

Polimorfismo en poblaciones diadrómicas y lacustrinas de *Galaxias maculatus*, Argentina, Sudamérica

Polymorphism of lacustrine and diadromous populations of Galaxias maculatus, Argentina, South America

Ricardo Alberto Ferriz¹

Sergio Enrique Gómez^{1,2} (*in memoriam*)

RESUMEN

El objetivo de este estudio es determinar las diferencias morfométricas entre poblaciones diadrómicas y lacustrinas de *Galaxias maculatus*. Se analizaron con técnicas multivariadas y convencionales 122 ejemplares provenientes de cuatro localidades de la Argentina: Isla de los Estados, Río Bonpland (Tierra del Fuego), Lago Filo Hua Hum (Provincia del Neuquén) y Río Limay (Provincia del Neuquén). Los resultados muestran separación completa entre los ejemplares de poblaciones diadrómicas y lacustrinas, los peces de Isla de los Estados y del Río Bonpland se encuentran parcialmente superpuestos mientras que los individuos del Río Limay y del Lago Filo Hua Hum se encuentran completamente distanciados. Se plantea que la población diadrómicas de Isla de Los Estados es un grupo aislado e independiente.

Palabras clave: Análisis multivariado. Peces diadrómicos. Sud América austral.

ABSTRACT

The objective of this study is to determine the morphometric differences between lacustrine and diadromous populations of Galaxias maculatus. Staten Island,

¹ Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Av. Ángel Gallardo, 470, C1405DJR, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina. Correspondencia para/Correspondence to: R.A. FERRIZ. E-mail: <rferriz@macn.gov.ar>.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, República Argentina.

Bonpland river (Tierra del Fuego), Filo Hua Hum lake (Province of Neuquen) and Limay river (Province of Neuquén): 122 specimens from four localities of Argentina were analyzed with multivariate and conventional techniques. The results show complete separation between copies of diadromous and lacustrine populations; fish from Staten Island and Bonpland river partially overlap, while individuals from the Limay river and Filo Hua Hum lake are completely estranged. It argues that the diadromous population from Staten Island is an isolated and independent group.

Keywords: *Multivariate analysis. Diadromous fish. Southern South America.*

INTRODUCCIÓN

Los integrantes de la familia Galaxiidae se encuentran restringidos al hemisferio Sur, en Nueva Zelanda, Australia, Tasmania, Sudáfrica, Chile y Argentina (McDowall, 1971; Campos, 1979). Dos especies han sido reportadas para aguas de Argentina, *Galaxias platei* (Steindachner, 1898), puyen grande, y *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) el puyen chico (McDowall, 1971; Berra *et al.*, 1996; Baigún & Ferriz, 2003).

En la Argentina *G. maculatus* vive en lagos y ríos de la parte oriental de los Andes a latitudes mayores de 30° S, encontrándose también en las Islas Malvinas e Isla de Los Estados (McDowall, 1971; Gosztonyi & McDowall, 1974; Azpelicueta *et al.*, 1996). Isla de los Estados se encuentra a 24 km de la Isla Grande de Tierra del Fuego, separadas por el Estrecho de "La Maeire". Este galáxido presenta poblaciones con distintas historias de vida, poblaciones diadrómicas cuyos adultos viven en agua dulce y migran a estuarios para desovar y cuyas larvas eclosionadas son arrastradas hacia el mar para alimentarse y luego retornar al estuario para metamorfosearse y madurar en agua dulce (McDowall, 1988). En la Argentina estas poblaciones se encuentran en Tierra del Fuego e Islas Malvinas (McDowall, 1971). Gosztonyi (1970) sugiere que la población de Islas de Los Estados desova en agua dulce ya que en la zona de estudio no hay "céspedes de gramíneas" que las especies de *Galaxias* utilizan para desovar en Nueva Zelanda y en Chile.

El otro tipo de población es la lacustrina o encerrada, la cual completa su ciclo de vida en agua

dulce, incluidos río y lagos; este tipo de poblaciones se las encuentra en aguas dulce de las provincias del Neuquén, Río Negro Chubut y Santa Cruz (Azpelicueta *et al.*, 1996; Baigún & Ferriz, 2003).

En esta especie la morfometría es afectada por el proceso de metamorfosis, que se produce en juveniles cristalinos que retornan desde el mar al río, comenzando con la pigmentación de la piel y el acortamiento del cuerpo. La metamorfosis se observa tanto en las poblaciones dulceacuícolas como diadrómicas y que es independiente de la salinidad del agua. Así mismo, el número de vértebras de las poblaciones permite identificar su origen ambiental, ya que ejemplares diadrómicos presentan un mayor número de vértebras que los dulceacuícolas, lo cual estaría en relación al régimen térmico (Campos, 1979; McDowall, 1971, 1972, 2003).

Los análisis del cambio en la forma son un poderoso complemento para la resolución de problemas taxonómicos y en la identificación de poblaciones, puede aportar datos útiles que permitan aclarar las interpretaciones biológicas. Estos métodos permiten la identificación de grupos dentro de las especies con dinámicas poblacionales diferentes (Cadrin, 2000). En general, los peces demuestran una mayor variación en la morfología de rasgos, tanto dentro como entre las poblaciones, que cualquier otro vertebrado, y son más susceptibles a presentar variaciones morfológicas inducidas por factores ambientales. Las influencias ambientales sobre la morfología han conducido a la definición del término poblaciones fenotípicas, caracterizadas por las diferencias fenotípicas que pueden ser inducidas exclusivamente por el ambiente (Swain & Foote, 1999).

El objetivo de este trabajo es determinar las diferencias morfométricas entre poblaciones diadrómicas y lacustrinas de *G. maculatus* a través de técnicas multivariadas y convencionales.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 122 ejemplares de *G. maculatus* los cuales son lotes de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-Ict). Los cuales provienen de cuatro localidades argentinas (Figura 1): Isla de Los

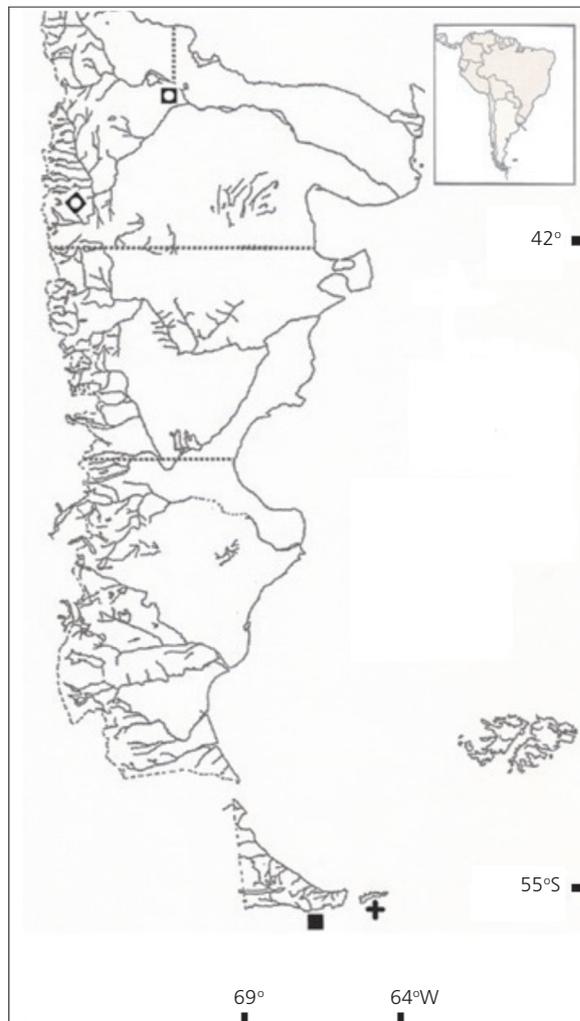


Figura 1. Posición de las cuatro localidades argentinas estudiadas. Isla de los Estados (+), Río Limay (□), Lago Filo Hua Hum (▽), Río Bonpland (■).

Estados, Puerto Vancouver, 54°46' LS, 64°03' LW, (MACN-Ict: 1824). Río Bonpland, Tierra del Fuego, 54°54' LS, 65°58' LS, (MACN-Ict: 4601). Río Limay, Arroyito, Provincia del Neuquén, 39°06' LS, 68°34' LW, (MACN-Ict: 8290) y Lago Filo Hua Hum, Provincia del Neuquén, 40°29' LS, 71°19' LW, (MACN-Ict: 8718). No se dispone de material de las Islas Malvinas para su comparación con las localidades indicadas.

Las medidas se realizaron con un calibre de precisión de 0,05 mm, en la Tabla 1 se detallan los puntos de referencia analizados. Para los cálculos de estadística clásica: media, desviación estándar, intervalos de confianza, coeficiente de variación, test de Student para diferencia de medias, etc., se siguió a Sokal & Rohlf (1979), verificando los resultados con programas computados (Hammer *et al.*, 2001).

La matriz de coordenadas generada fue analizada con el programa PAST (versión 2.16, Hammer *et al.*, 2001) en el que se realizó un Análisis de 28 Variables Canónicas Libres de Tamaño (AVC) (Dos Reis *et al.*, 1990), previa estandarización de los datos a través de sus logaritmos. Éste análisis multivariado que maximiza la varianza entre grupos, fue útil para discriminar la variación entre las poblaciones. También permite determinar cuáles variables caracterizan cada grupo discriminado. El estadístico lambda de Wilk's se usó para evaluar si las funciones discriminantes canónicas contribuyeron significativamente en la discriminación de los grupos (Zeldich *et al.*, 2004). Finalmente la discriminación fue observada gráficamente, teniendo en cuenta las funciones canónicas.

Para validar la clasificación de los especímenes en cada grupo, basada en las funciones canónicas, se utilizó la prueba de clasificación de Jackknife (Colwell & Coddington, 1994). Para identificar los distintos grupos se utilizó la distancia de Mahalanobis entre los centroides de los grupos promedio.

Se realizó una matriz con 4 variables: Lst (largo estándar), altura del pedúnculo caudal, como porcentaje de su longitud, longitud del pedúnculo caudal (Lped) como porcentaje de Lst y altura del

Tabla 1. Autovalores de los tres primeros ejes de análisis de las variables canónicas.

VARIABLES	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Largo estándar	-26,685	-1,9706	-4,747
Largo cabeza	-3,4908	3,5587	-3,6395
Largo pedúnculo caudal	-2,3048	-2,1955	4,3378
Diámetro longitudinal del ojo	-1,9646	19,3	-19,254
Diámetro transversal del ojo	0,4001	-21,697	-4,5809
Longitud interorbital	-0,3146	-12,398	1,951
Hocico	-2,8879	14,24	-1,2096
Altura máxima de la cabeza	10,104	5,5543	5,7976
Altura máxima del cuerpo	-3,2313	-5,2229	-1,5999
Ancho máximo cabeza	-4,68	-1,5063	2,0747
Ancho máximo del cuerpo	-0,7459	-0,4279	-6,1541
Ancho apertura bucal	5,5628	-5,4226	-8,2586
Largo maxilar	0,1838	-1,4573	3,3221
Altura mínima pedúnculo caudal	-5,6691	16,181	8,9228
Altura aleta pectoral	2,989	8,641	1,0963
Altura aleta ventral	0,7964	-2,4056	-0,4758
Altura aleta dorsal	-2,1944	-5,6794	-4,335
Altura aleta anal	-2,9044	6,9867	4,1391
Altura aleta caudal	-0,8661	-0,8386	15,118
Base aleta pectoral	0,0477	-0,1491	2,5935
Base aleta ventral	2,3732	-7,0018	1,9758
Base aleta dorsal	3,9899	2,7078	2,2437
Base aleta anal	2,81	-10,2	5,5423
Distancia hocico-dorsal	-13,771	-23,528	14,126
Distancia hocico-pectoral	16,133	-4,4149	-0,455
Distancia hocico-ventral	3,1047	-3,5695	-11,189
Distancia hocico-anal	-27,3	38,831	-9,9769
Distancia pélvica-anal	53,24	-6,3358	-1,0382

pedúnculo caudal (Altped) como porcentaje de la Lst. La cual fue representada en un dendrograma, utilizando la distancia euclidiana como índice y el promedio aritmético no ponderado como método de agrupamiento (UPGMA). En las Tablas se utilizaron además las abreviaturas CV (Coeficiente de Variación) y DE (Desviación Estándar muestral).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis interpoblacional por medio del AVC mostró que las dos primeras funciones canónicas explicaron el 96% de la variación total entre las poblaciones estudiadas, la primera función explica el 91% de la variación y la segunda el 5% (Tabla 1). Los dos primeros ejes resultaron estadísticamente diferentes (Lambda de Wilk's= 0,001145, $F= 28,75$,

$p<0,00001$). El gráfico múltiple de dispersión de los ejes AVC 1 y AVC 2 (Figura 2) mostró separación completa entre los ejemplares de poblaciones diadromicas y lacustrinas, los peces de Isla de los Estados y del Río Bonpland se encuentran parcialmente superpuestos mientras que los individuos del Río Limay y del Lago Filo Hua Hum se encuentran completamente distanciados.

Según la prueba de Jackknife, los que mejor clasificaron fueron los individuos del Lago Filo Hua Hum con 100%, seguido de los peces del Río Bonpland con un 96%, Río Limay con 95%, mientras que los peces de Isla de los Estados presentaron un 93%. En el primer eje es posible notar la discriminación de las poblaciones diadromicas (Isla de los Estados y Río Bonpland) de las lacustrinas (Limay y Filo Hua Hum), mientras que estas últimas se separan totalmente en el eje 2 (Figura 2).

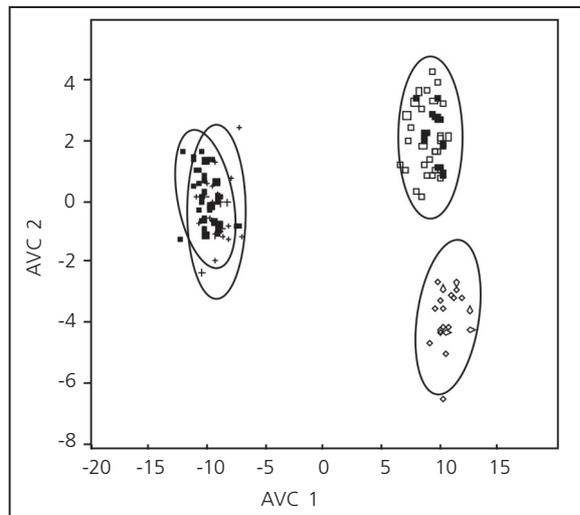


Figura 2. Representación de las dos primeras Variables Canónicas (AVC). Isla de los Estados (+), Río Limay (□), Lago Filo Hua Hum (◇), Río Bonpland (■).

Las poblaciones diadrómicas presentaron una superposición alta, como carácter diagnóstico de estos peces resultaron ser los de mayor tamaño corporal, una mayor distancia del hocico a la aleta dorsal y un pedúnculo caudal más bajo, considerando solo variables del pedúnculo caudal con métodos clásicos, las poblaciones diadrómicas muestran una gran homogeneidad. A su vez los peces de Isla de los Estados presentan una mayor altura del cuerpo, mayor altura de las aletas dorsal y caudal y un

pedúnculo caudal más largo. Mientras que las poblaciones lacustrinas del Río Limay fueron distinguidas por una mayor distancia entre la aleta pélvica y anal, por un diámetro longitudinal del ojo mayor, un hocico más largo y una mayor altura del pedúnculo caudal; mientras que los individuos del Lago Filo Hua Hum mostraron un mayor ancho de la boca, una mayor base de la aleta ventral y base de la aleta anal.

Las mayores diferencias se encuentran en la altura del pedúnculo caudal como porcentaje de la longitud estándar y la longitud del pedúnculo caudal como porcentaje de la longitud estándar. El pedúnculo caudal más largo se registra en la población del Río Limay y el más corto en la población del Lago Filo Hua Hum, mientras que en las dos poblaciones diadrómicas las Desviaciones Estándar (DE) y sus Coeficientes de Variación son mucho más bajos (Tabla 2). Las poblaciones diadrómicas también se distinguen por sus bajos valores de Desviación Estándar y Coeficiente de Variación en la altura del pedúnculo caudal (Tabla 3). Los pedúnculos caudales más estrechos se encuentran en la población de Islas de los Estados y el más robusto en el Lago Filo Hua Hum. El cuerpo alargado de las formas diadrómicas, de *G. maculatus*, representa una adaptación tanto a la fase marina de su forma de vida como a la fase pelagial de las formas lacustrinas.

Tabla 2. Longitud del pedúnculo caudal como porcentaje de la longitud estándar (Lped % Lst).

Longitud pedúnculo caudal	E	B	F	L
Promedio	25,9083	27,2297	25,2990	27,7595
Desviación Estándar	1,1834	1,0115	1,9004	5,1731
Coeficiente de Variación	4,5678	3,7146	7,5117	18,6355
Intervalo de Confianza del 95% del promedio	25,485 a 26,332	26,868 a 27,592	24,710 a 25,789	24,903 a 30,616
Número de ejemplares	31	30	40	21

Nota: E: Isla de los Estados; B: Río Bonpland; F: Lago Filo Hua Hum; L: Río Limay.

Tabla 3. Altura del pedúnculo caudal como porcentaje de la longitud estándar (Altped % Lst).

Altura pedúnculo caudal	E	B	F	L
Promedio	4,905	5,3473	5,7875	5,2285
Desviación Estándar	0,3464	0,4805	0,6966	0,7774
Coeficiente de Variación	7,062	8,9858	12,064	14,8685
Intervalo de Confianza del 95% del promedio	3,1298 a 6,6802	4,7537 a 5,9409	3,9940 a 7,8810	4,8878 a 5,5692
Número de ejemplares	31	30	40	21

Nota: E: Isla de los Estados; B: Río Bonpland; F: Lago Filo Hua Hum; L: Río Limay.

G. maculatus es una especie que presenta poblaciones polimórficas, lo cual a sido determinado para aguas del norte de Patagonia (Ferriz *et al.*, 2001; Barriga *et al.*, 2011) se considera que estos cambios se producen por el riesgo de predación y la disponibilidad del alimento. Se han encontrado divergencias genéticas y fenotípicas en poblaciones de *G. maculatus* del norte de Patagonia (Carrea *et al.*, 2012) como así también entre poblaciones del norte y sur de esta región (Carrea *et al.*, 2013).

Carrea *et al.* (2013) encontraron una alta diversidad genética en individuos de una población diadrómica del Río Santa Cruz, sugiriendo un posible intercambio genético con poblaciones de Tierra del Fuego, lo que indicaría que la vida en el mar permite un mayor flujo genético, en comparación con poblaciones lacustrinas. Otras poblaciones diadrómicas cercanas son las del Río Santa Cruz y en la desembocadura del Río Deseado (Gosztonyi & McDowall, 1974; Carrea *et al.*, 2013).

La velocidad de natación y resistencia pueden ser atribuida a una menor altura del cuerpo y a un pedúnculo caudal más estrecho, estas dos características en un plano de morfología funcional (Webb, 1984) están asociadas con una mayor capacidad de natación. La velocidad de crucero es aquella que puede ser mantenida por 200 o más minutos (Beamish, 1978), y usualmente se encuentra entre 1 y 3 Lst.s⁻¹ (Jobling, 1995).

La capacidad de natación de *G. maculatus* es baja, con ejemplares de 80 mm de longitud estándar, Plew *et al.* (2007) determinaron que el tiempo de fatiga disminuye con la velocidad de la corriente, el máximo alcanzado fue de 37 segundos con una velocidad de la corriente de 0,48 m.s⁻¹, pudiendo mantener una natación de 1,5 m.s⁻¹ por 0,32 segundos. Otros autores dan valores ligeramente mayores, Boubée *et al.* (1999) comunica que puede nadar a 1,3 m.s⁻¹ durante 1 a 10 segundos. Plew *et al.* (2007) documenta que la máxima velocidad de natación es de 2,05 m.s⁻¹, equivalente a 25 longitudes estándar por segundo; esto es interpretado como una respuesta de escape a la predación.

Con estos tiempos de natación parece poco probable que adultos de *G. maculatus* atraviesen el

estrecho de Le Maire (24 km) desde Isla de los Estados hacia Tierra del Fuego, especialmente si se consideran las corrientes marinas predominantes del Este. Altas velocidades de natación por tiempos cortos pueden servir para superar rápidos y rabiones en el ascenso de los ríos.

En la Isla de los Estados se registran poblaciones con dos formas de vida diferente, las diadrómicas y las lacustrinas, estas últimas presentes en lagunas del interior de la isla (Cheves *com. pers.*). Las poblaciones de Tierra del Fuego e Isla de los Estados están relacionadas a través de su morfología, lo cual sugiere un origen en común. Por la capacidad de natación y la distancia parece poco probable que la población diadrómica de Isla de los Estados tenga intercambio genético bidireccional con la de Tierra del Fuego. En base a lo expuesto y la morfometría se plantea la hipótesis que, las poblaciones de *Galaxias maculatus* en Isla de los Estados actualmente son un grupo aislado e independiente.

REFERÊNCIAS

- Azpelicueta, M.M.; Almiron, A.; Lopez Cazorla, A. & Casciotta, J. (1996). Geographical distribution of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces: Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia. *Biogeographica*, 72(4):157-60.
- Baigún, C. & Ferriz, R.A. (2003). Distribution patterns of native freshwater fish in Patagonia (Argentina). *Organisms Diversity & Evolution*, 3(2):151-3.
- Barriga, J.P.; Battini, M.A.; García-Asorey, M.; Carrea, C.; Macchi, P.J. & Cussac, V.E. (2011). Intra-specific variation in diet, growth, and morphology of landlocked *Galaxias maculatus* during its larval period: Role of food availability and predation risk. *Hydrobiologia*, 679(1):27-41.
- Beamish, F.W.S. (1978). Swimming capacity. In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (Ed.). *Fish physiology*. New York: Academic Press. p.101-87.
- Berra, T.M.; Crowley, L.E.L.M.; Ivantsoff, W. & Fuerst, P.A. (1996). *Galaxias maculatus*: An explanation of its biogeography. *Marine & Freshwater Research*, 47:845-9.
- Boubée, J.; Jowett, I.G.; Nichols, S. & Williams, E. (1999). *Fish passage at culverts: A review, with possible solutions for New Zealand indigenous species*. Wellington: New Zealand Department of Conservation.
- Berra, T.M.; Crowley, L.E.L.M.; Ivantsoff, W. & Fuerst, P.A. (1996). *Galaxias maculatus*: An explanation of its biogeography. *Marine & Freshwater Research*, 47:845-9.

- Cadrin, S.X. (2000). Advances in morphometric identification of fishery stock. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10(1):91-112.
- Campos, H. (1979). Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes). *Archivos de Biología y Medicina Experimental*, 12:107-18.
- 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(2):368-82.
- 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(1):36-49.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)*, 345:101-18.
- Dos Reis, S.F.; Pessôa, L.M. & Strauss, R.E. (1990). Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13(3):509-20.
- Ferriz, R.A.; Salas Aramburu, W.; Gómez, S.E. & Menni, R.C. (2001). Morphological differences in *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) population, an osmeriform fish from Southern Argentina. *Bioikos*, 15(2):83-9.
- Gosztonyi, A.E. (1970). Los peces de la expedición científica a la isla de Los Estados, Argentina (noviembre-diciembre de 1967). *Physis*, 30(80):173-80.
- Gosztonyi, A.E. & McDowall, R.M. (1974). Zoogeography of *Galaxias maculatus* in South America. *Copeia*, 4:978-9.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):1-9.
- Jobling, M. (1995). *Environmental biology of fishes*. London: Chapman & Hall. (Fish and Fisheries Series, 16).
- McDowall, R.M. (1971). The galaxiid of South America. *Zoological Linnean Society*, 50(1):33-73.
- McDowall, R.M. (1972). The species problem in freshwater and the taxonomy of the diadromous and lacustrine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns). *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 2(3):325-67.
- McDowall, R.M. (1988). *Diadromy in fishes: Migrations between freshwater and marine environments*. London: Croom Helm.
- McDowall, R.M. (2003). Variation in vertebral number in galaxiid fishes (Teleostei: Galaxiidae): A legacy of life history, latitude and length. *Environmental Biology of Fishes*, 66:361-81.
- Plew, D.; Nikora, V.I.; Larned, S.T.; Sykes, J.R. & Cooper, G. (2007). Fish swimming speed variability at constant flow: *Galaxias maculatus*, New Zealand. *Journal of Marine and Freshwater Research*, 41(2):185-95.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1979). *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: H. Blume.
- Swain, D.P. & Foote, C.J. (1999). Stock and chameleons: The use of phenotypic variation in stock identification. *Fisheries Research*, 43(1-3):113-28.
- Webb, P.W. (1984). Form and function in fish swimming. *Scientific American*, 251(1):72-82.
- Zelditch, M.L.; Swiderski, D.L.; Sheets, H.D. & Fink, W.L. (2004). *Geometric morphometrics for biologist: A primer*. San Diego: Elsevier.

Recibido: julio 4, 2014

Versión final: enero 8, 2015

Aprobado: febrero 10, 2015