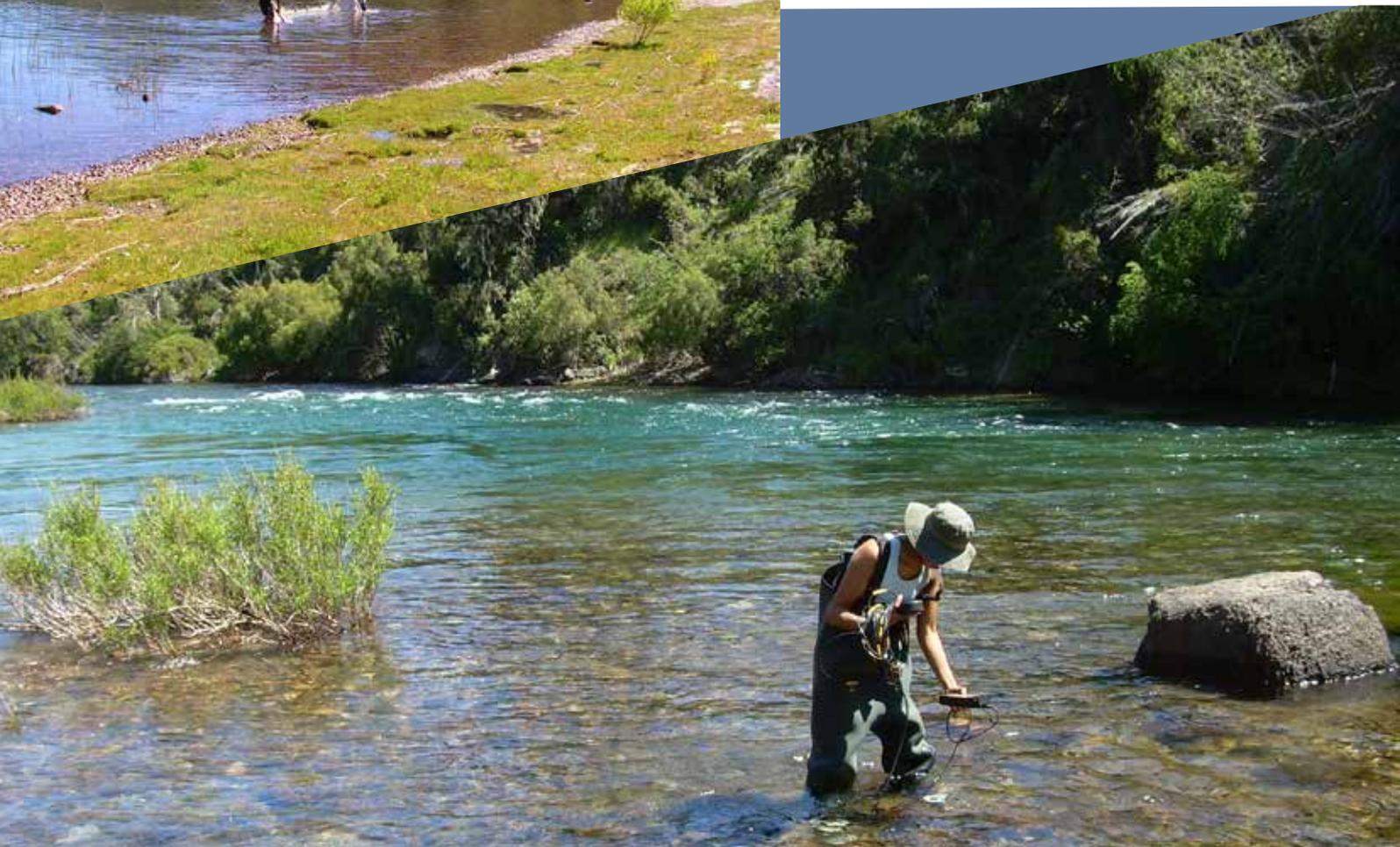


PECES DE AGUA DULCE DE LA PATAGONIA



**CONSERVACIÓN,
PESCA Y ACUICULTURA**
VICTOR ENRIQUE CUSSAC



Victor Enrique Cussac ^{1 2}

vcussac@conicet.gov.ar
cussacve@comahue-conicet.gob.ar
victor.cussac@crub.uncoma.edu.ar

¹ Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB), UNCO.
<https://app.crub.uncoma.edu.ar/inicio/novedades>

² Instituto Andino Patagónico de Tecnologías Biológicas y Geoambientales (IPATEC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Universidad Nacional del Comahue (UNCO).
<https://ipatec.conicet.gov.ar/>

Fotos de Tapa: Toma de muestras en lagos andinos / vista lateral de la cabeza de *Percichthys trucha*.

Revisión de contenidos: Dirección Nacional de Conservación.



La presente obra se encuentra bajo la licencia Creative Commons CC BY-NC. Los usuarios pueden mezclar, transformar y crear a partir de nuestra publicación para fines no comerciales.

Cussac, Victor Enrique

Peces de agua dulce de la patagonia : conservación, pesca y acuicultura / Víctor Enrique Cussac.
- 1a edición especial - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Administración de Parques Nacionales, 2023.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-987-1363-41-4

1. Conservación Ambiental. 2. Conservación de Especies. 3. Peces. I. Título.
CDD 590

ÍNDICE

1	Presentación	4
2	Introducción	5
3	La historia geológica de la Patagonia y su biogeografía	6
4	Los Otophysi	8
	Siluriformes	8
	Characiformes	11
5	Galáxidos	12
6	Lampreas	17
7	Pejerreyes, Anablepidae y Poecilidae	18
	Atherinopsidae	18
	Anablepidae y Poecilidae	19
8	Percas	20
9	Las especies estuarinas	23
10	Introducciones, translocaciones e impactos	25
	Especies Neotropicales	25
	Ciprínidos	25
	Salmónidos	26
	Pejerreyes	27
	Percas	27
11	Reproducción, uso del hábitat e interacciones tróficas	28
	Reproducción	28
	Uso del hábitat	28
	Interacciones tróficas	29
12	Conservación, pesca y acuicultura	31
	Fraccionamiento de cuencas	31
	Siembras	32
	Cambio Climático Global	32
13	Diagnóstico y Recomendaciones	33
14	Agradecimientos	34
15	Referencias	34

1 PRESENTACIÓN

La respuesta a la pregunta ¿Porqué queremos saber sobre determinada especie? encierra un conjunto de conceptos que van desde la simple curiosidad, la empatía y/o la afinidad por el tema, hasta razones de valor conceptual o de aplicación práctica a la satisfacción de necesidades o aficiones humanas. El conocimiento sobre los peces de agua dulce de la Patagonia no escapa a esta generalización y cada uno tendrá su valoración para la importancia teórica o práctica del conocimiento sobre estas especies.

Este texto repasa trabajos ya publicados, muchos por nuestro laboratorio. La mayoría de ellos son de circulación internacional, altamente específicos y escritos en inglés. Aquí he preferido escribir en castellano, en parte para evitar los problemas de traducción, y en parte para facilitar el más amplio acceso del público local. Esta sinopsis está dirigida a estudiantes de grado y posgrado de carreras de Ciencias Biológicas interesados en los peces y a autoridades de aplicación y tomadores de decisiones de las áreas de conservación, pesca y acuicultura.

Se intenta también enfatizar el valor de los sólidos conocimientos acumulados durante mucho tiempo y gracias al trabajo de muchas personas. La citación ha sido lo más exhaustiva posible y la mayoría de los trabajos resultan hoy en día accesibles gracias a las herramientas informáticas (Academia, Google Scholar, Research Gate) y los bancos digitales nacionales del CONICET, de las Universidades Nacionales y de la APN.

No se ha intentado aquí superar las excelentes ilustraciones presentes en Ringuelet et al. (1967) y en Menni (2004). Ilustraciones y fotografías de las especies aquí consideradas han sido ampliamente publicadas y no ameritan su repetición. En cambio, se referencian para las diferentes especies información e imágenes de Fishbase (<https://www.fishbase.se/search.php>) y las fotografías en fresco tomadas para diferentes estudios y que están siendo puestas en disponibilidad en el banco de datos del CONICET (<https://ri.conicet.gov.ar/>). De la misma manera se indican los accesos a la determinación de sus estados de conservación por parte de la IUCN (<https://www.iucnredlist.org/>) y a las imágenes y los datos de código de barras genético (<https://www.boldsystems.org/>), habiéndose hecho públicas sus secuencias.

El texto se ordena apoyándose en ejes, tales como la historia geológica – climática - biogeográfica de la región y lo que se ha dado en llamar la ecología fisiológica (McNab, 2002). Por esos caminos se trata de arribar a una comprensión profunda relativa a la historia biogeográfica, los efectos del cambio climático y las translocaciones de especies sobre nuestros peces, en términos de conservación, pesca y acuicultura.

La historia geológica-climática de la Patagonia nos ha dejado el panorama de una biodiversidad depauperada y un rico laboratorio natural donde estudiar adaptaciones, plasticidad fenotípica, interacciones interespecíficas, uso del hábitat y genética de poblaciones en un contexto biogeográfico que, cuando creímos que lo habíamos comprendido, nos mostró que estaba modificándose ante nuestros propios ojos.

El valor de estos conocimientos atañe a la conservación de la biodiversidad y también debe referenciarse a la acuicultura y a la pesca recreativa y comercial, con connotaciones sociales y económicas significativas. El objetivo de este trabajo es lograr un detalle y una revisión que permita fácil acceso a estudiantes, guardaparques, guardafaunas, guías de pesca, acuicultores y pescadores. De ninguna manera pretende reemplazar el acceso a la información original sino favorecer su búsqueda y rápido enfoque. Este trabajo revisa e integra la labor realizada por muchas personas. De alguna manera este trabajo es de todos ellos.

2 INTRODUCCIÓN

Recientemente, López et al. (2008) redefinieron las regiones y provincias ictiogeográficas de Argentina. Al mismo tiempo, un gran conjunto de investigadores (Abell et al., 2008) llevaron a cabo una regionalización biogeográfica global de los sistemas de agua dulce. Si bien la magnitud de la empresa es fascinante, se pierde allí la relación entre la Región Neotropical y la Región Andina y la importancia conceptual de la Zona de Transición Sudamericana (Morrone, 2004; 2006). Rescatando las ideas de McDowall (2004) y dada la importancia de esta zona de transición en términos de los efectos del cambio climático, se ha preferido mantener en esta síntesis la referencia al esquema de López et al. (2008). El término Patagonia, aunque frecuentemente usado, no es preciso en sentido biogeográfico. Aquí se utiliza incluyendo la región Andina (sensu López et al., 2008) y la Provincia Patagónica (sensu Dyer, 2000).

Los peces de la región Andina cuentan en la actualidad con una importante bibliografía. La ictiofauna de la Provincia Patagónica ha sido descrita por McDowall (1971 a y b), Ringuelet (1975), Pascual et al. (2002, 2007), Baigún y Ferriz (2003), Berra (2003), Cussac et al. (2004, 2016, 2020), Liotta (2006), Aigo et al. (2008) y Becker et al. (2018). La mayor parte de los trabajos fundacionales acerca de la ictiología de Patagonia se encuentran contenidos en Ringuelet et al. (1967), Arratia et al. (1983) y, particularmente para Galaxiidae, en McDowall (1971a). El notable incremento de los estudios posteriores se vio reflejado en la lista bibliográfica de Ferriz et al. (1998), en el catálogo de Ortubay et al. (1994) y en las distribuciones publicadas por Bello (2002), Berra (2003), Pascual et al. (2002), Baigún y Ferriz (2003) y Liotta (2006). Posiblemente, la revisión más abarcativa es la de Menni (2004), que suma a la taxonomía y a la distribución una discusión ecológica. López et al. (2003) y López & Miquelarena (2005) aportaron un estudio ictiogeográfico detallado, precisando las áreas de los endemismos observados para la Argentina. Una actualización sinóptica sobre los peces de la Patagonia tanto argentina como chilena se encuentra en Pascual et al. (2007) y un conjunto de casos donde se evidencia la relación entre biogeografía y temperatura para estas poblaciones ha sido revisado por Cussac et al. (2009) y Becker et al. (2018). Merecen ser especialmente destacados dos recientes libros (Torres & Campodonico, 2021; Mataloni & Quintana, 2022), enfocados en las aguas dulces de Patagonia, incluyendo también a sus peces, en particular la cuidadosa revisión de Baigún et al. (2022) sobre los peces de la estepa patagónica.

La ictiofauna de las aguas interiores de la Patagonia está representada por un reducido grupo de especies nativas fuertemente afectadas por peces exóticos, mayormente salmónidos (Dyer, 2000a; Menni, 2004; Soto et al., 2006). Los estados de conservación de los peces nativos han sido recientemente revisados (Bice et al., 2019; Cussac et al., 2019; Cussac, 2022a, b, c, d, e, f, g, h, i). La ictiofauna patagónica, a diferencia de la Neotropical, es pobre en número de especies y de notable endemismo. El principal rasgo es la escasa representación de Siluriformes y Characiformes y la notable presencia de grupos relacionados con el mar, sea a través de su historia de vida (Galaxiidae) o por sus afinidades filogenéticas (Percichthyidae y Atherinopsidae) (López et al. 2002; 2003; López & Miquelarena, 2005).

3 LA HISTORIA GEOLÓGICA DE LA PATAGONIA Y SU BIOGEOGRAFÍA

La historia geológica de la Patagonia y su biogeografía han sido discutidas por Becker et al. (2018) y una mención preferencial merece el número especial editado por Ruzzante & Rabassa (2011). En breve, el enfriamiento que restringió el clima subtropical a las bajas latitudes desde el Eoceno tardío, como consecuencia de la separación de Sudamérica y Antártica y la habilitación de la corriente marina circumpolar y la corriente fría de Malvinas (Cione & Báez, 2007; Cione et al., 2007), el ascenso de los Andes y la consecuente aridización, las transgresiones y regresiones marinas (Hubert & Renno, 2006), las glaciaciones (Ruzzante et al., 2006, 2008, 2011; Fraser et al., 2012) y la variabilidad hidrológica (Piovano et al., 2009), fueron cambios que pauperizaron la diversidad de los Otophysi en Patagonia y favorecieron la invasión de las aguas dulces por parte de taxa relacionados al mar (Galaxiidae, Percichthyidae, Atherinopsidae), dejando relictos (Diplomystidae, Trichomycteridae, Characidae) que mantienen rasgos fisiológicos de un pasado más cálido, como *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) y *Gymnocharacinus bergii* Steindachner, 1903, todo esto en la Región Andina, al suroeste de la Región Neotropical (Gómez 1990, Ortubay et al. 1997, López et al. 2008).

La confluencia de diferentes ictiofaunas dulceacuícolas en un área de transición (Darlington, 1957), como la que se observa en las cuencas del río Colorado y el río Negro (Almiron et al., 1997, Morrone, 2004, 2006), ofrece una nueva dimensión para el estudio, porque allí es de esperar que sean especialmente visibles los efectos de los cambios climáticos, sea por desaparición de las poblaciones Andinas que se encuentran en el límite noreste de su distribución, desafiadas por las altas temperaturas o por el avance hacia el suroeste de poblaciones Neotropicales que se encuentran en el límite suroeste de su distribución, desafiadas por las bajas temperaturas (Aigo et al. 2008, Cussac et al. 2009, Habit et al. 2010, Becker et al. 2018).

Tres son posiblemente los rasgos principales que definen la ictiogeografía de Patagonia:

a) Las diferencias biogeográficas entre ambientes de montaña y de estepa tienen causas más o menos lejanas en la historia geológica (orogenia andina, ingresiones marinas y glaciaciones) que generaron procesos de aislamiento, extirpación, repoblamiento y homogeneización (Cussac et al. 2004, 2020, Ruzzante et al. 2006, 2008, 2011). En particular, Baigún et al. (2022) realizan una detallada revisión de los peces de la estepa patagónica.

b) El límite noreste de la Región Andina (López et al. 2008) se encuentra estrechamente relacionado con la Zona de Transición Sudamericana (Lopretto y Menni 2003, Morrone 2004) y con las ingresiones marinas (Hubert & Renno 2006). A partir del límite norte establecido por Ringuelet (1975) y sucesivamente modificado y desplazado hacia el sur, en consonancia con el cambio climático, por Arratia et al. (1983) y Almirón et al. (1997), las nuevas localidades de peces brasílicos (*Psalidodon eigenmanniorum* (Cope, 1894) y *Oligosarcus jenynsii* (Günther, 1864)) en el río Colorado inferior (Cazzaniga, 1978; Almirón et al., 1997) indican una dispersión hacia el sur de especies Neotropicales, como consecuencia del calentamiento global (Aigo et al., 2008; Cussac et al., 2009; 2016; Becker et al., 2018).

c) Hacia el sur, la Patagonia muestra una progresiva pauperización de la ictiofauna nativa que se observa con las localidades más sureñas de *Olivaichthys viedmensis* (MacDonagh, 1931), *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846, *H. macraei*, *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909) y *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) en la provincia de Santa Cruz, para encontrar solo galáxiidos en Tierra del Fuego y Malvinas. Esta pauperización se interpreta en términos de efectos letales (Fry, 1971) y subletales de la temperatura (Coutant, 1973; Yokum & Edsall, 1974), resistencia a los períodos de hambre invernal (Shuter & Post, 1990), tamaño del huevo (Motani & Wainwright 2015) e incidencia de la temperatura sobre la determinación sexual, particularmente en el caso del pejerrey patagónico *O. hatcheri* (Cussac et al. 2009; Conte-Grand et al. 2015). No parece azaroso que las poblaciones de las cuatro especies

de peces de agua dulce más sureñas del mundo (*G. maculatus*, *G. platei*, *A. zebra* y *A. taeniatus*) sean de la familia Galaxiidae, dos de ellas (*G. maculatus*, *G. platei*) con una enorme tolerancia a las bajas temperaturas (Cussac et al., 2020) y dos de ellas con diadromía documentada (Aló et al., 2019), en coincidencia con la consideración de McDowall (1980) de la diadromía como un mecanismo adaptativo para escapar de los fríos inviernos del Pleistoceno (Fraser et al., 2012).

La biogeografía histórica de los peces de Patagonia (Becker et al., 2008), basada en el registro fósil y en la filogeografía, ha sido usualmente visualizada en el marco de los efectos de las glaciaciones del Cuaternario sobre las poblaciones de las especies relacionadas con el mar, como *P. trucha*, *G. maculatus*, y *G. platei* (Ruzzante et al., 2006, 2008, 2011; Zemlak et al., 2008, 2010; Carrea et al., 2012, 2013). En algunos casos (Ruzzante et al. 2008), a partir del conocimiento de la fisiología ecológica de las poblaciones actualmente presentes (Milano, 2003; Cussac et al., 2004; Aigo, 2010; Aigo et al., 2014), se asumió la permanencia de ciertas adaptaciones fisiológicas a lo largo de miles de años. Más aun, el mantenimiento de ciertos rasgos fisiológicos por parte de los ostariofisos neotropicales (bagres y mojarra) a lo largo de millones de años, viviendo en las cálidas condiciones climáticas registradas en la Patagonia durante el Terciario (Menni & Gómez, 1995; Ortubay et al., 1997; Cione et al., 2005; Cione & Báez, 2007; Unmack et al., 2009, 2012; Muñoz-Ramirez et al., 2014), pudo ser inferido a partir de las temperaturas letales inferiores y el límite austral de la distribución de varias especies Neotropicales (Gómez, 1996, 2014; González Naya et al., 2011) y de la correlación entre la disminución de la diversidad y la disminución de la temperatura del agua (Menni & Gómez, 1995).

Más cercanamente, resulta impresionante la coexistencia establecida por Aschero et al. (1998) entre los primeros poblamientos humanos y las situaciones ambientales postglaciarias que, entre otras cosas, permitieron las reversiones de cuencas que comunicaron las poblaciones de *G. platei* a un lado y al otro de los Andes (Zemlak et al., 2008). Complementariamente, Stoessel (2017) estableció las tallas de percas consumidas en sitios arqueológicos holocénicos del río Colorado inferior, Cahiza (2003) y García Llorca & Cahiza (2007) identificaron el consumo de *P. trucha* en campamentos prehispánicos en las Lagunas de Guanacache (Mendoza), y Aigo & Ladio (2016) rescataron el rico conocimiento ancestral Mapuche ligado a nuestros peces.

4 LOS OTOPHYSI

Los Otophysi (carpas, mojarra y bagres) parecen haberse desarrollado en Gondwana durante el período Cretácico temprano, cuando las placas africanas y sudamericanas se encontraban ya en camino de separación. Debido a que los Otophysi más primitivos son conocidos en Sudamérica (Arratia & Quezada-Romegialli, 2017), los estadios más tempranos de su evolución parecen haber tenido lugar en la porción sudamericana de Gondwana. Así, sus representantes invadieron África occidental antes de la separación de ambos continentes y Sudamérica se convirtió en un continente insular donde bagres y mojarra se diversificaron enormemente en numerosas familias endémicas (Moyle & Cech 2004).

Siluriformes

Dos familias (Diplomystidae y Trichomycteridae) representan a los Siluriformes nativos en Patagonia. Como resume Dyer (2000), Diplomystidae, la más primitiva familia de Siluriformes, es un grupo monofilético, hermano de todos los demás bagres (Grande, 1987; Arratia, 1992; de Pinna, 1998) y endémico de Argentina y Chile. Sus relaciones filogenéticas fueron establecidas por Arratia (1987), creando el género *Olivaichthys* para las especies de Argentina y manteniendo el género *Diplomystes* para las especies chilenas. Azpelicueta (1994a, b) ubicó las especies argentinas nuevamente bajo el nombre de *Diplomystes* y dio rango específico a las subespecies de *D. viedmensis* reconocidas por Ringuelet (1965, 1982). Así, el bagre aterciopelado u otuno *D. cuyanensis* solo se encontraba en la cuenca del río Colorado, *D. viedmensis* quedaba restringido a Patagonia Norte, en cuencas de vertiente Pacífica y del sistema Limay-Neuquén-Negro y *D. mesembrinus* tenía una distribución restringida al río Chubut (Arratia et al., 1983; Arratia 1987; Azpelicueta 1994 a y b, Baigún y Ferriz, 2003). Finalmente, Muñoz et al. (2014) analizando ADN mitocondrial y genes nucleares de 30 poblaciones de Diplomystidae a ambos lados de los Andes, concluyeron que las poblaciones chilenas pueden ser consideradas en tres clados correspondientes a *Diplomystes chilensis*, *Diplomystes nahuelbutaensis* y *Diplomystes camposensis* y que las poblaciones argentinas corresponden todas a una misma especie del mismo género; *Diplomystes viedmensis*. La revisión de Arratia & Quezada Romegialli (2017) agrega *Diplomystes incognitus* del lado chileno y retoma el nombre de *Olivaichthys viedmensis* (MacDonagh, 1931) para las poblaciones argentinas.

Olivaichthys viedmensis

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Olivaichthys-viedmensis.html>

<https://www.fishbase.se/summary/53773>

<https://www.fishbase.se/summary/53774>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/195719>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=700508

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=779330

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=779331

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022h. *Olivaichthys viedmensis*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176560668A176560685.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176560668/176560685>

La familia Trichomycteridae presenta una gran cantidad de endemismos en las provincias Andina, Chilena y Patagónica (López & Miquelarena, 2005; Habit et al., 2006). Incluye 207 especies (de Pinna, 1998) en 8 subfamilias de las cuales Trichomycterinae es considerada parafilética (Adriaens et al., 2010).

Trichomycterus es el principal género con más de 160 especies reconocidas, mientras que *Hatcheria* es un género monotípico. La taxonomía de *T. areolatus* fue establecida por Arratia (1990), está citada en el río Colorado y en arroyos andinos de la cuenca del río Chubut (Baigún & Ferriz, 2003), pero parece no haber material coleccionado que justifique las referencias argentinas (Menni, 2004).

El bagre de torrente *H. macraei* está ampliamente distribuido en arroyos, ríos y lagos de la cuenca del río Negro y en la cuenca de los ríos Chubut y Futaleufú. La especie es fuertemente depredada por salmónidos en arroyos (Navone, 2006) y no se la captura en muchas nacientes y ríos de bajo orden con presencia de salmónidos. Se trata de un pez estenotermo de aguas frías, lucífugo y reófilo (Ringuelet et al., 1967). Sin embargo, también se los encuentra en lagos y ambientes marginales (Gosztanyi, 1988). Su temperatura letal superior presenta un elevado valor, probablemente relictual y relativo a condiciones templadas pretéritas (Gómez, 1990). Unmack et al. (2009a) actualizaron la distribución de *H. macraei* y mejoraron los criterios morfológicos para su identificación. Merecen comentarse los ensayos realizados con micromarcas alfanuméricas visibles implantadas de manera subcutánea (VIA), cortes en la aleta pélvica e identificación individual fotográfica (Pid) basada en el patrón de marcas naturales en *H. macraei*. La retención de las marcas VIA alcanzó el 66 % a los 254 días. No se observó regeneración de las aletas durante el experimento y los patrones de coloración variaron entre individuos y permanecieron constantes, haciendo posible la Pid (Barriga et al., 2015).

Hatcheria macraei

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Hatcheria-macraei.html>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/151708>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/195732>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=374260

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022f. *Hatcheria macraei*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176562198A176562220.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176562198/176562220>

Las relaciones taxonómicas entre *Trichomycterus* Valenciennes y *Hatcheria* Eigenmann han sido controversiales (Arratia & Menu-Marque, 1981; Unmack et al., 2009b). El género *Trichomycterus* fue creado en 1846 por Valenciennes, quien describió varias especies en Chile incluyendo *T. areolatus*. El género *Hatcheria* fue creado por Girard en 1855 cuando describió *H. macraei*. Más tarde, Eigenmann (1909) ubicó *H. macraei* dentro de *Trichomycterus* y Tchernavin (1944) puso *Hatcheria* en sinonimia con *Trichomycterus*. En 1958, *Hatcheria* fue propuesto como un subgénero de *Trichomycterus* (De Buen, 1958) y Ringuelet et al. (1967) describieron 5 especies de *Hatcheria* en Argentina, sin considerar a *Trichomycterus*. Arratia et al. (1978) separaron las especies dentro de *Hatcheria* y crearon un nuevo género, *Bullockia* Arratia, Chang, Menu-Marque & Rojas, para las aguas chilenas. Finalmente, Arratia & Menu-Marque (1981) consideraron indistinguibles las especies de *Hatcheria* descritas por Ringuelet et al. (1967) y redescubrieron *H. macraei*, con una clara variación intraespecífica, dejando *Hatcheria* como un género monotípico.

Trichomycterus areolatus es la única especie del género descrita en la Provincia Patagónica. Diferencias morfológicas significativas fueron observadas en Chile entre poblaciones de los ríos Bueno y Bio Bio (Colihueque et al., 2017) y entre poblaciones norteñas y sureñas (Pardo, 2002). *Trichomycterus areolatus* y *H. macraei* han sido encontradas en la misma cuenca en diferentes momentos y por diferentes autores. Esto podría indicar que ambas especies viven en simpatria o que la identificación dependió del criterio del especialista. Más aún, Eigenmann describió especímenes de *T. areolatus* en un arroyo cercano a Puerto Natales, la única referencia tan sureña para la especie.

Trichomycterus areolatus y *H. macraei*, parecen estar estrechamente relacionadas. Unmack et al. (2009b) analizaron secuencias de ADN mitocondrial (citocromo b) de *T. areolatus* y obtuvieron 7 clados, el más austral incluyendo inesperadamente haplotipos descritos para *H. macraei*. Estos autores analizaron más tarde la misma región mitocondrial en individuos de *H. macraei* y encontraron tres clados; Cuenca del río Colorado, Cuenca del río Baker / Lago Cholila y un gran clado que nuevamente agrupaba haplotipos de *H. macraei* con aquellos de las poblaciones más australes de *T. areolatus* (Unmack et al., 2012). Así, los análisis moleculares y morfológicos no fueron efectivos para separar sin ambigüedades estas especies (Unmack et al., 2009a, b; 2012). Por su parte, la morfología está estrechamente relacionada con el patrón de clados de *H. macraei*, mostrando su principal variación en las estructuras locomotoras, tales como el pedúnculo caudal y las aletas dorsal y anal (Barriga & Battini, 2009).

Las poblaciones de *T. areolatus* se distribuyen desde el río Limarí (30°40'S) hasta la isla de Chiloé (42°22'S) (Pardo 2002; Unmack et al., 2009a), solo del lado chileno, mientras que *H. macraei* está presente a ambos lados de los Andes, desde el río Jagüé (28°46' S), un tributario del río Desaguadero (Fernández & Andreoli Bize, 2015), hasta el río Ecker (47°7'S) un tributario del río Deseado, en Argentina, y desde el río Imperial (38°43'S) hasta el río Baker (47°34' S) en Chile (Unmack et al., 2012). Las glaciaciones han tenido un importante efecto sobre el límite sur de la distribución de *T. areolatus*, estando ausente la especie en Chile continental al sur del río Maullín (41°23'8"S). En cambio, *H. macraei* alcanza los 47°34'27"S (río Blanco) remarcando la interpretación de *H. macraei* como una forma divergente y especializada de los linajes ancestrales de *T. areolatus* (Baigún & Ferriz, 2003; Aigo et al., 2008; Unmack et al., 2009b, 2012).

Ambas especies, *H. macraei* y *T. areolatus*, tienen amplias tolerancias ambientales, similares requerimientos y una presencia extendida en pequeños arroyos de cabecera y ríos de baja elevación, sobre una variedad de sustratos, especialmente grava y rocas (Arratia, 1983; Unmack et al., 2009a; 2012). Los adultos de ambas especies habitan la porción bentónica del ritron (Arratia, 1983) y han sido descritos como fototácticos negativos y orientados en contra de las corrientes de agua (Arratia & Menu-Marque, 1981; Habit et al., 2005; Barriga et al., 2012). Un importante cambio de hábitat ha sido reportado para *H. macraei*, con crecimiento larval alométrico positivo para la cabeza, las estructuras locomotoras, el tronco y la robustez corporal. La transición larva-juvenil en *H. macraei* se ve reflejada en cambios de crecimiento alométrico positivo a crecimiento isométrico (Barriga & Battini, 2009) y el crecimiento isométrico también ha sido registrado en juveniles y adultos de *T. areolatus* (Habit et al., 2005).

Las poblaciones de *H. macraei*, a diferentes latitudes a lo largo de Patagonia, revelan una gran variación morfológica. Los mayores niveles de esta variación corresponden al alto del pedúnculo caudal, largo de la aleta dorsal, y posición del ano. Esta variación resulta altamente explicada por las relaciones filogenéticas entre poblaciones, por el gradiente altitudinal del río y por la temperatura en la temporada reproductiva. Por su parte, los caracteres merísticos, número de vértebras y de radios de las aletas anal, pectorales y pélvicas están negativamente relacionados con la latitud y positivamente relacionados con la temperatura en la época reproductiva (Chiarello-Sosa et al., 2018). Los estudios genéticos más recientes en relación con *H. macraei* son los publicados por Becker et al. (2023).

La distribución de los Characiformes de Patagonia parece ser la resultante de una distribución más amplia de peces Neotropicales (McDowall, 1971a; Dyer, 2000) que se retrajo hacia el norte como consecuencia de los procesos de desertificación (Menni & Gómez, 1995) y enfriamiento (Becker et al., 2018) dejando enclaves endémicos como el de la mojarra desnuda *G. bergii* en las nacientes termales del arroyo Valcheta, a 500 m s.n.m. en la Meseta de Somuncura (Ortubay et al., 1997; Körber & Ortubay, 2004) y los de las especies chilenas de *Cheirodon*, en particular el de *Cheirodon australe* Eigenmann, 1928 en la isla de Chiloé (Campos et al., 1996; Dyer, 2000). A ambos lados de los Andes, la presencia de *C. australe* en el lago Tarahuin, Chile (42°40' S, 73°56' W, Campos et al., 1996) y el endemismo extremo de *G. bergii* en el arroyo Valcheta (endorreico y termal) en Argentina (40°51' S, 66°34' W) representan la distribución más austral del orden Characiformes (Menni & Gómez, 1995).

El caso particular de *G. bergii* muestra un conjunto de reducciones morfológicas (Miquelarena, 1982; Miquelarena & Arámburu, 1983; Miquelarena et al., 2005), adaptaciones comportamentales (Lozada et al., 2000; Ortubay et al., 2002; Córdi et al., 2005) y características reproductivas (Cussac & Ortubay, 2002) aparentemente ligadas a su aislamiento en condiciones de alta estabilidad térmica y bajas presiones de competencia y depredación (Ortubay et al., 1997). El caso de *G. bergii* fue interpretado como una consecuencia del carácter termal del arroyo Valcheta (Menni & Gómez, 1995; Ortubay et al., 1997) y su aislamiento puede ser explicado por el área mínima necesaria para una especie, excluyendo a otras por competencia (Menni & Gómez, 1995). Cussac & Ortubay (2002) describieron los rasgos de historia de vida de *G. bergii* relacionados con este ambiente restringido. Ortubay et al. (2002) y Córdi et al. (2005) observaron una alta agresividad contra *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842), un pez común en el límite sur de la Región Neotropical; y Miquelarena et al. (2005) consideraron las reducciones morfológicas descritas para los individuos adultos como una consecuencia de una baja competencia interespecífica, baja depredación y pequeño tamaño poblacional, permitiendo fenómenos de regresión morfológica en esta población única. De esta manera, *G. bergii* ha mantenido antiguas adaptaciones fisiológicas a las aguas cálidas (Ortubay et al., 1997) y desplegado reducciones morfológicas como una consecuencia de su aislamiento. Recientemente, Saade & Tombari (2020) describieron los otolitos asteriscus y lapillus de *G. bergii* lo que permitirá reconocer su presencia en los contenidos estomacales de sus depredadores.

Gymnocharacinus bergii

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=640647

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Gymnocharacinus-bergii.html>

Estado de conservación:

Cussac et al. 2019. *Gymnocharacinus bergii*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T40695A119048712.

<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T40695A119048712.en>

La mojarra *Psalidodon pampa* (Casciotta, Almirón & Azpelicueta, 2005) ha sido registrada en el valle inferior del río Negro. Casciotta et al. (2005) consideran que *P. pampa* es la única especie del género que habita ríos al sur de la ecorregión de los ríos bonaerenses. Las referencias a *P. eigenmanniorum* en Patagonia probablemente correspondan a *P. pampa* (Soriccetti et al. 2020).

Las nuevas localidades de *Cheirodon interruptus* (Jenyns, 1842) en el río Colorado primero (Cazzaniga, 1978) y en el río Negro después (Alvear et al., 2007) corresponderían a un avance progresivo de la fauna brasílica hacia el sur. Llamativamente, una reciente translocación de *C. interruptus* ha sido observada al sur del río Negro, en el arroyo Valcheta, imponiendo un nuevo desafío para la conservación de *G. bergii* debido a la presencia de un posible nuevo competidor (López et al., 2013; Cussac et al., 2019).

Psalidodon pampa

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Psalidodon+pampa&taxon=Psalidodon+pampa

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Astyanax-pampa.html>

Estado de conservación:

Desconocido

Cheirodon interruptus

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=302854

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/Summary/SpeciesSummary.php?id=12348&lang=spanish>

Estado de conservación:

Desconocido

5 GALÁXIIDOS

La familia Galaxiidae tiene una amplia distribución en el hemisferio sur (Berra et al., 1996; McDowall, 2003a; Cussac et al., 2004), estando presente en Nueva Zelanda, Australia, Tasmania, Isla Chatham y Sudamérica, incluidas las islas Malvinas. Las síntesis más recientes sobre las especies sudamericanas de Galaxiidae son las de Cussac et al. (2020) y Vera-Escalona et al. (2020), ambas incluidas en el número especial de Wallis (2021) dedicado a la familia. La distribución de los galáxiidos cobra especial sentido al ser visualizada en el contexto de la historia geológica (Ruzzante et al., 2008, Vera-Escalona, 2020) y también considerando los diferentes patrones de historia de vida evidenciados por la existencia de poblaciones encerradas en agua dulce y migratorias (Cussac et al., 2004). La variación de los patrones de historia de vida de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842), desde poblaciones diadromas (McDowall, 1971; 2003a; Gosztanyi & McDowall, 1974; Boy et al., 2007; Carrea et al., 2013) hasta encerradas (Cussac et al., 1992; Barriga et al., 2002; McDowall, 2003a) presenta, además, casos intermedios, con poblaciones encerradas que mantienen migraciones entre ambientes lénticos y lóxicos (Barriga et al., 2007; Chapman et al., 2006).

El papel ecológico de las especies de *Galaxias* y de *Aplochiton* responde a una peculiaridad. Las larvas de *G. maculatus*, *Galaxias platei* Steindachner, 1898 y *Aplochiton zebra* Jenyns, 1842 son (junto a las larvas de *O. hatcheri*) los principales componentes del ictioplancton de los lagos andinos (Cussac et al., 1992; Barriga et al., 2002; Lattuca et al. 2008). Esta presencia estacional de larvas, sea en la zona limnética de los lagos o en las márgenes de los ríos, las llevan a ser el principal soporte trófico de las especies ictiófagas, tanto nativas como exóticas (Macchi et al., 1999; Barriga et al., 2007).

La distribución de las peladillas, *A. zebra* y *Aplochiton taeniatus* Jenyns, 1842, se extendía según Ringuélet et al. (1967) desde el lago Lacar en Neuquén hasta Tierra del Fuego. Revisados sus registros (Cussac et al., 2004), *A. zebra* ha quedado circunscripta sólo a tres cuencas Pacíficas ubicadas en la Patagonia Norte (Nonthué, Puelo y Futalufquen), además de su presencia en Malvinas (Cussac et al., 2004; McDowall & Pankhurst, 2005). En todos los casos se observa baja abundancia, posiblemente debida a ciertos rasgos especializados de su historia de vida y a la depredación de los salmónidos (Lattuca, 2006; Lattuca et al. 2008). La peladilla *A. taeniatus* está restringida a Tierra del Fuego e Isla Navarino, y su registros en la desembocadura del río Pipo (Cussac et al. 2004) y en la cuenca del río Róbalo (Maldonado et al., 2020) configurarían sus únicas poblaciones diadromas documentadas (Aló et al., 2013). La resurrección taxonómica de *Aplochiton marinus* Eigenmann, 1928 ha incluido dos poblaciones en Chile continental y una en la isla de Chiloé para esta especie (Aló et al., 2013).

Aplochiton marinus

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=669660

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/68230>

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022a. *Aplochiton marinus*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T1866A176549381.

<https://www.iucnredlist.org/species/1866/176549381>



Figura 1: Ejemplares de *A. zebra* capturados en lago Cholila.

Aplochiton taenitatus

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=509565

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Aplochiton-taeniatus.html>

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022b. *Aplochiton taenitatus*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176549691A176549801.

<https://www.iucnredlist.org/species/176549691/176549801>

Aplochiton zebra

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=509566

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/Summary/SpeciesSummary.php?id=12871&lang=spanish>

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022c. *Aplochiton zebra*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176549999A178542222.

<https://www.iucnredlist.org/species/176549999/178542222>

El puyen grande, *G. platei*, presenta un conjunto de adaptaciones a las bajas temperaturas, bajas disponibilidades de oxígeno y baja transparencia del agua que le permiten usar la interface limosa del fondo de los lagos para evadir la depredación (Milano & Vigliano, 1997; Milano, 2003) y que parecen explicar su amplia distribución (Cussac et al. 2004). En concordancia con estas adaptaciones, los resultados de los estudios genéticos ubican a *G. platei* cercanamente relacionado con especies encerradas del género *Neochana* (Burrige et al., 2012) o con dos especies encerradas de Galaxiidae de Nueva Zelanda; *Galaxias sp.* y *Galaxias gollumoides* McDowall & Chadderton (Vera-Escalona et al., 2017), con lo que su status taxonómico podría cambiar en un futuro cercano.

Galaxias platei

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=200125

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Galaxias-platei.html>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/195724>

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022d. *Galaxias platei*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176561197A176561203.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176561197/176561203>

Zemlak et al. (2008) observaron dos clados genéticos principales dentro de *G. platei* al este y al oeste de los Andes. Sin embargo, la estimación del reloj molecular sugiere que la separación entre los linajes orientales y occidentales ocurrió hace aproximadamente 1.5 millones de años. Dado que los Andes meridionales comenzaron su ascenso mucho antes, estos datos implican la existencia de flujo génico a través de la divisoria de aguas, posiblemente gracias a procesos de reversión de cuencas. La variación en los números vertebrales de *G. platei* fue examinada para individuos de 22 localidades, abarcando el rango completo de distribución de la especie (de 40°S a 55°S). El número vertebral se incrementa hacia las altas latitudes, siendo la variable más explicativa para esto la temperatura media de aire de invierno, con una dependencia negativa. Los datos morfológicos sugieren que el incremento en el número vertebral recae en la región pre-pélvica del tronco y en la región caudal, pero no en el segmento entre las inserciones de las aletas pélvicas y anal (Barriga et al., 2013).



Figura 1: Instalaciones de trabajo en Laguna del Toro. Obsérvense los ejemplares de *G. platei* enmallados en la porción de la red que se sumerge en la interfase limosa. De espaldas, nuestro colaborador José “Pepe” De Giusto (Foto: Miguel A. Battini).

Galaxias maculatus

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=27314

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Galaxias-maculatus.html>

Estado de conservación:

Bice et al. (2019). *Galaxias maculatus*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T197279A129040788.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T197279A129040788.en>

El puyen chico, *G. maculatus*, con una ontogenia indirecta (Benzie, 1968), tiene una notable plasticidad en su historia de vida, reflejada por la existencia de historias de vida migratorias (diadromas) y residentes de agua dulce (encerradas) (McDowall, 1968, 1970, 1999, 2001; Gross et al., 1988). La condición diadroma implica la migración aguas arriba de larvas y juveniles (Campos, 1973). Los individuos diadromos desovan en las aguas dulces o en los estuarios, y sus larvas migran al mar donde permanecen por hasta 6 meses antes de retornar como juveniles a las aguas dulces (McDowall, 1997). La diadromía es considerada un carácter ancestral de los Galaxiidae (McDowall, 1970, 1997; Waters et al., 2000; Waters & Wallis, 2001) y la repetida asignación de la fase migratoria a las aguas dulces, generando poblaciones encerradas (Chapman et al., 2006; Barriga et al. 2007), ha facilitado probablemente su radiación a través de gran parte del hemisferio sur (Waters & Wallis, 2001; Burrige et al., 2012).

Pocas poblaciones de *G. maculatus* en Patagonia han sido reportadas como diadromas (Boy et al., 2007; 2009; Carrea et al., 2013) y la mayoría de las poblaciones exhiben una historia de vida residente (Cussac et al., 2004; Zattara & Premoli, 2005). La condición encerrada fue establecida mediante la observación de la reproducción intralacustre en varios lagos (Cussac et al., 1992; Barriga et al., 2002). Estas poblaciones residentes han mostrado un tiempo de generación anual (Barriga et al., 2002) al igual que lo observado en poblaciones de Australia y Nueva Zelanda (Pollard, 1971; Chapman et al., 2006). Las hembras adultas alcanzan en las poblaciones residentes de Patagonia tallas menores que sus contrapartes diadromas (32–80 mm versus 48–160 mm, respectivamente), reteniendo sin embargo una fecundidad relativamente elevada, de 107 a 2825 ovocitos por hembra (Cussac et al., 2004). Las larvas de *G. maculatus* exhiben una variación morfológica que incluye el alto del cuerpo y el largo del pedúnculo caudal en relación con diferencias en la disponibilidad de alimento y en el riesgo de depredación (Barriga et al., 2012). Las islas Malvinas tienen poblaciones de *G. maculatus* con ambos patrones de historia de vida. En 6 poblaciones lacustres, McDowall (2003a) registró bajos conteos vertebrales (53–61) mientras que las poblaciones diadromas mostraron entre 60 y 63 vértebras. Es importante mencionar que las formas diadromas tienen huevos, embriones libres y larvas metamórficas más grandes que las formas encerradas. La estación reproductiva también muestra diferencias entre las formas encerradas y migradoras de *G. maculatus*, abarcando primavera y verano en las primeras (Ferriz, 1987, Barriga et al., 2002) y otoño en las diadromas (Campos, 1970a, b; McDowall et al., 1994, Peredo & Sobarzo, 1994). De esta manera, las formas encerradas de *G. maculatus* soportan su primer invierno en los lagos y las formas diadromas lo hacen en el mar.

En teoría, las poblaciones con un mayor grado de aislamiento tienen un mayor potencial para la divergencia. El flujo génico tiene un efecto limitante sobre la adaptación local (Moore et al., 2007) y así las reducciones del flujo génico pueden permitir divergencias fenotípicas entre poblaciones. Las poblaciones de *G. maculatus* encerradas en agua dulce no están relacionadas entre sí por migraciones marinas y tienen el potencial de la diversificación morfológica, ecológica y genética (Allibone and Wallis, 1993; Allibone et al., 1996; McDowall, 1998; Waters and Wallis, 2001). Se ha demostrado que las poblaciones encerradas de galáxidos muestran una mayor estructuración genética que sus contrapartes diadromas (Allibone & Wallis, 1993; Waters et al., 2000; Zattara & Premoli, 2005). Eventos fundacionales independientes de poblaciones lacustres de *G. maculatus* han sido considerados la causa de su divergencia genética en albuferas de Nueva Zelanda (Ling et al., 2001) y también esto puede ser en parte la causa de las grandes divergencias dentro y entre las poblaciones chilenas y las de las islas Malvinas (Waters & Burridge, 1999). Los estudios de Carrea et al. (2012, 2013) justamente ejemplifican el rango de posibilidades para el aislamiento. Así, la evidencia parasitológica (Revenga, 2003) indica un hábito sedentario para los adultos de *G. maculatus* encerrados en lagos pero sin embargo, a nivel intralacustre, la estructuración génica es muy baja, aun en grandes lagos. Es sabido que las larvas de *G. maculatus* migran a la zona limnética de los lagos (Cussac et al. 1992; Barriga et al. 2002), ejerciendo posiblemente un efecto de homogeneización sobre la diversidad génica dentro de los mismos. Similarmente, Zattara & Premoli (2005) observaron un bajo o nulo flujo génico entre poblaciones de *G. maculatus* de lagos de una misma cuenca y una divergencia genética entre poblaciones vecinas también fue observada en el sur de Chile, en islas Malvinas (Waters & Burridge, 1999), en Nueva Zelanda (Ling et al., 2001) y en el lago Nahuel Huapi (Carrea et al., 2012). Las evidencias enzimáticas (Zattara, 2002) mostraron la existencia de un flujo génico relativamente reciente entre la población del lago Lacar y las poblaciones diadromas del río Valdivia. A lo largo de grandes ríos, los análisis de la genética de poblaciones indican que la estructura génica es más pronunciada en la cuenca del río Negro (39–41°S) que en la cuenca del río Santa Cruz (49–50°S).

Al tiempo que en la Patagonia norte las poblaciones fragmentadas pueden haber sobrevivido a la severidad de los ciclos climáticos del Cuaternario, a altas latitudes las poblaciones de *G. maculatus* fueron probablemente extirpadas por las extensas capas de hielo. Las actuales poblaciones en las cabeceras de las cuencas más sureñas probablemente se originaron a partir de refugios cercanos al océano Atlántico (Carrea et al., 2013). Los estudios genéticos (Zemlak et al., 2010) han señalado que *G. maculatus* comenzó a diversificarse en sistemas del norte de la Patagonia Chilena y subsecuentemente

se dispersó hacia el sur a lo largo de la costa del Pacífico, colonizando sistemas costeros adyacentes y alcanzando eventualmente los sistemas Atlánticos vía el extremo sur de Sudamérica. Desde el Atlántico, la expansión del rango y la diversificación probablemente continuó hacia el norte y hacia los Andes.

La variación en el número de vértebras dentro de *G. maculatus* está asociada con diversos factores, como la historia de vida y la latitud (McDowall, 2003a). Estas variaciones pueden ser adaptativas, el resultado de plasticidad fenotípica o posiblemente una mezcla de ambas (McDowall, 2008). La variación en los números vertebrales de los galáxiidos fue relacionada por McDowall (2003b), en especies de río, con el comportamiento natatorio y con las adaptaciones juveniles ligadas al comportamiento de cardumen en aguas de profundidad media y a los comportamientos bentónicos. Al igual que en Nueva Zelanda y Australia, en poblaciones sudamericanas de *G. maculatus* (incluyendo islas Malvinas) han sido observadas diferencias en el conteo vertebral y en la morfología entre formas encerradas (52–61 vértebras) y diadromas (59–66 vértebras) (McDowall, 1971; 1972; 2003a, b; Campos, 1974; Zattara, 2002). Sin embargo, esto no puede ser considerado como un indicador seguro de la historia de vida de una dada población. Por ejemplo, las capturas de *G. maculatus* en los lagos Argentino y Roca (Oliveros & Cordiviola de Yuan, 1974), muestran altos números de vértebras en ambos lagos (n= 31, 58–62 vértebras). En base a la microquímica de los otolitos, la diadromía facultativa ha sido documentada para *G. maculatus* en la cuenca del río Santa Cruz, al tiempo que no se ha encontrado evidencia de migración al mar en los individuos de la cuenca del río Negro. Los números vertebrales se incrementan con la latitud y, dentro de la cuenca del río Santa Cruz, los mayores conteos están posiblemente asociados con una historia de vida migratoria (Carrea et al. 2013).

6 LAMPREAS

La lamprea patagónica *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868), clasificada originalmente como *Petromyzon macrostomus* Burmeister, 1868 fue descrita en 1867 en el Río de la Plata y luego registrada en varios ríos de la Patagonia. Fue considerada un sinónimo de *Geotria australis* Gray, 1851. Su estatus taxonómico fue evaluado por Riva-Rossi et al. (2020) en base a análisis moleculares y caracteres morfológicos.

Geotria macrostoma

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/TaxBrowser_Taxonpage?taxid=54242

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Geotria-macrostoma.html>

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022. *Geotria macrostoma*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176988285A176988299.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176988285/176988299>

La especie tiene una amplia distribución en Uruguay, Argentina y Chile, hasta Tierra del Fuego, Malvinas y Georgias del Sur. Se conoce un registro aislado de un adulto desovante en el río San Juan (53°S), del lado chileno del estrecho de Magallanes (Riva-Rossi et al. 2020).

Si bien ha recibido una calificación “Least Concern” para la IUCN, debe tenerse en cuenta que la construcción de represas genera zonas de extirpación aguas arriba de las mismas, dado el ciclo de vida de las lampreas anadromas. Éstas migran al océano para alimentarse y retornan a las aguas dulces para reproducirse. La larva dulceacuícola se alimenta por filtración y vive enterrada en arenas arcillosas en los ríos. A los 3 o 4 años, la larva metamorfosea y se convierte en un juvenil que migra aguas abajo hacia el océano donde vive como parásito, consumiendo sangre y tejidos de peces mayores. En un momento estos juveniles retornan a las aguas dulces donde maduran sexualmente, se reproducen y mueren (Riva-Rossi et al. 2020).

7 PEJERREYES, ANABLEPIDAE Y POECILIDAE

Atherinopsidae

El género *Odontesthes* presenta tres especies en Patagonia, el nativo pejerrey patagónico *O. hatcheri*, el translocado pejerrey bonaerense *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) y una especie marina *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835) que ingresa al río Colorado (Almirón et al. 1997).

Las dos especies continentales tienen distribuciones originales disyuntas; *O. hatcheri* en el sudoeste (las Provincias Andino Cuyana y Patagónica de López et al. 2008) y *O. bonariensis* en el noreste (la Provincia Pampeana de López et al., 2008). De acuerdo con Dyer (2000, 2006), ambas parecen ser especies hermanas aisladas por las incursiones marinas del Mioceno tardío (Menni, 2004; Hubert & Renno, 2006) dado que su tolerancia a la salinidad no les permite vivir en agua de mar (Tsuzuki et al. 2000, Gómez et al. 2007). Sin embargo, los datos genéticos de Hughes et al. (2020) señalan que los pejerreyes del género *Odontesthes* se diversificaron originalmente en el Pacífico y colonizaron independientemente el océano Atlántico, produciendo tres transiciones independientes del agua marina al agua dulce, dos de ellas incluyendo una a *O. hatcheri* y otra a 9 especies de la cuenca del Plata, entre ellas *O. bonariensis*.

La distribución de *O. hatcheri* ha sido detallada por Arratia et al. (1983), Quirós (1991), Bello (2002), Menni (2004), Aigo et al. (2008) y Conte-Grand et al. (2015). Para *O. hatcheri* se conocen estudios relativos a su biología (Ruiz 2002), dieta (Grosman y Rudzik 1990, Cervellini et al. 1993), distribución larval (Cussac et al. 1992), edad y crecimiento (Ruiz 2004, Battini et al. 1995, Grosman 1993), variación morfológica (Crichigno et al., 2013) y plasticidad fenotípica (Crichigno et al., 2012). Un punto interesante respecto a su dieta lo remarca Crichigno et al. (2012); señalando que aunque una visión general sobre la dieta de *O. hatcheri* indica su carácter omnívoro, una observación más detallada muestra que la dieta del pejerrey patagónico cambia entre lagos y ontogenéticamente dentro de un mismo lago (Ferriz, 1987; Grosman & Rudzik, 1990; Cervellini et al., 1993; Macchi et al., 1999), resultando más especializada que lo que normalmente se postula.

Odontesthes hatcheri

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Odontesthes-hatcheri.html>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/184877>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=161308

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022g. *Odontesthes hatcheri*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176559262A176559269.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176559262/176559269>

La hibridización espontánea o experimental (Amalfi, 1988; Strüssmann et al., 1997a; Crichigno et al., 2016a) y las amplias siembras de ejemplares de identificación no segura (Macchi et al., 2001) crearon dudas sobre la distribución actual de estas especies en Patagonia (Cussac et al., 2008). Sin embargo, Conte-Grand et al. (2015) han validado mediante análisis del mtDNA y morfometría geométrica los criterios de la clave de Dyer (2006), identificando poblaciones puras de *O. hatcheri* en las cuencas Pacíficas (Baker, Futaleufú y Puelo) y poblaciones de *O. hatcheri* introgradadas con genoma *O. bonariensis* en todas las cuencas Atlánticas (ríos Negro y Chubut) (Crichigno et al., 2013, Conte-Grand et al., 2015; Rueda et al., 2017; Hughes et al., 2020).

Aunque *O. bonariensis* ha reemplazado a las poblaciones de *O. hatcheri* casi completamente en su

área más norteña de distribución (Aigo et al., 2008), no ha llegado a superponer el rango geográfico completo de distribución de *O. hatcheri* debido posiblemente a su diferente grado de dependencia de la temperatura para la determinación sexual (TSD, Strüssmann et al., 1997b). La TSD podría así representar una limitación climática diferencial entre ambas especies, ya que los valores reportados de TSD para ambas especies muestran una fuerte correspondencia con la temperatura de agua de verano y el área de distribución de cada una de las especies (Cussac et al., 2009; Conte-Grand et al., 2015; Becker et al., 2018).

No resulta claro, por falta de información previa, cual ha sido el resultado de las interacciones ecológicas entre el pejerrey patagónico y los salmónidos introducidos, aunque en términos generales el carácter actualmente reducido de las poblaciones de *O. hatcheri* y los impactos documentados a nivel de solapamiento de dieta y depredación (Macchi et al. 1999, 2007) llevan a suponer que la introducción de los salmónidos, su sostenida siembra y los escapes de jaulas de cultivo han sido en gran parte causantes del deterioro o desaparición de poblaciones en algunos ambientes como los lagos Gutiérrez (Macchi et al. 1999) y Cholila (Wegrzyn y Ortubay 1992). En un muestreo reciente (diciembre 2019) la especie estuvo ausente en 10 lagos donde previamente había sido citada (Aigo et al., 2008; Cussac, 2022g). El aparente buen estado de las poblaciones de los embalses de la cuenca del río Limay pareciera, con sus mayores producciones primarias, poner el acento en la competencia trófica antes que en la depredación (Alonso 2003). Sin embargo esta situación parece haberse deteriorado en los últimos años (Cussac et al. 2014; Nabaes et al. 2017, 2020).

Anablepidae y Poecilidae

Estas dos familias están representadas en el noreste de la Patagonia por *Jenynsia lineata* (Jenyns, 1842) y *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842). Se trata de peces Neotropicales, resistentes a importantes variaciones térmicas y salinas que han sido tratados por Ringuelet (1975) y Menni (2004) principalmente bajo el enfoque de tipos biológicos, como peces de aguas quietas y vegetadas. Sus principales aspectos han sido considerados en relación con nuevas localidades (Férriz & López 1987; Ortubay et al. 1997) respecto de las consideradas por Ringuelet et al. (1967) y Ringuelet (1975) en la porción patagónica de su distribución. En particular, su ausencia de las nacientes del arroyo Valcheta fue discutida por Menni y Gómez (1995) y estudiada experimentalmente en el contexto del comportamiento agresivo de la mojarra *G. bergii* por Ortubay et al. (2002) y Cordi et al. (2005). En algunas situaciones se afirma la participación del hombre en la dispersión de *J. multidentata* (Lago Pellegrini). Otras localidades (Puerto Madryn) son dudosas.

Jenynsia lineata

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/Summary/SpeciesSummary.php?id=11958&lang=spanish>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_

[Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Jenynsia+lineata&taxon=Jenynsia+lineata](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Jenynsia+lineata&taxon=Jenynsia+lineata)

Estado de conservación:

Frederico, R.G. 2022. *Jenynsia lineata*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T186779A1818254.

<https://www.iucnredlist.org/species/186779/1818254>

Jenynsia multidentata

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/SpeciesSummary.php?id=54765&lang=spanish>

Secuencias COI:

[https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Jenynsia+multidentata&taxon=Jenynsia+multidentata)

[Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Jenynsia+multidentata&taxon=Jenynsia+multidentata](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Jenynsia+multidentata&taxon=Jenynsia+multidentata)

Estado de conservación: IUCN refiere a *J. Lineata*.

<https://www.iucnredlist.org/species/186779/1818254>

Cnesterodon decemmaculatus

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Cnesterodon-decemmaculatus.html>

Secuencias COI:

[https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Cnesterodon+decemmaculatus&taxon=Cnesterodon+decemmaculatus)

[Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Cnesterodon+decemmaculatus&taxon=](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Cnesterodon+decemmaculatus&taxon=Cnesterodon+decemmaculatus)

[Cnesterodon+decemmaculatus](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Cnesterodon+decemmaculatus&taxon=Cnesterodon+decemmaculatus)

Estado de conservación:

Desconocido

8 PERCAS

La Familia Percichthyidae está compuesta por especies marinas o de agua dulce, distribuidas en Sudamérica y Australia (Johnson, 1984; 1993; Nelson, 1994). En Sudamérica existen actualmente dos géneros; *Percilia*, en Chile y *Percichthys*, en Chile y Argentina. La familia Percichthyidae parece haberse originado en agua dulce, como una radiación secundaria de un ancestro marino protopercoide (Jerry et al. 2001). El potencial adaptativo de los peces estuarinos para invadir las aguas dulces fue enfatizado por Beheregaray & Sunnucks (2001) y Beheregaray et al. (2002). De esta manera, los percichthyidos australianos han desarrollado estrategias migratorias, reproductivas y de historia de vida, únicas, complejas y flexibles, para enfrentar condiciones ambientales altamente variables e impredecibles (Roberts et al. 2008; Walsh et al. 2011; Walsh et al. 2012).

Las especies de la familia Percichthyidae exhiben una distribución Gondwánica austral. Ambos géneros sudamericanos, *Percichthys* y *Percilia* son endémicos y los géneros restantes se encuentran solamente en Australia. Las relaciones filogenéticas entre los géneros sudamericanos y australianos son inciertas. El descubrimiento de la especie fósil *Percichthys* sp. data del Paleoceno superior (65–54 Ma) e indica que esta familia se originó posiblemente mucho antes de la separación de Sudamérica, Antártida y Australia (Chang et al., 1978). Análisis moleculares recientes indican un origen monofilético en agua dulce para al menos cinco de los géneros australianos (Jerry et al. 2001).

Poco se sabe de las relaciones evolutivas dentro de y entre las especies sudamericanas. Mientras que dos especies de *Percilia* (*P. gillissi* y *P. irwini*) han sido descritas y son relativamente bien aceptadas, el status específico dentro de *Percichthys* es parcialmente controversial. Arratia (1982) consideró solo *P. altispinnis*, *P. trucha* y *P. melanops*. Posteriormente, Arratia et al. (1983) incluyeron también *P. colhuapiensis* y *P. vinciguerrai*. López-Arbarello (2004) distinguió tres especies en Argentina (*P. trucha* - incluyendo *P. vinciguerrai* y *P. altispinnis* -, *P. colhuapiensis* y *P. laevis*) y dos en Chile (*P. chilensis* y *P. melanops*). El desacuerdo sobre el número de especies actuales de *Percichthys* fue abordado sobre la base de estudios genéticos de ADN nuclear y mitocondrial (Ruzzante et al., 2006; 2011, Aedo et al., 2009). Los estudios mostraron solo dos grupos de *Percichthys* con estatus específico; uno (presumiblemente *P. melanops*) en la vertiente Pacífica al norte de Puerto Montt (Chile) y el otro (presumiblemente *P. trucha*) en la vertiente Pacífica al norte y al sur de Puerto Montt

(Chile) y en la vertiente Atlántica (Argentina) (Ruzzante et al., 2006). Aún cuando, en coincidencia con los estudios morfológicos de Campos & Gavilán (1996), los estudios genéticos solo soportan la existencia de *P. melanops* y *P. trucha* (Ruzzante et al., 2006) el uso de sinónimos persistió (Pascual et al., 2007; López et al., 2008; López Cazorla & Sidorkewicz, 2008; 2011) y así, Ruzzante et al. (2011) expandieron el muestreo y el análisis molecular, concluyendo que a) todas las poblaciones de *Percichthys* en Patagonia al este de los Andes pertenecen a la misma especie, *P. trucha*, y b) la combinación de las diferencias en los regímenes de depredación y recursos, ambos relacionados con la productividad de los lagos, son posiblemente responsables de la diversidad morfológica dentro de la especie. El polimorfismo intraespecífico de *P. trucha* fue asociado con el uso de diferentes recursos tróficos (Cussac et al., 1998; Ruzzante et al., 1998; 2003; Logan et al., 2000). Cambios morfológicos en *P. trucha* también fueron detectables a lo largo del tiempo, después de cortos periodos. Por ejemplo, aguas arriba y aguas abajo de una represa hidroeléctrica, solo unos pocos años después de construida (Cussac et al., 1998), o después de la siembra de un lago sin peces, donde *P. trucha* fue sucesivamente denominada con el nombre de diferentes especies nominales al tiempo que cambiaba la estructura trófica del lago y variaba su morfología (Ortubay et al., 2006). Estos registros implican una importante plasticidad fenotípica dentro de estas poblaciones. De hecho, la variación morfológica temprana, el crecimiento compensatorio, y la plasticidad fenotípica pueden explicar una fracción muy importante de la variabilidad morfológica de la especie (Crichigno et al., 2014). Sin embargo, Arratia & Quezada-Romegialli (2019), en base a detallados estudios morfológicos, sugieren que *P. colhuapiensis* y *P. chilensis* continúan siendo especies válidas.

Percichthys, como la mayoría de la ictiofauna nativa en la región Andina (Ortubay et al., 1994), es endémico del sur de Argentina y Chile (Arratia et al., 1983; Almirón et al., 1997). La presencia de *Percichthys* antes del ascenso de los Andes (Chang et al., 1978) enfatiza la hipótesis de vicariancia y acuerda con los resultados de Ruzzante et al. (2006, 2011) sobre las diferencias genéticas entre las poblaciones de *Percichthys* al este y al oeste de los Andes. A la fecha, *Percichthys* está distribuido a lo largo de más de 17 grados latitudinales, en lagos, embalses y ríos de la región Andina (Baigún & Ferriz, 2003; Liotta, 2006; Aigo et al., 2008; López et al., 2008; Cussac et al., 2009). Aunque Ringuelet et al. (1967) y Arratia et al. (1983) reportaron especies de *Percichthys* en Tierra del Fuego, ningún relevamiento posterior ha detectado a la especie en la isla (Crichigno et al., 2014).

El género *Percichthys* sobrellevó exitosamente una larga historia de cambios ambientales en Patagonia, tales como enfriamiento (Cione & Báez, 2007; Cione et al., 2007), el ascenso de los Andes, aridización, incursiones marinas (Hubert & Renno, 2006), glaciaciones (Ruzzante et al., 2006; Ruzzante et al., 2008; Ruzzante et al., 2011), variabilidad hidrológica (Piovano et al., 2009), la introducción de los salmónidos (Pascual et al., 2007), y el cambio climático (Aigo et al., 2008; Cussac et al., 2009).

Ruzzante et al. (2006, 2011) no observaron una estructura filogeográfica significativa para las poblaciones de *P. trucha*. La escasa estructura génica al este de los Andes sugiere que debe haber existido una relativamente reciente mezcla a lo largo de la región. Puede haber habido intercambio entre lagos hoy separados, que formaron parte de grandes lagos glaciares formados frente a los hielos durante el retroceso glaciario, y/o individuos que fueron capaces de moverse entre ríos vía conexiones deltaicas formadas sobre la plataforma continental expuesta durante los periodos glaciares (Martínez & Kutschker, 2011; Ponce et al., 2011). La perca *P. trucha* es un pez relativamente bien adaptado a las aguas cálidas (Aigo 2010) que alcanza altas densidades en los lagos y reservorios de la estepa, más cálidos (Aigo et al. 2008). Si esta especie sobrevivió en las cuencas sureñas a través de los ciclos glaciares, los refugios deben haber estado sobre la superficie Patagónica, incluyendo áreas expuestas de la actualmente sumergida plataforma continental (Cavallotto et al., 2011; Ponce et al., 2011). La plataforma continental expuesta puede haber provisto oportunidades para el movimiento de *Percichthys* y otra fauna de agua dulce entre cuencas, desde el río Colorado en el norte hasta los ríos Santa Cruz y Gallegos en el sur. Las imágenes batimétricas proveen evidencia de la presencia de cuencas endorreicas con morfología circular, más profundas en su centro que en su periferia, en los actuales golfos San Jorge, San Matías y San José (Ponce et al., 2011). Estas áreas habrían estado expuestas durante los periodos glaciales y probablemente inundadas con agua dulce. La escasa

estructura filogeográfica de *P. trucha* habría sido así mantenida mediante mezclas periódicas producidas por cambios del paisaje a gran escala que ocurrieron como consecuencia del clima cambiante a través del Cuaternario (Rabassa et al., 2005; Rabassa, 2008; Ruzzante et al., 2011).

La perca *P. trucha* está protegida parcialmente en su distribución por la Administración de Parques Nacionales y está ampliamente distribuida, desde San Juan y Mendoza hasta la provincia de Santa Cruz, estando bien representada en casi todos los lagos posglaciales, posiblemente por procesos de recolonización post glaciaria (Ruzzante et al., 2008).

Los primeros estudios sobre *P. trucha* se centraron en la descripción del género y en su biología reproductiva (González Regalado, 1945; Mastrarrigo, 1948; Fuster de Plaza & Plaza, 1955; Boschi & Fuster de Plaza, 1957), mientras que los esfuerzos más recientes se focalizaron en su distribución geográfica (Arratia 1982, Arratia et al. 1983), dieta (Ferriz, 1989; 1993; Macchi, 1991; Macchi et al., 1999) y patrones de crecimiento (Guerrero, 1991; López Cazorla & Sidorkewicj, 2008; 2011).

La variación morfológica de *Percichthys* muestra algunos rasgos remarcables. En todos los casos la variación bucofaríngea ocurre en relación al uso de los recursos tróficos (Ruzzante et al., 1998; 2003; Logan et al., 2000). Esta variación local ocurre lo suficientemente rápido (<20 años) como para explicar diferencias aguas abajo y aguas arriba de una represa (Cussac et al., 1998) y producir un diferente resultado morfológico en distintos lagos de acuerdo a las condiciones locales (Ruzzante et al., 2003). No se han documentado hasta el momento diferencias genéticas que permitan descartar el carácter plástico de esta variación (Crichigno et al., 2014).

Percichthys trucha

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Percichthys-trucha.html>

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/196083>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=541604

Estado de conservación:

Cussac, V. 2022i. *Percichthys trucha*.

The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176561760A176561775.

<https://www.iucnredlist.org/es/species/176561760/176561775>

La actividad reproductiva de *P. trucha* se conoce a partir de los trabajos de Mastrarrigo (1948), Fuster de Plaza & Plaza (1955), Guerrero & Bisbal (1989), Iwaszkiw (1992), Milano (1996), Buria et al. (2007a) y Fernández et al. (2019, 2021). La actividad reproductiva se despliega desde septiembre a febrero, con un máximo entre octubre y diciembre (Milano, 1996). Dentro de este periodo el seguimiento individual ha mostrado que los peces se mueven a las zonas vegetadas someras antes de la luna llena, permaneciendo allí por varios días y retornando luego a las zonas más profundas de los lagos (Buria et al., 2007a). En lo que respecta a sus estadios larval y juvenil, es de remarcar que las larvas de *P. trucha* no integran las capturas de ictioplancton de los lagos (Cussac et al., 1992; Barriga et al., 2002; Rechencq et al., 2011) y que la dieta de los juveniles indica un hábito bentónico litoral (Fernández et al., 2020).



Figura 2:

Transmisor ultrasónico suspendido del istmo y de la cintura pélvica en un ejemplar anestesiado de *P. trucha* (Buria et al., 2007a).

La perca es el ictiófago nativo de mayor porte de la Patagonia (Macchi et al. 1999; 2007). Responde a la presencia de salmónidos con cambios ontogenéticos en su dieta (Fernández et al. 2020) y un cambio en sus profundidades preferidas (Juncos et al., 2015). Sus interacciones con los salmónidos muestran su desplazamiento hacia mayores profundidades y cambio hacia dieta fundamentalmente bentónica frente a una presencia importante de salmónidos (Ruzzante et al. 2003; Nabaes et al. 2017). Recientemente, Otturi et al. (2016) observaron experimentalmente que la presencia de juveniles de la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) hace que los juveniles de *P. trucha* pasen de usar el hábitat de macrófitas, y secundariamente grava, durante el atardecer y medianoche respectivamente a incrementar el uso de macrófitas y disminuir el uso de ambientes menos estructurados. Otturi et al. (2020) evaluaron las interacciones tróficas durante el periodo juvenil entre *O. mykiss* y *P. trucha*. Las dietas tuvieron una alta similitud en primavera y verano. En los experimentos, los juveniles de *O. mykiss* fueron dominantes, llevando a una reducción de la ingesta de alimentos por parte de *P. trucha*. Más aun, experimentos en cerramientos en río mostraron que la presencia de juveniles de trucha arco iris y de la trucha marrón *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 lleva a los juveniles de *P. trucha* a una pobre condición corporal con pérdida de peso y tasas de crecimiento negativas (Reggi et al. 2021).

9 LAS ESPECIES ESTUARINAS

Como bien detalla Baigún et al. (2022), un pequeño grupo de especies estuarinas se encuentra en las desembocaduras de los ríos Colorado, Negro, Santa Cruz, Gallegos y Grande: *Genidens barbatus* (Lacepède, 1803) (ríos Colorado y Negro), *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835) (río Colorado), *Mugiliza valenciennesi*, 1836 (ríos Colorado y Negro), *Paralichthys orbignyanus* (Valenciennes, 1839) (ríos Colorado y Negro), *Eleginops maclovinus* (Cuvier, 1830) (ríos Santa Cruz, Gallegos y Grande).

Genidens barbatus

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Genidens-barbus.html>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Genidens+barbus&taxon=Genidens+barbus

Estado de conservación:

Sin datos.

Odontesthes argentinensis

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Odontesthes-argentinensis.html>

Secuencias COI:

https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Odontesthes+argentinensis&taxon=Odontesthes+argentinensis

Estado de conservación:

Sin datos.

Mugil liza

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Mugil-liza.html>

Secuencias COI:

[https://www.boldsystems.org/index.php/](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Mugil+liza&taxon=Mugil+liza)

[Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Mugil+liza&taxon=Mugil+liza](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Mugil+liza&taxon=Mugil+liza)

Estado de conservación:

Castro et al. 2019. *Mugil liza*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T190409A82663013.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T190409A82663013.en>.

Eleginops maclovinus

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Eleginops-maclovinus.html>

Secuencias COI:

[https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Eleginops+maclovinus&taxon=Eleginops+maclovinus)

[searchMenu=taxonomy&query=Eleginops+maclovinus&taxon=Eleginops+maclovinus](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Eleginops+maclovinus&taxon=Eleginops+maclovinus)

Estado de conservación:

Sin datos.

Paralichthys orbignyanus

Imágenes:

<https://www.fishbase.se/summary/Paralichthys-orbignyanus.html>

Secuencias COI:

[https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=t](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Paralichthys+orbignyanus&taxon=Paralichthys+orbignyanus)

[axonomy&query=Paralichthys+orbignyanus&taxon=Paralichthys+orbignyanus](https://www.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?searchMenu=taxonomy&query=Paralichthys+orbignyanus&taxon=Paralichthys+orbignyanus)

Estado de conservación:

Riestra et al. 2020. *Paralichthys orbignyanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T195088A165017950.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T195088A165017950.en>.

10 INTRODUCCIONES, TRANSLOCACIONES E IMPACTOS

Las condiciones en las cuales se han desarrollado las introducciones y translocaciones de peces en la Patagonia refieren fundamentalmente a dos situaciones. Una es la de los lagos posglaciaros y sus ríos de drenaje, con poblaciones nativas preexistentes, fuertemente pauperizadas por la historia geológica de la región y en consecuencia una situación de nichos vacantes, laxamente ocupados que suponemos han favorecido los procesos de radiación (Ruzzante et al. 1998). La otra es la de los lagos de estepa, que sometidos históricamente a variaciones hidrológicas de gran magnitud, conformaron lagos sin peces (Reissig et al., 2006), originalmente refugios para aves migradoras y que al momento de las introducciones de peces resultaron extremadamente favorables para éstos dada su gran abundancia de zooplancton de gran talla (Ortubay et al., 2006). Además de los efectos de competencia y/o depredación sobre los peces nativos, los efectos también suelen incluir la disminución de las poblaciones de zooplancton en los lagos, o del macrozoobenthos en los cursos de agua y el aumento del fitoplancton, con efectos de sombreado y disminución de la vegetación arraigada (en lagos) o del periliton (en ríos) (Reissig et al., 2006; Buria et al., 2007b).

Especies Neotropicales

Varias especies Neotropicales (*P. eigenmanniorum*, *C. interruptus*, *O. jenynsii*, *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842) y *O. bonariensis*) han sido detectadas más o menos recientemente en el norte de la Patagonia (Cazzaniga, 1978; Ferriz & López, 1987; Almirón et al., 1997; Baigún et al., 2002; Aigo et al., 2008; Cussac et al., 2016). En la baja cuenca del arroyo Valcheta y hasta su desembocadura en la laguna Curicó se observa la presencia de madrecitas de agua, *C. decemmaculatus* y *J. multidentata* (Ortubay et al. 1997), las que, según Ringuélet et al. (1967), deberían su amplia distribución a la antropocoria destinada al control de mosquitos. El evento más reciente, la translocación de la mojarra plateada *C. interruptus* al arroyo Valcheta (provincia de Río Negro) ha puesto aún en mayor riesgo a la más icónica de las especies de peces de Argentina, la mojarra desnuda *G. bergii* (López & Nadalín, 2018; Cussac et al., 2019), al sumar un posible competidor a las presiones de competencia y depredación ya ejercidas por la también introducida trucha arco iris (Ortubay & Cussac, 2000). Se conocen rasgos generales de la biología de *C. interruptus* (Ferriz et al., 2011; Mantinian, 2011; Mantinian et al., 2012).

Ciprínidos

La carpa herbívora *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), introducida en los '70 desde Japón, fue llevada a Viedma por autoridades del Departamento Provincial de Aguas de la provincia de Río Negro para limpieza de vegetación en los canales de riego. No se tienen noticias de su presencia reciente en la cuenca (Soricetti et al., 2020).

La carpa común *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 fue liberada en la cuenca del Plata previo a 1945 y también en lagunas pampeanas (Ringuélet et al. 1967). Por desbordes extraordinarios del río Salado en los años 80 ingresa al río Colorado y en los últimos años ha formado poblaciones autosostenidas en el río Negro, accediendo actualmente a la confluencia de los ríos Limay y Neuquén (Alvear et al. 2007; Crichigno et al., 2016b). La carpa ha desarrollado poblaciones estables y en los últimos años alcanza los mayores portes entre los peces del río Negro. Por su alimentación bentónica detritívora remueve la vegetación y el limo del fondo e incorpora nutrientes a la columna de agua favoreciendo el desarrollo de algas, la disminución de la transparencia y de la vegetación sumergida eliminando áreas de refugio para el zooplancton, huevos y larvas de peces nativos (Persson & Hamrin 1994, King et al. 1997). Pareciera que las introducciones de *C. carpio* y *O. bonariensis* generan, en ambientes de mayor eutrofia y a ambos lados de la cordillera de los Andes, el desplazamiento de las poblaciones nativas de *Odontesthes* y *Percichthys* (Habit et al. 2006, Becker et al., 2018). La carpa significa una amenaza ambiental particularmente grave si consideramos que los emprendimientos de cultivo de trucha arco iris en jaulas en los embalses de la cuenca del Limay generan limos extremadamente ricos en Nitrógeno y Fósforo que serían removidos y resuspendidos por las carpas en el caso de ser éstas translocadas aguas arriba de las represas.

Las introducciones de peces salmónidos en la Patagonia datan de fines del siglo XIX y los trabajos que aportan mayores detalles son los de Tulián (1908), Marini (1936), González Regalado (1945), Marini & Mastrarrigo (1963), Baigún & Quirós (1985), López (2001), Pascual et al. (2001), Vigliano & Darrigran (2002) y Macchi (2004). El alto valor pesquero-deportivo de los salmónidos (Vigliano et al., 2000) ha generado una intensa actividad de siembra, con una enorme dispersión, que alcanza a todas las cuencas de Patagonia (Pascual et al., 2002). A partir de 1904 y en reiteradas oportunidades a fin de desarrollar la pesca deportiva y para fomentar el turismo en la Patagonia, se realizaron sucesivas importaciones de varias especies de salmónidos desde EEUU, a través de Inglaterra y años más tarde desde Chile. Así se introdujeron el corégono *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818), la trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814), la trucha de lago *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792), el salmón del Atlántico *Salmo salar* Linnaeus, 1758 y su forma encerrada proveniente del lago Sebago, la trucha arco iris en sus formas potamódroma o Kamloops y anádroma steelhead, el salmón chinook *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792), el salmón sockeye *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), el salmón coho *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum, 1792) y la trucha marrón (Marini 1936). De todas estas especies, se adaptaron con éxito en la Patagonia la trucha arco iris, que es la más ampliamente distribuida, la trucha marrón que ocupa un segundo lugar en orden de importancia, la trucha de arroyo y la trucha de lago, limitadas a los ambientes más fríos y el salmón del Atlántico, con una distribución mucho más restringida (Macchi 2004).

Los salmones provenientes de escapes de cultivos de Chile (Soto et al., 2007; Ciancio et al. 2005), ingresan actualmente en la provincia del Chubut por cuencas Pacíficas, como las de los ríos Pico, Corcovado, Futaleufú o Puelo accediendo al lago Puelo y al río Azul. En la misma cuenca Puelo-Manso pero en la provincia de Río Negro no hay registros del ingreso de salmones (Baigún y Ferriz, Pascual et al. 2002) posiblemente debido a cascadas de gran desnivel (Cascada Los Alerces). Con fines de cultivo en jaulas se introdujo también, en algunos lagos cordilleranos, *O. kisutch* (lago Epuyén, Chubut) y el salmón japonés *Oncorhynchus masou* (Brevoort, 1856) (lago Lolog, provincia del Neuquén y Parque Nacional Lanín).

Dentro del enorme menú de efectos negativos de las introducciones y translocaciones de especies es posible identificar distintos tipos de impactos negativos propios de salmónidos, ciprínidos, pejerreyes y percas (Reissig et al., 2006; Ortubay et al., 2006). Los efectos negativos de la introducción de salmónidos (McDowall, 2006) están principalmente ligados a la depredación sobre los pastoreadores del periliton (McDowall, 2003b) y a la modificación de las tramas tróficas (Porcel et al., 2022), hecho también observado en Patagonia (Buria et al., 2007b; 2009) al igual que la competencia trófica con especies nativas (Macchi et al., 1999) y la depredación sobre éstas (Campos, 1979, Machi, 2004, Macchi et al., 1999, Milano et al., 2002; 2006). Si bien los estudios aún son escasos en la Patagonia (McDowall, 2006), se han podido establecer algunos impactos sobre la fauna nativa. Por ejemplo, el puyen chico *G. maculatus* representa una parte importante de la dieta de la mayoría de los salmónidos adultos (Macchi et al., 1999), el puyen grande *G. platei* cambia su morfología caudal y su distribución intralacustre frente a la presencia de salmónidos (Milano et al., 2002; 2006), el bagre de torrente forma parte de la dieta de salmónidos (Navone, 2006) y probablemente se ha visto desplazado por los salmónidos en numerosas cabeceras de cuencas. Otras especies nativas que por tamaño y hábitos podrían no haber tenido depredadores, son parte de la dieta de peces introducidos más voraces, como la trucha marrón, que depreda sobre el bagre *O. viedmensis* (Macchi et al. 1999). Se ha comprobado la desaparición de especies de algunas subcuencas que presentan lagos con escasa vegetación sumergida y reducida zona litoral, como ha ocurrido en el lago Gutiérrez con la perca y en el lago Cholila con el pejerrey patagónico, ambientes donde los salmónidos constituyen las especies más importantes.

Los efectos negativos de la introducción de los salmónidos se ven amplificados por las actividades de cultivo de trucha arco iris y sus escapes. Pudieron documentarse profundos cambios en la estructura del ensamble de peces en el embalse Alicura (Cussac et al., 2014), desplazamientos espaciales de percas y pejerreyes (Nabaes et al., 2017) y la incorporación de hábitos tróficos silvestres en el caso de los individuos escapados (Nabaes et al., 2020). Recientemente, y tomando como ejemplo las invasiones generadas por salmón chinook (*O. tshawytscha*) y salmón coho (*O. kisutch*), se han generado modelizaciones que permiten identificar la resistencia ambiental a dichas invasiones (Figueroa-Muñoz et al., 2023; Olivos et al., 2023).

Pejerreyes

Las translocaciones de las especies de *Odontesthes* reconocen varias etapas. En la primera de ellas, ejemplares de *O. hatcheri* del lago Moreno fueron sembrados en distintos ambientes cordilleranos de la cuenca del río Manso (González Regalado 1945). En una segunda etapa, el pejerrey bonaerense fue introducido por las autoridades de la provincia de Río Negro, desde 1938 hasta 1941, (Amalfi, 1994) en el lago Pellegrini, ambiente artificial creado en 1914 a los efectos de controlar los desbordes del río Negro. Allí se observó que esta especie hibridiza con el pejerrey patagónico (Grosman 2002) en forma natural y también en condiciones de laboratorio (Amalfi 1988) y en cautiverio (Strüssmann et al. 1997a). Desde la Estación de cría de la provincia de Río Negro en Cinco Saltos se han realizado siembras de *Odontesthes* en varios ambientes de Río Negro y Neuquén, por ejemplo los pejerreyes sembrados en la laguna de Ñé-Luán (Macchi et al. 2001) y en el arroyo Valcheta, donde no prosperaron. Reissig et al. (2006) observaron cambios notables generados por la introducción de pejerrey en la trama trófica planctónica, mucho mayores aún que los generados por salmónidos. La introgresión del genoma de *O. hatcheri* por parte de *O. bonariensis* (Crichigno et al., 2013, 2016a; Conte-Grand et al., 2015; Rueda et al., 2017; Hughes et al., 2020) se ha sumado a los efectos negativos de la introducción de carpas y salmónidos para poner en peligro las poblaciones de *O. hatcheri* (Cussac, 2022g).

Percas

La perca (*P. trucha*) ha sido introducida en 1942 en la laguna Blanca desde la Piscicultura de Plottier en Neuquén junto con madrecitas (*J. multidentata*) y puyén chico (*G. maculatus*), que no prosperaron. Con posterioridad a la creación del Parque Nacional Laguna Blanca, en 1945, continuaron hasta 1968 las siembras en forma ilegal en la laguna Blanca de trucha arco iris, trucha marrón y nuevamente perca (Ortubay et al., 2006).

Las traslocaciones como la de la perca, fuertemente recomendadas a mediados de siglo pasado (Boschi & Fuster de Plaza, 1957) han tenido un impacto alarmante en ambientes sin peces como Laguna Blanca. Este cuerpo de agua, eutrófico, de 1700 ha de superficie y 12 m de profundidad máxima, ubicado a 1280 m s.n.m., era un ambiente que carecía de peces y la población de truchas y sobre todo de percas prosperó en números poblacionales muy altos. En los últimos años se ha registrado una disminución notoria de las aves acuáticas (particularmente de cisnes de cuello negro, flamencos y patos) y una importante modificación del hábitat (disminución notable de las macrófitas, alteración de la red trófica y de la calidad del agua), en desmedro de las condiciones de refugio y dieta de las aves (Ortubay et al., 2006). Otra grave alteración registrada en dicha laguna en los últimos años es la desaparición de una especie endémica de anfibio (*Atelognathus patagonicus*) anteriormente citada para la Laguna Blanca (Fox et al., 2005). También se han introducido percas en lagunas de superficie reducida, aledañas a la Laguna Blanca ubicadas fuera del Parque Nacional. En estas lagunas se han registrado efectos coincidentes con los de la Laguna Blanca, como la ausencia de *A. patagonicus*, baja transparencia y escasas macrófitas (Cuello et al., 2009).

11 REPRODUCCIÓN, USO DEL HÁBITAT E INTERACCIONES TRÓFICAS

Reproducción

La reproducción de los peces define fuertemente el uso del hábitat y sus interacciones tróficas. En particular, la cantidad de vitelo presente en los huevos nos muestra casos extremos como los de los galáxidos (*G. maculatus*, *G. platei* y *A. zebra*), con muy poca sustancia de reserva y pequeñas larvas de alimentación planctónica (Cussac et al., 1992; Cervellini et al., 1993; Barriga et al., 2002, 2012; Lattuca et al., 2008a) y el de *O. viedmensis*, con huevos grandes (3 a 4 mm de diámetro, Cussac, 2022h), que permiten larvas de gran tamaño con acceso a presas mayores (Lundberg et al., 2004).

La información sobre los bagres patagónicos es muy restringida. Testículos fuertemente lobulados y un ovario impar son descriptos por Azpelicueta & Gosztonyi (1998) para *O. viedmensis* y en general se indica que la reproducción ocurre durante el verano (Lundberg et al., 2004). El bage de torrente *H. macraei* presenta un ovario cístico, desarrollo asincrónico de los ovocitos y testículos lobulares. Cinco estadios ovocitarios y cuatro estadios espermáticos pueden ser identificados y relacionados con características gonadales macroscópicas, permitiendo considerar cinco fases para hembras y machos. Los ovocitos maduros oscilan entre 922 y 1935 μm de diámetro y la fecundidad absoluta entre 115 y 480 ovocitos. El bage de torrente muestra desove múltiple durante una temporada reproductiva que se extiende desde diciembre a abril. Esto, junto con su pequeña talla es característico de una estrategia oportunista (Chiarello-Sosa et al., 2016). En ambos casos, al tratarse de peces mayormente presentes en arroyos, con huevos demersales de un tamaño importante, parecería posible que existiera algún tipo de competencia espacial y / o trófica con los huevos y alevines de salmónidos.

La reproducción de *G. bergii* fue estudiada por Cussac y Ortubay (2002). *Gymnocharacinus bergii* tiene una gametogénesis sincrónica y una temporada reproductiva más bien corta, más temprana que la de los charácidos Neotropicales. Su modo reproductivo, cortejo y desove y la ausencia de dimorfismo sexual son semejantes a los de otros pequeños characínidos de ambientes lóticos. La mojarra desnuda es una especie sedentaria con caracteres precociales, tales como una baja fecundidad, y ovocitos ricos en vitelo, ligeramente adhesivos, grandes en relación con la pequeña talla de la hembra. El desarrollo es indirecto, con las larvas robustas y una adultez prolongada. Durante la ontogenia de *G. bergii*, las larvas premetamórficas tienen una boca subventral, facilitando la alimentación bentívora. Durante la metamorfosis, la boca cambia a una posición terminal, los dientes cambian a multicuspidados, y el corto y simple tubo digestivo desarrolla un asa y ciegos pilóricos. Los juveniles cambian su dieta para alimentarse de algas perifíticas. La desaparición de las escamas en los juveniles y adultos involucra el cese del crecimiento de las mismas y un proceso de rápida reabsorción. Varios caracteres difieren de las especies del resto de la familia: (a) el rhinosfenoides y el uroneural 2 nunca aparecen, ni siquiera como piezas cartilaginosas, (b) el cuarto basibranchial nunca se osifica, (c) el pseudourostylo, el uroneural 1 y la extraescápula están reducidos en los adultos, (d) los infraorbitales están también reducidos en tamaño y número en los adultos, (e) las escamas se forman durante la metamorfosis pero desaparecen durante el periodo juvenil y adulto. Estas diferencias son consideradas como una consecuencia de la baja competencia interespecífica, baja depredación y pequeño tamaño poblacional, permitiendo estos fenómenos de regresión (Miquelarena et al., 2005).

En el caso de los galáxidos, una tabla comparativa de características de su historia de vida puede encontrarse en Cussac et al. (2004) y una actualización reciente puede encontrarse en Cussac et al. (2020). *G. platei* presenta un desarrollo ovocitario sincrónico típico de un desovador sincrónico por grupos. Los ovocitos maduros miden entre 1031 y 1419 μm de diámetro. En base al índice gonadosomático, el desove ocurre abril y junio y está directamente relacionado con la temperatura del agua de los estratos profundos (profundidad > 30 m), pero no con el fotoperiodo. Las hembras de *G. platei* adquieren la madurez sexual con un largo de 105 mm, mientras que los machos lo hacen a tallas mayores (177 mm) (Milano y Barriga, 2018).

Uso del hábitat

El uso del hábitat debe ser considerado fundamentalmente en dos condiciones, el hábitat lacustre y

el hábitat riverino. Los lagos andino patagónicos son cuerpos de agua oligotróficos o ultraoligotróficos, altamente transparentes con muy bajas densidades de organismos en los diferentes niveles de sus redes tróficas, siendo éstas simples, con baja diversidad y poca abundancia de peces (Rechencq et al., 2011; 2014). El hábitat lacustre incluye una zona litoral (ubicada en los márgenes, altamente iluminada y con sectores con presencia de vegetación arraigada al sustrato) una zona limnética (ubicada por fuera de la litoral que concentra el mayor volumen de agua y posee una zona superior iluminada -fótica- y otra inferior sin presencia de luz -afótica-) y una zona bentónica profunda (compuesta por los sustratos, sin luz y, en múltiples sitios, con la presencia de una interfase fangosa). La mayor parte de la información, debido en gran medida a dificultades metodológicas, proviene del hábitat litoral y de la zona limnética fótica.

Galaxias maculatus exhibe experimentalmente un patrón donde el metabolismo se incrementa después de la salida del sol, con un máximo entre el mediodía y el atardecer. Esta especie se alimenta en la tarde hasta varias horas después del anochecer. *Galaxias maculatus* está en la zona litoral durante el día, desaparece de allí después de la puesta del sol y reaparece al amanecer. Las presas litorales son frecuentes en la dieta de *G. maculatus*, pero las pelágicas también están presentes en los animales pequeños (<50 mm) durante el crepúsculo y la noche (Milano et al., 2013). En particular, se ha demostrado que la radiación ultra violeta (UVR) afecta a los huevos y larvas de *G. maculatus*, dependiendo de la transparencia del agua y de la temperatura (Battini et al., 2000).

En el caso de ríos y arroyos la información disponible es mucho menor. En el río Pichileufu los tramos superiores están dominados por *O. mykiss* y *S. trutta*, mientras que los peces nativos, *H. macraei* y *P. trucha* son más abundantes aguas abajo. *H. macraei* habita mayormente aguas someras con alta velocidad y sustratos con espacios intersticiales importantes, independientemente de la abundancia de otros peces. Experimentalmente, *H. macraei* prefiere mayormente sustratos gruesos (>6 cm), evitando los finos (Barriga et al., 2013). En el caso de los arroyos de la cuenca del lago Nahuel Huapi, Lallement et al. (2020) observaron que la localización del arroyo, las precipitaciones, la altitud y la temperatura del aire son importantes predictores de la abundancia y de la estructura del ensamble de salmónidos. Las capturas totales mostraron el incremento de la captura por unidad de esfuerzo de oeste a este y de norte a sur, siendo *O. mykiss* la especie más abundante. Las mayores abundancias relativas de *O. mykiss* estuvieron sesgadas hacia el oeste, donde pequeñas cuencas con empinados valles sombreados son drenados por arroyos poco productivos con regímenes hidrológicos irregulares. Por su parte, la abundancia de *S. trutta* estuvo sesgada hacia el este, donde cuencas amplias, soleadas y de suave pendiente generan arroyos más productivos con regímenes hidrológicos más estables. Lallement et al. (2023) solo observaron evidencia de patrones en la distribución de salmónidos en los casos de barreras físicas para la colonización. Además, observaron que las abundancias relativas resultaron influenciadas por las precipitaciones y el relieve.

Interacciones tróficas

Un rasgo distintivo de los lagos andinos es la escasa presencia de especies planctófagas, representadas fundamentalmente por las formas larvales de *G. maculatus* (Cussac et al. 1992; Cervellini et al., 1993; Modenutti et al., 1993), *G. platei* (Barriga et al., 2002; 2011), *A. zebra* (Lattuca et al., 2007, 2008a y b) y *O. hatcheri* (Cussac et al. 1992; Cervellini et al., 1993; Battini et al., 1995) en la zona limnética y por sus juveniles y adultos en la zona litoral.

Los juveniles de *P. trucha* prefieren estratos litorales, vegetados y someros. Al año de edad, el 50% de los individuos alcanzan la madurez sexual y el 100% es reproductivo a los 3 años, haciendo un uso diferente de la zona litoral a lo largo del año (Buria et al., 2007a; Fernández et al., 2019).

En relación con la zona limnética de los lagos, las capas de dispersión de sonido (Sound scattering layers, SSLs), formadas por larvas y adultos de galáxidos, se encuentran tanto cercanas a la costa como en hábitats pelágicos, a diferentes horas del día. Estas SSLs se desplazan durante el amanecer y el atardecer, dependiendo de las fases lunares. Estas importantes migraciones verticales muestran que el hábitat pelágico profundo -zona afótica- provee refugio diurno para las larvas, generando un activo

flujo de energía y materia entre hábitats (Rechencq et al., 2011). Los peces mayores (>12 cm largo total) muestran preferencia por el hábitat costero en lagos estratificados y siempre son registrados como blancos individuales. Las larvas y los peces pequeños (<12 cm largo total) usan principalmente el hábitat pelágico con lago mezclado, formando densas SSLs. Sin embargo, durante la estratificación, muchos blancos individuales de este grupo son encontrados en hábitats tanto pelágicos como costeros (Rechencq et al., 2014). Esta presencia parece suficiente para sostener la piscivoría de las especies nativas (*O. hatcheri* y *P. trucha*) y exóticas (*O. mykiss*, *S. trutta*, *S. fontinalis*) (Macchi et al., 1999).

La disponibilidad alimentaria y el riesgo de depredación han mostrado afectar los fenotipos durante la historia de vida temprana de *G. maculatus*, que exhibe una compleja solución de compromiso entre la alimentación y la evitación de la depredación durante el crecimiento larval. Tanto el número de las categorías de alimento como de las presas ingeridas por las larvas están directamente relacionados con la densidad del zooplancton. El crecimiento larval está relacionado con la densidad del zooplancton y con la temperatura. Lagos con alta densidad de zooplancton y bajo riesgo de depredación tienen larvas con cuerpos más altos y pedúnculos caudales más cortos, mientras que en lagos con menos alimento y mayor riesgo de depredación las larvas son delgadas con cuerpos bajos y largos pedúnculos caudales (Barriga et al., 2012).

Los distintos estudios tróficos sobre peces nativos y salmónidos han mostrado importantes solapamientos dietarios y una clara piscivoría por parte de *P. trucha* y de las mayores tallas de salmónidos, en particular *S. trutta* (Macchi et al., 1999). Las especies nativas y los salmónidos introducidos particionan los recursos tróficos, principalmente a través del consumo de *Samastacus* y de *G. maculatus*, respectivamente. La dieta de la mayoría de las especies cambia con la talla, de insectos y amphípodos a *G. maculatus* y *Samastacus*. Las interacciones tróficas varían en asociación con la estacionalidad de las presas. En general, los peces se alimentan de las mismas presas cuando son capturados en el mismo estrato de profundidad, indicando un uso común de la comida y el espacio (Juncos et al., 2015). Los factores que han mostrado afectar la composición cuali cuantitativa del ensamble de peces en los lagos de las cuencas de los ríos Limay y Manso incluyen la cuenca, su área, el grado de conectividad, la temperatura (Fernández et al., 2018).

Las interacciones tróficas han demostrado tener una fuerte relación con la variación morfológica, posiblemente como una consecuencia de la condición de nichos laxamente ocupados esperable en el caso de nuestros lagos posglaciaros. Esta variación se ha observado a nivel cefálico en *P. trucha* (Cussac et al., 1998; Ruzzante et al., 1998; 2003; Crichigno et al., 2014), y en *O. hatcheri* (Crichigno et al., 2012; 2013) y a nivel de pedúnculo caudal en *G. platei* (Milano et al., 2002; 2006).

12 CONSERVACIÓN, PESCA Y ACUICULTURA

Conservación, pesca y acuicultura mantienen una relación compleja. La introducción de especies exóticas para la pesca deportiva en los finales del siglo XIX y principios del XX se realizó en un contexto de ignorancia del enorme efecto negativo de la introducción de especies exóticas sobre la biodiversidad. La alta capacidad de influencia de la pesca recreacional generó a su vez que se ampliaran y mantuvieran las actividades de siembra. Por su parte, tanto la conservación como la pesca deportiva tienen puntos de colisión con los avances de la acuicultura. En un mundo que necesita producir proteínas de manera acuciante, la conservación y las actividades humanas en general se encuentran en una creciente tensión, debido al aumento de la población humana y sus actividades transformadoras del ambiente. Sin embargo, no todas las acciones humanas van en contra de la conservación. Algunas paradójicamente pueden prevenir daños mayores.

Un punto generalmente ignorado cuando nos referimos a la conservación de los recursos genéticos es el de los recursos genéticos de especies exóticas que, pese a serlo, han mantenido su diversidad o incluso la han aumentado adaptándose a las condiciones particulares de nuestros ambientes, luego de décadas posteriores a su introducción. Uno de esos ejemplos son las poblaciones silvestres de *S. salar* en el Parque Nacional Los Alerces, identificadas como una posibilidad para el repoblamiento de lagos canadienses donde esas poblaciones se han perdido (Dimond & Smitka, 2005; Houde, 2015). Otro ejemplo es la población de

trucha arco iris del arroyo Valcheta, que muestra uno de los pocos ejemplos mundiales de adaptación a mayores temperaturas por parte de esta especie (Crichigno et al., 2018; 2021; Crichigno & Cussac, 2019).

Un detallado relevamiento, sectorizado por cuencas, de los datos de pesca, deportiva y comercial, en Patagonia puede ser encontrado en Baigún et al. (2022). Aquí trataremos de desglosar los impactos de ciertas acciones humanas, como el fraccionamiento de cuencas, las siembras y el cambio climático sobre temas de interés humano, como la conservación, la pesca y la acuicultura.

Fraccionamiento de cuencas

Es importante analizar los efectos de los represamientos sobre la ictiofauna patagónica, ya que están en curso nuevos emprendimientos sobre el río Santa Cruz y las vertientes Pacíficas compartidas con Chile. En el pasado, el represamiento del río Limay impidió el ascenso reproductivo de la lamprea *G. macrostoma* que ascendía desde el Atlántico para desovar en las nacientes del Limay y cuyas larvas permanecían en el río y luego descendían hacia el Atlántico (Riva-Rossi et al., 2020). De esta manera se generaron áreas, aguas arriba de las represas del Limay, donde la especie se encuentra presuntamente extirpada (Cussac, 2022e). De la misma manera, podría esperarse que nuevas represas aumentarían el aislamiento reproductivo entre poblaciones de *G. maculatus* (Carrea et al., 2013), generando posiblemente migraciones reproductivas aguas arriba desde el embalse hacia los ríos de cabecera, como las observadas en el embalse Piedra del Águila (Barriga et al., 2007). Es de señalar que Vera-Escalona et al. (2018) estiman que la restricción del flujo génico entre poblaciones de *G. platei* generada por la construcción de represas pondría en riesgo la conservación de la metapoblación en el lapso de unas pocas décadas.

Las mortandades de *P. trucha* observadas en el embalse Piedra del Águila en época reproductiva parecen señalar un conjunto de causas incluyendo la desaparición de arroyos (por inundación) y la destrucción de la zona litoral (por la oscilación de los niveles del embalse), ambas áreas normalmente usadas para el desove (Becker et al., 2018).

Paradójicamente, el represamiento del río Grande / Futaleufú, al mismo tiempo que embalsó cuatro lagos, impidió el avance aguas arriba de los salmónidos escapados de las instalaciones chilenas de cría intensiva en el Pacífico (Di Prinzio et al., 2015) particularmente de *Oncorhynchus tshawytscha*. De la misma manera, las represas sobre los ríos Limay y Neuquén constituyen una barrera para la dispersión de la carpa en la alta cuenca del río Negro, aunque la posibilidad de traslado aguas arriba por pescadores, como carnada viva, o acuaristas constituye una seria amenaza (Crichigno et al., 2016b).

Dado que los embalses hidroeléctricos de la cuenca del río Negro se construyeron sobre ríos previamente sembrados con salmónidos y con pejerreyes bonaerenses y una vez llenos fueron utilizados para el cultivo de truchas en jaulas, no es fácil diferenciar los sucesivos efectos de las introducciones, el embalsado y los cultivos sobre las poblaciones de peces nativos. A la fecha ha podido documentarse una importante presencia de trucha arco iris escapada de las pisciculturas del embalse Alicura (Cussac et al., 2014), un desplazamiento de *O. hatcheri* hacia localidades alejadas de las jaulas, y un importante desplazamiento de *P. trucha*, tanto espacial como trófico, hacia mayores profundidades y hacia una dieta bentófaga (Nabaes et al., 2017). Las truchas escapadas, por su parte, han demostrado ser capaces de adecuarse a una dieta natural semejante a la de sus conespecíficos silvestres (Nabaes et al., 2020).

Es importante tener en cuenta que posiblemente tengamos una visión sesgada sobre los impactos de las represas porque, de las 18 represas actualmente en funcionamiento en Patagonia y Cuyo, cuatro se encuentran como cadena de represas sobre el río Atuel (Los Nihuiles), cinco se encuentran como cadena de represas sobre el río Limay y cuatro como cadena de represas sobre el río Neuquén y sólo cinco se encuentran como represamientos únicos en los ríos San Juan (Ullum), Tunuyán (Carrizal), Colorado (Casa de Piedra), Chubut (Ameghino) y Grande (Futaleufú). Debemos hacer esta diferencia entre cadenas de represas y represamientos únicos porque en el primero de los casos prácticamente desaparecen los ríos aguas abajo de represa ya que se convierten en la cola del siguiente embalse. Así, estamos más acostumbrados a discutir la ecología de los peces en el embalse (Cussac et al., 1998; 2014; Nabaes et al., 2017; 2020) que a analizar los impactos que la operación de los embalses tiene sobre los ríos aguas abajo (Díaz et al., 2023).

Siembras

Actualmente continúan las actividades de siembra de salmónidos y pejerreyes bonaerenses en las diferentes jurisdicciones provinciales. No se autorizan siembras en jurisdicción de la Administración de Parques Nacionales pero, dado que se trata en su mayoría de cuencas compartidas, el impacto y la amenaza afecta igualmente las áreas protegidas.

Las acciones de siembra de peces exóticos han tenido el objetivo de promover la pesca recreativa (Macchi et al., 2008) sin considerar en sus inicios los efectos negativos sobre las comunidades nativas (McDowall, 2006). No sólo las siembras de salmónidos han puesto en riesgo la biodiversidad de los peces de la Patagonia sino también las siembras de pejerrey bonaerense (Crichigno et al., 2013; Conte-Grand et al., 2015, Rueda et al., 2017; Hughes et al., 2020) y la de la carpa común (Crichigno et al., 2016b). Si bien contamos con datos muy precisos sobre los efectos negativos de las especies exóticas la información de la contraparte (beneficios económicos, generación de puestos de trabajo, producción de insumos y equipos, valoración socio cultural, etc.) relacionada con los beneficios asociados a la pesca deportiva de especies exóticas carece de sistematización y esto posterga una adecuada discusión, siempre latente, que permita adoptar soluciones de compromiso de una manera técnicamente informada.

Un punto relevante respecto a las actividades de siembra dirigidas al mantenimiento de stocks para la pesca deportiva recae en el hecho recientemente documentado que muestra un deterioro de los rasgos adaptativos en aquellos casos en que los juveniles sembrados, provenientes de huevos de origen silvestre, han sido criados en instalaciones de cultivo. Pareciera que las causas de este fenómeno se encuentran en efectos epigenéticos que modifican la expresión génica y por lo tanto modifican patrones que resultan adaptativos en la población silvestre (Koch et al., 2022). No siempre los intentos de sostener poblaciones exóticas con fines de pesca deportiva encuentran la condición ambiental favorable. Un caso bien estudiado es el lago Traful, donde los intentos de incrementar la población de *S. salar* por medio de siembras se vieron repetidamente frustrados por las características inadecuadas de los ríos de desove, entre otros factores (Rechencq et al., 2017).

Cambio Climático Global

El cambio climático reconoce entre sus principales causas el aumento en las concentraciones atmosféricas de CO₂ y entre sus principales consecuencias el calentamiento global. Los estudios relativos a los efectos del CO₂ sobre los peces de Patagonia se limitan a los resultados de Crichigno et al. (2022) que indican la disminución de la sobrevida y el aumento de la frecuencia de malformaciones en embriones de *O. hatcheri* recolectados en el lago Morenito.

Los efectos del calentamiento tienen mayor documentación, habiéndose observado cambios en las abundancias litorales de salmónidos y percas (Aigo et al., 2008) relativos a sus respectivas preferencias térmicas (Aigo et al., 2014), cambios en la distribución de varias especies Neotropicales (Aigo et al. 2008; Becker et al., 2018), cambios en la permanencia de las poblaciones de algunas especies de galáxidos (Habit et al., 2010) y disminución en la sobrevida de embriones de *O. hatcheri* (Crichigno & Cussac, 2022).

Una interesante interacción puede observarse entre las crecientes actividades de acuicultura, con sus consiguientes escapes, el alerta que esto provoca en aquéllos interesados en la conservación de las especies nativas o en la calidad de la pesca recreacional y la preocupación que el calentamiento de las aguas impone a todos ellos. Un dato significativo es la demostrada capacidad de la trucha arco iris para adaptarse a mayores temperaturas (Crichigno et al., 2018, 2021; Crichigno & Cussac, 2019), lo cual genera expectativas positivas en los interesados en el cultivo y la pesca recreacional de esta especie exótica y alarma en los interesados en la conservación de las especies nativas. La capacidad de la trucha arco iris de una rápida adaptación a mayores temperaturas parece estar relacionada con los daños oxidativos provocados por las mayores temperaturas al menos sobre la línea germinal masculina (espermatogonias, espermatocitos, espermátidas y espermatozoides) favoreciendo mutaciones y cambios epigenéticos (Sevastei et al. 2023).

13 DIAGNÓSTICO Y RECOMENDACIONES

Parece haber existido una cambiante valoración de las especies de peces nativas y exóticas de la Patagonia. La aparente ausencia de diversidad, el desconocimiento y la falta de valoración de lo nativo fue el argumento subyacente a las masivas introducciones de especies de fines del siglo XIX y principios del siglo XX, seguida por la casi exclusiva valoración de salmónidos y pejerrey bonaerense como trofeos deportivos.

Particularmente, la pesca deportiva y comercial de carpas en el río Negro parece ser una actividad que debe ser promovida a fin de disminuir los riesgos de su translocación y sus impactos negativos aguas arriba de las represas del río Limay. Sin embargo, debe darse una cuidadosa consideración a los reportes sobre contaminación debida a compuestos orgánicos persistentes, compuestos organoclorados y metales pesados en carne de peces capturados en la cuenca (Ondarza et al., 2010; 2012; 2014; Arias et al., 2021). Merecen mencionarse los primeros estudios tendientes a estandarizar la histología de *P. trucha* en términos de biomonitoreo ambiental (Palma Leotta et al., 2017). Así como también los muy escasos trabajos que analizan los efectos del uso de la tierra sobre las comunidades acuáticas en los ríos de la Patagonia (Di Prinzio et al., 2009; Miserendino et al., 2011).

Recientemente, los consensos mundiales acerca del valor de la biodiversidad y las propias actividades de pesca deportiva devinieron hacia una fuerte valorización de las poblaciones de peces nativos y de la pristinidad de la condición ambiental. En ese marco, las tendencias parecen sugerir la adopción de herramientas de conservación y restauración en un marco de coexistencia con la pesca deportiva de truchas y pejerreyes y la acuicultura.

Las actividades de cultivo en embalses parecen contar por ahora con una adecuada licencia social dado el carácter originalmente modificado de los reservorios. Sin embargo, serán necesarias pautas de control y de mitigación (Cussac et al., 2014; Nabaes et al., 2017; 2020) a fin de minimizar impactos de los individuos escapados sobre las poblaciones nativas y las pesquerías silvestres en los ríos y lagos aguas arriba de los embalses. Por ejemplo, ha habido licencia para la acuicultura en los embalses del Limay pese a sus posibles efectos sobre ríos y lagos de los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Lanín. Sin embargo, parece no haber ocurrido lo mismo en relación con el embalse Futaleufú y el Parque Nacional Los Alerces.

Dado que las siembras ya han alcanzado el establecimiento de poblaciones autosostenidas para la pesca deportiva, y considerando sus efectos negativos sobre la conservación de especies nativas de peces, anfibios y aves, tal vez haya llegado el momento de abandonar definitivamente esta práctica.

Gran parte de las translocaciones de peces observadas entre cuencas parecen no tener otra explicación que el uso y transporte de carnada viva para la pesca deportiva. Si bien esta práctica está prohibida, parece que el cumplimiento normativo debe ser enfatizado.

14 AGRADECIMIENTOS

A la Universidad de Buenos Aires (UBA), la Universidad Nacional de La Plata (UNLP), y a la Universidad Nacional del Comahue (UNCO), al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Administración de Parques Nacionales.

A los compañeros de ruta.

15 REFERENCIAS

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Contreras Balderas, S., Bussing, W., Stiassny, M. L. J., Skelton, P., Allen, G. R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, J. V., Heibel, T. J., Wikramanayake, E., Olson, D., López, H. L., Reis, R. E., Lundberg, J. G., Sabaj Pérez, M. H. & Petry, P. (2008) Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* 58: 403-414.
- Adriaens, D., Baskin, J.N. & Coppens, H. (2010) Evolutionary morphology of trichomycterid catfishes: about hanging on and digging in. En: *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (Eds. J.S. Nelson, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson), Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Muenchen, Germany. 337-362 pp.
- Aedo, J. R., Belk, M. C., Habit, E. M. (2009) Geographic variation in age, growth and size structure of *Percilia irwini* from south-central Chile. *Journal of Fish Biology*, 74:278-84.
- Aigo, J. (2010) Interacción entre peces nativos y salmónidos en Patagonia: su vulnerabilidad al cambio climático. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue.
- Aigo, J. & Ladio A. (2016) Traditional Mapuche ecological knowledge in Patagonia, Argentina: fishes and other living beings inhabiting continental waters, as a reflection of processes of change. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 12: 56
- Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H., Gross, M., Barriga, J., Battini, M. (2008) Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18: 387-408.
- Aigo, J., Lattuca, M. E. & Cussac, V. (2014). Susceptibility of native perca (*Percichthys trucha*) and exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) to high temperature in Patagonia: different physiological traits and distinctive responses. *Hydrobiologia*, 736: 73–82.
- Allibone, R. M. & Wallis, G. P. (1993) Genetic variation and diadromy in some native New Zealand galaxiids (Teleostei: Galaxiidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 19–33.
- Allibone, R. M., Crawl, T. A., Holmes, J. M., King, T. M., McDowall, R. M., Townsend, C. R. & Wallis, G. P. (1996) Isozyme analysis of *Galaxias* species (Teleostei: Galaxiidae) from the Taieri River, South Island, New Zealand: a species complex revealed. *Biological Journal of the Linnean Society*, 57: 107– 127.
- Almirón, A., Azpelicueta, M., Casciotta, J., Lopez Cazorla, A. (1997) Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica*, 73:23–30.
- Alò, D., Correa, C., Arias, C., Cárdenas, L. (2013). Diversity of *Aplochiton* fishes (Galaxiidea) and the taxonomic resurrection of *A. marinus*. *PLoS ONE*, 8, e71577.
- Alò, D., Correa, C., Samaniego, H., Krabbenhoft, C. A. & Turner, T. F. (2019) Otolith microchemistry and diadromy in Patagonian river fishes. *PeerJ*, 7, e6149.
- Alvear, P., Rechencq, M., Macchi, P. J., Alonso, M. F., Lippolt, G. E., Denegri, M. A., Navone, G., Zattara, E., Garcia Asorey, M. I., Vigliano, P. H. (2007) Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral*, 17: 231–246.
- Arias, A. H., Macchi, P. A., Abrameto, M., Solimano, P., Migueles, N., Rivas, F. G., Funes, A. I., Calabrese, G., Soricetti, M., Bernardis, A., Baggio, R. B., Labaut, Y. & Marcovecchio, J. E.

- (2021) Negro River Environmental Assessment. En A. I. Torres & V. A. Campodonico (eds.), *Environmental Assessment of Patagonia's Water Resources, Environmental Earth Sciences*.
- Arratia, G. (1983) Preferencias de habitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 18: 217-237.
- Arratia, G. (1987) Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien*, 24: 1-120.
- Arratia, G. (1990) Development and diversity of the suspensorium of trichomycterids and comparison with loricatorioids (Teleostei: Siluriformes). *Journal of Morphology*, 205: 193-218.
- Arratia, G. (1992) Development and variation of the suspensorium of primitive catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. *Bonner Zoologische Monographien*, 32: 1-148.
- Arratia, G. & Menu-Marque, S. (1981) Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with comentarios on ecology and biogeography. *Zoologischer Anzeiger*, 206: 88-111.
- Arratia, G. & Quezada-Romegialli, C. (2017) Understanding morphological variability in a taxonomic context in Chilean diplomystids (Teleostei: Siluriformes), including the description of a new species. *PeerJ* 5: e2991.
- Arratia, G., Menu-Marque, S. & Rojas, G. (1978). About *Bullockia* gen. nov., *Trichomycterus mendozensis* n. sp. and revision of the family Trichomycteridae (Pisces, Siluriformes). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 13: 157-194.
- Arratia, G., Peñafort, B. & Menú-Marque, S. (1983) Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta*, 7: 48-108.
- Aschero, C. A., Goñi, R. A., Civalero, M. T., Molinari, R. L., Espinosa, S. L., Guraieb, A. G. & Bellelli, C.T. (1998). Holocenic Park: Arqueología del Parque Nacional Perito Moreno (PNPM) *Anales de la Administración de Parques Nacionales no. 17*.
- Azpelicueta, M. M. (1994a) Los diplomistidos en Argentina (Siluriformes, Diplomystidae). En: Castellanos, Z. (ed) *Pisces. Fauna de agua dulce de la República Argentina*, vol 40. PROFADU-CONICET, La Plata, pp 1-27.
- Azpelicueta, M. M. (1994b). Three east Andean species of *Diplomystes* (Siluriformes: Diplomystidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 5, 223-240.
- Azpelicueta, M. M. & Gosztonyi, A. (1998) Redescription of *Diplomystes mesembrinus* (Siluriformes, Diplomystidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 105: 901-910.
- Baigún C, & Ferriz, R. (2003) Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia, Argentina. *Organisms Diversity & Evolution*, 3: 151-159.
- Baigún, C., Casalnuovo, M., Quiroga, P., Riva-Rossi, C., Colautti, D., Solimano, P., Bovcon, N., Maiztegui, T. & Llompard, F. (2022) Fish and Fisheries of the Patagonian Steppe. En: Mataloni, G., Quintana, R.D. (eds) *Freshwaters and Wetlands of Patagonia. Natural and Social Sciences of Patagonia. Springer, Cham*.
- Barriga J. P., Milano, D. & Cussac, V. E. (2013) Variation in vertebral number and its morphological implication in *Galaxias platei*. *Journal of Fish Biology*, 83: 1321-1333.
- Barriga, J., Battini, M., García-Asorey, M., Carrea, C., Macchi, P. & Cussac, V. (2012) Intraspecific variation in growth and morphology of landlocked *Galaxias maculatus* during the limnetic period of its life history. *Hydrobiologia*, 679: 27-41.
- Barriga, J. P. & Battini, M. A. (2009) Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish, *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish*, 18: 395-405.
- Barriga, J. P., Chiarello-Sosa, J. M., Juncos, R. & Battini, M.A. (2015) Photo-identification and the effects of tagging on the Patagonian catfish *Hatcheria macraei*. *Environmental Biology of Fishes*, 98: 1163-1171.
- Barriga, J. P., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (2007). Annual dynamics variation of landlocked *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842) population in a northern Patagonia river: occurrence of juvenile upstream migration. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 128-135.

- Barriga, J. P., Battini, M. A., Macchi, P. J., Milano, D. & Cussac, V. E. (2002) Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36: 349-363.
- Battini, M., Rocco, V., Lozada, M., Tartarotti, B. & Zagarese, H. E. (2000) Effects of ultraviolet radiation on the eggs of landlocked *Galaxias maculatus* (Galaxiidae, Pisces) in northwestern Patagonia. *Freshwater Biology*, 44: 547-552.
- Becker, L. A., Battini, M. A., Barriga, J. P., Azpelicueta, M. M., Johnson, J. B. & Cussac, V.E. (2023) Morphologic and genetic variation within a relict Andean catfish, *Hatcheria macraei*, and its relationship with *Trichomycterus areolatus* and *Bullockia maldonadoi* (Siluriformes: Trichomycteridae). *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 95: e20211007.
- Becker, L. A., Crichigno, S. A. & Cussac, V. E. (2018) Climate change impacts on freshwater fishes: a Patagonian perspective. *Hydrobiologia*, 816: 21-38.
- Bello, M. T. (2002) Los peces autóctonos de la Patagonia Argentina. Distribución natural. Cuadernos Universitarios no 43. CRUB-UNCo. SIN-0325-6308/43, 56 p.
- Benzie, V. (1968) Stages in the normal development of *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 2: 606-627.
- Berra, T. M. (2003). Family Galaxiidae. *Check list of freshwater fishes of south and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 503-506.
- Berra, T. M., Crowley, L., Ivantsoff, W. & Fuerst, P.A. (1996) *Galaxias maculatus*: an explanation of its biogeography. *Marine and Freshwater Research*, 47: 845-849.
- Bice, C., Raadik, T., David, B., West, D., Franklin, P., Allibone, R., Ling, N., Hitchmough, R. & Crow, S. (2019) *Galaxias maculatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T197279A129040788.
- Boy, C. C., E. Morriconi & Calvo, J. (2007) Reproduction in puyen, *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae), in the southernmost extreme of distribution. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 547-554.
- Buria L., Walde, S. J., Battini, M., Macchi, P. J., Alonso, M., Ruzzante, D. E. & Cussac, V.E. (2007a) Movement of a South American perch *Percichthys trucha* in a mountain Patagonian lake during spawning and prespawning periods. *Journal of Fish Biology*, 70: 215-230.
- Buria, L., Albariño, R., Villanueva, V. D., Modenutti, B., & Balseiro, E. (2007b) Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology*, 168(2), 145.
- Buria, L. M., Albarino, R. J., Modenutti, B. E. & Balseiro, E. G. (2009) Temporal variations in the diet of the exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in an Andean-Patagonian canopied stream. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 3-15.
- Burridge, C. P., McDowall, R. M., Craw, D., Wilson, M. V. H. & Waters, J. M. (2012) Marine dispersal as a pre-requisite for Gondwanan vicariance among elements of the galaxiid fish fauna. *Journal of Biogeography*, 39: 306-321.
- Cahiza, P. A. Ictioarqueología de las lagunas de Guanacache (Mendoza, Argentina). Identificación y estacionalidad de captura a partir del análisis de otolitos sagitales. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXVIII, 2003*. Buenos Aires. ISSN 0325-2221.
- Campos, H. (1970a) *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 31: 5-20.
- Campos, H. (1970b) Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Noticuario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago*, 162: 3-9.
- Campos, H. (1973) Migration of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Galaxiidae, Pisces) in Valdivia Estuary, Chile. *Hydrobiologia*, 43: 301-312.
- Campos, H. (1974) Population studies of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Osteichthyes: Galaxiidae) in Chile with reference to the number of vertebrae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 9: 55-76.
- Campos, H., Gavilán, J. F., Murillo, V. & Alarcón, P. (1996) Presencia de *Cheirodon australe* (Pisces: Characidae) en Lago Tarahuin (Isla Grande de Chiloé, 42-40S, Chile) y su significado zoogeográfico. *Medio Ambiente*, 13: 69-79.

- Carrea, C., Barriga, J. P., Cussac, V. E. & Ruzzante, D. E. (2012). Genetic and phenotypic differentiation among *Galaxias maculatus* populations in a Patagonian postglacial lake system. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 368–382.
- Carrea, C., Cussac, V. E. & Ruzzante, D. E. (2013) Genetic and phenotypic variation among *Galaxias maculatus* populations reflects contrasting landscape effects between northern and southern Patagonia. *Freshwater Biology*, 58: 36-49.
- Castro, M. G., Vieira, J. P., Brick Peres, M., Albieri, R. J., Mendonça, J. T., Villwock de Miranda, L., Fadré, N. N., Padovani-Ferreira, B., da Silva, F. M. S., Rodrigues, A. M. T., Chao, L. & Lyons, T.J. (2019) *Mugil liza*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T190409A82663013.
- Cazzaniga, N. J. (1978) Presencia de *Cheirodon interruptus* en el valle bonaerense del Río Colorado (Pisces, Tetragonopteridae). *Neotrópica*, 24: 25–46
- 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.
- Chapman, A., Morgan, D. L., Beatty, S. J. & Gill, H. S. (2006) Variation in life history of land-locked lacustrine and riverine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842) in Western Australia. *Environmental Biology of Fishes*, 77: 21–37.
- Chiarello-Sosa, J. M., Battini, M. A. & Barriga, J. P. (2018) Latitudinal phenotypic variation in the southernmost trichomycterid, the catfish *Hatcheria macraei*: an amalgam of population divergence and environmental factors. *Biological Journal of the Linnean Society*, 124: 718–731.
- Cione, A. L. & Báez, A. M. (2007) Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años. *Ameghiniana*, 11: 195–220.
- Cione, A. L., Reguero, M. A. & Acosta Hospitaleche, C. (2007) Did the continent and sea have different temperatures in the northern Antarctic peninsula during the middle Eocene? *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 62: 586–596.
- Colihueque, N., Corrales, O. & Yáñez, M. (2017) Morphological analysis of *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 from southern Chilean rivers using a truss-based system (Siluriformes, Trichomycteridae). *ZooKeys*, 695: 135–152.
- Conte-Grand, C., Sommer, J., Ortí, G. & Cussac, V. (2015) Populations of *Odontesthes* (Teleostei: Atheriniformes) in the Andean Region of Southern South America: body shape and hybrid individuals. *Neotropical Ichthyology*, 13: 137-150.
- Cordi, V., Ortubay, S. & Lozada, M. (2005) Visual cues during the alarm reaction of *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae). *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 487-491.
- Coutant, C. C. (1973) Effect of thermal shock on vulnerability of juvenile salmonids to predation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30: 965–973.
- Crichigno, S. A. & Cussac, V. E. (2019) Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) adaptation to a warmer climate: the performance of an improved strain under farm conditions. *Aquaculture International*, 27: 1869–1882.
- Crichigno, S. A. & Cussac, V. E. (2022) The effects of CO₂ level and temperature on embryos and free embryos of the Patagonian pejerrey *Odontesthes hatcheri* (Actinopterygii, Atherinopsidae). *Hydrobiologia* 849: 4787–4801.
- Crichigno, S. A., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (2012) Early morphological variation and induction of phenotypic plasticity in Patagonian pejerrey. *Neotropical Ichthyology*, 10: 341-348.
- Crichigno, S., Conte-Grand, C., Battini, M. & Cussac, V. (2013) Cephalic morphological variation in freshwater silversides, *Odontesthes hatcheri* and *Odontesthes bonariensis* in Patagonia: introgression and ecological relationships. *Journal of Fish Biology*, 83: 542-559.
- Crichigno, S. A., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (2014) Diet induces phenotypic plasticity of *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) (Perciformes, Percichthyidae) in Patagonia. *Zoologischer Anzeiger*, 253:192–202.
- Crichigno, S. A., Hattori, R. S., Strüssmann, C. A. & Cussac, V. (2016a) Morphological comparison of wild, farmed and hybrids of two South American silversides, *Odontesthes bonariensis* and *Odontesthes hatcheri*. *Aquaculture Research*, 47: 1797-1808.

- Crichigno S., Cordero, P., Blasetti, G. & Cussac, V. (2016b) Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus 1758) in Southern South America: changes and expectations, westward and southward. *Journal of Fish Biology*, 89: 403–416.
- Crichigno, S. A., Becker, L. A., Orellana, M., Larraza, R., Mirena, G., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (2018) Rainbow trout adaptation to a warmer Patagonia and its potential to increase temperature tolerance in cultured stocks. *Aquaculture Reports*, 9: 82-88
- Crichigno, S. A., Orellana, M., Larraza, R., Mirena, G. & Cussac, V. E. (2021) Thermal effects in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) F1 embryos (farmed female x wild thermal-resistant male). *Journal of Fish Biology*, 99: 197-205.
- Cuello, M., Perotti, M., & Iglesias, G. (2009) Dramatic decline and range contraction of the Endangered Patagonian frog *Atelognathus patagonicus* (Anura, Leptodactylidae). *Oryx*, 43: 443-446.
- Cussac, V. (2022a) *Aplochiton marinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T1866A176549381.
- Cussac, V. (2022b) *Aplochiton taeniatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176549691A176549801.
- Cussac, V. (2022c) *Aplochiton zebra*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176549999A178542222.
- Cussac, V. (2022d) *Galaxias platei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176561197A176561203.
- Cussac, V. (2022e) *Geotria macrostoma*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176988285A176988299.
- Cussac, V. (2022f) *Hatcheria macraei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176562198A176562220.
- Cussac, V. (2022g) *Odontesthes hatcheri*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176559262A176559269. Accessed on 28 February 2023.
- Cussac, V. 2022h. *Olivaichthys viedmensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176560668A176560685. Accessed on 28 February 2023.
- Cussac, V. 2022i. *Percichthys trucha*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T176561760A176561775.
- Cussac, V. & Ortubay, S. (2002) Gametogenesis and development of *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae): reproductive mode relative to environmental stability. *Environmental Biology of Fishes*, 63:289-297.
- Cussac, V. E., Cervellini, P. M. & Battini, M. A. (1992) Intralacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae) during their early life history. *Environmental Biology of Fishes*, 35: 141-148.
- Cussac, V. E., Ruzzante, D., 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., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M., Barriga, J., Battini, M. & Gross, M. (2004) The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post glacial history. *Journal of Biogeography*, 31: 103-122.
- Cussac, V. E., Fernández, D. A., Gómez, S. E. & López, H. L. (2009) Fishes of Southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiology and Biochemistry* 35: 29-42.
- Cussac, V. E., Becker, L. A., Aigo, J., Conte-Grand, C., Blasetti, G., Cordero, P., Crichigno S. & Nabaes, D. (2014) Abundance of native fishes, wild introduced salmonids, and escaped farmed rainbow trout in a Patagonian reservoir. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*, 19: 74–85.
- Cussac, V. E., Habit, E., Ciancio, J., Battini, M. A., Riva Rossi, C., Barriga, J. P., Baigún, C. & Crichigno, S. (2016) Freshwater fishes of Patagonia: Conservation and fisheries. *Journal of Fish Biology*, 89: 1068-1097.
- Cussac, V., Quiroga, S., Kacoliris, F., Povedano, H., Crichigno, S., Becker, L. & Baigún, C. 2019. *Gymnocharacinus bergii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T40695A119048712.

- Cussac, V., Barrantes, M., Boy, C. C., Górski, K., Habit, E., Lattuca, M. & Rojo, J. (2020) New insights into the distribution, physiology and life histories of South American galaxiids, and potential threats to this unique fauna. *Diversity*, 12: 178.
- Darlington, P. J. (1957) Zoogeography: the geographical distribution of animals. New York; John Wiley; 1957. 675 p.
- De Buen, F. (1958) Ictiología. La familia Ictaluridae nueva para la fauna aclimatada de Chile y algunas consideraciones sobre los Siluroidei indígenas. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 4: 146-158.
- de Pinna, M. C. C. (1998) Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses. p. 279-330. En L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena and C. A. S. Lucena (eds.) *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Porto Alegre: EDIPUCRS.
- Díaz, G.; Górski, K.; Manosalva, A.; Toledo, B.; Habit, E. (2023) Fragmentation level drives local fish assemblage diversity patterns in fragmented river basins. *Diversity*, 15: 352.
- Dimond, P. & Smitka, J. (2005) Evaluation of selected strains of Atlantic salmon as potential candidates for the restoration of Lake Ontario. *Trout Unlimited Canadian Technical Report ON-012*, 41 pp.
- Di Prinzio, C. Y., Casaux R. J. & Miserendino, M. L. (2009) Effects of land use on fish assemblages in Patagonian low order streams. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 45:267-277.
- Di Prinzio, C. Y., Rossi, C. R., Ciancio, J., Garza, J. C. & Casaux, R. (2015) Disentangling the contributions of ocean ranching and net-pen aquaculture in the successful establishment of Chinook salmon in a Patagonian basin. *Environmental Biology of Fishes*, 98: 1987–1997.
- Dyer, B. (2000) Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*, 19: 77–98
- Eigenmann, C. H. (1909) Fresh water fishes of Patagonia and an examination of the archiplata-archelenis theory. Reports of Princeton University expeditions to Patagonia, 1896-1899.
- Fernández, L. & Andreoli Bize, J. (2015) *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Siluriformes, Trichomycteridae): new record from northwestern Argentina. *Check List*, 11: 1672.
- Fernández, M. V., Lallement, M., Rechencq, M., Vigliano, P. H., Sosnovsky, A. & Macchi, P. J. (2018) Top predator fish assemblages in Northern Patagonia, Argentina. What factors regulate their patterns of distribution and abundance? *Austral Ecology*, 43, 651-662.
- Ferriz, R. A. (1987) Alimentación del pejerrey patagónico *Patagonina hatcheri* (Eigenmann, 1909) en el embalse Ramos Mexia, Neuquén, Argentina. *Hydrobiologia*, 6: 61-66.
- 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.
- Ferriz, R. A., Bentos, C. A., Fernández, E. M. & López, G. R. (2011) Reproducción y dinámica poblacional de *Cheirodon interruptus* (Ostariophysi: Characidae) en el arroyo El Portugués, alta cuenca del río Samborombón, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39: 151-160.
- Figuerola-Muñoz, G., Olivos, J. A., Arismendi, I., Fabiano, G., Laporta, M., Silveira, S., Gonzalez-Berganzoni, I., Pavez, G., Ernst, B., Ciancio, J. Z., Harrod, C., Di Prinzio, C. Y., Chalde, T., Murphy, C. A. & Gomez-Uchida, D. (2023) Contemporary distribution of non-native Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in South America. *Biological Invasions*, <https://doi.org/10.1007/510530-023-03083-7>.
- Fraser, C. I., Nikula, R., Ruzzante, D. E. & Waters, J. M. (2012) Poleward bound: biological impacts of Southern Hemisphere glaciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 27: 462-471.
- Frederico, R. G. (2022) *Jenynsia lineata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T186779A1818254.
- Fry, F. E. J. (1971) Effects of environmental factors on the physiology of fish. En Hoar, W. S. & D. J. Randall (eds), *Fish Physiology*, Vol. 6. Academic Press, New York: 1–98.
- García Llorca, J. & Cahiza, P. A. (2007) Aprovechamiento de recursos faunísticos en las lagunas de Guanacache (Mendoza, Argentina). Análisis zooarqueológico de La Empozada y Altos de Melián II. *Chungara, Revista de Antropología Chilena*, 39: 117-133.

- Gómez, S. E. (1990). Some thermal ecophysiological observations on the catfish *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Pisces, Trichomycteridae). *Biota*, 6: 89–95.
- Gosztonyi, A. E. (1988) Peces del río Chubut inferior, Argentina. *Physis*, 46: 41-50.
- Gosztonyi, A. E. & McDowall, R. M. (1974) Zoogeography of *Galaxias maculatus* in South America. *Copeia*, 4: 978–979.
- Grande, L. (1987) Redescription of *Hypsidoris farsonensis* (Teleostei: Siluriformes), with a reassessment of its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7: 24-54.
- Gross, M. R., Coleman, R. M. & McDowall, R. M. (1988) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, 239: 1291-1293.
- Habit, E., Victoriano, P. & Campos, H. (2005) Ecología trófica y aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* (Pisces, Trichomycteridae) en ambientes lóticos artificiales. *Revista de Biología Tropical*, 53: 195-210.
- Habit, E., Dyer, B. & Vila, I. (2006) Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70: 100–112.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D., Walde, S., Belk, M., Cussac, V., Gonzalez, J. & Colin, N. (2010) Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 697–710.
- Houde, A.L.S. (2015) Restoration of native biodiversity in altered environments: reintroduction of atlantic salmon into lake Ontario. Ph.D. Thesis. The University of Western Ontario. London, Ontario, Canada.
- Hubert, N. & Renno, J. F. (2006) Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414–1436.
- Koch, I. J., Nuetzel, H. M. & Narum, S. R. (2022) Epigenetic effects associated with salmonid supplementation and domestication. *Environmental Biology of Fishes*, <https://doi.org/10.1007/s10641-022-01278-w>.
- Körber, S. & Ortubay, S. (2004) Literature published on the naked tetra *Gymnocharacinus bergii* (Characiformes: Characidae: Gymnocharacinae) from Patagonia, Argentina. *Zeitschrift für Fischkunde*, 7: 5-8.
- Lallement, M. E., Rechencq, M., Fernández, M.V., Zattara, E., Sosnovsky, A., Vigliano, P., Garibotti, G., Alonso, M. F., Lippolt, G. & Macchi, P. J. (2020) Landscape factors modulating patterns of salmonid distribution during summer in north Patagonian rivers. *Journal of Fish Biology*, 97: 753-762.
- Lallement, M. E., Rechencq, M., Zattara, E. E. (2023) Assembly of non-native fishes in North Patagonian streams: Species occurrence and abundance respond to different spatial scales. *Ecology of Freshwater Fish*, 32, 348-358.
- Lattuca, M.E. (2006) Ecología e historia de vida de *Aplochiton* (Pisces, Galaxiidae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue.
- Lattuca, M. E., Brown, D., Castiñeira, L., Renzi, M., Luizon, C., Urbanski J. & Cussac, V. (2008a) Reproduction of landlocked *Aplochiton zebra* Jenyns (Pisces, Galaxiidae). *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 394-405.
- Lattuca, M. E., Battini, M. A. & Macchi, P. J. (2008b) Trophic interactions among native and introduced fishes in a northern Patagonian oligotrophic lake. *Journal of Fish Biology*, 72: 1306–1320.
- Ling, N., Gleeson, D. M., Willis, K. J. & Binzegger, S. U. (2001) Creating and destroying species: the ‘new’ biodiversity and evolutionary significant units among New Zealand’s galaxiid fishes. *Journal of Fish Biology*, 59: 209–222.
- Liotta, J. (2006) Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. *ProBiota. Serie Documentos 3*. Universidad Nacional de La Plata, p 701
- López, H. L., Miquelarena, A. M. (2005) Biogeografía de los peces continentales de la Argentina. En: Llorente Bousquets J, Morrone JJ (eds) *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Red Iberoamericana de Biogeografía y entomología sistemática* (RIBES XII.I-CYTED), Mexico.
- López, H. L., Morgan, C. C. & Montenegro, M. J. (2002) Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota, Serie Documentos N.º 1*, Universidad Nacional de La Plata.
- López, H. L. & Nadalin, D. (2018) El Museo de La Plata: aportes al conocimiento y divulgación

- de *Gymnocharacinus bergii*. *ProBiota*, FCNyM, UNLP, La Plata, Argentina, Serie Documentos: 53:1-9. ISSN 1666-731X.
- López, H. L., Menni, R. C., Donato, M. & Miquelarena, A. M. (2008) Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical regions): an analysis using freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 35: 1564–1579.
- López, H., Pérez, C., Kacoliris, F., Petracci, P., Gosztonyi, A., Povedano, H. & Miquelarena, A. (2013) ¿Qué implicancias tiene la presencia de *Cheirodon interruptus* en la Meseta de Somuncurá? 3° Simposio Argentino de Ictiología. Santa Fé. Argentina.
- López, H. L., Capatto, J., Oldani, N. & Peteán, J. (2003) Aspectos históricos y estado del conocimiento de la ictiofauna continental argentina. Universidad Nacional del Litoral.
- Lopretto, E. C., Menni, R. C. (2003) Raúl Ringuelet: la zoogeografía como síntesis. En: Morrone JJ, Llorente J Bousquets (eds), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF, pp 75–85
- Lozada, M., Ortubay, S. & Cussac, V. (2000) Fright reaction in *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae), a relic fish from Patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 227-232.
- Lundberg, J. G., Berra, T. M. & Friel, J. P. (2004) First description of small juveniles of the primitive catfish *Diplomystes* (Siluriformes: Diplomystidae) *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 15: 71-82.
- Macchi, P. J., Vigliano, P. H., Pascual, M. A., Alonso, M., Denegri, M. A., Milano, D., Garcia Asorey, M. & Lippolt, G. (2008) Historical policy goals for fish management in northern continental Patagonia, Argentina: a structuring force of actual fish assemblages? *American Fishery Society Symposiums*, 49: 331–348.
- 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.
- Maldonado-Márquez, A., Contador, T., Rendoll-Cárcamo, J., Moore, S., Pérez-Troncoso, C., Gomez-Uchida, D. & Harrod, C. (2020) Southernmost distribution limit for endangered Peladillas (*Aplochiton taeniatus*) and non-native coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) coexisting within the Cape Horn biosphere reserve, Chile. *Journal of Fish Biology*, 96: 1495-1500.
- Mantinian, J. E. (2011) Sistemática y distribución de peces de la subfamilia Cheirodontinae (Teleostei: Characiformes: Characidae) de la Argentina. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Mantinian, J. E., Miquelarena, A. M. & Ponte Gómez, J. (2012) Peces continentales de la Argentina: iconografía. *Cheirodon interruptus*. *ProBiota*, Serie Técnica y Didáctica N° 12(04). FCNyM, UNLP. ISSN 1515-9329.
- Mataloni, G. & Quintana, R. D. (2022) *Freshwaters and Wetlands of Patagonia Ecosystems and Socioecological Aspects*. Springer International Publishing.
- McDowall, R. M. (1968) *Galaxias maculatus* (Jenyns), the New Zealand whitebait. *Fisheries Research Bulletin (Wellington, N.Z.)*; N°. 2.
- McDowall, R. M. (1970) The galaxiid fishes of New Zealand. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 139: 341-431.
- McDowall, R. M. (1971a) The galaxiid fishes of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 50: 33–73.
- McDowall, R. M. (1971b) Fishes of the family Aplochitonidae. *Journal of the Royal Society New Zealand*, 1: 31–52.
- McDowall, R. M. (1972) The species problem in freshwater fishes and the taxonomy of diadromous and lacustrine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns). *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 2: 325-367.
- McDowall, R.M. (1980) Freshwater fishes and plate tectonics in the southwest Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 31: 337–351.
- McDowall, R. M. (1997) The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7: 443-462.
- McDowall, R. M. (1998) Phylogenetic relationships and ecomorphological divergence in sympatric

- and allopatric species of *Paragalaxias* (Teleostei: Galaxiidae) in high elevation Tasmanian lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 53: 235-257.
- McDowall, R. M. (1999) Caudal skeleton in *Galaxias* and allied genera (Teleostei: Galaxiidae). *Copeia*, 1999: 932-939.
- McDowall, R. M. (2001) Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish and Fisheries*, 2: 278-285.
- McDowall, R. M. (2003b) 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. (2004) What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31: 345-351.
- McDowall, R. M. (2006) Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 16: 233-422.
- McDowall, R. M. (2008) Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*, 35: 501-508.
- McDowall, R. M. & Pankhurst, N. W. (2005) Loss of negative eye-size allometry in a population of *Aplocheilichthys zebra* (Teleostei: Galaxiidae) from the Falkland Islands. *New Zealand Journal of Zoology*, 32: 17-22.
- 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. (2003a) Variation in vertebral number in galaxiid fishes (Teleostei: Galaxiidae): A legacy of life history, latitude and length. *Environmental Biology of Fishes*, 66: 361-381.
- McNab, B. K. (2002) The physiological ecology of Vertebrates. A view from energetics. Cornell University, New York: 576 pp.
- Menni, R. C. (2004) Peces y ambientes en la Argentina continental. Buenos Aires, Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 316 p
- Menni, R. C. & S. E. Gómez (1995) On the habitat and isolation of *Gymnocharacinus bergi* (Osteichthyes: Characidae). *Environmental Biology of Fishes*, 42: 15-23.
- Milano, D. (2003) Biología de *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae): especializaciones relativas a su distribución. Doctorate Thesis. Universidad Nacional del Comahue.
- Milano, D. & Vigliano, P.H. (1997) Nuevos registros de *Galaxias platei* Steindachner, 1898 en lagos andinos-patagónicos (Teleostei: Osmeriformes: Galaxiidae). *Neotropica*, 43: 109-111.
- Miquelarena, A. (1982) Estudio comparado del esqueleto caudal en peces Characoideos de la República Argentina II. Familia Characidae. *Limnobiós*, 2: 277-304.
- Miquelarena, A., Ortubay, S. & Cussac, V. (2005) Morphology, osteology and reductions in the ontogeny of the scaleless characid *Gymnocharacinus bergi*. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 510-518.
- Miquelarena, A. & Arámburu, R. (1983) Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae). *Limnobiós*, 2: 491-512.
- Miserendino, M. L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C. Y., Brand, C & Kutschker, A. M. (2011) Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams science of the total Environment, 409:612-624.
- 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.
- Moore, J. S., Glow, J.L., Taylor, E.B. & Hendry, A. P. (2007) Quantifying the constraining influence of gene flow on adaptive divergence in the lake-stream three spine stickleback system. *Evolution*, 6: 2015-2026.
- Morrone, J. J. (2004) La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena*, 28: 41-50.
- Morrone, J. J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean

- islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494
- Motani, R. & Wainwright, P. C. (2015) How warm is too warm for the life cycle of actinopterygian fishes?. *Scientific reports*, 5: 11597.
- Moyle, P. B. & Cech, J. J. (2004) *Fishes: An introduction to ichthyology*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall.
- Muñoz-Ramírez C. P., Unmack, P. J., Habit, E., Johnson, J. B., Cussac, V. E. & Victoriano, P. (2014) Phylogeography of the ancient catfish family Diplomystidae: biogeographic, systematic, and conservation implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 73: 146–160.
- Nabaes Jodar, D. N., Becker, L. A., Cordero, P., Blasetti, G. & Cussac, V. E. (2017) Native and exotic fishes in a Patagonian reservoir with rainbow trout cage culture: spatial and trophic resource use. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 418: 33.
- Nabaes Jodar, D. N., Cussac, V. E. & Becker, L. A. (2020) Into the wild: Escaped farmed rainbow trout show a dispersal-associated diet shift towards natural prey. *Hydrobiologia*, 847: 105-120.
- Navone, G. (2006) Distribución y uso del hábitat de la ictiofauna en el río Pichi Leufu. *Licentiate Thesis. Universidad Nacional del Comahue*. 116 p
- Oliveros, O. B. & Cordiviola de Yuan, E. (1974) Contribución al conocimiento de la biología del “puyen” *Galaxias variegatus* (Lesson) del lago Argentino, provincia de Santa Cruz (Pisces, Galaxiidae). *Physis*, 33: 227–231.
- Olivos, J. A., Arismendi, I., Penaluna, B. E., Flitcroft, R., Huertas Herrera, A., Firman, J., & Giannico, G. (2023) An environmental resistance model to inform the biogeography of aquatic invasions in complex stream networks. *Journal of Biogeography*, 0:1–15.
- Ondarza, P. M., Miglioranza, K. S. B., Gonzalez, M., Shimabukuro, V. M., Aizpún, J. E. & Moreno, V. J. (2010) Organochlorine compounds in common carp (*Cyprinus carpio*) from Patagonia Argentina. *Journal of the Brazilian Society of Ecotoxicology*, 5: 41–47.
- Ondarza, P. M., Gonzalez, M., Fillmann, G. & Miglioranza, K. S. B. (2012) Increasing levels of persistent organic pollutants in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) following a mega-flooding episode in the Negro River basin, Argentinean Patagonia. *Science of the Total Environment*, 419: 233–239.
- Ondarza, P. M., Gonzalez, M., Fillmann, G. & Miglioranza, K. S. B. (2014) PBDEs, PCBs and organochlorine pesticides distribution in edible fish from Negro River basin, Argentinean Patagonia. *Chemosphere*, 94: 135–142.
- Ortubay, S. & Cussac, V. (2000) Threatened fishes of the world: *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae). *Environmental Biology of Fishes*, 58: 144-144.
- Ortubay, S., Semenas, L., Úbeda, C., Quaggiotto, A. & Viozzi, G. (1994) Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia argentina y sus parásitos metazoos, Río Negro, Argentina, Subsecretaría de Recursos Naturales, 110 p.
- 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* Steindachner 1903. *Environmental Biology of Fishes*, 49: 341-350.
- Ortubay, S., Lozada, M. & Cussac, V. (2002) Aggressive behaviour between *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae) and other Neotropical fishes from a thermal stream in Patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 63: 341-346.
- Ortubay, S., Cussac, V., Battini, M., Barriga, J., Aigo, J., Alonso, M., Macchi, P., Reissig, M., Yoshioka, J. & Fox, S. (2006) Is the decline of birds and amphibians in a steppe lake of northern Patagonia a consequence of limnological changes following fish introduction? *Aquatic Conservation*, 16: 93-105.
- Palma Leotta, M. E., Caliria, M. N. & Cáceres, A. R. (2017) Caracterización histológica e histoquímica de branquia, hígado y riñón de perca criolla (*Percichthys trucha*, Valenciennes, 1833) para su uso en biomonitorio ambiental. *Acta Microscopica*, 26: 32-45.
- Pardo, R. (2002) Morphologic differentiation of *Trichomycterus areolatus* Valenciennes 1846 (Pisces: Siluriformes: Trichomycteridae) from Chile. *Gayana*, 66: 203-205.

- 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.
- Pascual, M. A., Cussac, V., Dyer, B., Soto, D., Vigliano, P., Ortubay, S. & Macchi, P. (2007) Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10: 212–227
- Peredo, S. & Sobarzo, C. (1994) Actividad gonádica estacional de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) en el río Cautín, IX Región, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 65: 65-70.
- Piovano, E. L., Ariztegui, D., Córdoba, F., Cioccale, M. & Sylvestre, F. (2009) Hydrological variability in South America below the tropic of Capricorn (Pampas and Patagonia, Argentina) during the last 13.0 ka. Chapter 14. En F. Vimeux et al. (eds), *Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions, Developments in Paleoenvironmental Research 14*. Springer, Berlin.
- Pollard, D. A. (1971) The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). I. Life cycle and origin. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 22: 91–123.
- Porcel, S., Saad, J. F., Marinone, M. C., Izaguirre, I. & Lancelotti, J. (2022) Influence of the fish introduction in lakes of the arid southern Patagonia. En: Mataloni, G., Quintana, R.D. (eds) *Freshwaters and Wetlands of Patagonia. Natural and Social Sciences of Patagonia*. Springer, Cham.
- Rechencq, M., Vigliano, P. H., Lippolt, G. E., Alonso, M. F., Macchi, P. J., Alvear, P. A., Hougham, V., Denegri, M. A., Blasetti, G., Juncos, R., Fernandez, M. V., Lallement, M. E. & Juarez, S. M. (2017) Modelling and management options for salmonid sport fisheries: A case study from Patagonia, Argentina. *Fisheries Management and Ecology*, 24: 103-116.
- Reissig, M., Trochine, C., Queimaliños, C., Balseiro, E. & Modenutti, B. (2006) Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132: 437–447.
- Revenge, J. (2003) Polución asociada a la piscicultura de trucha arcoiris en jaulas. Efectos parasitológicos sobre peces autóctonos de la Patagonia. Magister Thesis, Universidad de Buenos Aires.
- Riestra, C., Díaz de Astarloa, J., Vieira, J. P., Buratti, C., Irigoyen, A., Landaeta, M. & Hüne, M. (2020) *Paralichthys orbignyanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T195088A165017950.
- Ringuelet, R. A. (1965) Diferenciación geográfica del “Otuno” *Diplomystes viedmensis* Mac Donagh, 1931 (Pisces, Siluriformes). *Physis*, 25:89–92.
- Ringuelet, R. A. (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2:1–122.
- Ringuelet, R. A. (1982) Una nueva subespecie del bagre patagonico *Diplomystes viedmensis* Mac Donagh, 1931 en el Rio Senguer (Chubut, Argentina). *Limnobiós*, 2: 349-351.
- Ringuelet, R. A., Arámburu, R. H. & Alonso de Arámburu, A. (1967) Los peces argentinos de agua dulce. La Plata, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, 602 p.
- Riva-Rossi, C., Barrasso, D. A., Baker, C., Quiroga, A. P., Baigún, C. & Basso, N. G. (2020) Revalidation of the Argentinian pouched lamprey *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence. *PLoS ONE*, 15: e0233792.
- Ruzzante, D. E. & Rabassa, J. (2011) Palaeogeography and palaeoclimatology of Patagonia: effects on biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 221–228.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., 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.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Dalebout, M. L., Seibert, J., Ortubay, S. & Habit, E.

- (2006) Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*, 15: 2949–2968.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Gosse, J. C., Cussac, V. E., Habit, E., Zemplak, T. S. & Adams, E. D. M. (2008) Climate Control on Ancestral Population Dynamics: Insight from Patagonian Fish phylogeography. *Molecular Ecology*, 17: 2234–2244.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Macchi, P. J., Alonso, M. & Barriga, J. P. (2011) Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103: 514–529.
- Saade, V. A. & Tombari, A. D. (2020) Descripción morfológica de los otolitos *Asteriscus* y *Lapillus* de *Gymnocharacinus bergii* (Steindachner, 1903). *Nótulas Faunísticas*, 288: 1–5.
- Sevastei, V., Crichigno, S. A., Santos, M. V., Trochine, A., Paineofilú, J. C., Zaritzky, N. & V. E. Cussac (2023) The adaptation of rainbow trout to warmer water: oxidative damage in the germinal line. *Aquaculture and Fisheries*.
- Shuter, B. J. & Post, J. R. (1990) Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. *Transactions of the American Fishery Society*, 119: 314–336.
- Soricetti, M., Morawicki, S., Guardiola Rivas, F. J., Guidi, C., Quezada, F., Almirón, A. E. & Solimano, P. J. (2020) Ichthyofauna of the lower course of the Negro river drainage, Patagonia Argentina. *Check List*, 16: 895–905.
- Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzman, E. & Lara, A. (2006) Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 97–117.
- Soto, D., Arismendi, I., DiPrinzio, C. & Jara, F. (2007) Establishment of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific basins of southern South America and its potential ecosystem implications. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 81–98.
- Stoessel, L. (2017) Estimación de tallas de *Percichthys trucha* en sitios arqueológicos del área de transición pampeanopatagónica oriental. Primeros aportes al estudio de las técnicas de obtención de peces en el Holoceno medio y tardío final. *Intersecciones en Antropología*, 18:1
- Strüssmann, C. A., Akaba, T., Ijima, K., Yamaguchi, K., Yoshizaki, G. & Takashima, F. (1997a) Spontaneous hybridization in the laboratory and genetic markers for the identification of hybrids between two atherinid species, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) and *Patagonina hatcheri* (Eigenmann 1909). *Aquaculture Research*, 28: 291–300.
- Strüssmann, C. A., Saito, T., Usui, M., Yamada, H. & Takashima, F. (1997b) Thermal thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. *The Journal of Experimental Zoology*, 278: 167–177.
- Tchernavin, V. (1944) A revision of some Trichomycterinae based on material preserved in the British Museum (Natural History). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 114: 234–275.
- Torres, A. I. & Campodonico, V. A. (2021) Environmental Assessment of Patagonia's Water Resources. Springer International Publishing.
- Unmack, P. J., Habit, E. M. & Johnson, J. B. (2009a) New records of *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae) from Chilean province. *Gayana*, 73: 102–110.
- Unmack, P. J., Bennin, A. P., Habit, E. M., Victoriano, P. F. & Johnson, J. B. (2009b) Impact of ocean barriers, topography, and glaciation on the phylogeography of the catfish *Trichomycterus areolatus* (Teleostei: Trichomycteridae) in Chile. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97: 876–892.
- Unmack, P. J., Barriga, J. P., Battini, M. A., Habit, E. M. & Johnson, J. B. (2012) Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. *Molecular Ecology*, 21: 942–959.
- Vera-Escalona, I., Habit, E. & Ruzzante, D. E. (2017) The complete mitochondrial genome of the freshwater fish *Galaxias platei* and a comparison with other species of the genus *Galaxias* (faraway, so close?). *Mitochondrial DNA*, 28, 176–177.
- Vera-Escalona, I., Senthivasan, S., Habit, E. & Ruzzante, D. E. (2018) Past, present, and future of a freshwater fish metapopulation in a threatened landscape. *Conservation Biology*, 32: 849–859.
- Vera-Escalona, I., Delgado, M. L., Habit, E. & Ruzzante, D. E. (2020) Historical and contemporary

- diversity of galaxiids in South America: biogeographic and phylogenetic perspectives. *Diversity*, 12, 304.
- Wallis, G.P. 2021 Evolutionary Genetics and Biogeography of Galaxiid Fishes (Teleostei: Galaxiiformes: Galaxiidae). *Diversity* 13, 153.
- Waters, J. M., & Wallis, G. P. (2001) Cladogenesis and loss of the marine life-history phase in freshwater galaxiid fishes (Osmeriformes: Galaxiidae). *Evolution*, 55: 587-597.
- Waters, J. M., López, J. A. & Wallis, G.P. (2000) Molecular phylogenetics and biogeography of galaxiid fishes (Osteichthyes: Galaxiidae): Dispersal, vicariance, and the position of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Systematic Biology*, 49: 777–795.
- Waters, M. J. & Burrige, C. P. (1999) Extreme intraspecific mitochondrial DNA sequence divergence in *Galaxias maculatus* (Osteichthys: Galaxiidae), one of the world's most widespread freshwater fish. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 1–12.
- Yokum, T. G. & Edsall, T. A. (1974) Effect of acclimation temperature and heat shock on vulnerability of fry of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) to predation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31: 1503–1506.
- Zattara, E. E. (2002) Variación izoenzimática y morfológica en poblaciones de *Galaxias maculatus* Jenyns de los lagos andino-patagónicos, Licentiate Thesis. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche.
- Zattara, E. & Prémoli, A. C. (2005) Genetic structuring in Andean landlocked populations of *Galaxias maculatus*: effects of biogeographic history. *Journal of Biogeography*, 32: 5-14.
- Zemlak, T. S., Habit, E. M., Walde, S. J., Battini, M. A., Adams, E. D. M. & Ruzzante, D. E. (2008) Across the southern Andes on fin: glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographic signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology*, 17: 5049–5061.
- Zemlak, T. S., Habit, E., Walde, S. J., Carrea, C. & Ruzzante, D. E. (2010) Surviving historical Patagonian landscapes and climate: molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 67.

ISBN 978-987-1363-41-4



9 789871 363414