Modelo	Parámetros	Estimación	Error estándar	C. V.
Laird-Gompertz (N= 28)	LE_0	9.24	0,1501	1,678
	k	1.88	0,0792	0,749
	α	0.02	0,00124	0,685
	r^2	0.901		

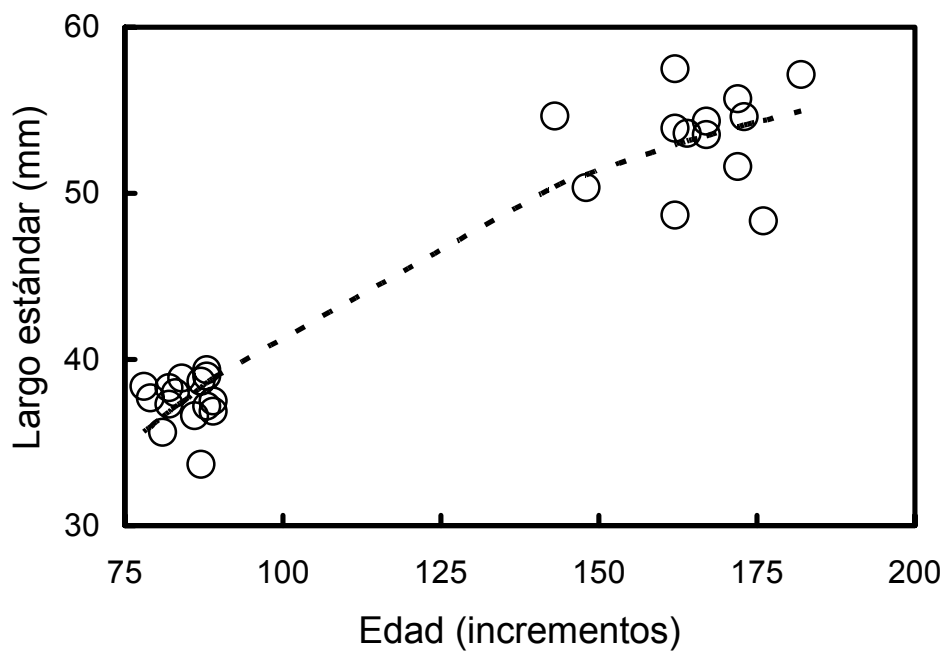


Figura 22. Modelo de Laird-Gompertz. Los (o) corresponden a los datos de captura y la línea punteada al modelo ajustado.

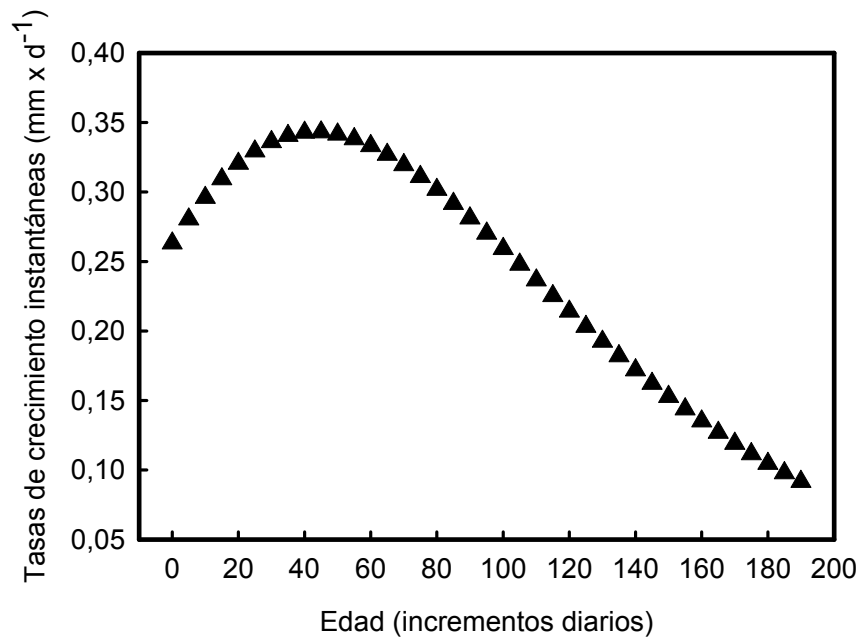


Figure 23. Tasas de crecimiento instantáneas de los juveniles del lago Rivadavia, calculadas como la derivada primera de la función de Laird-Gompertz.

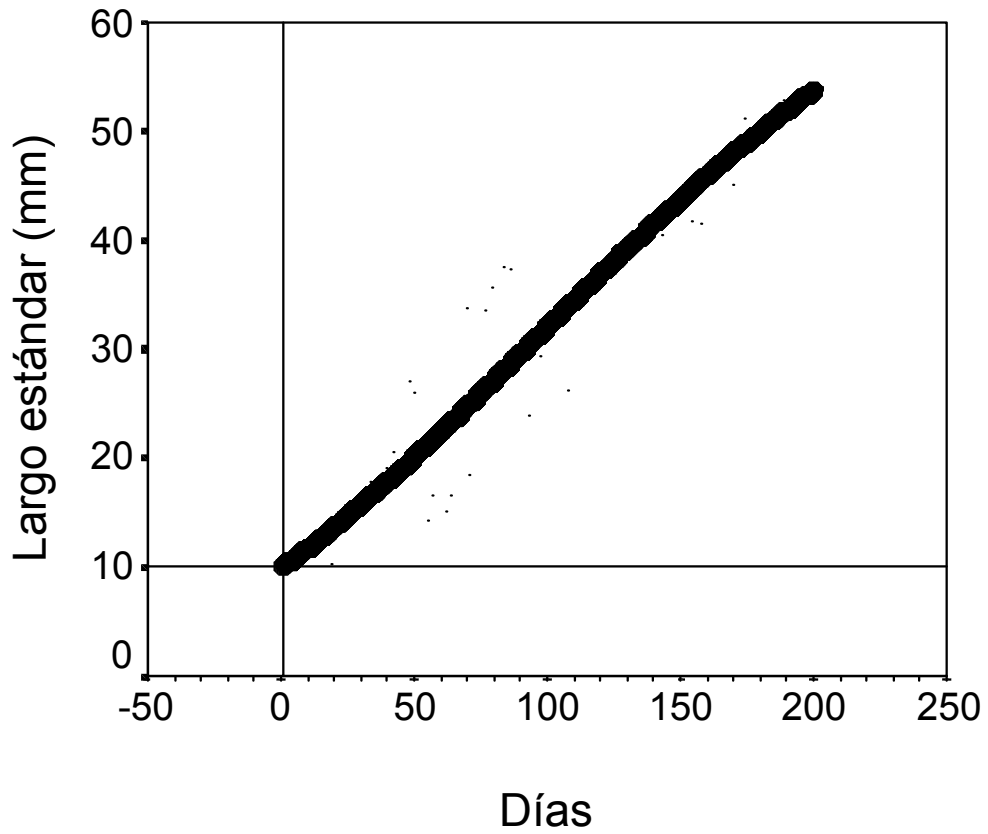


Figura 24. Modelo de Laird-Gompertz ajustados a los datos LE - días. La línea vertical indica el día 0= 10 de noviembre de 1999 y la horizontal indica la talla a la eclosión.

4.6.2 Edad y crecimiento anual

El conteo de los anillos diarios comprendidos dentro de una banda opaca y la banda hialina consecutiva (332 - 341) corroboró la estimación de las edades de los ejemplares con tallas superiores a los 59 mm LE.

Los individuos capturados en los distintos ambientes durante el período 2000 – 2003 correspondieron a siete grupos de edad, de 0+ a 7+ años (excluido el 5+). En las Figuras 25 y 26 se observa la relación del largo estándar con la edad y con el radio total del otolito de los individuos capturados en los distintos ambientes.

En la Figura 27 se muestra la relación existente entre el radio a cada marca anual (r_i) y la edad de los individuos. La comparación de estos radios mostró diferencias significativas para las primeras cuatro marcas anuales entre algunos pares de lagos (Tabla 18).

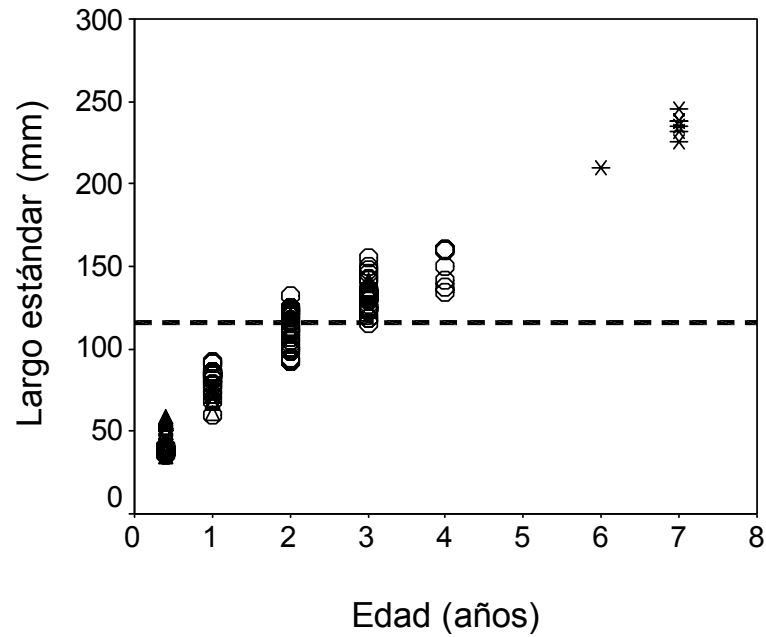


Figura 25. Relación entre el largo estándar y la edad para los individuos capturados en los lagos Rivadavia (Δ) y Puelo (\circ), en la laguna Foyel ($*$) y en el arroyo Pocahullo (\blacktriangle). La línea interrumpida indica la menor talla adulta registrada.

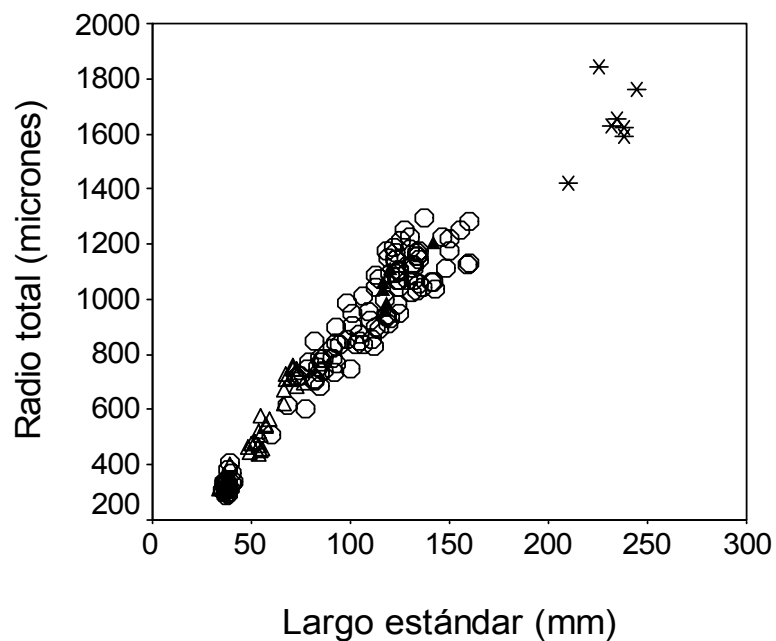


Figura 26. Relación entre el largo estándar y el radio total del otolito para los individuos capturados en los lagos Rivadavia (Δ) y Puelo (\circ), en la laguna Foyel ($*$) y en el arroyo Pocahullo (\blacktriangle).

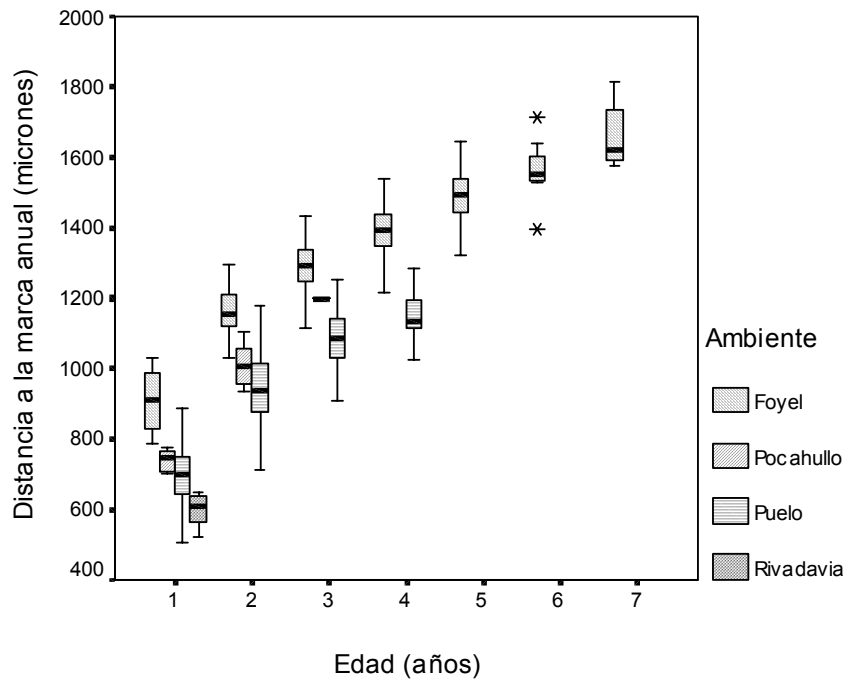


Figura 27. Distancia desde el núcleo del otolito a la marca anual en relación con la edad. Se indican mediana, cuartiles y extremos.

Tabla 18. Comparaciones *a posteriori* de los radios a cada marca anual entre pares de ambientes. Sólo se indican las diferencias que resultaron significativas (*) con $p < 0.05$.

Radio	Ambiente	Lácar	Foyel	Rivadavia
1 (K-W, $p < 0.0001$)	Puelo	*	*	*
(Test de Dunn)	Rivadavia		*	
2 (ANOVA, $p < 0.0001$)	Lácar		*	
(Test de Bonferroni)	Puelo		*	
3 (ANOVA, $p < 0.0001$)	Puelo		*	
(Test de Bonferroni)				
4 (ANOVA, $p < 0.0001$)	Puelo		*	
(Test de Bonferroni)				

En el lago Puelo se analizaron en forma conjunta las capturas realizadas durante el período 2001 – 2002. En la Figura 28 se muestra la distribución de frecuencia de tallas registradas en dicho período. Esta distribución puso de manifiesto 2 modas en cada fecha de muestreo: 75 y 118 mm LE para octubre de 2001, 35 y 135 mm LE para febrero de 2002 y 80,86 y 126,13 mm LE para diciembre de 2002. Estas modas muestran valores similares a las tallas medias de los grupos de edad 0 (38 mm LE), 1 (78 mm LE), 2 (112 mm LE) y 3 (132 mm LE).

El modelo de von Bertalanffy (Figura 28) registró un buen ajuste a los datos de captura. Los valores obtenidos para los parámetros de dicho modelo junto a sus intervalos de confianza se detallan en la Tabla 19.

Sobre la base del modelo ajustado se extrapolaron las tallas medias para cada clase de edad (Tabla 20).

De acuerdo a la curva de captura construida a partir de la edad 2 ($r^2=0,857$), la tasa de mortalidad (+ la tasa de abandono de la zona litoral) instantánea total para la población fue: $Z = 0,832$ y la tasa de supervivencia (y permanencia) (S) fue de: 0,43; lo que representa una mortalidad (y abandono) anual del 56,4 % (Figura 29).

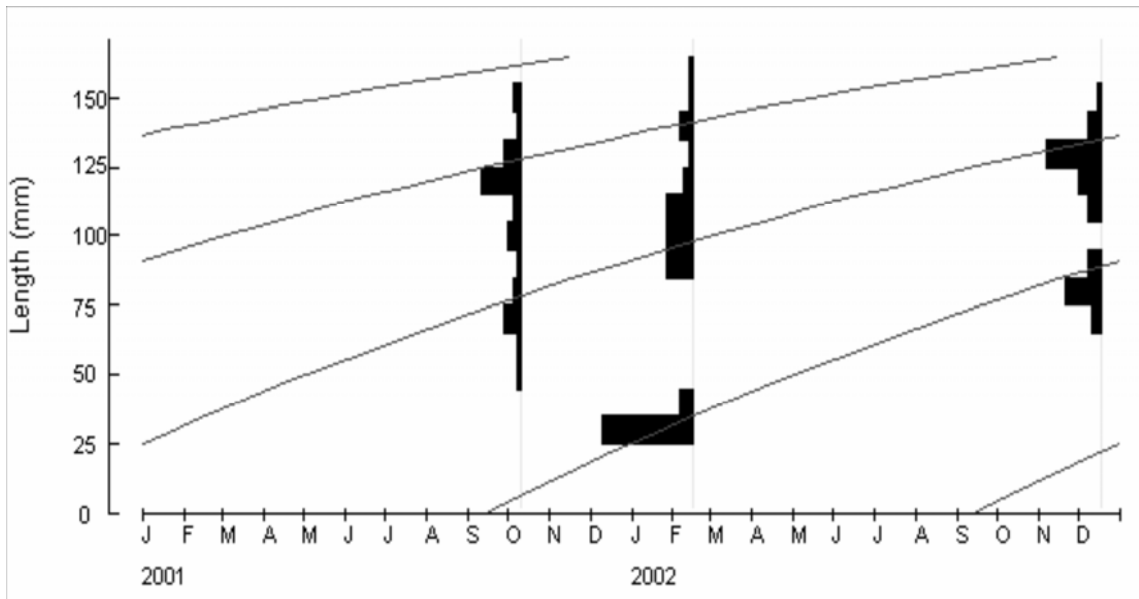


Figura 28. Función de crecimiento de von Bertalanffy y distribución de frecuencia de tallas de *A. zebra* capturados en el lago Puelo en octubre de 2001 y febrero y diciembre de 2002.

Tabla 19. Parámetros e intervalos de confianza del modelo de von Bertalanffy para el largo estándar (mm) de captura *versus* la edad en años de *A. zebra* en el lago Puelo.

Modelo	Parámetros	Estimación	Intervalos de confianza (P= 0,05)	
von Bertalanffy (N= 109)	L_{∞}	155,93	144,75	167,11
	k	0,62	0,49	0,76
	t_0	-0,08	-0,19	0,03
	r^2	0,93	-	-

Tabla 20. Largo estándar medio (mm, datos de la captura) y datos extrapolados a partir del modelo de von Bertalanffy para cada clase de edad en el lago Puelo.

Clase de edad	Datos de captura	Modelo de von Bertalanffy
0,4	38,12	40,14
1	78,57	76,11
2	111,50	112,98
3	132,47	132,83
4	148,80	143,50

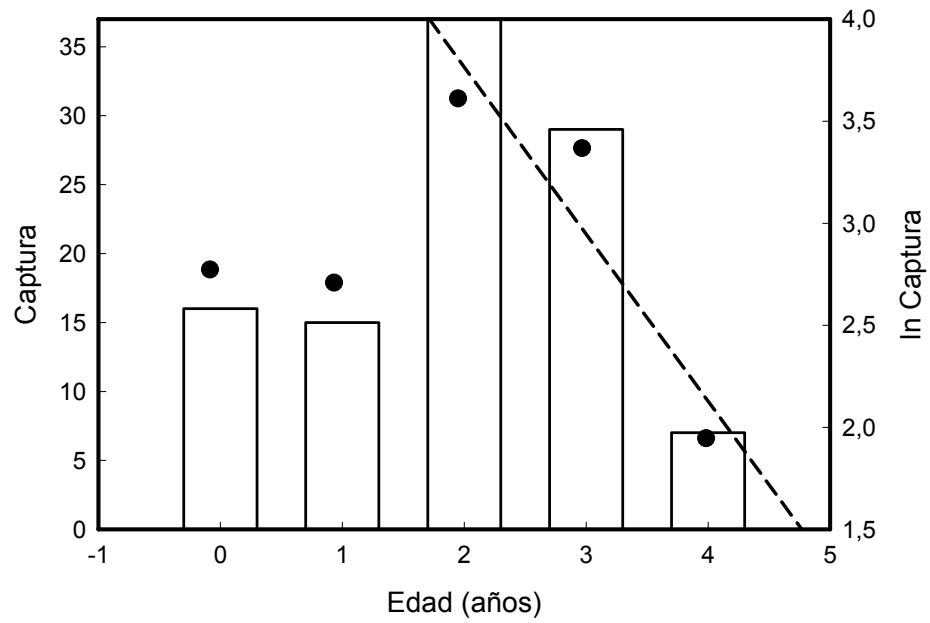


Figura 29. Estructura de clases de edad y curva de captura para *A. zebra* del lago Puelo. (●) representa el logaritmo natural de la captura y la línea punteada el ajuste de la regresión lineal a partir de la clase de edad 2.

4.6.3. Estimación de las fechas de eclosión

El conteo de los incrementos en los otolitos de los individuos capturados en el lago Puelo en febrero de 2000 (86 – 105) permitió estimar la fecha de eclosión entre los meses de noviembre y principios de enero. Mientras que, el conteo de los incrementos en los otolitos de los individuos capturados en el lago Rivadavia en febrero (78-89) y mayo de 2000 (143-182) permitió establecer la fecha de eclosión para el mes de noviembre.

El modelo de von Bertalanffy ajustado a los datos LE – edad de los individuos capturados en el lago Puelo (Figura 28) también permitió estimar la fecha de eclosión para dicho lago. La fecha correspondiente a la talla de eclosión (10,8 mm LE, ver punto 4.8) se pudo establecer en el mes de noviembre.

4.7. REPRODUCCIÓN

4.7.1 Proporción de sexos e índice gonadosomático

Durante las distintas fechas de capturas en los lagos Puelo y Rivadavia, el arroyo Pocahullo y la laguna Foyel se observó una mayor abundancia de hembras (2.5:1 hembras por machos) en 130 ejemplares con tallas entre 60 y 245 mm LE. En 176 individuos con tallas menores a 60 mm LE, capturados durante febrero y mayo de 2000 en el lago Rivadavia, febrero de 2000 en el lago Futalaufquen y febrero de 2002 en el lago Puelo, el sexo no pudo ser determinado. En la Tabla 21 se indican las proporciones parciales entre el número de hembras y machos capturados en cada uno de los cuerpos de agua durante las distintas fechas de muestreo.

El análisis de los IGS muestra valores similares (Tabla 22) para los lagos Puelo y Rivadavia y laguna Foyel, independientemente de la fecha de captura. En el arroyo Pocahullo se registraron los mayores valores de IGS, para ambos sexos durante julio de 2003 y 2004 (Tabla 21). Estos valores correspondieron a machos fluyentes y a hembras con oocitos vitelogénicos (julio 2004) o post-desovadas (julio 2003).

Tabla 21. Número total de individuos y proporción de hembras por macho capturados en cada ambiente durante las distintas fechas de muestreo.

Fecha	Ambiente							
	Puelo		Rivadavia		Pocahullo		Foyel	
	N	H:M	N	H:M	N	H:M	N	H:M
Dic - 00	-	-	-	-	-	-	7	0,4:1
Feb - 01	-	-	13	1,2: 1	-	-	-	-
Oct - 01	34	16:1	-	-	-	-	-	-
Feb - 02	27	2:1	-	-	-	-	-	-
Dic - 02	37	5,3:1	-	-	-	-	-	-
Jul - 03	-	-	-	-	6	0,2:1	-	-
Jul - 04	-	-	-	-	6	1:1	-	-

Tabla 22. IGS para hembras y machos capturados en cada ambiente durante las distintas fechas de muestreo.

Fecha	Ambiente							
	Puelo		Rivadavia		Pocahullo		Foyel	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Dic - 00	-	-	-	-	-	-	0,32	0,29
Feb - 01	-	-	0,24	0,12	-	-	-	-
Oct - 01	0,38	0,19	-	-	-	-	-	-
Feb - 02	0,27	0,06	-	-	-	-	-	-
Dic - 02	0,22	0,16	-	-	-	-	-	-
Jul - 03	-	-	-	-	1,3	11,6	-	-
Jul - 04	-	-	-	-	8,65	6,61	-	-

4.7.2. Gónadas femeninas

Los ovarios son estructuras pares de forma sacular semejante a las de la mayoría de los teleósteos (Nagahama 1983) y las lamelas ováricas contactan con la cavidad abdominal (Figura 30) como en los salmónidos (Hoar 1969).

Los ovarios de las hembras capturadas en el arroyo Pocahullo durante la época reproductiva mostraron la presencia de folículos con distinto grado de desarrollo; vitelogénicos, previtelogénicos y vacíos (Figura 30).

Las observaciones histológicas (N= 25) también revelaron la presencia de filamentos (2,57 μm de longitud) emergiendo de la superficie coriónica de los oocitos vitelogénicos (Figura 30).

La fecundidad resultó alta, con 5.700 (N= 1, por conteo de ovocitos desovados) a 6.400 (N= 3, estimados según el método de Kipling & Frost 1969) huevos por hembra.

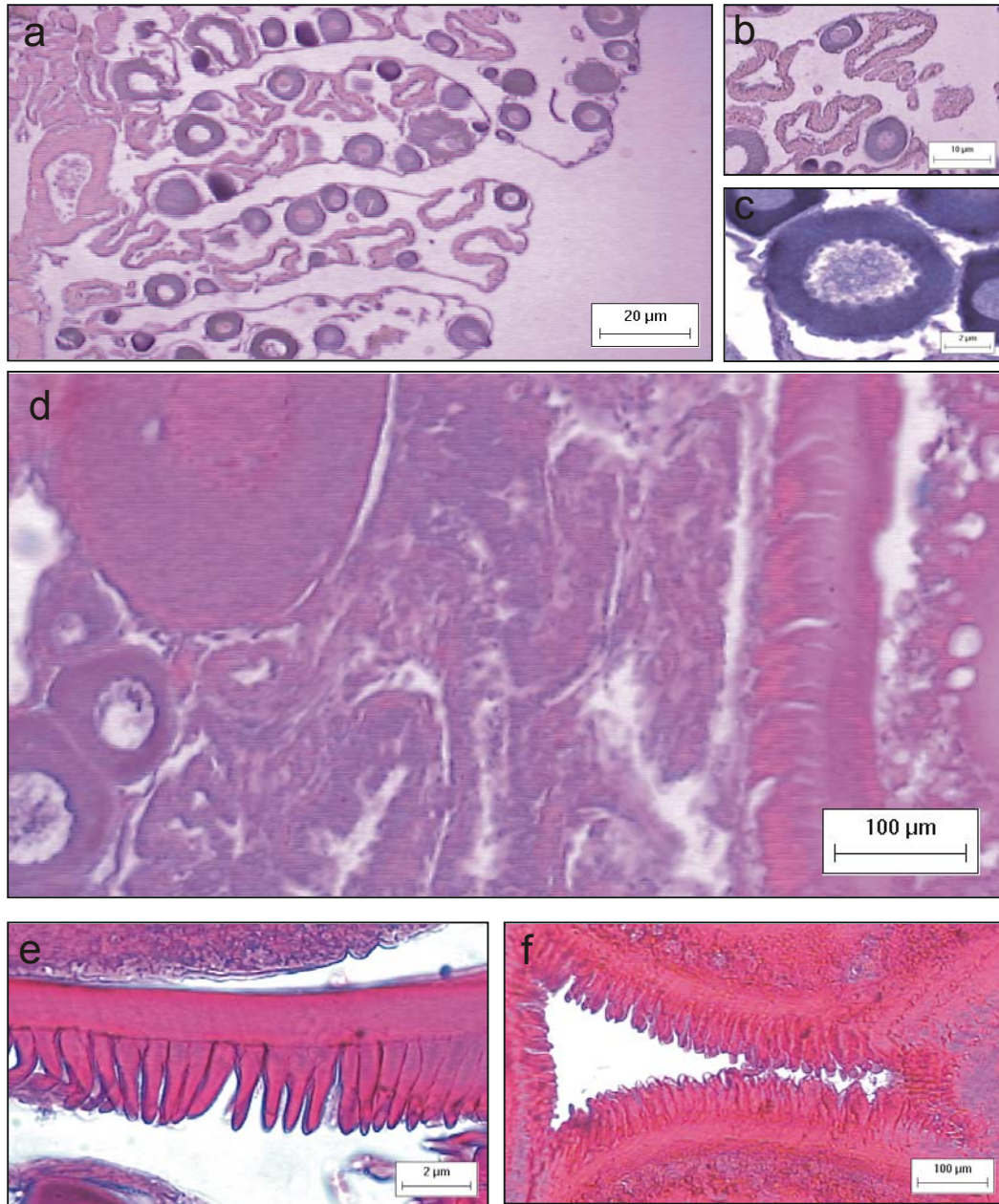


Figura 30. Gónadas de *A. zebra*, hembra. **a.** Estructura lamelar del ovario, **b.** folículos previtelogénicos, **c.** folículos vacíos, **d.** envoltura vitelina con sus filamentos coriónicos, **e.** filamentos coriónicos y **f.** oocitos ovulados.

4.7.3. Gónadas masculinas

Los testículos son semejantes a los de la mayoría de los teleósteos (Nagahama 1983). En los testículos de los ejemplares capturados en la laguna Foyel y el arroyo Pocahullo se identificaron lóbulos rodeados por tejido conectivo e integrados por cistos formados por células de Sertoli que encierran un conjunto de células espermáticas en idéntico estado de diferenciación. Durante la época reproductiva mostraron una enorme cantidad de espermatozoides, confirmando la condición de machos fluyentes (Figura 31). Los flagelos de los espermatozoides sólo pudieron ser observados con microscopio de contraste de fase (Figura 31).

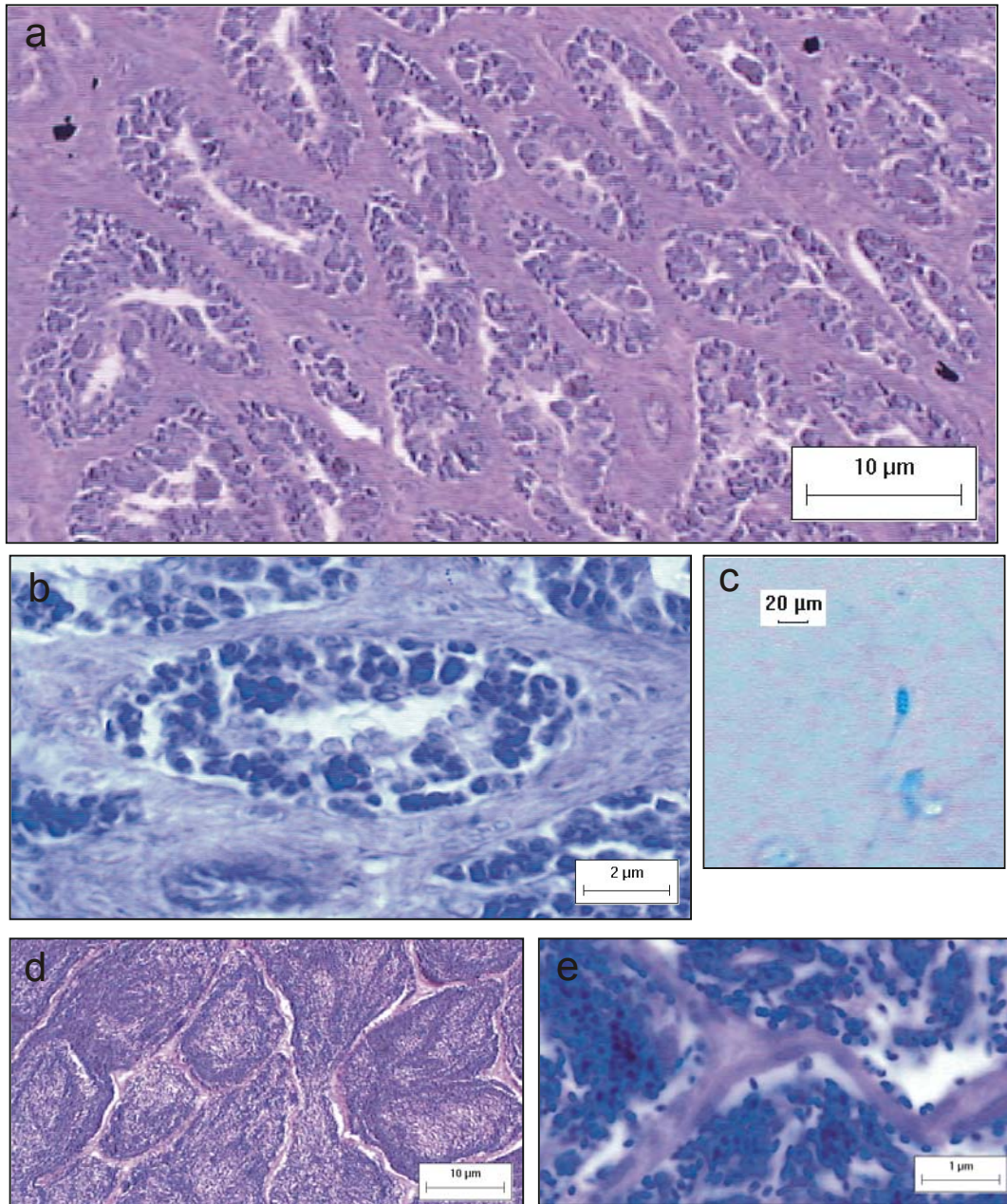


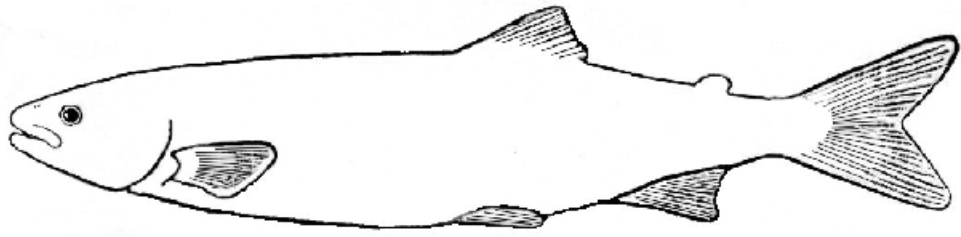
Figura 31. Gónadas de *A. zebra*, macho. **a.** estructura cística, **b.** epitelio germinativo de un cisto, **c.** espermatozoide en el lumen (contraste de fase), **d.** cistos de un testículo fluyente y **e.** pared del cisto.

4.7.4. Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual no es conspicuo ya que no se visualizaron diferencias sexuales en el color ni en la forma de las aletas. Las hembras vitelogénicas y los machos fluyentes sólo mostraron diferencias en la papila urogenital (Figura 32), iguales a las observadas por Campos (1969) en *A. taeniatus*.

4.7.5. Adquisición de la madurez sexual

La talla y la edad de adquisición de la madurez sexual parecen ser mayores en las hembras que en los machos. La hembra vitelogénica más pequeña fue de 129,8 mm LE, mientras que el macho fluyente más pequeño midió 116,4 mm LE. La edad de estos individuos fue de 3 y 2 años respectivamente.



(a)



(b)



Figura 32. Papila urogenital de adultos de *A. zebra*. **a.** hembra y **b.** macho.

4.7.6. Establecimiento de la época de desove

La estimación de la época de desove provino de 4 evidencias: 1) la presencia de huevos en las paredes de concreto de la trampa de peces del arroyo Pocahullo, 2) el estado gonadal de los adultos colectados en el mismo ambiente, 3) el análisis del crecimiento diario en los juveniles capturados en los lagos Puelo y Rivadavia y 4) el análisis de la edad y frecuencia de tallas de los ejemplares (> 59 mm LE) del lago Puelo.

Considerando la duración del desarrollo embrionario de la especie en el lago Lácar (ver punto 4.8), las fechas de desove se podrían establecer 40 - 42 días antes de las fechas de eclosión (si la temperatura del agua fuera la misma). Por lo tanto, el desove se estimó para julio – agosto para el lago Lácar, principios de septiembre – octubre para el lago Puelo y octubre – noviembre para el lago Rivadavia.

4.7.7. Condiciones ambientales para el desove

La recopilación de los datos de altura del nivel del lago y temperatura del agua en el arroyo Pocahullo, registrados durante los últimos años, indica que los individuos de *A. zebra* realizan la migración hacia el arroyo para el desove con altos niveles del lago y bajas temperaturas en el arroyo (Figura 33).

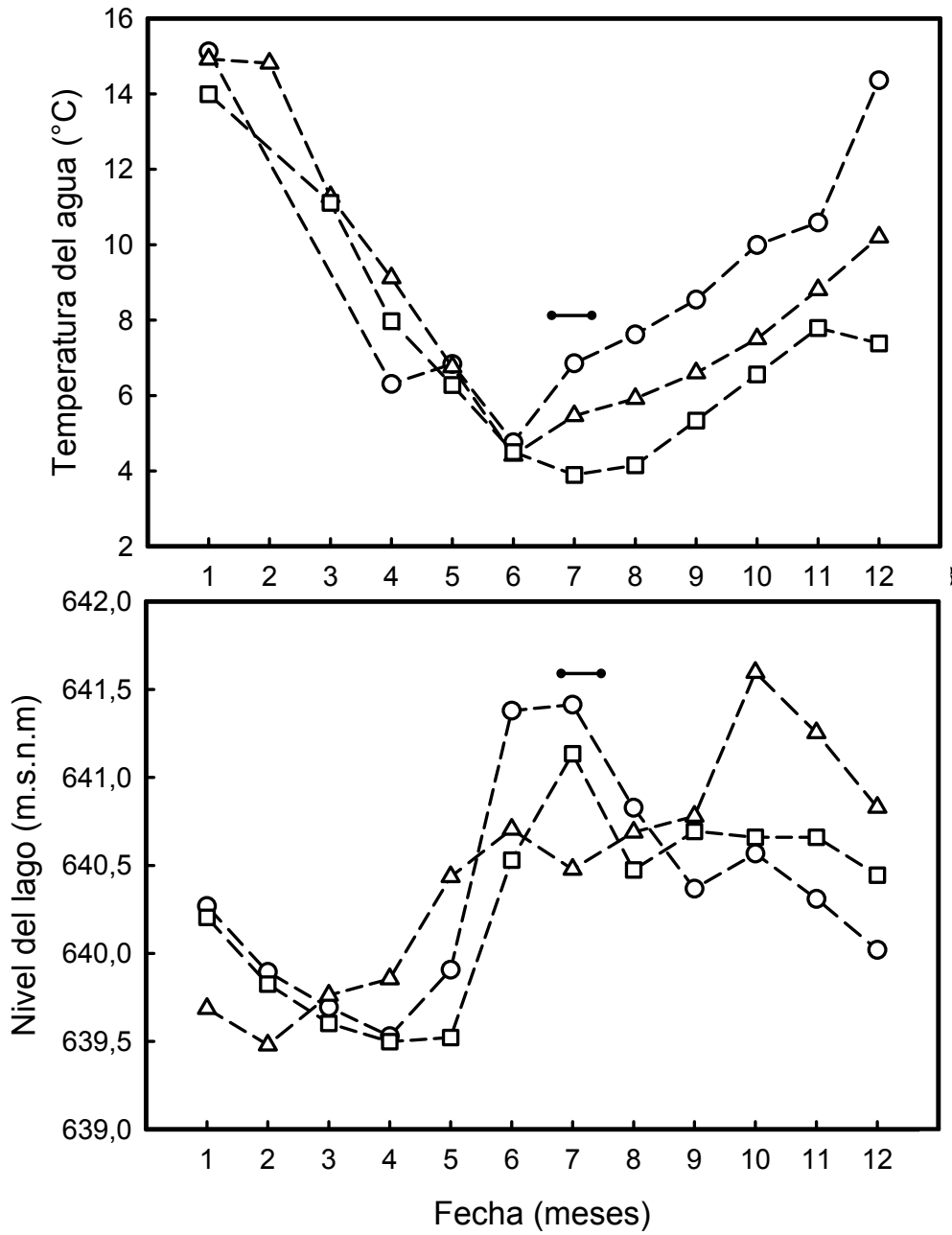


Figura 33. Condiciones ambientales en la trampa de salmónidos del arroyo Pocahullo durante 2001-2003. **a.** temperatura del agua y **b.** nivel del lago. (○) 2001, (△) 2002, (□) 2003. Las líneas horizontales representan la época de desove.

4.8. DESARROLLO EMBRIONARIO

Durante la primera colecta de huevos la temperatura del agua fue 4 °C, la conductividad 79 μS , la velocidad del agua 0,58 $\text{m} \times \text{s}^{-1}$ y la concentración de oxígeno 13.5 $\text{mg} \times \text{l}$. Al momento de la eclosión, estas condiciones se mantenían.

Los huevos se encontraban fuertemente adheridos a las paredes de concreto del canal de salida de la trampa de salmónidos, desde la superficie del agua hasta los 60 cm de profundidad. Los parches de huevos parecían estar asociados a irregularidades de la superficie de estas paredes.

Los huevos de *A. zebra* colectados durante la división, eran de color ámbar, con una envoltura vitelina de 1,5 – 1,8 mm, sumamente adherente. El espacio perivitelino era de 0,2 – 0,3 mm y la masa de vitelo (0,8 – 1,2 mm) poseía numerosas gotas de aceite.

Los siguientes eventos del desarrollo embrionario de *A. zebra* no difirieron de la mayoría de los teleósteos con huevos pequeños (Blaxter 1985, Balon 1990), y en particular del resto de los galáxidos (Benzie 1968, Campos 1969, 1972, Ortubay & Wegrzyn 1991).

La epibolia del blastodermo comenzó a las 8 U.T.A., formando un tapón vitelino entre las 8 - 18 U.T.A. La neurulación pudo ser observada entre las 11 – 18 U.T.A. Los eventos finales relacionados con la formación de la estructura del futuro embrión se extendieron desde aproximadamente las 64 U.T.A. hasta las 70 U.T.A., cuando el embrión ya muestra abundante movilidad. Entre las 59 y 80 U.T.A. comenzaron a aparecer los primeros signos de pigmentación en los ojos, y a las 76 U.T.A. ya se observaban los otolitos en las cápsulas óticas. A las 91 U.T.A. el embrión estaba enrollado sobre el saco vitelino en una vuelta y

media, el tubo digestivo se encontraba en formación y algunos melanóforos comenzaron a aparecer sobre la superficie ventral del embrión y por debajo del saco vitelino. A las 100 U.T.A. los primordios de las aletas pectorales empezaron a distinguirse por detrás de la cabeza y sobre el saco vitelino. Entre las 114 y 125 U.T.A. el pliegue impar se extendió formando una aleta caudal. La cabeza del embrión se mostraba más erecta que en los estadios anteriores y a las 141 – 149 U.T.A. comenzaron a diferenciarse la boca y la región opercular. El embrión continuó con su crecimiento hasta la eclosión (Figura 34).

4.8.1. Embriones libres

A los 40 - 42 días después de la primera observación y con temperatura media del agua durante el desarrollo de 4,5 °C, los embriones eclosionaron con una talla de 7,9 – 12,7 mm LT. El saco vitelino (1,1 – 1,3 mm de diámetro medio) mostró una única gota de aceite en su extremo anterior (Figura 35). El número de miótomos estuvo comprendido entre 60 y 71. La pigmentación (13 a 20 melanóforos) estuvo restringida a la superficie ventral del embrión, incluyendo el saco vitelino. Los melanóforos estaban dispuestos en dos hileras parasagitales y los que se encontraban detrás del ano lo hacían en una única hilera.

Los embriones libres comenzaron a nadar 24 horas después de la eclosión, mostrándose fuertemente atraídos hacia la luz.



Figura 34. Desarrollo embrionario de *A. zebra*. a. gastrulación, b. neurulación, c. vesículas ópticas en formación, d. crecimiento de la cola y e. embrión previo a la eclosión

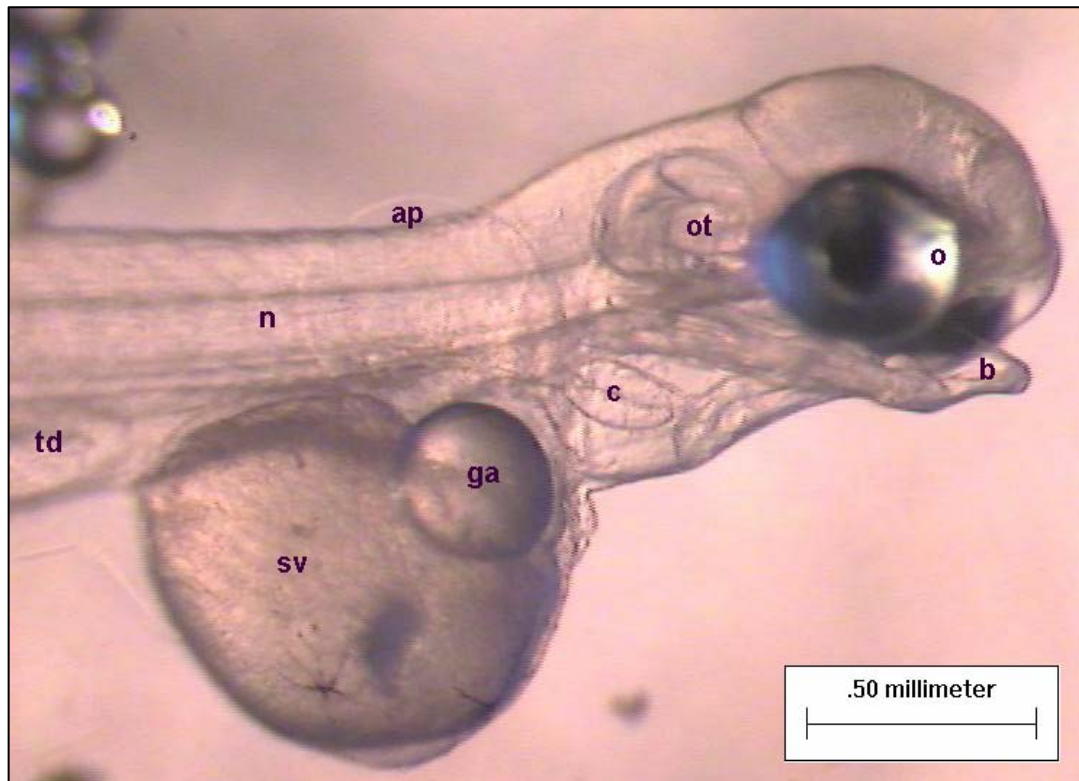


Figura 35. Embrión recién eclosionado de 12 mm LT. ap: aleta pectoral, b: boca, c: corazón, ga: gota de aceite, n: notocorda, o. ojo, ot: otolito, sv: saco vitelino y td: tubo digestivo.

4.9. FISIOLOGÍA TÉRMICA Y METABÓLICA

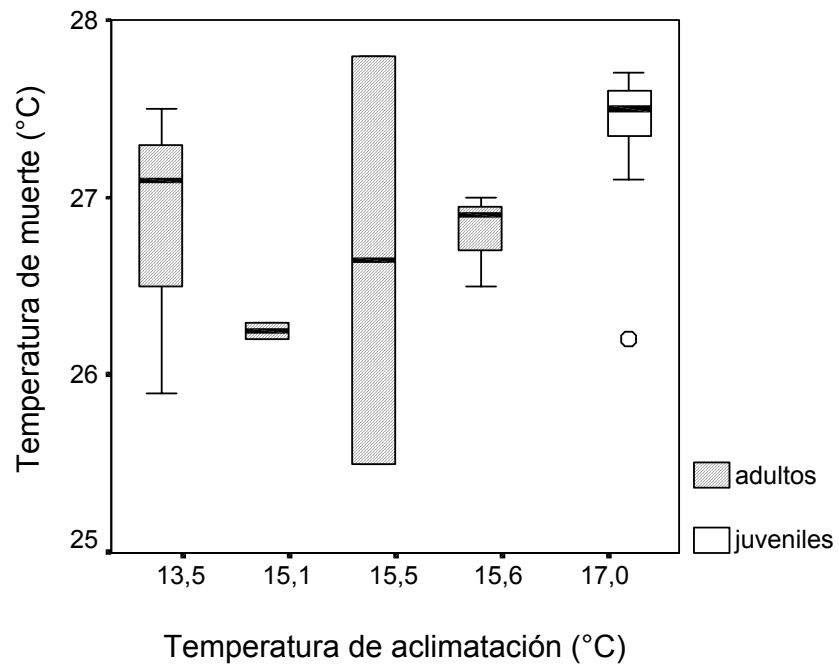
4.9.1 Tolerancia térmica

En el análisis del crítico térmico máximo, la temperatura de muerte obtenida con una tasa media de calentamiento de $1,4 \text{ }^\circ\text{C} \times \text{h}^{-1}$ fue $26,7 \pm 0,7 \text{ }^\circ\text{C}$ para los adultos y $27,4 \pm 0,4 \text{ }^\circ\text{C}$ para los juveniles. La temperatura de pérdida de equilibrio fue muy cercana a la de muerte en ambos casos. Los adultos mostraron pérdida de equilibrio a una temperatura media de $25,8 \pm 1,0 \text{ }^\circ\text{C}$ y los juveniles a $27,3 \pm 0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ (Figura 36). Para la tasa media de calentamiento utilizada ($1,4 \text{ }^\circ\text{C} \times \text{h}^{-1}$), las temperaturas de pérdida de equilibrio (M-W, $p < 0.0001$) y muerte (M-W, $p < 0.017$) de los juveniles y los adultos mostraron diferencias significativas.

Las regresiones lineales entre las temperaturas de pérdida de equilibrio ($r^2 = 0,0127$, $p > 0,756$) y muerte ($r^2 = 0,00967$, $p > 0,787$) de los adultos con las temperaturas de aclimatación no permitieron rechazar la hipótesis de no dependencia.

Los resultados de los ensayos con juveniles para una tasa de calentamiento mayor ($6 \text{ }^\circ\text{C} \times \text{h}^{-1}$) mostraron temperaturas de pérdida de equilibrio ($28,3 \pm 0,3 \text{ }^\circ\text{C}$) (ANOVA, $p < 0,0001$) y muerte ($28,6 \pm 0,3 \text{ }^\circ\text{C}$) (ANOVA, $p < 0,0001$) mayores que aquellas obtenidas con una tasa de $1,4 \text{ }^\circ\text{C} \times \text{h}^{-1}$ (Figura 37).

(a)



(b)

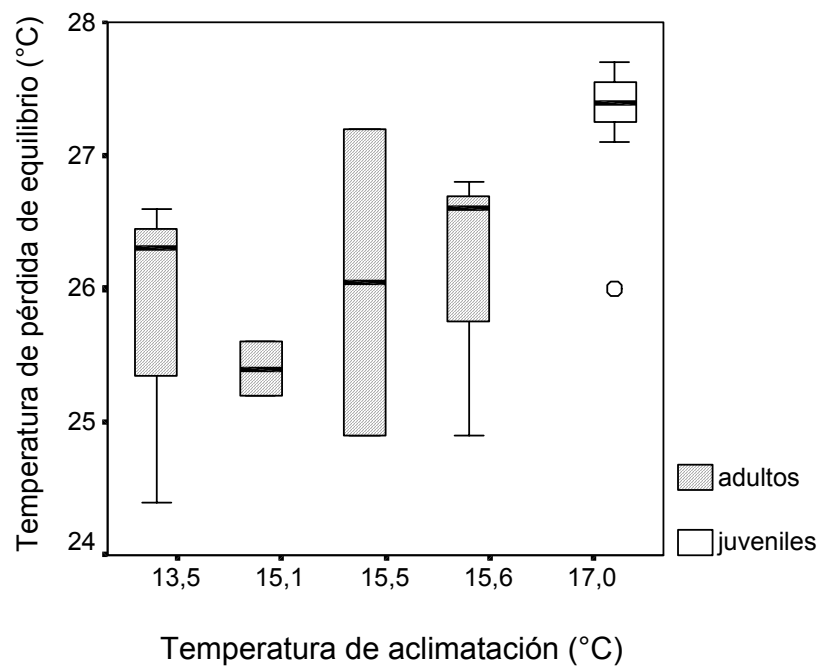


Figura 36. a. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas máximas de muerte y **b.** para las temperaturas máximas de pérdida de equilibrio, con una tasa de calentamiento de $1.4^{\circ}\text{C} \times \text{h}^{-1}$, en relación con la temperatura de aclimatación para juveniles y adultos de *A. zebra*.

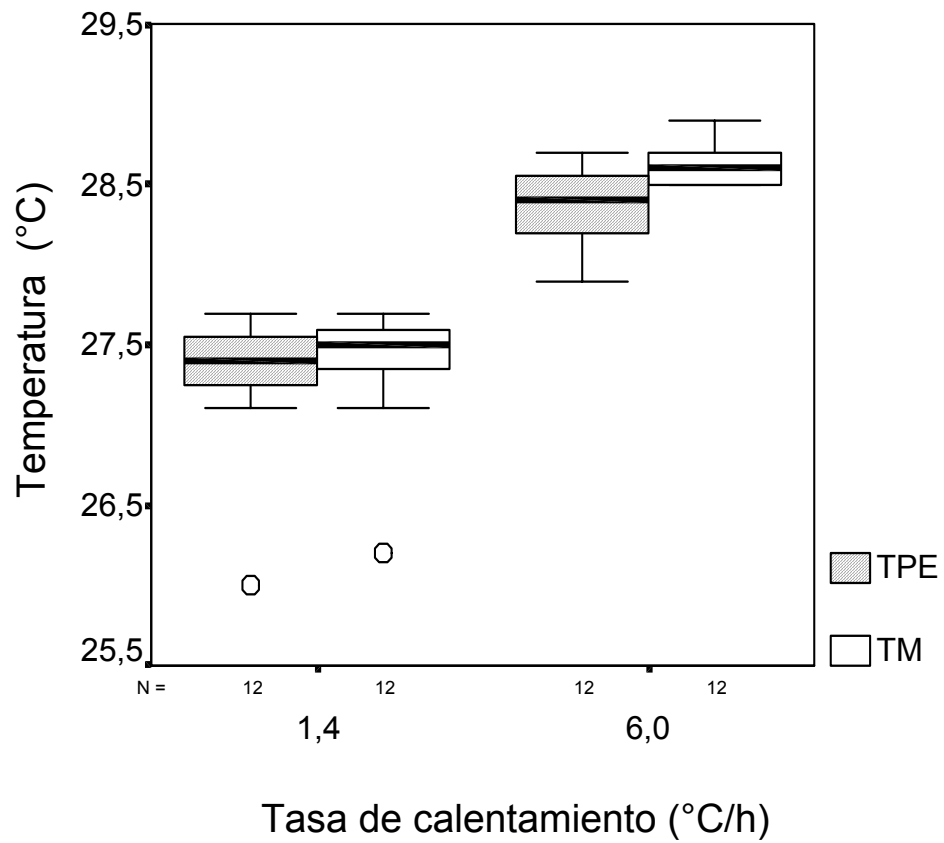


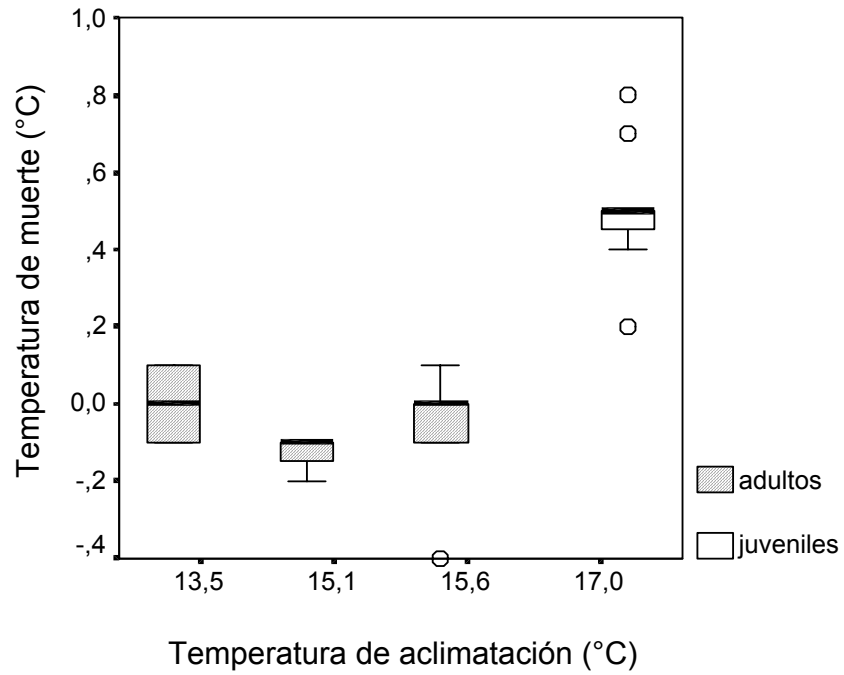
Figura 37. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas máximas de pérdida de equilibrio y muerte de juveniles de *A. zebra* con dos tasas de calentamiento diferentes.

Los experimentos de tolerancia a las bajas temperaturas, con una tasa de enfriamiento de $2,2 \text{ }^{\circ}\text{C} \times \text{h}^{-1}$, mostraron que la temperatura media de muerte fue $0 \pm 0,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ para los adultos y $0,5 \pm 0,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ para los juveniles. La temperatura media de pérdida de equilibrio de los adultos fue $3,1 \pm 0,7 \text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras los juveniles perdieron su equilibrio a $2,4 \pm 0,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 38).

Para la tasa media de enfriamiento utilizada ($2,2 \text{ }^{\circ}\text{C} \times \text{h}^{-1}$), los adultos mostraron una mayor tolerancia a las temperaturas mínimas de muerte (M-W, $p < 0,0001$) y de pérdida de equilibrio (M-W, $p < 0,0124$). La falta de significación estadística de las regresiones entre las temperaturas de pérdida de equilibrio ($r^2 = 0,0269$ $p > 0,651$) y de muerte ($r^2 = 0,0529$, $p > 0,523$) de los adultos con la temperatura de aclimatación volvió a mostrar la nula capacidad de aclimatación.

Los valores obtenidos por los juveniles con una tasa de enfriamiento de $5 \text{ }^{\circ}\text{C} \times \text{h}^{-1}$ fueron $3,9 \pm 0,2 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y $2,4 \pm 0,8 \text{ }^{\circ}\text{C}$ para pérdida de equilibrio y muerte respectivamente. Estos experimentos mostraron que, con una mayor tasa de enfriamiento los juveniles tuvieron menor tolerancia a las temperaturas de pérdida de equilibrio (ANOVA, $p < 0,0001$) y muerte (M-W, $p < 0,0001$) (Figura 39).

(a)



(b)

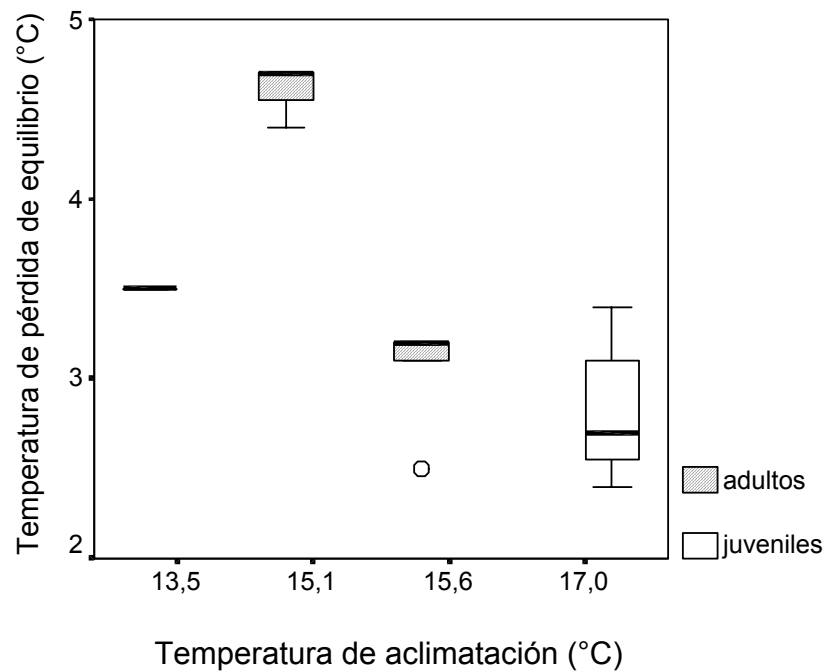


Figura 38. a. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas mínimas de muerte y **b.** para las temperaturas mínimas de pérdida de equilibrio, con una tasa de calentamiento de $1.4^{\circ}\text{C} \times \text{h}^{-1}$, en relación con la temperatura de aclimatación para juveniles y adultos de *A. zebra*.

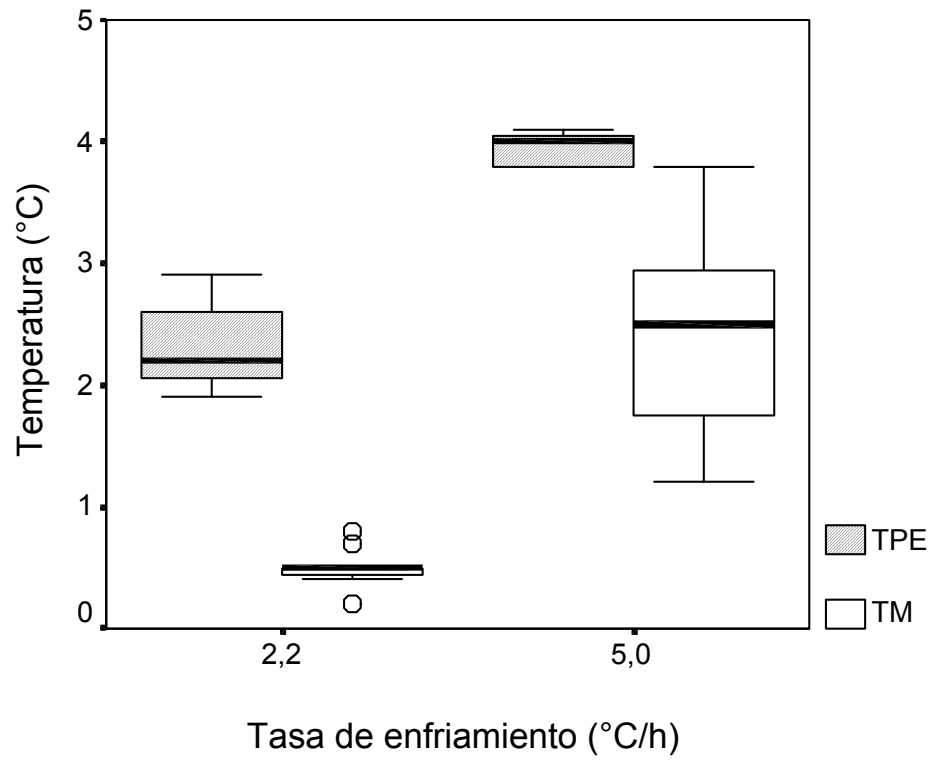


Figura 39. Medianas, cuartiles y extremos para las temperaturas mínimas de pérdida de equilibrio y muerte de juveniles de *A. zebra* con dos tasas de enfriamiento diferentes.

4.9.2. Preferencia térmica

El rango de temperaturas mantenido durante los experimentos fue 10,6 - 17,5 °C. Los valores de los extremos “frío” y “caliente” oscilaron entre los 6,1 a 10,9 °C y 21,5 a 24,1 °C, respectivamente.

El rango de temperaturas promedio elegido por los individuos (N= 9) fue 11,4 - 15,4 °C. En la Figura 40 se observa la distribución de frecuencias del promedio de temperaturas preferidas por cada uno de los individuos experimentales.

Estos individuos mostraron una clara preferencia térmica. La mayoría de los ejemplares eligió un sector del gradiente y se mantuvo en él, otros nadaron tranquilamente en la mitad “fría” del gradiente pero regresaron repetidas veces a la misma región. Sólo dos de los ejemplares alcanzaron el extremo “caliente” e inmediatamente perdieron equilibrio y murieron.

La representación gráfica de las temperaturas máximas y mínimas de muerte, las temperaturas de preferencia y las temperaturas de captura en función de las temperaturas de aclimatación (en este trabajo consideradas iguales a las temperaturas de captura) permitió definir una zona de tolerancia térmica y una zona de captura (Figura 41). Esta última ($2051,29\text{ }^{\circ}\text{C}^2$) ocupó una fracción importante (50,7%) de la zona de tolerancia térmica ($4044,56\text{ }^{\circ}\text{C}^2$), excediendo incluso el rango de temperaturas de preferencia.

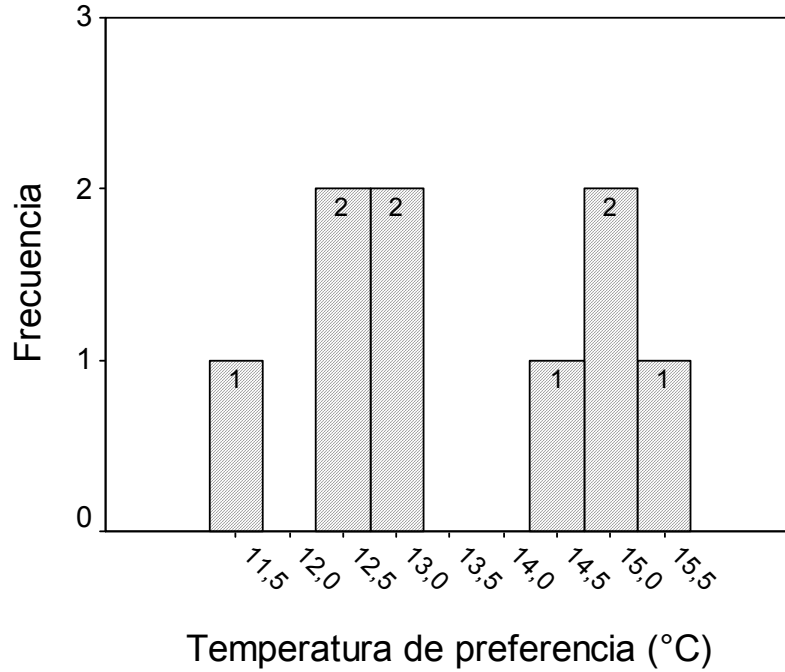


Figura 40. Distribución de frecuencias del promedio de temperaturas preferidas por los individuos.

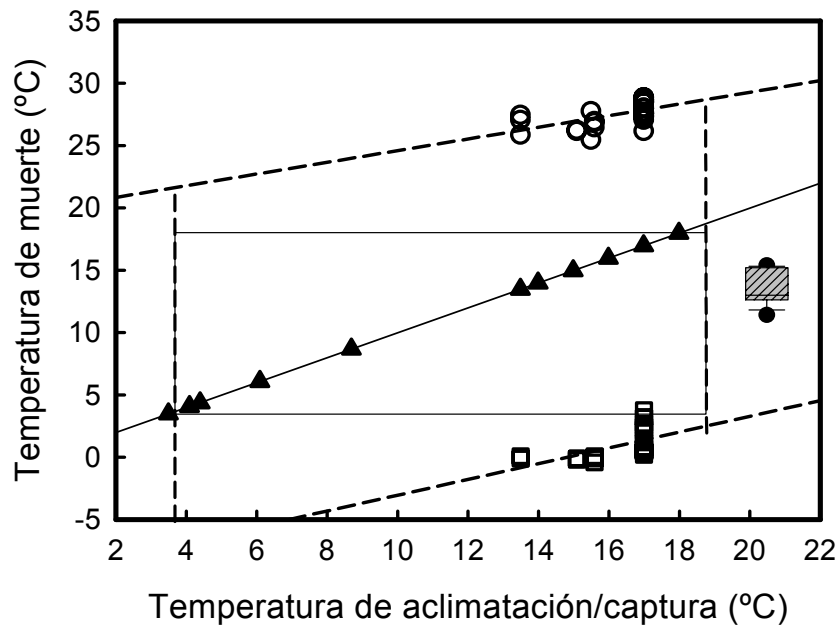


Figura 41. Zona de tolerancia térmica (línea punteada) delimitada por temperaturas máximas (○) y mínimas (□) de tolerancia y por las verticales que pasan por las temperaturas máximas y mínimas de captura (△). Zona de captura delimitada por la línea llena. El gráfico de cajas muestra las temperaturas de preferencia.

4.9.3. Nivel mínimo crítico de oxígeno y tasa metabólica

Los juveniles de *A. zebra* (N= 15) mostraron pérdida de equilibrio a los $1,9 \pm 0,3 \text{ mg O}_2 \times \text{l}^{-1}$ y murieron a los $1,7 \pm 0,3 \text{ mg O}_2 \times \text{l}^{-1}$ (Figura 42).

La tasa metabólica específica mostró una relación significativa con las concentraciones de oxígeno y las temperaturas de experimentación ($r^2=0,122$, $p < 0,001$) (Figura 43).

El rango de valores que tomó la tasa metabólica osciló entre los 0,5 y 0,9 $\text{mg O}_2 \times \text{g}^{-1} \times \text{h}^{-1}$. En la figura 44 se muestra la relación entre la tasa metabólica registrada en cada experimento en relación con: (a) el rango de temperaturas experimentales (16,5 – 20,5 °C) y (b) el tiempo de experimentación.

Sólo en uno de los experimentos los individuos mostraron una estabilidad en el consumo de oxígeno independientemente de la disminución de la concentración del mismo en el agua. En el resto de los experimentos los individuos mostraron tener importantes capacidades conformadoras (Randall *et al.*, 1997) (Figura 44).

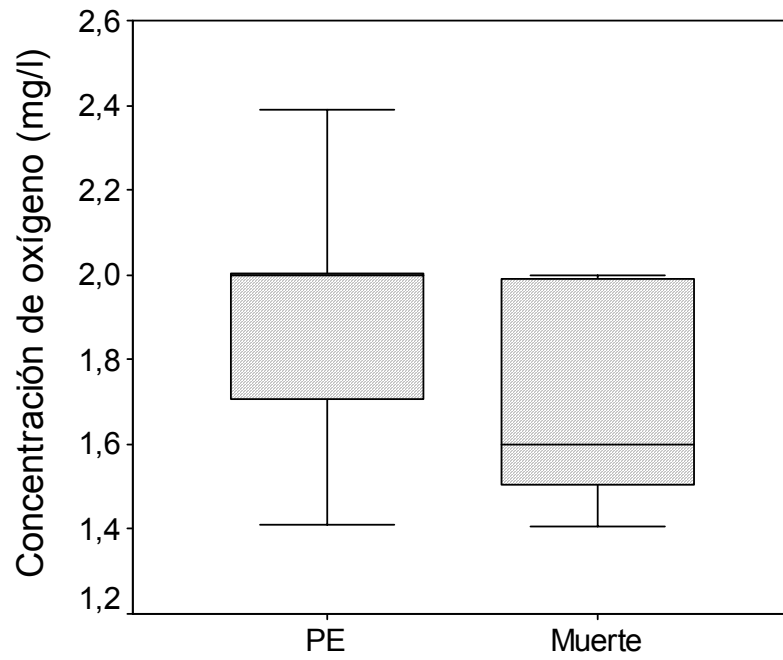


Figura 42. Medianas, cuartiles y extremos para los niveles mínimos de oxígeno, con pérdida de equilibrio (PE) y muerte, para juveniles de *A. zebra*.

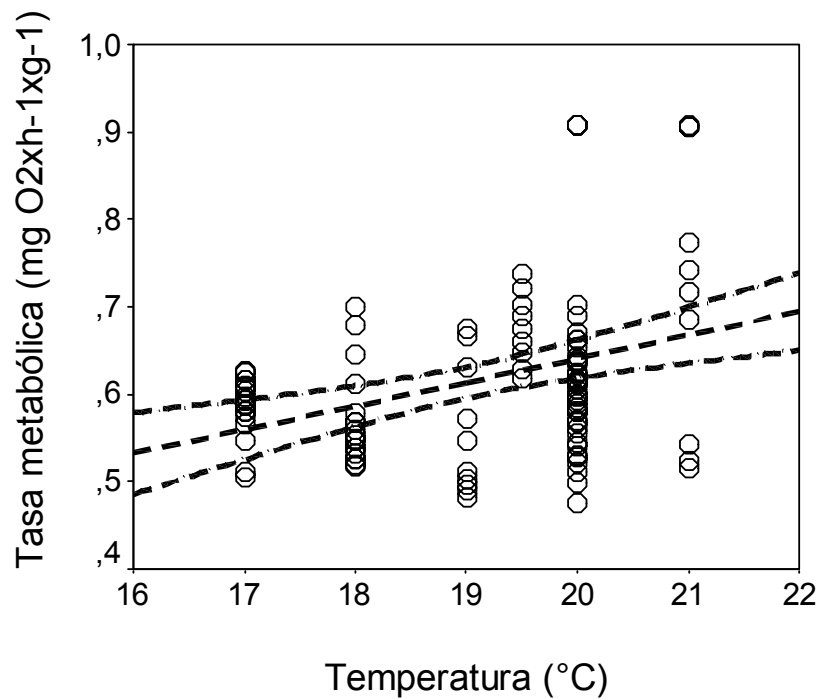
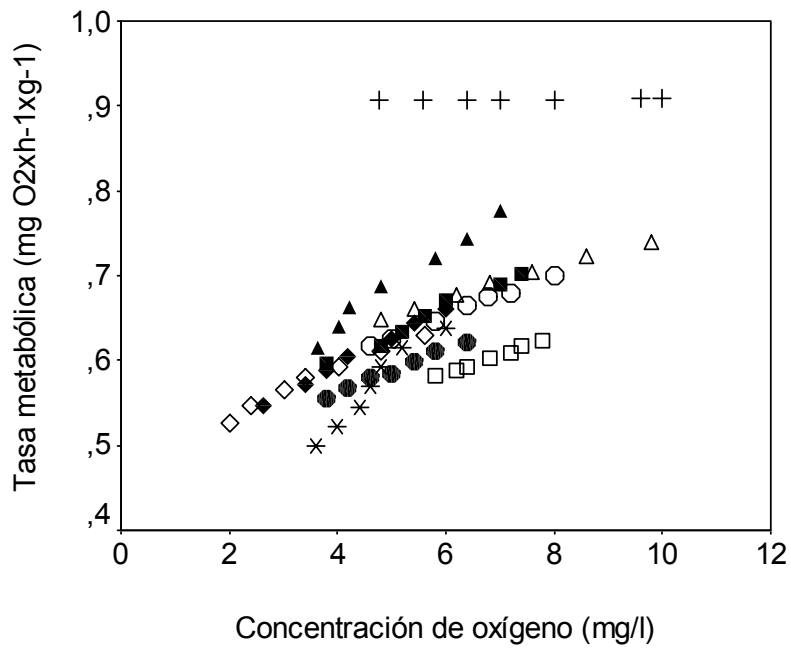


Figura 43. Relación entre las tasas metabólicas y las temperaturas de experimentación.

(a)



(b)

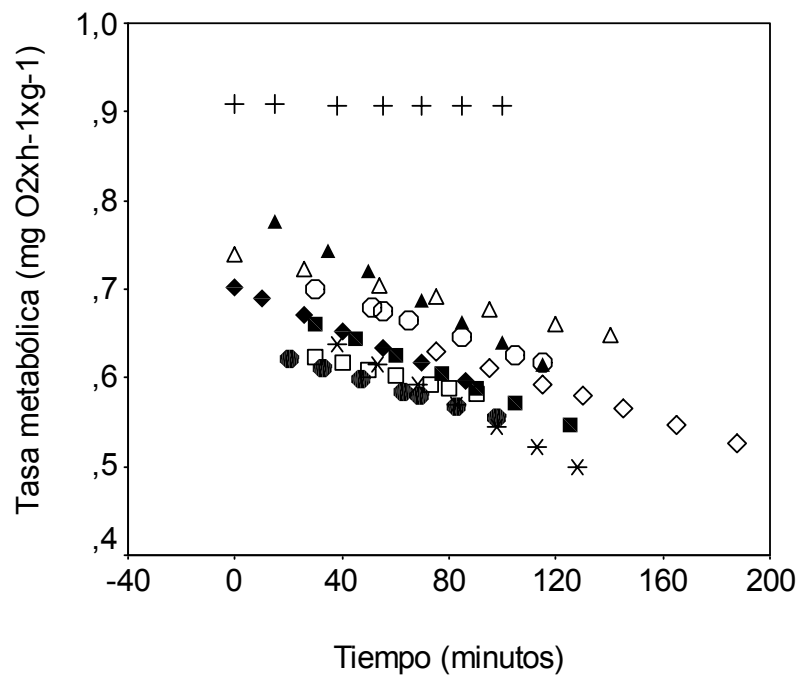


Figura 44. a. Tasa metabólica en función de la concentración de oxígeno en agua y **b.** en función del tiempo. Cada símbolo corresponde a un individuo.

5. DISCUSIÓN

5.1. DISTRIBUCIÓN

Aplochiton zebra está representada en el sur de Sudamérica tanto por poblaciones diadrómicas, principalmente chilenas, como encerradas (Cussac *et al.* 2004). La permanencia de poblaciones encerradas sólo pudo ser documentada en cuerpos de agua pertenecientes a cuencas pacíficas. La especie, al igual que *G. maculatus*, se encuentra mayormente ausente en el área glacial del Pleistoceno. Sin embargo, *A. zebra* y *G. maculatus* resultan mutuamente excluyentes en todos, salvo uno (Lácar), de los lagos estudiados en la Patagonia Continental Argentina.

5.2. MORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA TRÓFICA

La relación entre la forma corporal y claves ambientales tales como la oferta alimentaria, el riesgo de depredación y la disponibilidad de refugios anti-depredatorios puede ser visualizada como un problema adaptación-selección (Taylor 1999) o como una consecuencia de procesos epigenéticos (Balon 2004). No se cuenta aquí con evidencias relativas a la heredabilidad de los rasgos en estudio ni a su asociación a estilos de vida generalistas o especialistas. La familia Galaxiidae exhibe buenos ejemplos de variación morfológica, particularmente en características relacionadas con la alimentación y la propulsión caudal (McDowall 1998, 1999, Milano *et al.* 2002, 2006). El análisis de la morfología de *A. zebra* no mostró dependencia de la forma corporal con el ambiente de captura para individuos con tallas superiores a los 40 mm LE. No obstante, los ejemplares menores mostraron diferencias en

el diámetro del ojo y el largo de la aleta dorsal entre los lagos Puelo, Rivadavia y Futalaufquen.

Los hábitos alimentarios de *A. zebra* mostraron un cambio ontogenético del zooplancton al bentos litoral. Asimismo, se observó un aumento del tamaño de las presas ingeridas con el aumento de la talla de los peces. Los resultados del análisis de la dieta de los ejemplares capturados en Patagonia norte son coincidentes con los de McDowall & Nakaya (1988) y McDowall (2005), quienes definieron a *A. zebra* como un depredador de invertebrados. Sin embargo, la presencia de peces en los contenidos estomacales de individuos de tallas superiores a 115 mm LE del lago Puelo, permite ampliar el espectro trófico de la especie acercándolo a la posición trófica de *A. taeniatus* (McDowall & Nakaya 1988).

Para muchos peces, tanto el riesgo de depredación como la disponibilidad de alimento están relacionadas con la intensidad lumínica, que cambia con la profundidad, la turbidez y la radiación incidente (Gliwicz 2003). El compromiso entre alimento y seguridad genera una secuencia de decisiones para seleccionar una ubicación apropiada en el gradiente lumínico asociado a la profundidad, tal que sea lo suficientemente seguro y al mismo tiempo le permita detectar sus presas (Werner & Hall 1977, Scheuerell & Schindler 2003).

McDowall & Pankhurst (2005) encontraron diferencias en la trayectoria de crecimiento del ojo entre poblaciones de *A. zebra* de las Islas Malvinas y de la Patagonia (McDowall 1971a). Estos autores sugieren que las características del hábitat fótico pudieron haber afectado directa o indirectamente el desarrollo del ojo en los individuos de las Islas Malvinas. La alta turbidez es acompañada

por una baja intensidad lumínica y las evidencias muestran que la residencia a bajos niveles de luz puede afectar la morfología ocular (Pankhurst 1992 en McDowall & Pankhurst 2005). Los resultados del presente trabajo concuerdan con los de McDowall y Pankhurst (2005). Los juveniles del lago Puelo, donde la transparencia del agua es menor, tuvieron ojos más grandes, mientras que los juveniles capturados en el lago Futalaufquen, de mayor transparencia, mostraron los diámetros de ojos más pequeños. Con respecto a la depredación, no se pudo establecer una clara relación con la variación morfológica observada. En cambio, la relación entre los componentes principales de la morfología y la dieta en los lagos Puelo y Futalaufquen indica que, en parte, la morfología de los pequeños juveniles podría correlacionarse con la dieta, tal como se ha observado en otras especies (Malmquist *et al.* 1992, Taylor 1999) y en *P. trucha* (Cussac *et al.* 1998, Logan *et al.* 2000, Ruzzante *et al.* 1998, 2003) en los lagos de Patagonia.

En resumen, se ha identificado a la primera porción del período juvenil de *A. zebra* como el momento en que las interacciones con el ambiente pueden generar variaciones en la forma corporal. En vista de los resultados obtenidos por McDowall & Pankhurst (2005), se sugiere que esta variación temprana podría ser modelada por fuerzas selectivas tamaño dependientes que actuarían en cada lago produciendo morfologías diferentes (Islas Malvinas *versus* poblaciones continentales patagónicas) o similares (lagos Puelo, y Futalaufquen) en los juveniles.

La introducción de los salmónidos es uno de los factores principales en la disminución de los peces nativos en Nueva Zelanda y Australia (Glova *et al.* 1992, McIntosh *et al.* 1992, 1994, McDowall 2003, Townsend 2003). La

comprensión del efecto de las introducciones de salmónidos en la Patagonia se ve limitada por la casi total ausencia de ambientes libres de salmónidos y la limitada información disponible sobre la fauna nativa previa a dichas introducciones (Macchi *et al.* 1999, Pascual *et al.* 2002).

Antiguos reportes sobre *Aplochiton* mencionan su alta abundancia en el lago Lácar, superior aún a la de las percas y los salmónidos (González Regalado 1941). Juveniles de *A. zebra* también fueron encontrados en los contenidos estomacales de *S. fontinalis* y *O. mykiss* en el lago Rivadavia (P. Macchi, obs. pers.).

En cuanto al análisis de las interacciones tróficas de *A. zebra* con las otras especies presentes en la zona litoral de los lagos, cabe destacar el solapamiento significativo entre las dietas de los juveniles de *A. zebra* con *G. platei*, *O. hatcheri* y *O. mykiss*, capturados durante el verano en los lagos Puelo y Rivadavia. Las interacciones tróficas de *G. maculatus*, analizadas por Macchi (1991) y Ferriz & Salas Aramburu (1996), mostraron un solapamiento en las dietas con *P. trucha* pero no con *O. mykiss*. Estas posiciones sólo ligeramente diferentes de *A. zebra* y *G. maculatus* en una trama trófica bentónica, junto con las observaciones de P. Macchi, indicarían que tanto la competencia como la depredación podrían haber actuado sobre *A. zebra*, generando una situación actual diferente a la de *G. maculatus*. De la misma manera, larvas y juveniles de *G. maculatus* solapan su dieta con larvas y juveniles de *O. hatcheri*. Sin embargo los tamaños de las presas son diferentes (Cervellini *et al.* 1993). Es decir que la distribución fuertemente disyunta entre *A. zebra* y *G. maculatus* podría tener una causa en fenómenos de competencia, pero esta hipótesis es

de difícil demostración dado el sutil juego de los fenómenos de desplazamiento de nicho.

5.3. EDAD Y CRECIMIENTO

Escamas, otolitos, huesos operculares, radios de las aletas y vértebras son comúnmente utilizadas para el estudio de la edad y crecimiento de los peces (Campana & Nielson 1985). El recuento de los incrementos de crecimiento diario visibles en la microestructura de los otolitos es una de las técnicas más difundidas (Brothers *et al.* 1976, Campana & Nielson 1982, 1985, Campana & Moksness 1991, Cussac *et al.* 1992, Stevenson & Campana 1992, McDowall *et al.* 1994, Morioka *et al.* 2001, Brown *et al.* 2004). El primero en describir esta metodología fue Panella (1971). La hipótesis propuesta por Campana & Nielson (1985) sugiere que la formación de dichos incrementos está ligada a un ritmo circadiano endógeno, que puede luego ser “enmascarado” por ciertas variables ambientales y fisiológicas tales como el fotoperíodo, la temperatura, la alimentación y el crecimiento.

No todos los teleósteos presentan un patrón diario de formación de los incrementos de crecimiento (Beamish & McFarlane 1983). Por lo tanto, es esencial realizar la validación de la relación entre los incrementos de los otolitos y la edad de los individuos (Tzeng & Yu 1989). Básicamente se han utilizado tres técnicas para la validación de la formación de los incrementos: 1) el examen de otolitos de individuos de edad conocida (Tanaka *et al.* 1981, Laroche *et al.* 1982, Tsuji & Aoyama 1982, Oxenford *et al.* 1994), 2) el establecimiento de cambios en el número de incrementos en individuos mantenidos en cautividad en un período determinado de tiempo (Uchiyama & Struhsaker 1981) y 3) la determinación de los incrementos depositados a partir

del margen en crecimiento de estructuras calcificadas marcadas mediante agentes químicos (Tzeng & Yu 1989, Sogard 1991, Szedlmayer & Able 1992, Iglesias *et al.* 1997, Chang *et al.* 2000). La oxitetraciclina es uno de los marcadores más ampliamente utilizados para este fin (Tzeng & Yu 1989, Sogard 1991, Szedlmayer & Able 1992), incorporándose en los tejidos calcificados en crecimiento y marcando con exactitud el momento de aplicación a través de la formación de una banda fluorescente, claramente discernible bajo luz ultravioleta (Campana & Nielson 1982). Los experimentos de marcado de juveniles de *A. zebra* del lago Puelo por inmersión en solución de oxitetraciclina y mantenimiento en cautividad en el mismo ambiente permitieron demostrar la existencia de un patrón diario de formación de los incrementos de crecimiento para *A. zebra*.

Una vez establecida la periodicidad de los anillos de crecimiento y la relación entre el tamaño del otolito y del pez, fue posible estimar la talla de los individuos correspondientes al radio del otolito a cada marca de edad (Bagenal & Tesch 1978, Carlander 1981). Para calcular las tallas pretéritas de los juveniles de *A. zebra* se utilizó el método propuesto por Campana (1990). De la comparación entre las tallas a la captura y las tallas retrocalculadas no surgieron diferencias. En particular, las tallas pretéritas de los individuos capturados en los lagos Puelo (febrero de 2002) y Rivadavia (febrero de 2000) no mostraron diferencias significativas entre lagos. La diferencia entre tallas pretéritas sucesivas permitió calcular las tasas de crecimiento instantáneas y específicas, que tampoco mostraron diferencias entre lagos.

Para describir el crecimiento de los juveniles del lago Rivadavia se utilizó el modelo de Laird-Gompertz (Zweifel & Lasker 1976). Los parámetros

obtenidos se encuentran comprendidos en los rangos de valores presentados para distintas especies (Thorrold 1989, Dulcic 1998, Castello & Castello 2003). Las tasas de crecimiento instantáneas, calculadas como derivada primera de la función de Laird-Gompertz, tomaron valores similares a los obtenidos como la diferencia entre tallas pretéritas retrocalculadas. La validación de la frecuencia de formación diaria de los incrementos de crecimiento en los otolitos también permitió estimar las fechas de eclosión para los lagos Puelo y Rivadavia, calculadas como la fecha de captura menos el número de incrementos depositados. Aún reconociendo que hay errores potenciales de 5 – 10 o más días en la lectura (McDowall *et al.* 1994), estos datos son fuertes indicadores de la época de eclosión.

El conteo de los anillos diarios comprendidos en una banda opaca y una hialina (1 año) permitió corroborar la edad de los individuos mayores capturados en los distintos ambientes. Los individuos capturados tuvieron hasta 7+ años de edad con importantes diferencias entre los ambientes.

Dado los nulos antecedentes bibliográficos con respecto al crecimiento de *A. zebra* y las bajas capturas obtenidas en la mayoría de los ambientes considerados, no fue posible profundizar en el estudio comparativo del crecimiento bajo distintas condiciones ambientales. Sin embargo, las diferencias observadas entre las distancias del núcleo del otolito a cada marca anual para los distintos ambientes, permitirían aseverar que hay diferencias en el crecimiento. En el lago Rivadavia se capturaron los individuos de menor crecimiento temprano y en la laguna Foyel, un ambiente somero, los individuos más longevos (6+ y 7+ años) y con mayor crecimiento (Figura 27). Los ejemplares capturados en los lagos profundos no superaron los 4+ años de

edad. Esto es consistente con las características de dichos ambientes, la laguna Foyel tiene un mayor estado trófico, está fuertemente vegetada y por ende tiene mayor disponibilidad de áreas de refugio (Savino & Stein 1989, Werner & Hall 1988, Lewin *et al.* 2004). En cambio en los lagos profundos, menos vegetados y con menor disponibilidad de refugios litorales, el efecto de los depredadores exóticos sobre las poblaciones de *A. zebra* sería mayor. Este mismo fenómeno fue descrito por Macchi (2004) para poblaciones de *G. maculatus* en Patagonia norte.

5.4. REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

El análisis histológico de las gónadas femeninas de los individuos capturados en el lago Lácar durante julio – agosto de 2003 y 2004 puso de manifiesto la presencia de por lo menos dos poblaciones de folículos oocitarios en distinto grado de desarrollo. Según la clasificación propuesta por Nagahama (1983) para los distintos tipos ováricos, en función del patrón de desarrollo oocitario, los ovarios de *A. zebra* pueden ser incluidos dentro del grupo “sincrónico (synchronisme par groups)”. Este tipo de ovarios es característico de aquellas especies que generalmente desovan una vez al año y tienen una época de reproductiva relativamente corta; tal como fue registrado en el lago Lácar.

El análisis histológico también reveló la presencia de filamentos en la superficie coriónica de los oocitos. La presencia de estos filamentos (con distinta morfología y orientación) también ha sido confirmada en otras especies: *Leptolebias minimus* (Myers, 1942) y *Cynopoecilus melanotaenia* (Regan, 1912) (Wourms & Sheldon 1976), *Cichlasoma nigrofasciata* Pellegrin, 1900 (Busson-Mabillot 1977), *Oryzias latipes* (Temninck & Schlegel, 1846) (Iwamatsu

& Keino 1978, Iwamatsu 1992, Iwamatsu *et al.* 1993) y *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Guandalini *et al.* 1994). El desarrollo de los filamentos coriónicos, secretados por el retículo endoplásmico rugoso de las células foliculares (Busson-Mabillot 1977), sólo pudo ser observado en la superficie de los oocitos vitelogénicos. Se han sugerido varias funciones para estas estructuras, en *C. nigrofasciata* (Busson-Mabillot 1977) y *O. bonariensis* (Guandalini *et al.* 1994) permitirían la adhesión de los huevos al sustrato y en *Cynopoecilus* (Wourms & Sheldon 1976) funcionarían como un sistema respiratorio coriónico. En el caso de *A. zebra* la adhesión al sustrato parecería ser de fundamental importancia ya que los huevos fueron hallados fuertemente adheridos a un sustrato sobre el cual el agua (bien oxigenada) se desplazaba con alta velocidad.

La ocurrencia del desove se predijo en base a: a) la presencia de huevos en división en el arroyo Pocahullo durante los meses de julio y agosto (2001, 2003 y 2004), b) el estado de desarrollo gonadal de los peces capturados en el mismo arroyo durante los meses de invierno de 2003 – 2004, c) el conteo de anillos de crecimiento diario en otolitos de juveniles capturados en los lagos Puelo y Rivadavia y d) el ajuste de la función de von Bertalanffy a la distribución de frecuencia de tallas de individuos del lago Puelo a lo largo de un año. *Aplochiton zebra* tiene una única época de desove por lago, que varía latitudinalmente entre julio - agosto (lago Lácar), septiembre - octubre (lago Puelo) y octubre - noviembre (lago Rivadavia). Esta variación latitudinal sería adaptativa frente al retraso en el aumento primaveral de la oferta alimentaria y consecuencia de una menor velocidad de los procesos metabólicos ligados a la

vitelogénesis. Un fenómeno semejante se observa entre poblaciones de *P. trucha* (Aigo 2002).

Cabe señalar la importancia del momento del desove en los peces de zonas templadas, donde la estacionalidad propia de estos climas impone un ciclo anual de abundancia y escasez de recursos. Si el crecimiento no resulta suficiente durante el primer año de vida, la habilidad del organismo para resistir la deficiencia energética propia de los períodos de escasez, disminuye considerablemente. En consecuencia se puede predecir que existirá una fuerte selección hacia maximizar el crecimiento durante el primer año, dado que aquellos individuos que crezcan poco no sobrevivirán el primer invierno. Esta selección puede llevar a la sincronización entre el ciclo de vida y el ciclo estacional para obtener un crecimiento máximo durante el verano y una reducción del peligro de morir durante el primer invierno (Shuter & Post 1990, Conover 1992).

En el lago Lácar los adultos migraron hacia el arroyo Pocahullo para desovar en los meses de julio y agosto, especialmente luego de días de fuertes lluvias y bajas temperaturas. Comúnmente ciertos umbrales de temperatura marcan el comienzo o finalización de procesos críticos tales como el desove y el crecimiento (Bye 1984, Shuter & Post 1990) y las lluvias invernales aumentan las superficies de agua creando potenciales áreas disponibles para la productividad acuática (Campos 1972). En el arroyo Pocahullo, las hembras adultas, de 3 años de edad, alcanzaron los 126,5 - 142 mm LE mientras que los machos adultos, de 2 años de edad, mostraron tallas comprendidas entre los 116,4 y 132,1 mm LE. Las capturas de *A. taeniatus* realizadas por Campos (1969) en el lago Llanquihue (Chile) durante la época reproductiva mostraron,

una situación similar a la descrita para el arroyo Pocahullo. La talla de los adultos estuvo comprendida entre los 84 y 115 mm LE, siendo las hembras de mayor tamaño (y edad) que los machos.

Las tallas y edades de adquisición de la madurez sexual de los galáxidos presentes en Sudamérica fueron anteriormente detallados por Barriga *et al.* (2002), Milano (2003) y Cussac *et al.* (2004, Tabla 3). Entre ellos, *A. zebra* mostró valores intermedios de talla y edad a la primera madurez sexual. Como mucho de los galáxidos (Benzie 1968a, Campos 1969, 1972, 1984, McDowall 1968, 1984) *A. zebra* pone sus huevos sobre el substrato. La fecundidad (huevos por hembra), el diámetro de los huevos y de la masa vitelina fueron altos en comparación con el resto de los galáxidos de la Patagonia (Cussac *et al.* 2004).

En el presente trabajo se describió por primera vez el desarrollo embrionario de *A. zebra*. El desarrollo se completó a los 40 -42 días con una temperatura diaria que osciló entre los 4,5 y 8 °C. Los estadios del desarrollo no difirieron de los de la mayoría de los Teleósteos con huevos pequeños (Matkovic *et al.* 1985, Cussac *et al.* 1985, Blaxter 1988, Balon 1990, Cussac & Ortubay 2002) y particularmente tampoco de otros galáxidos (Benzie 1968b, Campos 1969, 1972, Ortubay & Wegrzyn 1991). Sin embargo, los embriones recién eclosionados de *A. zebra* (8 - 12,7 mm LT) fueron notoriamente más grandes que los de *G. maculatus* (4,2 – 5,1 mm LT, Cussac *et al.* 1992, Barriga *et al.* 2002) y *G. platei* (4,7 - 7.1 mm LT, Ortubay & Wegrzyn 1991).

5.5. MOVIMIENTOS INTRALACUSTRES

Los datos de captura de *A. zebra* en seis lagos patagónicos sugieren la existencia de movimientos intralacustres a lo largo de su ontogenia.

Particularmente, los adultos de *A. zebra* migran desde los lagos a los arroyos en julio–agosto para desovar. A mediados del verano (febrero), los juveniles se encuentran en la zona litoral, donde permanecen hasta mediados del otoño (mayo), junto con los adultos allí presentes desde octubre hasta mayo.

Los cambios ontogenéticos, tanto en la dieta como en el uso del hábitat, son fenómenos comunes entre los peces, y se corresponden con el cambio del tamaño corporal (Werner & Gilliam 1984). Esto implica que individuos de distinta talla de una misma especie pueden ocupar distintos nichos, con importantes consecuencias en la estructura de las comunidades (Werner 1986). Los cambios de nicho pueden verse afectados por la competencia por recursos, a través de la disminución de las tasas de crecimiento y por la interacción entre la competencia y la depredación (Persson 1988). Las especies que experimentan cambios importantes en su ontogenia deben frecuentemente afrontar soluciones de compromiso entre comportamientos que les permiten adaptarse a sus diferentes nichos (Werner 1986). Estos cambios han sido ya descritos para *Galaxias gracilis* (McDowall 1967), *G. maculatus* y *G. platei* (Cussac *et al.* 1992, Rowe & Chisnall 1996, Barriga *et al.* 2002).

5.6. FISIOLÓGÍA TÉRMICA Y METABÓLICA

Las respuestas térmicas de los peces pueden ser divididas en tolerancia, resistencia y preferencia (Jobling 1995). Los rangos de tolerancia de *A. zebra* a las altas y bajas temperaturas fueron establecidos mediante la técnica del crítico térmico máximo o mínimo (Cowles & Bogert 1944, Lowe & Vance 1955, Hutchinson 1961, Becker & Genoway 1979), que requiere de un aumento o disminución progresivos de la temperatura de exposición, desde la temperatura de aclimatación hasta que ocurrió una respuesta física de desorganización

(Becker & Genoway 1979). La principal ventaja de esta técnica radica en que, a partir de pocos individuos pueden obtenerse resultados muy útiles desde un punto de vista ecológico (Becker & Genoway 1979, Gómez 1990, Ortubay *et al.* 1997).

Si bien en este trabajo, dada las escasas capturas y las altas mortalidades en transporte y cautiverio, se sometieron los peces a ensayo en instalaciones de campo inmediatamente después de su captura, esto no parece generar un sesgo definido en los resultados, como puede observarse en ésta y otras especies estudiadas en nuestro laboratorio (J. Aigo, com. pers., Tabla 23).

Las temperaturas máximas y mínimas de pérdida de equilibrio y muerte de juveniles y adultos, obtenidas con una misma tasa media de calentamiento, mostraron diferencias significativas entre períodos de vida. La presencia de los juveniles durante el verano en aguas litorales poco profundas, donde están expuestos a grandes cambios de temperatura a lo largo del día, permitiría explicar la mayor tolerancia a las temperaturas extremas desarrolladas en comparación con los adultos, que si bien también habitan la zona litoral, se encuentran en aguas más profundas y frías, de condiciones más estables (Jobling 1995).

Los ensayos con tasas de calentamiento mayores y con también mayores tasas de enfriamiento mostraron temperaturas de pérdida de equilibrio y muerte mayores y menores, respectivamente. Es decir, puede descartarse el hecho de que los cambios aplicados hayan sido demasiado lentos y generado una aclimatación durante la exposición.

La falta de significación de las regresiones entre las temperaturas máximas y mínimas de pérdida de equilibrio y muerte de los adultos en función de las temperaturas de captura señaló una baja capacidad de aclimatación. Asimismo, la representación gráfica de las temperaturas máximas y mínimas de muerte en función de las temperaturas de captura (Figura 41) dio origen a una zona o polígono de tolerancia térmica. La gran magnitud del área encerrada por este polígono (4044°C^2) permitió ubicar a *A. zebra* entre las especies con amplios rangos de tolerancia térmica (euritéricas). Cabe señalar que la zona de captura ocupó una fracción importante (50%) de la zona de tolerancia térmica. Este tipo de aproximación a la tolerancia térmica de peces presentes en la Patagonia sólo fue realizado por Ortubay *et al.* (1997), quienes establecieron un carácter estenotérmico para *G. bergi*, con una zona de tolerancia térmica comprendida entre los 121 y 906 $^{\circ}\text{C}^2$ de superficie y una zona de captura de sólo 36 $^{\circ}\text{C}^2$.

Es sabido que tolerancia a la temperatura puede condicionar la distribución geográfica de los peces. Gómez (1988) señaló que el límite sur de la distribución de los tres siluriformes presentes en Patagonia, está directamente asociado a la tolerancia a las bajas temperaturas. Si bien los peces son capaces de tolerar exposiciones a un amplio rango térmico, seleccionan ciertas temperaturas (Neill 1979). Esta termorregulación comportamental influye en la distribución de los peces en ambientes heterotermiales (Magnuson *et al.* 1979). El rango de las temperaturas preferidas por los juveniles de *A. zebra* en los experimentos de gradientes termales osciló entre los 11,4 y 15,4 $^{\circ}\text{C}$. Este resultado concuerda con Magnuson *et al.* (1979) quienes afirman que los peces tienen un nicho termal de aproximadamente

4°C. Los peces realizan pequeños movimientos exploratorios a lo largo de un gradiente térmico (Jobling 1995) y estas desviaciones pueden en algunos casos producir alteraciones respiratorias, en la regulación electrolítica y desbalances ácido – base en la sangre (Crawshaw 1977). Esto puede confundir al individuo y explicar la muerte de los peces que alcanzaron el extremo “caliente” y no respondieron apropiadamente mediante el escape.

La temperatura de preferencia es en general dependiente del estado de aclimatación termal de los individuos (Jobling 1995). Diversos factores pueden modificar la elección de temperatura, tales como la disponibilidad de alimento, luz, oxígeno disuelto, estación del año, turbulencia, fotoperíodo y distribución de competidores y depredadores (Negus *et al.* 1987). La relación entre las temperaturas preferidas y de aclimatación puede variar notoriamente entre especies, pudiendo ser tanto positiva, independiente como negativa (Kelsch & Neill 1998). Johnson & Kelsch (1998) explican la variación de las temperaturas de preferencia sobre la base del régimen térmico en el cual viven las especies. En este modelo, *A. zebra* 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 (aclimatación) 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).

Cabe señalar que el rango de temperaturas de captura de *A. zebra* excedió el rango de temperaturas de preferencia. Si bien el rango de temperaturas de captura incluye más lagos que aquellos de donde provinieron

los ejemplares utilizados para determinar temperaturas de preferencia, nuevos estudios serán necesarios para determinar si se trata de una diferencia entre poblaciones o una solución de compromiso entre un óptimo metabólico y cuestiones ecológicas tales como la evasión a la depredación y la disponibilidad de alimento. Resulta esencial el conocimiento de la ecología térmica de los peces para poder predecir los potenciales efectos del calentamiento global. Jansen & Hesslein (2004) pudieron predecir pronunciados cambios en la disponibilidad de nichos térmicos para los peces. Mientras que los salmónidos se vieron progresivamente excluidos de la zona litoral, las percas (Percidae) se vieron beneficiadas por la expansión de su nicho térmico, con un aumento de hasta 4 °C de la temperatura del aire. Las tendencias generales para el hemisferio sur indican un aumento de 2 °C en la temperatura media anual (www.meteonet.com.ar). En este contexto, resulta preocupante la desventajosa posición de *A. zebra* frente a los salmónidos y la mayor parte de la ictiofauna nativa (Tabla 23).

Tabla 23. Temperaturas de muerte y pérdida de equilibrio obtenidas mediante la técnica del CTM para peces capturados en los lagos Huechulafquen (39° 46' S), Puelo (42° 10' S), La Plata (44° 52' S), Paimún (39° 43' S), Currhue Chico (39° 54' S), Hermoso (40° 21' S), Pudu (40° 22' S), Moreno (41° 05' S) y Gutiérrez (41° 05' S). Los asteriscos (*) indican las temperaturas de captura de los peces estudiados inmediatamente después de su captura.

Especie	Latitud del lago (°S)	Altitud (m s.n.m.)	Temperatura de aclimatación (°C, rango)	N	Temperatura de muerte (°C, rango)	Temperatura de pérdida de equilibrio (°C, rango)
<i>G. platei</i>	42° 10'	150	15,0 *	2	29,3 - 31	29 - 30,5
<i>P. trucha</i>	39° 46'	875	11,2 - 14,3	6	30,7 - 31,7	30,7 - 31,3
	42° 10'	150	15 *	2	26,5 - 29	26 - 29
<i>S. trutta</i>	39° 46'	875	12 *	10	27,9 - 28,2	27,8 - 28,1
	42° 10'	150	15 *	7	26 - 30	24 - 29,5
<i>O. mykiss</i>	39° 46'	875	11,8 - 13,6	10	27,3 - 28,5	27,2 - 28,4
	40° 21'		15,63 - 16,67	6	27,3 - 27,9	27,2 - 27,8
	40° 21'		7,73 - 10,44	8	26,3 - 27,6	26,3 - 27,5
	42° 10'	150	15 *	1	27,5	27,0
<i>S. fontinalis</i>	44° 52'	940	8,7 *	8	27,6 - 28,2	27,5 - 28
<i>G. maculatus</i>	39° 43'		12 - 13,7	3	22,2 - 26,5	22,1 - 26,1
	39° 43'		12 - 13,7	9	26,7 - 29	26,7 - 28,9
	39° 46'	875	12,0 *	10	27,2 - 27,5	25,2 - 27,1
	39° 54'		9,90 - 12,80	18	26,4 - 29	26,3 - 28,5
	40° 22'		7,8 - 10,4	3	21 - 27,6	21 - 27,6
	40° 22'		15,63 - 16,67	8	28,2 - 30,5	28,1 - 30,3
	41° 05'		6,5 *	6	26,89 - 27,68	26,50 - 26,89
<i>A. zebra</i>	42° 10'	150	13,5 - 15,6 (adultos)* 17 (juveniles)*	22	25,5 - 27,8 (adultos) 26,2 - 27,7 (juveniles)	24,4 - 27,2 (adultos) 26 - 27,7 (juveniles)
<i>O. hatcheri</i>	44° 52'	940	8,7 *	4	22,5 - 27,4 14 - 17,4 (juveniles)	21 - 27,1 (adultos) 13,3 - 17,2 (juveniles)

Al igual que lo observado por Milano (2003) para *G. platei*, el carácter conformador de la tasa metabólica en *A. zebra* significa posiblemente una adaptación a las disponibilidades bajas de oxígeno propias de la situación invernal de congelación superficial en pequeños lagos y en ambientes periglaciarios (Power 2002).

La información presentada en este trabajo permitió clarificar la distribución y diversos aspectos de la historia de vida de *A. zebra*, que tienen importantes implicancias en la conservación y el manejo de la especie. Puede remarcarse lo apropiado de acciones de protección en los ambientes que ocupa *A. zebra*, protegiéndolos de la interferencia humana (represamiento, pesca, introducciones), la conservación de la zona litoral y de arroyos de desove y la instalación de barreras para salmónidos en los refugios donde se encuentra *A. zebra* (Islas Malvinas), para evitar principalmente la invasión de la trucha marrón.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Aigo, J. (2002). *Polimorfismo trófico en Percichthys trucha (Cuvier & Valenciennes, 1840): análisis estacional de la alimentación y uso del hábitat*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Arratia, G., Peñafort, M. B. & Menu-Marque, S. (1983). Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* **7**, 48-107.
- Almirón, A., Azpelicueta, M., Casciotta, J. & López Casorla, A. (1997). Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral Subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* **73**, 23-30.
- 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 N° 17.
- 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.), pp. 141-156. Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas.
- Bagenal, T. B. & Tesch, F. W. (1978). Age and growth. En *Methods for assessment of fish production in fresh waters* (Bagenal, T., ed.), pp. 101-136. London: Blackwell Scientific Publications.
- Baigún, C. & Ferriz, R. (2003). Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia. *Organisms, Diversity and Evolution* **3**, 151-159.
- Balseiro, E. G., Queimaliños, C. P. & Modenutti, B. E. (2004). Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light:nutrient ratios. *Revista Chilena de Historia Natural* **77**, 73-85.

- Balon, E. K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyological Review* **1**, 1-48.
- Balon, E. K. 2004. Evolution by epigenesis: farewell to Darwinism, neo- and otherwise. *Rivista di Biologia / Biology Forum* **97**, 269-312.
- 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 South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **36**, 345-359.
- Beamish, R. J. & McFarlane, G. A. (1983). The forgotten requirements for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society* **112**, 735-743.
- 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.
- Begle, D. P. (1991). Relationships of the osmeroid fishes and the use of reductive characters in phylogenetic analysis. *Systematic Zoology* **40**, 33-53.
- Benzie, V. (1968a). Some ecological aspects of the spawning behaviour and early development of the common whitebait, *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). *Proceedings of the New Zealand Ecological Society* **15**, 31-39.
- Benzie, V. (1968b). Stages in the normal development of *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **2**, 606-627.
- Berra, T. M., Smith, J. F. & Morrison, J. D. (1982). Probable identification of the cucumber odor of the Australian grayling *Prototroctes maraena*. *Transactions of the American Fisheries Society* **111**, 78-82.
- Berra, T. M., Crowley, L. E. L. M., Ivantsoff, W. & Fuerst, P. A. (1996). *Galaxias maculatus*: an explanation of its biogeography. *Marine and Freshwater Research* **47**, 845-849.

- Bello, M. T. & Úbeda, C. A. (1998). Estado de conservación de los peces de agua dulce de la Patagonia argentina. Aplicación de una metodología objetiva. *Gayana Zoológica* **62**, 53-68.
- Bettoli, P. W., Neill, W. H. & Kelsh, S. W. (1985). Temperature preference and heat resistance of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes), bighead carp, *Hypophthalmichthys mobilis* (Gray), and their F1 hybrid. *Journal of Fish Biology* **27**, 239-247.
- Blaxter, J. H. S. (1988). Development: Eggs and larvae. En *Fish Physiology, volume III Eggs and larvae* (Hoar, W. S. & Randall, D. J., eds.), pp. 177-252. San Diego: Academic press.
- Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P. & Weglenska, T. (1976). A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* **24**, 419-456.
- Brothers, E. B., Mathews, C. P. & Lasker, R. (1976). Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fishery Bulletin U.S.* **74**, 1-8.
- Brown, D. R., Leonarduzzi, E. & Machinandiarena, L. (2004). Age, growth and mortality of hake larvae (*Merluccius hubbsi*) in the north Patagonian shelf. *Scientia Marina* **68** 273-283.
- Brundin, L. (1966). Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. *K. Sven. Vetensk.-akad. Handl.* **4**, 1-416
- Bruzzone, J. (1986). *Relevamiento de la fauna ictícola de los Parques Nacionales Lanín, Nahuel Huapi, Puelo y Los Alerces*. APN-INVAP S. E. Plan inventario.
- Busson-Mabillot, S. (1977). Un type particulier de secretion exocrine: celui de l'appareil adhesif de l'oeuf d'un poisson teleosteen. *Biologie Cellulaire* **30**, 233-244.

- Bye, V. J. (1984). The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. En *Fish reproduction* (Potts, G. W. & Wootton, R. J., eds.), pp. 187-206. London: Academic Press.
- Campana, S. E. (1990). How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 2219-2227.
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* **59**, 197-242.
- Campana, S. E. & Moksness, E. (1991). Accuracy and precision of age and hatch dates estimates from otolith microstructure examination. *ICES Journal of Marine Sciences* **48**, 303-316.
- Campana, S. E. & Nielson, J. D. (1982). Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 937-942.
- Campana, S. E. & Nielson, J. D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 1014-1032.
- Campos, H. (1969). Reproducción de *Aplochiton taeniatus* Jenyns. *Boletín del Museo de Historia Natural* **29**, 207-223.
- Campos, H. (1970a). *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su producción. *Boletín del Museo de Historia Natural* **31**, 5-20.
- Campos, H. (1970b) Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Boletín del Museo de Historia Natural* **162**, 3-9.
- Campos, H. (1972). Breeding season and early development of *Brachygalaxias bullocki* (Osteichthyes: Galaxiidae). *The Texas Journal of Science* **23**, 531-544.

- Campos, H. (1979). Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes). *Archivos de Biología y Medicina Experimental* **12**, 107–118.
- Campos, H. (1984). Gondwana and neotropical galaxioid fish biogeography. En *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes* (Zaret, T., ed.), pp. 113-126. The Hague: Dr. W. Junk Publishers.
- Campos, H. (1985). Distribution of the fishes in the Andean rivers in the South of Chile. *Archives für Hydrobiologie* **2**, 169-191.
- Campos, H., Gavilán, J. F., Murillo, V. & Alarcón, P. (1996). Presencia de *Cheirodon australe* (Pisces: Characidae) en el lago Tarahuin (Isla Grande de Chiloé, 42° 40' S, Chile) y su significado geográfico. *Medio Ambiente* **13**, 69-79.
- Carlander, K. D. (1981). Caution on the use of the regression method of back-calculating length from scale measurements. *Fisheries* **6**, 2-4.
- Carrea, C. (2005). *Identificación de larvas, divergencias génicas y relaciones filogenéticas en especies patagónicas del género Galaxias utilizando AND mitocondrial*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- Castello, L. & Castello, J. P. (2003). Anchovy stocks (*Engraulis anchoita*) and larval growth in the SW Atlantic. *Fisheries Research* **59**, 409-421.
- Cervellini, P. M., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (1993). Ontogenetic shifts in the feeding of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). *Environmental Biology of Fishes* **36**, 283-290.
- Chang, Ch-W., Tzeng, W-N. & Lee, Y-Ch. (2000). Recruitment and hatching dates of grey mullet (*Mugil cephalus* L.) juveniles in the Tanshui estuary of northwest Taiwan. *Zoological studies* **39**, 99-106.
- Clapperton, C. C. (1993). *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Amsterdam: Elsevier.
- Conover, D. O. (1992). Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *Journal of Fish Biology* **41**, 161-178.

- Cowles, R. B. & Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **83**, 265-296.
- Crawshaw, L. I. (1977). Physiological and behavioral reactions of fishes to temperature change. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 730-734.
- Croizat, L., Nelson, G. J. & Rosen, D. E. (1974). Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* **23**, 265-287.
- Cussac, V. E., Matkovic M. & Maggese, M. C. (1985). Desarrollo embrionario de *Rhamdia sapo* (Valenciennes, 1840) Eigenmann y Eigenmann, 1888 (Pisces, Pimelodidae). II. Organogénesis media, organogénesis tardía y eclosión. *Revista Brasileira de Biología* **45**, 149-160.
- 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. & 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., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M. E., Barriga, J. P., Battini, M. & Gross, M. (2004). The role of biological traits in the distribution of South American galaxiid fishes. *Journal of Biogeography*, **31**, 103 – 121.
- Drago, E. & Quirós, R. (1996). The hydrochemistry of the inland waters of Argentina: a review. *International Journal of Salt Lake Research* **4**, 315-325.

- Dyer, B. (2000). Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* **19**, 77-98.
- Dulcic, J. (1998). Larval growth of sprat, *Sprattus sprattus phalericus*, larvae in the Northern Adriatic. *Fisheries Research* **36**, 117-126.
- Eigenmann, C. H. (1928). The fresh-water fishes of Chile. *Memoirs of the National Academy of Sciences* **22**, 1-80.
- Ferriz, R. A. (1984). Alimentación del puyen *Galaxias maculatus* (Jenyns) en el río Limay, Pcia. del Neuquén. *Physis* **42**, 29-32.
- 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.
- Ferriz, R. A. (1988). Relaciones tróficas de trucha marrón, *Salmo fario* Linné, y trucha arco iris, *Salmo gairdneri* Richardson, (Osteichthyes, Salmoniformes) en un embalse norpatagónico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **23**, 123-131.
- 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.
- Ferriz, R. A., López, H. L. & Gómez, S. E. (1998). Bibliografía de los peces continentales patagónicos. *Aquatec* **6**, 1-12.
- 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.). pp. 341-369. Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas.
- Fowler, H. W. (1945). *Fishes of Chile - Systematic Catalog*. *Revista Chilena de Historia Natural*. San Diego: El Imparcial.
- García-Revilla, A. (2005). *Phylogeography of Galaxiidae (Pisces) in Patagonia based on mitochondrial DNA sequence variation*. Tesis de Licenciatura. Dalhousie University. Halifax, Canadá.

- Gill, T. (1893). A comparison of antipodal faunas. *Memoirs of the National Academy of Sciences* **6**, 91-124.
- Gliwicz, Z. M (2003). *Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals*. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute.
- Glova, G. J., Sagar, P. M. & Näslund, L. (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.
- Gómez, S. E. (1990). Some thermal ecophysiological observations on the catfish *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Pisces, Trichomycteridae). *Biota* **6**. 89-95.
- 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* **9**, 1-7.
- González Regalado, T. (1941). *Informe de la campaña al Parque Nacional Lanín*. Archivos oficiales del Ministerio de Agricultura y Ganadería de la República Argentina.
- González Regalado, T. (1945). Los peces de los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Lanín y Los Alerces. *Anales del Museo de la Patagonia* **1**, 121-133.
- Guandalini, E., Mantovani, A., Fazzi, P., Gelosi, E., Colombari, P. T., Mazzini M. & Fausto, A. M. (1994). Histological study on the oocyte filaments of the silverside *Odontesthes bonaerensis*. *Journal of Fish Biology* **44**, 673-682.
- Günther, A. (1864). Catalogue of the fishes in the British Museum. *London British Museum* **5**, 1-455.

- Günther, A. (1866). Catalogue of the fishes in the British Museum. *London British Museum* **6**, 1-368.
- Hacunda, J. S. (1981). Trophic relationships among demersal fishes in a coastal area of the gulf of Main. *Fishery Bulletin U.S.* **79**, 775-788.
- Hill, R. S. 1996. The riddle of unique southern hemisphere *Nothofagus* on southwest Pacific islands: its challenge to biographers. En *The origin and evoluion of Pacific islands biotas, New Guinea to eastern Polynesia: patterns and processes* (Keast, A. & Miller, S. E., eds.), pp. 247-260. Amsterdam: SPB Academic Press.
- Hill, W. (1980). *Fisiología Animal Comparada: Un enfoque ambiental*. Barcelona: Editorial Reverté.
- Hoar, W. S. (1969). Reproduction. En *Fish Physiology*, Volume III, (Hoar, W. S. & Randall, D. J., eds.), pp. 1-72. New York: Academic Press.
- Humphries, C. J. (1981). Biogeographical methods and southern beeches (Fagaceae: *Nothofagus*). En *Advances in cladistics: proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society* (Funk, V. A. & Brooks, D. R., eds.), pp. 177-207. New York: New York Botanic Garden.
- Humphries, C. J., Cox, J. M. & Nielsen, E. (1986). *Nothofagus* and its parasites: a cladistic approach to coevolution. En *Coevolution and systematics* (Stone, A. R. & Duckworth, D. L., eds.), pp. 55-76. Oxford.
- Hutchinson, V. H. (1961). Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology* **34**, 97-125.
- IARH-INCYTH. (1995). *Catálogo de los lagos y embalses de la Argentina. Proyecto Catálogo Nacional de Lagos y Lagunas Argentinas y su Medio Ambiente*. Ministerio de Economía y Obras Servicios Públicos Secretaría de Obras y Servicios Públicos.
- Iglesias, M., Brothers, E. B. & Morales-Nin, B. (1997). Validation of daily increment deposition in otoliths. Age and growth determination of *Aphia minuta* (Pisces: Gobiidae) from the northwest Mediterranean. *Marine Biology* **129**, 279-287.

- Iriondo, M. (1989). Quaternary lakes of Argentina. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* **70**, 81-88.
- Iwamatsu, T. (1992). Morphology of filaments on the chorion of oocytes and eggs in the medaka. *Zoological Sciences* **9**, 589-599.
- Iwamatsu, T. & Keino, H. (1978). Scanning electron microscopic study on the surface change of eggs of the teleost, *Oryzias latipes*, at the time of fertilization. *Development, Growth and Differentiation* **20**, 237-250.
- Iwamatsu, T., Nakashima, S. & Onitake, K. (1993). Spiral patterns in the micropylar wall and filaments on the chorion in eggs of the medaka, *Oryzias latipes*. *The Journal of Experimental Zoology* **267**, 225-232.
- Jenyns, L. (1842). The zoology of the H. M. S. 'Beagle' during the years 1832 to 1836. *Fishes* **53**, 1-172.
- Jobling, M. (1995). *Environmental Biology of Fishes*. London: Chapman & Hall.
- 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.
- Keast, A. (1978). Trophic and spatial relationship in the fish species of an Ontario temperate lake. *Environmental Biology of Fishes* **3**, 7-31.
- Kelsh, S. W. & Neill, W. H. (1990). Temperature preference versus acclimation in fishes: selection for changing metabolic optima. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**, 601-610.
- Kipling, C. & Frost, W. E. (1969). Variation in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *Journal of Fish Biology* **1**, 221-237.
- Kováč, V., Copp, G. H. & Francis, M. P. (1999). Morphometry of the stone loach, *Barbatula barbatula*: do mensural characters reflect species' life history thresholds? En *When do fishes become juveniles?* (Copp, G. H., Kováč, V. & Hensel, K., eds.), pp. 105-115. London: Kluwer Academic Publishers.
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. New York: Harper Collins.

- 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.
- Lara, L. (1997). *Geología y geoquímica del volcán Lanín (39.5°s-71.5°w), Andes del sur. IX Región Chile*. Masters thesis, University of Chile, Santiago, Chile.
- Laroche, J. L., Richardson, S. L. & Rosenberg, A. A. (1982). Age and growth of a pleuronectid, *Parophrys vetulus*, during the pelagic larval period in Oregon coastal waters. *Fishery Bulletin U.S.* **80**, 93-104.
- Lattuca, M. E., Ortubay, S., Battini, M. & Cussac, V. (2001). About the presence of *Aplochiton zebra* (Pisces: Aplochitonidae) and the absence of *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in the littoral of an andean lake. *XXVIII Societas Internationalis Limnologiae. Melbourne, Australia*.
- Lewin, W-C., Okun, N. & Mehner, T. (2004). Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* **49**, 410-424.
- 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.
- Lonnberg, A. J. (1907). Hamburger Magelhaenische Sammelreise. *Fische, Hamburg* **8**, 1-16.
- López, H. L., Miquelarena, A. M. & Menni, R. C. (2003). Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *ProBiota, FCNyM-UNLP, La Plata, Serie Técnica y Didáctica* **5**, 1-85.
- Lowe Jr, C. H. & Vance, V. J. (1955). Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science* **122**, 73-74.
- Macchi, P. J. (1991). *Ecología trófica de los peces autóctonos del Lago Moreno, (Brazo Morenito)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue.

- Macchi, P. J. (2004). *Respuestas Poblacionales de Galaxias maculatus a la depredación por parte de Percichthys trucha y los salmónidos introducidos en la Patagonia*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue.
- Macchi, P. J., Cussac, V. E., Alonso, M. F. & Denegri, M. A. (1999). Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in Northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fishes* **8**, 227-236.
- Magnuson, J. J., Crowder, L. B. & Medvick P. A. (1979). Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* **19**, 331-343.
- Malmquist, H. J., Snorrason, S. S., Skulason, S., Jonsson, B., Sandlund, O.T. & Jonasson, P.M. (1992). Diet differentiation in polymorphic Artic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology* **61**, 21-35.
- Martoja, R. & Martoja-Pierson, M. (1970). *Técnicas de histología animal*. Barcelona: Editorial Toray-Mason.
- Matkovic, M, Cussac, V. E., Cukier, M., Guerrero, G. A. & Maggese, M. C. (1985). Desarrollo embrionario de *Rhamdia sapo* (Valenciennes, 1840) Eigenmann y Eigenmann, 1888 (Pisces, Pimelodidae). I. Segmentación, morfogénesis y organogénesis temprana. *Revista Brasileira de Biología* **45**, 39-50.
- McDowall, R. M. (1964). The affinities and derivation of the New Zealand fresh-water fish fauna. *Tuatara* **12**, 59-67.
- McDowall, R. M. (1968). *Galaxias maculatus* (Jenyns), the New Zealand Whitebait. *Fisheries Research Bulletin* **2**, 1-84.
- McDowall, R. M. (1969a). A juvenile of *Aplochiton* Jenyns. *Copeia* **1969**, 631-632.
- McDowall, R. M. (1969b). 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**, 341-431.

- McDowall, R. M. (1971a). Fishes of the family Aplochitonidae. *Journal of the Royal Society of New Zealand* **1**, 31-52.
- McDowall, R. M. (1971b). The galaxiid fishes of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* **50**, 33-73.
- McDowall, R. M. (1978). Sexual dimorphism in an 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. *Special Publication of the American Society of Ichthyology and Herpetology* **1**, 150-153.
- McDowall, R. M. (1988). *Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments*. London: Croom-Helm ed.
- 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. (1999). Caudal skeleton in *Galaxias* and allied genera (Teleostei: Galaxiidae). *Copeia* **1999**, 932-939.
- McDowall, R. M. (2000). Biogeography of southern cool-temperate freshwater fishes: evidence for metazoan macroparasite faunas. *Journal of Biogeography* **27**, 1221-1229.
- McDowall, R. M. (2001). The principal caudal fin ray count – a fundamental character in the galaxioid fishes. *New Zealand Journal of Zoology* **28**, 395-405.
- McDowall, R. M. (2002). Accumulating evidence for a dispersal biogeography of southern cool temperate freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **29**, 207-219.
- McDowall, R. M. (2003). Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: a new look at an old problem. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 229-238.

- McDowall, R. M. (2005). Making a living in Red Pond: A snapshot of the diet of a population of *Aplochiton zebra* (Teleostei: Galaxiidae) at the Falkland Islands.
- McDowall, R. M. & Nakaya, K. (1987). Identity of the galaxioid fishes of the genus *Aplochiton* Jenyns from Southern Chile. *Japanese Journal of Ichthyology* **34**, 377-383.
- McDowall, R. M. & Nakaya, K. (1988). Morphological divergence in the two species of *Aplochiton* Jenyns (Salmoniformes: Aplochitonidae): a generalist and a specialist. *Copeia* **1**, 233-236.
- 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., Allibone, R. M., Chadderton, W. L. (2001). Issues for the conservation and management of Falkland Islands fresh water fishes. *Aquatic Conservation of Marine and Freshwater Ecosystems* **11**, 473-486.
- McDowall, R. M. & Pankhurst, N. W. (2005). Loss of negative eye-size in a population of *Aplochiton zebra* (Teleostei: Galaxiidae) from the Falkland Islands. *New Zealand Journal of Zoology* **32**, 17-22.
- 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.
- 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.
- Menni, R. C. (2004). *Peces y ambientes en la Argentina continental*. Buenos Aires: Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

- Mercer, J. H. (1976). Glacial history of southernmost South America. *Quaternary research* **6**, 125-199.
- Milano, D. (2003). *Biología de Galaxias platei (Pisces, Galaxiidae): especiaciones relativas a su distribución*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche, Argentina.
- 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**, 138-156.
- Milano, D., Ruzzante, D., Cussac, V., Macchi, P., Ferriz, R., Aigo, J., Barriga, J. P., Lattuca, M. E. & Walde, S. (2006). Latitudinal and ecological correlates of morphological variation of *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* **87**, 69-82.
- Modenutti, B. E., Balseiro E. G. & Cervellini, P. M. (1993). Effect of the selective feeding of *Galaxias maculatus* (Salmoniformes, Galaxiidae) on zooplankton of a South Andes lake. *Aquatic Sciences* **55**, 65-75.
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Diéguez, M. C., Queimaliños, C. P. & Albariño, R. (1998). Heterogeneity of fresh-water Patagonian ecosystems. *Ecología Austral* **8**, 155-165.
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G. & Queimaliños, C. P. (2000). Ciliate community structure in two South Andes lakes: The effect of lake water on *Ophrydium naumanni* distribution. *Aquatic Microbial Ecology* **21**, 299-307.
- Modenutti, B. E., Queimaliños, C. P., Balseiro, E. G. & Reissig, M. (2003). Impact of different zooplankton structures on the microbial food web of an Andean oligotrophic lake. *Acta Oecologica* **24**, 289-298.
- Morales-Nin, B. (1989). Growth determination of tropical marine fishes by means of otolith interpretation and length frequency analysis. *Aquatic Living Resources* **2**, 241-253.

- Morioka, S., Machinandiarena, L. M. & Villarino, M. F. (2001). Preliminary information on internal structure of otoliths and growth of ling, *Genypterus blacodes* (Ophidiidae), larvae and juveniles collected off Argentina. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography* **65**, 59-66.
- Morris, D. P., Zagarese, H. E., Williamson, C. E., Balseiro, E. G., Hargreaves, B. R., Modenutti, B., Moeller, R. & Queimaliños, 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 *Fish Physiology, Reproduction. Part A, Endocrine tissues and hormones, Volume IX* (Hoar, W. S. Randall, D. J. & Donaldson, E. M. eds.), pp: 223-275. London, Academic Press.
- Navas, J. R. (1987). Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"* **14**, 7-38.
- Neill, W. (1979). Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. *American Zoologist* **19**, 305-317.
- Negus, M. T., Aho, J. M. & Anderson, C. S. (1987). Influences of acclimation temperature and developmental stage on behavioral responses of lake chubsuckers to temperature gradients. *American Fisheries Society Symposium* **2**, 157-163.
- Nelson, J. S. (1994). *Fishes of the world. Third Edition*. New York: J. Wiley.
- Norusis, M. (1986). *SPSS/PC+. Advanced Statistics*. Chicago: SPSS inc.
- Oliver, W. R. B. (1925). Biogeographical relations of the New Zealand region. *Journal of the Linnean Society (Botany)* **47**, 99-140.
- Ortubay, S & Wegrzyn, D. (1991). Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). *Medio Ambiente* **11**, 84-89.
- 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*. Río Negro: Dirección de pesca, Subsecretaría de Recursos Naturales.
- Ortubay, S., Lattuca, M. E. & Cussac, V. E. (2001). Presencia y datos de la biología de *Aplochiton zebra* (Pisces, Aplochitonidae) en ambientes patagónicos de vertiente pacífica. *I Reunión Binacional de Ecología, XX Reunión Argentina de Ecología, X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile*. San Carlos de Bariloche, Argentina.
- 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.
- Oxenford, H. A., Hunte, W., Deane, R. & Campana, S. E. (1994). Otolith age validation and growth-rate variation in flyingfish (*Hirundichthys affinis*) from the eastern Caribbean. *Marine Biology* **118**, 585-592.
- Panella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science* **173**, 1124-1127.
- Panella, G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. En *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change* (Rhoads, D. C. & Lutz, R. A., eds.), pp. 519-560. New York: Plenum Press.
- Pascual, M., Bentzen, P., Riva Rossi, C., Mackey, G., Kinnison, M. T. & Walker, R. (2001). A First Documented Case of Anadromy in a Population of Introduced Rainbow Trout in Patagonia, Argentina. *Transaction of American Fisheries Society* **130**, 53-67.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva Rossi, C., Novara, M. & Dell'Arciprete, P. (2002). Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological Invasions* **4**, 101-113.
- Patterson, C. (1970). The upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology* **19**, 205-296.

- Persson, L. (1988). Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. En *Size-Structured Populations* (Ebenman, B & Persson, L., eds.), pp. 203-218. Berlín: Springer Verlag.
- Piacentino, G. L. M. (1999). New geographic localities of *Aplochiton* species (Salmoniformes: Aplochitonidae) in the Argentinian Patagonia. *Cybiurn* **23**, 209-211.
- Pianka, E. (1983). *Evolutionary Ecology*. New York: Harper & Row.
- Pinkas, L., Oliphant, M.S. & Iverson, Z.L. (1971). Food habits of albacore bluefin tuna and bonito in California water. *Department of Fishing Games, Fisheries Bulletin* **152**, 1-105.
- Power, G. (2002). Glaciations and seasonal ice. En *Ecology, behaviour and conservation of the charrs, genus Salvelinus* (Magnan, P., Audet, C., Glémet, H., Legault, M., Rodríguez, M. A. & Taylor, E. B., eds.), pp. 17-35. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Pozzi, A. J. (1945). Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la argentina. *Gaea, Buenos Aires* **7**, 239-292.
- Prager, M. H., Saila, S. B. & Recksiec, C. W. (1987). FISHPARM: A microcomputer program for parameter estimation of nonlinear models in fishery science. *Old Dominion University Oceanography Technical Report* **87**, 1 - 19.
- Queimaliños, C. P., Modenutti, B. E. & Balseiro, E. G. (1998). Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutrient recycling in a small Andean lake. *Freshwater Biology* **40**, 41-49.
- Quirós, R. (1991). Factores que afectan la distribución de los salmónidos en Argentina. En *Documento Técnico 9, FAO COPESCAL* (Vila, I., ed.), pp 163-183.
- 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.
- Randall, D., Burggren, W. & French, K. (1997). *Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations*. New York: W. H. Freeman (ed.).

- Ricker, W. E. 1975. Computations and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fisheries Research Board of Canada Bulletin* **191**. Ottawa, Ontario.
- 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, Argentina* **2**, 1-122.
- Ringuelet, R. A., R. H. Aramburu & A. Alonso. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*. La Plata: Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires.
- Rosen, D. E. (1974). Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **153**, 265-326.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* **27**, 159-188.
- Rowe, D. K. & Chisnall, B. L. (1996). Ontogenetic habitat shifts by *Galaxias gracilis* (Galaxiidae) between the littoral and limnetic zones of Lake Kanono, New Zealand. *Environmental Biology of Fishes* **46**, 255-264.
- Ruiz, V. H., López, M. T., Moyano, H. I. & Marchant, M. (1993). Ictiología del Alto Biobio: aspectos taxonómicos, alimentarios, reproductivos y ecológicos con una discusión sobre La Hoya. *Gayana Zoología* **57**, 77-88.
- Ruiz, V. H. & Berra, T. (1994). Fishes of the High Biobio River of South-Central Chile with notes on diet and speculations on the origin of the ichthyofauna. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **5**, 5-18.
- 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.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Alonso, M.F. & Battini, M. (2003). Resource polymorphism in a Patagonian fish

- Percichthys trucha* (Percichthyidae): phenotypic evidence for interlake pattern variation. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**, 497-515.
- Savino, J. F. & Stein, R. A. (1989). Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behaviour* **37**, 311-321.
- Scheuerell, M. D. & Schindler, D. E. (2003). Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: Empirical evidence for the antipredation window. *Ecology* **84**, 1713-1720.
- Schoener, T. W. (1970). Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* **51**, 408-418.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**, 27-39.
- Secor, D. H., Dean, J. M. & Laban, E. H. (1991). Manual for otolith removal and preparation for microstructure examination. *Baruch Institute Technical Report 91, Univ. South Carolina, Columbia*.
- Shuter, B. J. & Post J. R. (1990). Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**, 314-336.
- 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*. En *When do fishes become juveniles?* (Copp, G. H., Kováč, V. & Hensel, K., eds.), pp. 117-128. London: Kluwer Academic Publishers.
- Scott, W. B. & Crossman E. J. (1974). *Poissons d'eau douce du Canadá*. Ottawa: Office des Recherches sur les Pêcheries du Canadá.
- Smitt, F. A. (1901). Poissons d'eau douce de la Patagonie recueillis par E. Nordenskiöld 1898-99. *Bih. K. svenka VetenskAkad. Handl.* **26**, 1-31.
- Sogard, S. M. (1991). Interpretation of otolith microstructure in juvenile winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*); ontogenetic development, daily increment validation, and somatic growth relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1862-1871.

- Stevenson, D. K. & S. Campana. 1992. Otolith microstructure examination and analysis. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 117: 1-126.
- Stokell, G. (1953). The distribution of the Galaxiidae. *Proceedings of the 7th Pacific Sciences Congress* 4, 48-52.
- Szedlmayer, S. T & Able, K. W. (1992). Validation studies of daily increment formation for larval and juvenile summer flounder, *Paralichthys dentatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 1856-1862.
- Tanaka, K., Mugiya, Y. & Yamada, J. (1981). Effects of photoperiod and feeding on daily growth patterns in otoliths of juvenile *Tilapia nilotica*. *Fishery Bulletin U.S.* 79, 459-466.
- Tatur, A., Del Valle, R., Bianchi, M. M., Outes, V., Villarosa, G, Niegodysz, 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.
- Thorrold, S. R. (1989). Estimating some early life history parameters in a tropical clupeid, *Herklotsichthys castelnaui*, from daily growth increments in otoliths. *Fishery Bulletin*. 87, 73-83.
- Torres, P., Franjola, R., Cubillos, V., Miranda, J. C. & Vera, R. (1988) Parasitismo en ecosistemas de agua dulce en Chile. I. Presencia de metacercarias del género *Stephanostomum* (Digenea: Acanthocolpidae) en peces. *Journal of Veterinary Medicine: B, Infections and Parasitic Diseases* 35, 169-177.
- Townsend, C. R. (2003). Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* 17, 38-47.
- Tsuji, S. & Aoyama, T. (1982). Daily growth increments observed in the otoliths of the larvae of Japanese red sea bream *Pagrus major* (Temminck et

- Schlegel). *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* **48**, 1559-1562.
- Tulian, E. A. (1908). Acclimatization of American fishes in Argentina. *Bulletin of Bureau of Fisheries* **18**, 957-965.
- Turner, K. J., Fogwill, C. J., McCulloch, R. D. & Sugden, D. E. (2005). Deglaciation of the eastern flank of the North Patagonian Icefield and associated continental-scale lake diversions. *Geographic Annals* **87**, 363-374.
- Tzeng, W.-N. & Yu, S.-Y. (1989). Validation of daily growth increments in otoliths of milkfish larvae by oxytetracycline labeling. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**, 168-174.
- Uchiyama, J. H. & Struhsaker, P. (1981). Age and growth of skipjack and yellowfin tuna as indicated by daily increments of the sagittae. *Fishery Bulletin* **79**, 151-62.
- 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.
- Villagrán, C. (1991). El cuaternario en Chile: evidencias de cambio climático. *Simposio de geoecología de montaña de los andes del sur*.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquires in growyh laws II). *Human Biology* **10**, 181-213.
- Wallace Jr., R. K. (1981). An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society* **110**, 72- 76.
- Waters, J. M. & Burrige, C. P. (1999). Extreme intraespecific mitochondrial DNA sequence divergence in *Galaxias maculatus* (Osteichthys: Galaxiidae), one of the world's most widespread freshwater fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **11**, 1-12.
- Waters, J. M., López, A. & Wallis, G. P. (2000). Molecular phylogenetics and biogeography of galaxiid fishes (Osteichthys: Galaxiidae): dispersal,

- vicariance and the position of lepidogalaxias salamandroides. *Systematic Biology* **49**, 777-795.
- Wegrzyn, D. & Ortubay, S. (1991). *Nuestros salmónidos*. Río Negro: Dirección de Pesca, Ministerio de Recursos Naturales.
- Werner, E. E. (1986). Species interactions in freshwater fish communities. En *Community Ecology* (Diamond, J. & Case, T. J., eds.), pp. 344-357. New York: Harper and Row.
- Werner, E. E. & Gilliam, J. F. (1984). Ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**, 393-425.
- Werner, E. E. & Hall, D. J. (1988). Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology* **69**, 1352-1366.
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology. Lake and river ecosystems*. San Diego: Academic Press.
- Wetzel, R. G. & Likens, G. E. 2000. *Limnological Analyses*. New York: Springer-Verlag.
- Williams, R. R. G. (1996). Jaw muscles and suspensoria in the Aplochitonidae (Teleostei: Salmoniformes) and their possible phylogenetic significance. *Marine and Freshwater Research* **47**, 913-917.
- Williams, R. R. G. (1997). Bones and muscles of the suspensorium in the Galaxioids and *Lepidogalaxias salamandroides* (Teleostei: Osmeriformes) and their phylogenetic significance. *Records of the Australian Museum* **49**, 139-166.
- Wourms, J. P. & Sheldon, H. (1976). Annual fish oogenesis. II. Formation of the secondary envelope. *Developmental Biology* **50**, 355-366.
- Zweifel, J. R. & Lasker, R. (1976). Prehatch and posthatch growth of fishes. A general model. *Fishery Bulletin U.S.* **74**, 609-621.

7. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer muy profundamente a **Víctor Cussac**, quien sin conocerme, me abrió las puertas de su laboratorio y aceptó dirigir esta tesis. Por haberme transmitido su conocimiento y su experiencia y por su inmensa (a veces no tanta) paciencia para responder a mis consultas. Pero, más importante aún, por respetar mis malos momentos y permitirme estar cerca de mis afectos.

Otro agradecimiento muy especial a **Miguel Battini**, por ofrecerme una clara visión de las cosas, por estar siempre dispuesto a responder mis consultas y solucionar cualquier problema, y por hacer divertidas las eternas horas delante de la computadora gracias a su sentido del humor.

A todos los chicos del laboratorio. **Juan, Juana, Daniela, Cecilia C, Cecilia CG, Melisa, Jorgelina, Nora, Carla y Marlin**, por su compañerismo a lo largo de estos años. Muy especialmente, y con mucho amor, quiero agradecerles a **Juan, Juanita y Dany**, por compartir alegrías, tristezas, diversión, enojos, nervios, charlas... todo!!!!!! Quiero decirles además que, en todos estos años lejos de mi familia, los tres fueron como hermanos para mí! A **Meli** también por su buen humor y los excelentes momentos compartidos en Mar del Plata! Y a **Jor** mil gracias por ayudarme con la histología!

A **Víctor Baez!** "Culpable" de esta historia! Gracias a nuestra primera charla en la piscicultura pude sumergirme en este mundo de los peces.

A **Silvia Ortubay** le doy un *gracias!!!* enorme por su empuje, apoyo y consejos brindados en todo momento y, particularmente, en los más difíciles de este trabajo.

A **Daniel Ruzzante** por permitirme participar en la campaña de National Geographic, de la obtuve excelentes réditos... y no laborales!

A los chicos de Gutiérrez: **Amalia, Patricio, Amariyo, Martín, Pablo, Pablito, Virginia, Gustavo, Guillermo y Magalí** por su constante y buenísima onda, y por supuesto, por la ayuda y los consejos prestados a lo largo de este tiempo.

A **Eduardo Zattara** por el mapa de los lagos... cuestión china para mí.

A la **Administración de Parques Nacionales** por la confección del mapa de distribución de la especie.

A **Pepe y Mauricio**, dos excelentes personas sin las que nuestras campañas no hubiesen sido lo que son.

A **Marta Renzi** y **Daniel Brown**, con quienes aprendí muchísimo sobre otolitos en mi pasantía en el INIDEP. A **Daniel** además por su constante colaboración y excelente predisposición para resolver cualquier problema que surgiera. No me quiero olvidar de **Martín Erlich** y **Laura Machinandarena**, que si bien no trabajamos juntos, fueron unos excelentes compañeros de laboratorio e hicieron sumamente amena mi estadía en Mar del Plata.

A los **guardaparques del P. N. Lago Puelo**, por permitirnos realizar parte de los experimentos en sus instalaciones, por su ayuda en los muestreos y compañía en esos días de intenso trabajo... y calor!

A todo el personal del **CEAN** y la **Estación de Captura y Reproducción de Peces del Arroyo Pocahullo**, por permitirme realizar parte de este trabajo en sus instalaciones.

A las **familias Bonaccorso**, por su cálido recibimiento en Junín de los Andes.

Al **Laboratorio de Limnología**, por la bibliografía facilitada. A **Claudia** por la información del lago Puelo, y a todos **los chicos** por los buenos momentos compartidos en Mendoza!

A mis **nuevos compañeros del CADIC**, que constantemente me alentaron durante esta última etapa de redacción de la tesis.

A **Vivi** y **Jorge**, con quienes empecé esta historia y ahora la cierro.

A mis amigas de toda la vida **Vicky, Ludmi, Nora, Flor, Luz, Vale** y **Vero**, que desde lejos (o no tan lejos), me acompañaron incondicionalmente y me dieron fuerzas para seguir adelante a lo largo de todo este tiempo.

Con todo mi corazón a **mi familia**, a quienes les dedico esta tesis, por todo su amor, comprensión y apoyo. Por estar a mi lado en todo momento, por sentirse orgullosos de mí y por aguantar todas mis locuras. Y en especial a **Carlos**, mi amor y esposo (al fin!!), por todos los años de amor incondicional y contención a la distancia, tan difíciles para los dos.

A **todos** nuevamente, no sólo por haber colaborado de una u otra forma en la realización de esta tesis, sino también por haber contribuido a que mi estadía en Bariloche haya sido excelente.

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