



TESIS DOCTORAL

Análisis poblacional morfométrico y genético, áreas de solapamiento y distribución de los pejerreyes de la Provincia Parano-Platense (Atheriniformes, Atherinopsidae)

Lic. Mariela V. Cuello

**Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata**

**Directora: Dra. Mirta L. Garcia
Co Director: Dr. Guillermo Ortí**

2020

A Mateo

A mi Abuela Tota

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo y a la Universidad Nacional de La Plata por todos estos años de formación profesional, de grado y postgrado, en forma pública y gratuita.

A Mateo, a mi abuela Tota, a mis padres, mis hermanas y sobrinos, por haber sido y ser el sostén de mi vida. Sin ellos, no hubiese podido continuar. Gracias infinitas.

A Gustavo, por compartir estos últimos años y hacerme más feliz aún.

A mi querida Directora, mi amiga, mi compañera de laboratorio, de charlas, de campañas, de congresos, de compras... Mirta, un agradecimiento muy especial y con muchísimo cariño, por haber creído siempre que esta tesis iba a llegar a su fin, por su apoyo incondicional y por sus enseñanzas, no sólo de Ictiología sino también de vida. A Lau y Belu por contar pejerreyes durante las campañas. A Luis por llevarnos, esperarnos y traernos a todos lados. Y a toda la familia Genchi García, por hacerme sentir parte de ella.

A mi codirector Guillermo Ortí, por la posibilidad de realizar una pasantía en su laboratorio de la Universidad de Nebraska, en Lincoln y por las correcciones y aportes al capítulo de análisis molecular; a Julie Sommer por la ayuda con mi entrenamiento en técnicas moleculares.

A Agustín Solari, Andrés Jaureguizar, Andrés Milessi, Federico Cortéz y a todos los chicos que participaron de las campañas, por haberse mojado, pasar frío y mil problemas pero siempre volver con material.

A Gustavo Somoza y su equipo de laboratorio, por la buena predisposición para recibirme, por su ayuda y la donación de material del Intech.

A José y Andrés Neuville, por guardarme muestras cada vez que salían de pesca por las lagunas pampeanas.

A la familia Skare por estar siempre dispuesta a transportar frascos por toda la costa argentina.

A Lucila Protogino, Darío Colautti, Adriana Almirón, Andrés Milessi, Juan Iwaszkiw, Francisco Firpo, Andrea Tombari y Alonso Medina por el aporte de material.

A Lucila Protogino, Amalia Miquelarena, Gustavo Chiaramonte, Marcelo Loureiro y Marlise de Azevedo Bemvenuti por los préstamos de material de las distintas colecciones.

A Roberto Menni por sus interesantes charlas en el laboratorio de Ictiología del Museo de La Plata. A Hugo López por darme lugar en la División Zoología Vertebrados durante mi beca doctoral.

A Mónica Rodríguez, por “acompañarme y acompañarla”; a Justina, Julia y Daniela por los buenos momentos. A Diego Nadalin por su buena predisposición con el material de colección. A Ceci Morgan, por pasarme los programas.

A Vanina Villanova por las secuencias de citocromo b.

A Mer Cuello por salvarme con las fotos y la traducción!!

A Graciela Bailliet por apoyarme continuamente! A Claudio Bravi, Rita Santos, Laura Jurado, Marisol Schwab, Julieta Beltramo y todo el laboratorio de GMP, por recibirme y hacerme sentir que pertenezco al grupo desde siempre. A Juli Sánchez por su gran ayuda con los programas de análisis molecular.

A Amanda y Silvia, por escucharme, aguantarme y motivarme para finalizar esta tesis. Gracias chicas!

A los jurados Alejandra Volpedo, Darío Colautti y Javier García de Souza por sus valiosos aportes a este trabajo.

Y a todas aquellas personas que desde mi ingreso a la facultad y hasta el día de hoy, han contribuido en mi formación profesional y personal.

Resumen

Para la Argentina, han sido citadas cinco especies continentales del género *Odontesthes*: *O. bonariensis*, *O. hatcheri*, *O. humensis*, *O. perugiae* y *O. retropinnis*. Históricamente, las entidades presentes en la Provincia Parano-Platense, han presentado serios problemas sistemáticos y nomenclaturales, particularmente en la identificación, ya que las descripciones son poco precisas y además, se ha hallado hibridización entre algunas de las especies. Por otra parte, existen importantes problemas faunísticos, como por ejemplo los debidos a las conexiones de las poblaciones del Río de la Plata y los ambientes costeros restringidos como la Bahía Samborombón y la albufera de Mar Chiquita. El objetivo general de este trabajo es realizar una revisión taxonómica de las entidades incluidas en el género *Odontesthes* presentes en la Provincia Parano-Platense, establecer la distribución de cada una de ellas y analizar los ejemplares cuyos caracteres no coinciden con el de las especies descritas y que en general fueron colectados en ambientes con solapamiento de especies, mediante un análisis morfométrico y estadístico, que se complementa con un análisis molecular. Las muestras provinieron de dos fuentes, por una parte de campañas realizadas en diversas localidades de la Argentina; paralelamente, se revisaron las colecciones ictiológicas de varias Instituciones nacionales e internacionales cubriendo todo el rango de distribución conocido de las especies. Para el análisis morfométrico se aplicaron distintos tratamientos estadísticos; entre las técnicas de análisis multivariado, se emplearon el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el análisis Cluster con el propósito de testear las variaciones inter e intraespecíficas y para evaluar si existieron diferencias entre los grupos se aplicó un análisis de similitud (ANOSIM). Los datos morfométricos y merísticos fueron tratados por separado en los análisis. El análisis molecular fue llevado a cabo con el estudio del gen mitocondrial citocromo b, a partir de muestras colectadas en la Bahía Samborombón, definida en este tesis como el mayor área de solapamiento de las especies tratadas.

Se han analizado 4.087 ejemplares del género *Odontesthes* de 92 localidades de Argentina, Brasil y Uruguay y además, 40 ejemplares tipo y paratipos. En este trabajo se provee por primera vez una clave identificatoria con caracteres morfológicos y merísticos que incluye las cinco especies del género *Odontesthes* presentes en la región de estudio, registrando el mayor rango de tallas analizado.

Con respecto al análisis de cada especie se determinó que *Odontesthes bonariensis* se identifica por la siguiente combinación de caracteres: inserción de la Dorsal 1 a nivel de la vertical proyectada desde el ano, distancia predorsal 1 entre el 50,5 y el 62,6 %LS, de 11 a 13 hileras de escamas en la línea transversal, de 11 a 14 hileras de escamas

entre la Dorsal 2 y la Anal, de 20 a 22 escamas alrededor del pedúnculo caudal y de 30 a 49 branquiespinas totales en el primer arco branquial. *Odontesthes humensis* se caracteriza por tener la inserción de la Dorsal 1 por delante de la vertical que se proyecta desde el ano, la distancia predorsal 1 entre el 53,3 y 60,1 %LS, el ojo grande (18,3 y 35,3 %LC), de 11 a 13 hileras de escamas en la línea transversal, de 5 a 8 escamas entre las aletas dorsales, de 11 a 13 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal y entre 15 y 23 branquiespinas totales en el primer arco. En *O. perugiae* la aleta Dorsal 1 se ubica por detrás de la vertical que se proyecta desde el ano, hocico largo (22,7-37,6 %LC) mayor a la longitud del ojo, la distancia predorsal 1 es de 55,1 a 62,6 %LS, el hocico largo (22,7-37,6 %LC), de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, de 4 a 8 escamas entre las aletas dorsales, de 9 a 10 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, y entre 19 y 34 branquiespinas totales en el primer arco. *Odontesthes retropinnis* es una especie poco conocida para nuestro país y se caracteriza por tener la inserción de la aleta Dorsal 1 por detrás de la vertical que se proyecta desde el ano, la distancia predorsal 1 de 55,4 a 73,0 %LS, de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, de 3 a 6 escamas entre las aletas dorsales, de 8 a 9 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal y entre 38 y 65 branquiespinas totales en el primer arco. Históricamente, entre los caracteres más importantes en la determinación de estas especies se destaca el número de branquiespinas del primer arco. A partir del análisis de una gran variedad de tallas, se determinó que este carácter por sí sólo no puede utilizarse en la identificación, ya que varía con la ontogenia durante la cual gran parte de las especies superponen el rango de variación del número de branquiespinas. Por otra parte, el análisis de alometrías durante el desarrollo evidenció que esta fuente de caracteres es también útil en la identificación de las especies del género *Odontesthes*. Los análisis multivariados evidenciaron la presencia de morfotipos intraespecíficos en *O. retropinnis* e interespecíficos entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, que solapan su distribución en ambientes mixohalinos, como los es la Bahía Samborombón y se determinó que el único carácter que permite la identificación de las especies cuando se hallan en simpatría es el número de escamas alrededor del pedúnculo caudal (14 a 17 en *O. argentinensis* vs. 20 a 22 en *O. bonariensis*)

En cuanto al análisis molecular de poblaciones que solapan su distribución en el Río de la Plata, se estudiaron ejemplares de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos intermedios entre estas especies. Se determinó una alta riqueza haplotípica a partir del análisis del gen citocromo b. Por primera vez se determinan tres haplotipos compartidos entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis*. Este trabajo de tesis representa el primer antecedente con material que incluye gran parte de la variabilidad de formas entre las dos especies, que se da en un ambiente mixohalino. No se ha podido atribuir los morfotipos a

ninguna de las dos especies, ya que estos comparten haplotipos con ambas. El análisis de distribución de las diferencias pareadas, el test D y Fs de Fu determinó que en el Río Ajó no podría descartarse la hipótesis de un evento de expansión poblacional reciente.

Es de destacar que se analiza por primera vez, de manera conjunta, material de *O. bonariensis* de ambientes que se supone corresponderían a su distribución natural, es decir. El estudio de las especies en sus rangos geográficos nativos es clave para entender cómo la actividad humana ha influido en la fragmentación espacial o en la homogeneización de las especies.

Abstract

Five freshwater species of the genus *Odontesthes* has been named for Argentina: *Odontesthes bonariensis*, *O. hatcheri*, *O. humensis*, *O. perugiae* and *O. retropinnis*. Historically, the species present in the Paranaense Province, have showed serious systematic and nomenclatural problems, particularly regarding identification, due to the fact that descriptions are not quite accurate and, in addition, spontaneous hybridization events have occurred among some of the species. Furthermore, there are important faunistic problems, such as those due to the connections in Río de la Plata's populations and the restricted coastal zone as in the case of Samborombón bay and Mar Chiquita's coastal lagoon. The aim of this work was to carry out a taxonomic review of the species included in the *Odontesthes* genus present in the Parano-Platense Province, establishing the current distribution of each one of them and analyze the specimens whose characters do not match that of the described species and which in general were collected in environments with overlapping species, through a morphometric and statistical analysis which is complemented by a molecular analysis. Samples came from sampling sites among diverse places in Argentina and parallelly, ichthyological collections from national and international institutions were examined, covering the whole known distribution range of the species. For the morphometric analysis different statistical treatments were used; among the multivariate analysis techniques, the Principal Components Analysis (ACP) and the Cluster analysis were used in order to test the inter and intraspecific variations and to assess whether there were differences between the groups a similarity analysis was applied (ANOSIM). The morphometric and meristic data were treated separately. Molecular analysis was carried out with the study of the cytochrome b, based on samples collected in Samborombón bay, a place that is defined in this thesis as being the largest overlapping area of the species here treated.

A total of 4.087 specimens belonging to genus *Odontesthes* were collected and analyzed, from 92 localities in Argentina, Brazil and Uruguay, and, furthermore, 40 type and paratype specimens. In this work, an identification key of genus *Odontesthes* with morphological and meristic characters is being provided for the first time, the largest size range ever analysed.

From the analysis of each species, it was determined that *Odontesthes bonariensis* is identified by the following combination of characters: insertion of Dorsal 1 at the level of the vertical projected from the anus, predorsal distance 1 between 50.5 and 62.6% LS, from 11 to 13 rows of scales in the transverse line, from 11 to 14 rows of scales between Dorsal 2 and Anal, from 20 to 22 rows of scales around the caudal peduncle and from 30 to 49 total gill rakers in the first branchial arch. *Odontesthes humensis* is characterized by the insertion of the Dorsal 1 anterior of the vertical that projects from the anus, the predorsal distance 1 between 53.3 and 60.1% LS, large eye (18.3 and 35, 3% LC), from 11 to 13 rows of scales in the transverse line, from 5 to 8 scales between the dorsal fins, from 11 to 13 rows of scales between Dorsal 2 and Anal and between 15 and 23 total gill rakers in the first arch. In *O. perugiae* the Dorsal 1 is located posterior to the vertical that projects from the anus, long snout (22.7-37.6% LC) longer than eye length, the predorsal distance 1 is 55,1 to 62,6% LS, long snout (22,7-37,6 %LC), from 8 to 9 rows of scales in the transverse line, from 4 to 8 scales between the dorsal fins, from 8 to 10 rows of scales between the Dorsal 2 and the Anal, and between 19 and 34 total gill rakes in the first arch. *Odontesthes retropinnis* is a species little known for our country and is characterized by having the insertion of the Dorsal fin 1 posterior to the vertical that projects from the anus, the predorsal distance 1 from 55.4 to 73.0% LS, from 8 to 9 rows of scales in the transverse line, from 3 to 6 scales between the dorsal fins, from 8 to 9 rows of scales between Dorsal 2 and Anal and between 38 and 65 total gill rakers in the first arch. Historically, the most important character in the determination of these species was the number of gill rakers of the first arch. From the analysis of gill rackers number in individuals of the five species along their entire size range it was determined that this character alone cannot be used in the identification, since it varies with the ontogeny and in part of the species. On the other hand, the analysis of allometries during the development evidenced that this type of characters is also useful in the identification of the species of the genus *Odontesthes*. Multivariate analyzes showed the presence of intraspecific morphotypes in *O. retropinnis* and interspecific between *O. bonariensis* and *O. argentinensis*, which overlap their distribution in mixohalin environments, such as the Samborombón Bay and the only character that allows the identification of the species when they are in sympatry is the

number of scales around the caudal peduncle (14 to 17 in *O. argentinensis* vs. 20 to 22 in *O. bonariensis*).

As for the molecular analysis of populations that overlap their distribution in the Río de la Plata, specimens of *O. bonariensis*, *O. argentinensis* and intermediate morphotypes between these species, were studied. High haplotypic richness was determined from the analysis of the cytochrome b. For the first time, three haplotypes shared between *O. bonariensis* and *O. argentinensis*, are defined. This work represents the first record with material including a large portion of the variability of shapes among the two species that occurs in mixohaline environment. Morphotypes could not be attributed to either of the two species, since they share haplotypes with both. Mismatch distribution and a neutrality test analysis determined that in the Río Ajó the hypothesis of a recent population expansion event could not be dismissed.

It is worth pointing out that for the first time, in the present work *O. bonariensis* material together from environments that are supposed to correspond to their natural. The study of the species in their local geographical status is crucial for understanding how human activity has influenced either in spatial fragmentation or in homogenization of the species.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

Marco teórico.....	13
Objetivos.....	15
Hipótesis.....	16
El género <i>Odontesthes</i>	17
Plasticidad fenotípica y morfotipos: el caso de los pejerreyes.....	19
Variabilidad genética y taxonomía.....	20

MATERIAL Y MÉTODOS

Procedencia del material analizado.....	23
Análisis Morfométrico, multivariado y alométrico.....	27
Análisis Molecular.....	30

CAPÍTULO I

Actualizaciones biogeográficas.....	34
-------------------------------------	----

CAPÍTULO II

Odontesthes bonariensis

Diagnosis.....	41
Descripción.....	41
Análisis Multivariado.....	44
Alometría.....	50
Distribución, ecología y conservación.....	51
Discusión.....	53

CAPÍTULO III

Odontesthes humensis

Diagnosis.....	57
Descripción.....	57
Análisis Multivariado.....	61
Alometría.....	66
Distribución, ecología y conservación.....	68
Discusión.....	70

CAPÍTULO IV

Odontesthes perugiae

Diagnosis.....	74
Descripción.....	75
Análisis Multivariado.....	77
Alometría.....	83
Distribución, ecología y conservación.....	84
Discusión.....	86

CAPÍTULO V

Odontesthes retropinnis

Diagnosis.....	92
Descripción.....	92
Análisis Multivariado.....	96
Alometría.....	101
Distribución, ecología y conservación.....	203
Discusión.....	106

CAPÍTULO VI

Morfotipos interespecíficos de <i>Odontesthes</i> en áreas de solapamiento.....	109
Análisis morfométrico, alométrico y multivariado de las poblaciones Parano-Platenses de <i>O. bonariensis</i> y <i>O. argentinensis</i>	109
Análisis molecular de las poblaciones Parano-Platenses de <i>O. bonariensis</i> y <i>O. argentinensis</i>	126
Discusión	139

Nueva propuesta de identificación para las especies del género <i>Odontesthes</i> de la región Parano-Platense.....	143
---	-----

CONCLUSIONES	144
---------------------------	-----

BIBLIOGRAFÍA	151
---------------------------	-----

INTRODUCCIÓN

Los pejerreyes son peces que habitan ambientes marinos costeros, estuariales y de agua dulce en todo el continente americano. Se incluyen en la familia Atherinopsidae (Atheriniformes) y la monofilia de este grupo está sustentada en fuertes evidencias morfológicas (White, 1985; Chernoff, 1986; Saeed *et al.*, 1994; Dyer y Chernoff, 1996; Dyer, 1997) y moleculares (Campanella *et al.*, 2015). Esta familia incluye a dos subfamilias, Menidiinae y Atherinopsinae (Nelson *et al.*, 2016), aunque a partir de datos moleculares Bloom *et al.* (2012) y Campanella *et al.* (2015) también incluyen la subfamilia Notocheirinae. Menidiinae y Atherinopsinae están integradas por dos tribus cada una, Membradini y Menidiini, y Atherinopsini y Sorgentinini, respectivamente (Schultz, 1948; White, 1985; Chernoff, 1986; Dyer y Chernoff, 1996; Dyer 1997; Nelson *et al.*, 2016). La subfamilia Menidiinae se distribuye principalmente en las costas atlánticas de Norte y Centroamérica, con algunas especies de agua dulce (Barbour, 1973; Bamber y Henderson, 1988; Beheregaray y Sunnucks, 2000; Beheregaray *et al.*, 2002; Nelson *et al.*, 2016), mientras que entre los Atherinopsinae, la tribu Atherinopsini se distribuye en aguas costeras y templadas del Pacífico en América del Norte y los Sorgentinini en ambientes marinos costeros, estuarios y agua dulce de América del sur. Este último grupo incluye sólo dos géneros, *Odontesthes* y *Basilichthys*, con 24 especies (Nelson *et al.*, 2016; Eschmeyer *et al.*, 2018). *Basilichthys* se distribuye al oeste de los Andes, exclusivamente en agua dulce, mientras que *Odontesthes* Evermann y Kendall 1906 (Dyer, 1997) reúne a todos los representantes sudamericanos de la tribu Sorgentinini e incluye 20 especies (Dyer, 2006; Nelson *et al.*, 2016) distribuidas desde el norte de Perú y sur de Brasil hasta Tierra del Fuego. Particularmente, las especies dulceacuícolas, desde el norte de Chile y Río Grande do Sul, Brasil, hasta la Patagonia (Dyer, 1998; Nelson *et al.*, 2016). Es interesante destacar que hablamos de la distribución natural, porque varias de estas especies han sido introducidas en otras regiones con fines de cultivo. Es un grupo de importancia económica y en nuestro país es un rubro valioso tanto en la pesca comercial como deportiva, en especial en las lagunas pampásicas.

Para la Argentina, han sido citadas cinco especies continentales del género *Odontesthes*: *O. bonariensis*, *O. hatcheri*, *O. humensis*, *O. perugiae* y *O. retropinnis* (Dyer, 1993, 2003, 2006; Tombari, 2008; González-Castro *et al.*, 2016). Aún no se ha propuesto una clave con caracteres externos para la determinación de estas especies en conjunto y con el análisis de las variables a lo largo de toda su ontogenia. Es interesante destacar que las dos primeras son objeto de cultivo en nuestro país y que particularmente se ha

desarrollado una intensa acuicultura en el exterior, con gran éxito en Japón. Varios trabajos han demostrado que algunas especies se han hibridado, tanto en forma natural como en cultivo (Yoshizaki *et al.*, 1997; Strüssmann *et al.*, 1997; Dyer, 2006; Tavares *et al.*, 2014; Rueda *et al.*, 2017).

Las entidades reunidas en la subfamilia Atherinopsinae, han presentado históricamente serios problemas sistemáticos y nomenclaturales. Algunos de ellos fueron resueltos (White, 1985; García, 1987; Dyer y Chernoff 1996; Dyer, 1997, 1998, 2003, 2006; Beheregaray *et al.*, 2002; Conte-Grand, 2012), pero aún persisten problemas con la identificación de algunas especies, ya que las descripciones son poco precisas; además, existen importantes problemas faunísticos, como por ejemplo los debidos a las conexiones de las poblaciones del Río de la Plata y los ambientes costeros restringidos como la Bahía Samborombón y la albufera de Mar Chiquita.

En este sentido, se han descrito históricamente, variaciones morfométricas y merísticas entre poblaciones de las especies de Argentina, donde se mencionan variedades y subespecies (Lahille, 1929; de Buen, 1953b). Cuello y García (2003, 2004) relacionan la presencia de diferencias poblacionales con las condiciones del medio y observan una gradación en la variación de los caracteres morfométricos y merísticos, que podrían relacionarse con la transición desde ambientes con influencia dulceacuícola hasta aquellos con predominio marino. González-Castro *et al.* (2016) identifican diferencias significativas en variables morfo-merísticas entre individuos marinos y estuarinos de *O. argentinensis* de Mar Chiquita.

La capacidad de adaptación y plasticidad señalada para *O. argentinensis*, especie emblemática del Mar Argentino, sumado a que la distribución natural de *O. bonariensis* se ha ampliado debido a la siembra de alevinos (López y García, 2001; Grosman y Sanzano, 2003; Barros *et al.*, 2004; Tombari y Volpedo, 2008; Valencia *et al.*, 2017; Rueda *et al.*, 2017), han multiplicado las áreas de solapamiento entre varias de las especies. Esto genera que la identificación sea sumamente conflictiva, ya que se encontraron morfotipos intermedios en áreas de solapamiento y se presume la existencia de fenómenos de hibridación (Tejedor, 2001; Dyer, 2006; García *et al.*, 2014; Conte-Grand *et al.*, 2015). Por otra parte, la distribución de *O. retropinnis*, *O. humensis* y *O. perugiae*, no se conoce con precisión en nuestro país.

Algunas de estas especies y sus morfotipos han sido tratadas para el sistema lagunar costero del sur de Brasil (Bemvenuti, 2006; Tavares *et al.*, 2011) incluyendo análisis moleculares (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunuck, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002) y morfométricos (Bemvenuti, 2002; 2006) que dieron como resultado por un lado, la identificación de nuevas especies (Malabarba y Dyer, 2002) y en

otros casos, se ha corroborado la relación entre los morfotipos y los distintos ambientes. García *et al.* (2014) estudian poblaciones costeras del género *Odontesthes* de Uruguay, observando polimorfismos ancestrales compartidos, tanto mitocondriales como nucleares, entre las entidades y consideran la existencia de un contacto promiscuo y reciente entre las especies incipientes, que difuminan los límites de los taxones produciendo una taxonomía complicada. Los estudios llevados a cabo con material de distintas localidades de Argentina, Brasil y Uruguay presentados en este trabajo de tesis completan el análisis de toda el área de distribución de las especies tratadas, incluyendo un análisis morfométrico del “grupo *perugiae*” (*O. bicudo*, *O. ledae*, *O. mirinensis*, *O. piquava*, *O. yucuman* y *O. aff. perugiae*, Beheregaray *et al.*, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Wingert *et al.*, 2017).

Objetivos

En este contexto, el objetivo general de este trabajo es realizar una revisión taxonómica de las entidades incluidas en el género *Odontesthes* presentes en la Provincia Parano-Platense, establecer la distribución de cada una de ellas y analizar los ejemplares cuyos caracteres no coinciden con el de las especies descriptas y que en general fueron colectados en ambientes con solapamiento de especies, mediante un análisis morfométrico y estadístico, que se complementa con un análisis molecular.

Los objetivos específicos están dirigidos a:

- Redescribir las especies de agua dulce del género *Odontesthes* presentes en la Provincia Parano-Platense.
- Realizar el análisis morfométrico de cada especie; establecer proporciones y rangos estadísticos.
- Identificar los caracteres morfométricos y merísticos de mayor significación en la determinación de las especies.
- Realizar un análisis estadístico con el objeto de comparar los resultados obtenidos.
- Confeccionar una clave que permita la clara identificación de las especies de agua dulce de Argentina.
- Establecer el rango de distribución y determinar áreas de solapamiento de las especies.
- Analizar la variabilidad del gen mitocondrial citocromo b en las especies del Río de la Plata; comparar la variabilidad de este gen entre ambientes continentales, marinos y mixohalinos.

- Relacionar los resultados obtenidos en los análisis morfométrico y molecular en las poblaciones del Río de la Plata.

Hipótesis de trabajo

1. Los caracteres diagnósticos con los cuales se identifican tradicionalmente las especies del género *Odontesthes* que habitan la Provincia Parano-Platense, varían a lo largo de la ontogenia.
2. Existen morfotipos intraespecíficos en varias especies de pejerreyes cuyos caracteres fenotípicos están relacionados con los distintos ambientes que frecuentan.
3. En las áreas de solapamiento de especies de pejerreyes aparecen morfotipos interespecíficos que se corresponden con la variación interespecífica molecular.

ANTECEDENTES

El género *Odontesthes*

Odontesthes Evermann y Kendall, 1906

Odontesthes Evermann y Kendall, 1906: 94. Especie tipo: *Odontesthes perugiae* Evermann y Kendall, 1906.

Kronia Miranda Ribeiro, 1915: Trematolepides: 9. Especie tipo: *Kronia iguapensis* Miranda Ribeiro, 1915.

Pseudothyrina Miranda Ribeiro, 1915: Trematolepides 11. Especie tipo: *Pseudothyrina iheringi* Miranda Ribeiro, 1915. Tipo por monotipia.

Austromenidia Hubbs, 1918: 307. Especie tipo: *Basilichthys regillus* Abbott, 1899. Tipo por designación original

Cauque Eigenmann, 1928: 56. Especie tipo: *Chirostoma mauleanum* Steindachner, 1896. Tipo por designación original.

Patagonina Eigenmann, 1928: 56. Especie tipo: *Menidia hatcheri* Eigenmann, 1909. Tipo por monotipia.

Austroatherina Marrero, 1950: 113. Especie tipo: *Atherina incisa* Jenyns, 1841. Tipo por designación subsecuente.

Bachmannia Nani, en Szidat y Nani, 1951: 336. Especie tipo: *Basilichthys smitti* Lahille, 1929. Tipo por designación original.

Sorgentinia Pianta de Risso y Risso, 1953: 13. Especie tipo: *Atherina incisa* Jenyns, 1841. Tipo por designación original y monotipia.

Tupa de Buen, 1953: 48. Especie tipo: *Atherinichthys platensis* Berg, 1895. Tipo por monotipia.

Yaci de Buen, 1953: 51. Especie tipo: *Yaci retropinnis* de Buen, 1953. Tipo por monotipia

El género *Odontesthes* fue descrito por Evermann & Kendall en asignando a él, especies colectadas en Argentina. Eigenmann (1907) incluye las especies argentinas en los géneros *Atherinops* y *Menidia* (Bonaparte, 1936) mientras que Tompson (1916) refiere al género *Menidia* ejemplares procedentes de Buenos Aires.

Posteriormente, Hubbs (1918) incluye a las especies de aterínidos de Sudamérica en un nuevo género, *Austromenidia*. Jordan y Hubbs (1919) dividen los representantes americanos en los géneros *Odontesthes* y *Austromenidia*, incluyéndolos en la subfamilia Atherinopsidae.

Lahille (1929) en la exhaustiva revisión de los aterínidos sudamericanos, incluye todas las especies en el género *Basilichthys*. En el mismo trabajo, realiza observaciones respecto a algunos caracteres utilizados por otros autores para validar géneros, como la diferencia del largo entre la mandíbula superior e inferior y la presencia de dientes en el vómer (que varían con el crecimiento). Las publicaciones posteriores identifican las especies de pejerreyes con distintos criterios, según los que el autor considere como válidos. Schultz (1948) realiza un profundo análisis, incorporando estudios osteológicos, y propone por primera vez la inclusión de las especies marinas del Atlántico Sur y de agua dulce en los géneros *Austromenidia* y *Odontesthes*.

Marrero (1950) retoma el criterio de Lahille (1929) y crea el género *Austroatherina* para tres de ellas.

De Buen (1950) caracteriza y describe nuevos integrantes de la fauna uruguaya, reubicándolos en los géneros *Odontesthes*, *Yaci* y *Kronia*.

Ringuelet *et al.* (1967) en la lista de peces de agua dulce de la Argentina reconoce tres especies y las incluye en el género *Basilichthys*.

White (1985) incluye a todas las especies continentales de Argentina en el género *Odontesthes*, proponiendo al grupo como monofilético.

Dyer (1993, 1997, 1998, 2000, 2006) confirma la monofilia del género y realiza un análisis biogeográfico de los ateriniformes americanos incluyendo a las especies del género *Odontesthes* de la Argentina, Brasil, Chile y Uruguay en la familia Atherinopsidae, tribu Sorgentinini. Posteriormente, estudios con distintos marcadores moleculares corroboran estos datos (Campanella *et al.*, 2015; Wingert *et al.*, 2017).

Dyer (2006) propone tres subgéneros para *Odontesthes*. En el subgénero *Odontesthes* Evermann y Kendall, incluye a la especie tipo del género, *O. perugiae*, a *O. orientalis* y a las especies del complejo *perugiae* que habitan las lagunas costeras del sur de Brasil; en el subgénero *Austromenidia*, incluye tres especies marinas del océano Pacífico y del Atlántico y considera que el subgénero *Cauque* es endémico del centro-sur de Chile. Es de destacar que en esta propuesta de clasificación de la familia Atherinopsidae, no fueron incluídas en los subgéneros todas las especies válidas.

Plasticidad fenotípica y morfotipos: el caso de los pejerreyes

La plasticidad fenotípica es la habilidad de un genotipo individual de producir diferentes fenotipos (Pigliucci *et al.*, 2006) así como estados fisiológicos, y/o comportamientos alternativos, en respuesta a condiciones del medio ambiente (West-Eberhard, 1989; Garland y Kelly, 2006). Tradicionalmente, las especies de pejerreyes han sido descritas por caracteres morfológicos y merísticos. La gran variación morfológica del género ha resultado en la descripción de numerosas “variedades” de muchas de las especies (Lahille, 1929).

Se ha señalado que *O. argentinensis* presenta una marcada plasticidad fenotípica (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunuck, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002; Bemvenuti, 2002; Cuello y García 2003, 2004; Tombari, 2008; Crichigno *et al.*, 2012; Cuello *et al.*, 2012) pudiéndose adaptar a diferentes ambientes, con distintas condiciones a las del medio de origen. Por otra parte, *O. bonariensis* también presentaría esta característica, aunque con algunas restricciones ya que prefiere ambientes salobres más que aquellos con características marinas (Hughes *et al.*, 2017). Como se mencionó anteriormente, la distribución natural de *O. bonariensis* ha sido afectada por la siembra de alevinos con fines deportivos y comerciales en casi todas las lagunas de la región pampeana y en otras regiones del país como Patagonia y Cuyo, además de la introducción en Japón, Israel, Italia, Bolivia y Chile, entre otros, para la piscicultura. Por otra parte, se han producido comunicaciones entre distintas cuencas debidas a inundaciones temporarias que han ampliado la distribución a zonas donde se solapa la distribución con *O. argentinensis*, especie marina que puede adaptarse a ambientes con salinidades variables. La presencia de formas intermedias entre ambas entidades (Cuello y García, 2003, 2004, 2009; Cuello *et al.*, 2008, 2012; Gonzalez-Castro *et al.*, 2016) dificulta aún más la determinación taxonómica del grupo.

El “grupo *perugiae*” integra actualmente un complejo de especies, formado por la especie tipo del género, *O. perugia*, de Argentina y Uruguay y por morfotipos que se distribuyen a lo largo del sistema de lagunas costeras del sur de Brasil (Dyer, 1993, 1998; Bemvenuti, 2002; Malabarba y Dyer, 2002). Malabarba y Dyer (2002) determinan que la diversidad de este grupo no ha sido resuelta por la similitud entre las especies. Se han descrito varias especies como *O. bicudo*, *O. ledae*, *O. piquava* y *O. yucuman* (Malabarba y Dyer, 2002; Wingert *et al.*, 2017), anteriormente definidas como morfotipos intraespecíficos del grupo, que habitan distintos ambientes (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray *et al.*, 2002). Dyer (2006) incluye a este grupo de especies en el subgénero *Odontesthes*, a pesar que Beheregaray *et al.* (2002) determinan que *O. perugiae* del río

Uruguay es un taxón genéticamente divergente y no filogenéticamente asociado a la radiación costera del sur de Brasil. Los autores suponen que el morfotipo citado como "*O. perugiae*" (Bemvenuti 1997; Dyer 1998) para el sur de Brasil representa una especie no descrita, endémica de las lagunas costeras de Rio Grande do Sul. En este sentido, Wingert *et al.* (2017) establecen que el nombre "*O. perugiae*" es usado erróneamente en varios artículos sobre atherinopsidos para identificar al grupo de poblaciones de los drenajes costeros del sur de Brasil.

Existen diagnósticos para todas las entidades incluidas hasta ahora en el subgénero *Odontesthes* (Bemvenuti, 1997; Malabarba y Dyer, 2002) y recientemente Wingert *et al.* (2017) han publicado una redescrición de *O. perugia* pero no han incluido todo el material disponible de Argentina, donde está su localidad tipo. Por ello, resta aún establecer el rango preciso de distribución de *O. perugiae* en nuestro país, los caracteres morfométricos y merísticos más relevantes que permitan su identificación y analizar el subgénero *Odontesthes* (sensu Dyer), en relación al material de la región Parano-Platense.

Con respecto a *O. humensis*, Cuello y García (2003) y García y Cuello (2004) han determinado diferencias morfométricas entre ejemplares de distintas localidades. Este análisis fue basado en el escaso material presente en las colecciones ictiológicas analizadas, ya que en los muestreos realizados en el área de distribución señalada para la especie (Río de la Plata, Río Uruguay y Río Negro de Uruguay), no tuvieron resultados satisfactorios. Bogan *et al.* (2015) registran recientemente 3 ejemplares de *O. humensis* para el Río de la Plata, de tallas muy pequeñas, lo que dificulta su validación.

Variabilidad genética y taxonomía

La variabilidad o diversidad genética es el componente más básico de la biodiversidad, por lo tanto su conocimiento y comprensión en las poblaciones naturales es de vital importancia para la conservación (Lowe *et al.*, 2004; Piñero *et al.*, 2008) y una herramienta fundamental en la determinación de unidades evolutivas naturales (Amos y Balmford, 2001).

Los estudios de secuencias de ADN permiten inferir el nivel de variabilidad genética en un contexto espacial, el grado de flujo génico entre diferentes poblaciones locales y los grados de parentesco entre grupos de organismos (Avice *et al.*, 1987; Hartl y Clark 1997; Avice, 2000, 2004).

La filogeografía es el estudio de los procesos históricos que dan cuenta de la distribución geográfica contemporánea de los individuos de una especie o de especies cercanamente emparentadas a través del análisis de sus genealogías génicas (Avice,

2004), y es una herramienta útil en estudios taxonómicos. Los conceptos de especie de los últimos 40 años son conflictivos y en ocasiones contradictorios, por lo que en realidad aún no existe un concepto único y es ahí donde la filogeografía, combinada con otros métodos usados en la taxonomía tradicional, puede aportar información de las fronteras entre especies o poblaciones (Domínguez–Domínguez y Vázquez–Domínguez, 2009). Nuevos métodos permiten actualmente delimitar unidades de especies de importancia evolutiva (Fujita *et al.*, 2012; Fujisawa y Barraclough, 2013; Amorim *et al.*, 2016; Mallo y Posada, 2016; Sukumaran y Knowles, 2017).

El concepto filogenético de especie se define como el agrupamiento mínimo de individuos, de poblaciones o grupos de poblaciones que son diagnosticables por un número dado de caracteres compartidos, y dentro de los cuales hay un patrón claro de ancestría–descendencia (Cracraft, 1983; McKittrick y Zink, 1988; Nixon y Wheeler, 1990; Davis y Nixon, 1992). Es decir, una especie es definida como un linaje o un grupo de linajes evolutivos que pueden presentar intercambio genético y/o cohesión ecológica (Domínguez–Domínguez y Vázquez–Domínguez, 2009).

La aplicación de marcadores genéticos para identificar individuos, poblaciones o especies y para estudiar las relaciones entre éstos es una de las herramientas más utilizadas en la actualidad. Además, han hecho posible detectar unidades intraespecíficas con suficiente variación ecológica y divergencia evolutiva (Unidades Evolutivas Significativas, ESU's) (Crandall *et al.*, 2000; Avise, 2004; Arif y Khan, 2009), como para requerir esfuerzos de conservación independiente (Moritz, 1994), o incluso para ser designadas como especies distintas (Godoy, 2009).

En este trabajo, el análisis molecular se utilizó como otra fuente de caracteres, además de los morfométricos, merísticos y ecológicos, a fin de realizar un análisis completo de las especies que habitan el sector sur de la Bahía Samborombón, donde la determinación de los ejemplares es complicada.

En particular, se analizó la variabilidad del gen mitocondrial citocromo b y se testeó la utilidad de este marcador dentro del género *Odontesthes*. Este gen ha sido muy utilizado para estudios taxonómicos y filogenéticos (Kocher *et al.*, 1989; Irwin *et al.*, 1991; Kuwayama y Ozawa, 2000; Scheinsohn *et al.*, 2016), ya que se caracteriza por poseer una alta tasa de mutación y es utilizado comúnmente para determinar relaciones interespecíficas ya que es menos variable que otras regiones (Martinazzo Gimenez, 2011). Además, se ha señalado que provee información útil en la reconstrucción de relaciones filogenéticas entre los Atherinopsinae y en la resolución de algunos problemas taxonómicos del grupo (Sommer, 2010; Conte-Grand, 2012).

Por otro lado, con el propósito de comparar distintos marcadores mitocondriales entre especies de *Odontesthes*, se analizaron en forma preliminar secuencias del gen citocromo c oxidasa I (COI), obtenidas del GenBank.

MATERIAL Y MÉTODOS

Procedencia del material analizado

Para el desarrollo de este trabajo se han analizado 4.087 ejemplares de la familia Atherinopsidae de 92 localidades de Argentina, Brasil y Uruguay y además, 40 ejemplares tipo entre los que se incluyen los holotipos de *Odontesthes humensis*, *O. guazu*, *O. perugiae*, *O. orientalis* y *O. retropinnis* (Fig. 1).

El material analizado fue de distinta procedencia, por una parte, se realizaron campañas en diversas localidades que se detallan en el tratamiento particular de cada una de las especies. Estas muestras fueron obtenidas, en la mayoría de los casos, mediante trampas tipo Garlito/Bituron (Colautti, 1998) (Fig. 2), modificadas para muestrear en cada ambiente y en otras oportunidades se utilizaron red de arrastre y copos de mano.

Los muestreos más exhaustivos se realizaron en la Bahía Samborombón (Fig. 3) ($36^{\circ}28'S56^{\circ}59'W$ - $36^{\circ}S56^{\circ}46'W$), que definimos como el área de mayor solapamiento, donde se superpone la distribución de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*; ambas especies presentan problemas sistemáticos y nomenclaturales, con rangos de caracteres morfométricos y merísticos solapados en este tipo de ambiente. En tres oportunidades durante el año 2007, se realizaron muestreos en: Punta Piedras ($35^{\circ}40'S$, $57^{\circ}13'W$), en las desembocaduras de los ríos Samborombón ($35^{\circ}43'S$, $57^{\circ}21'W$), Salado ($35^{\circ}44'S$, $57^{\circ}21'W$) y Ajó ($36^{\circ}20'S$, $56^{\circ}54'W$), en el Canal 15, a la altura del puente de ruta 11 ($35^{\circ}58'S$, $57^{\circ}26'W$) y en la desembocadura ($35^{\circ}57'S$, $57^{\circ}22'W$), en el Arroyo Las Tijeras ($36^{\circ}19'S$, $56^{\circ}49'W$), Tapera de López ($36^{\circ}19'S$, $56^{\circ}47'W$) y Punta Rasa ($36^{\circ}S$, $56^{\circ}46'W$). Posteriormente, durante el 2008 y 2009, los muestreos bimensuales se realizaron en el sector sur de la Bahía Samborombón y en particular, un análisis exhaustivo en el Río Ajó en el que se establecieron cuatro estaciones de muestreo, desde la cabecera a la desembocadura, con el propósito de estudiar un ambiente mixohalino, cubriendo todo el gradiente de salinidad presente en el cauce (Solari, 2013), (Fig. 4).

Además, se realizaron muestreos en las canteras de la zona de Berisso, Los Talas ($34^{\circ}53'S$, $57^{\circ}49'W$) y en lagunas de la provincia de Buenos Aires, como Aprilito ($34^{\circ} 87'S$, $57^{\circ} 95'W$), La Salada de Madariaga ($37^{\circ}15'S$, $57^{\circ}48'W$) y en el partido de Chascomús ($35^{\circ} 6'W$, $58^{\circ} 01'W$), detalladas en el tratamiento de *O. bonariensis* (Capítulo II).



Fig. 1. Localidades de origen de las muestras analizadas. Se incluye material de colecciones ictiológicas de Argentina, Brasil y Uruguay y material colectado ad hoc para esta tesis. Las localidades están detalladas en el tratamiento de cada especie.



Fig. 2. Trampa tipo Garlito/Bituron colocada en el Río Ajó

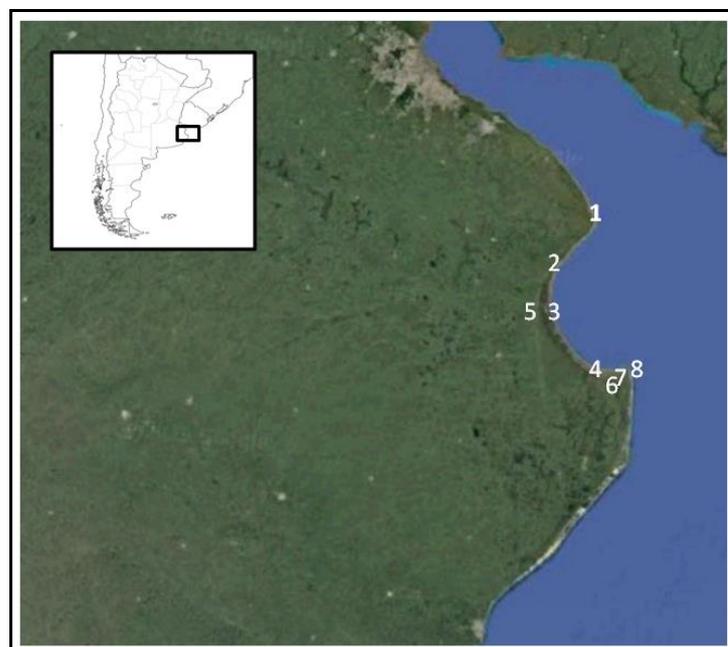


Fig. 3. Localidades de la Bahía Samborombón donde se realizaron los muestreos: 1- Punta Piedras, 2- Desembocadura río Samborombón, 3- Desembocadura río Salado, 4- Río Ajó, 5 Canal 15, 6- Arroyo Las Tijeras, 7- Tapera de López, 8- Punta Rasa.



Fig. 4. Estaciones de muestreo en el Río Ajó

El material obtenido en el Río Paraná, en Corrientes, en la laguna Camba Cué, Isla Apipé ($27^{\circ}29'60''\text{S}$, $56^{\circ}53'60''\text{W}$) y en los Esteros del Iberá ($28^{\circ}41'04''\text{S}$, $57^{\circ}47'46''\text{W}$) fue provisto por J. Iwaskiuw y A. Almirón respectivamente.

Se obtuvo material del Río Uruguay, en Fray Bentos ($33^{\circ}07'40''\text{S}$, $58^{\circ}18'03''\text{W}$) y del Río Negro ($33^{\circ}07'14''\text{S}$, $58^{\circ}01'77''\text{W}$) gracias a la colaboración de F. Firpo.

Con el propósito de estudios comparativos se analizaron ejemplares de *O. argentinensis* capturados en San Clemente del Tuyú ($36^{\circ}21'\text{S}$, $56^{\circ}43'\text{W}$), Mar de Ajó ($36^{\circ}43'\text{S}$, $56^{\circ}41'\text{W}$), Pinamar ($37^{\circ}11'\text{S}$, $56^{\circ}53'\text{W}$), Mar del Plata ($38^{\circ}00'\text{S}$, $57^{\circ}55'\text{W}$), Monte Hermoso ($38^{\circ}59'\text{S}$, $61^{\circ}17'\text{W}$), Bahía Blanca ($38^{\circ}44'\text{S}$, $62^{\circ}16'\text{W}$) y San Blas ($40^{\circ}55'\text{S}$, $62^{\circ}25'\text{W}$)

Paralelamente se revisaron las colecciones ictiológicas de varias Instituciones nacionales e internacionales. **Argentina:** Museo de La Plata (MLP), Instituto de Limnología "Dr. Raúl Ringuelet" (ILPLA), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN); **Uruguay:** Facultad de Ciencias Sección Vertebrados, Montevideo (ZVC-P), Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, Montevideo (MNHNA); **Brasil:** Fundação Universidade Federal do Rio Grande (FURG); Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS (MCP). El material examinado de cada una de las especies se agrupó por país y por provincia/estado y es detallado en el tratamiento particular de las mismas.

Para la identificación del material se siguieron, en primer lugar, los criterios de García (1987), Dyer (1997) y Malabarba y Dyer (2002), y la determinación taxonómica fue completada con el análisis morfo-merístico realizado en este trabajo.

Los ejemplares colectados fueron determinados y de acuerdo al propósito del análisis se aplicaron diversos tratamientos de conservación. Los destinados a análisis morfológico fueron fijados en el campo en formol (10%) y posteriormente en etanol (70%); los destinados a tratamientos moleculares fueron frezados y todos transportados al laboratorio.

Cabe aclarar que las muestras destinadas al análisis molecular fueron obtenidas por una parte, de los muestreos mencionados, con especial énfasis el sector sur de la Bahía Samborombón. Por otra, se utilizó material de *O. bonariensis* proveniente del Laboratorio de Ictiofisiología y Acuicultura del Intech (Chascomús). Es de destacar que estos ejemplares son descendientes del primer stock de pejerreyes de la laguna de Chascomús que fue llevado a Japón en el marco de un convenio binacional, durante la década de 1960 y reintroducidos en nuestro país para la cría y siembra de las lagunas bonaerenses.

Análisis morfométrico, multivariado y alométrico

Para el análisis morfológico y morfométrico, los ejemplares fueron medidos siguiendo la metodología de Lahille (1929), García (1987) y Malabarba y Dyer (2002), empleando un calibre Diginess, con una precisión de 0,01 mm. Los recuentos de radios y escamas fueron efectuados en un microscopio estereoscópico Wild Heerbrugg.

Se obtuvo el rango, se calculó la media y la desviación estándar de cada una de las medidas, se hallaron las proporciones en longitud estándar y en longitud de la cabeza y se efectuaron recuentos de escamas, radios y branquiespinas para cada especie.

Los caracteres morfométricos utilizados en este trabajo resultan de la combinación de caracteres morfométricos tradicionales (utilizados en las descripciones originales de las especies del género) y un set de caracteres, definidos por Bemvenuti y Rodríguez (2002) denominados "Truss networks" (señalados con * en la lista) que incluyen una serie de medidas cortas entre puntos homólogos entre individuos (Strauss y Bookstein, 1982) que permiten una mejor discriminación entre grupos de organismos a lo largo de todas las etapas del crecimiento.

Los caracteres morfométricos y merísticos utilizados fueron los siguientes:

Longitud total (**LT**)

Longitud estándar (**LS**)

Longitud cabeza (**T**)
Longitud cabeza sin premaxilar (**T-pmx**) *
Altura cabeza (**aT**)
Ancho máximo cabeza a nivel del opérculo (**EO**)
Diámetro horizontal del ojo (**y**)
Distancia interorbital (**iy**)
Longitud posorbital (**py**) *
Longitud hocico (**ay**)
Longitud hocico sin premaxilar (**ay-pmx**) *
Longitud predorsal 1 (**aD₁**)
Longitud predorsal 2 (**aD₂**)
Longitud preventral (**aV**)
Longitud prepectoral (**aP**)
Longitud preanal (**aA**)
Longitud de la aleta Pectoral (**LP**)
Longitud de la aleta Ventral (**LV**)
Base de la aleta Dorsal 1 (**bD₁**)
Base de la aleta Dorsal 2 (**bD₂**)
Base de la aleta Anal (**bA**)
Distancia entre inserciones de las aletas Pectoral - Ventral (**aP-aV**) *
Distancia entre inserciones de las aletas Pectoral - Anal (**aP-aA**) *
Distancia entre inserciones de las aletas Dorsal 1 - Dorsal 2 (**iDD**) *
Distancia entre hocico - inserción posterior de la aleta Anal (**pA**)
Distancia entre hocico - inserción posterior de la aleta Dorsal 2 (**pD₂**)
Distancia entre hocico - extremo de la aleta Pectoral (**edP**) *
Distancia entre hocico - extremo de la aleta Ventral (**edV**) *
Altura máxima del pedúnculo caudal (**hQ**)
Ancho máxima del pedúnculo caudal (**EQ**)
Distancia entre hocico - ano (**oa**)
Altura máxima del cuerpo, a nivel del ano (**HQ**)
Ancho máximo del cuerpo, por detrás de las aletas Pectorales (**EU**)

Recuentos de escamas:

Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral o estola (Línea Longitudinal)

Hileras longitudinales de escamas entre el borde inferior de la estola del lado izquierdo hasta el borde inferior de la estola del lado derecho (Línea Transversal)

Hileras longitudinales de escamas entre las aletas Dorsal 2 y Anal
Escamas entre las aletas Dorsal 1 y Dorsal 2
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal

Recuentos de radios

Aleta Dorsal 1

Aleta Dorsal 2

Aleta Pectoral

Aleta Anal

Recuento de rastrillos branquiales

Rama superior

Rama inferior (incluyendo la branquiespina del ángulo entre las dos ramas)

Branquiespinas totales del primer arco branquial.

Posteriormente se construyeron matrices de datos para cada una de las especies y en todos los casos los datos fueron estandarizados para descartar los efectos de la talla. Dado que las medidas morfométricas constituyen datos continuos (Humphries *et al.* 1981; Strauss y Bookstein 1982; Winans, 1987), estos datos fueron transformados al logaritmo base 10 mientras que los caracteres merísticos, por su naturaleza discreta, fueron transformados a la raíz cuadrada de la medida más 0,5 (Sokal y Rohlf 1995).

Se aplicó el coeficiente de correlación Momento-Producto de Pearson y se realizaron matrices de correlación.

Con el propósito de testear las variaciones inter e intraespecíficas, se decidió utilizar entre las técnicas de análisis multivariado, el análisis de Componentes Principales (ACP) y el análisis Cluster (aplicando el índice de disimilitud de distancia euclidiana, cuyos resultados se observan mediante la construcción de un dendrograma por el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA)), con el fin de evidenciar relaciones de similitud morfológica entre las especies (Sneath y Sokal, 1995). Para evaluar si existieron diferencias entre los grupos, se aplicó un análisis de similitud (ANOSIM), no paramétrico, de una vía, basado en permutaciones. Los datos morfométricos y merísticos fueron tratados por separado en los análisis.

Las matrices fueron corridas con los programas XLSTAT versión 2018 para EXCEL (Windows) y PAST versión 3.26b (Hammer *et al.*, 2001)

Se realizó el análisis de alometría para las especies tratadas. La alometría entre caracteres morfológicos, fisiológicos y/o reproductivos es una de las fuentes más

importantes de diversificación (Reiss, 1991). Se utilizó un análisis de regresión simple, MODEL II (Sokal y Rohlf, 1995; Legendre, 2001; Legendre y Legendre, 1998, 2012). El análisis original propuesto por Huxley (1932), consiste básicamente en el ajuste de las variables a estudiar a la función de potencia $y = a \cdot x^b$, conocida como ecuación de crecimiento alométrico, donde **b** (β) es el coeficiente de alometría y **a** representa la intersección con el eje **y**. El coeficiente **b** puede ser mayor que 1 (alometría positiva), menor que 1 (alometría negativa), o igual a 1 (isometría). Los datos fueron transformados al logaritmo base 10 ya que la transformación logarítmica se emplea convenientemente con datos que representan el crecimiento de los organismos.

Por otra parte, para la realización de los mapas de distribución de cada especie fue utilizada la base de datos GBIF (Global Biodiversity Information Facility).

Análisis Molecular

Con el fin de completar el análisis morfo-merístico de las poblaciones de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* que solapan su distribución en el Río de la Plata, se realizó un análisis molecular que incluyó el estudio de la secuencia del gen mitocondrial, citocromo b.

El material utilizado para este análisis provino de los muestreos mencionados anteriormente. Se extrajo músculo esquelético, en fracciones de 5 mm de lado y además, entre 10 y 15 mm del sector distal de los radios de la aleta caudal. Los tejidos fueron conservados en tubos eppendorf con capacidad de 2 ml, dispuestos en etanol 100% hasta el momento de la extracción del ADN.

El aislamiento y purificación de ADN se llevó a cabo mediante distintos protocolos comerciales: EZNA (Easy Nuclei Acid Isolation), Wizard® SV (Genomic DNA Purification System) y Quiagen (DNeasy Blood y Tissue Kit) y posteriormente fue amplificado con la técnica PCR. Estos análisis fueron realizados en USA (School of Biological Sciences, University of Nebraska-Lincoln). La concentración y calidad del ADN fue evaluada con un espectrofotómetro (Nanodrop).

La amplificación de las secuencias de citocromo b se realizó mediante el uso de los "primers" universales: GLU31 (Unmack *et al.*, 2009) y los primer especie-específicos Pej15929 (5'-CGGCGTTCGGTTTACAAGAC-3'). Se amplificaron 2 μ l de ADN, utilizando 11 μ l de reacción (8,075 μ l agua; 1,25 μ l 10X reaction buffer; 0,75 μ l MgCl₂ 50mM; 0,2 μ l dNTP 20 mM; 0,3 μ l Primer F; 0,3 μ l Primer R; 0,125 μ l unidades de la Taq ADN polimerasa, Invitrogen). El volumen final de reacción fue de 13 μ l.

Las reacciones de amplificación se llevaron a cabo en un termociclador programable. Los parámetros de amplificación del termociclador fueron: 94°C durante 2 minutos, seguido por 35 ciclos de 94°C durante 30 segundos, 50.8°C por 45 segundos y 72°C durante 60 segundos y finalmente, 72°C durante 10 minutos.

La separación y tinción de los productos de amplificación fue realizada por electroforesis en geles de agarosa al 2%.

La purificación de los productos de PCR se llevó a cabo en un filtro de 96 placas Excelapure (Edge Biosystems). La secuenciación fue realizada en ambas direcciones, con los mismos cebadores utilizados para la amplificación. Las secuencias fueron obtenidas utilizando un secuenciador Applied Biosystems 3730 XL automatizado, del Centro de Secuenciación de DNA, Brigham Young University, USA.

Las secuencias fueron editadas manualmente y alineadas con los programas CODON CODE ALIGNER V 4.0.3 (Codon Codes Corp.) y MEGA v 5.05 (Tamura *et al.*, 2011) decidiendo por coincidencia con el cromatograma correspondiente.

Para completar los análisis se utilizaron además, secuencias de citocromo b de *O. bonariensis* cedidas amablemente por el Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario (CONICET/UNR) y una secuencia de *O. argentinensis* obtenida del Genbank (National Center for Biotechnology Information, NCBI) (Tabla 1).

A modo comparativo y con el fin de testear la utilidad del marcador citocromo b en este grupo, se decidió realizar un análisis preliminar con secuencias del gen Citocromo Oxidasa 1 (COI) de *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri* y *O. incisa*. Todas las secuencias de COI fueron obtenidas a partir de las bases de datos públicas del Genbank (NCBI) y el Barcode of Life Data Systems (BOLD) (Tabla 2).

Tabla 1. Secuencias de citocromo b de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* utilizadas en el análisis de la región Parano-Platense (N= número de ejemplares).

<i>O. bonariensis</i>		
N	Localidad	Fuente
7	Río Paraná, en Rosario (norte)	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
7	Río Paraná, en Rosario (centro)	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
3	Río Uruguay, en Concepción del Uruguay	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
4	Tigre, en Isla Martín García	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
8	Laguna de Chascomús	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
7	Laguna de los Gansos, Entre Ríos	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
4	Río Uruguay, en Gualeguaychú	Instituto de Biología Molecular y Celular de Rosario
<i>O. argentinensis</i>		
1	Mar del Plata (GI 297655396, GQ352664.1)	GenBank

Tabla 2. Secuencias de COI de *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri* y *O. incisa* utilizadas en el análisis molecular. Fuente: GenBank (NCBI) y BOLD.

Especie	GenBank	BOLD
<i>O. argentinensis</i>	EU074508	FARG424-08
	EU074509	FARG425-05
	EU074510	FARG632-09
	EU074511	PEJE035-08
	EU074512	PEJE036-08
		PEJE039-08
		PEJE043-08
		PEJE044-08
	PEJE045-08	
<i>O. bonariensis</i>	FJ810251	PEJE021-08
	FJ810252	PEJE022-08
	FJ810253	PEJE023-08
	FJ810255	PEJE024-08
	FJ810256	
	JX111791	
	JX111792	
	JX111793	
	JX111794	
	JX111795	
	JX111796	
	JX111797	
	JX111798	
	JX111799	
JX111800		
JX111801		
<i>O. hatcheri</i>		PEJE025-08
		PEJE028-08
		PEJE030-08
		PEJE031-08
		PEJE032-08
<i>O. incisa</i>	FJ8100254	

Análisis estadístico y filogeográfico

Se calcularon índices de diversidad genética, como la riqueza de haplotipos (H_n), la diversidad haplotípica (H_d), la diversidad nucleotídica (π) y el número de sitios polimórficos.

Para estimar los posibles eventos demográficos que actuaron sobre las poblaciones se utilizó el Test de Tajima (D_T) y la Prueba de Fu (F_S), que estiman el nivel de polimorfismo en las secuencias de una población, basándose en la Teoría Neutralista que implica tamaño constante en la población y apareamientos al azar (Kimura, 1983). Ambos test permiten analizar eventos de expansión o de contracción (cuello de botella) en la población. El primero está basado en el número de sitios segregantes y en las diferencias de a pares entre las distintas secuencias de la muestra. Ambos valores deberían ser los mismos bajo neutralidad mientras que el test de Fu relaciona la posibilidad de observar n

alelos de la muestras en relación a las diferencias pareadas entre las secuencias. Ambos están basados en un modelo de sitios infinitos sin recombinación.

Por otra parte, se graficó la diferencia entre pares de secuencias observadas (Distribución Mismatch), cuya forma es altamente informativa (Rogers, 2004). Distribuciones unimodales son indicadas como expansiones poblacionales recientes mientras que las multimodales, en general, son indicativas de poblaciones constantes por largos períodos de tiempo, sin embargo, otros argumentan que la estructura poblacional puede influir en distribuciones multimodales (Excoffier *et al.*, 1992).

Todos estos parámetros estadísticos fueron calculados utilizando el programa ARLEQUIN 3.11 (Excoffier *et al.*, 2007). Las distribuciones pareadas se graficaron mediante el programa Dnasp v.5 (Librado y Rozas, 2009).

Se construyeron redes de haplotipos con el fin de visualizar las relaciones entre los presentes en la población del Río Ajó y en los distintos ambientes estudiados. Para este análisis fue utilizando el algoritmo de Median-Joining con el programa NETWORK 4.611.

CAPÍTULO I

Actualizaciones biogeográficas

En este trabajo se revisó el género *Odontesthes*, presente en la Provincia Parano-Platense de la Argentina (Ringuelet, 1975). Es interesante destacar que en nuestro país, se hallan representadas más de la mitad de las especies válidas del género (Eschmeyer *et al.*, 2018).

En la región Parano-Platense se distribuyen 5 de las 6 especies del género *Odontesthes* que habitan ambientes continentales de Argentina y que se han analizado en este trabajo, *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. humensis*, *O. perugiae* y *O. retropinnis*.

Odontesthes argentinensis es una especie marina que suele frecuentar ambientes estuariales como el Río de la Plata y se la ha incluido para compararla con *O. bonariensis*, que es la especie más frecuente en el área.

La conocida plasticidad fenotípica de estas especies, les permite adaptarse en ambientes mixohalinos (Bamber y Henderson, 1988; Bemvenuti, 2002; Tsuzuki *et al.*, 2007; Piedras *et al.*, 2009; Cuello *et al.*, 2012; Mancini *et al.*, 2016). En este sentido, se han descrito para *O. argentinensis* distintas poblaciones entre la región marina costera y la estuarina (Beheregaray y Levy, 2000). Numerosos estudios han comparado estas poblaciones sin encontrar diferencias que concluyan en la proposición de distintas especies (Phonlor y Cousin, 1997; Bemvenuti, 1993, 2004, 2006; Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; Cuello y García, 2004).

Odontesthes bonariensis es la especie más ampliamente distribuída en la Argentina y ha sido muy estudiada desde el punto de vista biológico y ecológico. Es una especie eurihalina, que soporta marcadas variaciones de salinidad, lo que hace interesante su estudio para el aprovechamiento de la acuicultura en regiones estuarinas (Piedras *et al.*, 2009). Se ha determinado que en *O. bonariensis*, tanto la mortalidad por transporte, el estrés crónico y las infecciones parasitarias se reducen con el incremento de la salinidad (Strüssmann *et al.*, 1997). Además, debido a su gran adaptabilidad, ha sido cultivada en muchos países, comenzando en nuestro país, en 1904, en la Estación Hidrobiológica de Chascomús (Evermann y Kendall, 1906; Valette, 1939; Berasain *et al.*, 2004), extendiéndose posteriormente al resto de América, Europa, Israel y Japón, donde se ha desarrollado con éxito.

Odontesthes humensis, ha sido mencionada tradicionalmente como una especie limítrofe para la Argentina, distribuída hasta el Río Negro, Uruguay (López *et al.*, 2003) y

posteriormente citada como integrante de la ictiofauna de la cuenca del Plata (Dyer, 2006) sin una localidad precisa. Recientemente, han sido hallados tres ejemplares en el Río San Antonio y en el Río de la Plata, Quilmes (Bogan *et al.*, 2015). Es una de las especies del género con distribución más restringida en la Argentina. Se ha determinado que *O. humensis* es menos tolerante a las variaciones de salinidad que *O. bonariensis*, ya que presenta una mayor supervivencia en valores inferiores a 10g/l (Piedras *et al.*, 2009). Habita ambientes costeros restringidos en el sur de Brasil y noreste de Uruguay, donde se han registrado híbridos de esta especie con *O. bonariensis* para la Laguna de Los Patos (Bemvenuti, 2004). Posiblemente, este hallazgo esté relacionado con la producción de la estación de acuicultura de Pelotas (Dyer, 2006).

Odontesthes perugiae es la especie tipo del género, prácticamente restringida a ambientes protegidos como juncales, esteros, pequeñas lagunas y otros humedales de la mesopotamia, que han tenido contacto con ambientes lóticos (Serra *et al.*, 2014) llegando hasta la zona interna del estuario del Río de la Plata. La plasticidad fenotípica descrita para el grupo está muy bien expresada en esta especie, con gran cantidad de morfotipos distribuidos en el sistema lagunar costero del sur de Brasil. Mediante un análisis molecular, se ha determinado que gran parte de los morfotipos serían nuevas especies, estableciéndose además una divergencia entre los ejemplares de la cuenca del río Uruguay y los de Brasil (Beheregaray *et al.* 2002; Wingert *et al.*, 2017).

Odontesthes retropinnis, es una especie de rara ocurrencia, con una única cita para la Argentina, en Magdalena, Buenos Aires (Bemvenuti, 2002), con escaso material de referencia. En este sentido, sólo se han analizado en la literatura, 18 ejemplares desde la descripción de la especie. Es una entidad poco estudiada desde el punto de vista biológico y ecológico, apareciendo siempre en las listas de especies de las lagunas costeras del sur de Brasil con muy poca representación y como acompañante del resto de las especies de pejerreyes que habitan estos ambientes mixohalinos. En este trabajo se realiza una redescrición de *O. retropinnis*, con el análisis de más de 100 ejemplares colectados en la Argentina y se establece su distribución y características ecológicas.

La sexta especie del género *Odontesthes* citada para ambientes de agua dulce de Argentina, es *O. hatcheri*, que habita la Región Andina del sur de Sudamérica (Dyer, 2000; López *et al.*, 2008), abarcando una amplia gama latitudinal, desde los 27°S a los 54°S. Esta especie se encuentra comúnmente en ríos, lagos y embalses tanto de drenaje atlántico como del pacífico (Aigo *et al.*, 2008; Sommer, 2010). Se ha definido a *O. hatcheri* como una especie «aislada» en la Patagonia, de las demás especies dulceacuícolas de abolengo brasílico, desde el Mioceno Medio, (Dyer, 1998).

Odontesthes hatcheri resulta particularmente importante debido a que se trata de la única especie dulceacuícola del género que habitaba la subregión Austral (Dyer, 2006), que corresponden a las Provincias Andino Cuyana y Patagónica (López *et al.*, 2008) y a la ecorregión Patagonia. La distribución original de esta especie ha sido sometida en las últimas décadas a la introducción de *O. bonariensis* en algunos lagos y embalses debido a prácticas de siembra, por lo que actualmente, ambas especies coexisten, pueden cruzarse y producir progenie híbrida (Conte-Grand *et al.*, 2015; Rueda *et al.*, 2017).

A partir del análisis realizado en este trabajo, se determinó que en la Provincia Parano-Platense (Ringuelet, 1975), se distribuyen 5 de las 6 especies del género *Odontesthes* citadas para ambientes continentales de nuestro país. López *et al.* (2008) consideran que esta ictiorregión debería dividirse en dos: I) la provincia de los Grandes Ríos, cuya localidad tipo es el Paraná medio, II) la provincia Pampeana, en un sentido más restringido que los de Ringuelet (1975) y Arratia (1983) incluyendo a la ictiofauna de los ríos cordobeses y a un subconjunto pampeano, de los ríos que limitan con la Patagonia.

Por otra parte, se establecieron unidades ecológicas de conservación (Ecorregiones) para los ambientes de agua dulce a nivel mundial que incluyen a la región Parano-Platense en dos ecorregiones, Paraná inferior por un lado y Bonaerense por otro (Abell *et al.*, 2008), coincidiendo con los resultados de López *et al.* (2008).

Considerando estas actualizaciones biogeográficas, podemos inferir que la Provincia de los Grandes Ríos, que corresponde a la ecorregión del Paraná Inferior, contiene actualmente la mayor biodiversidad de especies dulceacuícolas de Atherinopsidae presentes en la Argentina.

CAPÍTULO II

Odontesthes bonariensis

Odontesthes bonariensis (Valenciennes, 1835) (Fig. 2.1)

Atherina bonariensis Valenciennes, 1835

Basilichthys bonariensis Girard, 1855; Evermann y Kendall, 1906; Mac Donagh, 1928; Lahille 1929, 1930; Mac Donagh, 1931a; Marini, 1934; Cordini, 1941,1955; González Regalado, 1945; Mac Donagh, 1946; Cabrera y Yepes, 1947; González Regalado y Mastrarrigo, 1948; Marrero Galíndez, 1950; Ringuélet, 1955; Bonetto, 1956; De Carlo y López, 1957; Fuster de Plaza y Boschi, 1957, 1961; Martínez Achenbach y Bonetto, 1957; Ringuélet y Arámburu, 1957, 1961, Bonetto y Fuster de Plaza, 1959; Boschi y Fuster de Plaza, 1959; Gneri y Nani, 1960; Cabrera, 1960a, 1960b, 1962a, 1962b; Olivier, 1961, 1969; Cabrera, 1963; Marini y López, 1963; Cabrera y Candia, 1964; García Romeu, 1964a, 1964b; García Romeu y Cordero Funes, 1964; Ostrowki de Nuñez, 1964, 1968, 1977; Ringuélet, 1964; Arámburu y Ringuélet, 1965; Dadone y Calvo, 1966; Freyre *et al.*, 1966, 1967a, 1967b, 1967c; Arámburu y Menni, 1967; Freyre, 1967, 1972, 1976; Ringuélet *et al.*, 1967a, 1967b, 1972; Vidal, 1967a, 1967b, 1969; Alaimo y Freyre, 1969; Calvo *et al.*, 1967a,1967b; Ciemchowski, 1967, 1972; Destefanis *et al.*, 1967, 1969; Arámburu, 1968; Ciemchowski y Christiansen, 1968; Arámburu, 1969, Arámburu, *et al.*, 1969; Freyre y Togo, 1969; Ringuélet y Orensanz, 1969; Bonetto *et al.*, 1970; Gallardo, 1970; Terrazas Urquidi, 1970; Arámburu, 1971; Calvo y Dadone, 1972; Calvo y Morriconi, 1972; Destefanis y Freyre, 1972; Cabrera *et al.*, 1973; Mollo, 1973; Burbidge *et al.*, 1974; Calvo y Morriconi, 1974; Ringuélet, 1975; Bricelj *et al.*, 1977; Calvo *et al.*, 1977; Cancio *et al.*, 1977; Cordini, 1977a, 1977b; Roa y Guillén, 1977; Bonetto *et al.*, 1978; Lüling, 1978; Bucher y Abalos, 1979; Arai y Koike, 1980; Dangavs y Merlo, 1980; Panattieri y del Barco, 1980; Ringuélet *et al.*, 1980; Bonetto *et al.*, 1981; Cordiviola de Yuan y Pignalberi, 1981, 1985; Erize *et al.*, 1981; Dangavs, 1982; Miquelarena, 1982; Tejedor *et al.*, 1982a, 1982b; Gutiérrez *et al.*, 1983; Luzian, 1983; Baigún y Quirós 1985; Baiz; 1984; Escalante, 1984; Luchini *et al.*, 1984; Bertoletti, 1985; Ercoli, 1985; Gilbert y Gómez, 1985; Haro y Gutiérrez, 1985; Haro *et al.*, 1986, 1987; Inakamura *et al.*, 1986; Reartes, 1987; Fuentes y Quirós, 1988; Loubens y Osorio, 1988; Baigún, 1989; Pequeño, 1989; Quirós y Cuch, 1989; Escobar Ramírez y Barg, 1990; Quirós, 1990a, 1990b, 1990c; Gómez y Chebez 1996; Haro *et al.*, 1996.

Atherinichthys bonariensis Günther, 1861,1880; Steindachner, 1867; Perugia, 1891; Eigenmann, 1894, 1907; Berg, 1895; Iches, 1910; Devicenzi, 1920; Marelli, 1924; Mac Donagh, 1928, 1931a, 1931b, 1931c, 1934, 1946; Jhingran y Gopalakrishnan, 1974

Chirostoma bonariensis Eigenmann y Eigenmann, 1891; Lahille, 1895, 1912

Atherinopsis bonariensis Eigenmann, 1909; Iches, 1910

Menidia bonariensis Thompson, 1916; Devicenzi, 1924; Devicenzi y Baratini, 1928; Devicenzi y Legrand, 1940; Devicenzi y Teague, 1942.

Austromenidia bonariensis Jordan y Hubbs, 1919; Eigenmann, 1928; Mac Donagh, 1945, 1948; Pianta de Risso y Risso, 1953; Ringuélet, 1954, 1956, 1961, 1962a, 1962b; Ringuélet *et al.*, 1955; Olivier, 1959; Bo, 1965; Aramburu y Mogilner, 1969; Orrego Aravena, 1970;

Basilichthys bonariensis var. *chascomunensis* Lahille, 1929

Basilichthys bonariensis var. *cuyanus* Lahille, 1929

Basilichthys bonariensis var. *puntanus* Lahille, 1929

Odontesthes bonariensis de Buen, 1950, 1953a, 1953b; Brandão, 1964; Moreno y Revuelta, 1968; Nion, 1971a, 1971b,1971c; Castello, 1972; Rosenzvaig, 1974; Bahamondes *et al.*, 1979; Paiva y Schefer, 1982; Menu Marque y Fernandez, 1983; Vila y Soto, 1984; White, 1985; Parra *et al.*, 1986; Bonetto *et al.*, 1987; García, 1987; Kaisin y Bosnia, 1987; López *et al.*, 1987, 1989, 2003; Richard, 1987; Quirós *et al.*, 1988; Sola *et al.*, 1988; Welcome, 1988; Casciotta *et al.*, 1989; Chiba *et al.*, 1989; Strüssmann, 1989; Del Valle y Nuñez, 1990; Padín *et al.*, 1990; Sampaio y Phonlor, 1992; Dyer, 1993; Baigún y Anderson, 1993; Bemvenuti, 1993; Sendra y Colautti. 1994; Freyre *et al.*, 1994; Grosman, 1995; Phonlor y Sampaio, 1995; Garibaldi, 1996; Strüssmann *et al.*, 1996a, 1996b; Dyer, 1997; Bemvenuti, 1997; Nardez Sirol *et al.*, 1997; Sendra y Colautti. 1997; Strüssmann *et al.*, 1997; Dyer, 1998; Gállego *et al.*, 1998; Mancini y Grosman, 1998; Toda *et al.*, 1998; Abel *et al.*, 1999; Dyer y Gosztonyi, 1999; Anon, 1999, 2000, 2001, 2002, 2003; Almirón *et al.*, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2000; Berasain *et al.*, 2000; Dyer, 2000; Golani y Mires, 2000; Menone *et al.*, 2000; Stefano *et al.*, 2000; Tombari *et al.*, 2000; Tsuzuki *et al.*,

2000a; Tsuzuki *et al.*, 2000b; Baigún y Delfino, 2001; Berasain *et al.*, 2001; Colautti, 2001; Colautti y Remes Lenicov, 2001; Escalante, 2001; García Romero, 2001; Gómez y Ferriz, 2001; Grosman y Mancini, 2001; Grosman *et al.*, 2001a; Grosman *et al.*, 2001b; López y García, 2001; Mancini y Grosman, 2001; Mancini *et al.*, 2001; Miranda y Somoza, 2001; Miranda *et al.*, 2001a; Miranda *et al.*, 2001b; Mituta, 2001; Montaner *et al.*, 2001; Porcaro *et al.*, 2001; Tejedor, 2001; Tsuzuki *et al.*, 2001; Sagrett y Bistoni, 2001; Barros y Regidor, 2002; Bemvenuti, 2002; Crichigno *et al.*, 2002; Cornejo, 2002; Grosman y Sanzano, 2002; Ito *et al.*, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Miranda *et al.*, 2002; Strüssmann y Nakamura, 2002; Vissio *et al.*, 2002; Cassemiro *et al.*, 2003; Colautti *et al.*, 2003; Cornejo, 2003; Dyer in Reis *et al.* 2003; Fernandino *et al.* 2003; Guilgur *et al.* 2003; Ito *et al.*, 2003a; Ito *et al.*, 2003b; Menezes *et al.*, 2003; Miranda *et al.*, 2003; Sendra, 2003; Strobl-Mazzulla *et al.*, 2003; Traverso *et al.*, 2003; Agüeria *et al.*, 2004; Barreiros *et al.*, 2004; Barros *et al.*, 2004; Diaz *et al.*, 2004; Mancini y Grosman, 2004; Menni, 2004; Piedras y Pouey, 2004; Brown y Fuentes, 2005; Cazenave *et al.*, 2005; Ito *et al.*, 2005; Mancini *et al.*, 2005; Miranda *et al.*, 2005; Piedras y Pouey, 2005; Sampaio y Piedras, 2005; Strobl-Mazzulla *et al.*, 2005; Strüssmann y Ito, 2005; Tombari *et al.*, 2005; Baigún *et al.*, 2006; Bemvenuti, 2006; Carriquiriborde y Ronco, 2006; Colautti *et al.*, 2006; Diaz *et al.*, 2006; Dyer, 2006; Fernandino *et al.*, 2006; Garcia *et al.*, 2006; Mancini *et al.*, 2006; Martinez Palacios *et al.*, 2006; Sampaio, 2006; Sciara *et al.*, 2006; Somoza *et al.*, 2006; Vigliano *et al.*, 2006a,b; Carriquiriborde *et al.*, 2007; Gómez *et al.*, 2007; Guilgur *et al.*, 2007; Karube *et al.*, 2007; Miranda *et al.*, 2007; Tsuzuki *et al.*, 2007; Arranz *et al.*, 2008; Blasco *et al.*, 2008; Carriquiriborde y Ronco, 2008; Fernandino *et al.*, 2008a,b; Freyre *et al.*, 2008; Guilgur, 2008; Ito *et al.*, 2008a,b; López *et al.*, 2008; Mancini *et al.*, 2008; Somoza *et al.*, 2008; Soria *et al.*, 2008; Strobl-Mazzulla *et al.*, 2008; Strüssmann *et al.*, 2008; Tombari y Volpedo, 2008; Tsuzuki *et al.*, 2008; Velasco *et al.*, 2008; Baigún *et al.*, 2009; Bogan *et al.*, 2009; Carriquiriborde *et al.*, 2009; Pacheco Marino *et al.*, 2009; Vigliano *et al.*, 2009; de Freyre *et al.*, 2009; Gubiani *et al.*, 2009; Guilgur *et al.*, 2009; Koshimizu *et al.*, 2009; Mancini *et al.*, 2009; Miranda y Somoza, 2009; Miranda *et al.*, 2009; Piedras *et al.*, 2009; Solari *et al.*, 2009; Blasco *et al.*, 2010; Colautti *et al.*, 2010; Kopprio *et al.*, 2010; Koshimizu *et al.*, 2010; Díaz *et al.*, 2010; Lichtenstein *et al.*, 2010; Rosso y Quirós, 2010a,b; Shinoda *et al.*, 2010; Sostoa *et al.*, 2010; Strobl-Mazzulla *et al.*, 2010; Strüssmann *et al.*, 2010; Avigliano *et al.*, 2011; Chalde *et al.*, 2011; Fernandino *et al.*, 2011; Heras y Roldán, 2011; Inazawa *et al.*, 2011; Rodrigues y Bemvenuti, 2011; Sciara *et al.*, 2011; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Pacheco Marino *et al.*, 2011; Tombari *et al.*, 2011; Vigliano *et al.*, 2011; Xiong y Hattori, 2011; Carriquiriborde *et al.*, 2012; Conte-Grand, 2012; Drago, 2012; Crichigno *et al.*, 2012; Díaz *et al.*, 2012; Elisio *et al.*, 2012a,b; Gómez-Requeni *et al.*, 2012; Pérez *et al.*, 2012;

Avigliano y Volpedo, 2013a,b; Blasco *et al.*, 2013; Campanella *et al.*, 2013; Crichigno *et al.*, 2013; Fernandino *et al.*, 2013; Gómez-Requeni *et al.*, 2013; Miranda *et al.*, 2013; Morato-Fernandes *et al.*, 2013; Solari, 2013; Soutullo *et al.*, 2013; Villanova *et al.*, 2013; Yamamoto *et al.*, 2013; Avigliano *et al.*, 2014; Barni *et al.*, 2014; Blanco *et al.*, 2014; Chalde *et al.*, 2014; de la Hoz *et al.*, 2014; Elisio *et al.*, 2014; García *et al.*, 2014; Grosman *et al.*, 2014; Rocha *et al.*, 2014; Vigliano *et al.*, 2014; Yamamoto *et al.*, 2014; Avigliano *et al.*, 2015a,b; Berasain *et al.*, 2015; Brancolini *et al.*, 2015; Campanella, 2015; Cardoso *et al.*, 2015; Colautti *et al.*, 2015; Conte-Grand *et al.*, 2015; Del Ponti *et al.*, 2015; Elisio *et al.*, 2015a,b; Fernandino *et al.*, 2015; Garcia de Souza *et al.*, 2015a,b; Gárriz *et al.*, 2015; González *et al.*, 2015; Kopprio *et al.*, 2015; Marino *et al.*, 2015; Menéndez-Helman *et al.*, 2015; Solimano *et al.*, 2015; Vazquez *et al.*, 2015; Vinas *et al.*, 2015; Volpedo *et al.*, 2015; Zebral *et al.*, 2015; Bethular *et al.*, 2016; Botta *et al.*, 2016; Cussac *et al.*, 2016; Flores *et al.*, 2016; Gasulla *et al.*, 2016; Jaureguizar *et al.*, 2016; Monferran *et al.*, 2016; Ballesteros *et al.*, 2017; Bertucci *et al.*, 2017; Bohórquez *et al.*, 2017a, 2017b; Chalde y Miranda, 2017; de Souza *et al.*, 2017; Gárriz *et al.*, 2017; González *et al.*, 2017; Hughes *et al.*, 2017; Pazos *et al.*, 2017; Puntoriero *et al.*, 2017; Rueda *et al.*, 2017; Salinas *et al.*, 2017; Simo *et al.*, 2017; Valencia *et al.*, 2017; Aca *et al.*, 2018; Avigliano *et al.*, 2018; Bertucci *et al.*, 2018; Del Ponti y García, 2018; Elisio *et al.*, 2018; Soares *et al.*, 2018; Villanova *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2018;

Odontesthes perugiae (en parte) Schultz, 1948

B. argentinensis bonariensis Zaro, 1974; Bonetto, 1976; Bonetto *et al.*, 1976; Cazzaniga, 1978,1981; Mollo, 1981; Di Persia y Neiff, 1986; Gariboglio *et al.*, 1976; Freyre *et al.*, 1983; Gutierrez *et al.*, 1983

B. bonariensis bonariensis; Menni y López, 1978; Iwaszkiw y Freyre, 1980; Ringuelet *et al.*, 1980; Freyre *et al.*, 1981, 1982, 1983a,b, 1984; Escalante, 1982, 1985; Menni, 1983; Freyre y Sendra, 1987; López, 1987

Basilichthys (Odontesthes) bonariensis Natali, 1986

Odontesthes bonariensis bonariensis. Freyre y Mollo, 1987

Diagnosis

Odontesthes bonariensis se identifica por la siguiente combinación de caracteres: inserción de la Dorsal 1 a nivel de la vertical proyectada desde el ano, la distancia predorsal 1 representa entre 50,5 y 62,6 %LS, de 11 a 13 hileras de escamas en la línea transversal, generalmente 12; de 11 a 14 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, comúnmente 12; de 20 a 22 escamas alrededor del pedúnculo caudal; de 30 a 49 branquiespinas totales en el primer arco branquial (de 6 a 12 en la rama superior y de 24 a 37 en la inferior).



Fig. 2.1. *Odontesthes bonariensis*. Ejemplar colectado en el Río Ajó, 185 mm LS.

Descripción

Cuerpo medianamente comprimido, perfil dorsal recto, desde el extremo del hocico hasta la Dorsal 2, levemente inclinado posteroventralmente a lo largo de la base de la Dorsal 2, y nuevamente recto hasta la base de la Caudal. Ocasionalmente, en ejemplares mayores a 270-300 mm LS puede observarse una joroba en el tercio anterior del cuerpo. Perfil ventral del cuerpo levemente convexo, desde el extremo del hocico hasta la inserción de la Anal, e inclinado posterodorsalmente a lo largo de la base de la Anal. Pedúnculo caudal alto (6,8 a 10,8 %LS). Longitud de la cabeza entre 20,7 y 27,9 %LS. Hocico entre 21,8 y 33,5 %LC más grande que el ojo 15,4 a 30,6 %LC). La boca se ubica aproximadamente en la mitad del ojo (Fig. 2.2). En las Tablas 2.1 y 2.2 se observan los rangos de los datos morfométricos y merísticos para 100 ejemplares *O. bonariensis*.

Radios de la Dorsal 1 IV-VII. Origen de Dorsal 1 sobre la línea vertical proyectada desde el ano (Fig. 2.3). La Dorsal 2, con un radio espinoso y de 8 a 11 radios blandos, se inserta a la altura de la mitad anterior de la Anal, que presenta un radio espinoso y de 15 a

19 blandos y es de perfil cóncavo. Aletas pectorales con una espina y de 10 a 15 radios blandos. Aleta caudal ahorquillada.

Escamas cicloides, distribuidas regularmente en el cuerpo, entre 46 y 60 hileras de escamas en la línea longitudinal, sobre la banda lateral, típicamente 54 escamas; de 11 a 13 hileras de escamas dorsales contadas entre el lado derecho e izquierdo de las bandas laterales, comúnmente 12; entre 11 y 14 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la aleta *Anal*, con una moda de 12; de 5 a 7 escamas entre el origen de la primera y segunda aleta dorsal y de 20 a 22 hileras de escamas alrededor del pedúnculo caudal.



Fig. 2.2. *Odontesthes bonariensis*. Detalle de la cabeza y del primer arco branquial. MLP 6289, 250 mm LS, loc: Laguna de los Padres, Buenos Aires.

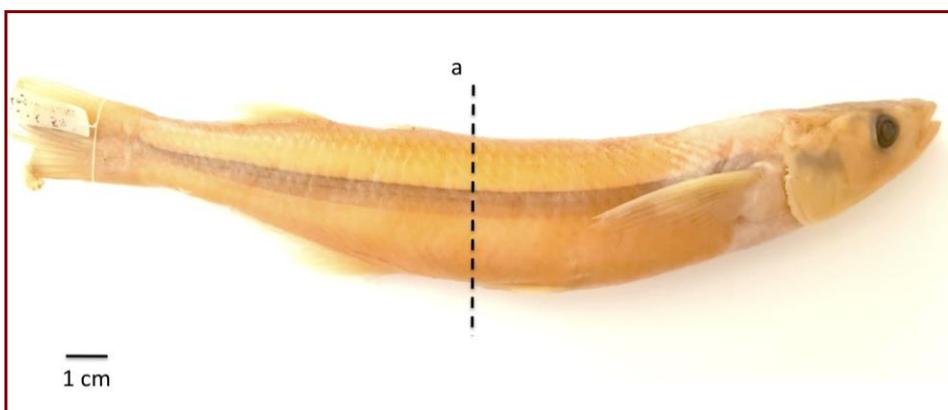


Fig. 2.3. *Odontesthes bonariensis*. Inserción de la Dorsal 1 (a) sobre la vertical proyectada desde el ano. MLP 6289, 250 mm LS, loc: Laguna de los Padres, Buenos Aires.

Tabla 2.1 *Odontesthes bonariensis*. Proporciones de datos morfométricos (en LS y LC) y DS (desvío standard).

Rango LS 65,65-235,48 mm (n=100)			
% LS	Rango	Media	DS
T	20,7-27,9	23,9	1,8
aT	8,9-15,5	11,4	1,2
T-pmx	18,5-26,8	22,6	1,7
EO	8,6-14,9	11,4	1,3
y	3,8-6,9	5,0	0,6
iy	4,9-8,4	6,8	0,7
py	7,7-14,6	11,5	1,4
ay	5,4-8,8	6,9	0,7
ay-pmx	4,1-10,3	6,1	1,7
aD ₁	50,5-62,6	58,4	1,9
aD ₂	60,5-76,0	72,0	2,1
aA	54,2-72,8	62,4	3,0
aP	24,4-32,6	27,7	1,8
aV	38,5-49,6	42,8	2,3
bD ₁	0,5-5,4	2,9	0,9
bD ₂	5,5-12,4	9,7	1,1
bA	12,3-23,7	19,1	1,6
aP-aA	27,0-45,3	34,8	2,6
aP-aV	11,8-19,6	15,5	1,5
iDD	10,5-31,0	13,9	2,1
pA	70,4-95,2	81,3	2,6
pD ₂	72,4-88,5	75,4	1,3
edP	13,3-54,7	43,6	4,1
edV	40,0-63,8	54,2	3,2
hQ	6,8-10,8	8,1	0,6
EQ	1,7-5,3	4,0	0,5
% Lc			
aT	38,5-59,7	47,0	5,9
T-pmx	79,8-92,9	94,6	4,0
EO	33,0-66,5	48,0	5,6
iy	21,2-34,5	28,6	2,9
y	15,4-30,6	21,2	2,9
ay	21,8-33,5	29,1	2,2
ay-pmx	18,0-35,7	25,7	7,5
py	32,4-59,8	48,2	4,0

Tabla 2.2 *Odontesthes bonariensis*. Datos merísticos.

Rango LS 56,35-174,28 mm (n=100)		
Conteos	Rango	Media
Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral	46-60	54
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	11-13	12
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	11-14	12
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	5-7	6
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal	20-22	20
Radios Dorsal 1	4-7	5
Radios Dorsal 2	9-12	11
Radios Pectoral	11-16	14
Radios Anal	16-20	18
Branquiespinas rama superior	6-12	9
Branquiespinas rama inferior	24-37	32
Branquiespinas totales	30-49	40

Rastrillos branquiales del primer arco: 6-12+1+23-36. Se ha observado una variación en el número de branquiespinas en relación al incremento de la LS, pero no tan marcada como en otras especies analizadas (Fig. 2.4). Se determinó que en ejemplares menores a 90 mm LS, el número de branquiespinas es muy cercano al rango de la especie, con 6-8 branquiespinas en la rama superior y de 24 a 29 en la inferior. A partir de los 96 mm, los ejemplares estabilizan el rango del número de rastrillos branquiales, siendo 9-12 y 30-37 en las ramas superior e inferior respectivamente.

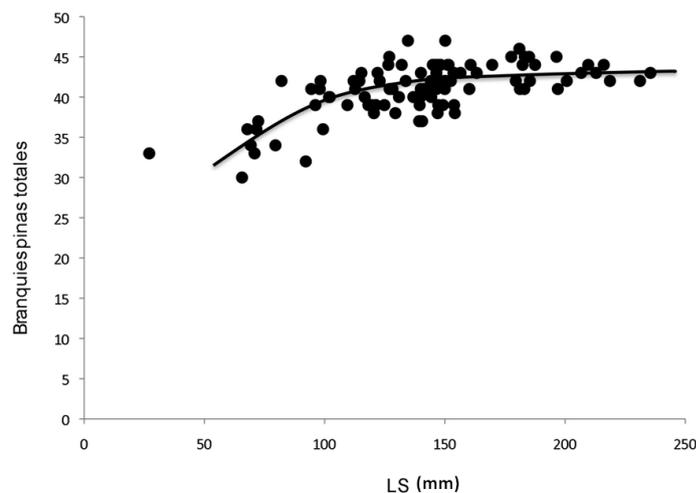


Fig. 2.4. *Odontesthes bonariensis*. Relación entre el incremento del número de branquiespinas totales y la longitud standard (LS).

Análisis Multivariado

En este análisis se incluyeron 67 ejemplares provenientes de colecciones biológicas y muestreos de localidades de la provincia de Buenos Aires: Río de la Plata, Canal 15, laguna de Chascomús, laguna Lacombe, laguna Cochicó, laguna Sauce Grande, laguna de Los Padres, laguna de Monte (Guamini).

Variables morfométricas

En la Figura 2.5 se observan los resultados del Análisis de Componentes Principales de las variables morfométricas consideradas.

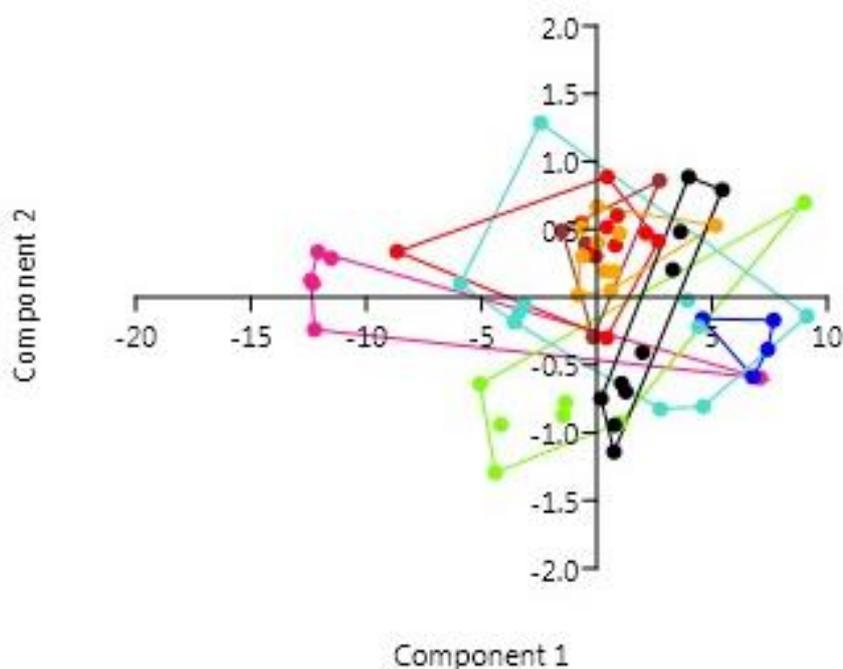


Fig. 2.5. *Odontesthes bonariensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables morfológicas. ● Chascomús ● Laguna Sauce Grande ● Laguna de Monte (Guamini) ● Laguna de Los Padres ● Laguna Lacombe ● Laguna Cochicó ● Canal 15 ● Río de la Plata. Componente 1 (93,67%), Componente 2 (1,27%)

Se observó una distribución de puntos a lo largo del primer componente sin formar verdaderos agrupamientos. El componente 1 contiene el 93,67% de la variabilidad total, mientras que el segundo componente posee el 1,27 % de la variación (Tabla 2.3). En general, todas las variables poseen un aporte similar al primer componente, En relación al componente 2, los caracteres que contribuyen en mayor medida son la base de la Dorsal 1, el diámetro del ojo y la distancia entre las aletas dorsales (Tabla 2.4).

Tabla 2.3. Eigenvalores y varianza acumulada de los tres primeros componentes principales resultantes del análisis de variables morfológicas de *O. bonariensis*

PC	Eigenvalue	% variance
1	25.2928	93.677
2	0.342086	1.267

Tabla 2.4. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. bonariensis*.

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.1960	-0.2368
Altura de la cabeza	0.1949	-0.1758
PreDorsal 1	0.1969	0.0888
PreDorsal 2	0.1957	0.1571
Pre Anal	0.1959	-0.0405
PrePélvica	0.1945	-0.0896
PrePectoral	0.1961	-0.2157
Altura Pedúnculo	0.1943	0.1944
Ancho Pedúnculo	0.1821	0.3321
Distancia Pect-Anal	0.1951	0.1565
Distancia Pect-Pélvica	0.1801	0.2718
Base Anal	0.1927	0.2070
Base Dorsal 1	0.1757	-0.9257
Base Dorsal 2	0.1924	-0.0343
Distancia entre Dorsales	0.1761	0.4753
Distancia interorbital	0.1945	-0.0668
Diámetro ojo	0.1877	-0.3758
Hocico	0.1952	-0.1972
Longitud posorbital	0.1930	-0.2279
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.1980	0.0776
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.1980	0.0778
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.1957	0.0630
Distancia hocico - ano	0.1975	-0.0175
Distancia hocico –inserción aleta Pectoral	0.1957	-0.1358
Distancia hocico - inserción aleta Pélvica	0.1973	-0.0902

El análisis Cluster (Fig. 2.6) agrupó la mayoría de los ejemplares de la laguna de Chascomús por un lado y por otro, al resto. Dentro del último grupo, no se observan agrupamientos en correspondencia con las localidades, sino que los ejemplares se encuentran entremezclados. El test ANOSIM corroboró lo observado en los análisis, no evidenciándose diferencias entre grupos (ANOSIM de una vía $R= 0,3676$; $p<0,05$).

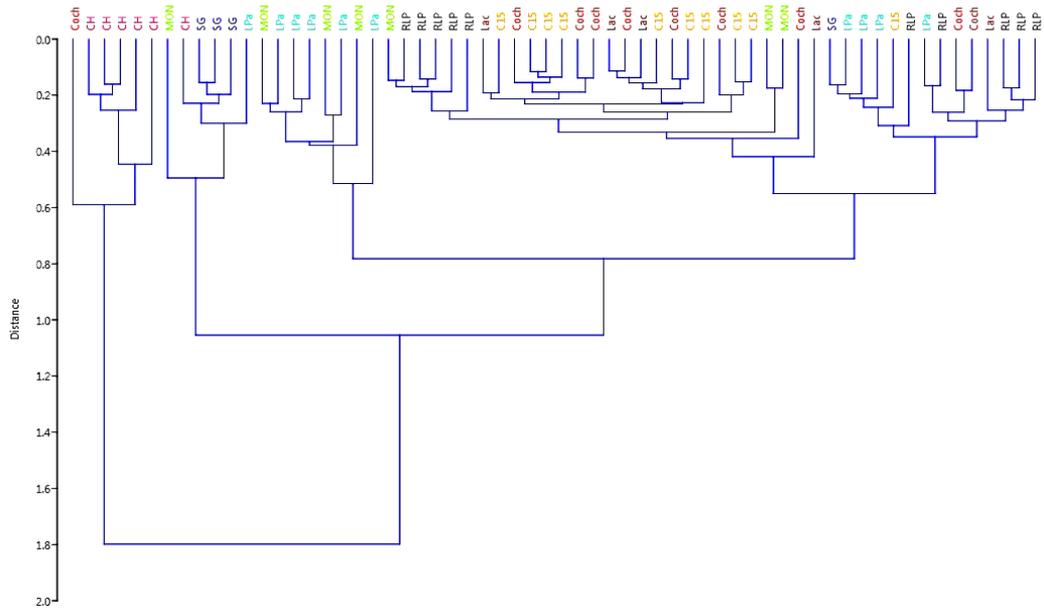


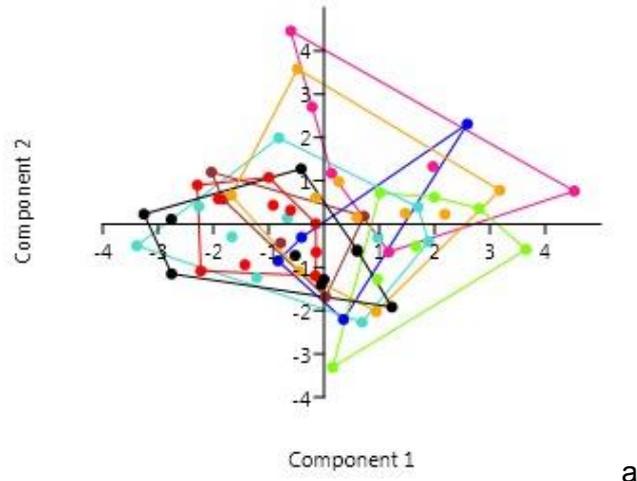
Fig. 2.6. *Odontesthes bonariensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfológicas. ● Chascomús ● Laguna Sauce Grande ● Laguna de Monte (Guamini) ● Laguna de Los Padres ● Laguna Lacombe ● Laguna Cochicó ● Canal 15 ● Río de la Plata.

Variables merísticas

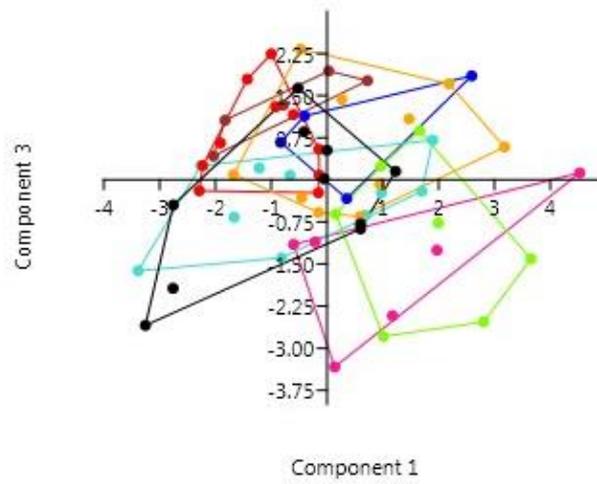
En cuanto al análisis de las variables merísticas, el gráfico de Componentes Principales tampoco mostró agrupamientos definidos y los ejemplares se distribuyen más desordenadamente que en el análisis anterior (Fig. 2.7). Los tres primeros componentes explican el 57,14% de la variabilidad (Tabla 2.5). En el componente 1, las hileras de escamas de la línea longitudinal y los radios de las aletas Anal y Pectoral son las variables con mayor aporte; en el componente 2, el número de branquiespinas del primer arco contribuye en mayor medida a la variabilidad mientras que, en el tercer componente la línea transversal, las hileras de escamas entre la aleta Dorsal 2 y la Anal y las del pedúnculo caudal poseen los valores más altos (Tabla 2.6).

Tabla 2.5. Eigenvalores y varianza acumulada de los tres primeros componentes principales para variables merísticas de *O. bonariensis*

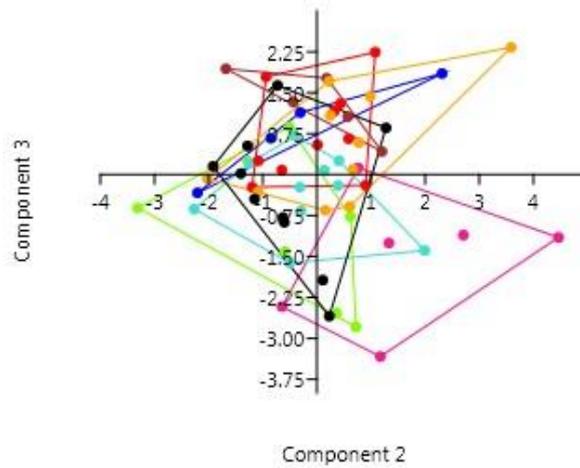
PC	Eigenvalue	% variance
1	2.79478	25.407
2	1.83367	16.67
3	1.65787	15.072



a



b



c

Fig. 2.7. *Odontesthes bonariensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas.
 ● Chascomús ● Laguna Sauce Grande ● Laguna de Monte (Guamini) ● Laguna de Los Padres ● Laguna Lacombe ● Laguna Cochicó ● Canal 15 ● Río de la Plata. Componente 1 (25,41%), Componente 2 (16,67%), Componente 3 (15,07).

Tabla 2.6. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. bonariensis*

Variables	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	-0.48072	0.376	0.16307
Línea Transversal	0.31699	-0.024244	0.40922
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.13772	-0.043277	0.54998
Escamas entre dorsales	0.19096	-0.013653	-0.2874
Escamas alrededor pedúnculo	0.3721	-0.1397	0.40488
Radios aleta Dorsal 1	0.07067	0.19537	0.055628
Radios aleta Dorsal 2	0.34845	0.28791	-0.31096
Radios aleta Anal	0.41508	0.26109	-0.21469
Radios aleta Pectoral	0.39898	0.29246	0.019067
Branquiespinas rama superior	0.041977	-0.48262	0.067543
Branquiespinas rama inferior	0.12198	-0.57339	-0.32575

El análisis Cluster para las variables merísticas no mostró agrupamientos definidos (Fig. 2.8). Se puede observar que los ejemplares de la Laguna de Monte, en Guaminí, forman parte de un solo grupo, entremezclados con otros, mientras que el resto no se encuentra agrupado en correspondencia con su ambiente de origen. El test ANOSIM (ANOSIM de una vía, $R= 0.1495$, $p<0,05$) corrobora los resultados.

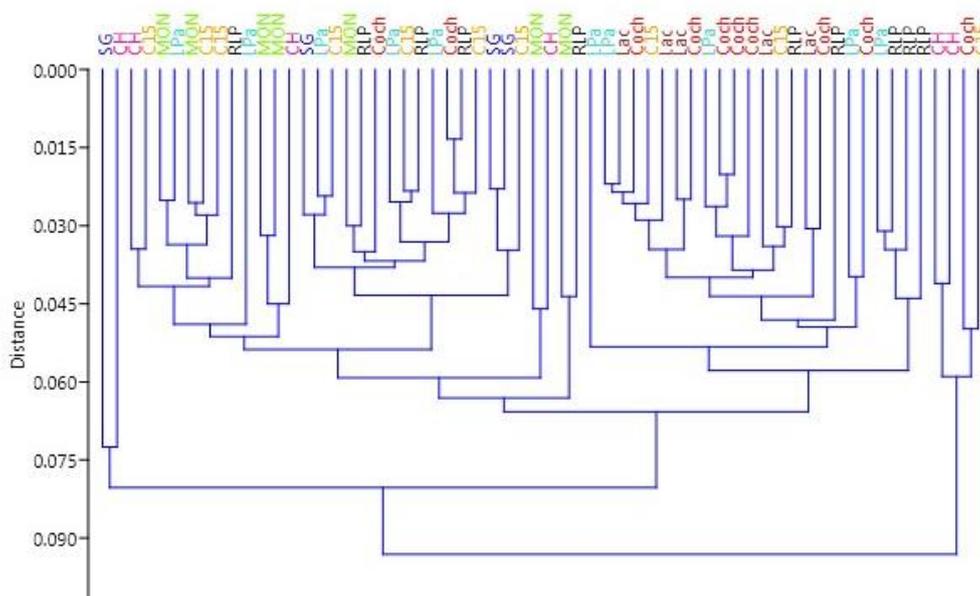


Fig. 2.8. *Odontesthes bonariensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas. ● Chascomús ● Laguna Sauce Grande ● Laguna de Monte (Guaminí) ● Laguna de Los Padres ● Laguna Lacombe ● Laguna Cochicó ● Canal 15 ● Río de la Plata.

Alometría

Se analizaron relaciones alométricas para 100 ejemplares de *O. bonariensis* (Tabla 2.7). Se obtuvo como resultado una mayoría de alometrías positivas, destacándose el valor de la base de la Dorsal 1, lo que indicaría un crecimiento mayor de los caracteres en relación a la LS, excepto el diámetro del ojo, cuyo valor de b fue menor a 1. En relación a la longitud de la cabeza, se observaron resultados similares. El diámetro del ojo fue la única variable con alometría negativa, algo esperable y que ocurre en general en el grupo.

Tabla 2.7. *Odontesthes bonariensis*. Valores del coeficiente alométrico (β) y del coeficiente de correlación (r).

Variable	β	r	Intervalos de Confianza
en LS			
T	1,11	0,97	a=1,06;1,16 b=-0,98;-0,75
aT	1,33	0,98	a=1,28;1,39 b=-1,78;-1,55
T-pmx	1,05	0,89	a=1,03;1,10 b=-0,81;0,56
EO	1,33	0,97	a=1,28;1,39 b=-1,78;-1,54
y	0,77	0,93	a=0,73;0,81 b=-0,87;-0,71
iy	1,10	0,97	a=1,07;1,14 b=-1,45;-1,31
py	1,15	0,96	a=1,11;1,19 b=-1,36;-1,19
ay	1,08	0,97	a=1,05;1,12 b=-1,42;-1,27
aD ₁	1,06	0,97	a=1,02;1,11 b=-0,47;-0,28
aD ₂	1,04	0,99	a=1,01;1,07 b=-0,29;-0,16
aA	1,10	0,98	a=1,07;1,14 b=-0,52;-0,35
aP	1,12	0,96	a=1,06;1,18 b=-0,94;-0,69
aV	1,13	0,96	a=1,07;1,19 b=-0,78;-0,53
bD ₁	2,27	0,82	a=1,99;2,63 b=-5,04;-3,69
bD ₂	1,18	0,93	a=1,10;1,28 b=-1,61;-1,24
bA	1,05	0,96	a=0,99;1,12 b=-0,97;-0,71
aP- aA	1,11	0,97	a=1,06;1,16 b=-0,81;-0,59
aP- aV	1,28	0,91	a=1,17;1,40 b=-1,66;-1,17
iDD	1,03	0,90	a=0,94;1,14 b=-1,16;-0,74
hQ	1,03	0,97	a=0,98;1,08 b=-1,28;-1,06
EQ	1,13	0,90	a=1,03;1,24 b=-1,91;-1,46
en LC			
aT	1,12	0,97	a=1,07;1,17 b=-0,58;-0,44
ay	1,14	0,97	a=1,09;1,19 b=-0,82;-0,68
ay-pmx	1,17	0,88	a=-1,05;1,30 b=-1,1;-0,70
y	0,66	0,94	a=0,61;0,71 b=-0,23;-0,10
iy	1,14	0,95	a=1,07;1,21 b=-0,87;-0,66
py	1,18	0,98	a=1,14;1,23 b=-0,67;-0,53

Distribución y ecología

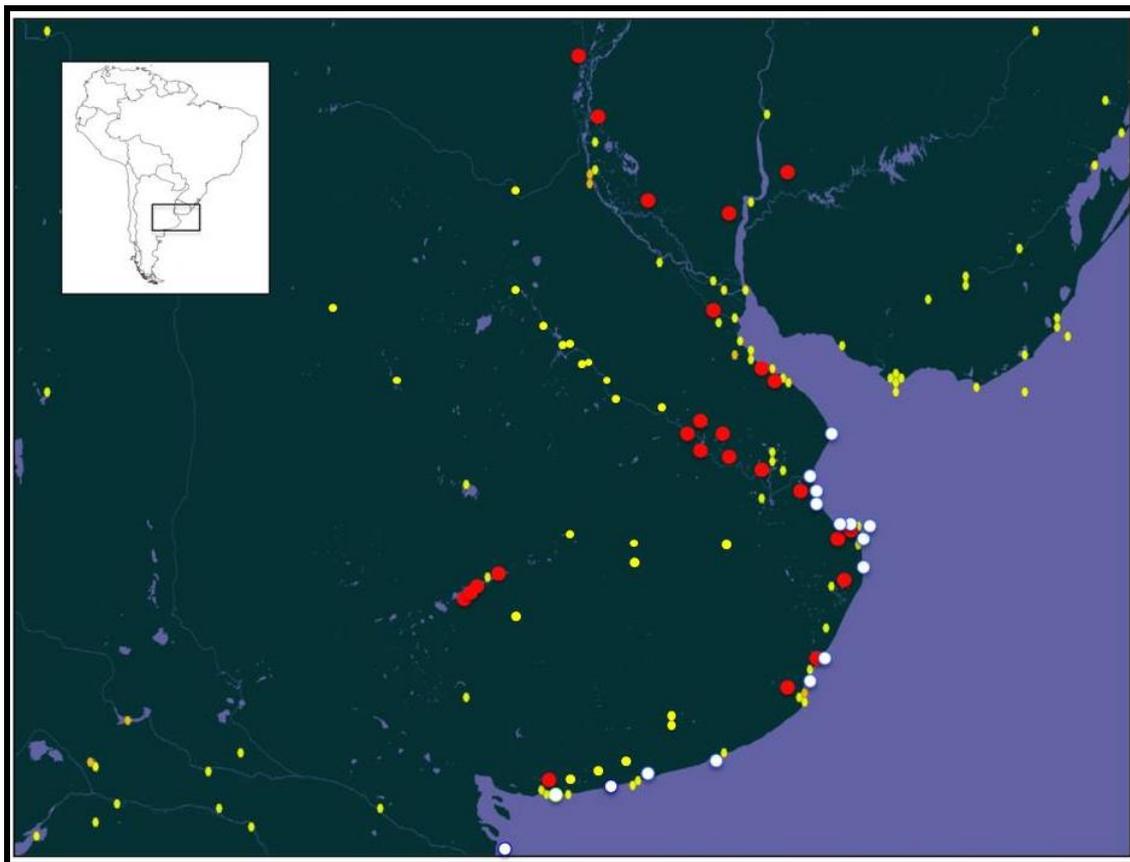


Fig. 2.9. Distribución de *Odontesthes bonariensis* en la región Parano-Platense. Círculos amarillos: localidades reportadas según GBIF y Avigliano *et al.* (2013); círculos rojos: material de colecciones ictiológicas y muestreos analizado en esta tesis; círculos blancos: material comparativo.

Odontesthes bonariensis se distribuye en cuerpos de agua dulce y mixohalinos de la Argentina (Ringuelet *et al.*, 1967b; Liota, 2005; Tombari y Volpedo, 2008), siendo la especie dominante en las lagunas de la provincia de Buenos Aires (Gómez *et al.*, 2007) y en diversos ambientes en la Provincia Parano-Platense como el Río de la Plata, el Delta, el río Paraná inferior y medio, río Uruguay, río Salado y canales que desembocan en la Bahía Samborombón (Fig. 2.9). Esta especie es capaz de establecer poblaciones en ambientes donde la temperatura media en verano es superior a 20°C (Cussac *et al.*, 2009). La localidad tipo está indicada como Río de la Plata, en Montevideo, Uruguay. Su distribución natural correspondería a los cuerpos de agua someros de la región pampeana (López y García, 2001) si bien en la actualidad debido a la siembra de alevinos, se la encuentra en el norte, este y centro del país incluyendo las provincias de Córdoba, La

Pampa, Santa Fe, Santiago del Estero, Misiones, Entre Ríos, Tucumán, Corrientes, Salta, San Luis y Buenos Aires (Liotta, 2005) y hacia el sur ha sido citada en el río Colorado (Rueda *et al.*, 2017), el río Negro (Alvear *et al.*, 2007), el embalse Ezequiel Ramos Mexía en el río Limay (Aigo *et al.*, 2008) y en el embalse Florentino Ameghino, en el río Chubut siendo las localidades más australes conocidas para *O. bonariensis* (Rueda *et al.*, 2017).

Debido a su alta adaptabilidad, la distribución original de *O. bonariensis* se ha extendido, facilitando el establecimiento de pesquerías recreativas (López y García, 2001; López *et al.*, 2008; Somoza *et al.*, 2008) y posibilitando el desarrollo de poblaciones autosostenidas (Baigún y Delfino, 1994; Mancini *et al.*, 2009) tanto en el ámbito nacional como en el internacional. En este sentido, ha sido introducida para su cultivo en numerosos países como Perú, Bolivia, Colombia, Ecuador, Venezuela, Uruguay y Brasil, además de Europa, Israel y Asia. Particularmente, en 1968, fue introducida en Japón con intervención del Ministerio de Asuntos Agrarios, donde la cría y comercialización de esta especie ha prosperado con éxito, existiendo en la actualidad varias provincias de este país dedicadas a la cría del pejerrey y ha solucionado no sólo un problema de alimentación sino que ha evitado la migración de la población a las grandes urbes propiciando la creación de granjas de piscicultura (López y García, 2001). En este trabajo, se ha puesto énfasis en el estudio de material de localidades que estarían relacionadas con su distribución original, en la región pampeana argentina. Si bien estos ambientes también han sido objeto de siembra de alevinos, Valencia *et al.* (2014) han encontrado una diferencia de la diversidad genética en poblaciones del Río de la Plata en relación a las lagunas de la región pampeana, lo que indica que la mayor población de *O. bonariensis* se puede encontrar en el río. Según los autores, este hecho probablemente esté relacionado con la ubicación del Río de La Plata en el núcleo de la distribución original de *O. bonariensis* y con el bajo impacto de los programas de repoblación, que se centraron principalmente en lagunas de la cuenca. Dyer (2006) y García *et al.* (2010) han puesto en duda la existencia de poblaciones nativas de *O. bonariensis* en Uruguay. García *et al.* (2014) han observado una muy baja variación genética en poblaciones de la especie de lagunas costeras en Uruguay, al igual que ocurre en Brasil (Bemvenuti, 1990; Cassemiro *et al.*, 2003; Berasain *et al.*, 2006), confirmando el origen autóctono (pampeano) de *O. bonariensis*.

Conservación

Uno de los mayores problemas que actualmente enfrentan los ambientes continentales y su ictiofauna es el calentamiento global, que se ha hecho evidente para la región pampeana durante los últimos 40 años (Soria *et al.*, 2008; Kopprío *et al.*, 2010). Se

han registrado temperaturas del agua por encima de los 30°C durante el verano en algunas lagunas pampeanas, tales como la laguna de Monte, Lacombe y Chascomus (Cornejo, 2002; Dangavs, 2005; D. C. Colautti, com. pers.). Strüssmann *et al.* (2010) establecen que, en un corto plazo, las respuestas reproductivas de los pejerreyes al cambio climático incluirían por una parte, la aceleración, el acortamiento o la interrupción del desove, y por otra, la desigualdad en la proporción de sexos y la pérdida parcial o total de la fertilidad. Si bien, en este trabajo no se ha determinado una situación crítica respecto de las poblaciones de *O. bonariensis*, es importante tomar en cuenta estos datos, ya que ninguna de las especies de pejerreyes, son objeto de políticas conservativas en nuestro país.

Se han realizado algunos aportes para *O. bonariensis*, y ha sido señalada como una especie de moderada a elevada vulnerabilidad, con análisis basados en la talla máxima y en el índice de condición (Cheung *et al.*, 2005). Posteriormente, fue categorizada como una especie de preocupación menor por la UICN, justificando la decisión por ser una especie abundante y ampliamente distribuida (Cappato y Yanosky, 2009). Recientemente, el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay (SNAP) ha catalogado a *O. bonariensis* como una especie PRIORITARIA AMENAZADA, según los criterios 4,7 y 8 definidos por Soutullo *et al.* (2013)

La problemática ambiental actual y la dependencia de esta especie a la temperatura en la determinación del sexo (Strüssmann y Patiño, 1995; Strüssmann *et al.*, 1996b, 1997; Miranda y Somoza, 2001b; Miranda *et al.*, 2013) hacen necesario un monitoreo continuo de las poblaciones, ya que si bien el estudio de *O. bonariensis* ha sido abordado en múltiples ocasiones y bajo diferentes aspectos de su biología, existen en la actualidad cientos de pesquerías donde las poblaciones no han sido evaluadas (Mancini *et al.*, 2009).

En los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna silvestre (CITES) y en las listas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) esta especie no ha sido evaluada (Froese y Pauly, 2018).

Discusión

Como se mencionó, en este trabajo se analizó material de diversas colecciones y de muestreos personales que incluyeron diferentes localidades representando la variedad de ambientes frecuentados por la especie en nuestro país, con el fin de analizar las variaciones morfo-merísticas en relación al hábitat. Las lagunas bonaerenses presentan

condiciones químicas del agua altamente cambiantes (Quirós y Drago, 1999; Quirós, 2005) que dependen, entre otras variables, de las precipitaciones (Fuschini, 1994; Quirós, 2005). Históricamente, estudiosos de *O. bonariensis* (Marelli, 1924; Mac Donagh, 1928; Lahille, 1929; Cabrera, 1939) han determinado que cada cuerpo de agua, tenía una “forma”, “variedad” o un morfotipo propio, de acuerdo a las características del ambiente. Hoy sabemos que tales variaciones morfo-merísticas no son más que la expresión de la plasticidad fenotípica descrita posteriormente para el grupo (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunuck, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002; Bemvenuti, 2002; Cuello y García 2003, 2004; Tombari, 2008; Crichigno *et al.*, 2012; Cuello *et al.*, 2012).

La plasticidad fenotípica en esta especie está relacionada también con el aspecto trófico, que a su vez está relacionado con las características ambientales. Se ha establecido que *O. bonariensis* posee una estrategia alimentaria oportunista, dada por la diversidad y/o dominancia de las presas presentes y por las características del ambiente (García, 1987; Rodrigues y Bemvenuti, 2011). Por otra parte, se ha determinado que esta especie tolera variaciones significativas de salinidad (Miranda *et al.*, 2006) demostrándose no sólo un mejor rendimiento, supervivencia y mayor crecimiento en aguas salobres, sino también efectos positivos sobre el equilibrio iónico, la osmorregulación y la mitigación de la respuesta al estrés (Tsuzuki *et al.*, 2000a,b, 2007). Además, los desplazamientos reproductivos de *O. bonariensis* reportados para la región pampeana se ven favorecidos por la presencia de gradientes ambientales como el aumento de la temperatura, de la oxigenación y de la concentración salina (Rosso y Quirós, 2010a,b). Algunos autores suponen que salinidades por encima de 30 ppt pueden ser letales para *O. bonariensis* (Tsuzuki *et al.*, 2000a; Tsuzuki *et al.*, 2001), aunque Berasain *et al.* (2015) creen que la especie todavía puede desarrollarse, pero con una reproducción deteriorada y una limitada supervivencia de embriones y juveniles. Hughes *et al.* (2017) suponen que esta especie ha perdido la capacidad de moverse completamente entre el medio dulceacuícola y marino, y que prefiere aguas salobres. Nuevos estudios de la relación Sr: Ca en otolitos de *O. bonariensis* han determinado que esta especie realiza migraciones anuales entre zonas con salinidades diferentes, permaneciendo durante el verano en aguas de salinidad relativamente alta en el margen distal (suroeste) del estuario de la Cuenca del Plata (Avigliano y Volpedo, 2013a, 2013b; Avigliano *et al.*, 2018).

En base a los resultados obtenidos en los análisis multivariados, no se han evidenciado las variaciones intraespecíficas reportadas por varios autores (Lahille, 1929; De Buen, 1953). Es de destacar que a partir de la siembra de esta especie en cuerpos de agua de la provincia de Buenos Aires, reportada por el Ministerio de Asuntos Agrarios (lagunas Cochicó, Lacombe y Los Padres, entre otras), parte de la diversidad genética de

O. bonariensis ha sido homogeneizada, conservándose mayor diversidad en la población del Río de la Plata (Valencia et al., 2014). A pesar de ello, la laguna de Chascomús, está comunicada con el Río de la Plata y el Canal 15, por inundaciones, o conexiones temporarias por desbordes y canales artificiales, por lo que es esperable que los ejemplares estén muy relacionados entre sí y sin observarse una marcada diferenciación morfológica ni merística de los caracteres.

Por otro lado, se pudieron establecer caracteres diagnósticos que permitieron diferenciar a *O. bonariensis* del resto de las especies de la región. La combinación de caracteres dada por la posición de la aleta Dorsal1, dispuesta sobre la vertical que pasa sobre el ano, las hileras de escamas alrededor del pedúnculo caudal (de 20 a 22) y el número de branquiaspinas en la rama inferior del primer arco (24-37) son caracteres que diferencian a esta especie del resto de las dulceacuícolas. Particularmente, este último carácter es el que tradicionalmente define las especies dulceacuícolas de pejerreyes, estableciéndose para *O. bonariensis* un rango de 32 a 38 (más de 30) (Malabarba y Dyer, 2002 y Dyer, 2006). Es interesante aclarar, que estos autores sólo tienen en cuenta ejemplares mayores a 100 mm LS. En este trabajo de tesis, se analizaron tallas a partir de los 65,65 mm LS, la menor con la que tradicionalmente se ha estudiado morfo-merísticamente a la especie. Esto ha permitido establecer un nuevo rango diagnóstico de los rastillos branquiales que identifican a *O. bonariensis*.

En cuanto a las relaciones alométricas, *O. bonariensis* comparte con el resto de las especies estudiadas, la alometría negativa del diámetro del ojo y la marcada alometría positiva de la base de la Dorsal 1, con valores similares a *O. perugiae* y *O. humensis*. El resto de las variables mostraron alometría positiva, tanto en relación LS como LC, diferenciándose de *O. humensis* que mostró valores isométricos para la longitud de la cabeza y el ancho opercular (en LC); de *O. perugiae*, que se caracterizó por los valores negativos de todas las variables cefálicas (en LC) y de *O. retropinnis*, con altos valores positivos para la base de la Dorsal 1, isometría para las distancias predorsal 1, predorsal 2 y preanal, y relaciones alométricas negativas en la longitud de la cabeza y la distancia prepectoral.

Material Examinado

Argentina. Buenos Aires, Río de la Plata en Punta Lara, MLP 526, 1, 185,4 mm LS; MLP 987, 1, 126,5 mm LS; MLP 3420, 1 de 6, 77,8 mm LS; MLP 4300, 1, 119,9 mm LS; MLP 5162, 10, 79,5-151,8 mm LS; MLP 5444, 1, 155,9 mm LS; MLP 5517, 6, 70,5-117,4 mm LS; MLP 6261, 1, 82,7 mm LS; MLP 6302, 1, 118,4 mm LS; 9-VIII-32-4, 1, 196,4 4 mm LS; Laguna Cochicó, MLP 390, 27, 140,1-185 mm LS; Laguna de Monte (Guamini), MLP 407, 8, 112,6-231,1 mm LS; Laguna de Chascomús, MLP 5785, 6, 67,9-102,1 mm LS; Laguna Alsina, MLP 5869, 1, 60,3 mm LS; Laguna de Los Padres, MLP 6289, 31, 109,5-35,48 mm LS; Laguna de Monte, MLP 5899, 32, 43,7-84,1 mm LS; MLP 6060 Mar Chiquita, 8, 117,9-220,1 mm LS. Entre Ríos. MLP 2956, 1, 187,1 mm LS; MLP 2957, 1, 111,5 mm LS; Río Paraná, 1-VIII-43-19, 1, 114,5 mm LS; Río Uruguay, MLP 2872, 1, 105,4 mm LS. Santa Fe. MLP 6814, 1, 183,7 mm LS

Uruguay. ZVC-P 4874, 1, 183,26 1 mm LS

Material colectado

Argentina, Buenos Aires: 18 ejemplares colectados en Punta Lara (Río de la Plata), 122 en Ensenada (Río de la Plata), 24 ejemplares en Punta Rasa (San Clemente), 7 en la Laguna de Chascomús, 15 en la laguna de la Estancia San Ignacio (Chascomús), 5 en la laguna Lacombe (Chascomús), 11 en la laguna La Limpia (Chascomús), 10 en la laguna de Los Padres, 6 en la laguna Sauce Grande, 6 en la laguna Vitel (Chascomús, Bs. As.); 10 ejemplares en Canal 15 (Bs. As.); 4 en el Río Reconquista (Bs. As.) ; 9 la laguna Cochicó, 31 en la laguna La Salada Grande, Madariaga, 10 en el Canal 15, a la altura del puente de ruta 11, 484 ejemplares en el Río Ajó. Entre Ríos: 7 en el río Uruguay, 10 en el río Paraná.

Material Comparativo

Argentina. *Odontesthes argentinensis*. Buenos Aires: Mar Chiquita, en la desembocadura al mar, MLP 6060, 13, 78,5-99,2 mm LS; río Quequén-Salado, MLP 3140, 17, 157,13-53,12 mm LS; Monte Hermoso, MLP 5025, 16, 51,93-75,95 mm LS; Río Quequén, MLP 1298, 17, 79,05-117,62 mm LS; Tres Arroyos, MLP 3706, 20, 53,64-123,97 mm LS; Mar de Ajó, MLP 6171, 12, 108,75-132,49 mm LS; Río Salado, MLP 6319, 1, 95,63 mm LS. Material colectado. 9 ejemplares en San Clemente del Tuyú, 14 en Punta Piedras, 17 en San Blas, 12 en la desembocaduras del río Samborombón, 8 en la desembocadura del río Salado, más de 2000 ejemplares en el río Ajó, 270 en Punta Rasa, 1 ejemplar en Pinamar, 45 en Tapera de López.

CAPÍTULO III

Odontesthes humensis de Buen, 1953b (Figs. 3.1 y 3.2)

Odontesthes humensis de Buen, 1953b; Olazarri *et al.*, 1970; Phonlor y Vinagre, 1990; Piedras *et al.*, 1992; Sampaio y Phonlor, 1992, 1996; Nardez Sirol *et al.*, 1997; Dyer, 1998; Gállego *et al.*, 1998; Dyer y Gosztanyi, 1999; Camargo y Pouey, 2000; Dyer, 2000; Bemvenuti, 2002; Bemvenuti y Rodrigues, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Nion *et al.*, 2002; Dyer, 2003; López *et al.*, 2003; Menezes *et al.*, 2003; Reis *et al.*, 2003; Menni, 2004; Piedras y Pouey, 2005; Bemvenuti, 2006; Dyer, 2006; García *et al.*, 2006; Tombari, 2008; Piedras *et al.*, 2009; Sommer, 2010; Corrêa, 2011; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014; Bogan *et al.*, 2015; Zebral *et al.*, 2017; Silveira *et al.*, 2018

Odontesthes guazu, de Buen, 1953b; Ringuelet *et al.*, 1967b; Dyer, 1998; 2006

Odontesthes guaza Lopez *et al.*, 1987

Diagnosis

Inserción de la Dorsal 1 por delante de la vertical que se proyecta desde el ano; la distancia predorsal 1 representa de 53,3 y 60,1 %LS; ojo grande (18,3 y 35,3 %LC), de 11 a 13 hileras de escamas en la línea transversal, de 5 a 8 escamas entre las aletas dorsales, de 11 a 13 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal y entre 15 y 23 rastrillos branquiales totales en el primer arco (de 12 a 17 branquiespinas en la rama inferior).

Descripción

Cuerpo medianamente comprimido. Perfil dorsal recto, desde el extremo del hocico hasta la Dorsal 2, levemente inclinado posteroventralmente a lo largo de la base de la Dorsal 2, y nuevamente recto hasta la base de la aleta caudal. Perfil ventral del cuerpo levemente convexo, desde el extremo del hocico hasta la inserción de la Anal, e inclinado posterodorsalmente a lo largo de la base de esta aleta. Pedúnculo caudal alto (5,8 a 12,3 %LS). Longitud de la cabeza entre 21,5 y 26,5 %LS. Longitud del hocico entre 24,7 y 35,8 %LC. Longitud del ojo entre 18,3 y 35,3 %LC. La comisura de la boca, se ubica a la altura

del límite inferior del ojo, por debajo del registrado en el resto de especies tratadas (Fig. 3.3). En las Tablas 3.1 y 3. 2 se incluyen los datos morfométricos y merísticos de 51 ejemplares de *O. humensis*.

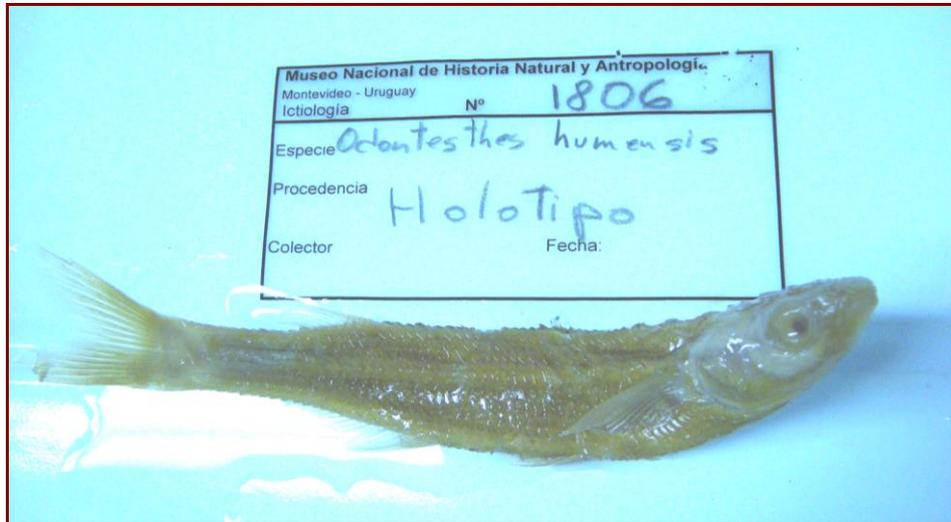


Fig. 3.1. *Odontesthes humensis*. **Holotipo**, CI 1806, 137 mm LS, MNHNA, Uruguay, loc. Embalse del Río Negro, bañado de Legrand, Dpto. Durazno, Uruguay.

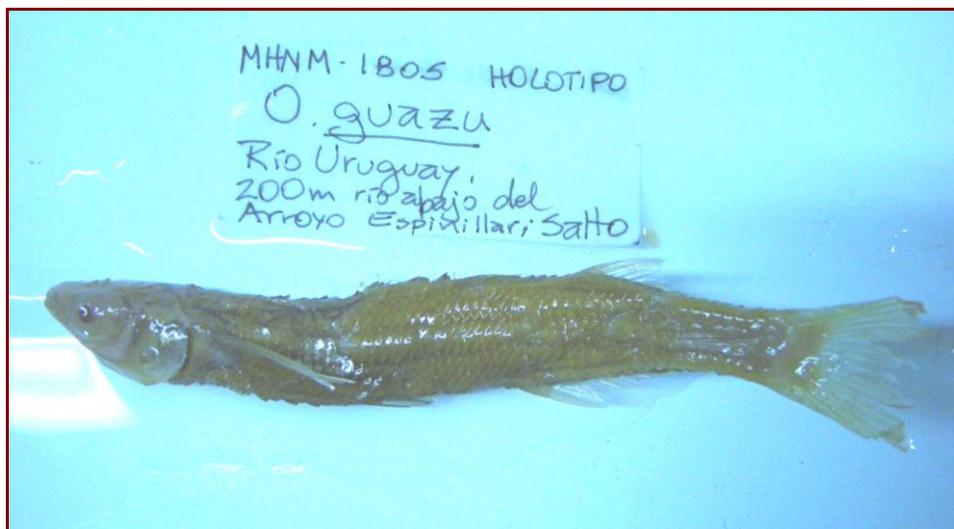


Fig. 3.2. *Odontesthes guazu*. **Holotipo**, MHNM 1805, 112 mm LS, MNHNA, Uruguay, loc. 200 metros aguas abajo del Arroyo Espinillar, Río Uruguay, Salto, Uruguay.

Tabla 3.1 *Odontesthes humensis*. Proporciones de datos morfométricos (en LS y LC) y DS (desvío standard).

Rango LS 56,35-174,28 mm (n=51)			
% LS	Rango	Media	DS
T	21,5-26,5	23,4	0,8
aT	9,3-14,5	10,8	1
T-pmx	19,7-24,6	22,1	1,1
EO	9,5-12,9	11,8	0,7
y	4,5-7,85	5,8	0,7
iy	5,2-9,2	6,8	0,7
py	9,1-12,4	10,5	0,6
ay	5,5-8,3	7,0	0,6
ay-pmx	4,9-7,2	5,9	0,5
aD ₁	53,3-60,1	56,8	1,8
aD ₂	67, 5-76,7	71,2	2,3
aA	59,7-70,5	63,0	2,1
aP	24,7-29,9	27,4	1,1
aV	40-48,9	42,9	1,8
bD ₁	1,1-4,9	2,4	0,9
bD ₂	6,3-12,8	8,9	1,3
bA	14,6-21,7	17,1	1,7
aP-aA	31,7-40	35,6	1,9
aP-aV	12,3-19,5	15,5	1,5
iDD	11,8-18	14,6	1,2
pA	75,6-86,5	80,1	2,4
pD ₂	76,6-86,5	79, 9	2,3
edP	37,9-48,4	42,5	2,1
edV	49,3-58,7	53,3	2
hQ	5,8-12,3	7,6	0,7
EQ	2,9-6,6	4	0,7
% Lc			
aT	35,1-62,7	45,8	4,2
T-pmx	84,9-98,8	94,5	4,1
EO	39,4-56,1	50,6	3,4
iy	22,6-38	29,1	2,8
y	18,3-35,3	24,8	2,7
ay	24,7-35,8	29,9	2,4
ay-pmx	20,9-29	25,4	1,9
py	38,4-49,5	44,7	2,6

Tabla 3.2. *Odontesthes humensis*. Datos merísticos

Rango LS 56,35-174,28 mm (n=51)		
Conteos	Rango	Media
Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral	50-63	56
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	11-13	11
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	11-13	11
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	5-8	6
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal	18-22	19
Radios Dorsal 1	4-6	5
Radios Dorsal 2	9-13	11
Radios Pectoral	9-15	14
Radios Anal	15-19	17
Branquiespinas rama superior	3-6	4
Branquiespinas rama inferior	12-17	14
Branquiespinas totales	15-23	19

.Radios de la Dorsal 1 de IV a VI. Origen de la Dorsal 1 por delante de la línea vertical proyectada desde el ano (Fig. 3.4). La Dorsal 2 con un radio espinoso y de 8 a 12 radios blandos, se inserta a la altura de la mitad posterior de la Anal. La Anal con un radio espinoso y de 14 a 18 radios blandos, con perfil cóncavo. Aletas pectorales con un radio espinoso y entre 8 y 14 radios blandos. Caudal ahorquillada.



Fig. 3.3. *Odontesthes humensis*. Detalle de la cabeza y del primer arco branquial. MLP 5869, 163 mm LS, loc: Laguna Alsina, Buenos Aires.

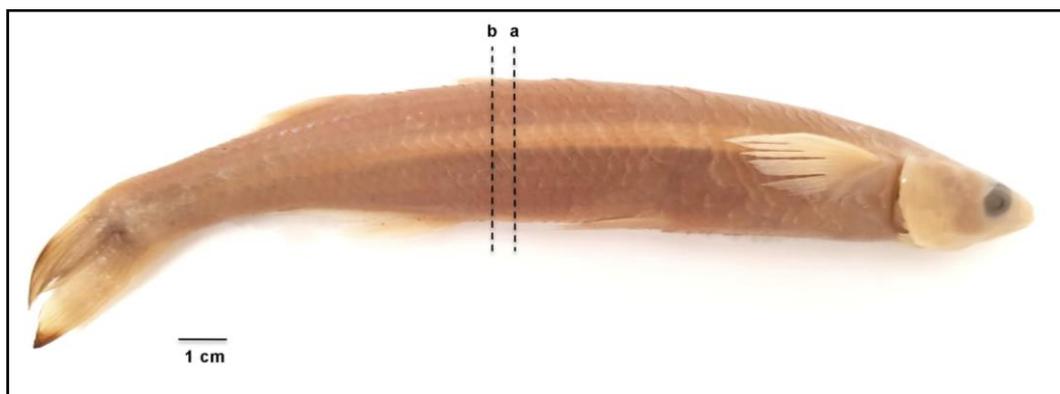


Fig. 3.4. *Odontesthes humensis*. Inserción de la Dorsal 1 (a) por delante de la vertical proyectada desde el ano (b). MLP 5869, 163 mm LS, loc: Laguna Alsina, Buenos Aires.

Escamas cicloides, distribuidas regularmente en el cuerpo; entre 50 y 63 en la línea longitudinal, con una moda de 56 escamas; de 11 a 13 hileras de escamas en la línea transversal, comúnmente 11; de 5 a 8 escamas entre las aletas dorsales; de 11 a 13 escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, con una moda de 11; de 18 a 22 hileras de escamas longitudinales alrededor del pedúnculo caudal.

Rastrillos branquiales del primer arco: 3-6+1+11-16. No se observó variación en el número de rastrillos branquiales en relación a la LS. El rango que se proporciona es constante en todos los ejemplares analizados independientemente del tamaño. En esta especie, el número de branquiespinas de la rama inferior del primer arco, es un carácter importante para la identificación, debido a que este rango es exclusivo de *O. humensis* y no se observó variación con el desarrollo ontogenético. En otras especies del género, hay una relación directa entre el aumento de la LS y el incremento del número de branquiespinas, invalidando este carácter para la identificación de las especies en diferentes etapas del desarrollo. Es de destacar que, a partir de la revisión de material de colecciones ictiológicas de Uruguay y Argentina, se ha observado que esta especie es muy estable en relación a rangos y proporciones.

Análisis Multivariado

Para este análisis, se incluyeron 51 ejemplares de *O. humensis* del Río de la Plata, Río Uruguay y Río Negro (Uruguay), todos pertenecientes a colecciones biológicas.

Variables Morfométricas

El gráfico resultante del ACP de variables morfométricas muestra dos grupos: por un lado, en el cuadrante inferior se ubican la mayoría los ejemplares del Río de la Plata mientras que, en el superior se distribuyen los del Río Uruguay. Los dos ejemplares del Río Negro, se ubican hacia el cuadrante superior negativo (Fig. 3.5). Los dos primeros componentes explican el 90,86% de la varianza (Tabla 3.3). El componente 1 aporta el 87,84% de la variabilidad, siendo la longitud de la aleta Pectoral y las distancias entre las aletas dorsales y la interorbital los caracteres de mayor aporte. El componente 2 retiene sólo el 3,02% de la variabilidad destacándose la longitud de la aleta Ventral y la distancia PreDorsal 2 como las variables de mayor contribución (Tabla 3.4).

Tabla 3.3. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables morfométricas de *O. humensis*.

PC	Eigenvalue	% variance
1	29.8652	87.839
2	1.02932	3.0274

Tabla 3.4. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. humensis*

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.15249	0.066388
Altura de la cabeza	0.17351	0.025907
PreDorsal 1	0.16678	0.06005
PreDorsal 2	0.16785	0.33667
Pre Anal	0.14834	-0.00879
PrePélvica	0.15841	0.15841
PrePectoral	0.16288	0.16288
Altura Pedúnculo	0.16306	0.07054
Ancho Pedúnculo	0.15347	0.08156
Distancia Pect-Anal	0.15503	0.08066
Distancia Pect-Pélvica	0.17986	-0.05965
Base Anal	0.13849	0.12303
Base Dorsal 1	0.16834	0.10723
Base Dorsal 2	0.16604	0.054202
Distancia entre Dorsales	0.29714	-0.047028
Longitud aleta Pectoral	0.3059	-0.190343
Longitud aleta Ventral	0.19649	-0.24668
Diámetro ojo	0.1877	0.042028
Hocico	0.16147	0.06236
Distancia interorbital	0.23568	-0.06908
Longitud posorbital	0.14467	0.12786
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.15838	0.030936
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.16603	0.014746
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.10915	0.023918
Distancia hocico - ano	0.15344	0.085906
Distancia hocico –inserción aleta Pectoral	0.17481	0.055451
Distancia hocico - inserción aleta Pélvica	0.1701	0.065141

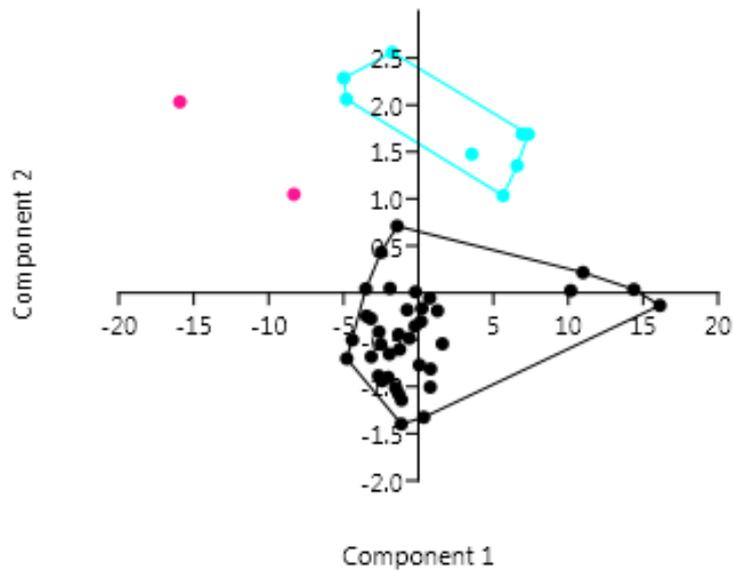


Fig. 3.5. *Odontesthes bonariensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables morfológicas. ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río de la Plata. Componente 1 (84,54%), Componente 2 (5,1%).

El análisis Cluster para las variables morfológicas consideradas de *O. humensis* también mostró agrupamientos definidos. Se observó a la mayoría de los ejemplares del Río Uruguay y del Río de la Plata por un lado y los del Río Negro formando otro grupo (Fig. 3.6). El test ANOSIM (ANOSIM de una vía $R= 0.5967$; $p<0,05$), confirma la diferencia entre las asociaciones.

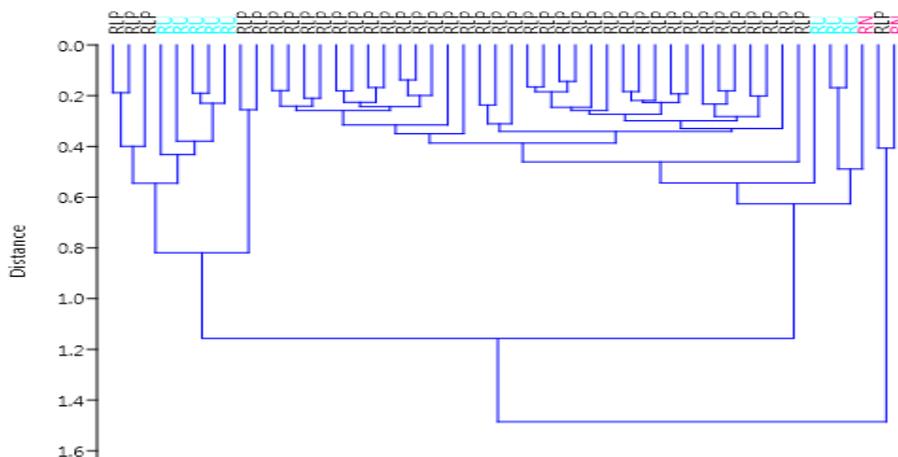


Fig. 3.6. *Odontesthes humensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfológicas. ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río de la Plata.

Variables merísticas

En el gráfico del ACP se observa un grupo, que incluye a los ejemplares del Río Uruguay y los del Río Negro, mientras que en el cuadrante inferior se ubican los del Río de la Plata. (Fig. 3.7a). Para el resto de los gráficos (Fig. 3.7b y c), se observa una distribución similar pero con menor separación de grupos.

Los tres primeros componentes explican más del 57% de la variabilidad total (Tabla 3.5). En el componente 1, las variables que más contribuyen son la línea longitudinal, y los radios de la aleta Anal. En el segundo componente la línea transversal, las hileras de escamas entre las aletas Dorsal 2 y Anal, las escamas alrededor del pedúnculo aportan en mayor proporción. El componente 3 posee el 13,15% de la variación total, siendo los radios de la aletas Dorsal 2, Anal y Pectoral los caracteres que más aportan (Tabla 3.6)

Tabla 3.5. Eigenvalores y varianza acumulada de los tres primeros componentes principales para variables merísticas de *O. humensis*

PC	Eigenvalue	% variance
1	3.11947	28.359
2	1.73568	15.779
3	1.44629	13.148

Tabla 3.6. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. humensis*

Variables	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	-0.53523	-0.06917	0.031492
Línea Transversal	0.16073	0.38275	0.22742
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.30394	0.42485	-0.13297
Escamas entre dorsales	-0.29753	0.24977	-0.06412
Escamas alrededor pedúnculo	0.1772	0.4201	-0.16608
Radios aleta Dorsal 1	0.27805	-0.25681	0.11781
Radios aleta Dorsal 2	0.020491	0.22656	-0.52585
Radios aleta Anal	0.32435	-0.19151	-0.41933
Radios aleta Pectoral	0.29206	0.15145	0.4459
Branquiespinas rama superior	0.15935	-0.29025	0.29567
Branquiespinas rama inferior	0.033107	0.32265	0.36678

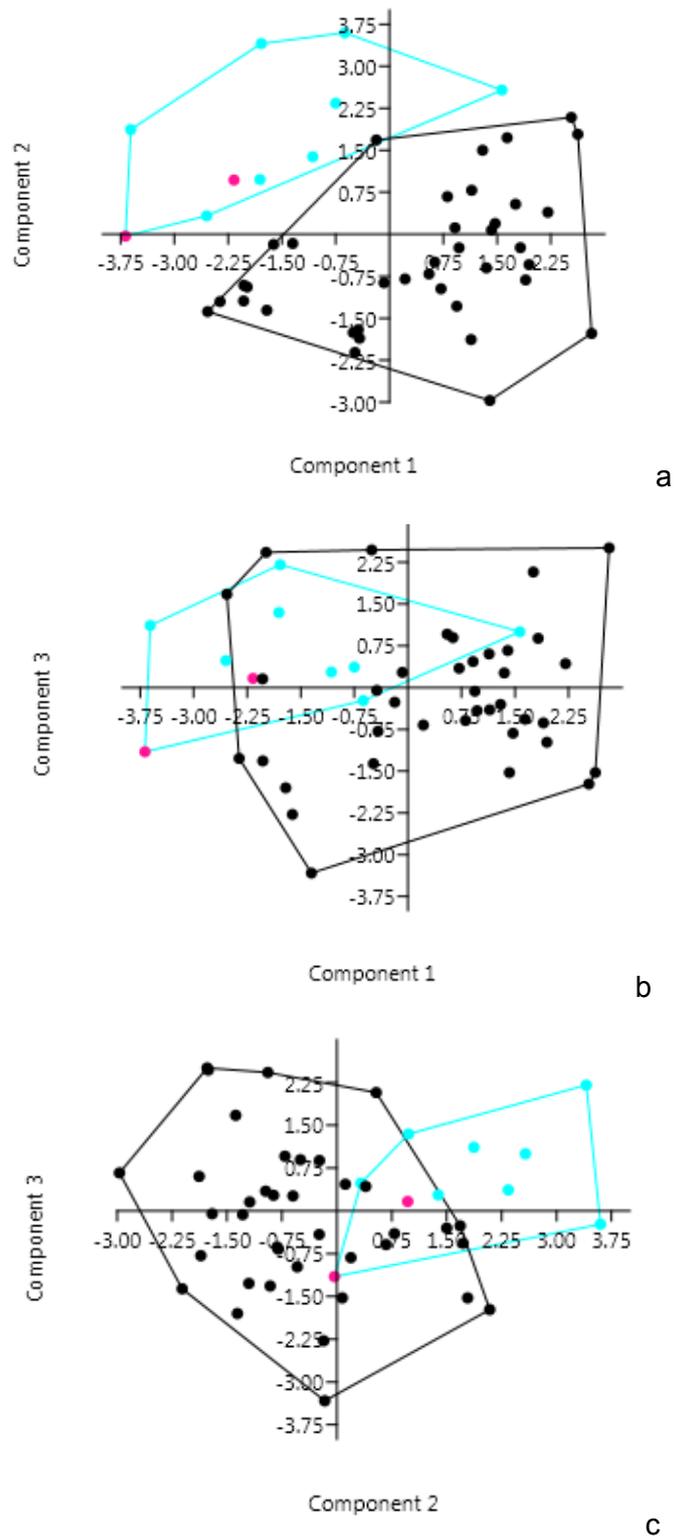


Fig. 3.7. *Odontesthes humensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas. ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río de la Plata. Componente 1 (28.36%), Componente 2 (15.78%), Componente 3 (13,15%)

El análisis Cluster dio como resultado la formación de dos grupos no homogéneos. Por un lado la mayoría de los ejemplares del Río de la Plata y por otro, los del Río Uruguay y Río Negro y algunos del Río de la Plata (Fig. 3.8). El test ANOSIM evidenció escasas diferencias entre estos agrupamientos (ANOSIM de una vía $R= 0.4255$; $p<0,05$).

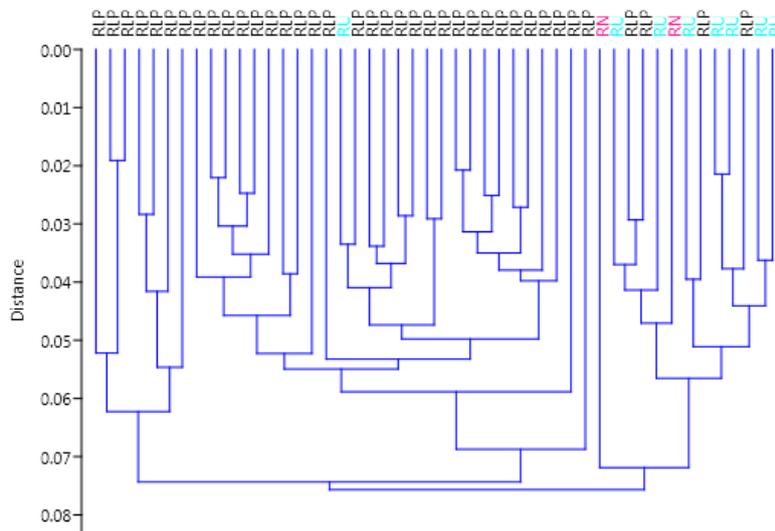


Fig. 3.8. *Odontesthes humensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas. ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río de la Plata.

A partir del análisis morfo-merístico, no se han encontrado diferencias ontogenéticas en los caracteres de *O. humensis*, siendo la especie más estable en cuanto a rangos y proporciones. A nivel geográfico, tanto en el análisis de las variables morfométricas como merísticas se observó una mayor similitud entre ejemplares del Río Negro y los del río Uruguay, mientras que los del Río de la Plata, formarían un grupo diferente.

Alometría

Se calculó el coeficiente alométrico (β) para 51 ejemplares de *O. humensis* (Tabla 3.7). En relación a la LS, la longitud de la cabeza mostró isometría, el ancho opercular y las distancias predorsal 2 y preventral estuvieron muy cercanos a la isometría y el resto de los caracteres presentaron valores de β superiores a 1, siendo la base de la Dorsal 1, la variable con el mayor valor. Respecto de la LC, la longitud de la cabeza sin los

premaxilares y el ancho opercular, mostraron un crecimiento isométrico de estos caracteres. El diámetro del ojo presentó alometría negativa, tanto para LS como para LC.

Tabla 3.7. *Odontesthes humensis*. Valores del coeficiente alométrico (β) y del coeficiente de correlación (r).

Variable	β	r	Intervalos de Confianza
en LS			
T	1,00	0,97	a=0,95;1,09 b=-0,81;-0,54
aT	1,17	0,93	a=1,04;1,31 b=-1,59;-1,06
T-pmx	1,02	0,94	a=0,92;1,13 b=-0,91;0,50
EO	1,02	0,91	a=0,89;1,16 b=-1,25;-0,72
y	0,78	0,84	a=0,64;0,94 b=-1,12;-0,53
iy	1,11	0,97	a=1,06;1,16 b=-1,55;-1,37
py	1,14	0,94	a=1,03;1,26 b=-1,51;-1,04
ay	1,14	0,90	a=0,99;1,31 b=-1,78;-1,14
aD ₁	1,07	0,98	a=1,01;1,13 b=-0,50;-0,26
aD ₂	1,03	0,93	a=0,92;1,15 b=-0,46;-0,01
aA	1,30	0,70	a=0,98;1,78 b=-1,79;-0,17
aP	1,30	0,88	a=1,11;1,52 b=-1,61;-0,78
aV	1,05	0,87	a=0,89;1,23 b=-0,84;-0,15
bD ₁	3,06	0,79	a=2,49;3,90 b=-7,48;-4,64
bD ₂	1,62	0,84	a=1,35;1,97 b=-3,00;-1,76
bA	1,59	0,88	a=1,37;1,87 b=-2,52;-1,50
aP-aA	1,12	0,97	a=1,05;1,19 b=-0,84;-0,55
aP-aV	1,17	0,87	a=1,00;1,38 b=-1,57;-0,82
iDD	1,30	0,90	a=1,14;1,49 b=-1,82;-1,11
hQ	1,25	0,89	a=1,08;1,45 b=-2,02;-1,29
EQ	1,76	0,68	a=1,32; 2,46 b=-4,37;-2,06
en LC			
aT	1,14	0,94	a=1,03;1,27 b=-0,70;-0,38
T-pmx	1,00	0,94	a=0,91;1,11 b=-0,16;0,10
EO	1,00	0,86	a= 0,84;1,18b=-0,55;-0,10
ay	1,11	0,92	a=0,99;1,25b=-0,86;-0,51
ay-pmx	1,30	0,85	a=1,09;1,56 b=-1,36;-0,72
y	0,77	0,85	a=0,64;0,91b=-0,48;-0,11
iy	1,56	0,73	a=1,20;2,09b=-2,02;-0,80
py	1,12	0,93	a=1,00;1,24 b=-0,68;-0,3

Distribución y Ecología

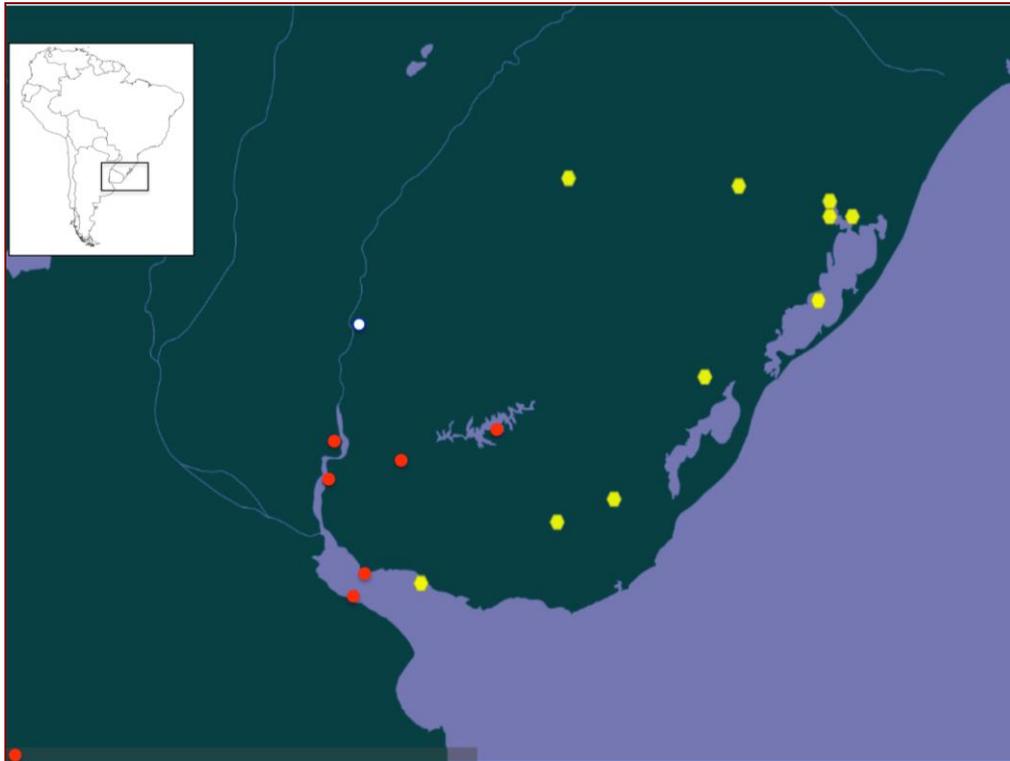


Fig. 3.9. Distribución de *Odontesthes humensis* en la región Parano-Platense. Círculos amarillos: localidades reportadas según GBIF; círculos rojos: material de colección analizado en esta tesis; círculo blanco: material comparativo.

Odontesthes humensis habita ambientes continentales del sur de Brasil (Laguna dos Patos y Laguna Mirim), Uruguay (Río Negro y Río de la Plata) y Argentina (Río Uruguay y Río de la Plata) (Sampaio y Phonlor, 1992; Bemvenuti, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Dyer, 2003; 2006) (Fig. 3.9). En la Argentina, ha sido citada como especie limítrofe por Ringuélet *et al.* (1967a) y posteriormente mencionada como integrante de la ictiofauna Parano-Platense por Dyer (1993, 1998), López *et al.* (2003) y Menni (2004), siendo en los dos últimos casos sólo es una cita nominal. Bogan *et al.* (2015) mencionan el hallazgo de tres ejemplares de *O. humensis* para el delta del Río de la Plata. Los autores consideran erróneamente que sería el primer registro de esta especie para la Argentina, ya que Dyer (1998, 2003) y García (1987) confirman su presencia en nuestro país. Por otra parte, los autores establecen que la LS de los ejemplares es menos de 20 mm, lo que dificulta la

determinación taxonómica de la especie ya que en las claves dicotómicas conocidas y en los estudios osteológicos se utilizaron hasta el momento, ejemplares mayores a 100 mm.

Los ejemplares capturados suelen ser medianos o pequeños, alcanzando 20 cm de longitud total, poseen un rápido crecimiento y una alta tasa de reproducción (Teixeira de Mello y Gonzalez-Bergonzoni, 2009), pudiendo hibridizarse con *O. bonariensis* (Dyer, 2006; Tavares *et al.*, 2014). Se alimenta principalmente de moluscos y otros invertebrados bentónicos, haciendo uso preferencial de esta zona, lo que le permite evitar la competencia con las otras especies simpátricas del género, aunque probablemente, puede utilizar toda la columna de agua para alimentarse cuando las condiciones no son favorables (Bemvenuti, 2006).

Conservación

En este trabajo, se analizó material de *O. humensis* de Argentina y Uruguay. Es interesante destacar que el material disponible en colecciones data de campañas de varias décadas anteriores y que en los muestreos realizados para este trabajo y en el marco de otros proyectos de investigación, esta especie no fue colectada en los sitios donde había sido hallada anteriormente. En este sentido, Tombari (2008) menciona que *O. humensis* no fue hallada en ninguno de los muestreos realizados para su trabajo de tesis. Paralelamente, esta especie fue colectada en el sur de Brasil y clasificada como rara y de baja abundancia (García *et al.*, 2006; Piedras *et al.*, 2009) y en ambientes costeros de Uruguay (García *et al.*, 2014).

Si bien se han realizado numerosos muestreos en nuestro país, consideramos que deberían incrementarse en las zonas donde ha sido citada, con el propósito de corroborar si se trata de un problema de muestreo, o si efectivamente, esta falta de ocurrencia obedece a problemas de conservación, situación muy probable, ya que el área de distribución coincide con ambientes altamente impactados.

Al igual que el resto de las especies del grupo, es catalogada a nivel local por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay (SNAP) como una especie PRIORITARIA AMENAZADA, basado en su distribución restringida (menos del 10% del territorio nacional) y por ser una especie de relevancia económica y ecológica.

Para Argentina, no existe ningún criterio para su conservación y, al igual que en Uruguay y en Brasil, es considerada una especie escasa e infrecuente. No posee registros en nuestro país, desde hace casi 3 décadas, en aquellas localidades en las que hace más de 40 años atrás se la había citado. Probablemente, la escasez de registros actuales en la Argentina sea una de las consecuencias de la presión antrópica sobre los ecosistemas que

suele frecuentar. Por ello, consideramos que *O. humensis*, debería ser evaluada e incluida en las listas de especies regionales, necesarias de monitoreo y protección.

En los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna silvestre (CITES) y en las listas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) esta especie no ha sido evaluada (Froese y Pauly, 2018).

Discusión

Odontesthes humensis fue descrita por de Buen (1953b) para el embalse del Río Negro, en Uruguay. En el mismo trabajo se describe a *Odontesthes guazu*, para el Río Uruguay, en el departamento de Salto (Uruguay), especie que fue sinonimizada más tarde por Dyer (1998). *Odontesthes humensis* es una especie poco conocida en la Argentina, es una de las entidades más fácilmente reconocible por su boca ínfera, la Dorsal 1 más adelantada respecto de las otras especies Parano-Platenses y por el bajo número de rastrillos branquiales, que es el menor del grupo (de 15 a 23 branquiespinas totales en el primer arco) y que se mantiene estable durante todo el trascurso del desarrollo ontogenético. Es interesante resaltar que la posición ínfera y la estructura de la boca, como así también la forma y número de los rastrillos branquiales estarían relacionados con sus hábitos alimenticios, ya que facilitaría el consumo de moluscos y otros invertebrados bentónicos (Rodrigues y Bemvenuti, 2001).

El estudio de las variables morfo-merísticas con el material disponible de *O. humensis* determinó que en esta especie, los rangos y proporciones son los más constantes, respecto al resto de las entidades analizadas. En general, las variables tienen rangos acotados y sin grandes variaciones respecto a los distintos ambientes en que los ejemplares fueron colectados.

En este trabajo se ha analizado el mayor número de ejemplares, comparándolo con los trabajos previamente publicados y se amplía el rango de LS registrado para la especie (entre 56,3 a 174,3 mm LS).

Respecto al análisis de alometría, se observó que varios caracteres de la cabeza poseen valores cercanos a la isometría, es decir, que crecen en conjunto con la LS, excepto la longitud del hocico, que mostró valores negativos. Los resultados son similares a los de *O. bonariensis*.

En relación al análisis multivariado, se han encontrado diferencias entre los ejemplares de las distintas localidades estudiadas, pero por el poco material disponible de la especie, no puede asegurarse la presencia de morfotipos intraespecíficos. Es de

destacar que el material que corresponde a la localidad de Punta Lara confirma la llegada de esta especie hasta la zona interna del Río de la Plata.

Por otra parte, en la Laguna de Los Patos, Brasil, se han hallado híbridos entre *O. humensis* y *O. bonariensis*, posiblemente en relación con la estación de piscicultura de Pelotas, (Bemvenuti, 2006; Dyer, 2006). En Japón, donde se cultivan estas especies, se ha registrado hibridación, que condujo al desarrollo de marcadores genéticos para la identificación y diferenciación de ambas entidades (Yoshizaki *et al.*, 1997; Strüssmann *et al.*, 1997). Según Bemvenuti (2006), existe afinidad cromosómica entre ambas especies, ya que los cromosomas muestran gran similitud en número y morfología y además, tienen hábitats, caracteres biológicos y morfológicos similares lo que facilita el entrecruzamiento (Silveira *et al.*, 2018).

Odontesthes humensis no había sido estudiada detalladamente hasta el presente, sino como integrante del grupo de pejerreyes que habita regiones costeras del sur de América del Sur (Bemvenuti 2002, 2006; Dyer 1993, 2006; García *et al.*, 2014). En este trabajo de tesis, se analizan por primera vez ejemplares de Argentina y Uruguay en conjunto, teniendo en cuenta un mayor rango de LS y se estudian aspectos morfo-merísticos de la especie, con todo el material disponible para ambos países.

Material examinado

Holotipo, CI 1806, 137 mm LS. Loc. Embalse del Río Negro, bañado de Legrand, Dpto. Durazno, Uruguay. Museo Nacional de Historia Natural y Antropología de Montevideo, Uruguay

Argentina, Buenos Aires, Río de la Plata en Punta Lara, MLP 3963, 34, 56,3-174,3 mm SL; MLP 9627, 1, 138,4 mm SL; Laguna Alsina, MLP 5869, 1, 163 mmSL; Entre Ríos, MLP 3203, 8, 84,0-135,8 mmSL, Río Uruguay en Gualeguaychú,

Uruguay, Río Negro, MNHN 2680, 4, 65,6-87,4 mmSL; Río de la Plata en Colonia, ZVC-P 3548, 2, 142,3-144,3 mmSL; ZVC-P3550, 1, 164,2 mmSL; ZVC-P 2921, 1, 174,3 mmSL.

Material Comparativo

Uruguay. *Odontesthes guazu*, MHNM 1805, Holotipo, 112 mm LS, aguas abajo, 200 metros del Arroyo Espinillar, Río Uruguay, Salto, Uruguay. Museo Nacional de Historia Natural y Antropología de Montevideo.

CAPÍTULO IV

Odontesthes perugiae Evermann y Kendall 1906 (Figs. 4.1, 4.2 y 4.3)

Odontesthes perugiae: Evermann y Kendall 1906; Fowler, 1943; Schultz, 1948; de Buen, 1950, 1953b; Quintana, *et al.*, 1992; White, 1985; Dyer, 1993, 1997, 1998, 1999, 2000, 2003, 2006; Gállego *et al.*, 1998; Sverlij *et al.*, 1998; Dyer y Gosztanyi, 1999; Beheregaray y Sunnucks, 2000, 2001; Beheregaray, *et al.*, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Nion *et al.*, 2002; López *et al.*, 2003; Menezes *et al.*, 2003; Liotta, 2005; Tombari *et al.*, 2005; Bemvenuti, 2006; García *et al.*, 2006; Sommer, 2010; Tombari, 2008; Cuello *et al.*, 2010; Iwaszkiw *et al.*, 2010; Muñoz *et al.*, 2011; Tavares *et al.*, 2011; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Loureiro *et al.*, 2013; Brancolini *et al.*, 2014; García *et al.*, 2014; Litz y Koerber, 2014; Serra *et al.*, 2014; Almirón *et al.*, 2015; Bogan *et al.*, 2015; Mirande y Koerber, 2015; Rodrigues *et al.*, 2015; Gonzalez-Castro *et al.*, 2016; Wingert *et al.*, 2017

Odontesthes perugiai: Marelli, 1924; Devincenzi, 1925; Menni, 2004

Odontesthes orientalis: De Buen, 1950; Dyer, 1998

Basilichthys perugiai: Lahille, 1929; Ringuelet y Arámburu, 1957; Arámburu y Ringuelet, 1965; Ringuelet *et al.*, 1967a; Bonetto, *et al.*, 1969, 1970; Ringuelet, 1975; Menni y López, 1978; Cordiviola de Yuan y Pignalberi, 1981

Basilichthys perugia: Bonetto, 1956; Ringuelet y Arámburu, 1957

Austromenidia perugiai: Ringuelet y Arámburu, 1961; Bonetto *et al.*, 1965

Odontesthes bonariensis: Casciotta *et al.*, 2005



Fig. 4.1. *Odontesthes perugiae*. **Holotipo**. USNM 55572, 112,2 mm LS. Museo Nacional de Historia Natural Smithsonian, Washington, USA. Loc. Argentina.

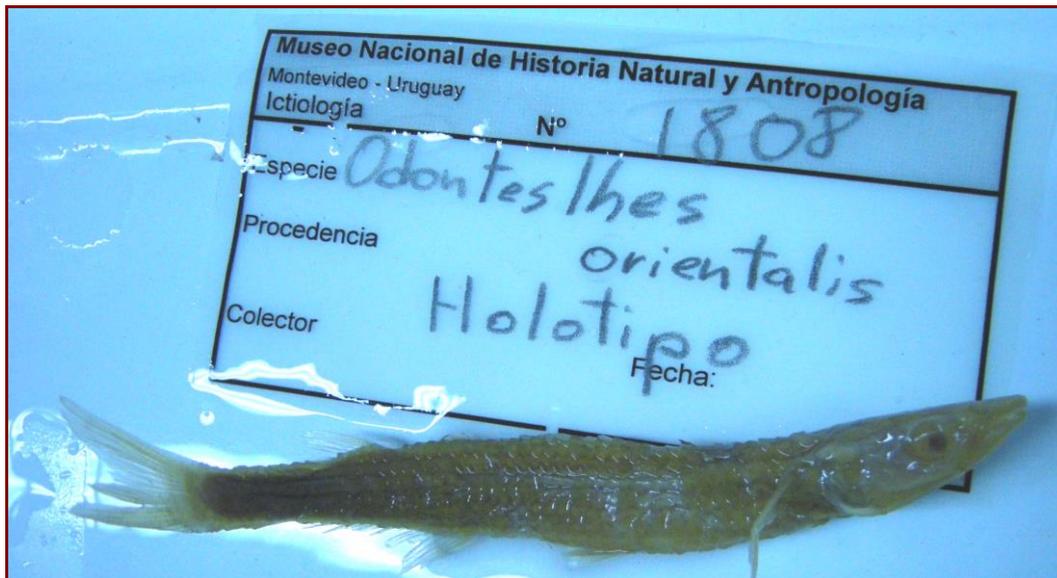


Fig. 4.2. *Odontesthes orientalis*. **Holotipo**. CI 1808, 116,6 mm LS. Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, Montevideo, Uruguay. Loc. embalse del rio Negro, bañado de Legrand, Durazno, Uruguay

Diagnosis

Inserción de la aleta Dorsal 1 por detrás de la vertical que se proyecta desde el ano (Fig. 4.4), la distancia predorsal 1 representa de 55,1 a 62,6 %LS, hocico largo (22,7-37,6 %LC) mayor a la longitud del ojo, de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, de 4 a 8 escamas entre las aletas dorsales, de 9 a 10 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, y entre 19 y 34 rastrillos branquiales totales en el primer arco (de 15 a 27 en la rama inferior del primer arco).



Fig. 4.3. *Odontesthes perugiae* USNM 55572, **Holotipo**. Puede observarse la longitud del hocico característica de esta especie y la boca marcadamente horizontal

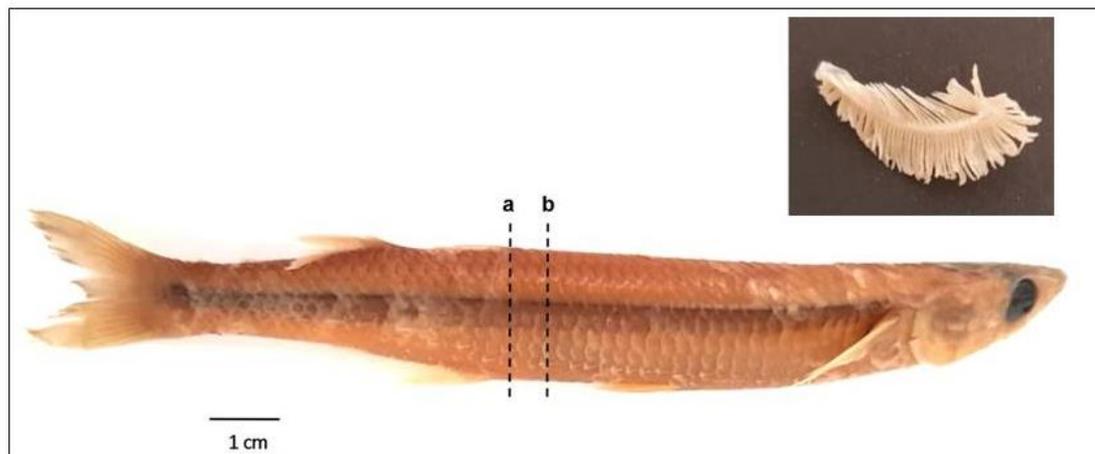


Fig. 4.4. *Odontesthes perugiae*. Inserción de la Dorsal 1 (a) por detrás de la vertical proyectada desde el ano (b); detalle del primer arco branquial. MLP 7213, 146 mm LS, loc: Puerto Gaboto, Santa Fe.

Descripción

En las Tablas 4.1 y 4.2 se incluyen los datos morfométricos y merísticos de *O. perugiae*. Cuerpo fusiforme, de aspecto grácil. Perfil dorsal recto, desde el extremo del hocico hasta la Dorsal 2, levemente inclinado posteroventralmente a lo largo de la base de la Dorsal 2, y nuevamente recto hasta la base de la aleta caudal. Perfil ventral del cuerpo levemente convexo, desde el extremo del hocico hasta la inserción de la Anal, e inclinado posterodorsalmente a lo largo de la base de la Anal. Pedúnculo caudal bajo (5,5 a 8,6 %LS). Cabeza alargada (20,7-27,9 %LS). Longitud del hocico entre 22,7-37,6 %LC, mayor a la longitud del ojo (15,4 a 30,6 %LC). Boca marcadamente horizontal, ubicada a la altura de la mitad del ojo

Radios de la Dorsal 1 de III a V. Origen de la Dorsal 1 inmediatamente posterior a la línea vertical proyectada desde el ano. La Dorsal 2, con un radio espinoso y de 6 a 11 radios blandos, se inserta a la altura de la mitad posterior de la Anal. La Anal con un radio espinoso y de 13 a 17 radios blandos, con perfil casi recto. Aletas pectorales con un radio espinoso y entre 10 y 13 radios blandos. Caudal ahorquillada.

Escamas cicloides, distribuidas regularmente en el cuerpo; entre 44 y 58 en la línea longitudinal, con una moda de 52 escamas; de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, comúnmente 9; de 4 a 8 escamas entre las aletas dorsales; de 9 a 10 escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, con una moda de 9; de 14 a 18 hileras de escamas longitudinales alrededor del pedúnculo caudal.

Rastrillos branquiales del primer arco: 4-7+1+14-26. El número de rastrillos branquiales varía en relación a la LS. Se observó que en la rama superior el número de branquiespinas varía entre los ejemplares menores a 60 mm LS (con 4 a 5 rastrillos branquiales) y los mayores de 60 mm LS (con 5 a 7 rastrillos branquiales). En la rama inferior, el aumento es más notorio, ya que se adicionan dos branquiespinas por cada 20 mm LS, hasta alcanzar los 80 mm, y a partir de esta talla, el número de rastrillos se mantiene relativamente constante, en un rango entre 22 a 27 (Fig. 4.5).

Tabla 4.1. *Odontesthes perugiae*. Proporciones de datos morfométricos (en LS y LC) y desvío standard (DS).

Rango LS 65,65-235,48 mm (n=100)			
% LS	Rango	Media	DS
T	20,7-27,9	23,9	1,8
aT	8,9-15,5	11,4	1,2
T-pmx	18,5-26,8	22,6	1,7
EO	8,6-14,9	11,4	1,3
y	3,8-6,9	5,0	0,6
iy	4,9-8,4	6,8	0,7
py	7,7-14,6	11,5	1,4
ay	5,4-8,8	6,9	0,7
ay-pmx	4,1-21,3	6,1	1,7
aD ₁	55,5-62,6	58,4	1,9
aD ₂	60,5-76,0	72,0	2,1
aA	54,2-72,8	62,4	3,0
aP	24,4-32,6	27,7	1,8
aV	38,5-49,6	42,8	2,3
bD ₁	0,5-5,4	2,9	0,9
bD ₂	5,5-12,4	9,7	1,1
bA	12,3-23,7	19,1	1,6
aP-aA	27-45,3	34,8	2,6
aP-aV	11,8-19,6	15,5	1,5
iDD	10,5-31,0	13,9	2,1
pA	70,4-95,2	81,3	2,6
pD ₂	22,4-28,5	25,4	1,3
edP	13,3-54,7	43,6	4,1
edV	40,0-63,8	54,2	3,2
hQ	5,5-8,6	8,1	0,6
EQ	27-45,3	4,0	0,5
% Lc			
aT	45,5-59,7	47,0	5,9
T-pmx	79,8-99,9	94,6	4,0
EO	33,0-66,5	48,0	5,6
iy	21,2-34,5	28,6	2,9
y	15,4-30,6	21,2	2,9
ay	22,7-37,6	29,1	2,2
ay-pmx	18,0-95,8	25,7	7,5
py	32,4-59,8	48,2	4,0

Tabla 4.2. *Odontesthes perugiae*. Datos merísticos.

Rango LS 56,35-174,28 mm (n=144)		
Conteos	Rango	Media
Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral	44-58	52
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	8-9	9
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	9-10	9
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	4-8	6
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal	14-19	17
Radios Dorsal 1	3-5	4
Radios Dorsal 2	7-12	10
Radios Pectoral	11-14	12
Radios Anal	14-18	16
Branquiespinas rama superior	4-7	5
Branquiespinas rama inferior	15-27	22
Branquiespinas totales	19-34	27

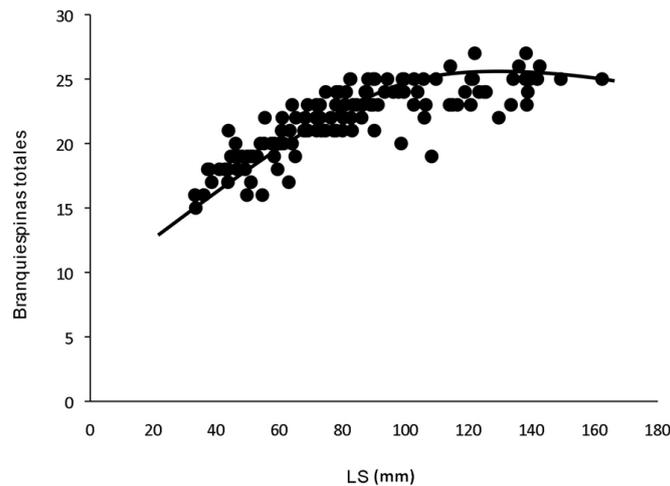


Fig. 4.5. *Odontesthes perugiae*. Relación entre el incremento en el número de branquiespinas totales y la longitud standard (LS).

Análisis Multivariado

Se incluyeron en los análisis multivariados 75 ejemplares de *O. perugiae*, colectados en Argentina: Buenos Aires (Río de la Plata y río Paraná), Entre Ríos (río Uruguay), y Corrientes (Laguna Camba Cué, Isla Apipé) y en Uruguay, en el Río Negro.

Variables morfométricas

En la Figura 4.6 se observan los resultados del ACP realizado con variables morfométricas; los dos primeros componentes explican el 92,51% de la varianza total. (Tabla 4.3). Hacia el lado negativo se ubican los ejemplares de la Laguna Camba Cué y los del Río Negro (Uruguay) y hacia el lado positivo se encuentran el resto de los ejemplares. El primer componente contiene el 89,59% de la variabilidad total y todas las variables poseen aportes similares mientras que, el componente 2 explica el 2,92% y los caracteres que más contribuyen son la distancia entre las aletas Pectoral y Anal y la base de la Dorsal 2 (Tabla 4.4).

Tabla 4.3. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables morfométricas de *O. perugiae*

PC	Eigenvalue	% variance
1	25.085	89.589
2	0.818593	2.9235

Tabla 4.4. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. perugiae*

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.19003	-0.00305
Altura de la cabeza	0.19722	-0.00281
PreDorsal 1	0.1976	-0.13082
PreDorsal 2	0.16907	-0.063039
Pre Anal	0.19863	0.034868
PrePélvica	0.19674	0.10872
PrePectoral	0.19215	0.1538
Altura Pedúnculo	0.19064	-0.26703
Ancho Pedúnculo	0.18255	0.24212
Distancia Pect-Anal	0.16102	-0.59827
Distancia Pect-Pélvica	0.18244	0.20315
Base Anal	0.19246	0.02999
Base Dorsal 1	0.15311	0.10723
Base Dorsal 2	0.17983	-0.34551
Distancia entre Dorsales	0.1942	-0.006518
Longitud aleta Pectoral	0.19633	-0.019127
Longitud aleta Ventral	0.19594	-0.03047
Diámetro ojo	0.19301	-0.016959
Hocico	0.19532	-0.011186
Distancia interorbital	0.19297	0.014247
Longitud posorbital	0.19648	0.02344
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.16603	0.041861
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.19908	0.0023987
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.18708	0.072915
Distancia hocico - ano	0.19703	0.022308
Distancia hocico –inserción aleta Pectoral	0.19374	-0.008382
Distancia hocico - inserción aleta Pélvica	0.19565	0.022948

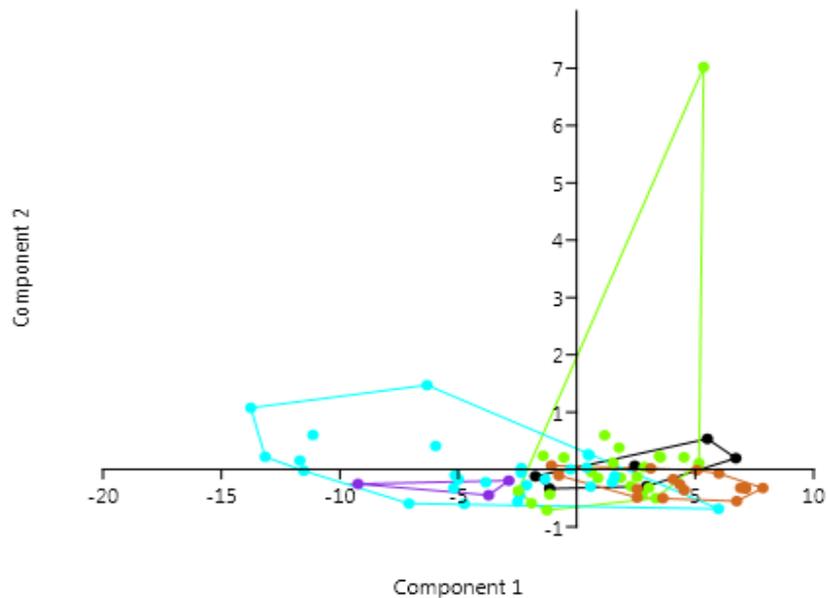


Fig. 4.6. *Odontesthes perugiae*. Análisis de Componentes Principales de las variables morfológicas. ● Río de la Plata ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río Paraná ● Laguna Camba Cué (Isla Apipé). Componente 1 (89,59%), Componente 2 (2,92%),

El análisis Cluster (Fig. 4.7) dio como resultado la formación de grupos heterogéneos, destacándose uno (el más pequeño) formado por algunos ejemplares de la Laguna Camba Cué y del Río Negro y otro mayor integrado por el resto de los ejemplares. No se evidenció diferencia entre estos agrupamientos (ANOSIM de una vía $R= 0.307$; $p<0,05$).

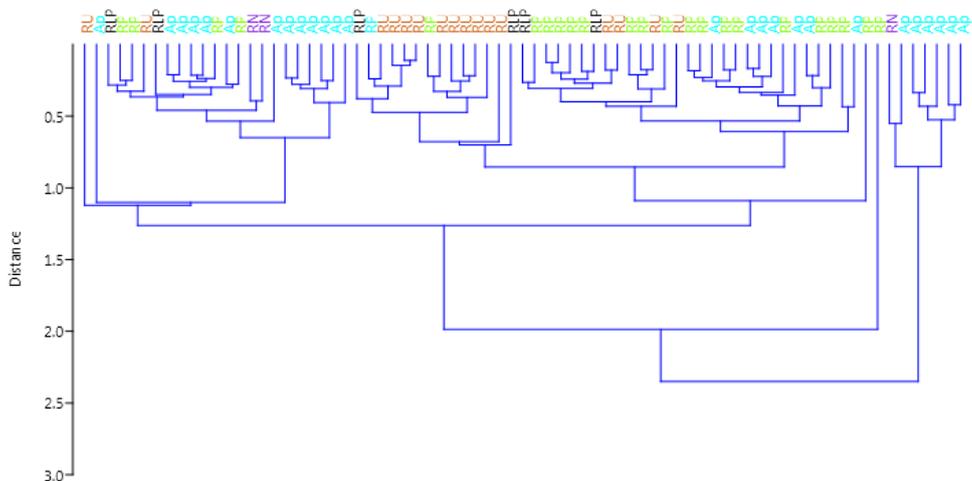


Fig. 4.7. *Odontesthes perugiae*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfológicas. ● Río de la Plata ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río Paraná ● Laguna Camba Cué (Isla Apipé).

Variables merísticas

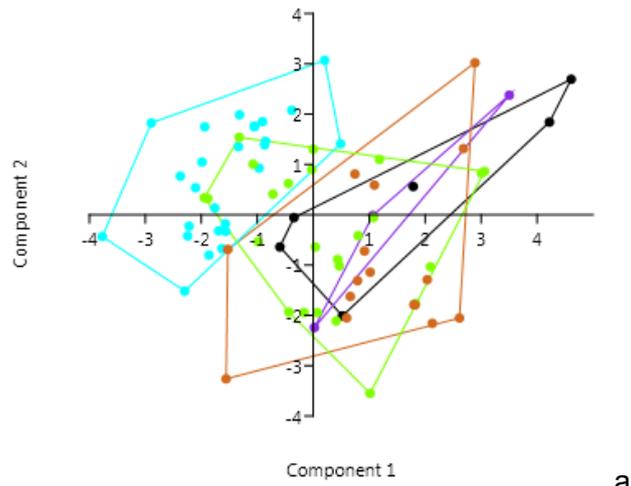
En la Figura 4.8 se observa el gráfico del ACP de las variables merísticas consideradas. Los ejemplares de la Laguna Camba Cué se disponen más separados mientras que el resto se distribuyen sin formar agrupamientos definidos (Figs. 4.8a,b). En la figura 4.8c no se evidencian agrupamientos definidos. Los tres primeros componentes explican el 56,71% de la varianza (Tabla 4.5). En el componente 1 las variables con mayor aporte son la línea longitudinal y el número de branquiespinas del primer arco branquial; las hileras de escamas entre las dorsales y los radios de las aletas Dorsal 1 y Pectoral aportan en mayor medida al componente 2 y la línea transversal y las escamas entre las aletas Dorsal 2 y Anal al componente 3 (Tabla 4.6)

Tabla 4.5. Eigenvalores y varianza acumulada de los tres primeros componentes principales para variables merísticas de *O. perugiae*

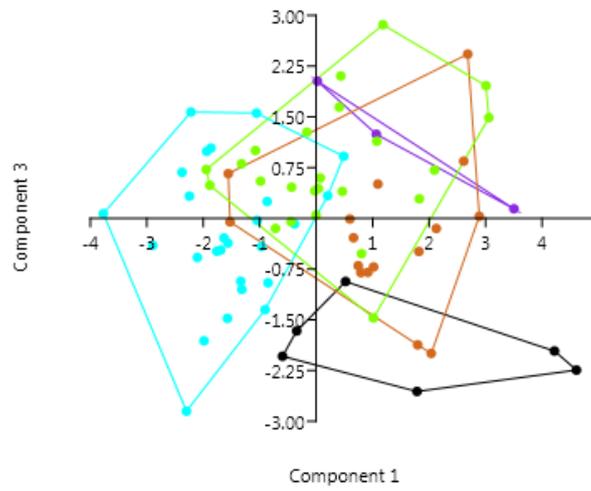
PC	Eigenvalue	% variance
1	3.09406	25.784
2	2.28853	19.071
3	1.42817	11.901

Tabla 4.6. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. perugiae*

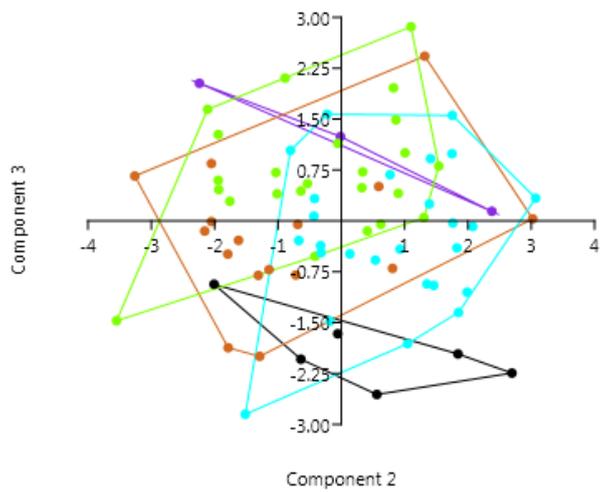
Variables	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	-0.5332	-0.1016	0.1668
Línea Transversal	-0.0792	0.2937	0.4826
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.1948	0.2227	0.4343
Escamas entre Dorsal 1 -Dorsal 2	-0.1782	0.4258	-0.1287
Escamas alrededor pedúnculo	-0.2266	0.0365	0.1357
Radios aleta Dorsal 1	-0.0256	0.4925	-0.2597
Radios aleta Dorsal 2	0.1467	0.0412	0.1753
Radios aleta Anal	0.1414	0.3738	-0.0032
Radios aleta Pectoral	0.0869	0.4662	-0.0897
Branquiespinas rama superior	0.4474	0.0161	-0.0715
Branquiespinas rama inferior	0.4532	-0.2558	-0.0792



a



b



c

Fig. 4.8. *Odontesthes perugiae*. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas. ● Río de la Plata ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río Paraná ● Laguna Camba Cué (Isla Apipé). Componente 1 (25,78%), Componente 2 (19,1%), Componente 3 (11,90%).

El análisis Cluster realizado para las variables merísticas consideradas (Fig. 4.9) dio como resultado la formación de un grupo integrado mayoritariamente por los ejemplares de la laguna Camba Cué y por otro lado, el resto, de individuos del Río Paraná, del Río Uruguay y Río Negro, aunque los agrupamientos fueron heterogéneos. Las diferencias entre los grupos formados fue escasa, según el índice ANOSIM (ANOSIM de una vía $R= 0.4132$; $p<0,05$).

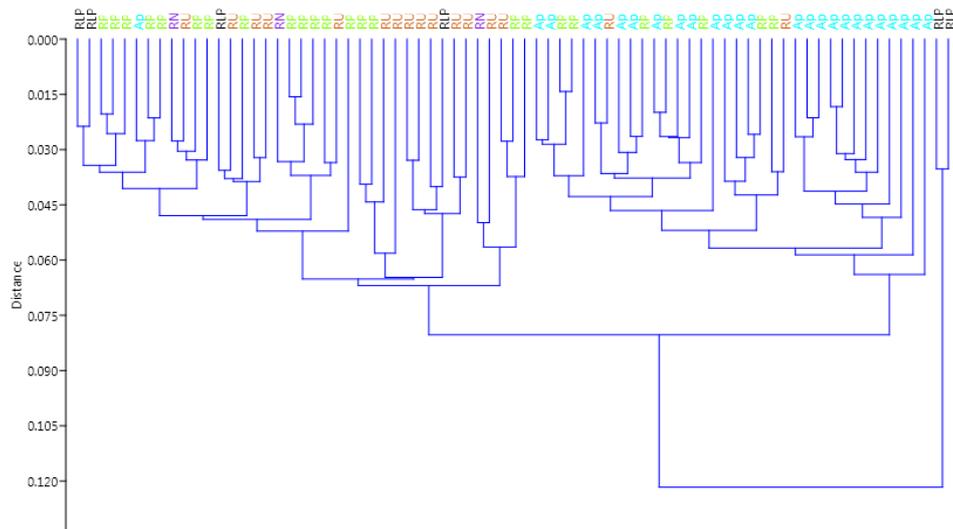


Fig. 4.9. *Odontesthes perugiae*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas. ● Río de la Plata ● Río Negro (Uruguay) ● Río Uruguay ● Río Paraná ● Laguna Camba Cué (Isla Apipé).

Según los análisis multivariados, existirían algunas diferencias morfo-merísticas entre los ejemplares de la isla Apipé, ambiente léntico y protegido como lo es la laguna Camba Cué, y aquellos que frecuentan los ríos afluentes del Río de la Plata.

Odontesthes perugia como otras especies del género, posee una probada plasticidad fenotípica y los factores ambientes juegan un rol importante en el desarrollo de diferencias morfológicas entre los ejemplares de distintos ambientes.

Recientemente, se ha aclarado la distribución de esta especie, estableciéndose que es endémica de la región Parano-Platense (Cuello et al., 2010), sin embargo relacionada genéticamente con los morfotipos descriptos para el sur de Brasil que actualmente fueron descriptos como nuevas especies.

Alometría

En relación con la LS, se observó una alometría negativa en la altura de la cabeza, el diámetro del ojo y la distancia prepectoral. Por otro lado, la longitud de la cabeza sin premaxilares evidenció un crecimiento isométrico y en el resto de los caracteres obtuvieron valores superiores a 1. En relación a la longitud de la cabeza, se observó alometría positiva en los caracteres relacionados con el hocico, indicando que el crecimiento de este carácter es mayor. Esta característica se ve reflejada, en los ejemplares adultos de la especie, donde el hocico representa más del 30% de la cabeza, siendo uno de los caracteres diagnósticos. El resto de los caracteres cefálicos mostraron una fuerte alometría negativa (Tabla 4.7).

Tabla 4.7. *Odontesthes perugiae*. Valores del coeficiente alométrico (β) y del coeficiente de correlación (r).

Variable	β	r	Intervalos de confianza
En LS			
T	1,13	0,92	a=1,05;1,22 b=-1,05;-0,7
aT	0,95	0,98	a=0,92;0,98 b=-0,97;-0,87
T-pmx	1,00	0,98	a=0,97;1,07 b=-0,73;-0,61
EO	1,05	0,98	a=1,01;1,09 b= -1,22;-1,1
y	0,72	0,96	a=0,69;0,76 b=-0,80;-0,66
iy	1,11	0,97	a=1,06;1,16 b=-1,55;-1,37
py	1,10	0,98	a=1,07;1,13 b=-1,23;-1,12
ay	1,18	0,97	a=1,14;1,23 b=-1,63;-1,46
aD ₁	1,02	0,99	a=0,99;1,04 b=-0,30;-0,21
aD ₂	1,39	0,83	a=1,23;1,57 b=-0,24;-0,60
aA	1,03	0,99	a=1,02;1,05 b=-0,30;-0,24
aP	0,98	0,97	a=0,94;1,02 b =-0,60;-0,4
aV	1,01	0,98	a=0,99;1,04 b=-0,44;-0,42
bD ₁	2,01	0,80	a=1,76;2,32 b=-4,24;-3,18
bD ₂	1,06	0,93	a=0,98;1,13 b=-1,34;-1,05
bA	1,02	0,96	a=0,97;1,07 b=-0,89;-0,71
aP-aA	1,24	0,89	a=1,13;1,36 b=-1,15;-0,70
aP-aV	1,17	0,93	a=1,09;1,26 b=-1,25;-0,93
iDD	1,09	0,97	a=1,05;1,14 b=-1,15; -1,0
hQ	1,03	0,96	a=0,99;1,08 b=-1,31;-1,12
EQ	1,15	0,93	a=1,08;1,23 b=-1,87;-1,57
LC			
aT	0,83	0,92	a=0,77; 0,9 b=-0,25;-0,09
T-pmx	0,88	0,92	a=0,81;0,95 b=-0,02;0,19
EO	0,93	0,92	a=0,86;1,00 b=-0,42;-0,24
ay	1,05	0,92	a=0,97;1,14 b=-0,73;-0,52
ay-pmx	1,10	0,89	a= 1,00;1,20 b =-0,90;-0,6
y	0,62	0,88	a=0,56;0,68 b=-0,21;-0,06
iy	0,98	0,90	a=0,98;1,07 b=-0,70;-0,49
py	0,97	0,93	a=0,90;1,04 b=-0,42;-0,24

Distribución y ecología

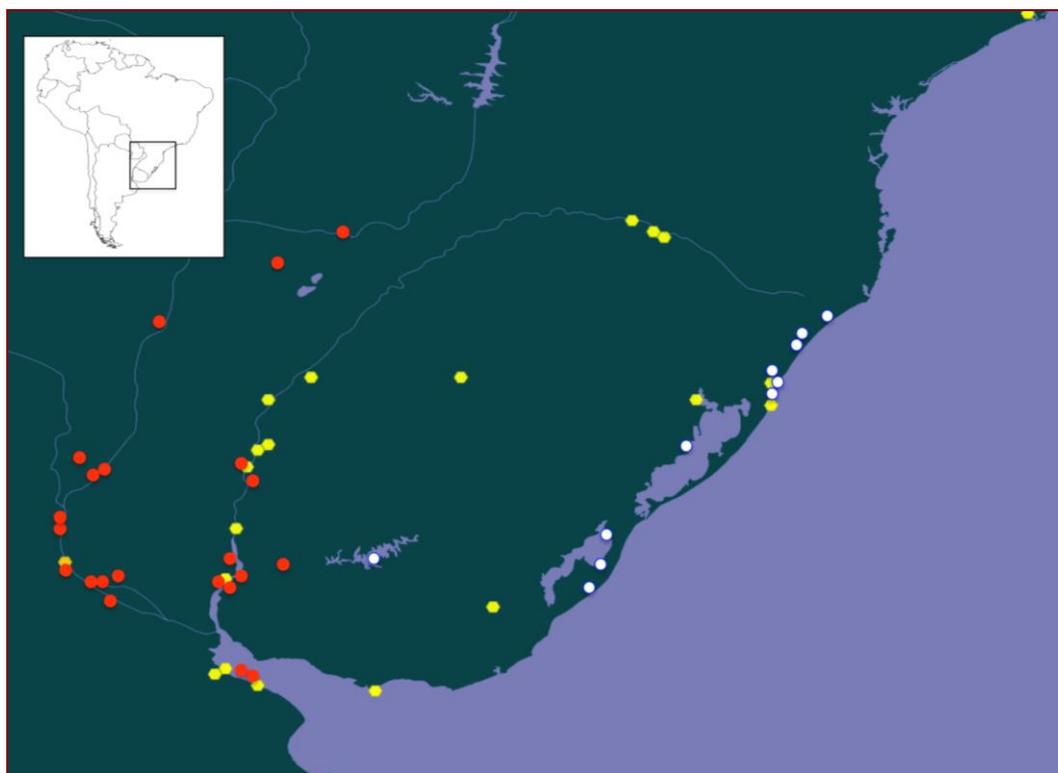


Fig. 4.10. Distribución de *Odontesthes perugiae* en la región Parano-Platense. Círculos amarillos: localidades reportadas según GBIF; círculos rojos: material de colección y muestreos analizado en esta tesis; círculos blancos: material comparativo.

Odontesthes perugiae habita costas vegetadas de ríos, en esteros y bañados y en lagunas con conexiones permanentes o temporarias con ambientes lóuticos. Entre la vegetación más característica del área de distribución está el junco (*Scirpus californicus*) de allí el nombre vulgar de “juncalero”.

Odontesthes perugiae fue descrita por Evermann y Kendall (1906) en base a un ejemplar sin localidad precisa de Argentina, “probablemente de agua dulce” (Lahille, 1929). El rango de distribución de *O. perugiae* conocido hasta hace unos años incluía ambientes costeros de Río Grande do Sul, el Río Negro de Uruguay (Bemvenuti, 2006; García *et al.*, 2006), el río Paraná medio e inferior y el Río de la Plata (Marrero, 1950; López *et al.*, 2003; Tombari, 2008; Cuello *et al.*, 2010; Brancolini *et al.*, 2014) (Fig. 4.10).

Se ha señalado la existencia de poblaciones de *O. aff. perugiae* para el sur de Brasil, integradas por morfotipos alopátricos y simpátricos (Bemvenuti, 1997, 2002; Dyer, 1998; Beheregaray y Levy, 2000; Malabarba y Dyer, 2002). Beheregaray *et al.* (2002)

establecen diferencias a nivel genético entre las poblaciones de Río Grande do Sul y las de la cuenca del Río de la Plata, validando las nuevas especies descritas para el grupo (Bemvenuti, 1995; Malabarba y Dyer, 2002) y estableciendo que la especie *O. perugiae*, cuyo material tipo fue descrito para Argentina, estaría presente solamente en nuestro país y en Uruguay. Es decir, que el material determinado como *O. perugiae* para las lagunas costeras de Río Grande do Sul (Bemvenuti, 1997; Dyer, 1998) correspondería a una nueva especie.

Recientemente, Wingert *et al.* (2017) reconocen lo dicho por Beheregaray *et al.* (2002) estableciendo que *O. perugiae* habita sólo el río Paraná medio e inferior, el río Uruguay inferior y la cuenca del río Negro. Teniendo en cuenta todas estas observaciones, consideramos a *O. perugiae* como una especie endémica de la región Parano-Platense y afirmamos que la distribución actual es más restringida, ya que hemos revisado material de colección y se la podía hallar hasta la parte interna del Río de la Plata, más precisamente en Punta Lara. En el área, ha sido citada para el Río de la Plata (Fowler, 1943; Dyer, 2003; Menni, 2004, Brancolini *et al.*, 2014), Río Paraná (Ringuelet *et al.*, 1967a; Martínez, 1983; Quintana *et al.*, 1992; Cuello *et al.*, 2010; Iwaszkiw *et al.*, 2010), el Río Uruguay (Fowler, 1943; Ringuelet *et al.*, 1967a; Delfino *et al.*, 1997; Beheregaray *et al.*, 2002) y en lagunas y en el Río Salado de Santa Fe (Bonetto, 1956). En Uruguay, ha sido mencionada como integrante de la ictiofauna del país, sin localidad precisa (Nion y Menezes, 2002) y posteriormente para el Río Negro (Cuello *et al.*, 2010).

Conservación

Odontesthes perugiae es bastante común en los ambientes mencionados, excepto en el Río de la Plata, donde no existen citas recientes. En Uruguay, la especie suele ser colectada en el embalse del Río Negro junto a *O. humensis* pero en menor número (Serra *et al.*, 2014). Al igual que el resto de las especies del género presentes en Uruguay, es catalogada a nivel local por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) como una especie PRIORITARIA AMENAZADA, principalmente por su distribución restringida y porque su población en estado natural es pequeña. En los apéndices de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna silvestre (CITES) y en las listas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) esta especie no ha sido evaluada (Froese y Pauly, 2018). Wingert *et al.* (2017) consideran que de acuerdo a los criterios de la UICN, *O. perugia* debería considerarse como una especie de preocupación menor (Least Concern, LC).

Discusión

Varios morfotipos han sido descritos para el “grupo *perugiae*” en relación a los ambientes costeros del sur de Brasil. A partir de este análisis, no se ha observado una situación similar a la descrita por Beheregaray *et al.* (2002), Bemvenuti (2002, 2006) y Dyer (2006). Las lagunas costeras del Rio Grande do Sul, Brasil, son ambientes con comunicaciones temporarias con el medio marino y donde varias especies del “grupo *perugiae*” coexisten con otras especies del género, como *O. argentinensis*. En este sentido, Beheregaray *et al.* (2002) proponen que estos morfotipos se dispersaron desde el mar hacia ambientes de agua dulce durante los últimos 120.000 años. Los autores suponen fenómenos tanto de especiación alopátrica rápida como de especiación parapátrica (ecológica) para explicar la radiación de estas especies a partir de un linaje ancestral marino-estuarino actualmente representado por *O. argentinensis*. Para los ejemplares de Argentina y Uruguay, la situación es diferente ya que *O. perugia* habita sistemas lóticos y lénticos más restringidos, sin variaciones de salinidad.

En este trabajo se analizaron por primera vez más de 400 ejemplares de *O. perugiae* sensu stricto, según los últimos estudios moleculares (Beheregaray *et al.*, 2002) y morfológicos (Wingert *et al.*, 2017). Tradicionalmente, los análisis morfo-merísticos de la especie correspondían a la combinación de ejemplares del sistema de lagunas del sur de Brasil, de los ríos Negro y Uruguay, y en base a ellos se definían los caracteres diagnósticos de la especie.

Posteriormente, al establecerse una divergencia molecular significativa entre los ejemplares del Río Uruguay y los del sur de Brasil, fueron descritas nuevas especies para esta última región y *O. perugiae*, la especie tipo del género, ha sido redesignada, pero con escaso material de nuestro país.

En este contexto, se redescibe a *O. perugiae*, con el análisis de numeroso material de Argentina y Uruguay y el mayor rango de LS estudiado.

El análisis morfométrico estableció nuevos caracteres diagnósticos, incluyendo por primera vez, todo el rango de tallas. La inserción de la Dorsal 1 por detrás de la vertical que se proyecta desde el ano y el número total de branquiespinas en el primer arco (de 19 a 34) permiten distinguir rápidamente a *O. perugia* del resto de las especies del género. Respecto a este último carácter, por un lado se amplía el rango establecido para la especie, al incluir en los análisis ejemplares menores a 100 mm LS. Por otra parte, se observó una variación del número de rastrillos branquiales en relación a la LS y se establece que esta variable, no puede ser utilizada como único carácter para distinguir a la especie del resto de las del grupo, ya que varía a lo largo de la ontogenia.

A partir del análisis de alometrías, se determinó que *O. perugiae* se diferencia de las otras especies Parano-Platenses por presentar valores negativos del coeficiente alométrico en todas las variables de la cabeza, excepto en la longitud del hocico, Este último, crecería más rápidamente que el resto de la cabeza y explicaría su notable desarrollo (más del 30% de la cabeza) en adultos de la especie. Otra variable que presenta alometría negativa y distingue a *O. perugiae* es la distancia Prepectoral 1, siendo positiva en el resto de las especies analizadas.

Por otra parte, a partir de los análisis multivariados, se hallaron diferencias entre ejemplares de ambientes lóticos y lénticos de la región Parano-Platense, sin embargo, no es una situación comparable a la encontrada en el sur de Brasil, ya que estos en este caso los ambientes presentan características muy particulares ya que se trata de lagunas costeras, en constante relación con el medio marino.

En relación a esto, se analizará la situación taxonómica del “grupo perugiae” (Dyer, 1993):

Dyer (1993, 1998) realiza un análisis filogenético y biogeográfico del orden Atheriniformes nominando por primera vez al “grupo perugiae”, integrado por *O. mirinensis*, del sur de Brasil, *O. orientalis* y *O. perugiae* de la región Parano-Platense.

Posteriormente, Dyer y Gonsztonyi (1999) establecen el grupo de especies *perugiae-retropinnis*, incluyendo a *O. retropinnis* junto al resto de las especies (*O. perugiae*, *O. orientalis* y *O. mirinensis*)

A partir del uso de marcadores moleculares, Beheregaray *et al.* (2002) proponen un ancestro marino-estuarino de *O. argentinensis* como antecesor del “grupo perugiae” y señalan que las condiciones ambientales de estuarios y lagunas costeras pre-adaptaron a las poblaciones de pejerreyes a invadir, colonizar y especiarse rápidamente en los nichos vacantes de agua dulce (Bamber y Henderson, 1988). Esto explicaría la rápida y gran diversificación del grupo a partir de un ancestro con gran plasticidad fenotípica (Phonlor y Sampaio, 1992; Sampaio y Phonlor, 1992; Beheregaray, 2000; Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunuck, 2001; Bemvenuti, 2002). Se determina entonces la monofilia del “grupo perugiae” y establecen diferencias entre *O. perugiae* del Río Uruguay y *O. aff perugie*, presente en lagunas costeras del sur de Brasil, que representaría una especie no descrita, junto a otros tres morfotipos del áreas. Además, validan molecularmente a *O. miriniensis* como especie, a pesar de tener caracteres morfo-merísticos superpuestos con *O. argentinensis* (obs. pers.).

Más tarde, los morfotipos de *O. perugiae* de ambientes costeros del sur de Brasil son descritos como nuevas especies e incluidos en el grupo: *O. bicudo*, *O. ledae* y *O. picuava* (Malabarba y Dyer, 2002).

Bemvenuti (2006) nomina al grupo como “*perugiae complex*” incluyendo a *O. aff perugiae*, *O. mirinensis* y *O. argentinensis*.

Dyer (2006) en una revisión filogenética de los pejerreyes sudamericanos, establece la categoría de subgénero *Odontesthes* en el que incluye las especies que constituían el “grupo *perugiae*” (*Odontesthes (Odontesthes) bicudo*, *Odontesthes (Odontesthes) ledae*, *Odontesthes (Odontesthes) mirinensis*, *Odontesthes (Odontesthes) orientalis*, *Odontesthes (Odontesthes) perugiae* y *Odontesthes (Odontesthes) piquava*). Además, el autor menciona que podrían existir tres especies nuevas de la Laguna de Los Patos.

A modo comparativo, en este trabajo se analizó material de todas las especies incluidas en el subgénero *Odontesthes* (Dyer, 2006) y se concluyó que no existen marcadas diferencias morfométricas, ni merísticas entre estas.

Wingert *et al.* (2017) redescubren a *O. perugiae* y reconocen que la especie tipo habita en la parte inferior de la cuenca del Plata, diferenciándola de una nueva especie del grupo, *O. yucuman*, que sería endémica del río Uruguay superior, por encima del Salto Yucumã (Brasil).

Todos estos datos ameritan una discusión más profunda para determinar los aspectos más relevantes que definen el “grupo *perugiae*”. Como se mencionó anteriormente, Malabarba y Dyer (2002) señalan que *O. perugiae* puede distinguirse del resto de las especies del grupo por el número de branquiespinas de la rama inferior del primer arco branquial, basándose sólo en la observación del holotipo. En el trabajo de Wingert *et al.* (2017), se revisa más material y se amplía la diagnosis de la especie, pero este carácter sigue siendo definido para un rango acotado de tallas. En este trabajo, se analizó material de Argentina y Uruguay y concluimos que este carácter es muy variable, ya que se registraron entre 15 y 27 branquiespinas en la rama inferior del primer arco, solapándose con las descripciones de otras especies del grupo (26-30 en *O. bicudo*; 26-28 en *O. ledae*; 26-28 en *O. mirinensis*, 26-30 en *O. piquava*, 22-31 *O. yucuman*).

Por otra parte, se establecieron nuevos caracteres diagnósticos para *O. perugiae* y se analizó en particular, los caracteres que fueron propuestos por Malabarba y Dyer (2002) y Wingert *et al.* (2017) para el resto de las especies del subgénero (Tabla 4.8). Se observó que el número de escamas entre las aletas dorsales (4 a 8 vs. 7 a 11) es el carácter más importante que diferencia a *O. perugiae* del resto de las especies del grupo. Los rangos señalados para el resto de los caracteres analizados, se solapan en todas las especies. Becker *et al.* (2003) estudian los ciclos de vida y el crecimiento de *O. bicudo*, *O. piquava* y *O. ledae*, determinando diferencias interespecíficas en la relación longitud-peso y algunos

caracteres del ciclo de vida, pero no han descrito características morfológicas que diferencien las entidades.

Si bien, Beheregaray *et al.* (2002) establecen una divergencia genética significativa entre las especies del subgénero, validando las especies descritas, en este análisis morfológico no se han podido determinar caracteres que permitan la identificación de cada una. Malabarba y Dyer (2002), tampoco han hallado diferencias morfométricas ni métricas entre las nuevas especies, sino sólo algunas relaciones alométricas y leves diferencias en las formas del cuerpo.

Es interesante señalar que Malabarba y Dyer (2002), describen a *O. bicudo*, *O. ledae* y *O. piquava* pero no realizan las diagnósicos de ninguna de las tres especies. Teniendo en cuenta la superposición de rangos, la plasticidad y diversificación del grupo, establecemos que el número de escamas entre las aletas dorsales es el único carácter que permite diferenciar la especie tipo del resto. Esta afirmación está fundamentada en que, para el análisis del subgénero *Odontesthes*, se ha revisado material de todo el rango de distribución del grupo, incluyendo el material tipo de las especies descripta

Tabla 4.8 Caracteres diagnósticos de las especies del subgénero *Odontesthes* (Dyer, 2006).

*Nuevos rangos de caracteres presentados en esta tesis.

Subgénero <i>Odontesthes</i> (Dyer, 2006)							
Caracteres	<i>O. bicudo</i>	<i>O. ledae</i>	<i>O. mirinensis</i>	<i>O. orientalis</i>	<i>O. perugiae</i> *	<i>O. piquava</i>	<i>O. yucuman</i>
Branquiespinas totales	32-37	33-35	33-35	27	19-34	33-37	22-31
Branquiespinas de la rama inferior	26-30	26-28	26-28	22	15-27	26-30	19-25
Predorsal1 /LS (%)	58,0-62,9	56,1-63,0	61,3-64,9	61,7	56,2-68,6	57,3-62,9	60,5-65,5
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	6-7	6-7	7	-	7-9	7	7-8
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	9-11	9-10	9-10	-	4-8	9-10	7-9
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	8	8	8	-	7-10	8	-
Longitud hocico/LC (%)	32,5-40,9	30,4-35,8	29,0-30,5	40,1	22,7-37,6	28,0-37,0	35,5-39,5

Material examinado

Holotipo. USNM 55572, 112,2 mm LS. Loc. Argentina.

Argentina, Buenos Aires: MLP 987, 1, 87,4 mm LS Río de la Plata en Punta Lara (en parte); MLP 526, 2, 162,3-137,96 mm LS, Río de la Plata, 9 Ago 1932; MLP 527, 1, 118, 8 mm LS, Río de la Plata, 9 Ago 1932; MLP 5378, 1, 82,5 mm LS, Río de la Plata, 8 Mar 1949; MLP 5445, 2, 60,9-64,0 mm LS, Río de la Plata, Museo Personal Zoología, 20 Abril 1949; MLP 6301, 1, 105,9 mm LS, Río de la Plata, Don. S. Cabrera, 21 Oct 1954; MLP 6340, 1, 89,8 mm LS, Río de la Plata, Don. S. Cabrera, 12 Nov 1954; MLP 6341, 1, 83,0 mm LS Río de la Plata Don. S. Cabrera, 25 Nov 1954; MLP 6359, 1, 121,4 mm LS, Río de la Plata, Don. S. Cabrera, 9 Oct 1955; MLP 6415, 1, 109,6 mm LS, Río de la Plata, Don. S. Cabrera, 28 Mayo 1958; MLP 2108, 7, 37,3-106,4 mm LS, Laguna Celli, San Pedro, Exp. Mac Donagh, 8 Mar 1937; MLP 4033, 1, 114,8 mm LS, San Pedro, Exp. Mac Donagh, 29 Ene 1946; MLP 6122, 6, 58,3-82,6 mm LS, San Nicolás, Com. M. Galván, 18 Mar 1953. Santa Fe: MLP 2791, 1, 139,3 mm LS, Rosario, 29 May 1940; MLP 4681, 1, 80,8 mm LS, Río Colastiné, R. Ringuelet, Jul 1946; MLP 4684, 1, 120,8 mm LS, Río Colastiné, R. Ringuelet, Jul 1946; MLP 5327, 3, 33,4-62,9 mm LS, Río Paraná Mini, Reconquista, Expedición Museo, Dic 1948; MLP 6692, 17, 61,4-167,4 mm LS, Lago Parque Belgrano, M. Galván y E. Martín, 13 Jul 1960; MLP 7148, 170, 38,7-127,5 mm LS, Laguna Guadalupe; MLP 7163, 8, 33,2-55,7 mm LS, Laguna Guadalupe, M. Galván y E. Martín, 14 Jul 1961; MLP 6770, 2, 108,3-116,4 mm LS, Laguna Setubal, M. Galván y E. Martín, 15 Jul 1960; MLP 7213, 4, 71,7-141,7 mm LS, Puerto Gaboto, Dr. A. Boneto, 11 Sep 1961. Entre Ríos: MLP 2955, 1, 149,2 mm LS; MLP 2871, 3 (en parte), 90,11 - 103,8 mm LS, río Uruguay, Expedición Dr. Mac Donagh, 1 Mar 1941; MLP 2957, 1, 149,2 mm LS, río Uruguay, Expedición Dr. Mac Donagh, 4 Mar 1941; MLP 3328 Paraná Pavón, 2, 67-98,6 mm LS; MLP 5725, 153, 37,7-123,3 mm LS, Gualeguaychú, Daneri, 25 Mar 1950; MLP 7848, 2, 98,6-125,5 mm LS, río Uruguay, Colón, J. Robey, 8 Sep 1965/66; MACN 9/2007, Isla Apipé, laguna Camba Cué, 12, 28-80 mm LS; FHN 11/2008, Isla Apipé, laguna Camba Cué, 5, 23,5-35,1 mm LS

Uruguay. Río Negro ILPLA 1707, 3, 64,2-40,4, (33°07'14" S 58°01'77" W), Ene 2005, F. Firpo; Río Uruguay MNHN 2679, 2, 79,4-81,5 mm LS, Paysandú, 7-3-1935.

Material colectado

7 ejemplares colectados en el Río Uruguay (Uruguay) por el Dr. A Milessi; 1 en la Laguna Trin, Isla Disparito (28°39'28,3" S 57°49'31,3" W) por los Dres. J. Casciotta y A. Almirón; 10 en la Isla Apipé, colectado por el Dr J. Iwaszkiw y col.

Material Comparativo

Uruguay. *O. orientalis*, CI 1808, Holotipo, 116,6 mm LS, embalse del rio Negro, bañado de Legrand, Durazno.

Brasil, Rio Grande do Sul: *Odontesthes bicudo*. MCP 21399, Paratipos, 10, 110,4-174,9 mm LS, Lagoa Caconde, Tramandai; MCP 21402, 12, 171,0-197,4 mm LS, Lagoa Emboaba, Tramandai. *Odontesthes ledae*. MCP 21394, Paratipos, 7, 74,6-163,1 mm LS, Lagoa da Rondinha, Tramandai; MCP 21396, 10, 152,4-180,0 mm LS, Lagoa do Cipo, Tramandai. *Odontesthes miriniensis*. MCP 21420, Paratipos, 5, 112,1-142,0 mm LS, Lagoa Mirim, Estação Ecológica do Taim; FURG 88002, 8, 128,8-168,9 mm LS, Lagoa Mirim, E. E. Taím; FURG 87017, 5, 114,4-175,3 mm LS, Lagoa Mirim; FURG 87052, 1, 142,6 mm LS, Lagoa dos Patos; FURG 87061, 6, 97,9-154,7 mm LS, Arroio del Rei, Lagoa Mirim; FURG 92002, 1, 268,6 mm LS, Lagoa Mangueira. *Odontesthes piquava*. MCP 21405, Paratipos, 10, 120,4-175,4mm LS, Lagoa dos Cuadros, próximo a Estação de Piscicultura, Tramandai; MCP 21406, 10, 165,1-179,3 mm LS, Lagoa do Palmital, Tramandai.

CAPÍTULO V

Odontesthes retropinnis (de Buen, 1953b) (Figs. 5.1)

Yaci retropinnis de Buen, 1953b; Olazarri *et al.*, 1970; Sampaio y Phonlor, 1992.

Odontesthes retropinnis Dyer, 1993, 1997, 1998, 2000, 2003, 2006; Bemvenuti, 1997, 2002, 2006; Gállego *et al.*, 1998; Dyer y Gosztonyi, 1999; Beheregaray y Sunnucks, 2000; Bemvenuti, 2002; Malabarba y Dyer, 2002; Nion *et al.*, 2002; López *et al.*, 2003; Menni, 2004; García y Cuello, 2005; Tombari *et al.*, 2005; García *et al.*, 2006; Liotta 2005; Moresco y Bemvenuti, 2006; Tombari, 2008; López *et al.*, 2009; Piedras *et al.*, 2009; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014; Litz y Koerber, 2014; Bogan *et al.*, 2015; Campanella *et al.*, 2015; Mirande y Koerber, 2015; Ribeiro Rodrigues *et al.*, 2015

Diagnosis

Inserción de la aleta Dorsal 1, por detrás de la vertical que se proyecta desde el ano, la distancia predorsal 1 representa de 55,4 a 73,0 %LS, de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, de 3 a 6 escamas entre las aletas dorsales, de 8 a 9 hileras de escamas entre la Dorsal 2 y la Anal, y entre 38 y 65 rastrillos branquiales totales en el primer arco.

Descripción

Cuerpo alto, con la máxima altura a nivel del origen de las aletas ventrales. Perfil dorsal casi recto, desde el extremo del hocico hasta la Dorsal 2, e inclinado posteroventralmente hasta la base de la aleta caudal. Perfil ventral del cuerpo convexo, desde el extremo del hocico hasta la inserción de la Anal, e inclinado posterodorsalmente a lo largo de la base de esta aleta. Pedúnculo caudal alto (7,1 a 10,2% de la LS). Cabeza alta (37,6 a 59,3% de la LC). Longitud del hocico entre 19,5 y 33,3% de la LC, subigual a la longitud del ojo (14,4 a 33,7% de la LC). Boca levemente súpera (Fig. 5.2). En las Tablas 5.1 y 5.2 se proveen proporciones y datos merísticos de *O. retropinnis*.

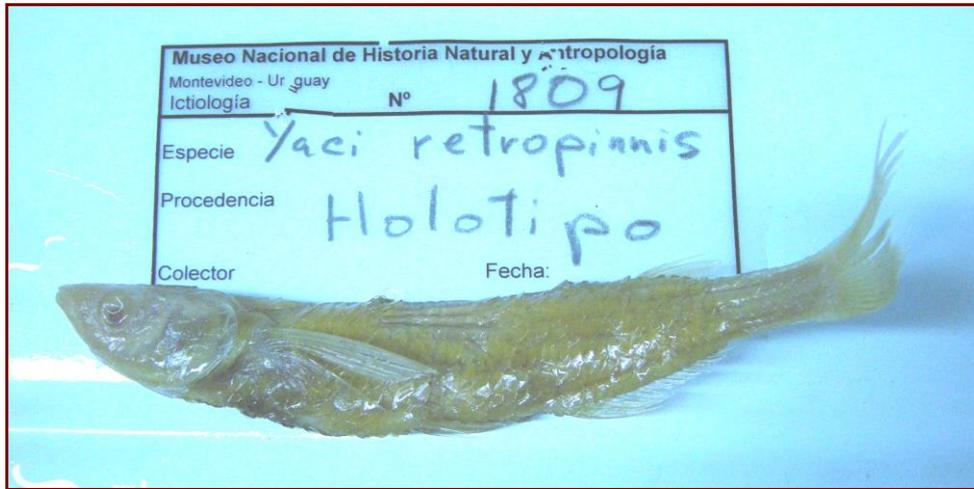


Fig. 5.1. *Odontesthes retropinnis*. **Holotipo**, CI 1809, 134 mm LS. MNHNA, Uruguay, loc. Embalse del Rio Negro, Arroyo Chileno, Dpto. Durazno, Uruguay.

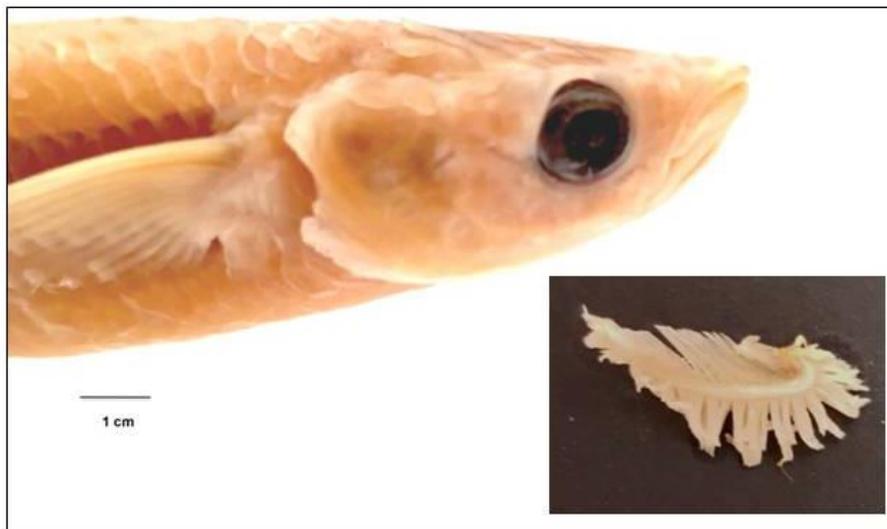


Fig. 5.2. *Odontesthes retropinnis*. Detalle de la cabeza y del primer arco branquial. MLP 5827, 133 mm LS, loc: Arroyo Juan Blanco, Magdalena, Buenos Aires.

Radios de la Dorsal 1 de III a VI. Origen de la Dorsal 1 muy posterior a la línea vertical proyectada desde el ano, de allí el epíteto específico, “*retropinnis*” (Fig. 5.3). La Dorsal 2, con un radio espinoso y de 5 a 11 radios blandos, se inserta a la altura de la mitad posterior de la Anal. La Anal con un radio espinoso y de 13 a 19 radios blandos, con perfil cóncavo. Caudal ahorquillada. Aletas pectorales con un radio espinoso y entre 7 y 15 radios blandos.

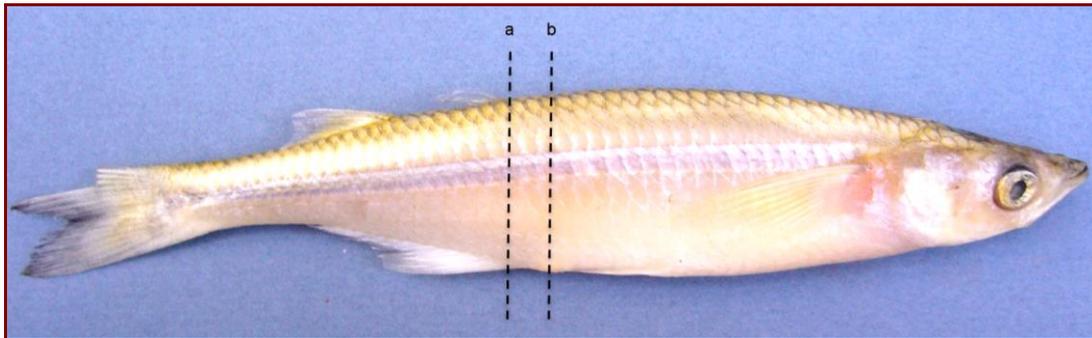


Fig. 5.3. *Odontesthes retropinnis*. Insetión de la Dorsal 1 (a) muy por detrás de la vertical proyectada desde el ano (b). MLP 9670, 132 mmSL, loc: Los Talas, Berisso, Buenos Aires.

Escamas cicloides, distribuidas regularmente en el cuerpo; entre 40 y 55 en la línea longitudinal, con una moda de 49 escamas; de 8 a 9 hileras de escamas en la línea transversal, comúnmente 9; de 3 a 6 escamas las aletas dorsales; de 13 a 17 hileras de escamas longitudinales alrededor del pedúnculo caudal.

Rastrillos branquiales del primer arco: 6-13+1+31-51. Este carácter fue el de mayor variabilidad en relación a la LS, observándose la adición de branquiespinas, en el primer arco con el aumento de la talla. Se adicionan una y dos branquiespinas en la rama superior e inferior del primer arco respectivamente, por cada 10 mm de incremento en la LS hasta alcanzar los 100 mm; a partir de esta talla, el número de rastrillos varía en un rango de entre 53 y 65, independientemente del incremento de la LS (Fig. 5.4)

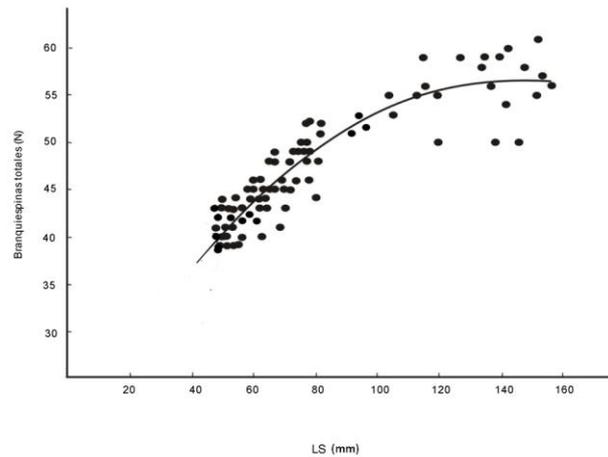


Fig. 5.4. *Odontesthes retropinnis*. Relación entre el incremento en el número de branquiespinas y la LS.

Tabla 5.1. *Odontesthes retropinnis*. Proporciones de datos morfométricos (en LS y LC) y DS (desvío standard).

Rango LS 47,4-224,3mm (n=100)			
% LS	Rango	Media	DS
T	21,1-32,4	24,8	1,5
aT	10,2-15,2	12,5	0,9
T-pmx	19,65-28,6	23,7	1,2
EO	10,1-14,6	11,9	0,9
y	3,8-7,9	6,1	0,9
iy	5,5-11,1	7,7	0,8
py	9,1-16,4	11,6	0,9
ay	4,8-10,1	7,0	0,8
ay-pmx	4,2-8,0	5,6	0,8
aD1	55,4-73,0	60,1	2,4
aD2	61,3-86,8	70,2	2,8
aA	55,3-78,4	61,1	2,6
aP	25,2-35,6	29,7	1,6
aV	30,4-62,2	29,7	4,6
bD1	0,6-3,5	1,9	0,6
bD1	6,4 -11,7	9,7	1,6
bA	17,3-24,3	20,2	1,2
aP-aA	23,5-47,7	32,4	3,0
aP-aV	12,8-25,2	16,3	1,7
iDD	8,4-10,2	12,6	0,9
oa	50,7-71,4	56,6	2,6
pD2	71,9-98,0	80,2	2,8
edP	31,6-57,8	47,5	2,2
edV	48,1-57,2	54,2	2,4
hQ	7,1-10,2	8,1	0,6
EQ	3,0-7,5	4,6	0,9
% LC			
aT	37,6-59,3	50,6	3,8
T-pmx	75,6-99,9	93,3	4,3
EO	38,1-63,1	48,1	4,2
iy	21,0-38,4	31,1	3,4
y	14,4-33,7	24,5	3,6
ay	19,5-33,3	28,2	2,9
ay-pmx	15,4-30,3	22,6	3,3
py	35,1-53,9	47,1	3,4

Tabla 5.2. *Odontesthes retropinnis*. Datos merísticos.

Rango LS 47,4-224,3 mm (n=100)		
Conteos	Rango	Media
Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral	40-55	49
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	8-9	9
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	8-9	9
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	3-6	4
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal	13-17	15
Radios Dorsal 1	3-6	4
Radios Dorsal 2	6-12	10
Radios Pectoral	8-16	12
Radios Anal	14-20	17
Branquiespinas rama superior	6-13	10
Branquiespinas rama inferior	32-52	41
Branquiespinas totales	38-65	51

Análisis Multivariado

El análisis multivariado de *O. retropinnis*, incluyó 80 ejemplares provenientes de Brasil (Laguna Mirim y Laguna Mangueira, Río Grande do Sul), Uruguay (Río Santa Lucia) y Argentina (canteras en Los Talas y Arroyo Juan Blanco, en Magdalena), representando todo el rango de distribución conocido de la especie

Variables morfométricas

El gráfico de ACP (Fig. 5.5) mostró la formación de dos grupos, uno integrado por los ejemplares de las localidades de Los Talas y Magdalena y otro por los tres ejemplares de Brasil, que se ubican sobre el cuadrante inferior negativo. Los dos primeros componentes poseen el 98,35% de la varianza (Tabla 5.3). En el componente 1 todas las variables tienen aportes similares mientras que en el componente 2 la base de la aleta Anal y la longitud de la aleta Ventral son los caracteres con mayor aporte (Tabla 5.4)

Tabla 5.3. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables morfométricas de *O. retropinnis*

PC	Eigenvalue	% variance
1	27.09406	96,85%
2	1.28853	1,5%

Tabla 5.4. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. retropinnis*.

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.18797	-0.055337
Altura de la cabeza	0.18713	-0.085749
PreDorsal 1	0.18858	-0.01414
PreDorsal 2	0.1886	-0.017377
Pre Anal	0.18867	-0.026351
PrePélvica	0.18529	-0.037742
PrePectoral	0.18834	-0.042885
Altura Pedúnculo	0.18781	0.0045257
Ancho Pedúnculo	0.17681	-0.048415
Distancia Pect-Anal	0.18777	-0.035367
Distancia Pect-Pélvica	0.18665	-0.060125
Base Anal	0.1683	0.94772
Base Dorsal 1	0.15311	0.10723
Base Dorsal 2	0.18306	0.099045
Distancia entre Dorsales	0.18357	0.023855
Longitud aleta Pectoral	0.18666	-0.024165
Longitud aleta Ventral	0.18628	-0.56156
Diámetro ojo	0.18353	-0.032499
Hocico	0.18448	-0.066855
Distancia interorbital	0.18706	-0.034928
Longitud posorbital	0.18769	-0.039245
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.18872	0.0002361
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.18858	-0.012448
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.1869	0.0095082
Distancia hocico - ano	0.18861	-0.048931
Distancia hocico –inserción aleta Pectoral	0.18764	-0.010808
Distancia hocico - inserción aleta Pélvica	0.1886	-0.038421

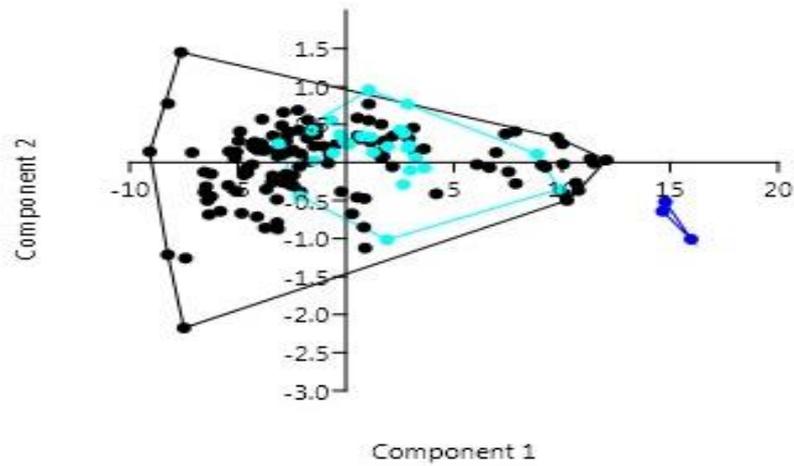


Fig. 5.5. *Odontesthes retropinnis*. Análisis de Componentes Principales de las variables morfológicas. ● Los Talas ● Arroyo Juan Blanco (Magdalena) ● Brasil. Componente 1 (96,85%), Componente 2 (1,5%)

El análisis Cluster para variables morfológicas muestra la misma asociación que el ACP: los ejemplares de Los Talas y Magdalena forman un sólo gran grupo mientras que los de Brasil se ubican en otro separado (Fig. 5.6). El índice ANOSIM (ANOSIM de una vía $R= 0.6049$; $p<0,05$) corrobora la diferencia entre los ejemplares de Argentina y Brasil.

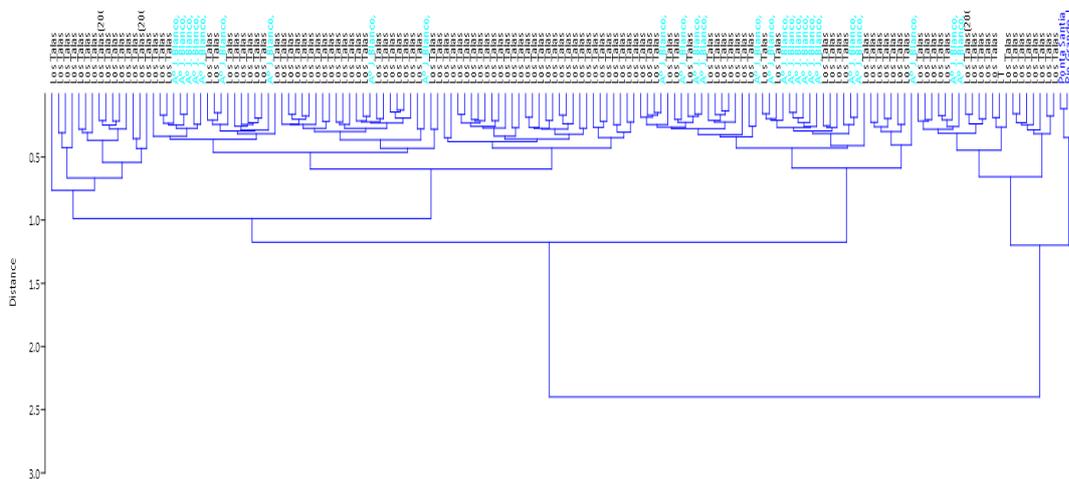


Fig. 5.6. *Odontesthes retropinnis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfológicas. ● Los Talas ● Arroyo Juan Blanco (Magdalena) ● Brasil

Variables merísticas

El ACP que incluyó las variables merísticas para *O. retropinnis* no mostró agrupamientos definidos, sino una nube de puntos en el centro del gráfico (Fig. 5.7). No se observó diferenciación entre los individuos de Argentina y los de Brasil, como ocurrió en el análisis de las variables morfométricas. Los tres primeros componentes explicaron el 57,55% de la variabilidad total (Tabla 5.5). El primer componente contiene el 36,85% de la variación siendo la línea transversal y el número de rastrillos branquiales del primer arco los caracteres de mayor aporte. El componente 2 retiene el 11,40% de la variación, donde las hileras de escamas entre las dorsales y los radios de la aleta Anal aportan en mayor medida. El componente 3 posee el 9,3% de la variabilidad y se destacan el número de radios de las aletas Dorsal 2 y Pectoral (Tabla 5.6).

Tabla 5.5. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables merísticas de *O. retropinnis*

PC	Eigenvalue	% variance
1	4.42102	36.851
2	1.36737	11.395
3	1.11458	9.2881

Tabla 5.6. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. retropinnis*

Variables	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	0.3744	-0.13248	-0.1275
Línea Transversal	0.4070	-0.024756	0.0328
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.4130	-0.045332	0.0065
Escamas entre Dorsal 1 - Dorsal 2	0.0678	0.47268	0.0602
Escamas alrededor pedúnculo	0.2943	-0.2601	0.0577
Radios aleta Dorsal 1	0.0989	-0.071651	0.2351
Radios aleta Dorsal 2	0.2366	-0.27342	-0.4674
Radios aleta Anal	0.1714	0.3337	-0.0057
Radios aleta Pectoral	0.1780	0.097202	0.7514
Branquiespinas rama superior	-0.3719	-0.21366	-0.0679
Branquiespinas rama inferior	0.4293	-0.12727	0.0585

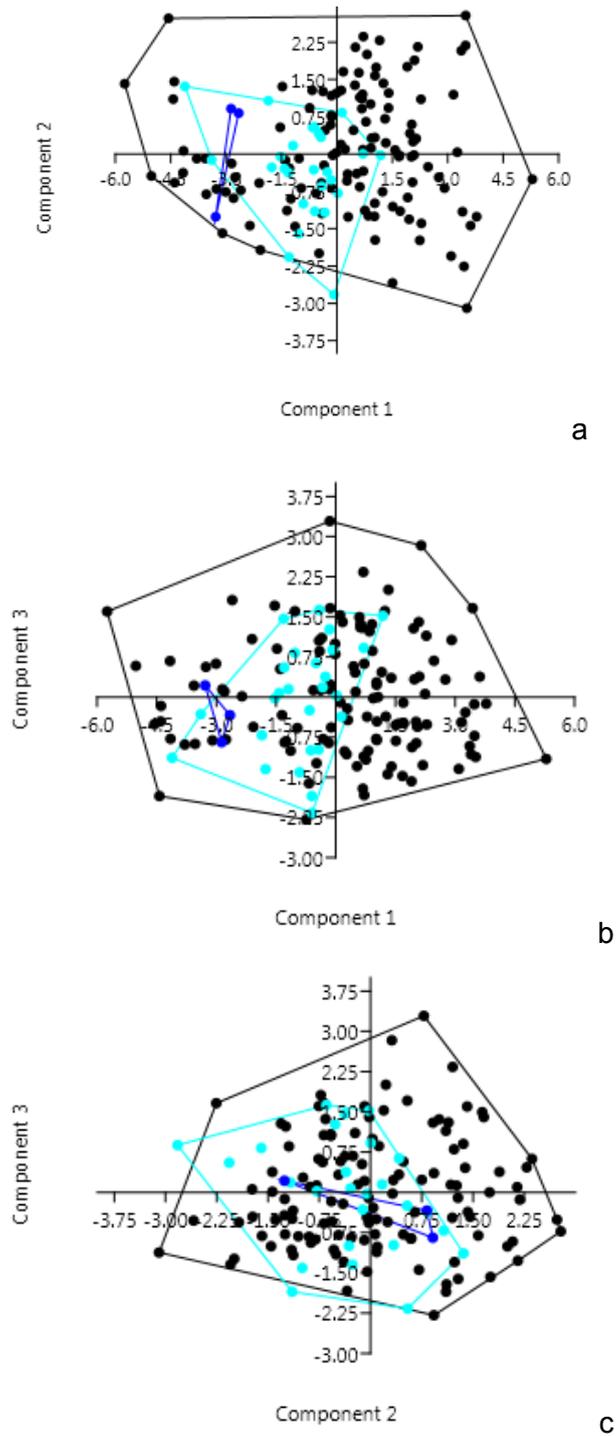


Fig. 5.7. *Odontesthes retropinnis*. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas. ● Los Talas ● Arroyo Juan Blanco (Magdalena) ● Brasil. Componente 1 (36,85%), Componente 2 (11,40%), Componente 3 (9,3%).

A partir del análisis de Cluster (Fig. 5.8) se evidenció la formación de un grupo heterogéneo, integrado por los ejemplares de las localidades de Argentina y Brasil, en coincidencia con el ACP. El test ANOSIM dio un valor negativo y significativo, no evidenciando diferencias entre grupos (ANOSIM de una vía $R = -0.09136$; $p > 0,95$).

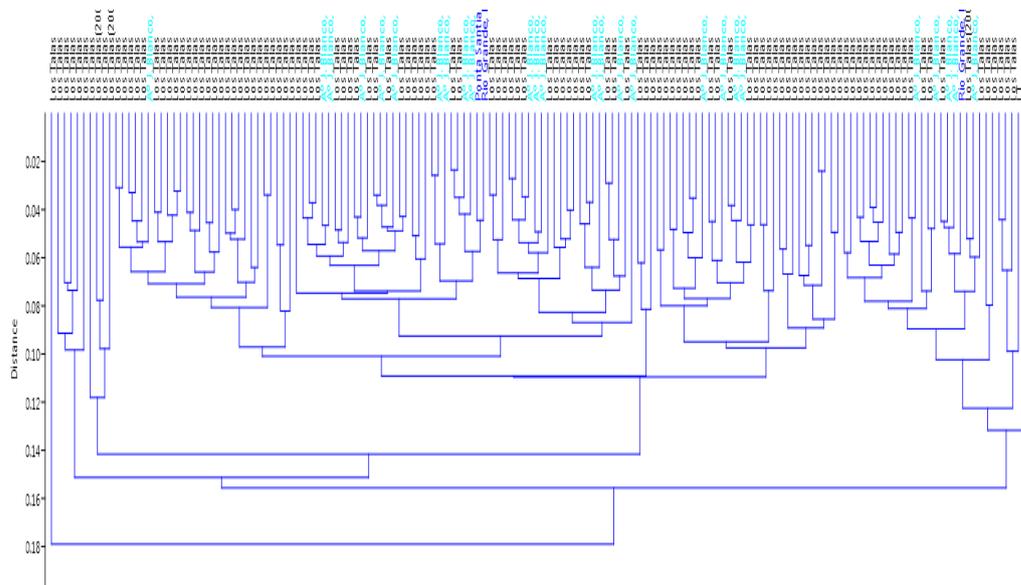


Fig. 5.8. *Odontesthes retropinnis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas. ● Los Talas ● Arroyo Juan Blanco (Magdalena) ● Brasil

Según estos análisis, las poblaciones de Brasil y Argentina se diferencian sólo en relación a la morfometría y no a los rangos de caracteres merísticos. Aparentemente, esta especie presentaría morfotipos intraespecíficos con relación a variaciones morfométricas que estarían relacionadas con los distintos ambientes en los que se distribuye la especie.

Alometría

Los datos alométricos para 100 ejemplares de *O. retropinnis* se presentan en la Tabla 5.7. Como se esperaba, se observaron valores coincidentes con alometría negativa para el diámetro horizontal del ojo, tanto en relación a la LC como a la LS. La longitud de la cabeza y la distancia prepectoral también mostraron alometría negativa

respecto de la LS, mientras que las distancias predorsales y preanal registraron un crecimiento isométrico y para el resto de los caracteres, los valores de β fueron superiores a 1, destacándose la base de la Dorsal 1 ya que es el valor más alto encontrado entre las especies estudiadas, indicando que este carácter crece más rápidamente que el resto. En relación con la LC, todos los caracteres presentaron alometría positiva, excepto el ojo, como se mencionó anteriormente.

Tabla 5.7. *Odontesthes retropinnis*. Valores del coeficiente alométrico (β) y del coeficiente de correlación (r).

Variable	β	r	Intervalos de Confianza
en LS			
T	0,87	0,96	a= 0,87;0,96 b=-0,53;-0,37
aT	1,13	0,93	a=0,96;1,12 b= -1,10;-0,83
T-pmx	1,14	0,96	a=0,99;1,12 b= -0,17;0,03
EO	1,12	0,94	a=1,01;1,18 b= -1,23;0,96
y	0,69	0,86	a=0,60;0,76 b= -0,73;-0,47
iy	1,11	0,92	a=1,03;1,23 b= -1,53;-1,20
py	1,10	0,95	a=1,04;1,19 b= -1,27;-1,02
ay	1,12	0,85	a=0,97;1,23 b= -1,56;-1,11
aD ₁	1,00	0,99	a=1,01;1,07 b= -0,35;0,25
aD ₂	1,00	0,99	a=0,99;1,06 b= -0,27;-0,15
aA	1,00	0,989	a=0,98;1,04 b= -0,28;-0,18
aP	0,89	0,97	a=0,90;0,99 b= -0,50;0,35
aV	1,22	0,89	a=1,04;1,28 b=-0,82;- 0,42
bD ₁	4,14	0,72	a=3,43;5,06 b= -8,76;-6,02
bD ₁	1,35	0,83	a=1,13;1,48 b= -1,84;-1,26
bA	1,21	0,93	a=1,16;1,34 b= -1,28;-0,96
aP-aA	1,14	0,99	a=1,10;1,15 b= -0,77-0,68
aP-aV	1,13	0,98	a=1,08;1,15 b=-0,78;-0,65
iDD	1,21	0,86	a=1,09;1,38 b= -1,63;1,14
hQ	1,12	0,97	a=1,08;1,20 b= -1,44;-1,24
EQ	1,31	0,73	a=1,12;1,62 b=-2,38;-1,52
en LC			
aT	1,14	0,91	a= 1,04;1,24 b=-0,57;-0,35
T-pmx	1,15	0,96	a= 0,99;1,12 b=-0,17;-0,03
ay	1,24	0,86	a= 1,07;1,36 b=-0,96;-0,65
ay-pmx	1,42	0,84	a= 1,24;1,60 b=-1,36;-0,97
y	0,68	0,83	a=0,64;0,84 b=-0,38;0,159
iy	1,20	0,91	a= 1,14;1,36 b=-0,94;-0,70
py	1,19	0,94	a= 1,14;1,31 b=-0,6;-0,51

Distribución y ecología

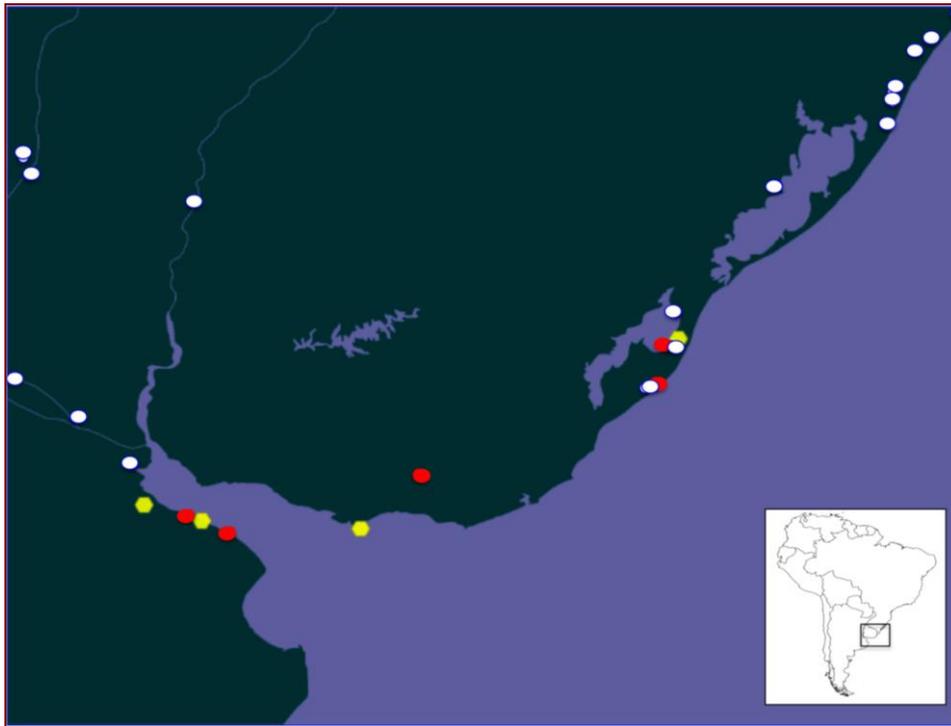


Fig. 5.9. Distribución de *Odontesthes retropinnis* en la región Parano-Platense. Círculos amarillos: localidades reportadas según GBIF; círculos rojos: material de colección y muestreos analizado en esta tesis; círculos blancos: material comparativo.

Odontesthes retropinnis es conocida del embalse del Río Negro, Uruguay (De Buen, 1953b). Posteriormente, la especie fue reportada para el sistema lagunar costero del sudeste de Brasil (Bemvenuti, 1997, 2002, 2006; Malabarba y Dyer, 2002; García *et al.*, 2006) y para el arroyo Juan Blanco, en Magdalena, Argentina (Bemvenuti, 2002, López *et al.*, 2009) (Fig. 5.9).

Nion *et al.* (2002) citan la especie como integrante de la ictiofauna de Uruguay, sin localidad precisa. López *et al.* (2003) establecen la distribución Parano-Platense de *O. retropinnis* (en el sentido de Ringuelet, 1975), considerando que esta especie es rara en Argentina. En este sentido, es de destacar que sólo 18 ejemplares de esta entidad habían sido citados en la literatura antes de la realización de este trabajo (Gallego *et al.*, 1998; Bemvenuti, 2002) y era todo el material disponible de la especie. De hecho, la mayor parte de las citas referidas a *O. retropinnis* son nominales.

El material adicional de *O. retropinnis* analizado en esta tesis, provino de lagunas artificiales de Berisso, Argentina (34°53'S 57°49'W), llamadas vulgarmente

canteras de Los Talas, donde se han colectado más de 100 ejemplares de la especie. Estos ambientes se hallan en el límite sur del Dominio Zoogeográfico Subtropical (Ringuelet, 1961) donde comienza el gradiente NE-SO de empobrecimiento faunístico (Ringuelet, 1975; Menni y Gómez, 1995; Almirón *et al.*, 2000; Menni, 2004). Estas lagunas artificiales, han sido originadas por explotación de canteras de conchilla, a principios del siglo XX y se han completado con agua de napa, de lluvia y por canales naturales y artificiales que las conectan con el Río de la Plata (Almirón, 1989; Menni y Almirón, 1994). En menos de un siglo, estos ambientes han adquirido, las características típicas de las lagunas pampásicas: menos de 2,4 m de profundidad, pH 5,7 a 8,4, y altas concentraciones de bicarbonato, sodio y cloruros, con una alcalinidad que oscila entre 102,8 y 388,2 mg l⁻¹ y sin variaciones estacionales (Almirón, 1989; Menni y Almirón, 1994). Poseen además, un alto número de especies de peces (n= 53), mayor que el de las lagunas naturales del área (aproximadamente 22 especies) (Menni, 2004).

Ejemplares de distintos tamaños de *O. retropinnis* han sido hallados a lo largo de todo el año en estas lagunas artificiales, incluyendo hembras maduras, evidenciando que la especie puede desarrollar todo su ciclo de vida en estos ambientes. Estos ecosistemas, funcionaron como verdaderos reservorios de la especie, por lo que resulta necesaria su preservación a través de monitoreos y medidas de protección.

Es de destacar que todos los sitios donde se han hallado ejemplares de *O. retropinnis* comparten características que los convierten en ambientes particulares para el desarrollo de la especie. Son medios restringidos, protegidos y cercanos a un cuerpo lóxico, con características físico-químicas muy similares.

Conservación

Luego de los muestreos realizados entre los años 1980 y 1984, donde se capturaron más de 100 ejemplares en las canteras Los Talas, sólo 1 ejemplar de la especie ha sido hallado en la zona como resultados de los numerosos muestreos realizados para este trabajo, poniendo en evidencia que actualmente la especie es muy escasa en el área y contrastando con lo registrado hace treinta años, donde se encontraron ejemplares en distintos estadios de desarrollo y cumpliendo todo su ciclo de vida en estos ambientes. Por otra parte, las características físicas y químicas de los ambientes en los que se ha encontrado la especie son muy particulares. Actualmente,

la gran mayoría de las localidades en las que se ha registrado la presencia de *O. retropinnis* se encuentran altamente poluídas por la gran presión antrópica ejercida, ya que han sido objeto de explotación económica y recreativa. Estos aspectos probablemente han contribuido a que la dispersión de la especie no haya sido exitosa. Por otra parte, las charcas artificiales de Los Talas, han sido objeto de acciones extractivas desde los últimos 25 años. La pesca deportiva de carácter recreacional, ha pasado a convertirse en extracciones de mediano y alto impacto como resultado de pesca intensiva para consumo doméstico.

La distribución restringida y disyunta en Sudamérica de *O. retropinnis*, en ambientes con características particulares, el hallazgo de “reservorios” para cría de la especie hace más de tres décadas, la falta de registro actual y la gran presión antrópica que han sufrido y sufren estos ambientes indicarían la necesidad de priorizar las acciones de conservación de la especie y de estos ecosistemas artificiales que se han transformado en verdaderas lagunas pampásicas (Gabellone *et al.*, 1994; Menni y Almirón, 1994; Schnack *et al.*, 2000; Menni, 2004).

Sólo el Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay (SNAP) ha determinado el estatus de conservación de *O. retropinnis*, catalogándola como una especie PRIORITARIA AMENAZADA según los criterios de Soutullo *et al.* (2009). En Brasil, si bien el Decreto N° 51.797, de la Asamblea Legislativa del estado de Rio Grande do Sul, ha establecido la categoría de ESPECIE CON DATOS INSUFICIENTES para *O. retropinnis* y otras especies del género, con quienes vive en simpatría, aún no se han tomado medidas para incluirlas en listas de especies prioritarias de conservación.

En la Argentina, no existen estudios de la situación actual de *O. retropinnis* y por lo tanto, ningún criterio de conservación para esta especie, ni para el resto de las entidades del género, sólo algunos aportes de Cuello y García (2005) y Cuello *et al.* (2006).

Este es el primer estudio morfo-merístico de la especie en la región Parano-Platense, con nuevos registros de ambientes. Además, este análisis tiene por objeto procurar la posible inclusión de *O. retropinnis* en listados de especies que necesitan análisis exhaustivos y probablemente, medidas de protección.

Discusión

Odontesthes retropinnis es la especie hermana del subgénero *Odontesthes* (sensu Dyer, 2006) (= “grupo perugiae”). Comparte con este grupo una gran superposición de rangos morfométricos y algunos caracteres merísticos que dificultan su determinación (Tabla 5.8. Dyer y Gonsztonyi (1999) definieron un grupo de especies *perugiae-retropinnis*, aludiendo a la similitud entre las especies del “grupo perugiae” y *O. retropinnis*.

En este trabajo se han analizado numerosos ejemplares de *O. retropinnis*, incluyendo localidades de Argentina, Brasil y Uruguay.

Con relación a los caracteres diagnósticos propuestos en este trabajo, *O. retropinnis* presenta un alto número de branquiespinas en el primer arco branquial, en contraste con las demás especies de agua dulce del género. Dyer (2006) establece que este carácter, junto con la presencia de pequeños dientes en las mandíbulas y la ausencia de dientes en el vómer separa a *O. retropinnis* del subgénero *Odontesthes*.

En *O. retropinnis*, el número de rastrillos branquiales del primer arco varía levemente según los distintos autores: más de 60 branquiespinas (Dyer, 1998), entre 56 y 63 (Bemvenuti, 2002), de 58 a 65 (Malabarba y Dyer, 2002) y entre 58 y 64 (Dyer, 2006).

En este trabajo, se analizó un amplio rango de tallas de esta especie (de 47,4 a 224,3 mm LS) y se pudo determinar que en ejemplares menores 100 mm LS, el número total de rastrillos branquiales varía entre 38 y 53 y que por encima de esta talla, el rango es de 53 a 65. Estos rangos, corresponden al mayor número de branquiespinas encontrado en especies continentales de *Odontesthes*. Como se ha mencionado, en la mayoría de las especies estudiadas en esta tesis, el número de rastrillos branquiales también varía con la talla del ejemplar, en lugar de variar con la latitud, como ocurre en general con otros caracteres merísticos (Dyer y Gosztonyi, 1999).

El origen de la Dorsal 1 es un carácter utilizado típicamente en las claves de identificación de pejerreyes sudamericanos (Dyer, 1993; 2006). En el clado formado por *O. retropinnis* y el subgénero *Odontesthes*, el origen de la Dorsal 1 está más cerca al origen de la Anal que del ano (Dyer, 2006). La distancia Predorsal 1 varía entre 55,4 y 73,0% de la LS en *O. retropinnis*, y es mayor que en el subgénero *Odontesthes*, es decir, que la Dorsal 1 se ubica más posteriormente en comparación con las especies del subgénero *Odontesthes*.

En este trabajo se presenta una nueva combinación de caracteres diagnósticos para *O. retropinnis*, incluyendo aquellos que pueden observarse tanto en juveniles como en adultos y que pueden utilizarse en la determinación, sin necesidad de un análisis osteológico.

En relación al los análisis multivariados, los ejemplares de Brasil mostraron diferencias morfométricas con los de Argentina, probablemente debido a que las tallas analizadas son más grandes y las proporciones cambian a lo largo del crecimiento. Estos resultados coinciden con los hallados por Bemvenuti (2002), donde a partir del análisis de sólo 16 ejemplares encuentra variación morfológica entre ejemplares del sur de Brasil y de Magdalena, en Argentina. No ocurre lo mismo con los conteos de radios, escamas y rastrillos branquiales, donde se observa una homogeneidad de rangos entre las poblaciones, que se vio reflejado en el ACP y en el análisis de Cluster.

Algunas relaciones alométricas que caracterizan a esta especie han sido observadas por Bemvenuti (2006). En esta tesis se adicionan la alometría negativa encontrada en la longitud prepectoral y la relación isométrica de altura del pedúnculo caudal respecto a la LS.

Tabla 5.8 Comparación de caracteres diagnósticos entre *O. retropinnis* y el Subgénero *Odontesthes* (Ayer, 2006) según Malabarba y Dyer (2002) y Wingert *et al.* (2017). *Nuevos rangos de caracteres presentados en esta tesis

Subgénero <i>Odontesthes</i> (Dyer, 2006)							
Caracteres	<i>O. retropinnis</i> *	<i>O. bicudo</i>	<i>O. ledae</i>	<i>O. mirinensis</i>	<i>O. perugiae</i> *	<i>O. piquava</i>	<i>O. yucuman</i>
Branquiespinas del primer arco (>100 mm LS)	53-65	32-37	33-35	33-35	27-34	33-37	22-31
Predorsal1/LS (%)	55,8-73,1	58,0-62,9	56,1-63,0	61,3-64,9	55,1-68,7	57,3-62,9	60,5-65,5
Línea transversal	8-9	6-7	6-7	7	8-9	7	7-8
Escamas entre D1-D2	3-6	9-11	9-10	9-10	4-8	9-10	7-9
Escamas entre D2- Anal	8-9	8	8	8	9-10	8	-

Material examinado

Argentina, Buenos Aires: MLP 9670, 82, 47,4-174,5 mm LS, Los Talas; MLP 9671, 34, 56,4-123,9 mm LS, Los Talas; MLP 6349, 2, 105,4-146,9 mm LS, Los Talas; MLP 5627, 26, 47,5-142,3 mm LS, arroyo Juan Blanco, Magdalena.

Brasil, Río Grande do Sul, FURG 87-0005 Ponta Santiago, Lagoa Mirim, 2, 169,1-224,3 mm LS; FURG 87-0006, 1, 200,3 mm LS, Lagoa Mangueira.

Uruguay: Lavalleja, ZVC-P 6242 Río Santa Lucia, Arequita, 2, 98,1-105,9 mm LS.

Material comparativo

Argentina, Buenos Aires, Río de la Plata: *Odontesthes perugiae*, MLP 5379, 1, 82,5 mm LS; MLP 6415, 1, 109,6 mm LS; MLP 5445, 2, 60,9-64,0 mm LS; MLP 6359, 1, 121,4 mm LS; MLP 6340, 1, 89,8 mm LS; MLP 6341, 1, 83,0 mm LS; MLP 2108, 7, 37,3-106,4 mm LS San Pedro; MLP 6301,1, 105,9 mm LS, Cambaceres, Ensenada; MLP 6122, 6 58,3-82,6 mm LS San Nicolás; Santa Fe: MLP 5327, 3, 33,4-62,9 mm LS, Reconquista, Paraná Mini; MLP 6770, 2, 108,3-116,4 mm LS, Laguna Setubal; MLP 7213, 4, 71,7-141,7 mm LS, Puerto Gaboto; MLP 6692, 17, 61,4-167,4 mm LS, Lago Parque Belgrano; MLP 7163, 8, 33,2-55,7 mm LS, Laguna Guadalupe; Entre Ríos: MLP 7848, 2, 98,6-125,5 mm LS, Río Uruguay, Colon.

Brasil, Rio Grande do Sul: *Odontesthes bicudo*. MCP 21399, Paratipos, 10, 110,4-174,9 mm LS, Lagoa Caconde, Tramandai; MCP 21402, 12, 171,0-197,4 mm LS, Lagoa Emboaba, Tramandai. *Odontesthes ledae*. MCP 21394, Paratipos, 7, 74,6-163,1 mm LS, Lagoa da Rondinha, Tramandai; MCP 21396, 10, 152,4-180,0 mm LS, Lagoa do Cipo, Tramandai. *Odontesthes miriniensis*. MCP 21420, Paratipos, 5, 112,1-142,0 mm LS, Lagoa Mirim, Estação Ecológica do Taim; FURG 88002, 8, 128,8-168,9 mm LS, Lagoa Mirim, E. E. Taím; FURG 87017, 5, 114,4-175,3 mm LS, Lagoa Mirim; FURG 87052, 1, 142,6 mm LS, Lagoa dos Patos; FURG 87061, 6, 97,9-154,7 mm LS, Arroio del Rei, Lagoa Mirim; FURG 92002, 1, 268,6 mm LS, Lagoa Mangueira. *Odontesthes piquava*. MCP 21405, Paratipos, 10, 120,4-175,4mm LS, Lagoa dos Cuadros, próximo a Estação de Piscicultura, Tramandai; MCP 21406, 10, 165,1-179,3 mm LS, Lagoa do Palmital, Tramandai.

Capítulo VI

Morfotipos interespecíficos de *Odontesthes* en áreas de solapamiento

En base al numeroso material analizado en este trabajo, se establecieron áreas de solapamiento de distribución de las especies del género *Odontesthes* en la región Parano-Platense. Una de ellas fue el Río de la Plata, en la localidad de Punta Lara, donde fueron registrados ejemplares de *O. bonariensis*, *O. humensis* y *O. perugia*. Luego del análisis del material, no hemos hallado ejemplares con caracteres intermedios entre las especies

Por otra parte, *O. perugia* y *O. humensis* suelen ser colectados en simpatria en el embalse del Río Negro (Uruguay) y el Río Uruguay, en Gualeguaychú, donde tampoco hemos determinado morfotipos interespecíficos entre ambas especies.

Hemos definido a la Bahía Samborombón como el área de mayor solapamiento, donde *O. bonariensis* y *O. argentinensis* superponen su distribución, en especial en el sector sur del área. En este sentido, y a partir de la revisión de material se han hallado ejemplares con caracteres intermedios que hemos definido como morfotipos interespecíficos y se han realizado análisis morfométrico, estadístico, multivariado, alométrico y molecular de estos ejemplares.

Morfotipos interespecíficos de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*

Las especies emblemáticas del género *Odontesthes*, *O. bonariensis* (pejerrey de agua dulce) y *O. argentinensis* (marino), han sufrido históricamente una constante inestabilidad taxonómica debido al alto grado de similitud morfológica (Prodöhl y Levy, 1989; Creech, 1991; Ivantsoff y Crowley, 1991; Dyer, 1997; 2006), y a los numerosos polimorfismos fenotípicos dentro de cada entidad (Beheregaray y Sunnucks, 2001; Becker *et al.*, 2003; Bemvenuti, 2006; García *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2016).

Como se ha señalado anteriormente, ambas especies presentan una marcada plasticidad fenotípica (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunuck, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002; Bemvenuti, 2002; Cuello y Garcia 2003, 2004) pudiéndose adaptar a diferentes ambientes, a veces, con distintas condiciones a las de su medio original.

En este sentido, se han descrito numerosas “variedades” de *O. bonariensis* que fueron determinadas como especies diferentes, y citadas bajo el género *Basilichthys* (Lahille, 1929; de Buen, 1953b), para ejemplares de distintas localidades, lo que demuestra la gran dificultad para su reconocimiento. Lahille (1929) señala que para tener una idea precisa de las proporciones normales de esta especie se debe “elegir” un ejemplar de los grandes ríos (por ejemplo, del Río de la Plata), ya que los pejerreyes de lagunas quedan expuestos a múltiples factores que imprimen “variaciones especiales” en las poblaciones.

Abel *et al.* (1999) analizan isoenzimas de cinco poblaciones de *O. bonariensis* encontrando diferencias entre las muestras del Río de la Plata y las de lagunas bonaerenses, debidas probablemente al aislamiento geográfico entre la población del río y el resto de los ambientes lénticos estudiados.

Como se ha descrito, la distribución natural de *O. bonariensis* ha sido afectada por la siembra de alevinos con fines deportivos y comerciales en casi todas las lagunas de la región pampeana y en otras regiones y países (Bolivia, Chile, Japón, Italia, etc.), complicando la determinación de su distribución geográfica original. Además, las comunicaciones entre las distintas cuencas debidas a inundaciones temporarias han ampliado su distribución hacia otras zonas geográficas.

Actualmente, el pejerrey bonaerense puede encontrarse en muy diversos ambientes de nuestro país. Este transporte, sumado a la gran adaptabilidad de la especie provocó un aumento de las áreas de solapamiento entre varias de las entidades de agua dulce. Esta situación complica aún más la problemática del grupo.

En relación a *O. argentinensis*, Phonlor y Sampaio (1992) han señalado que grandes variaciones en los niveles de salinidad no son un factor restrictivo para el crecimiento y supervivencia de esta especie. *Odontesthes argentinensis* suele frecuentar ambientes con características particulares como los estuarios (Bemvenuti, 2002; Cuello y García, 2003; 2004; García *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2016; Hughes *et al.*, 2017; Vilanova *et al.*, 2018) encontrándose poblaciones con variaciones morfo-merísticas, en correspondencia con la distribución geográfica (Cuello y García, 2004; 2009).

Varios autores han realizado estudios en ambas especies con el fin de analizar la relación entre ellas. Zaro (1974) estudió isoenzimas de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* sin hallar diferencias específicas entre ambas. En su trabajo de tesis propone la sinonimia de las especies pero incurre en un error de prioridad, dándole el nombre equivocado de *O. argentinensis*. Posteriormente, Tejedor *et al.* (1982 a,b)

analizan enzimas musculares de ambas especies, llegando a la misma conclusión que Zaro, pero señalan que hacen falta estudios más profundos y con mayor número de ejemplares. Análisis moleculares de citocromo b, COI y microsatélites establecen la formación de una politomía que incluye a *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, junto a otras especies que habitan zonas costeras del sur de Brasil y Uruguay (Sommer *et al.*, 2010; García *et al.*, 2014). Recientemente, un análisis de transcriptomas establece claras diferencias entre estas dos especies (Hughes *et al.*, 2017) desde el punto de vista genético.

El estudio de las poblaciones que varían a través de gradientes ecológicos permite dilucidar la asociación entre la divergencia adaptativa y el flujo génico, factores que pueden jugar un rol importante en la especiación de los pejerreyes (Fluker *et al.*, 2011). *Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis* parecerían ser los candidatos ideales para este tipo de estudio ya que presentan grandes variaciones en su morfología desde ambientes dulceacuícolas, marinos y aquellos de transición o mixohalinos. Por otra parte, Hughes *et al.* (2017) han presentado nuevos datos en relación a la expresión de genes y la composición de microbiomas en las branquias de estas dos especies, encontrando más de tres mil transcripciones expresadas diferencialmente. En este contexto, se ha profundizado el estudio de estas especies y en especial de los morfotipos intermedios que se hallaron en ambientes mixohalinos de la región Parano-Platense. Para ello, se ha realizado por una parte, el análisis morfométrico, multivariado y alométrico de los ejemplares de ambas especies y por otra, un estudio molecular, con el fin de analizar la variación inter e intraespecífica de las especies.

Análisis morfométrico, multivariado y alométrico de las poblaciones Parano-Platenses de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*

Morfometría

El análisis de las variables morfométricas de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* mostró una clara superposición de rangos cuando se incluyeron ejemplares de todos los ambientes donde se distribuyen, comprendiendo ambientes netamente continentales, marinos y otros mixohalinos, es decir que presentan aguas salobres y condiciones variables. El número de escamas alrededor del pedúnculo (14 a 17 en *O.*

argentinensis y de 20 a 22 en *O. bonariensis*) representaría en este caso la única variable merística que separa ambas especies.

Por otra parte, el número de rastrillos branquiales del primer arco ha sido históricamente una de las características más utilizadas en las claves dicotómicas para la determinación de las especies del género *Odontesthes*. En algunas de las especies de la región Parano-Platense, este carácter posee un rango específico que, en combinación con otras variables, permite la identificación rápida en el campo. En *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, se observó una superposición de los rangos del número de branquiespinas, principalmente en juveniles y además, en ejemplares maduros y de gran tamaño que habitan ambientes mixohalinos, donde pueden hallarse ambas especies, como lo es el Río de la Plata.

En las Tablas 6.1 y 6.2 se observan proporciones y rangos de las variables consideradas para el estudio de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, para todos los ambientes de la región Parano-Platense analizados en este trabajo (ver Material y Métodos). Es de destacar que en este análisis se incluyen ejemplares de tallas menores (>100 mm LS) a las publicadas hasta el momento, lo que nos permitió establecer nuevos rangos y la variación de los caracteres a lo largo de la ontogenia.

El Río de la Plata y los ambientes asociados representan un sector donde la identificación taxonómica de ejemplares de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* es complicada, por un lado debido a la superposición de rangos morfo-merísticos encontrada entre estas especies y por otro, a la presencia de formas intermedias. Según se ha podido determinar en este trabajo, a partir del estudio de más de 3.000 ejemplares de ambas especies, no ocurre lo mismo cuando se analiza material proveniente de ambientes muy distintos, con condiciones definidas y con parámetros físico-químicos estables como lo son las lagunas pampeanas y el ambiente marino, donde los rangos de los caracteres que permiten diferenciar a *O. bonariensis* y *O. argentinensis* se hacen más estrechos, y se acercan a la media, permitiendo una clara determinación taxonómica, a partir de las variables merísticas (Tabla 6.2).

La identificación del material de ambas especies en ambientes continentales y marinos se realizó fundamentalmente a partir de las variables merísticas. Si bien las diferencias son mínimas, la combinación de estas permite una determinación taxonómica certera. Estos caracteres son los que poseen mayores diferencias de rangos entre estos medios diferentes. Por el contrario, las variables morfométricas se superponen casi de forma total en *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, invalidando este tipo de caracteres en la identificación.

Tabla 6.1. *Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis*. Proporciones de datos morfométricos (en LS y LC) y DS (desvío standard).

% LS	<i>O. bonariensis</i> 65,6-235,5 mm LS (n=221)			<i>O. argentinensis</i> 51,3-315,0 mm LS (n=119)		
	Rango	Media	DS	Rango	Media	DS
T	20,7-27,9	23,9	1,8	16,5-28,4	23,5	1,7
aT	8,9-15,5	11,4	1,2	10,3-14,7	11,9	2,3
T-pmx	18,5-26,8	22,6	1,7	17,2-26,9	21,4	4,0
EO	8,6-14,9	11,4	1,3	8,6-26,1	11,2	1,8
y	3,8-6,9	5,0	0,6	3,4-8,6	6,3	1,0
iy	4,9-8,4	6,8	0,7	4,2-13,3	6,9	1,0
py	7,7-14,6	11,5	1,4	7,2-13,7	10,5	1,0
ay	5,4-8,8	6,9	0,7	4,6-13,3	6,9	0,9
ay-pmx	4,1-10,3	6,1	1,7	4,0-8,8	5,5	0,7
aD ₁	50,5-62,6	58,4	1,9	40,6-68,1	56,7	2,5
aD ₂	60,5-76,0	72,0	2,1	50,8-78,5	73,4	2,1
aA	54,2-72,8	62,4	3,0	45,3-79,6	62,4	2,3
aP	24,4-32,6	27,7	1,8	29,8-39,4	35,8	1,9
aV	38,5-49,6	42,8	2,3	36,3-54,6	44,7	0,8
bD ₁	0,5-5,4	2,9	0,9	0,5-5,3	2,0	0,7
bD ₂	5,5-12,4	9,7	1,1	5,3-19,8	11,2	1,3
bA	12,3-23,7	19,1	1,6	11,7-32,4	22,1	1,9
aP-aA	27,0-45,3	34,8	2,6	25,2-41,2	17,3	2,7
aP-aV	11,8-19,6	15,5	1,5	12,1-34,1	17,3	2,4
iDD	10,5-31,0	13,9	2,1	10,3-28,1	14,23	2,0
pA	70,4-95,2	81,3	2,6	73,5-92,6	85,3	2,2
pD ₂	72,4-88,5	75,4	1,3	71,8-89,5	74,7	1,5
edP	13,3-54,7	43,6	4,1	29,7-66,4	42,6	3,7
edV	40,0-63,8	54,2	3,2	38,6-65,7	57,6	3,1
hQ	6,8-10,8	8,1	0,6	6,1-11,1	8,9	0,8
EQ	1,7-5,3	4,0	0,5	1,6-6,9	4,1	0,8
% Lc						
aT	38,5-59,7	49,0	5,9	36,4-66,7	52,1	4,5
T-pmx	79,8-92,9	94,6	4,0	72,8-92,8	93,4	5,0
EO	33,0-66,5	48,0	5,6	37,5-65,2	47,1	4,5
iy	21,2-34,5	28,6	2,9	21,1-43,4	29,3	3,1
y	15,4-30,6	21,2	2,9	13,7-34,8	26,7	3,4
ay	21,8-33,5	29,1	2,2	22,8-35,7	29,1	2,3
ay-pmx	18,0-35,7	25,7	7,5	17,62-39,0	23,6	3,1
py	32,4-59,8	48,2	4,0	37,0-53,5	44,8	3,4

Tabla 6.2 *Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis*. Datos merísticos.

Conteos	<i>O. bonariensis</i> 65,6-235,5 mm LS (n=221)		<i>O. argentinensis</i> 51,3-315,0 mm LS (n=119)	
	Rango	Media	Rango	Media
Serie de escamas en la línea lateral sobre la banda lateral	46-60	54	46-51	56
Hileras longitudinales de escamas sobre el lado izquierdo y derecho de las bandas laterales	11-13	12	11-13	13
Hileras longitudinales de escamas entre Dorsal 2 y Anal	11-14	12	9-12	11
Escamas entre Dorsal 1 y Dorsal 2	5-7	6	5-8	6
Hileras longitudinales de escamas alrededor del pedúnculo caudal	20-22	21	14-17	16
Radios Dorsal 1	4-7	5	4-7	5
Radios Dorsal 2	8-12	11	8-12	10
Radios Pectoral	11-16	14	12-16	15
Radios Anal	16-20	18	15-21	19
Branquiespinas rama superior	6-12	9	5-9	7
Branquiespinas rama inferior	24-37	32	19-29	22
Branquiespinas totales	30-49	40	24-38	31

Análisis multivariado

El análisis multivariado incluyó 93 ejemplares de *O. argentinensis* de localidades de la costa bonaerense: Tapera de López, San Clemente del Tuyú, Mar de Ajó, desembocadura de los ríos Quequén-Salado y Quequén, Monte Hermoso, Tres Arroyos y San Blas; 87 ejemplares de *O. bonariensis* provenientes de lagunas del partido de Chascomús (laguna de Chascomús, laguna La Limpia, laguna Lacombe y laguna en Estancia San Ignacio), lagunas de Cochicó, Monte (Guaminí), Sauce Grande y Los Padres, del Canal 15 y del Río de la Plata; 33 morfotipos interespecíficos, todos provenientes del sector sur de la Bahía Samborombón (para más detalles del material ver Material y Métodos)

Variables morfométricas

El gráfico de ACP (Fig. 6.1) resultante del análisis de las variables morfométricas de *O. argentinensis* y *O. bonariensis* muestra una superposición de puntos. Los ejemplares de *O. argentinensis* se distribuyen desde el cuadrante positivo, donde se ubican ejemplares de San Clemente del Tuyú (inferior) y otros de San Blas (superior), hacia el cuadrante negativo en cuyo extremo se encuentran individuos de Monte Hermoso y Tres Arroyos. En el centro y superpuestos a *O. bonariensis* se hallan ejemplares de *O. argentinensis* pertenecientes a las desembocaduras de los ríos Quequén y Quequén-Salado y algunos de Mar de Ajó. Los ejemplares de *O. bonariensis* del Canal 15 y Río de la Plata se ubican en el lado negativo mientras que en el positivo pueden observarse a los de los ambientes lénticos incluidos en este análisis. Entre los 2 primeros componentes contienen el 95,29% de la varianza total (Tabla 6.3). En el primer componente todas las variables aportan con valores similares. En el segundo, la altura del pedúnculo caudal y la base de la aleta Dorsal 1 son las variables de mayor aporte (Tabla 6.4).

Tabla 6.3. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables morfométricas de *O. argentinensis* y *O. bonariensis*.

PC	Eigenvalue	% variance
1	25.3752	93.98
2	0.355001	1.31

Tabla 6.4. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. argentinensis* y *O. bonariensis*.

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.1970	-0.0497
Altura de la cabeza	0.1943	-0.0696
PreDorsal 1	0.1966	-0.0890
PreDorsal 2	0.1971	-0.0809
Pre Anal	0.1964	-0.0868
PrePélvica	0.194	-0.1571
PrePectoral	0.1934	-0.1049
Altura Pedúnculo	0.1907	0.2650
Ancho Pedúnculo	0.1720	0.7568
Distancia Pect-Anal	0.1917	0.01700
Distancia Pect-Pélvica	0.1901	-0.0931
Base Anal	0.1842	0.0081
Base Dorsal 1	0.1796	0.3554
Base Dorsal 2	0.1860	0.1895
Distancia entre Dorsales	0.1932	-0.0213
Distancia interorbital	0.1950	-0.1131
Diámetro ojo	0.1909	-0.0291
Hocico	0.1955	-0.124
Longitud posorbital	0.1883	0.1915
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.1978	-0.0599
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.1979	-0.0700
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.1953	-0.099
Distancia hocico - ano	0.1971	-0.1151
Distancia hocico –inserción aleta Pectoral	0.1943	-0.0583
Distancia hocico - inserción aleta Pélvica	0.1974	-0.0731

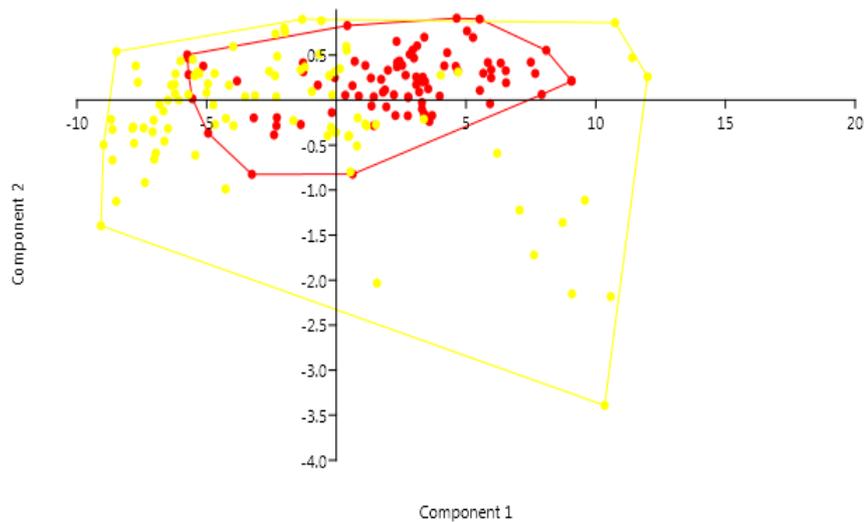


Fig. 6.1. *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables morfométricas. ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis*. Componente 1 (93,98%), Componente 2 (1,31%).

El análisis Custer (Fig. 6.2) muestra dos grandes agrupamientos, uno formado casi mayoritariamente por ejemplares de *O. argentinensis* y otro heterogéneo. El índice ANOSIN no evidenció diferencias entre estos grupos (ANOSIM de una vía $R=0,2959$; $p<0,05$).

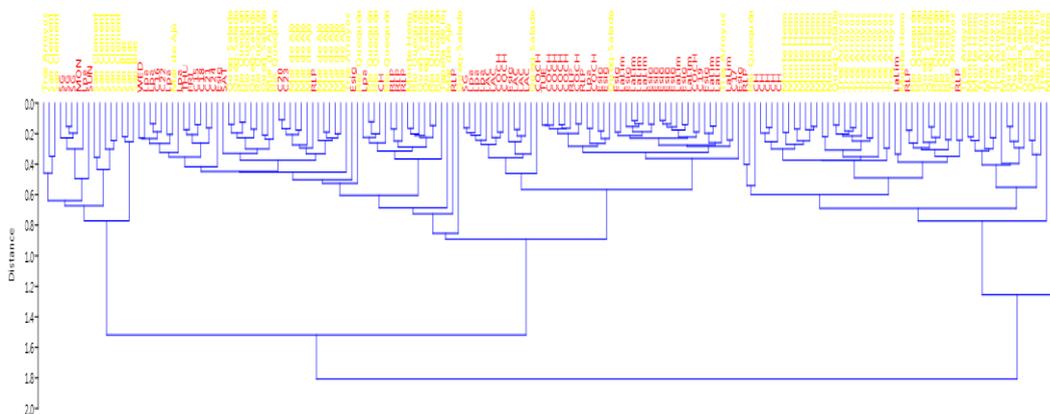


Fig. 6.2. *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfométricas ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis*

Un segundo ACP, incluyó morfotipos interespecíficos. El gráfico (Fig. 6.3) evidencia la formación de dos grupos, uno formado por morfotipos y el otro por ejemplares de las dos especies. Los dos primeros componentes explican el 92,78% de

la variación (Tabla 6.5). Al componente 1 todas las variables aportan con iguales valores; al segundo la distancia entre el hocico y el ano y entre la inserción de la aleta Dorsal 2 y la última vértebra son las variables poseen los mayores valores (Tabla 6.6).

Tabla 6.5. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables morfométricas de *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y morfotipos interespecíficos.

PC	Eigenvalue	% variance
1	22.5918	90.36
2	0.606278	2.42

Tabla 6.6. Eigenvectores de los dos primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables morfométricas de *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y morfotipos intermedios.

Variables	PC1	PC2
Longitud de la cabeza	0.2073	-0.0585
Altura de la cabeza	-0.0083	-0.0728
PreDorsal 1	0.2082	-0.0145
PreDorsal 2	0.2087	-0.0140
Pre Anal	0.2080	-0.0080
PrePélvica	0.2055	0.0018
PrePectoral	0.2043	-0.0702
Altura Pedúnculo	0.2019	0.0173
Ancho Pedúnculo	0.2031	0.0477
Distancia Pectoral-Anal	-0.0180	-0.2323
Distancia Pectoral-Pélvica	0.1989	0.0886
Base Anal	0.1955	-0.0592
Base Dorsal 1	0.1853	-0.1836
Base Dorsal 2	0.1928	-0.1938
Distancia entre Dorsales	0.2046	0.0001
Distancia interorbital	0.2057	-0.0704
Diámetro ojo	0.2017	0.0307
Hocico	0.2052	-0.1222
Longitud posorbital	0.1999	-0.0643
Distancia hocico-inserción posterior Dorsal 2	0.2094	-0.0320
Distancia hocico-inserción posterior Anal	0.2017	0.0036
Distancia inserción Dorsal 2 – última vértebra	0.1538	0.8351
Distancia hocico - ano	0.197	0.3246

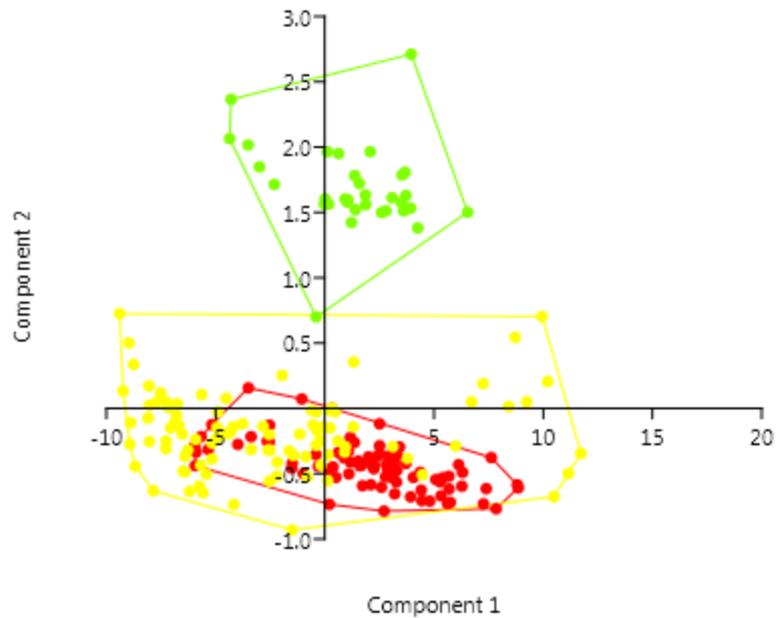


Fig. 6.3. *Odontesthes argentinensis*, *O. bonariensis* y Morfotipos interespecíficos. Análisis de Componentes Principales de las variables morfométricas. ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis* ● Morfotipos. Componente 1 (90,36%), Componente 2 (2,42%).

El análisis Cluster (Fig. 6.4) que incluye a los morfotipos mostró dos grupos heterogéneos, uno más pequeño y otro mayor donde se ubican casi todos los ejemplares de *O. bonariensis*, un subgrupo formado por los morfotipos y algunos de *O. argentinensis*. El test ANOSIM no mostró diferencias entre los grupos (ANOSIM de una vía $R = 0,2872$; $p < 0,05$).

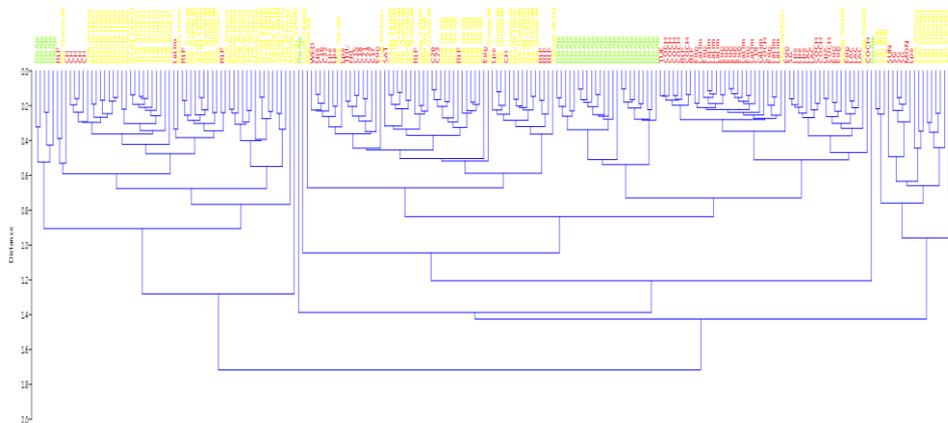


Fig. 6.4. *Odontesthes argentinensis*, *O. bonariensis* y Morfotipos interespecíficos. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables morfométricas ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis* ● Morfotipos.

Variables merísticas

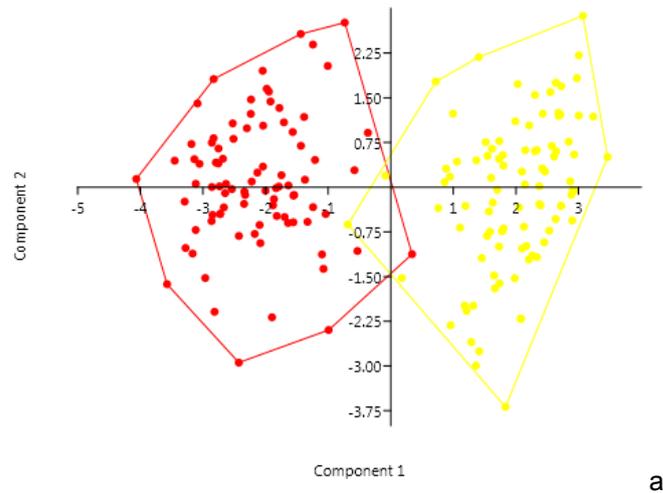
El gráfico de ACP (Fig. 6.5a,b) resultante del análisis de variables merísticas para *O. argentinensis* y *O. bonariensis* muestra la formación de dos grupos, uno formado por *O. argentinensis* (cuadrante positivo) y otro por *O. bonariensis* (cuadrante negativo). En la Figura 6.5c, no se observan estos agrupamientos. Entre los tres primeros componentes se explica el 67,64% de la variabilidad (Tabla 6.7). En el componente 1 el número de branquiespinas del primer arco, la línea longitudinal y los radios de las aletas Anal poseen el mayor aporte. En el componente 2 se destacan las hileras de escamas entre las aletas Dorsal 2 y Anal, alrededor del pedúnculo caudal y la línea transversal. En el componente 3, las hileras de escamas entre las dorsales y los radios de la aleta Dorsal 2 son las variables de mayor aporte (Tabla 6.8).

Tabla 6.7. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables merísticas de *O. argentinensis* y *O. bonariensis*.

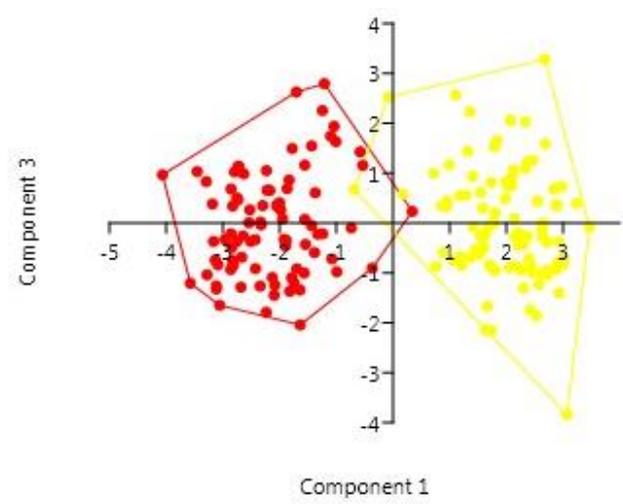
PC	Eigenvalue	% variance
1	4.84444	44.04
2	1.39186	12.653
3	1.20475	10.952

Tabla 6.8. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. argentinensis* y *O. bonariensis*.

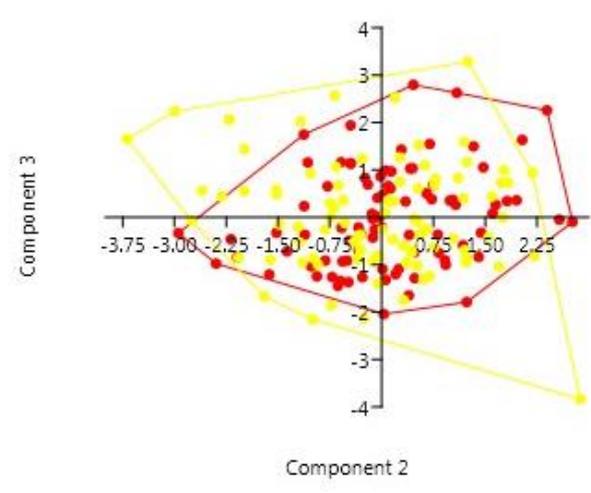
Variables	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	0.35368	-0.13464	-0.19852
Línea Transversal	0.28494	0.35785	-0.072454
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.050285	0.65145	-0.29661
Escamas entre Dorsal 1 -Dorsal 2	0.26062	-0.17772	0.38979
Escamas alrededor pedúnculo	-0.29194	0.37536	0.2587
Radios aleta Dorsal 1	0.21827	0.27446	-0.1984
Radios aleta Dorsal 2	0.185	0.2788	0.45886
Radios aleta Anal	0.34999	0.05648	0.31981
Radios aleta Pectoral	0.16827	0.10442	0.25017
Branquiespinas rama superior	0.33508	0.070674	0.21101
Branquiespinas rama inferior	0.43103	0.040448	0.10832



a



b



c

Fig. 6.5. *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas. ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis* Componente 1 (44,04%), Componente 2 (12,65%), Componente 3 (10,95%).

El análisis Cluster (Fig. 6.6) que incluyó variables merísticas dio como resultado un dendrograma donde se observa la formación de dos grupos distintos, para cada una de las especies. El test ANOSIM corrobora la diferencia entre grupos (ANOSIM de una vía $R= 0,9256$; $p<0,05$).

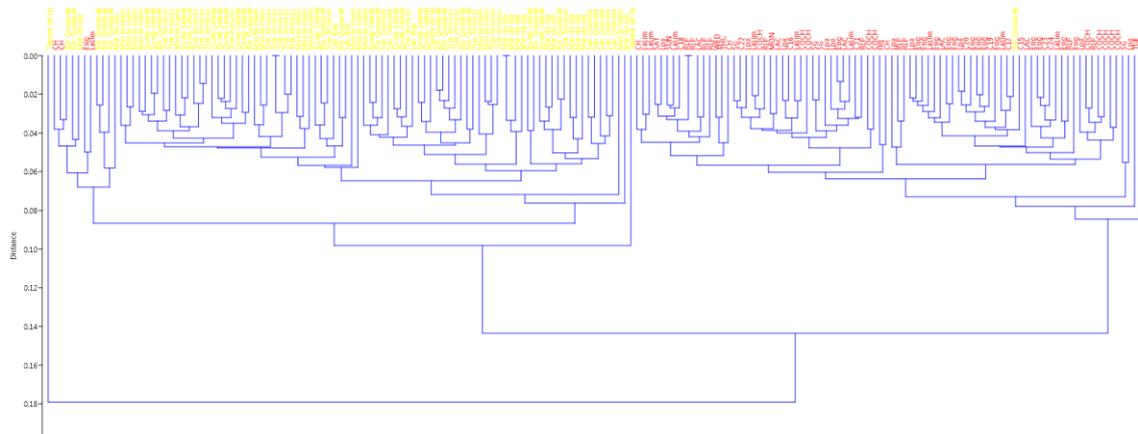
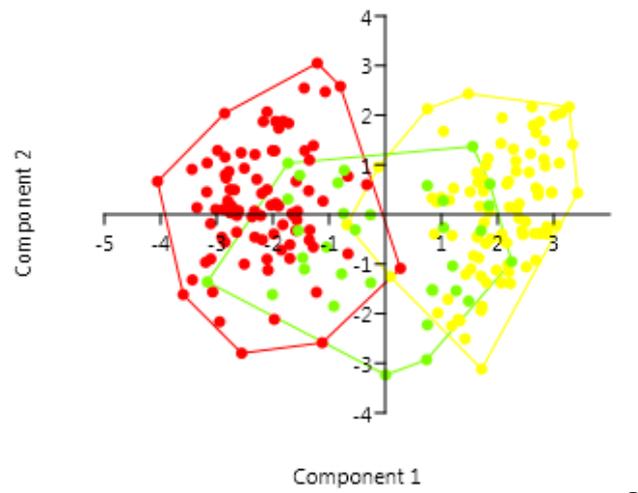


Fig. 6.6. *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis*

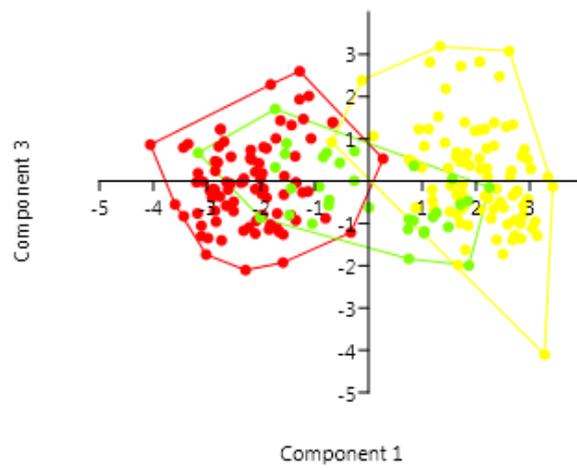
Por otra parte, al incluir en el análisis de ACP de las variables morfométricas a los morfotipos, se obtuvo un gráfico (Fig. 6.7) donde se observan a estos ejemplares ubicados entre los dos grupos. Los tres primeros componentes contienen el 65,18% de la variación total (Tabla 6.9). Las variables de mayor aporte son: en el componente 1, las variables de mayor aporte son las hileras de escamas alrededor del pedúnculo caudal, los radios de las aletas Anal y el número de branquiespinas del primer arco.; en el componente 2 las líneas longitudinal y transversal, las hileras de escamas entre la aleta Dorsal 2 y Anal y los radios de la aleta Dorsal 2; en el componente 3, las hileras de escamas entre las dorsales (Tabla 6.10)

Tabla 6.9. Eigenvalores y varianza acumulada de los dos primeros componentes principales para variables merísticas de *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y morfotipos

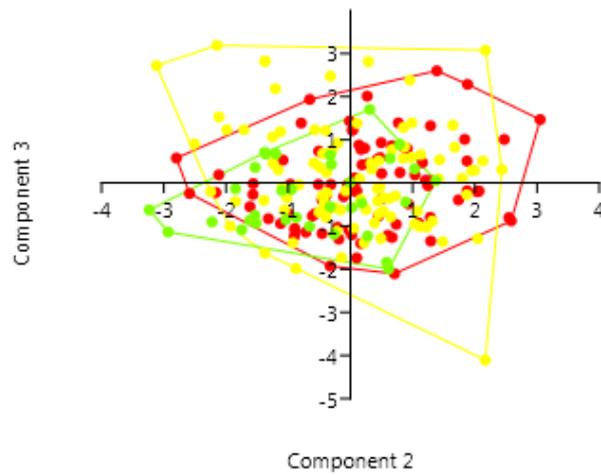
PC	Eigenvalue	% variance
1	4.52513	41.138
2	1.46216	13.292
3	1.20475	10.754



a



c



c

Fig. 6.7. *Odontesthes argentinensis*, *O. bonariensis* y Morfotipos interespecíficos. Análisis de Componentes Principales de las variables merísticas. ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis* ● Morfotipos. Componente 1 (41,14), Componente 2 (13,29%), Componente 3 (10,75%)

Tabla 6.10. Eigenvectores de los tres primeros componentes obtenidos del análisis de Componentes Principales para variables merísticas de *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y morfotipos intermedios.

Variabes	PC1	PC2	PC3
Línea Longitudinal	0.2951	-0.41931	-0.26312
Línea Transversal	0.2930	0.3492	-0.14184
Escamas entre Dorsal 2 - Anal	0.0693	0.49878	-0.5789
Escamas entre Dorsal 1 - Dorsal 2	0.2339	-0.065063	0.45669
Escamas alrededor pedúnculo	0.3730	0.24114	-0.21941
Radios aleta Dorsal 1	0.2182	0.27446	-0.1984
Radios aleta Dorsal 2	0.1704	0.36101	0.29927
Radios aleta Anal	0.3560	0.1731	0.29571
Radios aleta Pectoral	0.2253	0.18206	0.23728
Branquiespinas rama superior	-0.3073	0.21273	0.18727
Branquiespinas rama inferior	-0.4438	0.085887	0.09459

El análisis Cluster (Fig. 6.8) separa los dos grupos de especies, incluyendo en ambos, morfotipos diferentes. El resultado del índice ANOSIN indica que existen diferencias entre estos grupos (ANOSIM de una vía $R= 0,7385$; $p<0,05$).

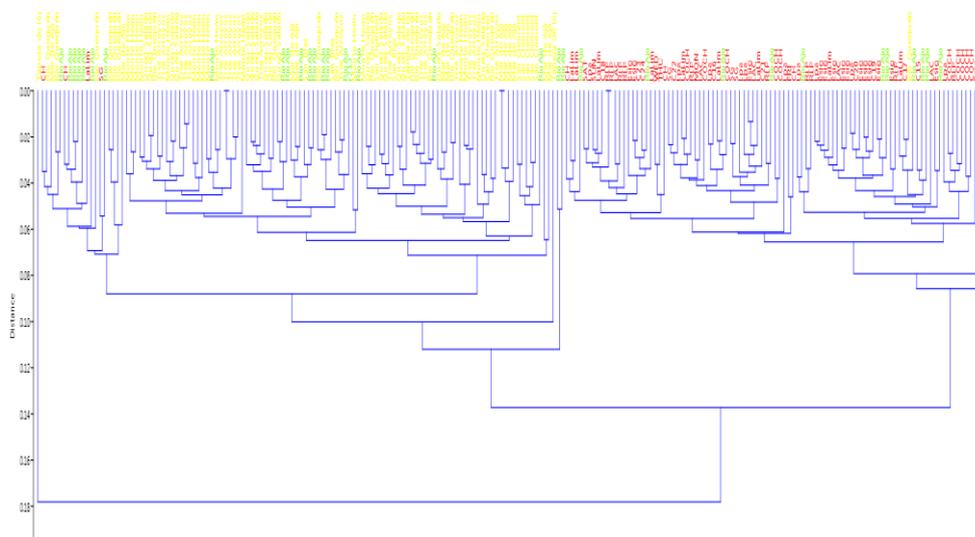


Fig. 6.8. *Odontesthes argentinensis*, *O. bonariensis* y Morfotipos interespecíficos. Dendrograma resultante del análisis Cluster de variables merísticas ● *O. argentinensis* ● *O. bonariensis* ● Morfotipos.

Los resultados de los análisis multivariados corroboran lo observado en el análisis estadístico descriptivo. Las variables morfométricas tienen una gran superposición de rangos entre las dos especies, lo que hace muy dificultoso su identificación sólo con esta fuente de caracteres. Por el contrario, las variables merísticas son útiles en la determinación de especies cuando estas no solapan su distribución. A partir del análisis estadístico y con los datos de las técnicas multivariadas aplicadas, puede afirmarse que *O. bonariensis* y *O. argentinensis* son especies perfectamente identificables en ambientes netamente continentales y marinos a partir de los conteos de radios, escamas y branquiespinas del primer arco branquial.

Por otra parte, al analizar en conjunto ejemplares de *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y sus morfotipos, provenientes de ambientes mixohalinos, la identificación tanto con variables morfométricas como merísticas se complica. En el primer caso, los morfotipos parecieran tener una combinación de variables morfométricas diferente a la de las especies, mientras que en relación a las variables merísticas, este grupo de ejemplares se ubica en una posición intermedia, algunos más cercanos a cada una de las especies.

Alometría

Las relaciones alométricas de *O. bonariensis* analizadas en el capítulo II fueron comparadas con las obtenidas para *O. argentinensis* (Tabla 6.11). En relación con la LS, los caracteres que mostraron diferencias fueron la longitud y altura de la cabeza, el ancho opercular y la longitud postorbital, con alometría positiva en *O. bonariensis* y negativa en *O. argentinensis*. El diámetro del ojo fue la única variable que presentó alometría negativa en ambas. Respecto a las medidas en LC, no se observaron diferencias entre las especies.

La alometría negativa de los caracteres de la cabeza, excepto el hocico, observada en *O. argentinensis* podría explicar el mayor desarrollo de este carácter observado en el campo en juveniles de esta especie. Mientras que en *O. bonariensis*, todos estos caracteres incrementan en mayor medida su tamaño respecto de la LS.

Tabla 6.11. *Odontesthes argentinensis*. Valores del coeficiente alométrico (β) y del coeficiente de correlación (r).

Variable	β	r	Intervalos de Confianza
en LS			
T	0,92	0,97	a=0,88;0,96 b=-0,55;-0,39
aT	0,98	0,91	a=0,90;1,08 b=-1,09;-0,74
T-pmx	0,98	0,92	a=0,90;1,10 b=-1,07;-0,79
EO	0,64	0,94	a=1,12;1,28 b=-1,50;-1,18
y	0,64	0,87	a=0,57;0,71 b=-0,65;-0,39
iy	1,11	0,92	a=1,02;1,20 b=-1,56;-1,20
py	0,98	0,94	a=0,92;1,05 b=-1,09;-0,83
ay	1,10	0,93	a=1,02;1,18 b=-1,52;-1,21
aD ₁	1,07	0,96	a=1,02;1,14 b=-0,50;-0,27
aD ₂	1,07	0,96	a=1,01;1,13 b=-0,39;-0,16
aA	1,05	0,95	a=0,98;1,13 b=-0,45;-0,18
aP	1,04	0,90	a=0,94;1,14 b=-0,82;-0,44
aV	1,16	0,88	a=1,04;1,23 b=-0,92;-0,43
bD ₁	1,89	0,72	a=1,58;2,31 b=-4,25;-2,84
bD ₂	1,23	0,80	a=1,10;1,39 b=-1,81;-1,25
bA	1,49	0,79	a=1,28;1,73 b=-2,13;-1,26
aP-aA	1,18	0,98	a=1,12;1,23 b=-0,92;-0,72
aP-aV	1,14	0,92	a=1,05;1,23 b=-1,21;-0,86
iDD	1,11	0,93	a=1,03;1,19 b=-1,22;-0,91
hQ	1,07	0,96	a=1,02;1,14 b=-1,31;-1,09
EQ	1,18	0,83	a=1,03;1,36 b=-2,09;-1,46
en LC			
aT	1,08	0,93	a=1,00;1,16 b=-0,51;-0,30
ay	1,17	0,97	a=1,12;1,22 b=-0,82;-0,69
ay-pmx	1,19	0,93	a=1,12;1,30 b=-1,01;-0,77
y	0,63	0,92	a=0,58;0,68 b=-0,17;-0,04
iy	1,23	0,97	a=1,17;1,29 b=-0,91;-0,75
py	1,09	0,97	a=1,03;1,15 b=-0,54;-0,39

Análisis molecular de las poblaciones Parano-Platenses de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*

Esta sección tiene como objetivo completar los resultados del análisis morfométricos y multivariados, a partir de un análisis molecular de citocromo b de los ejemplares de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos intermedios analizados anteriormente.

Como se mencionó, diversos análisis moleculares establecen la formación de una politomía que incluye a *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, junto a otras especies que habitan zonas costeras del sur de Brasil y Uruguay. Si bien, ambas especies mostraron similitud morfológica, especialmente en los ambientes mixohalinos estudiados en este trabajo, en concordancia con lo descripto por Bemvenuti (2006) y González-Castro *et al.* (2016), pueden ser fácilmente identificadas cuando se hallan en ambientes con características muy distintas, según los resultados del análisis de las variables merísticas. En este sentido, se realizó un análisis molecular que incluyó tanto ejemplares de agua dulce y marinos, donde la identificación de las especies no fue problemática, y otros de ambientes mixohalinos, donde los ejemplares presentaban características intermedias, por lo que no pudieron ser atribuidos a ninguna de las dos especies. Es de destacar que la identificación taxonómica de los ejemplares se llevó a cabo a partir de la nueva combinación de caracteres presentada en esta tesis para *O. bonariensis* y con nuevos rangos morfométricos y merísticos obtenidos para *O. argentinensis*. Esto diferencia a este análisis de los anteriormente mencionados para estas especies ya que por una parte, se toma en cuenta la variación de los caracteres a lo largo de la ontogenia para establecer las determinaciones taxonómicas y por otro, se estudian en un ambiente lótico mixohalino de la región pampeana. Hasta el presente, los estudios moleculares que incluían a estas especies habían sido realizados con material de lagunas costeras, caracterizadas por presentar barreras arenosas temporarias, que las conectaban con medio marino. En este análisis, se estudian las poblaciones del Río Ajó, estableciendo estaciones de muestreo desde la cabecera hasta su desembocadura, donde las condiciones son más variables, donde no se han encontrado morfotipos “tipo estuarino” como ocurre en las lagunas costeras y en un ambiente que incluiría la distribución original de *O. bonariensis*.

Para la realización de este análisis molecular se testearon diferentes marcadores, áreas geográficas y agrupamientos:

Citocromo b

A) Se realizó un primer análisis con el objetivo de testear la variabilidad local, en un ambiente mixohalino donde existe total solapamiento entre las especies. Los ejemplares colectados en el Río Ajó fueron divididos según el análisis morfométrico y merístico, presentado en esta tesis, en 3 grupos: *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos intermedios.

B) En un segundo análisis, se testeó la variabilidad a nivel regional y se compararon localidades donde existe solapamiento de especies (Río Ajó) y otras donde no ocurre. Se realizaron dos tipos de agrupamientos: I) se incluyó los grupos mixohalino, (los individuos colectados en el Río Ajó fueron considerados como un solo grupo), dulceacuícola (ejemplares de las lagunas Aprilito, La Salada Grande de Madariaga, Chascomús y la Laguna de los Gansos, en Entre Ríos; de los ríos Uruguay y Paraná; del delta del Río de la Plata y de Kanagawa, provenientes del Intech, cuya procedencia se detalla en Material y Métodos) y marino (con ejemplares de Tapera de López y Mar del Plata, GenBank); II) por otro lado, los individuos analizados en el punto anterior (I), fueron agrupados según la determinación taxonómica en *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos intermedios.

Citocromo Oxidasa I (COI)

C) Para comparar los análisis de citocromo b, se realizó en forma preliminar, un estudio de este marcador a partir de 40 secuencias obtenidas del Genbank (Tabla 2, Material y Métodos) para cuatro especies del género *Odontesthes*, incluyendo a las especies tratadas en este trabajo de tesis (*O. argentinensis* y *O. bonariensis*), a *O. hatcheri* (especie dulceacuícola distribuida principalmente en el sur de la Argentina) y a *O. incisa* (estrictamente marina).

A) Como resultado del análisis de las muestras, se obtuvo una secuencia de 1109 pb del gen citocromo b para 67 ejemplares colectados y determinados como *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y varios morfotipos intermedios. Comparando las secuencias obtenidas para todos los individuos, se detectaron 56 sitios variables o polimórficos, 19 de los cuales presentaron una sola mutación (“singleton”) y 37 fueron informativos bajo el criterio de parsimonia. Esta variación caracteriza la conformación

de 46 haplotipos únicos. (Tabla 6.12). La composición nucleotídica para el total de las secuencias es de 31,03% de Citosina, 30,18% de Timina, 22,25% de Adenina y 16,54% de Guanina, con 41 transiciones y 15 transversiones. La diversidad nucleotídica de la muestra es $\pi=0,0057 (\pm 0,00304)$; la diversidad haplotípica ($Hd=0,972 \pm 0,011$) fue similar a los resultados hallados por Beheregaray & Sunnucks (2001) y Beheregaray *et al.* (2002) en el análisis de la región control para poblaciones del género en el sur de Brasil.

El test de Tajima $D= -1,54053$ ($p: 0,031$) arrojó un valor negativo no significativo, lo que indicaría condiciones de neutralidad. Por el contrario, el test de F_s de F_u dio un resultado significativo altamente negativo ($F_s= -25,17942$; $p: 0,0000$) señalando un exceso de haplotipos raros, tal vez como consecuencia de una reciente expansión poblacional. Estos datos permiten inferir una mayor sensibilidad de la prueba de F_u respecto de la primera para este tipo de procesos demográficos.

La red de 46 haplotipos obtenida para el Río Ajó puede observarse en la Figura 6.9. Los haplotipos compartidos por *O. bonariensis* y *O. argentinensis* son H1, H13 y H17. El haplotipo H1 es el más común, presente en 9 ejemplares, incluyendo formas con caracteres intermedios y distribuidos en 4 de los 5 sitios de muestreo. El haplotipo H17 es el segundo más frecuente, hallado en 6 individuos, con igual composición geográfica y específica que H1. H13 está distribuido en sitios más cerca de la desembocadura del Río Ajó y representado en 5 individuos. Los haplotipos H3 y H37 están compartidos por ejemplares de *O. bonariensis* y morfotipos. En el gráfico se observa en general, una estructura en forma de estrella, con un haplotipo más frecuente en el centro y un gran número de haplotipos únicos, separados del centro por un paso mutacional. Este patrón está generalmente asociado a procesos de radiación recientes. No se observó correspondencia entre haplotipos y especies ni entre estos y sitios de muestreo. Esto determina que a nivel del gen del citocromo b no hay estructuración geográfica. Es de destacar que, se observó una mayor diversidad de haplotipos en el sitio de muestreo denominado desembocadura, un ambiente caracterizado por la gran amplitud y variabilidad de factores ambientales como la salinidad y la temperatura y con un número considerable de ejemplares intermedios hallados en este sector. Este punto es también, el que tiene tamaño muestral mayor ($n=22$), lo que implica una mayor probabilidad de detectar esta variación (Fig. 6.10).

Tabla 6.12. Haplotipos de *Odontesthes* del Río Ajó. Número de ejemplares (N); Número de haplotipos (NH).

Sitios de muestro	N	Haplotipos H1-H46	NH
Compuerta	7	H3-H5, H23-H26	7
Puente	13	H1(3),H3, H17, H22, H40-H46	11
Muelle	10	H1(2),H3, H17(3), H18, H31-H33	6
Palmera	15	H1, H13(2), H14, H17, H19-H21, H34-H37(2), H38, H39	13
Desembocadura	22	H1(3), H2, H3, H6-H18, H27-H30	20
Total	67		

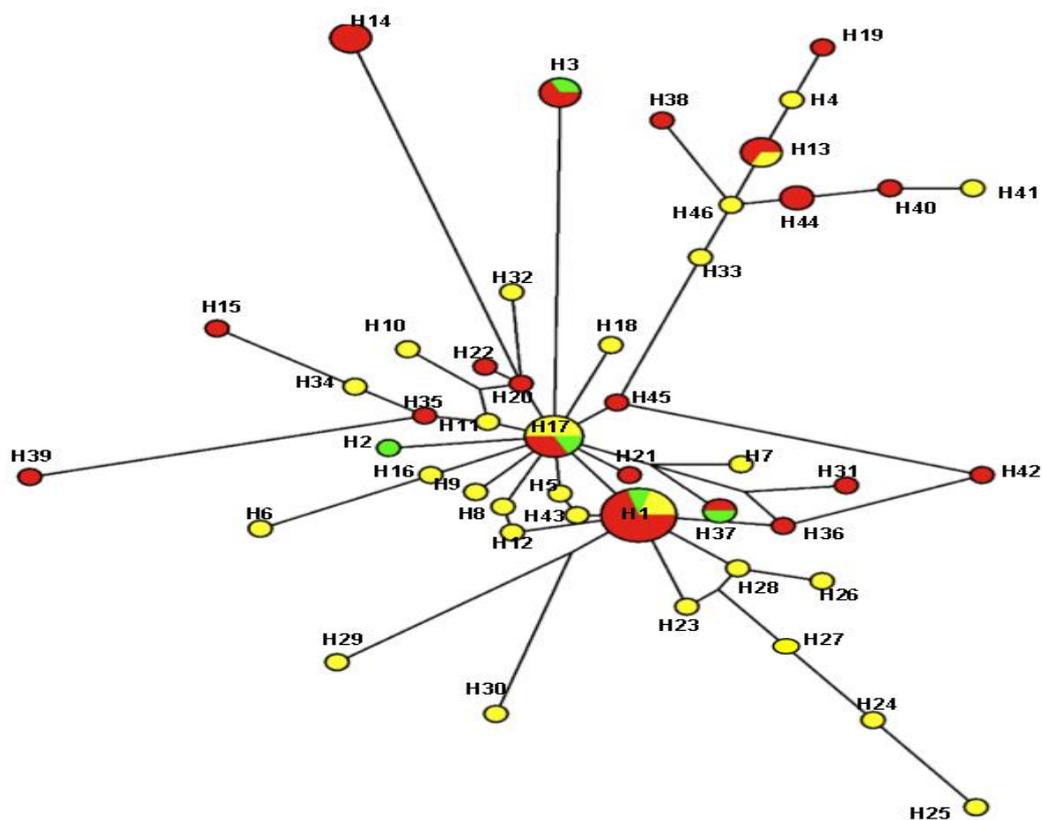


Fig. 6.9. Red de haplotipos de *O. bonariensis* (rojo), *O. argentinensis* (amarillo) y morfotipos intermedios (verde) del Río Ajó, basada en secuencias del gen citocromo b.

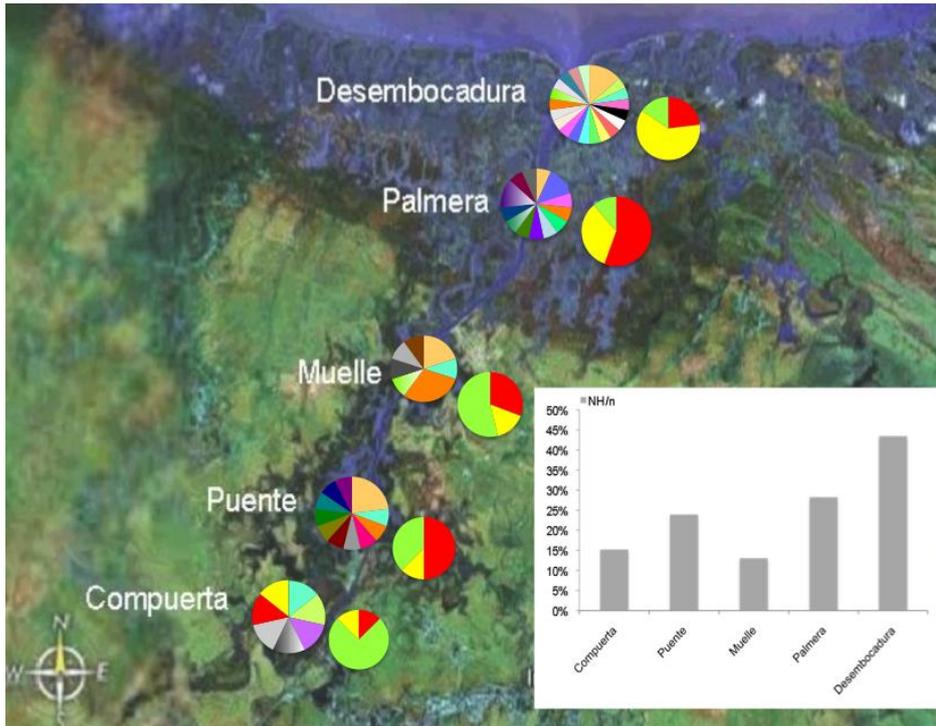


Fig. 6.10. Diversidad de haplotipos y proporción de especies halladas en los distintos sitios de muestreo establecidos para el Río Ajó. Número de haplotipos (NH); ejemplares totales (n). Círculos pequeños (especies): *O. bonariensis* (rojo), *O. argentinensis* (amarillo), morfotipos intermedios (verde). Círculos grandes (haplotipos):

- | | | | | | | | | | | | |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| H1 | H2 | H3 | H4 | H5 | H6 | H7 | H8 | H9 | H10 | H11 | H12 |
| H13 | H14 | H15 | H16 | H17 | H18 | H19 | H20 | H21 | H22 | H23 | H24 |
| H25 | H26 | H27 | H28 | H29 | H30 | H31 | H32 | H33 | H34 | H35 | H36 |
| H37 | H38 | H39 | H40 | H41 | H42 | H43 | H44 | H45 | H46 | | |

Por otra parte, se calculó la distribución de las diferencias pareadas (*mismatch distribution*) entre pares de haplotipos con el fin de estimar parámetros de expansión demográfica (Fig. 6.11). Se observó que la población del Río Ajó muestra una distribución bimodal, que no se ajusta a la distribución esperada. En la Tabla 6.13 se muestran los valores obtenidos para las pruebas estadísticas basadas en la distribución de las diferencias pareadas (Suma de las Desviaciones Estándar –SDE- e índice rg). Bajo las dos pruebas, la población presentó valores no significativos muy superiores a 0,05 aceptándose la hipótesis de expansión poblacional.

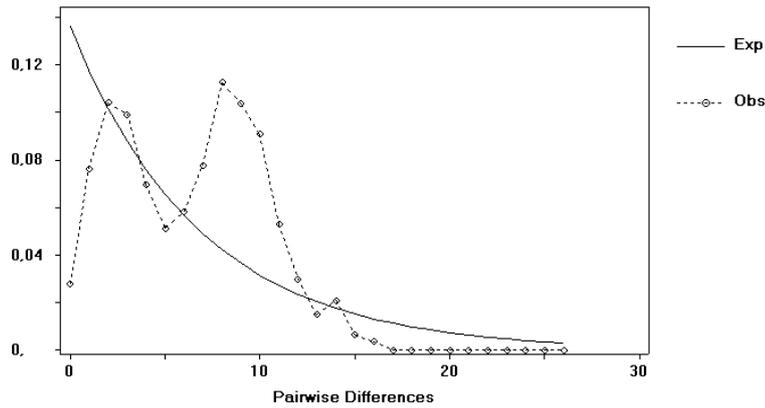


Fig. 6.11. Representación gráfica de la distribución de las diferencias pareadas (*Mismatch Distribution*) para la población del Río Ajó.

Tabla 6.13. Validación estadística de la distribución de diferencias pareadas (*mismatch distribution*) de la población total Río Ajó, en base a un modelo de expansión poblacional. Suma de las Desviaciones Estándar (*SDE*) y su probabilidad asociada (p (*SDE*)), el valor del índice *rg* y su probabilidad asociada (p (*rg*)).

	SDE	p (SDE)	rg	p (rg)
Río Ajó	0,0078	0,61200	0,00868	0,89100

B) 1) El primer análisis incluyó 118 ejemplares, de ambas especies y formas intermedias, que fueron divididos en tres grupos, según las características del hábitat: dulceacuícola (*O. bonariensis*), marino (*O. argentinensis*) y mixohalino, (que incluye ejemplares de ambas especies y morfotipos).

Para este estudio comparativo, sólo 186 pb del gen citocromo b estuvieron disponibles para la comparación con las secuencias del Río Ajó, ya que parte de los electroferogramas han resultado defectuosos. Se observaron 105 sitios variables o polimórficos, de los cuales 29 presentaron una sola mutación (Singleton). Se hallaron 76 sitios informativos bajo el criterio de parsimonia. La diversidad nucleotídica para el total de la muestra fue de $\pi=0,115 \pm 0,012$ y la diversidad haplotípica de $Hd= 0,850 \pm 0,0024$. Los test de neutralidad resultaron ambos negativos y no significativos siendo $D= -0,419$ y $FS= -1,077$, indicativos de un crecimiento o expansión poblacional.

Los índices de diversidad genética y los test de neutralidad (*D* y *FS*) para cada uno de los grupos definidos se dan en la Tabla 6.14. En relación a los test de

neutralidad, sólo el ambiente mixohalino obtuvo valores de D y FS no significativos y negativos; en el grupo dulceacuícola, ambos test fueron positivos no significativos, indicadores de un probable fenómeno de cuello de botella en la población, probablemente por aislamiento geográfico.

Del análisis de las secuencias se obtuvo 36 haplotipos diferentes. La red de haplotipos obtenida (Fig. 6.12.) muestra por una parte, un agrupamiento constituido por los haplotipos de mayor ocurrencia y representados por ejemplares de todos los ambientes, y por otra, los haplotipos de ambientes continentales excepto H36 (que corresponde a la secuencia del genbank, de Mar del Plata). H1, H3 y H4 constituyen los haplotipos más comunes. H3 fue el haplotipo más abundante, presente en 38 ejemplares de los tres grupos. Por ser el más ampliamente distribuido, y el que posee el mayor número de ejemplares fue definido como el haplotipo ancestral. H1 y H4 están representados por ejemplares dulceacuícolas y mixohalinos, incluyendo a *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y otros intermedios. El río Uruguay comparte con el río Paraná el haplotipo H21, con el delta del Río de la Plata, H24 y con los ejemplares de Chascomús, H27. La diversidad de haplotipos en cada localidad y la correspondiente proporción de especies pueden hallarse en la Figura 6.13

Tabla 6.14. Parámetros de diversidad genética, índices de neutralidad y distribución de haplotipos de *Odontesthes* de ambientes dulceacuícola, mixohalino y marino analizados para la región Parano-Platense. Se presentan porcentajes de Citosina (C); Timina (T); Adenina (A); Guanina (G); Diversidad nucleotídica (π); Test de Tajima (D) y la Prueba de Fu (F_s)

	Dulceacuícola	Mixohalino	Marino
Número de secuencias	49	60	9
Haplotipos	H1, H3, H6, H12-H35	H1-H5, H7-H11	H3, H4, H36
Sitios polimórficos	97	8	43
Transiciones (n)	70	4	23
Transversiones (n)	48	4	20
C	30,34%	26,66%	26,70%
T	28,93%	30,38%	30,65%
A	25,63%	26,83%	26,76%
G	15,10%	16,14%	15,89%
Diversidad genética	0,951 \pm 0,014	0,699 \pm 0,040	0,416 \pm 1,190
π	0,176 \pm 0,086	0,005 \pm 0,0041	0,051 \pm 0,029
D	1,800 \pm 0,927	-1,045 \pm 0,936	-2,010 \pm 0,864
F_s	1,995 \pm 3,17	-4,791 \pm 1,710	7,13 \pm 1,261

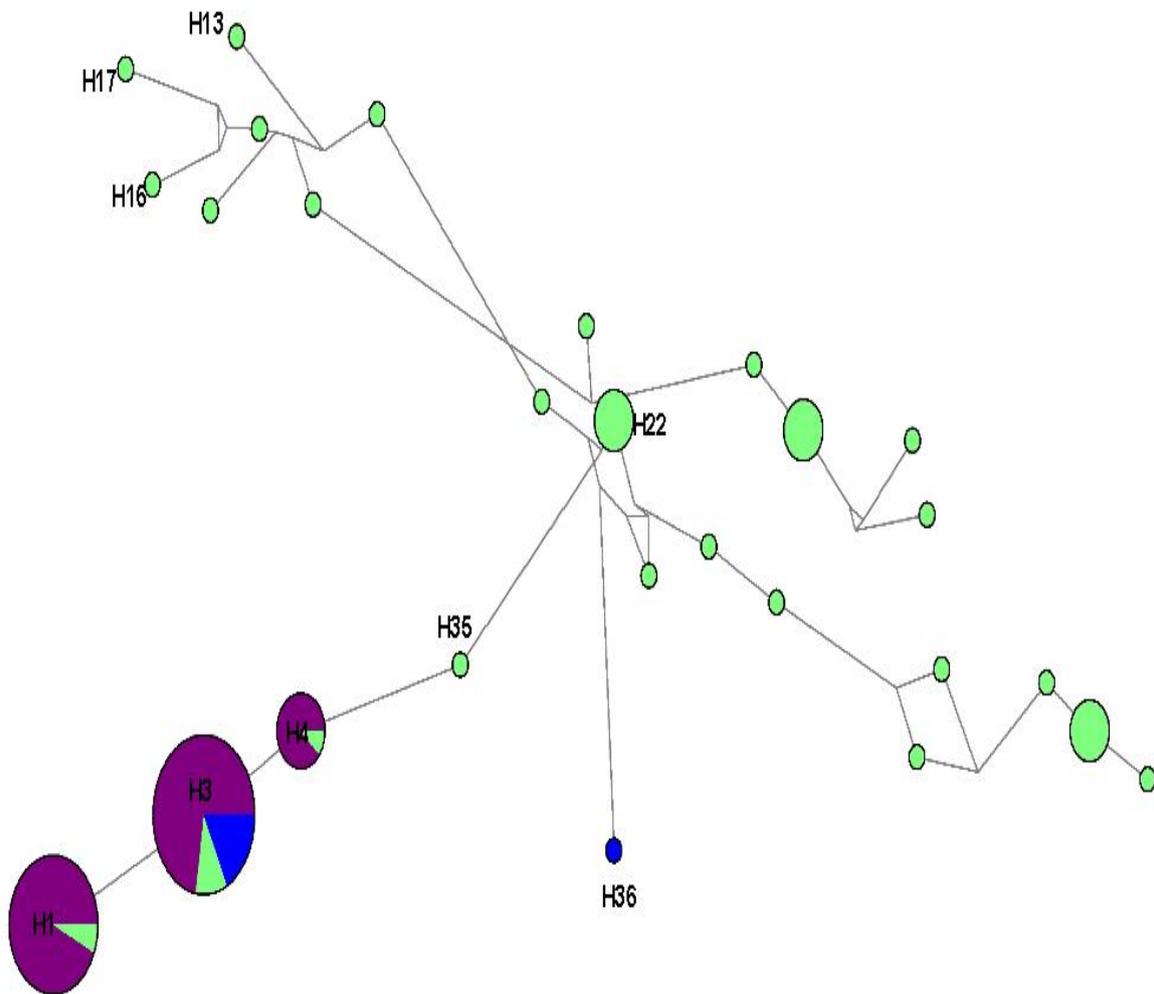


Fig. 6.12. Red de haplotipos de *Odontesthes bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos, para ambientes dulceacuicola (verde), mixohalino (violeta) y marino (azul) de la región Parano-Platense, basado en el análisis de citocromo b.

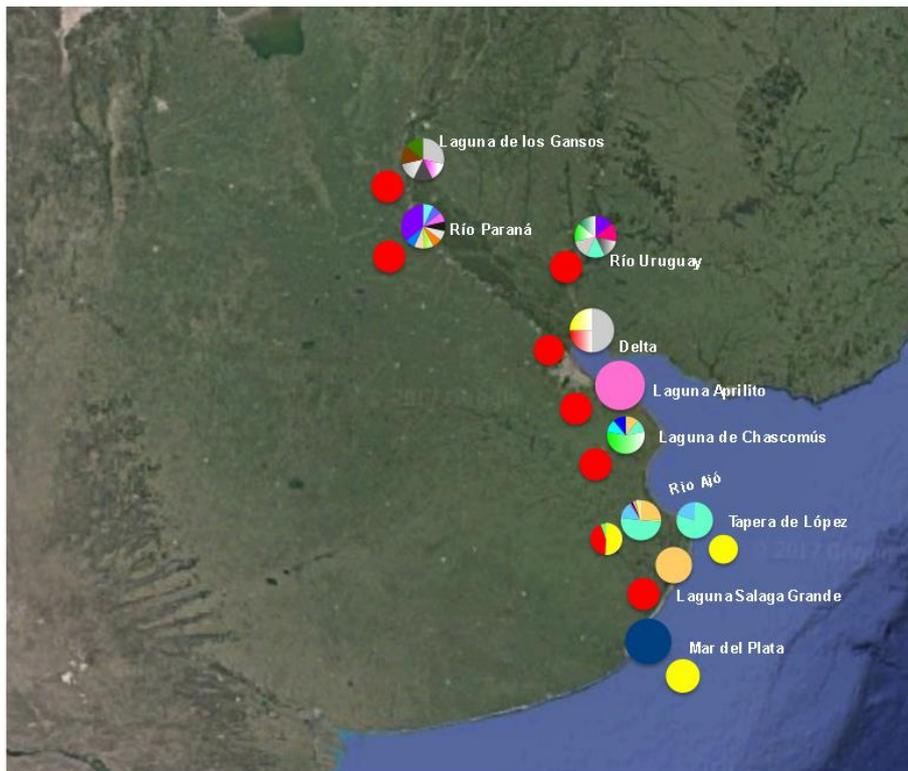


Fig. 6.13. Diversidad de haplotipos y proporción de especies halladas en los distintos sitios de muestreo establecidos para la región Parano-Platense. Círculos pequeños (especies): *O. bonariensis* (rojo), *O. argentinensis* (amarillo), morfotipos intermedios (verde). Círculos grandes (haplotipos):



La distribución de las diferencias pareadas (*mismatch distribution*) también se obtuvo para los tres grupos definidos y para la población total (Fig. 6.14). En esas distribuciones se observa en general un patrón multimodal, tanto para la población como para los grupos, excepto el grupo mixohalino, que es el único con una distribución unimodal que se ajusta a la distribución esperada. En la Tabla 6.15 se muestran los valores obtenidos para las pruebas estadísticas basadas en la distribución de las diferencias pareadas (Suma de las Desviaciones Estándar –SDE- e índice rg). Los grupos dulceacuícola y mixohalino presentaron valores significativos, para el índice rg , en cambio el grupo marino y la población total mostraron valores muy superiores a 0,05, aceptándose la hipótesis de expansión poblacional.

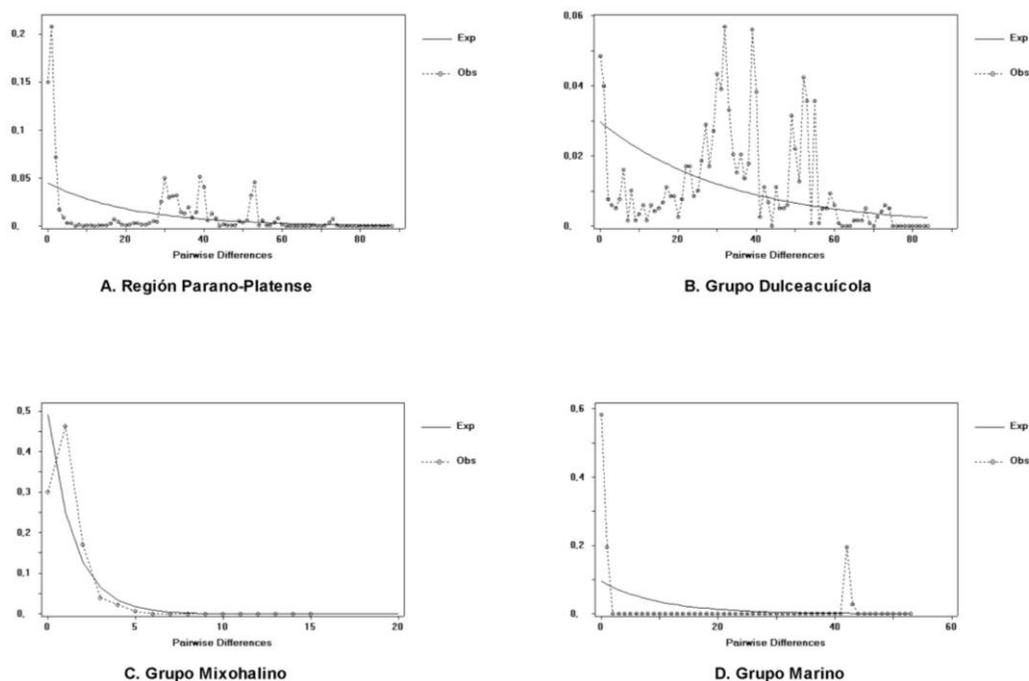


Fig. 6.14. Representación gráfica de la distribución de las diferencias pareadas (*Mismatch Distribution*). A) Región Parano-Platense; B) Grupo Dulceacuícola; C) Grupo Mixohalino; D) Grupo Marino.

Tabla 6.15. Validación estadística de la distribución de diferencias pareadas (*mismatch distribution*) para cada uno de los grupos y la población Parano-Platense total, en base a un modelo de expansión poblacional. En la tabla se muestra la Suma de las Desviaciones Estándar (*SDE*) y su probabilidad asociada (p (*SDE*)), el valor del índice *rg* y su probabilidad asociada (p (*rg*)). *Valor significativo ($p < 0.05$)

	SDE	p (SDE)	rg	p (rg)
Región Parano-Platense	0,04623	0,45000	0,0330	0,98900
Grupo Dulceacuícola	0,01016	0,21000	0,01206	0,01000*
Grupo Mixohalino	0,01271	0,06000	0,13041	0,03000*
Grupo Marino	0,05088	0,23000	0,25540	0,61000

Se realizó además, un Análisis Molecular de la Varianza (AMOVA) con el fin de estudiar la variación dentro y entre los grupos definidos (Tabla 6.16).

El mayor porcentaje de variación (87%) se observó dentro de cada grupo definido, mientras que sólo el 12% de la variabilidad fue atribuida a la diferencia entre los distintos ambientes.

Tabla 6.16. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para los grupos Dulceacuícola, Mixohalino y Marino utilizando los datos obtenidos de citocromo b

	d.f.	Suma de los cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación
Entre los grupos	2	4,609	0,0575	12,79
Dentro de los grupos	115	45,137	0,3924	87,21
Total	117	49,746	0,4499	100

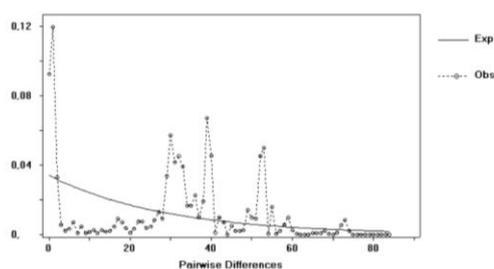
B) 2) La red de haplotipos obtenida mostró un patrón similar al análisis anterior (Fig. 6.5). La mayoría de las muestras que pertenecen al grupo bonariensis, provenientes de los ambientes continentales estudiados forman un grupo separado de los "bonariensis" del Río Ajó, que se hallan más relacionados con "argentinisensis" y con "morfotipos intermedios" de esa localidad. Los haplotipos H1 y H3 son compartidos por todos los grupos, mientras que los restantes son exclusivos de cada grupo. Los parámetros de diversidad genética se observan en la Tabla 6.17.

Con el total de las muestras (118) se construyeron árboles de MS, ML y MP. Los tres gráficos mostraron topologías similares, sin asociación de ambiente, ni de especie, y sin agrupamientos definidos, resultados que concuerdan con los obtenidos en el primer análisis y con otros estudios (Sommer, 2010; García *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2016).

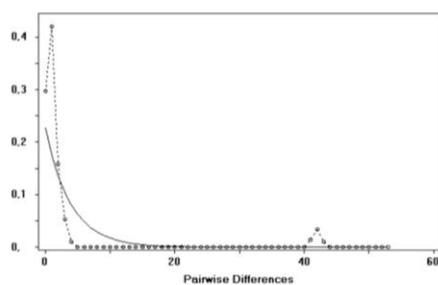
Se calculó la distribución de las diferencias pareadas (*mismatch distribution*) para cada grupo (Fig. 6.15). El único grupo que muestra una distribución unimodal es el denominado morfotipos, que representaría un proceso de expansión poblacional. Para el resto de las distribuciones, se observa en general un patrón multimodal. En la Tabla 6.18 se muestran los valores obtenidos para las pruebas estadísticas basadas en la distribución de las diferencias pareadas (Suma de las Desviaciones Estándar – SDE- e índice rg). Los grupos bonariensis y morfotipos presentaron valores significativos, para el índice rg.

Tabla 6.17. Parámetros de diversidad genética y distribución de haplotipos de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y morfotipos interespecíficos en la región Parano-Platense. Citosina (C); Timina (T); Adenina (A); Guanina (G); Diversidad nucleotídica (π).

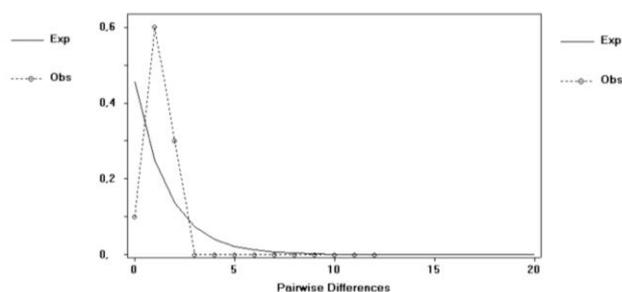
	Bonariensis	Argentinensis	Morfotipos
Número de secuencias	53	40	26
Haplotipos	H1-H3, H6, H12-H35	H1, H3-H5, H7-H11, H36	H1, H3, H4
Sitios polimórficos	97	46	2
Transiciones (n)	70	23	2
Transversiones (n)	48	24	0
C	30,06%	26,69%	26,61%
T	28,04%	30,44%	30,38%
A	25,73%	26,77%	26,88%
G	15,18%	16,09%	16,13%
Diversidad genética	0,948 \pm 0,014	0,707 \pm 0,063	0,630 \pm 0,054
π	0,173 \pm 0,085	0,017 \pm 0,009	0,003 \pm 0,003



A. Grupo *bonariensis*



B. Grupo *argentinensis*



B. Grupo morfotipos

Fig. 6.15. Representación gráfica de la distribución de las diferencias pareadas (*Mismatch Distribution*). A) Grupo *bonariensis*; B) Grupo *argentinensis*; C) Grupo morfotipos.

Tabla 6.18. Validación estadística de la distribución de diferencias pareadas (*mismatch distribution*) para cada uno de los grupos y la población Parano-Platense total, en base a un modelo de expansión poblacional. Suma de las Desviaciones Estándar (*SDE*), probabilidad asociada (*p (SDE)*), el valor del índice *rg* y su probabilidad asociada (*p (rg)*). *Valor significativo ($p < 0.05$)

	SDE	p (SDE)	rg	p (rg)
Grupo <i>bonariensis</i>	0,01199	0,10300	0,01273	0,00800*
Grupo <i>argentinensis</i>	0,00599	0,32700	0,08142	0,29700
Grupo <i>morfortipos</i>	0,02763	0,05300	0,20247	0,03400*

En la tabla 6.19 se encuentran los valores obtenidos dentro y entre los grupos para el Análisis Molecular de la Varianza (AMOVA). El mayor porcentaje de variación (más del 90%) se observó dentro de cada grupo definido, mientras que sólo el 8,57% de la variabilidad se debió a la diferencia hallada entre los distintos grupos definidos.

Tabla 6.19. Análisis de varianza molecular (AMOVA) para los grupos Bonariensis, Argentinensis y Morfotipos, utilizando los datos obtenidos de citocromo b

	d.f.	Suma de los cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de la variación
Entre los grupos	2	3,655	0,0374	8,57
Dentro de los grupos	116	46,345	0,3995	91,43
Total	118	50	0,4369	100

A partir del estudio de la variabilidad del gen citocromo b en ejemplares de *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, tanto en una población particular, como lo es la del Río Ajó, como en la cuenca Parano-Platense, no fue posible separar ambas especies con este marcador mitocondrial, tal cual ocurre con el análisis morfológico. Tampoco fue posible asignar a alguna de las dos entidades los morfotipos intermedios analizado.

C) Para obtener información a nivel más general y con el fin de testear la utilidad del marcador citocromo b, se decidió realizar análisis preliminar con secuencias del gen

Citocromo Oxidasa 1 (COI) obtenidas a partir de las bases de datos públicas del Genbank y del BOLD. Se utilizaron secuencias de *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri* y *O. incisa*. (Tabla 2, Introducción). Se analizaron 592 pb, hallándose 42 sitios polimórficos, 19 de los cuales presentaron una sola mutación (Singleton) y 23 resultaron parsimoniosamente informativos. De las 40 secuencias analizadas, se determinaron 14 haplotipos. La diversidad haplotípica, aunque más baja que en los análisis de citocromo b, conservó valores esperados para el grupo ($Hd= 0,804 \pm 0,0034$). La diversidad nucleotídica se halló dentro de los valores encontrados en el análisis anterior ($\pi= 0,010$).

Se construyeron árboles de MS, ML y MP). Los tres gráficos mostraron topologías similares. Se observan dos grandes agrupamientos: por un lado, *O. incisa* se separa del resto del grupo; por otro, *O. argentinensis* y *O. bonariensis* se relacionan con buen soporte (mayor al 70%), con el subgrupo que forma *O. hatcheri*, *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*. Este análisis permite establecer en forma comparativa la utilidad del marcador citocromo b, ya que los resultados son coincidentes, tanto para este trabajo como en análisis anteriormente mencionados.

Discusión

En este capítulo, se ha estudiado a *O. bonariensis* y *O. argentinensis* tanto en un área donde solapan su distribución y donde la determinación taxonómica de cada entidad es complicada como en ambientes donde no existen estos problemas taxonómicos. A partir de muestreos en ambientes lóticos y lénticos de la cuenca del Plata, especialmente en el Río de la Plata, se obtuvo material de estudio que incluyó por un lado, ejemplares bien definidos de ambas entidades y por otro, formas con caracteres intermedios que no habían podido ser asignados a ninguna de las dos especies. La presencia de ejemplares intermedios entre ambas especies ha sido parte de una problemática histórica, que no se ha resuelto desde la descripción de estas especies hasta el presente.

Lahille (1929) comenta en su libro "El Pejerrey", en la descripción original de *O. bonariensis* basada en un ejemplar, y en algunos aportes posteriores, que los caracteres propios de la especie debieran referirse únicamente a los ejemplares descriptos en mano, ya que la plasticidad de esta especie era extraordinaria.

El análisis morfométrico de ambas especies evidenció una clara superposición de rangos. Pero a diferencia de lo que ocurre con otras entidades, los caracteres merísticos tampoco pudieron definir claramente ambas especies cuando se hallan en ambientes mixohalinos, encontrándose que sólo el número de escamas alrededor del pedúnculo, marca una diferencia entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis*. El estudio de las variables morfométricas y merísticas en ambas especies y en los morfotipos, incluyendo ejemplares de ambientes mixohalinos donde el solapamiento de los rangos es casi total, ha facilitado la definición de los grupos en el análisis molecular. A partir de esto fue posible establecer claramente los ejemplares de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y aquellas formas intermedias donde no fue posible tomar una decisión taxonómica.

En relación a los análisis multivariados, se observó que ambas especies pueden ser perfectamente distinguibles a partir de caracteres merísticos cuando se hallan en ambientes con características distintas, es decir, en lagunas de la región a *O. bonariensis* y en el medio marino a *O. argentinensis*. En ambientes mixohalinos como lo es el Río Ajó, aparecen morfotipos interespecíficos donde no es posible asignarlos a alguna de las entidades estudiadas, debido a que existe una superposición de rangos y una combinación de caracteres diagnósticos que dificulta la identificación de los ejemplares. En este tipo de ambientes, las hileras de escamas alrededor del pedúnculo caudal son la única variable que permite una mejor diferenciación entre las especies.

Por otra parte, es sabido que el estudio de las relaciones alométricas son otra fuente de caracteres que pueden colaborar en la diferenciación de especies. En este caso, ambas entidades mostraron un patrón similar de alometrías en relación a las variables vs. la longitud del cuerpo mientras que, se hallaron diferencias en relación a los caracteres de la cabeza, donde se observó una marcada alometría negativa del hocico sólo en *O. argentinensis*.

La variación morfológica encontrada en ambas especies especialmente en el sector sur de la Bahía Samborombón coincidió con la gran riqueza haplotípica determinada a partir del análisis del gen citocromo b y en menor proporción para COI. Resultados similares han sido hallados para otros genes mitocondriales en poblaciones estuarinas y marinas de *O. argentinensis* (Beheregaray y Sunnucks, 2001), en poblaciones costeras del complejo *O. perugiae* (Beheregaray *et al.*, 2002), en ejemplares de estas especies de la laguna de Mar Chiquita (González Castro *et al.*, 2016) y en otros ambientes continentales y costeros de Uruguay (García *et al.*, 2014).

Varios haplotipos fueron compartidos entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, como resultado de los distintos análisis realizados a partir de las secuencias de citocromo b en el Río Ajó. En estudios anteriores, no se habían hallado haplotipos compartidos entre estas especies, debido a que no se han incluido en los análisis localidades donde el solapamiento entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* es total, como ocurre en la Bahía Samborombón. Este trabajo representa el primer antecedente con material que incluye gran parte de la variabilidad de formas entre las dos especies, que se da en un ambiente mixohalino. Los gradientes de salinidad son determinantes críticos del hábitat para los organismos de agua dulce, especialmente para el género *Odontesthes* que ha tenido repetidas transiciones desde hábitats marinos al agua dulce, superando una fuerte barrera ecológica (Hughes *et al.*, 2017). Es de destacar que no se han hallado haplotipos compartidos entre ejemplares de *O. bonariensis* provenientes de ambiente estrictamente continentales (como el Río Paraná y el Río Uruguay) y de *O. argentinensis*, netamente marinos (Mar del Plata), en concordancia con los trabajos de Heras y Roldán (2011) y González Castro *et al.* (2016). Heras y Roldán (2011) han planteado la existencia de un linaje genético común para estas especies basado en distintos genes mitocondriales y otros trabajos afirman que existe muy poca divergencia genética a nivel mitocondrial entre estas entidades (García *et al.*, 2014; Díaz *et al.*, 2016; González-Castro *et al.*, 2016).

Por otra parte, no se ha podido atribuir los morfotipos a ninguna de las dos especies, ya que estos comparten haplotipos con ambas. Respecto a la diversidad nucleotídica y haplotípica, en este trabajo se corrobora la alta diversidad de haplotipos mitocondriales que caracteriza al grupo (Beheregaray & Sunnucks, 2001; Beheregaray *et al.*, 2002; García *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2016).

El análisis de distribución de las diferencias pareadas (*mismatch distribution*) mostró en general un patrón multimodal para la región Parano-Platense y para la mayoría de los grupos definidos, concordante con la presencia de una población estable en el área de estudio. Pero para el Río Ajó, ambiente mixohalino característico, se observó una curva multimodal al analizarse toda la secuencia de citocromo b, aunque con valores de índices muy bajos y no significativos. Además, los test D y Fs de Fu resultaron negativos y no significativos, por lo que no podría descartarse la hipótesis de expansión poblacional.

En resumen, el análisis molecular de marcadores mitocondriales analizados en este capítulo confirman los resultados obtenidos en otros trabajos para *O. bonariensis* y *O. argentinensis* donde se observan pocas diferencias a nivel mitocondrial y

morfométrico. Varios estudios han determinado que *O. bonariensis* y *O. argentinensis* compartirían un linaje genético común (Beheregaray y Levy, 2000; Tejedor, 2001; Heras y Roldan, 2011; García *et al.*, 2016).

Es de destacar que en este trabajo se analiza por primera vez, material de *O. bonariensis* de ambientes que probablemente se correspondan con la distribución natural de la especie, es decir, con cuerpos de agua someros de la región pampeana, el Río de la Plata, el Río Paraná y la cuenca del Río Salado (López y García, 2001). El estudio de las especies en sus rangos geográficos nativos es clave para entender cómo la actividad humana ha influido en la fragmentación espacial o en la homogeneización de las especies (Valencia *et al.*, 2017). La siembra de alevinos con fines deportivos y recreacionales, para repoblar arroyos y lagos empobrecidos (Barros *et al.*, 2004) ha producido una reducción de la diversidad genética por la posible homogenización poblacional (García *et al.*, 2014; McBride *et al.*, 2015) y la probable existencia de otros efectos desconocidos (Valencia *et al.*, 2017). Por ello, la identificación de poblaciones que incluyan parte de la diversidad genética, como ocurre en ambientes de la Bahía Samborombón, es de importancia a la hora de establecer unidades de conservación y además proveen un contexto evolutivo a partir del cual se podrán desarrollar estrategias y definir prioridades de conservación (King y Burke 1999, Pertoldi *et al.* 2007).

Si bien existe poca diferenciación genética entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* (Campanella *et al.*, 2015; Díaz *et al.*, 2016; García *et al.*, 2014; González-Castro *et al.*, 2016), los factores ambientales jugarían un rol determinante en el proceso de diferenciación de estas especies. Hughes *et al.* (2017) sugieren la existencia de diferentes patrones de adaptación a distintas condiciones ambientales entre ambas especies, que reflejarían una rápida especiación, mientras seguirían sin acumular diferencias a nivel mitocondrial.

Nueva propuesta de identificación para las especies del género *Odontesthes* de la región Parano-Platense

En base a los análisis morfo-merísticos, estadísticos, multivariados y alométricos de las especies tratadas en este trabajo, se propone una clave de identificación que incluye las especies Parano-Platenses del género *Odontesthes*, registrando el mayor rango de tallas analizado y que ha permitido señalar diferencias ontogenéticas. Es interesante aclarar que las claves publicadas con anterioridad no estaban comprendidas todas las especies (Ringuelet *et al.*, 1967a; Bemvenuti, 2002) o estaban basadas fundamentalmente en caracteres osteológicos (Dyer 1997, 2000, 2006; Tombari, 2008) y además, no incluían a ejemplares menores a 100 mm LS.

Clave de especies del género *Odontesthes* para la Región Parano-Platense

- 1a. Número de escamas de la línea transversal entre 8-9. Inserción de la D1 posterior a la vertical que pasa sobre el ano.....2
- 1b. Número de escamas de la línea transversal entre 11-13. Inserción de la D1 anterior o sobre la vertical que pasa sobre el ano.....3
- 2a. De 19 a 34 branquiespinas en el primer arco branquial.***O. perugiae***
- 2b. De 38 a 65 branquiespinas en el primer arco branquial.....***O. retropinnis***
- 3a. Inserción de la D1 anterior al ano. Menos de 20 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial.....***O. humensis***
- 3b. Inserción de la D1 sobre el nivel del ano.....4
- 4a. De 14 a 17 escamas alrededor del pedúnculo caudal. De 19-29 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial.....***O. argentinensis***
- 4b. De 20 a 22 escamas alrededor del pedúnculo caudal. De 24-37 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial.....***O. bonariensis***

Conclusiones

1) En este trabajo se caracterizaron y redescubrieron las especies de del género *Odontesthes* presentes en la Provincia Parano-Platense: *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. humensis*, *O. perugiae* y *O. retropinnis*.

A partir de la revisión de numeroso material, tanto de colecciones científicas como de muestreos realizados, se corroboró la presencia de las cinco especies en ambientes continentales de la región. Se analizó todo el rango de distribución (Fig. 1) y todo el material disponible, lo que permitió una caracterización no sólo de cada una de las entidades sino también de las variaciones inter e intraespecíficas que se dan a lo largo de la región Parano-Platense.

2) Se realizó el análisis morfométrico y merístico de cada especie; se establecieron proporciones y nuevos rangos estadísticos.

El análisis de más de 4.000 ejemplares del género *Odontesthes* permitió realizar un exhaustivo estudio morfo-merístico de cada una de las especies, estableciéndose nuevos rangos de variables, principalmente merísticas, que son las que permiten una identificación rápida y clara en el campo. Si bien, algunas de las variables morfométricas son muy importantes en las diagnosis de las especies, como la proporción hocico/cabeza en *O. perugiae* (Fig. 4.3) y la distancia PreD1/LS en *O. retropinnis* (Fig., 5.3), los conteos de radios y escamas resultaron ser definitorios a la hora de identificar las muestras. Por otra parte, el estudio de ejemplares que representan todo el rango de distribución de las especies, ha permitido no sólo la incorporación de más material en los análisis sino también establecer diferencias poblacionales entre las especies que frecuentan ambientes con distintas características, como ocurre en *O. humensis* (Fig. 3.5 y 3.7), *O. perugiae* (Fig. 4.9) y *O. retropinnis* (Fig. 5.6). Estas variaciones, que se traducen en distintos rangos de caracteres, han sido incluidas en las diagnosis de cada una de las especies.

3) Se analizaron por primera vez variables morfo-merísticos en tallas inferiores a 100 mm LS para cada una de las especies y se identificaron aquellos caracteres que varían durante el desarrollo ontogenético.

Dentro del numeroso material analizado, se ha puesto énfasis en el estudio de tallas inferiores a los 100 mm LS debido a que parte de las muestras eran ejemplares juveniles, que no estaban considerados en las claves dicotómicas disponibles hasta este trabajo (Bemvenuti, 2002; Malabarba y Dyer; 2002; Dyer, 2006), donde se indicaba que los caracteres sólo eran diagnósticos para tallas mayores a 100 mm LS. En este sentido, se han podido identificar, a través del análisis morfo-merístico, variaciones ontogenéticas en el número de branquiespinas del primer arco de *O. bonariensis* (Fig. 2.4), *O. perugiae* (Fig. 4.5) y *O. retropinnis* (Fig. 5.4). Este carácter tradicionalmente integra las claves que permiten identificar estas especies casi como un carácter exclusivo y determinante, pero no contemplan los cambios a lo largo del crecimiento. Como puede observarse en la Figura 7, *O. bonariensis* solapa el rango del número total de branquiespinas del primer arco con *O. perugiae*, *O. retropinnis* y *O. argentinensis*; ocurre lo mismo entre *O. humensis* y *O. perugiae*.

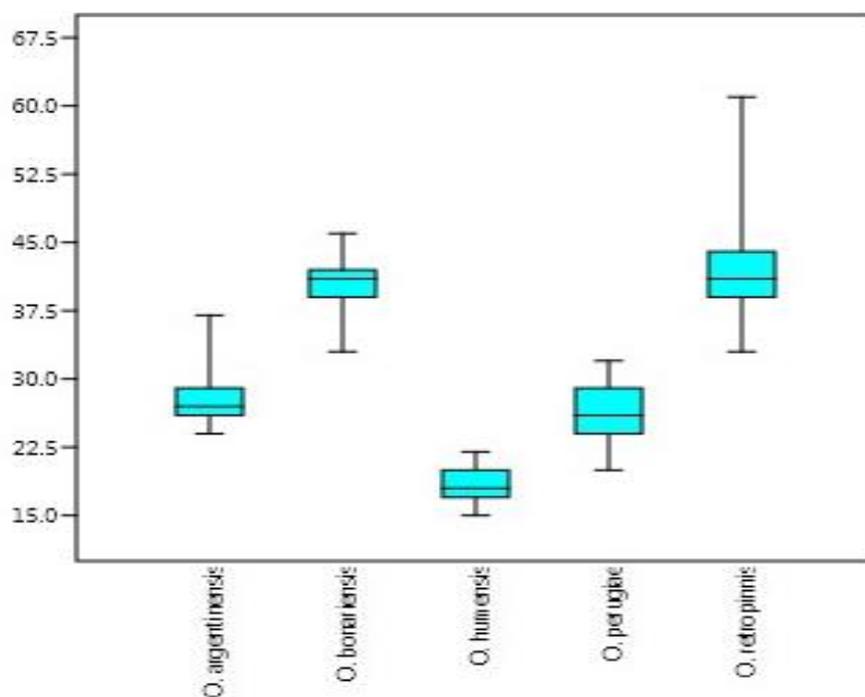


Fig. 7. Boxplot que presenta el número total de branquiespinas del primer arco branquial, en todo el rango de tallas analizadas para cada una de las especies del género *Odontesthes* de la región Parano-Platense.

Por otra parte, el estudio de las alometrías en cada una de las especies ha permitido identificar el desarrollo de los caracteres a lo largo de la ontogenia y en relación a la

LS y la longitud cabeza. Esto ha permitido identificar los caracteres más relevantes y que son diagnósticos para las especies (Tabla. 7).

Tabla 7. Resumen de alometrías analizadas. Se destacan en rojo las alometrías exclusivas de cada especie.

Caracteres	<i>O. argentinensis</i>	<i>O. bonariensis</i>	<i>O. humensis</i>	<i>O. perugiae</i>	<i>O. retropinnis</i>
en LS					
T	-	+	=	+	-
aT	-	+	+	-	+
T-pmx	-	+	+	=	+
EO	-	+	+	+	+
y	-	-	-	-	-
iy	+	+	+	+	+
py	-	+	+	+	+
ay	+	+	+	+	+
aD ₁	+	+	+	+	=
aD ₂	+	+	+	+	=
aA	+	+	+	+	=
aP	+	+	+	-	-
aV	+	+	+	+	++
bD ₁	+	+	+	+	+
bD ₂	+	+	+	+	+
bA	+	+	+	+	+
aP-aA	+	+	+	+	+
aP-aV	+	+	+	+	+
iDD	+	+	+	+	+
hQ	+	+	+	+	+
EQ	+	+	+	+	+
en LC					
aT	+	+	+	-	+
ay	+	+	+	+	+
ay-pmx	+	+	+	+	+
y	-	-	-	-	-
iy	+	+	+	-	+
py	+	+	+	-	+

4) Se identificaron los caracteres morfológicos y merísticos de mayor significación en la determinación de cada especie.

A continuación se resumen aquellos caracteres que permiten la identificación de las especies del género *Odontesthes* de la región Parano-Platense, teniendo en cuenta todo el rango de tallas estudiado y las variaciones a lo largo de la ontogenia (Tabla 8).

Tabla 8. Resumen de los caracteres morfométricos y merísticos de mayor significación en la identificación de las especies Parano-Platenses del género *Odontesthes*.

Caracteres	<i>O. argentinensis</i>	<i>O. bonariensis</i>	<i>O. humensis</i>	<i>O. perugiae</i>	<i>O. retropinnis</i>
Escamas de la línea transversal	11-13	11-13	11-13	8-9	8-9
Escamas alrededor del pedúnculo caudal	14-17	20-22	18-22	14-19	13-17
Inserción aleta Dorsal 1	Sobre el ano	Sobre el ano	Anterior al ano	Posterior al ano	Muy posterior al ano
Longitud del hocico	≤ a 1/3 de la cabeza	≤ a 1/3 de la cabeza	≤ a 1/3 de la cabeza	≥ a 1/3 de la cabeza	≤ a 1/3 de la cabeza
Diámetro del ojo	Igual o subigual a la longitud del hocico	Igual o subigual a la longitud del hocico	Igual o subigual a la longitud del hocico	Menor a la longitud del hocico	Subigual a la longitud del hocico
Número de rastrillos branquiales superiores del primer arco	5-9	6-12	3-6	4-7	6-13
Número de rastrillos branquiales inferiores del primer arco	19-29	24-37	12-17	15-27	32-52
Número total de rastrillos branquiales del primer arco	24-38	30-49	15-23	19-34	38-65

5) Se confeccionó por primera vez una clave que permite una clara identificación de las especies de distribución Parano-Platense.

Ver la propuesta de identificación para las especies del género *Odontesthes* de la región Parano-Platense.

6) Se estableció el rango de distribución total de cada entidad y se determinó su situación actual.

A partir del análisis de material proveniente de distintas colecciones biológicas de Sudamérica, se pudo comparar la distribución que tenían de las especies aquí tratadas en el siglo anterior. Es así que para *O. humensis* y *O. perugiae*, se han encontrado varios lotes provenientes de la zona interna del Río de la Plata, más precisamente Punta Lara. En consecuencia se puede inferir que *O. bonariensis*, *O. humensis* y *O. perugiae* era especies que solían hallarse en el Río de la Plata y se han colectado en

simpatria. Hace más de cuatro décadas que no existen registros de las dos últimas mencionadas en esa zona, salvo una rara ocasión, lo que indica que se han restringido hacia latitudes menores. *Odontesthes perugiae* es una especie frecuente en la Mesopotamia argentina, llegando a ocupar ambientes lénticos en la Isla Apipé, en Corrientes. Ha sido definida por Cuello *et al.* (2010) como una especie endémica de la región Parano-Platense. Por otra parte, existe un registro reciente de *O. humensis* en la zona del delta del río Paraná (Bogan *et al.*, 2015), pero se trata de ejemplares pequeños, menores a 100 mm LS, que requerirían una nueva determinación con la clave presentada y además sería necesario intensificar los muestreos en la zona.

Odontesthes retropinnis nunca ha sido mencionada como integrante de la fauna del Río de la Plata. Si bien esto puede deberse a la falta de conocimiento de la especie (que es rara en la zona), es de destacar que siempre se la ha encontrado en ambientes lénticos en relación con el río. No se descarta que en futuras campañas y a partir de los resultados de esta tesis, donde se han aclarado varios de los aspectos morfométricos y merísticos que eran confusos en la identificación de estas especies, pueda ser hallada.

7) Se determinó que la Bahía Samborombón es el área de mayor solapamiento de *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, y morfotipos intermedios.

En el Río de la Plata y en ambientes relacionados directa o indirectamente con este, se han hallado las cinco especies del género *Odontesthes* definidas para la Provincia Parano-Platense. *Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis* son especies con una marcada plasticidad fenotípica y superponen su distribución en la zona sur de la Bahía Samborombón. Por ello se ha definido este ambiente como el área de mayor solapamiento entre las especies y los morfotipos interespecíficos.

8) *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis* pueden ser fácilmente identificadas cuando se hallan en ambientes con características muy distintas, observándose que los rangos merísticos se hacen más estrechos acercándose a los valores medios correspondientes a cada especie y permitiendo una mejor determinación taxonómica.

Esto fue testeado con los análisis multivariados, donde se observó claramente la formación de dos grupos, que se corresponden a cada especie, al analizar las

variables merísticas consideradas (Figs. 6.5 y 6.6). Además, la diferencia entre los dos grupos formados fue corroborada con el test ANOSIM

9) A partir del análisis morfométrico y merístico de ejemplares de *O. argentinensis* y *O. bonariensis* en el sector sur de la Bahía Samborombón, se estableció que el único carácter que permite diferenciar estas especies cuando solapan su distribución, como ocurre en ambientes mixohalinos, es el número de escamas alrededor del pedúnculo caudal.

Al analizar estas especies en ambientes mixohalinos, se observó la presencia de ejemplares con características intermedias, que no podían ser atribuidos a ninguna de las especies. El estudio exhaustivo, morfométrico y merístico, de más de 3.000 ejemplares de *O. argentinensis* y *O. bonariensis* y su comparación con los morfotipos hallados ha permitido inferir que, sólo una de las variables merísticas, las hileras de escamas alrededor del pedúnculo caudal, es apta para tomar una decisión taxonómica (Fig. 6.7 y Tabla 6.10).

10) El análisis molecular realizado en ejemplares de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* de la Bahía Samborombón confirman los resultados obtenidos en otros trabajos, infiriendo que estas especies compartirían un linaje genético común.

La variación morfológica encontrada en ambas especies especialmente en el sector sur de la Bahía Samborombón coincidió con la alta riqueza haplotípica determinada a partir del análisis molecular (Figs. 6.9 y 6.12). Los resultados obtenidos en esta tesis concuerdan con otros trabajos (García *et al.*, 2014; González Castro *et al.*, 2016), donde se observan pocas diferencias a nivel mitocondrial y morfométrico. Es de destacar que en este trabajo, se estableció que sólo las variables merísticas permiten la identificación de los ejemplares.

11) Se determinaron por primera vez, tres haplotipos compartidos entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, a partir del análisis del gen citocromo b.

Tres haplotipos fueron compartidos entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* como resultado de los análisis moleculares realizados (Tabla 6.6). Esto no había sido

analizado hasta el momento, ya que no se han incluido en los análisis localidades donde el solapamiento entre *estas especies* es total, como ocurre en la Bahía Samborombón.

BIBLIOGRAFÍA

- Abel, M.C., M. Ravaglia, M.C. Maggese y J.C. Vilardi. 1999. Genetic variability in five natural populations of *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae). Actas del 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Noruega, 1: 35.
- Abell, R., M.L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. Contreras Balderas, W. Bussing, M.L.J. Stiassny, P. Skelton, G.R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J.V. Higgins, T.J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H.L. López, R.E. Reis, J.G. Lundberg, M.H. Sabaj Pérez y P. Petry. 2008. Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience* 58 (5): 403-414.
- Aca, V.L., P.V. Gonzalez y P. Carriquiriborde. 2018. Lethal and sublethal responses in the fish, *Odontesthes bonariensis*, exposed to chlorpyrifos alone or under mixtures with endosulfán and lambda-cyhalothrin. *Ecotoxicology*: 1-12.
- Agüeria, D., F. Grosman, A. Tabera, P. Sanzano y R. Porta. 2004. Valoración de la calidad de carne de Pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Revista AquaTIC* 20: 9-19.
- Aigo, J; V Cussac; S Peris; S Ortubay; S Gómez; H López; M Gross; J Barriga; y M battini, 2008. Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Rev. Fish. Biol. Fisher.* 14: 387-408.
- Alaimo, S. y L.R. Freyre. 1969. Resultados sobre la estimación de numerosidad de peces en la laguna de Chascomús (Provincia de Buenos Aires). *Physis*, 29(78): 197-212.
- Almirón, A. 1989. Estudios ictiológicos en ambientes leníticos de los alrededores de La Plata. Tesis Doctoral n° 552, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).
- Almirón, A.; J. Casciotta, L. Ciotek y P. Giorgis. 2015. Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta (2da ed.) Administración de Parques Nacionales, Ciudad Autónoma de Buenos Aires: 300pp.

- Almirón, A., M.L. García, R.C. Menni, L.C. Protogino y L.C. Solari. 2000. Fish Ecology of a seasonal lowland stream in temperate South America. *Mar. Freshwater Res.* 51: 265-274.
- Alvear, P.A., M. Rechencq, P.J. Macchi, M.F. Alonso, G.E. Lippolt, M.A. Denegri, G. Navone, E.E. Zattara, M.I. García Asorey y P.H. Vigliano. 2007. Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecol. Austral* 17: 231-246.
- Amorim, D.S., C.M.D Santos, F.T Krell, A. Dubois, S.S. Nihei, O.M. Oliveira, A.Pont, H. Song, V.K. Verdade, D.A. Fachin, B. Klassa, C.J.E. Lamas, S.S. Oliveira, C.J.B. De Carvalho, C.A. Mello-Patiu, E. Hajdu, M.S. Couri, V.C. Silva, R.S. Capellari, R.L. Falaschi, R.M. Feitosa, L. Prendini, J.P.J. Pombal, F. Fernández, R.M. Rocha, J.E. Lattke, U. Caramaschi, M. Duarte, A.C. Marques, R.E. Reis, O. Kurina, D.M. Takiya, M. Tavares, D.S. Fernandes, F.L. Franco, F. Cuezco, D. Paulson, B. Guénard, B.C. Schlick-Steiner, W. Arthofer, F.M. Steiner, B.L. Fisher, R.A. Johnson, T.D. Delsinne, D.A. Donoso, P.R. Mulieri, L.D. Patitucci, J.M. Carpenter, L. Herman y D. Grimaldi. 2016. Timeless standards for species delimitation. *Zootaxa*, 4137 (1): 121–128.
- Amos, W. y Balmford, A. 2001. When does conservation genetics matter? *Heredity* 87(3): 257–265.
- Anon. 1999. Fish collection database of the Natural History Museum, London (formerly British Museum of Natural History (BMNH)). Natural History Museum, London (formerly British Museum of Natural History (BMNH)).
- Anon. 2000. The ictiologica collection of the Zoológica Museum Hamburg (ZMH). Division of Ichthyology and Herpetology, Zoological Museum Hamburg (ZMH).
- Anon. 2001. Fish collection database of the National Museum of Natural History (Smithsonian Institution). Smithsonian Institution - Division of Fishes.
- Anon. 2002. Fish collection database of the American Museum of Natural History. American Museum of Natural History, Central Park West, NY 10024-5192, USA.
- Anon. 2003. Fish collection of the Royal Ontario Museum. Royal Ontario Museum.

- Arai, R. y A. Koike. 1980. A karyotype study on two species of freshwater fishes transplanted into Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus. Ser. A (Zool)* 6(4)22: 275-278.
- Aramburu, R.H. 1968. Nuevos aportes a la piscicultura. *Bol. Inf. Dir. Rec. Pesq.* 8: 12-18.
- Aramburu, R.H. 1969. Peces de agua dulce de la provincia de Buenos Aires (1era parte). *Bol. Dción. Rec. Pesqueros Pcia. Bs. As.* 10: 31-47 (mimeografiado).
- Aramburu, R.H. 1971. Comentario de un fenómeno biológico natural producido en la laguna de Chascomús y su trascendencia. *Bol. Dir. Recursos Pesqueros Pcia. Bs. As.* 13: 34-39. (Mimeografiado)
- Aramburu, R.H. y R.C. Menni. 1967. Composición a nivel específico e intraespecífico de la fauna íctica de lagunas "piloto" de la pampasia bonaerense. En: Trabajos Técnicos, 2da. etapa (1966). *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*, La Plata. (Mimeografiado)
- Aramburu, R.H. y J.J. Mogilner. 1969. Relaciones alimentarias de las aves acuáticas en la laguna de Chascomús. En: Trabajos Técnicos, 4ta. etapa (1968-69), 4. *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*, La Plata. (Mimeografiado)
- Aramburu, R.H. y R.A. Ringuélet. 1965. Los pejerreyes de agua dulce. *Bol. Dción. Recursos Pesqueros Pcia. Bs. As.* 2: 5-18. (Mimeografiado).
- Aramburu, R.H., R.C. Menni y N.A. San Román. 1969. Nuevos aportes al conocimiento ictiológico de las lagunas de la pampasia bonaerense. En: Trabajos Técnicos, 4ta. Etapa (1968- 69). *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*. La Plata. (Mimeografiado).
- Arif, I.A. y H.A. Khan. 2009. Molecular markers for biodiversity analysis of wildlife animals: a brief review. *Anim. Biodiv. Conserv.* 32(1): 9-17.
- Arranz, S.E., A.A. Sciara, P. Botta, P. Cerutti, M. Tobin y G.M. Somoza. 2008. Growth hormone-insuline-like growth factor-I system in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes). *R. Bras. Zootec.* 37(SPE): 1-7.
- Arratia, G. 1983. Preferencias de hábitats de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Familias Diplomystidae y Trichomycteridae). *Stud Neotrop Fauna E* 18: 217-237.

- Avigliano, E. y A. Volpedo. 2013a. Actinopterygii, Atheriniformes, Atherinopsidae, *Odontesthes bonariensis* Valenciennes, 1835: new records for the Plata Basin, Argentina. *Check List* 9(3): 640-641.
- Avigliano, E. y A.V. Volpedo. 2013b. Use of otolith strontium: calcium ratio as an indicator of seasonal displacements of the silverside (*Odontesthes bonariensis*) in a freshwater–marine environment. *Mar Freshwater Res* 64(8): 746-751.
- Avigliano, E., C.F.R. Martinez y A.V. Volpedo. 2014. Combined use of otolith microchemistry and morphometry as indicators of the habitat of the silverside (*Odontesthes bonariensis*) in a freshwater–estuarine environment. *Fish Res.* 149: 55-60.
- Avigliano, E., N. Miller y A.V. Volpedo. 2018. Silversides (*Odontesthes bonariensis*) reside within freshwater and estuarine habitats, not marine environments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 205: 123-130.
- Avigliano, E., P. Villatarco y A.V. Volpedo. 2015a. La relación Sr:Ca y la morfometría del otolito como indicadores de hábitat de una especie eurihalina: El caso del pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Cienc. Mar.* 41(3): 189–202.
- Avigliano, E., A. Tombari y A. Volpedo. 2011. ¿El otolito de pejerrey (*Odontesthes bonariensis*), refleja el estrés ambiental? *Biología acuática* 27(3): 9-16
- Avigliano, E., N.F. Schenone, A.V. Volpedo, W. Goessler y A. Fernández Cirelli. 2015b. Heavy metals and trace elements in muscle of silverside (*Odontesthes bonariensis*) and water from different environments (Argentina): aquatic pollution and consumption effect approach. *Sci Total Environ*, 506–507: 102–108.
- Avice, J.C., 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 447 pp.
- Avice, J.C. 2004. *The Hope, Hype, and Reality of Genetic Engineering*. Oxford University Press, New York (242 pp.)
- Avice, J.C. y R.M. Ball, Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7: 45-67.

- Awise, J.C. Arnold, J.R. Ball, M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reeb, C.A y. Saunders N.C. 1987. Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522
- Bahamondes, I., D. Soto y I. Vila. 1979. Hábitos alimentarios de los pejerreyes (Pisces: Atherinidae) del embalse Rapel, Chile. *Medio Ambiente* 4(1): 3-18.
- Baigún, C. 1989. Redes enmalladoras: características y aplicaciones dirigidas a la evaluación de los recursos pesqueros de agua dulce. *Climax* 7: 1-79.
- Baigún, C. y R.O. Anderson. 1993. The use of structural indices for the management of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*, Atherinidae) in argentine lakes. *J. North Amer. Fish. Manag.*, 13:600-608.
- Baigún, C. y R.L. Delfino. 1994. Relación entre factores ambientales y biomasa relativa del pejerrey en lagos y embalses templado-cálidos de la Argentina. *Acta Biol. Venez.* 15(2):47-57.
- Baigún, C. y R.L. Delfino. 2001. Consideraciones y criterios para la evaluación y manejo de pesquerías de pejerrey en lagunas pampásicas: 132-145. En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Baigún, C. y R. Quirós. 1985. Introducción de peces exóticos en la República Argentina. Inf. Téc. nº 2, Dto. Aguas Continentales (INIDEP): 1-90.
- Baigún, C.R., D.C. Colautti y F. Grosman. 2009. Assessment of condition in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes: Atherinopsidae) populations: which index works best? *Neotrop ichthyol* 7(3): 439-446.
- Baigún, C., R. Bernal, D. Barrientos, L. Muñoz, E. Barros y J. Sauad. 2006. The recreational fishery in Cabra Corral reservoir (Argentina): a first comprehensive analysis. *Biozell* 30(1): 125-130.
- Baiz, M.L. 1984. Informe sobre el estado de la acuicultura en la República Argentina. En: Informes nacionales sobre el desarrollo de la acuicultura en América Latina, F.C.N. Pedini (ed), FAO Inf. Pesca 294, supl.1: 3-7.

- Ballesteros, M.L., A.C. Hued, M. Gonzalez, K.S.B. Miglioranza y M.A. Bistoni. 2017. Evaluation of the health status of the silverside (*Odontesthes bonariensis*) at a RAMSAR site in South America. *B. Environ. Contam. Tox.*, 99(1): 62-68.
- Bamber, R. N. y Henderson, P. A. 1988. Preadaptive plasticity in atherinids and the estuarine seat of teleost evolution. *J. Fish Biol.*, 33:17-23.
- Barbour, C.D. 1973. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces, Atherinidae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* 1973: 97-141.
- Barni, M.F.S., M. Gonzalez y K.S. Miglioranza. 2014. Assessment of persistent organic pollutants accumulation and lipid peroxidation in two reproductive stages of wild silverside (*Odontesthes bonariensis*). *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 99: 45-53.
- Barreiros, J.P., V. Figna, M. Hostim-Silva y R.S. Santos. 2004. Seasonal changes in a sandy beach fish assemblage at Canto Grande, Santa Catarina, South Brazil. *J. Coastal Res.* 20(3): 862–870.
- Barros, S.E. y H. Regidor. 2002. Reproduction in *Odontesthes bonariensis* (Atherinidae: Pisces) from northwestern Argentina. *J. Appl. Ichthyol.* 18(1): 27-28.
- Barros, S.E., H. Regidor y J. Iwaszkiw. 2004. Biología pesquera del Pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Cuvier y Valenciennes, 1835) en el subtrópico de Argentina. *Revista AquaTIC* 20: 32-37.
- Becker, F.G., W. Bruschi Jr., A.C. Peret. 2003. Age and growth of three *Odontesthes* species from Southern Brazil (Atherinopsidae), with reference to phylogenetic constraints in their life-history. *Braz. J. Biol.* 63: 567-578
- Beheregaray L.B y J.A Levy. 2000. Population genetics of the silverside *Odontesthes argentinensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae): evidence for speciation in an estuary of southern Brazil. *Copeia* (2): 441-447.
- Beheregaray L.B. y P. Sunnucks. 2000. Microsatellite loci isolated from *Odontesthes argentinensis* and the *O. perugiae* species group and their use in other South American silverside fish. *Molecular Ecology* 9: 629-644.

- Beheregaray L.B. y P. Sunnucks. 2001. Fine-scale genetic structure, estuarine colonization and incipient speciation in the marine silverside fish *Odontesthes argentinensis*. *Mol Ecol* 10: 2849-2866.
- Beheregaray, L.B., P. Sunnucks y D.A. Briscoe. 2002. A rapid fish radiation associated with the last sea level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 269: 65-73.
- Bemvenuti, M.A. 1990. Hábitos alimentares de peixes-rei na região estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Atlântica*, 12: 79-102.
- Bemvenuti, M.A. 1993. Redescricao do peixe-rei *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) Pisces: Atherinidae, na costa do Rio Grande do Sul. *Atlântica* 15: 17-35.
- Bemvenuti, M.A. 1995. *Odontesthes mirinensis*, sp.n. a new silverside (Pisces, Atherinidae, Atherinopsinae) from southern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 12(4): 881-903.
- Bemvenuti, M.A. 1997. Relações morfológicas e osteológicas entre *Odontesthes perugiae* e *O. mirinensis* (Teleostei: Atherinidae, Atherinopsinae). *Atlântica* 19: 113-131.
- Bemvenuti, M.A. 2002. Diferenciação morfológica das espécies de peixes-rei, *Odontesthes* Evermann y Kendall (Osteichthyes, Atherinopsidae) no extremo sul do Brasil: morfometria multivariada. *Revta. bras. Zool.* 19 (1): 251-287.
- Bemvenuti M.A, 2004. Los pejerreyes *Odontesthes* del sur de Brasil. *Jor. Biol. Pejerrey*, aspectos básicos y acuicultura. IIB INTECH, Chascomús.
- Bemvenuti, M.A. 2006. Silversides in South Brazil: Morphological and ecological aspects. *Biocell* 30(1): 111-118.
- Bemvenuti, M. de A. y F.L. Rodrigues. 2002. Análise comparativa entre técnicas morfométricas aplicadas a *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) e *Odontesthes humensis* de Buen (Osteichthyes, Atherinopsidae). *Rev. Bras. Zool.* 19 (3): 789-796.

- Berasain, G., D. Colautti, y C. Velasco. 2000. Experiencias de cría de pejerrey, *Odontesthes bonariensis*, durante su primer año de vida. *Revista de Ictiología*, 8(1/2), 1-7.
- Berasain, G.E., C.M. Velasco y D. Colautti. 2001. Experiencias de cultivo intensivo de larvas, juveniles y reproductores de pejerrey *Odontesthes bonariensis*: 33-40. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Berasain G.E., C.M. Velasco y M.S. Chiclana. 2004. Historia de la piscicultura del pejerrey en Argentina: 29 *In: Jornadas del Pejerrey: aspectos básicos y acuicultura*. Chascomús, Argentina.
- Berasain, G., C. Velasco, Y. Shiroyo, D. Colautti y M. Remes Lenicov. 2006. Cultivo intensivo de juveniles de Pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) en estanques. IV Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, CIVA 940-947.
- Berasain, G.E., D.C. Colautti, M. Remes Lenicov, F. Argemi, V.Y. Bohn y L.A. Miranda. 2015. Impact of water salinity on *Odontesthes bonariensis* (Actinopterygii, Atherinopsidae) fisheries in Chasicó Lake (Argentina). *Hydrobiologia*; 752(1): 167-174.
- Berg, C. 1895. Enumeración sistemática y sinonímica de los peces de las costas argentinas y uruguayas. *An. Mus. Nac. Bs As* 4:1-120.
- Bethular, A., M. Mancini, V. Salinas, S. Echaniz, A. Vignatti y A. Larriestra. 2016. Alimentación, condición corporal y principales parásitos del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) del embalse San Roque (Argentina). *Biol. Acuac.* 30: 59-68.
- Bertoletti, J.J. 1985. Aspectos sistemáticos e biológicos de Ictiofauna do rio Uruguai, *Veritas*, Porto Alegre 30(117): 93-129.
- Bertucci, J.I., M.O. Tovar, S. Unniappan, J.C. Navarro y L.F. Canosa. 2018. Effects of dietary sunflower oil on growth parameters, fatty acid profiles and expression of genes regulating growth and metabolism in the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Aquacult. Nutr.* 24(2): 748-757.

- Bertucci, J.I., M.O. Tovar, A.M. Blanco, P. Gómez-Requeni, S. Unniappan y L.F. Canosa. 2017. Influence of water salinity on genes implicated in somatic growth, lipid metabolism and food intake in Pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 210: 29-38.
- Blanco, M.V., D.I. Cattoni, P. Carriquiriborde, J.R. Grigera y O. Chara. 2014. Kinetics of bioaccumulation of heavy metals in *Odontesthes bonariensis* is explained by a single and common mechanism. *Ecol. Modell.* 274: 50-56.
- Blasco, M., G.M. Somoza y D. Vizziano-Cantonnet. 2008. Androgen synthesis in the silverside *Odontesthes bonariensis*. *Cybum*, 32(2): 86-86.
- Blasco, M., G.M. Somoza y D. Vizziano-Cantonnet. 2013. Presence of 11-ketotestosterone in pre-differentiated male gonads of *Odontesthes bonariensis*. *Fish Physiol. Biochem.* 39(1): 71-74.
- Blasco, M., J.I. Fernandino, L.G. Guilgur, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza y D. Vizziano-Cantonnet. 2010. Molecular characterization of cyp11a1 and cyp11b1 and their gene expression profile in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) during early gonadal development. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 156(1): 110-118.
- Bloom, D. D., P. J. Unmack, A. E. Gosztonyi, K. R. Piller & N. R. Lovejoy. 2012. It's a family matter: Molecular phylogenetics of Atheriniformes and the polyphyly of the surf silversides (Family Notocheiridae). *Mol. Phylogenetics Evol.* 62: 1025-1030.
- Bo, N.A. 1965. Observaciones morfológicas y etológicas sobre el biguá. *El Hornero* 10(2): 147-157.
- Bogan, S., V. Bauni, J.M. Meluso, E. Carini y M. Homberg. 2015. *Odontesthes humensis* de Buen, 1953 (Atheriniformes: Atherinopsidae: Sorgentinini) from the La Plata River, first record from Argentina. *Ichthyological Contributions of Peces Criollos* 38: 1-5.
- Bohórquez, M.O.T., A.S. Mechaly, M. Elisio, T. Chalde, L.F. Canosa, L.A. Miranda y G.M. Somoza. 2017a. Kisspeptins and their receptors in the brain-pituitary-gonadal axis of *Odonthestes bonariensis*: their relationship with gametogenesis along the reproductive cycle. *Gen. Comp. Endocrinol.* 252: 209-218.

- Bohórquez, M.O.T., A.S. Mechaly, L.C. Hughes, D. Campanella, G. Ortí, L.F. Canosa y G.M. Somoza. 2017b. Kisspeptin system in pejerrey fish (*Odontesthes bonariensis*). Characterization and gene expression pattern during early developmental stages. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 204: 146-156.
- Bonaparte, C.L. 1836. Iconografía della fauna italica per le quattro classi degli animali vertebrati. Tomo III. Pesci. Roma. Fasc. 15-18, p. 80–93.
- Bonetto, A.A. 1956. Notas acerca la reproducción del dorado (*Salminus maxillosus*) en el lago del parque Belgrano de la ciudad de Santa Fe. *Dir. Principal Biol. Animal y Zotec.*, Santa Fe: 8.
- Bonetto, A.A. 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. INCYTH, PNUD, ONU, CECOAL. Corrientes, 202 pp.
- Bonetto, A.A. y M.L. Fuster de Plaza. 1959. Estudio biológico pesquero del pejerrey del Embalse del río III (*Basilichthys bonariensis*). Con una contribución al conocimiento limnológico del ambiente. *Dpto. Inv. Pesq.* Publ. n° 8: 1-61.
- Bonetto, A.A., H.P. Castello y I.R. Wais. 1987. Stream regulation in Argentina, including the superior Paraná and Paraguay rivers. *Regulated rivers: Research y management* 1: 129-143.
- Bonetto, A.A.; C. Pignalberi y E. Cordiviola de Yuan. 1965. Contribución al conocimiento de la poblaciones de peces de las lagunas isleñas en el Paraná medio. *An. II Congr. Lat. Amer. Zool.*, Sao Paulo, 2: 131-154.
- Bonetto, A.A., D. Roldán y M. Canon Veron. 1981. Algunos aspectos estructurales y ecológicos de la Ictiofauna del sistema del Iberá (Corrientes, Argentina). *Ecosur* 8(15): 79-89.
- Bonetto, A.A., D. Roldán y M.E. Oliver. 1978. Estudios limnológicos en la cuenca del Riachuelo (Corrientes, Argentina). I. Poblaciones de peces en ambientes leníticos y lóticos. *Ecosur* 5(9): 1-15.
- Bonetto, A.A., E. Cordiviola de Yuan, C. Pignalberi y O. Oliveros. 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces obtenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis* 29(78): 213-223.

- Bonetto, A.A., E. Cordiviola de Yuan, C. Pignalberi y O. Oliveros. 1970. Nuevos datos sobre poblaciones de peces en ambientes leníticos permanentes del Paraná medio. *Acta Zool. Lilloana* 27: 135-153.
- Bonetto, A.A., D.H. Dipersia, R. Maglianesi y M. Del C. Corigliano. 1976. Caracteres limnológicos de algunos lagos eutróficos de embalses de la región central de Argentina. *Ecosur* 3(5): 47-120.
- Botta, P.E., I. Simó, A.A. Sciara y S.E. Arranz. 2016. Growth hormone receptors in the atherinid *Odontesthes bonariensis*: Characterization and expression profile after fasting-refeeding and growth hormone administration. *J Fish Biol* 88(5): 1870-1885.
- Boschi, E.E. y M.L. Fuster de Plaza. 1959. Estudio biológico pesquero del pejerrey del Embalse del río III (*Basilichthys bonariensis*). Con una contribución al conocimiento limnológico del ambiente. Dpto. Inv. Pesq. Publ. n° 8: 1-61.
- Brancolini, F., P. Minotti y C. Baigún. 2014. Peces y ambientes del Bajo Delta Bonaerense: 211-227. En: Athor, J. (ed.): *El delta bonaerense. Naturaleza, conservación y patrimonio cultural*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, 420pp.
- Brancolini, F., M.E. Maroñas, E.D. Sendra y D.C. Colautti. 2015. Invasive bivalve assessment in the diet of pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835), at the Upper Río de la Plata, Argentina. *J. Appl. Ichthyol* 31(4): 736-739.
- Brandão, J.M. 1964. Glossário de nomes dos peixes: sistemático, português, inglês. *Boletim de Estudos de Pesca* 4(6):1-59.
- Bricelj, V.M., J.L. Churruarin, M.I. Arnaud, D. Cancio y N.R. Ciadella. 1977. Resistencia térmica de juveniles de pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). Primeros resultados. Comisión Nacional de Energía Atómica. Div. Est. Ambientales CNEA-NT 27/77: 1-30 (Mimeografiado).
- Brown, D.R. y C.M. Fuentes. 2005. Validation of daily increment deposition in otoliths of the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) larvae. *Rev. Invest. Desarr. Pesq.* 17: 35-42.

- Bucher, E.H. y J.W. Abalos. 1979. Fauna: 369-434. En: Geografía Física de la Provincia de Córdoba, J.B. Vasquez *et al.* (Eds.), Edit. Bolt. Bs. As.
- Burbidge, R.G., M.C. Carrasco y P.A. Brown. 1974. Age, growth, length-weight relationship, sex ratio and food habitats of the argentine pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (Cuv. y Val.) from Lake Peñuelas, Paraíso, Chile. 1. *Fish. Biol.* 6: 299-305.
- Cabrera, S.E. 1939. Paralelo biológico entre el pejerrey de la laguna de Lobos y el del Río de la Plata (Zona frente a Cambaceres). Dir. Agric. Gan. Ind. Argentina, año 19(3-6): 6-14.
- Cabrera, S.E. 1960a. Estudio sobre el crecimiento del pejerrey del Río de la Plata (Atherinidae: *Basilichthys bonariensis* (C. y V.)) Act. Trab. 1er. Congr. Sudam. Zool., IV: 9-15.
- Cabrera, S.E. 1960b. La alimentación natural del pejerrey del Río de la Plata (Atherinidae: *Basilichthys bonariensis* (C. y V.)). Act. Trab. 1er. Congr. Sudam. Zool., I: 27-34.
- Cabrera, S.E. 1962a. La alimentación natural del pejerrey del Río de la Plata. Dpto. Invest. Pesqueras, Dir. Gen. Pesca: 27.
- Cabrera, S.E. 1962b. Crecimiento del pejerrey del Río de la Plata y algunos datos ecológicos sobre la especie. Atherinidae: *Basilichthys bonariensis* (C. y V.). Dpto. Invest. Pesqueras, Dir. Gen. Pesca: 55.
- Cabrera, S.E. 1963. Sobre un ejemplar deformado de pejerrey (*Basilichthys bonariensis*)
- Cabrera, S.E. y C. Candia. 1964. Contribución al conocimiento de la biología del sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg) del Río de la Plata. Rev. Inv. Agrop., ser. 1(4): 57-83.
- Cabrera, S.E. y J. Yepes. 1947. Zoogeografía. *Gaea* 8: 347-483.
- Cabrera, S.E. M. de Lourdes Baiz, H.E. Christiansen y C.R. Candia. 1973. Algunos aspectos biológicos de las especies de la Ictiofauna de la zona de Punta Lara (Río de la Plata) 1era. Parte alimentación natural del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) Ser. *Hidrogr. Naval H.* 1028: 1-29.

- Calvo, J. y L.A. Dadone. 1972. Fenómenos reproductivos en el pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) I. Escala y tabla de madurez. *Rev. Mus. La Plata* (N. S.), Zool., 9: 153-163.
- Calvo, J. y E.R. Morriconi. 1972. Fenómenos reproductivos en el pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) III. Estudio de la fecundidad, época y número de desoves. *An. Soc. Cient. Arg.*, 193(1/2): 75-84.
- Calvo, J. y E.R. Morriconi. 1974. Citología adenohipofisiaria del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). *Ser. Inf. CIC* (Pcia Buenos Aires) 11: 1-10.
- Calvo, J., E.R. Morriconi y M. Lagreca. 1967a. Estudios Ictiológicos: desarrollo gonadal. En: Trabajos Técnicos, 2da. Etapa (1966). *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*. La Plata (mimeografiado).
- Calvo, J., E.R. Morriconi y M. Lagreca. 1967b. Estudios Ictiológicos: desarrollo gonadal. En: Trabajos Técnicos, 3da. Etapa (1967). 4. *Convenio Estudio Riqueza Ictícola*. La Plata (mimeografiado).
- Calvo, J., E.R. Morriconi y J.E. Zavala Suarez. 1977. Fenómenos reproductivos en el pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) II. Proporción de sexos y desplazamientos reproductivos. *Physis B* 36(92): 135-139.
- Camargo S.G. y J.L.F. Pouey. 2000. Efeito do peso e do sexo sobre as características biométricas do peixe-rei (*Odontesthes humensis*). *Anais do Simpósio Brasileiro de Aqüicultura*.
- Campanella, D., Á. Gárriz, D.C. Colautti, G.M. Somoza y L.A. Miranda. 2013. Osmotic induction marking with Alizarin Red S on juveniles of pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Atherinopsidae). *Neotrop. Ichthyol.* 11(1): 95-100.
- Campanella D., Hughesa, L.C., Unmack, P.J., Bloomck, D.D., Pillerd, K.R. y Ortí, G. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Mol. Phylogenet. Evol.* 86: 8-23.
- Cancio, D., N.R. Ciallela, R. Zunino, T. Perez y O. Jordan. 1977. Evaluaciones preoperacionales de la zona de emplazamiento de la Central Nuclear Embalse. República Argentina. Comisión de Energía Atómica, Div. Est. Ambientales. *CNEA, NT 16/77*: 1-13.

- Cappato J. y A. Yanosky (eds.). 2009. Uso sostenible de peces en la Cuenca del Plata. Evaluación subregional del estado de amenaza, Argentina y Paraguay. UICN.
- Cardoso, Y.P., S. Bogan, J.M. Meluso, A. Jáuregui, M.B. Cabrera y M. Lizarralde. 2015. A contribution to the checklist of fishes of San Luis province, Argentina. *Check List* 11(5): 1-9.
- Carrquiriborde, P. y A. Ronco. 2002. Sensitivity of the Neotropical teleost *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae) to chromium (VI), copper (II), and cadmium (II). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 69(2): 294-301.
- Carrquiriborde, P. y A. Ronco. 2006. Ecotoxicological studies on the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*, Pisces Atherinopsidae). *Biocell* 30(1): 97-109.
- Carrquiriborde, P. y A. Ronco. 2008. Distinctive accumulation patterns of Cd (II), Cu (II), and Cr (VI) in tissue of the South American teleost, pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Aquat Toxicol* 86(2): 313-322.
- Carrquiriborde, P., J.C. De Luca, F.N. Dulout y A.E. Ronco. 2007. Nucleolar variation in response to nutritional condition in juvenile pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes). *J Fish Biol* 70(3): 947-958.
- Carrquiriborde, P., J. Díaz, G.C. López, A.E. Ronco y G.M. Somoza. 2009. Effects of cypermethrin chronic exposure and water temperature on survival, growth, sex differentiation, and gonadal developmental stages of *Odontesthes bonariensis* (Teleostei). *Chemosphere* 76(3): 374-380.
- Carrquiriborde, P., D.J. Marino, G. Giachero, E.A. Castro y A.E. Ronco. 2012. Global metabolic response in the bile of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*, Pisces) sublethally exposed to the pyrethroid cypermethrin. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 76: 46-54.
- Casciotta, J.; A. Almirón y J. Bechara. 2005. Peces del Iberá - Hábitat y Diversidad. UNDP, Fundación Ecos, UNLP y UNNE. Grafikar, La Plata, Argentina, 244 pp. ISBN 987-05-0375-6.
- Casciotta, J.R., H.L. López, R.C. Menni y A. M. Miquelarena. 1989. The first fish fauna from the Salado River (Central Argentina, South America) with additions to the Dulce River and limnological comments. *Arch. Hydrobiol.* 115(4): 603-612.

- Castello, H.P. 1972. Potencial científico y técnico de la República Argentina en ictiología y biología pesquera. *Acta Scient.*, ser. Ictiol. (n. s.) 1(1): 1-19.
- Cassemiro, F.A. S., N. Segatti Hahn y T.F. Lopes Valle de Breitto Rangel. 2003. Diet and trophic ecomorphology of the silverside, *Odontesthes bonariensis*, of the Salto Caxias reservoir, rio Iguaçu, Paraná, Brazil. *Neotrop Ichthyol* 1(2): 127-131.
- Cazenave, J., D.A. Wunderlin, M. A. Bistoni, M.V. Amé, E. Krause, S. Pflugmacher, C. Wiegand. 2005. Uptake, tissue distribution and accumulation of microcystin-RR in *Corydoras paleatus*, *Jenynsia multidentata* and *Odontesthes bonariensis*: a field and laboratory Study. *Aquatic toxicology*, 75: 178 - 190
- Cazzaniga, N.J. 1978. Presencia de *Cheirodon interruptus* en el valle bonaerense del río Colorado (Pisces, Tetragonopteridae). *Neotropica* 24(72): 138-140.
- Cazzaniga, N.J. 1981. Caracterización química y faunística de canales de drenaje del valle inferior del río Colorado (partido de Villarino y Patagones, Provincia de Buenos Aires). *Ecosur* 8(15): 25-46.
- Chalde, T., M. Elisio y L.A. Miranda. 2014. Quality of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) eggs and larvae in captivity throughout spawning season. *Neotrop. Ichthyol.* 12(3): 629-634.
- Chalde, T., D.A. Fernández, V.E. Cussac y G.M. Somoza. 2011. The effect of rearing temperature in larval development of pejerrey, *Odontesthes bonariensis*: morphological indicators of development. *Neotrop. Ichthyol.* 9(4): 747-756.
- Chernoff, B. 1986. Phylogenetic relationships and reclassification of menidiine silverside fishes with emphasis on the tribe Membradini. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 138(1): 189-249.
- Cheung, W.W.L., T.J. Pitcher y D. Pauly. 2005. A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol. Conserv.* 124: 97-111.
- Chiba, K., Y. Taki, K. Sakai y. Oozeki. 1989 Present status of aquatic organisms introduced into Japan: 63-70. *En: Exotic aquatic organisms in Asia.*

- Proceedings of the Workshop on Introduction of Exotic Aquatic Organisms in Asia, S.S. De Silva (ed.), Spec. Publ. Asian Fish. Soc. 3, 154 p.
- Ciechomski, J.D. 1967. La alimentación del cornalito *Austroatherina incisa* juvenil en la zona de Mar del Plata. Ext. Rev. Mus. La Plata (N. S.) Zool., 10(74): 523-534.
- Ciechomski, J.D. 1972. Reproducción y fecundidad del cornalito *Austroatherina incisa* (Jenyns, 1942) Marrero, 1950. Pisces, Atherinidae. An. Soc. Cient. Arg. 193(35-6): 263-272.
- Ciechomsky, J.D. y H.E. Christiansen. 1968. Un caso de hermafroditismo en la merluza *Merluccius merluccius hubbsi* (Pisces, Merlucidae). *Physis* 27(75): 423-428.
- CodonCode Aligner. 2012. Codon Codes Corp., version 4.0.3, Massachusetts.
- Colautti, D.C. 1998. Sobre la utilización de trampas para peces en las lagunas pampásicas. *Rev. de Ictiología*, 6(1/2):17-23
- Colautti, D.C. 2001. La carpa y el pejerrey, ¿enemigos?: 85-94. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Colautti, D.C. y M. Remes Lenicov. 2001. Primeros resultados sobre cría de pejerreyes en jaulas: crecimiento, supervivencia, producción y alimentación: 53-61. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Colautti, D., M. Remes Lenicov y G. Berasain. 2003. Vulnerabilidad del pejerrey *Odontesthes bonariensis* a la pesca deportiva, en función de su condición. *Biología Acuática* 20: 49-55.
- Colautti, D., M. Remes Lenicov y G. Berasain. 2006. A Standard weight equation to assess the body condition of pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *BIOCELL* 30(1): 131-135.
- Colautti, D.C., J.R. Garcia de Souza, L. Balboni y C.R.M. Baigún. 2010. Extensive cage culture of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in a shallow pampean lake in Argentina. *Aquacult Res* 41(10): e376-e384.

- Colautti, D.C.; C.R.M. Baigún, F. Llompарт, T. Maiztegui, J.R. Garcia De Souza, P.J. Solimano, L. Balboni y G. Berasain. 2015. Fish assemblage of a Pampean shallow lake, a story of instability. *Hydrobiologia*: 175–186.
- Conte-Grand, C. 2012. Aspecto biológicos de interés para el potencial cultivo del pejerrey patagónico, *Odontesthes hatcheri*. Tesis de *Doctorado*. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, 174 pp.
- Conte-Grand, C., J. Sommer, G. Ortí y V.E. Cussac. 2015. Populations of *Odontesthes* (Teleostei: Atheriniformes) in the Andean Region of Southern South America: body shape and hybrid individuals. *Neotrop. Ichthyol.* 13(1): 137-150.
- Cordini, J.M. 1941. Artes de pesca en el río Paraná. Mrio. Agric. Ganad., Publ. Miscel. nº 105: 1-23.
- Cordini, J.M. 1955. Río Paraná. Sus peces más comunes. Pesca comercial. Mrio. Agric. Ganad., Publ. Miscel. nº 410: 1-86.
- Cordini, J.M. 1977a. Temas relativos a la ictiofauna. Sem. Medio Amb. y Represas. Univ. República, Fac. Hum. y Cienc., Montevideo 1: 264-280.
- Cordini, J.M. 1977b. Fauna Ictícola y pesca. CONFAGUA/SC/7: 1-22.
- Cordivola de Yuan, E. y C. Pignalberi. 1981. Fish populations in the Paraná River. 2. Santa Fe and Corrientes area. *Hydrobiologia* 77: 261-272.
- Cordivola de Yuan E. y C. Pignalberi de Hassan. 1985. Fish populations in the Paraná River: lentic environments of Diamante and San Pedro areas (Argentina Republic). *Hydrobiologia* 127: 213-218.
- Cornejo A.M. 2002. Gonadal abnormalities in the silverside, *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinopsidae) in Buenos Aires lakes, Argentina. *Biociencias* 10: 43-56
- Cornejo A.M. 2003. Esterilidad en el pejerrey *Odontesthes bonariensis* en ambientes naturales. *Biología Acuática*, 20: 19-26.
- Corrêa, B.F. 2011. Efeito in vitro de cloreto de sódio, iodeto de polivinilpirrolidona, formalina e permanganato de potássio no controle de *Saprolegnia* spp. em

- ovos de peixe-rei. Monografía (Conclusão de curso). Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas. 37pp.
- Cracraft, J. 1983. Species Concepts and Speciation Analysis: 159-187. *En: Current Ornithology*, Springer US (ed), V 1, ISBN 978-1-4615-6783-7. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4615-6781-3_6
- Crandall, K.A., O.R.P. Bininda-Emonds, G.M. Mace y R.K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 15(7): 290-295.
- Creech, S. 1991. An electrophoretic investigation of populations of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *Atherina presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei, Atherinidae): genetic evidence in support of the two species. *J. Fish Biol.* 39: 807-816.
- Crichigno, S.A., M.A. Battini y V.E. Cussac. 2012. Early morphological variation and induction of phenotypic plasticity in Patagonian pejerrey. *Neotrop. Ichthyol.* 10(2): 341-348.
- Crichigno, S., C. Conte-Grand, M. Battini y V. Cussac. 2013. Cephalic morphological variation in freshwater silversides *Odontesthes hatcheri* and *Odontesthes bonariensis* in Patagonia: introgression and ecological relationships. *J. Fish. Biol.* 83(3): 542-559.
- Crother, B. 1990. Is "some better than none" or do allele frequencies contain phylogenetically useful information? *Cladistics* 6:277-281.
- Cuello, M. y García, M.L. 2003. Morfotipos, áreas de solapamiento y distribución del género *Odontesthes* (Atherinopsidae, Atheriniformes) en aguas continentales de la región pampeana. XI Jornadas de Jóvenes Investigadores, UNLP-AUGM, La Plata, Argentina, 66.
- Cuello, M. y García, M.L. 2004. Morfotipos de *Odontesthes argentinensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae). Jornadas de Biología del pejerrey, aspectos básicos y acuicultura. IIB INTECH-CONICET-JICA, Chascomús, Argentina, 30.
- Cuello, M. y M.L. García. 2005. Análisis morfométrico de *Odontesthes retropinnis* (Atheriniformes, Atherinopsidae). Congreso de Ecología y Manejo de Ecosistemas Acuáticos Pampeanos. Universidad de San Martín, Chascomús.

- Cuello, M. y García, M. 2009. Validación molecular de los morfotipos de *Odontesthes argentinensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae). VII Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, 31 de noviembre al 4 de diciembre, Bahía Blanca, Buenos Aires.
- Cuello, M., M.L. García y A.E. Almirón. 2006. Status de conservación de *Odontesthes retropinnis* (Atherinopsidae). II Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad, Buenos Aires.
- Cuello, M., M.L. García y A. Solari. 2010. Pisces, Atheriniformes, Atherinopsidae, *Odontesthes perugiae* Evermann and Kendall, 1906: Distribution extension, new records and geographic distribution map for the species. *CheckList* 6(2): 309-310.
- Cuello, M.; M.R. Santos, M.L. García, y A. Solari. 2012. Variabilidad morfológica y genética en pejerreyes del sector sur de la Bahía de Samborombón. Actas XV Congreso Latinoamericano de Genética. *BAG*, 23(2012): 322.
- Cuello, M.; García, M.; Conte-Grand, C.; Sommer, J. y Orti, G. 2008. Análisis morfométrico y molecular de los pejerreyes del Río Ajó. V Congreso sobre Ecología y Manejo de Ecosistemas Acuáticos Pampeanos (EMEAP 2008), 3 al 5 de Diciembre, Luján, Argentina.
- Cussac, V.E., D.A. Fernández, S.E. Gómez y H.L. López. 2009. Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiol. Biochem.* 35: 29-42.
- Cussac, V.E., E. Habit; J. Cianci, M.A. Battini, C. Riva Rossi, J.P. Barriga, C. Baigún y S. Crichigno. 2016. Freshwater fishes of Patagonia: Conservation and fisheries. *J. Fish. Biol.* 89: 1068 - 1097
- Dadone, L. y J. Calvo. 1966. Estudios ictiológicos (desarrollo gonadal del pejerrey). En: Trabajos Técnicos. 1era. etapa (1965). Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata. (Mimeografiado)
- Dangavs, N.V. 1982. Ambientes lagunares de la provincia de Buenos Aires. En: Los ambientes lagunares de la provincia de Buenos Aires. Documento relativo a su conocimiento y manejo. Com. Inv. Cient. Pcia. Buenos Aires: 43-49.

- Dangavs, N. 2005. Los ambientes acuáticos de la provincia de Buenos Aires. *En:* de Barrio, R., Etcheverry, R., Caballé, M. y Llambías, E. (eds.) 16º Congreso Geológico Argentino, *Relatorio* 13: 219-236.
- Dangavs, N.V. y D.O. Merlo. 1980. Recursos acuáticos superficiales del partido General Paz, provincia de Buenos Aires. Mrio. Economía, Subsecretaría Asuntos Agrarios. Dir. Recursos Nat. Pcia. de Buenos Aires: 5-92.
- Davis, J.I. y K.C. Nixon. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol* 41: 421-435.
- de Buen, F. 1950. El mar de Solís y su fauna de peces. (2ª. Parte). S. O. Y. P. Montevideo, Uruguay, *Pub. Cient.* 2: 1-144.
- de Buen, F. 1953a. Las familias de peces de importancia económica. Cursos capacitación pesquera. FAO, 311 pp.
- de Buen, F. 1953b. Los pejerreyes (Familia Atherinidae) en la fauna uruguaya, con descripción de nuevas especies. *Bol. Inst. Oceanog.*, São Pablo, 4 (1-2): 3-80.
- de Carlo, J. y R.B. López. 1957. La válvula intestinal del pejerrey. *Not. Mus. La Plata*, 19, Zool. (178): 161-169.
- de la Hoz, M.F.T., M.V. Longo, A.H. Escalante y A.O. Díaz. 2014. Surface ultrastructure of the gills of *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Teleostei: Atheriniformes) from a temperate shallow lake. *Int. J. Morphol.* 32(4): 1341-1346.
- de Los Reyes, M.L. y M.M. Cenizo. 2009. Primeros registros fósiles de pejerreyes (Teleostei: Atheriniformes) en el Pleistoceno Medio de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s., 11(2): 185-192.
- de Sostoa A., I. Doadrio, C. Ornelas, N. Caiola, C. Pedraza, F. Flores, M. Monroy y A. Maceda. 2010. Estudio genético de las especies ícticas nativas del lago Titicaca. Caracterización y estructura poblacional. Informe final. 173 p.
- Del Ponti, O. y M. García. 2018. Alimentación del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) en las lagunas Bajo Giuliani y Don Tomás, provincia de La Pampa, Argentina. *Semiárida*, 25(1):7-15.

- Del Ponti, O., D.O. Nadalin, L. Fernández y H.L. López. 2015. Lista de peces de la provincia de La Pampa. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica y Didáctica 33, FCNyM, 13pp.
- Del Valle, A.E. y P. Nuñez. 1990. Los peces de la provincial del Neuquén. CEAN-JICA, Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, 86 pp.
- Delfino, R., F. Amestoy, S. Sverlij, M. Spinetti, A. Espinach Ros, R. Foti, G. Chediak y M. Bellagamba. 1997. Estructura de las comunidades de peces: 4-14. *En: A. Espinach Ros y C. Río Parodi (eds.). Conservación de la fauna íctica en el Embalse de Salto Grande. Uruguay-Argentina. Comisión Administradora del Río Uruguay y la Comisión Técnica Mixta de Salto Grande, 37 pp.*
- Destefanis, S. y L. Freyre. 1972. Relaciones tróficas de los peces de la laguna de Chascomús con un intento de referenciación ecológica y tratamiento bioestadística del espectro trófico. *Acta Zool. Lilloana* 29: 17-33
- Destefanis, S., L. Freyre y R. Iriart. 1967. Régimen alimentario de peces de la laguna de Chascomús. *En: Trabajos Técnicos, 3era. etapa (1967), 4, Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata. (Mimeografiado)*
- Destefanis, S., L. Freyre y R. Iriart. 1969. Régimen alimentario de peces de la laguna de Chascomús. *En: Trabajos Técnicos, 4ta. etapa (1968-69), Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata. (Mimeografiado)*
- Devicenzi, G.J. 1920. Peces del Uruguay. *An. Mus. Nac. Montevideo* 2(4): 97-138.
- Devicenzi, G.J. 1924. Peces del Uruguay. II. Nuestra fauna ictícola según nuestras colecciones. *An. Mus. Nac. Montevideo* 2(5): 139-290.
- Devicenzi, G.J. 1925. El primer ensayo sobre ictiología del Uruguay. *An. Mus. Nac. Montevideo* 2(6): 295-323.
- Devicenzi, G.J. y L.P. Barattini. 1928. Álbum ictiológico del Uruguay. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, ser. 2 (supl.), laminas I-XXIV.
- Devicenzi, G.J. y D. Legrand. 1940. Álbum ictiológico del Uruguay. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, supl. láminas XXXVII-LII.

- Devicenzi, G.J. y G.W. Teague. 1942. Ictiofauna del Río Uruguay medio. *An. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, ser. 2, 5(4): 1-104.
- Di Persia, D.N. y J.J. Neiff. 1986. The Uruguay river system. *En*: Davies B.R. y K.F. Walker (eds) W. Junk (Publs). *The Ecology of river systems*. The Netherlands.
- Díaz, A.O., A.H. Escalante, A.M. García y A.L. Goldemberg. 2006. Histology and histochemistry of the pharyngeal cavity and oesophagus of the silverside *Odontesthes bonariensis* (Cuvier and Valenciennes). *Anat. Histol. Embryol.* 35(1): 42-46.
- Díaz, A.O., A.M. García, A.H. Escalante y A.L. Goldemberg. 2010. Glycoproteins histochemistry of the gills of *Odontesthes bonariensis* (Teleostei, Atherinopsidae). *J. Fish. Biol.* 77(7): 1665-1673.
- Díaz, A.O., A.M. García, A.H. Escalante y A.L. Goldemberg. 2004. Glycoconjugates in the gills of *Odontesthes bonariensis* (Teleostei, Atherinopsidae). *Biocell* 28(2): 241-245.
- Díaz, A.O., M.F.T. de la Hoz, A.M. García, A.H. Escalante y A.L. Goldemberg. 2012. Characterization of glycoconjugates in the pharyngeal cavity and the oesophagus of *Odontesthes bonariensis* by lectins. *Biotemas*, 25(4): 157-163.
- Díaz, J., G.V. Villanova, F. Brancolini, F. del Pazo, V.M. Posner, A. Grimberg, S.E. Arranz. 2016. First DNA Barcode Reference Library for the Identification of South American Freshwater Fish from the Lower Paraná River. *PLoS ONE* 11(7): e0157419.
- Domínguez-Domínguez, O. y Vázquez-Domínguez, E. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Anim. Biodiv. Conserv.* 32(1): 59-70.
- Drago, F.B. 2012. Community structure of metazoan parasites of silverside, *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinopsidae) from Argentina. *Iheringia. Sér Zool* 102(1): 26-32.
- Dyer, B. 1993. A phylogenetic study of atheriniform fishes with a systematic revision of the South American silversides (Atherinomorpha, Atherinopsidae, Sorgentini). PD. Thesis, University of Michigan, USA.

- Dyer, B. 1997. Phylogenetic revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 185: 1-64.
- Dyer, B. 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes): 519-536. In: *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena y C. A. S. Lucena (eds.), EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, 603 pp.
- Dyer, B. 1999. Phylogenetic revision of the South American subgenus *Austromeniidia* Hubbs, 1918 (Teleostei, Atherinopsidae, *Odontesthes*) and study of meristic variation. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 34(2): 211-232.
- Dyer, B. 2000. Revisión sistemática de los pejerreyes de Chile (Teleostei, Atheriniformes). *Estud. Oceanol.* 19: 99-127.
- Dyer, B. 2003. Atherinopsidae (Neotropical silversides): 515-525. In: *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*, R.E. Reis, S.O. Kullander and C.J. Ferraris, Jr. (eds.), EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, 729 pp.
- Dyer, B. 2006. Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell* 30(1): 69-88.
- Dyer, B. y B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zool. J. Linn. Soc.* 117: 1-69.1996.
- Dyer, B.S. y A.E. Gosztonyi. 1999. Phylogenetic revision of the South American subgenus *Austromeniidia* Hubbs, 1918 (Teleostei, Atherinopsidae, *Odontesthes*) and a study of meristic variation. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 34(2): 211-232.
- Eigenmann, C.H. 1894. Notes on some South American fishes. En: *Fishes collected by Frederick C. Hartt*. *Ann. Acad. Sci. N. Y.* 7: 625-632.
- Eigenmann, C.H. 1907. On a collection of fishes from Buenos Aires. *Proc. Acad. Sci. Washington* 8: 449-458.

- Eigenmann, C.H. 1909. The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-archhelenis theory. Rep. Princenton Univ. Exped. Patagonia, 1896-1899, 3(1) Zool: 225-374.
- Eigenmann, C.H. 1928. The fresh-water fishes of Chile. *Mem. Nat. Acad. Sci. Washington* 22(2): 1.
- Eigenmann, C.H. y R.S, Eigenmann. 1891. A catalogue of the fresh-water fishes of South America. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 14: 1-81.
- Elisio, M., T. Chalde y L.A. Miranda. 2012a. Effects of short periods of warm water fluctuations on reproductive endocrine axis of the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) spawning. *Comp. Biochem. Physiol. A* 163: 47–55.
- Elisio, M., T. Chalde y L.A. Miranda. 2014. Seasonal changes and endocrine regulation of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) oogenesis in the wild. *Comp Biochem Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 175:102-109.
- Elisio, M., T. Chalde y L.A. Miranda. 2015a. Seasonal changes and endocrine regulation of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) spermatogenesis in the wild *Gen. Comp. Endocrinol.* 221: 236-243
- Elisio, M., C. Vera y L.A. Miranda. 2018. Influences of ENSO and PDO phenomena on the local climate variability can drive extreme temperature and depth conditions in a Pampean shallow lake affecting fish communities. *Environ Biol Fishes* 101(4): 653-666.
- Elisio, M., A. Vitale y L.A. Miranda. 2015b. Influence of climate variations on Chascomús shallow lake thermal conditions and its consequences on the reproductive ecology of the Argentinian Silverside (*Odontesthes bonariensis*, Actinopterygii, Atherinopsidae). *Hydrobiol.* 752: 155–166.
- Elisio, M., F.N. Soria, J.I. Fernandino, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza y L.A. Miranda. 2012b. Extrahypophyseal expression of gonadotropin subunits in pejerrey *Odontesthes bonariensis* and effects of high water temperatures on their expression. *Gen. Comp. Endocrinol.* 175(2): 329-336.

- Ercoli, R. 1985. Métodos y artes de pesca utilizados en las pesquerías de aguas continentales argentinas. Segunda reunión *COPESCAL*, Tecnologías Pesquera (Métodos y artes de pesca), 37 pp.
- Erize, F., M. Carnevari, P. Carnevari, G. Costa y M. Rumboll. 1981. Los parques nacionales de la Argentina y otras de sus áreas naturales. Instituto de Cooperación Iberoamericana (ICI), Instituto de la caza fotográfica y Ciencias de la naturaleza (INCAFO), Madrid, 224 pp.
- Escalante, A.H. 1982. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. I. *Astyanax eigenmanniorum* (Osteichthyes, Tetragonopteridae). *Limnobiós* 2(5): 311-322.
- Escalante, A.H. 1984. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV. Dos especies de Cichlidae y miscelánea. *Limnobiós* 2(8): 5621-578.
- Escalante, A.H. 1985. Alimentación del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Osteichthyes, Atherinidae) del embalse río Tercero, provincial de Córdoba. *Neotrópica* 31(85): 22-26.
- Escalante, A.H. 2001. Alimentación natural del pejerrey: 67-75. *En*: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Escobar Ramirez, J.J. y U. Barg. 1990. La contaminación de las aguas continentales de Bolivia, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá, Perú y Venezuela. *COPESCAL*, *FAO*, Doc. Téc. 8: 1-24.
- Eschmeyer, W. N., R. Fricke y R. van der Laan (eds). 2018. Catalog of fishes: genera, species, references Electronic version.
(<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
- Evermann, B.W. y W.C. Kendall. 1906. Notes on collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 31: 67-108.

- Excoffier L., G. Laval y S. Schneider. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinf.* Online 1: 47–80
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider. 2007. Arlequin ver. 3.11: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Biol.* Online 1:47-50.
- Fernandino, J.I., L.G. Guilgur y G.M. Somoza. 2006. Dmrt1 expression analysis during spermatogenesis in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *Fish Physiol. Biochem.* 32(3): 231-240.
- Fernandino, J.L., L.G. Guilgur, P.H. Strobl-Mazzulla y G.M. Somoza. 2003. Molecular cloning of SOX9, DMRT1 and SF1 cDNA partial sequences in the pejerrey fish *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes). *Fish. Physiol. Biochem.* 28(1-4): 145-146.
- Fernandino, J.I., R.S. Hattori, C.A. Strüssmann y G.M. Somoza. 2013. Atherinopsis fishes as models for the study of temperature-dependent sex determination: Physiology of gonadal sex differentiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*: 57-71. *En: Sexual plasticity and gametogenesis in fishes*. Nova Science Pub. Inc. (ed), UK, 456 pp.
- Fernandino, J.I., R.S. Hattori, H. Kimura, C.A. Strüssmann y G.M. Somoza. 2008a. Expression profile and estrogenic regulation of anti-Müllerian hormone during gonadal development in pejerrey *Odontesthes bonariensis*, a teleost fish with strong temperature-dependent sex determination. *Dev. Dyn.*, 237: 3192–3199.
- Fernandino, J.I., R.S. Hattori, T. Shinoda, H. Kimura, P.H. Strobl-Mazzulla, C.A. Strüssmann y G.M. Somoza. 2008b. Dimorphic expression of dmrt1 and cyp19a1 (ovarian aromatase) during early gonadal development in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *Sex Dev.*, 2: 316-324.
- Fernandino, J.I., R.S. Hattori, C.A. Strüssmann, Y. Yamamoto y G.M. Somoza. 2015. Sex determination in fish: *Odontesthes* spp. (Atherinopsidae) as experimental models. *Anim. Reprod.* 12 (1): 24-27.
- Fernandino, J.I., J.T. Popesku, B. Paul-Prasanth, H. Xiong, R.S., Hattori, M. Oura, C.A. Strüssmann, G.M. Somoza, M. Matsuda, Y. Nagahama, V.L.Trudeau. 2011. Analysis of sexually dimorphic expression of genes at early gonadogenesis of

- pejerrey *Odontesthes bonariensis* using a heterologous microarray. *Sex. Dev.* 5(2): 89-101.
- Flores, V., L. Semenas, C. Rauque, R. Vega, V. Fernandez y M. Lattuca. 2016. Macroparásitos de pejerreyes (Atherinopsidae: *Odontesthes*) en Argentina. *Rev. Mex. Biodivers.* 87(3): 919-927.
- Fluker, B.L., Pezold, F. y Minton, R.L. 2011. Molecular and morphological divergente in the inland silverside (*Menidia beryllina*) along a freshwater-estuarine interface. *Environ Biol Fish* 91: 311–325.
- Fornerón, C.F., M.C. Piccolo y M.E. Carbone. 2010. Análisis morfométrico de la laguna Sauce Grande (Argentina). *Huellas* 14: 11-30:
- Fowler, H. W. 1926. Fishes from Florida, Brazil, Bolivia, Argentina and Chile. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 78:249-285.
- Fowler, H. W. 1943. Notes and descriptions of new or little know fishes from Uruguay. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila* 95: 311-334.
- Freyre, L.R. 1967. Consecuencias de mortandad de peces por las temperaturas extremas de junio de 1967, en la laguna de Chascomús. *Agro* 9(15): 35-45.
- Freyre, L.R. 1972. Pollution of the “El Carpincho” pond (Pampasic Region, Argentina) and its effects on plankton and fish communities. *Environ. Pollut.* 4: 37-40.
- Freyre, L.R. 1976. Normas para la inspección y determinación del estado actual de ambientes pesqueros pampásicos. Dir. Rec. Nat., Mrio. Asuntos Agrarios, Buenos Aires, 31 pp.
- Freyre, L.R. y S.M. Mollo. 1987. Estudio biométrico para estima el tamaño y peso de los peces a partir de las dimensiones de sus otolitos. *Rev. Asoc. C. nat. Litoral* 18(2): 145-154.
- Freyre, L.R. y E.D. Sendra. 1987. Un método para la interpretación de las marcas de crecimiento en peces. *Limnobiós* 2(9): 677-684.
- Freyre, L.R. y C. Togo. 1969. Estudio sobre el desarrollo del sabalito (*Pseudocurimata gilberti*). En: Trabajos Técnicos, 4ta. etapa (1968-69), Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeografiado).

- Freyre L.R., M.E. Maroñas y E.D. Sendra. 1994. Demografía del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) de la laguna de lobos (provincia de Buenos Aires). *Tankay* 1: 229-230
- Freyre, L.R., O.H. Padin y M.A. Denegri. 1981. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. II. El pejerrey, *Basilichthys bonariensis bonariensis* Cuvier y Valenciennes (Pisces, Atherinidae) *Limnobiós* 2(4): 227-232.
- Freyre, L.R., O.H. Padin y M.A. Denegri. 1982. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. III. *Astyanax eigenmanniorum* (Cope, 1894) Fowler, 1906. *Limnobiós* 2(5): 336-342.
- Freyre, L.R., O.H. Padin y L.C. Protogino. 1984. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. VI. *Oligosarcus jenynsi* (Pisces, Characidae). *Limnobiós* 2(8): 629-634.
- Freyre, L.R., L.C. Protogino y J.M. Iwaszkiw. 1983. Demografía del pejerrey *Basilichthys bonariensis* (Pisces, Atherinidae) en el embalse Río Tercero, Córdoba. Descripción de las artes de pesca. *Biología Acuática* 4: 1-39.
- Freyre, L.R., N.R. Iriart, C. Togo y J. Zetti. 1966. Estudios ictiológicos. (Ictiometría básica. Obtención de datos numéricos y merísticos. Cálculo de numerosidad de poblaciones de peces. Edad y crecimiento del pejerrey. Distribución ecológica de la Ictiofauna de Chascomús). *En: Trabajos Técnicos, 1era. etapa (1965), Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeografiado)*
- Freyre, L.R., M.E. Maroñas, E.D. Sendra y A.A. Dománico. 2008. Dinámica de la biomasa poblacional para evaluar el uso de los indicadores de la performance de crecimiento en el pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Biología Acuática*, 24: 17-20.
- Freyre, L.R., C. Togo, J. Zetti y S. Alaimo. 1967a. Estudios ictiológicos sobre poblaciones de peces, su caracterización morfológica y dinámica en lagunas de la pampasia bonaerense. *En: Trabajos Técnicos, 2da. etapa (1966), 3, Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeografiado).*
- Freyre, L.R., C. Togo, J. Zetti y S.M. Mollo. 1967b. Estudios ictiológicos sobre poblaciones, correlaciones somáticas y correlaciones biocemáticas en las

- lagunas bonaerenses. *En*: Trabajos Técnicos, 3era. etapa (1967), 3, Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeografiado).
- Freyre, L.R., N.R. Iriart, R.A. Ringuélet, C. Togo y J. Zetti. 1967c. Primeros resultados sobre estimación de poblaciones de peces de "lagunas" pampásicas. *Physis* 26(73): 421-433.
- Freyre, L.R., D.C. Colautti, M.E. Maroñas, E.D. Sendra y M. Remes Lenicov. 2009. Seasonal changes in the somatic indices of the fresh water silverside, *Odontesthes bonariensis* (Teleostei, Atheriniformes) from a neotropical shallow lake (Argentina). *Braz. J. Biol.*, 69: 389-395.
- Freyre, L.R., J.M. Iwaszkiw, O.H. Padin, L.C. Protogino y E.D. Sendra. 1983b. Estudio de la fauna ictícola. *En*: Estudio limnológico del embalse Río Tercero. Parte IV. Informe final, período 1977-1983, Dir. Nac. Energía Atómica-Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuélet".
- Froese, R. y D. Pauly (eds.). 2018. FishBase. Worldwide Web Electronic publication. www.fishbase.org, (06/2018)
- Fuentes, C.M. y R. Quirós. 1988. Variación de la composición de la captura de peces en el río Paraná, durante el período 1941-1984. *Inf. Téc. Dto. Aguas Continentales (INIDEP)*, nº 6: 1-78.
- Fujisawa, T y T.G. Barraclough. 2013. Delimiting Species Using Single-Locus Data and the Generalized Mixed Yule Coalescent Approach: A Revised Method and Evaluation on Simulated Data Sets. *Systematic Biology* 62(5): 707-724.
- Fujita, M.K., A.D. Leaché, F.T. Burbrink, J.A. Maguire y C. Moritz. 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 27(9): 480-488.
- Fuschini Mejía, M.C. 1994. El agua en las llanuras. Unesco/Orcyt. Montevideo, Uruguay.
- Fuster de Plaza, M.L. y E.E. Boschi. 1957. Desnutrición y deformaciones vertebrales en pejerreyes de los embalse de Córdoba. *Min. Agric. Ganad., Dpto. Invest. Pesqueras*: 1-26.

- Fuster de Plaza, M.L. y E.E. Boschi. 1961. Áreas de inmigración y ecología de la anchoa *Lycengraulis olidus* (Günther) en las aguas argentinas. (Pisces, fam. Engraulidae). *Contr. Inst. Biol. Mar.* 1(3): 127-183.
- Gabellone, N., A.E. Almirón y L. Solari. 1994. Desarrollo de estanques como ecosistema alternativo a partir de canteras de conchillas. *Tankay* 1: 308-310.
- Gallardo, J.M. 1970. Estudio ecológico sobre anfibios y reptiles del sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. Cienc. Nat. "B. Rivadavia", Zool*, 10(3): 27-63.
- Gállego, L., M. Linde y M.A. Bemvenuti. 1998. Aplicación práctica del uso de una función de clasificación para determinar especies del género *Odontesthes* (Osteichthyes, Atherinidae). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* 94: 105-111.
- García, M.L. 1987. Contribución al conocimiento sistemático y biológico de los atherinidae del Mar Argentino. Tesis doctoral N° 487, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), Argentina.
- García, M.L. y M.V. Cuello. 2004. Especies del género *Odontesthes* (Atheriniformes, Atherinopsidae) en ambientes continentales. Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad, Temaikén-Universidad CAECE-Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Escobar: 77.
- García M.L. y M.V. Cuello. 2005. Presencia de *Odontesthes retropinnis* (De Buen, 1953) (Atheriniformes: Atherinopsidae) en charcas artificiales de Los talas (Berisso, Buenos Aires). Resúmenes III Congreso Argentino de Limnología, Chascomús, Argentina.
- García, A.M, M.A. Bemvenuti, J.P. Vieira, D.M.L. Motta Marques, M.D.M. Burns, A. Moresco y M.V.L. Condini. 2006. Checklist comparison and dominance patterns of the fish fauna at Taim Wetland, South Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 4(2):261-268.
- García, G.; Pereyra, S.; Ríos, N.; Oviedo, S.; Rovere, G. y Lema, P. 2010. Tecnologías genómicas optimizando la caracterización genética del pejerrey (*Odontesthes* spp.) para su cultivo en emprendimientos productivos de Uruguay. *Agrociencia* 14(3): 224.

- García, G., N. Ríos, V. Gutiérrez, J.G. Varela, C.B. Fernández, B.G. Pardo y P.M. Portela. 2014. Promiscuous speciation with gene flow in silverside fish genus *Odontesthes* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from south western Atlantic Ocean basins. *PloS one* 9(8), e104659.
- García De Souza, J.R., P. Solimano, T. Maiztegui, C.R.M. Baigún y D.C. Colautti. 2015a. Effects of stocking density and natural food availability on the extensive cage culture of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in a shallow Pampean lake in Argentina. *Aquacult. Res.* 46(6):1332-1344.
- García De Souza, J.R., P. Solimano, T. Maiztegui, C.R.M. Baigún, M.C. Claps y D.C. Colautti. 2015b. Seasonality effects over the ecological aquaculture of the native zooplanktivorous fish from South America *Odontesthes bonariensis*. *Aquaculture*: 19 – 27.
- García Romero, N. 2001. Alteraciones patológicas del pejerrey (*Odontesthes bonariensis* C.) en ambientes naturales y bajo condiciones de cultivo. Revisión: 76-84. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- García Romeu, F. 1964a. Estudios histológicos e histoquímicas sobre el testículo del pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (C. V.). *Agro* 6(10): 5-39.
- García Romeu, F. 1964b. Sobre un caso de hermafroditismo ocasional en el pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (C. V.). *Agro* 6(10): 40-43.
- García Romeu, F. y J.R. Cordero Funes. 1964. variación estacional de la altura del epitelio de los conductos eferentes de testículos de pejerrey *Basilichthys bonariensis* (Cuv. Val.). *Agro* 6(10): 44-48.
- Garibaldi, L. 1996. List of animal species used in aquaculture. *FAO Fish. Circ.* 914, 38 pp.
- Gariboglio, M.V., E. Ebbeke y M. Merlasino. 1976. Bacterias indicadores de contaminación fecal en el contenido intestinal de peces de agua dulce. *Limnobiología* 1(3): 95-100.
- Garland, T. Jr y S. A. Kelly. 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. *J. Exp. Biol.* 209: 2344–2361.

- Gárriz, A., R.J. Menéndez-Helman y L.A. Miranda. 2015. Effects of estradiol and ethinylestradiol on sperm quality, fertilization, and embryo–larval survival of pejerrey fish (*Odontesthes bonariensis*). *Aquat Toxicol.* 167: 191-199.
- Gárriz, Á., S. Pamela y L.A. Miranda. 2017. Exposure to E2 and EE2 environmental concentrations affect different components of the Brain-Pituitary-Gonadal axis in pejerrey fish (*Odontesthes bonariensis*). *Ecotoxicol Environ Saf*, 144: 45-53.
- Gasulla, J., S.J. Picco, P. Carriquiriborde, F.N. Dulout y J.C. De Luca. 2016. Genotoxic effects induced by Cd+2, Cr+6, Cu+2 in the gill and liver of *Odontesthes bonariensis* (Piscies, Atherinopsidae). *Bull Environ Contam Toxicol* 96(5): 591-595.
- Gilbert, V.M. y M. Gómez. 1985. Reconocimiento de los recursos ictícolas de las lagunas La Dulce, Urre Lauquén y la Amarga. *Agro Pampeano*, Mrio. Econ. y Asuntos Agrarios, La Pampa, 2: 40-41.
- Girard, C. 1855. Abstract of a report to Lieut. Jas. M. Gilliss, U.S.N., upon the fishes collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chili. *Proc. Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia 7(6): 197-199.
- Godoy, J.A. 2009. La genética, los marcadores moleculares y la conservación de especies. *Ecosistemas* 18(1): 23-33.
- Gneri, F.S. y A. Nani. 1960. El dominio acuático, los peces y actividades económicas derivadas. *Suma Geografía*, V (2):177-272.
- Golani, D. y D. Mires. 2000. Introduction of fishes to the freshwater system of *Israel*. *Isr. J. Aquacult. / Bamidgeh* 52(2):47-60.
- Gómez, S.E. y J.C. Chebez.1996. Peces de la provincia de Misiones: 38-70. *En: Fauna misionera. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los vertebrados de la provincia de Misiones (Argentina)*, J.C. Chebez (Ed.), L.O.L.A, Buenos Aires.
- Gómez, S.E. y Ferriz, R.A. 2001. Algunos aspectos de la ecofisiología del pejerrey: 46-52. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Gómez, S.E., R. C. Menni, J. González Naya y L. Ramirez. 2007. The physical-chemical habitat of the Buenos Aires pejerrey, *Odontesthes bonariensis*

- (Teleostei, Atherinopsidae) with a proposal of a water quality index. *Environ. Biol. Fish* 78: 161-171.
- González, A., J.I. Fernandino y G.M. Somoza. 2015. Effects of 5 α -dihydrotestosterone on expression of genes related to steroidogenesis and spermatogenesis during the sex determination and differentiation periods of the pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 182: 1-7.
- González, A., J.I. Fernandino, G.L. Hammond y G.M. Somoza. 2017. Sex hormone binding globulin: Expression throughout early development and adult pejerrey fish, *Odontesthes bonariensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 247: 205-214.
- González-Castro, M., J.J. Rosso, E. Mabragaña y J.M. Díaz de Astarloa. 2016. Surfing among species, populations and morphotypes: Inferring boundaries between two species of new world silversides (Atherinopsidae). *C. R. Biol.* 339(1): 10-23.
- Gonzalez Regalado, T. 1945. Peces de los parques nacionales Nahuel Huapí, Lanín y Los Alerces. *An. Mus. Patagonia*, I: 121-138.
- González Regalado, T. y V. Mastrarrigo. 1948. Piscicultura. El pejerrey. *Mrio. Agric. Nac.*, Public. Misc. N° 268: 1-52.
- Gómez-Requeni, P., M.N. Kraemer y L.F. Canosa. 2012. Regulation of somatic growth and gene expression of the GH-IGF system and PRP-PACAP by dietary lipid level in early juveniles of a teleost fish, the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *J. Comp. Physiol. (B)* 182(4): 517-530.
- Gómez-Requeni, P., F. Bedolla-Cázares, C. Montecchia, J. Zorrilla, M. Villian, E.M. Toledo-Cuevas y F. Canosa. 2013. Effects of increasing the dietary lipid levels on the growth performance, body composition and digestive enzyme activities of the teleost pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Aquaculture*, 416: 15-22.
- Grosman, M.F. 1995. Seasonal variation in the silverside fish (*Odontesthes bonariensis*) diet. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litor.* 26(1): 9-18.
- Grosman, F. y M. Mancini. 2001. Alcances socioeconómicos de la pesca deportiva de pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Real. Econ*, 184: 106-121.

- Grosman, F y P. Sanzano. 2002. Mortandades de Pejerrey *Odontesthes bonariensis* originadas por floraciones de cianobacterias en dos ambientes de Argentina. *Revista AquaTIC*, nº 17.
- Grosman, F y P. Sanzano. 2003. ¿El pejerrey puede causar cambios estructurales en un ecosistema? *Biología Acuática* 20: 37-44
- Grosman, F., P. Sanzano y D. Agüeria. 2014. Aspectos bioecológicos del pejerrey *Odontesthes bonariensis* de la laguna de Monte. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, n.s. 4(1): 13-23.
- Grosman F., P. Sanzano, D. Agüería, G. González. 2001a. Gestión del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en una pesquería periurbana de argentina. *Revista AquaTIC* nº 14.
- Grosman, F., S. Sergueña, P. Sanzano, D. Agüería y G. González. 2001b. Fundamentos Biológicos para la gestión local del recurso pejerrey: 118-131. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Gubiani, E.A., L.C. Gomes y A.A. Agostinho. 2009. Length-length and length-weight relationships for 48 fish species from reservoirs of the Paraná State, Brazil. *Lakes & Reservoirs: Res. Manag.* 14(4): 289-299.
- Guilgur, L.G. 2008. Caracterización del sistema GnRHérgico en el pejerrey *Odontesthes bonariensis*: expresión génica, localización neuroanatómica y evolución de GnRH y sus receptores. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del General San Martín. 213 pp.
- Guilgur, L.G., L.A. Miranda y G.M. Somoza. 2003. Characterization of three GnRH cDNA sequences in the pejerrey fish *Odontesthes bonariensis*. *Fish. Physiol. Biochem.* 28(1-4): 39-40.
- Guilgur, L.G., C.A. Strüssmann y G.M. Somoza. 2009. mRNA expression of GnRH variants and receptors in the brain, pituitary and ovaries of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in relation to the reproductive status. *Fish. Physiol. Biochem.* 35(1): 157-166.
- Guilgur, L.G., G. Ortí, P.H. Strobl-Mazzulla, J.I. Fernandino, L.A. Miranda y G.M. Somoza. 2007. Characterization of the cDNAs encoding three GnRH forms in the pejerrey fish *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes) and the evolution of GnRH precursors. *J. Mol. Evol.* 64(6): 614-627.

- Günther, A. 1861. Catalogue of the acantopterygian fishes in the collection of the British Museum, Londres, II (25), 586pp.
- Günther, A. 1880. A contribution to the knowledge of the fish-fauna of the Río de la Plata. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 5(6): 7-13.
- Gutierrez, M., M.J. Barla y L.M. Giraudi. 1983. Alimentación de la población costera de *Astyanax eigenmanniorum* (COPE) (Pisces, Characiformes) del lago San Roque. *Rev. UNRC* 3(1): 131-141.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. Versión 3.26b
- Haro, J.G. y M. Gutierrez. 1985. Alimentación de *Oligosarcus jenynsi* (Günther) (Pisces, Characidae) en el lago San Roque (Córdoba, Argentina). *Acad. Nac. Ciencias* (Córdoba, Argentina), miscelánea nº 77: 3-13.
- Haro, J.G., M. Gutiérrez, A. Bistoni, W.R. Bertolio y A.S. López. 1986. Ictiofauna del río Primero (Suquía) (Córdoba, Argentina). *Hist. Nat.* 6(7): 53-63.
- Haro, J.G., A. Bistoni y M. Gutiérrez. 1987. Ictiofauna del río Segundo (Xanaes) (Córdoba, Argentina). *Acad. Nac. Ciencias* (Córdoba, Argentina), miscelánea nº 77: 3-13.
- Haro, J.G., M.A. Bistoni & M. Gutiérrez. 1996. Ictiofauna del río Tercero (Calamuchita) (Córdoba, Argentina). *Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina) Miscelánea*, 96: 3-10.
- Hartl, D. L. y A. G. Clark, 1997. Principles of Population Genetics. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 542 pp. Hebert P.D., A. Cywinska, S.L. Ball y J.R. deWaard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. B: Biolog. Sci.* 270(1512): 313-321.
- Hattori R.S., J.I. Fernandino, A. Kishii, H. Kimura, T. Kinno, M. Oura, G.M. Somoza, M. Yokota, C.A. Strüssmann y S. Watanabe. 2009. Cortisol-induced masculinization: does thermal stress affect gonadal fate in pejerrey, a teleost fish with temperature-dependent sex determination? *PLOS one*, 4(8) e6548.

- Heras, S. y M.I. Roldán. 2011. Phylogenetic inference in *Odontesthes* and *Atherina* (Teleostei: Atheriniformes) with insights into ecological adaptation. *C. R. Biol.* 334(4): 273-281.
- Hubbs, C.L. 1918. *Colpichthys*, *Thyrinops*, and *Austromenidia*, new genera of Atherinoid fishes from the New World. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 305–308.
- Hughes, L.C., G.M. Somoza, B.N. Nguyen, , J.P. Bernot, M. González- Castro, J.M. Díaz de Astarloa y G. Ortí. 2017. Transcriptomic differentiation underlying marine- to- freshwater transitions in the South American silversides *Odontesthes argentinensis* and *O. bonariensis* (Atheriniformes). *Ecol. Evol.* 7 (14): 5258-5268.
- Humphries, J.M., F. Bookstein, B. Chernoff, G. Smith, R. Elder y S. Ross. 1981. Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Sys. Zool.* 30(3): 291-308.
- Iches, L. 1910. Le “Pejerrey” *Atherinichthys bonariensis* (C. V.) et son introduction en Francia. *Bull. Soc. Aclimat.* 57: 245-250.
- Inazawa, J., R.S. Hattori, M. Oura, M. Yokota y C.A. Strüssmann. 2011. Temperature effects on sex differentiation of the reciprocal hybrids of *Odontesthes bonariensis* and *Odontesthes hatcheri* (Atherinopsidae). *Aquacult. Res.* 42(6): 746-753.
- Irwin D., T. Kocher y A. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. *J. Molec. Evolution.* 32(2): 128-144.
- Ito, L.S., M. Yamashita y C.A. Strüssmann. 2002. Dynamics of heat-induced germ cell loss in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *Fish. Sci.* 68(supl 2): 1313-1314.
- Ito, L.S., M. Yamashita y C.A. Strüssmann. 2003a. Histological process and dynamics of germ cell degeneration in pejerrey *Odontesthes bonariensis* larvae and juveniles during exposure to warm water. *J. Exp. Zool. A Comp. Exp. Biol.* 297(2): 169-179.

- Ito, L.S., M. Yamashita, C. Takahashi y C. A. Strüssmann. 2003b. Gonadal degeneration in sub-adult male pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) during exposure to warm water. *Fish Physiol. Biochem.* 28(1): 421-423.
- Ito, L.S., M. Yamashita, F. Takashima y C. A. Strüssmann. 2005. Dynamics and histological characteristics of gonadal sex differentiation in pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) at feminizing and masculinizing temperatures. *J. Exp. Zool.* 303A: 504-514
- Ito, L.S., A.M. Cornejo, M. Yamashita y C.A. Strüssmann. 2008a. Thermal threshold and histological process of heat-induced sterility in adult pejerrey (*Odontesthes bonariensis*): a comparative analysis of laboratory and wild specimens. *Physiol. Biochem. Zool.* 81(6):775-84.
- Ito, L.S., C. Takahashi, M. Yamashita, C.A. Strüssmann. 2008b. Warm water induces apoptosis, gonadal degeneration, and germ cell loss in subadult pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atheriniformes). *Physiol Biochem Zool.* 81:762-774.
- Ivantsoff, W. y L.E.L.M. Crowley. 1991. Review of the Australian silverside fishes of the genus *Atherinomorus* (Atherinidae). *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 42(5):479-505.
- Iwaszkiw, J.M. y L.R. Freyre. 1980. Fecundidad del pejerrey *Basilichthys bonariensis* (Pises Atherinidae) del embalse río Tercero, Córdoba. *Limnobiós* 2(1): 36-49.
- Iwaszkiw, J.M., F. Firpo Lacoste y A. Jacobo. 2010. Relevamiento de la ictiofauna de la laguna Camba Cué, isla Apipé Grande, Corrientes, Argentina. *Rev. Museo Argentino Cienc. Nat., n.s.*, 12(1): 81-90.
- Jaureguizar, A.J., A. Solari, F. Cortés, A.C. Milessi Millan, M.I. Militelli, M.D. Camiolo, L.C. Tejedor, M. García y M.L. García. 2016. Fish diversity in the Río de la Plata and adjacent waters: an overview of environmental influences on its spatial and temporal structure. *J. Fish. Biol.* 89(1): 569-600.
- Jhingran, V.G. y V. Gopalakrishnan. 1974. A catalogue of cultivated aquatic organisms. *FAO Fish. Tech. Pap.*, Roma, 130: 1-83.

- Jordan, D.S. y C.L. Hubbs. 1919. Studies en ichthyology. A monographic review of the family of Atherinidae or Silversides. Leland Stanford Univ., Ser, 1-87.
- Kaisin, F.J. y A.S. Bosnia. 1987. A survey on the argentinian reservoirs (Part. I). Atlas Copco Aqua Technique, 81 pp.
- Karube, M., J.I. Fernandino, P.H. Strobl-Mazzulla, C.A. Strüssmann, G. Yoshizaki, G.M. Somoza y R. Patiño. 2007. Characterization and expression profile of the ovarian cytochrome p-450 aromatase (cyp19a1) gene during the thermolabile sex determination period in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *J. Exp. Zool.*, 307A, 625–636.
- Kimura, M. 1983. The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, 367 pp.
- King, T. y T. Burke. 1999. Special Issue on Gene Conservation: Identification and Management of Genetic Diversity. *Mol. Ecol.* 8:1-3.
- Kocher TD, Thomas WK, Meyer A, Edwards SV, Pääbo S, Villablanca FX, Wilson AC. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86(16): 6196-6200.
- Kopprio, G.A., M. Graeve, G. Kattner y R.J. Lara. 2015. Fatty acid composition of wild *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) larvae: implications on lipid metabolism and trophic relationships. *J. App. Ichthyol.* 31(4): 752-755.
- Kopprio, G.A., R.H. Freije, C.A. Strüssmann, G. Kattner, M.S. Hoffmeyer, C.A. Popovich y R.J. Lara, 2010. Vulnerability of pejerrey *Odontesthes bonariensis* populations to climate change in pampean lakes of Argentina. *J. Fish. Biol.* 77: 1856–1866.
- Koshimizu, E., C.A. Strüssmann, N. Okamoto, H. Fukuda y T. Sakamoto. 2010. Construction of a genetic map and development of DNA markers linked to the sex-determining locus in the Patagonian pejerrey (*Odontesthes hatcheri*). *Mar. Biotechnol.* 12(1): 8-13.
- Koshimizu, E., C.A. Strüssmann, E.D. Tejedor, N. Okamoto, H. Fukuda y T. Sakamoto. 2009. Development of polymorphic microsatellite loci for two Atherinopsid fishes, pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) and Patagonian pejerrey (*O. hatcheri*). *Mol. Ecol. Res.* 9: 1460-1466.

- Kuwayama, R. y T. Ozawa. 2000. Phylogenetic relationships among european red deer, wapiti, and sika deer inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenetics Evol.* 15(1):115-123
- Lahille, F. 1895. Faunas locales argentinas. I. Lista de los pescados recogidos en los alrededores de La Plata (Prov. De Bs. As.) durante el año 1894, y conservado en colecciones del Museo de La Plata. *Rev. Mus. La Plata* 6: 265-274.
- Lahille, F. 1912. Mortandad de peces en el Río de la Plata. *Bol. Mrio. Agric.* 14(11-12): 1374-1390.
- Lahille, F. 1929. El pejerrey. *Bol. Mrio. Agric. Nac.* 28(3): 260-395.
- Lahille, F. 1930. Algunos peces argentinos. *Asoc. Esc. "Manuel Belgrano"* 16: 1-39.
- Legendre, P. 2001. Model II regresión. User's guide. Département de Sciences Biologiques, Université de Montréal, Montréal.
- Legendre, P. y L. Legendre. 1998. *Numerical ecology*. 2nd English edition, Elsevier Science. Ámsterdam.
- Legendre, P. y L. Legendre. 2012. *Numerical ecology*. 3rd English edition, Elsevier Science. Ámsterdam.
- Librado, P. y Rozas, J. 2009. DnaSP v5 a Software for Comprehensive Analysis of DNA Polymorphism Data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Lichtenstein, G., M. Elisio y L.A. Miranda. 2010. Development of sperm cryopreservation techniques in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Aquaculture* 306(1-4): 357-361.
- Liotta, J. 2005. *Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina*. ProBiota, Serie Documentos N°3, FCNyM, UNLP. Buenos Aires, 654 pp.
- Litz, T.O. y S. Koerber. 2014. Check list of the freshwater fishes of Uruguay (CLOFFUY). *Ichthyological Contributions of Peces Criollos* 28: 1-40
- López, H.L. 1987. Apuntes ictiológicos de la laguna de Lobos (Pcia. Bs. As). *Bol. Asoc. Arg. Limnol.* 5: 15-16.

- López, H.L. y M.L. García. 2001. Aspectos históricos e importancia regional del pejerrey bonaerense: 15-20. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- López, H.L., R.C. Menni y A.M. Miquelarena. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática* 12, 50 pp.
- López, H. L., R. C. Menni y A. M. Miquelarena. 2002. Lista crítica comentada de los peces del Río de la Plata. *En: Protección Ambiental del Río de la Plata y su Frente Marítimo: prevención y control de la contaminación y preservación de hábitats*. PNUD/GEF/RLA/99/G31.
- López, H.L., A.M. Miquelarena y R.C. Menni. 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *ProBiota*, Serie Técnica y Didáctica nº 5, 85 pp.
- López, H.L., L.C. Protogino y J.E. Mantinian. 2009. Ictiofauna de los arroyos de la Reserva de Biosfera Parque Costero del Sur: 262-273. *En: J. Athor (edit.). Parque Costero del Sur: Magdalena y Punta Indio*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, 496 pp.
- López, H.L., R.C. Menni, M. Donato y A.M. Miquelarena. 2008. Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. *J. Biogeogr.* 35: 1564–1579
- López, H.L., A. Rodríguez Capítulo, J.R. Casciotta y J.M. Iwaszkiw. 1989. Caracterización limnológica preliminar de la laguna El Hinojo (trenque Lauquen, Provincia de Buenos Aires). Informe Inst. Limnología “Dr. Raúl A. Ringuelet”, Comisión de Inv. Cient. Prov. Bs. As.
- Loubens, G. y F. Osorio. 1988. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. III. *Basilichthys bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Pisces, Atherinidae). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 21(2): 153-177.
- Loureiro M., M. Zarucki, I. González, N. Vidal y G. Fabiano. 2013. Peces continentales: 91-112. *En: Soutullo A., C. Clavijo y J.A. Martínez-Lanfranco (eds). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. DINAMA, Montevideo, 222 pp.

- Lowe, A., S. Harris y P. Ashton. 2004. Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application. Wiley-Blackwell (eds), 344 pp. ISBN: 978-1-4051-0033-5
- Luchini, L., R. Quirós y T. Avedaño. 1984. Cultivo del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) en estanques. *Mem. Asoc. Latinoamer. Acuicult.* 5(3): 581-587.
- Lüling, K.H. 1978. Die Wiederentdeckung und die erste Ausstellung des Patagonischen Messingsalmers, *Gymnocharacinus bergi*, in einem Schvaquarium. *Zool. Garden* 48(2/3): 167-176.
- Luzian, J. 1983. Todos los sueños, páginas de Chascomús. Ed. del Lago, Chascomús, 122 pp.
- Mac Donagh, E.J. 1928. Estudio preliminar de la ecología del pejerrey en las lagunas de Monte y Cochicó (Guamini). *An. Ofic. Quim. La Plata* 1(2): 1-39.
- Mac Donagh, E.J. 1931a. El pejerrey de la laguna de Monte (Guamini) en 1927-1928. *Notas Mus. La Plata* 1: 291-321
- Mac Donagh, E.J. 1931b. Sobre las formas bonaerenses de *Crenicichla lacustris* (Castelnau) (Pisces, Cichlidae). *Notas Mus. La Plata* 1: 87-97.
- Mac Donagh, E.J. 1931c. La ecología del pez dientado (*Acestrorhamphus jenynsi*) en la laguna de Cochicó y estudio lepidológico de la especie. *Notas Mus. La Plata* 1: 255-289.
- Mac Donagh, E.J. 1934. El pez "dientado" de la laguna Alsina. *Notas Mus. La Plata* 3(1): 183-197.
- Mac Donagh, E.J. 1945. Pesca de una "carpa de espejuelos" en el Río de la Plata. *Notas Mus. La Plata, Zool.*, 10(89): 315-325.
- Mac Donagh, E.J. 1946. Piscicultura del pejerrey en el arrozal de la Facultad de Agronomía de La Plata. *Rev. Fac. Agron. La Plata* (3ª época) 26(1946): 33-50.
- Mac Donagh, E.J. 1948. Sobre la cría de carpas y pejerreyes en la provincia de San Luis. *Notas Mus. La Plata* 13(114): 313-325.
- Malabarba L.R. y B. Dyer. 2002. Description of three new species of the genus *Odontesthes* from the rio Tramandai drainage, Brazil (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 13(3): 257-272.

- Mallo, D. y D. Posada. 2016. Multilocus inference of species trees and DNA barcoding. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 371.1702: 20150335.
- Mancini, M. y F. Grosman. 1998. Aspectos Poblacionales del Pejerrey *Odontesthes bonariensis* en el Embalse Río Tercero, Córdoba. *Natura Neotropicalis*, 2(29), 137-143.
- Mancini, M. y F. Grosman. 2001. Efecto de la pesca deportiva sobre una población de pejerrey *Odontesthes bonariensis*: 105-110. *En*: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Mancini, M. y F. Grosman. 2004. Estructura y funcionamiento de la pesquería recreacional del Pejerrey *Odontesthes bonariensis* en la laguna de Suco (Córdoba), Argentina. *Revista AquaTIC*, 20: 20-31.
- Mancini, M., De Prada, J y H. Gil. 2001. Viabilidad económica de la instalación de una pesquería recreativa de pejerrey *Odontesthes bonariensis*: 163-170. *En*: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Mancini, M.; I. Nicola; A. Larriestra; V. Salinas. 2005. Patrones de riesgo e implicancias de la presencia de *Contracaecum* sp. (Nematoda, Anisakidae) en pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinopsidae). *Biol. Acuát.*, 22: 197-202.
- Mancini, M., I. Nicola, V. Salinas y C. Bucco. 2009. Biología del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinopsidae) de la laguna Los Charos (Córdoba, Argentina). *Rev. peru. biol.* 15(2): 65-71
- Mancini, M.; C. Rodriguez; C. Prospero; V. Salinas; C. Bucco. 2006. Main diseases of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in central Argentina. *Pesqui. Vet. Brasil.* 26(4): 205-210.
- Mancini, M., C. Bucco, V. Salinas, A. Larriestra, R. Tanzola y S. Guagliardo. 2008. Seasonal variation of parasitism in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from La Viña reservoir (Córdoba, Argentina). *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 17(1): 28-32.

- Mancini, M., F. Grosman, B. Dyer, García, O. Del Ponti, P. Sanzano y V. Salinas, 2016. Taxonomía y distribución de los pejerreyes. Un panorama complejo y desafiante. *En: Pejerreyes del sur de América: aportes al estado de conocimiento con especial referencia a Odontesthes bonariensis*. Editorial Unirío. Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina, 280pp.
- Marelli, C. A. 1924. Elenco sistemático de la fauna de la provincia de Buenos Aires (Procordados y Vertebrados). *Mem. Mrio. Obras Publ.*, 1922-1923: 536-682.
- Marini, T.L. 1934. La piscicultura en nuestro país y en los E.E.U.U. Conf. Inst. Cult. Arg. Nort. Bs. As., 25 de octubre de 1933, 15 pp.
- Marini, T.L. y R.L. López. 1963. Recursos acuáticos vivos. I. Evaluación de recursos naturales de la Argentina 7: 1-266.
- Marrero Galindez, A. 1950. *Flechas de plata. Atherinidos argentinos. Pejerreyes y Laterinos*. Ed. Breitman, Bs. As., 157 pp.
- Martinazzo Gimenez, L.B. 2011. Sistemática, filogenia y fitogeografía de las ranas *Atelognathus patagonicus* y *Atelognathus praebasalticus*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de la Plata (UNLP). 124pp.
- Martinez, E. 1983. Peces. En: Flora y fauna de la provincia del Chaco. Fuerza Aérea Argentina, Cdo. Reg. Aérea, 1 lam. Área Nor.
- Martinez Achenbach, G. y A.A. Bonetto. 1957. Nota acerca de los nombres vernáculos de peces en el Paraná medio. *An. Mus. Prov. C. Nat. Fno. Ameghino, Zool.*, 1(2): 1-11.
- Martínez Palacios, C.A., I.S. Racotta, M.G. Ríos-Durán, E. Palacios, M. Toledo-Cuevas y L.G. Ross. 2006. Advances in applied research for the culture of Mexican silversides (Chirostoma, Atherinopsidae). *Biocell*, 30(1): 137-148.
- McBride, M.C., D.J. Hasselman, T.V. Willis, E.P. Palkovacs y P. Bentzen. 2015. Influence of stocking history on the population genetic structure of anadromous alewife (*Alosa pseudoharengus*) Maine rivers. *Conserv. Genet.* 5: 1209-1223.
- McKittrick, M.C. y Zink, R.M. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor* 90: 1-14.

- Menéndez-Helmann R.J., L.A. Miranda, M. dos Santos Afonso y A. Salibián. 2015. Subcellular Energy Balance of *Odontesthes bonariensis* Exposed to a Glyphosate-based Herbicide. *Ecotoxicol Environ Saf* 114: 157 – 163.
- Menezes, N.A., P.A. Buckup, J.L. Figueiredo y R.L. Moura. 2003. Catálogo das Espécies de Peixes Marinhos do Brasil. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. 158 pp.
- Menni, R. C. 1983. Los peces en el medio marino. Estudio sigma, Buenos Aires, 169 pp.
- Menni, R. C. 2004. *Peces y ambientes en la Argentina continental*. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales nº 5, 316 pp.
- Menni, R.C. y A.E. Almirón. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. *Neotropica* 40: 75-85.
- Menni, R.C. y S.E. Gómez. 1995. On the habitat and isolation of *Gymnocharacinus bergi* (Osteichthyes: Characidae). *Environ. Biol. Fish.* 42: 15-23.
- Menni, R.C. y H.L. López. 1978. Peces de agua dulce de la Argentina: 97-105. *En: Guía para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces*, J.P. Needham y P.R. Needham (eds.), Ed. Reverté, Barcelona, España.
- Mennu Marque, S. y H.F. Fernández, M.B. 1983. Estudio limnológico del Embalse La Florida-San Luis. *Dir. Rec. Nat. Renovables (San Luis)*: 1-15.
- Menone, M.L., J.A. De Moreno, V.J. Moreno, A.L. Lanfranchi, T.L. Metcalfe y C.D. Metcalfe. 2000. PCBs and organochlorines in tissues of silverside (*Odontesthes bonariensis*) from a coastal lagoon in Argentina. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 38(2): 202-208.
- Miquelarena, A.M. 1982. Estudio comparado del esqueleto caudal en peces caracoideos de la República Argentina. II. Familia Characidae. *Limnobiós* 2(5): 277-304.
- Miranda, L.A. y G.M. Somoza. 2001. Biología reproductiva del pejerrey *Odontesthes bonariensis*: diferenciación sexual y endocrinología de la reproducción. Aspectos básicos y su potencial aplicación en acuicultura: 41-46. *En:*

Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, F. Grosman (ed.) 212 pp.

- Miranda, L.A. y G.M. Somoza. 2009. Spawning induction of pejerrey *Odontesthes bonariensis* in captivity using sustained-release gonadotropin releasing hormone agonist implants. *Aquacult. Res.* 41(1): 129-134.
- Miranda L.A., M.C. Cassará y G.M. Somoza. 2005. Increase of milt production by hormonal treatment in the pejerrey fish *Odontesthes bonariensis*. *Aquac Res.* 36: 1473–1479.
- Miranda, L.A., L.G. Guilgur y G.M. Somoza. 2003. Molecular cloning of cDNAs encoding FSH- β and LH- β subunits in the pejerrey fish, *Odontesthes bonariensis*. *Fish Physiol. Biochem.* 28(1-4): 101-102.
- Miranda, L.A., P.H. Strobl-Mazzulla y G.M. Somoza. 2002. Ontogenetic development and neuroanatomical localization of growth hormone-releasing hormone (GHRH) in the brain and pituitary gland of pejerrey fish *Odontesthes bonariensis*. *Int. J. Dev. Neurosci.* 20(6): 503-510.
- Miranda, L.A., C.A. Strüssmann y G.M. Somoza. 2001a. Immunocytochemical identification of GtH1 and GtH2 cells during the temperature-sensitive period for sex determination in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 124(1): 45-52.
- Miranda, L.A., C.A. Strüssman y G.M. Somoza. 2009. Effects of light and temperature conditions on the expression of GnRH and GtH genes and levels of plasma steroids in *Odontesthes bonariensis* females. *Fish Physiol Biochem*, 35: 101-108.
- Miranda, LA., T. Chalde, M. Elisio y CA. Strüssmann. 2013. Effects of global warming on fish reproductive endocrine axis, with special emphasis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 192: 45–54.
- Miranda, L.A., R.U. Escaray, J.F. Bustingorry y G.M. Somoza. 2001b. Effects of photoperiod and human chorionic gonadotropin (hCG) administration on spermiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *RAPA*, 21: 95-105.

- Miranda, L.A., G.E. Berasain, C.A.M. Velasco, Y. Shirojo y G.M. Somoza. 2006. Natural spawning and intensive culture of pejerrey *Odontesthes bonariensis* juveniles. *BIOCELL* 30(1): 157-162
- Miranda, L.A., P.H. Strobl-Mazzulla, C.A. Strüssmann, I. Parhar y G.M. Somoza. 2003. Gonadotropin-releasing hormone neuronal development during the sensitive period of temperature sex determination in the pejerrey fish, *Odontesthes bonariensis*. *General and Comparative Endocrinology*, 132(3): 444-453.
- Miranda, L.A., C.A. Strüssmann, L.G. Guilgur, P.H. Strobl- Mazzulla y G.M. Somoza. 2007. Cloning of FSH- β , LH- β and glycoprotein hormone α subunits in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes): expression profile and relationship with GnRH expression and plasma sex steroid levels in male fish. *J. Fish. Biol.* 71(6): 1571-1589.
- Miranda Ribeiro, A. de. 1915. Fauna brasiliense. Peixes. *Archivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*. 17: 1-127
- Mirande, J.M. y S. Koerber. 2015. Checklist of the freshwater fishes of Argentina (CLOFFAR). *Ichthyological Contributions of Peces Criollos* 36: 1-68.
- Mituta, T. 2001. La historia del pejerrey en Japón: 21-24. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Mollo, S.M. 1973. Contribución al conocimiento del otolito sagitta de los atherinidos argentinos. I. *Basilichthys bonariensis* (Pisces, Atherinomorpha). *Physis B* 32(85): 287-295.
- Mollo, S.M. 1981. Otolitos de peces de la laguna de Chascomús (Provincia de Buenos Aires). Análisis y consideraciones para su identificación en estudios tróficos. *Limnobiós* 2(4): 253-263.
- Monferran, M., P. Garnero, D. Wunderlin y M. de los A. Bistoni. 2016. Potential human Elath risks from metals and As via *Odontesthes bonariensis* consumption and ecological risk assessments in a eutrophic lake. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 129: 302-310.

- Montaner, A.D., M.K. Park, W.H. Fischer, A.G. Craig, J.P. Chang, G.M. Somoza, J.E. Rivier y N.M. Sherwood. 2001. Primary structure of a novel gonadotropin-releasing hormone in the brain of a teleost, pejerrey. *Endocrinology* 142(4): 1453-1460.
- Moore, W.S. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: Mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution* 49: 718–726.
- Morato-Fernandes, J., R.A. Tavares, C.B. Rocha, J.L.O.F. Pouey y S.R.N. Piedras. 2013. Benzocaine and clove oil as anesthetics for pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) fingerlings. *Arq. Bras. Med. Vet. Zool.* 65(5): 1441-1446.
- Moreno, C. y G. Revuelta. 1968. Un nuevo pez en aguas continentales chilenas: *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns) 1842 (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). *Not. Men. Mus. Nac. Hist. Nat.* 12(143): 8-11.
- Moresco, A. y M.A. Bemvenuti. 2006. Biología reproductiva do peixe-rei *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (Atherinopsidae) da região marinha costeira do sul do Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 23(4): 1168-1174.
- Moritz, C. 1994. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review. *Mol. Ecol.* 3(4): 401-411.
- Muñoz, P., C. Quezada-Romegialli, I. Vila y D. Véliz. 2011. Cross-amplification of microsatellites from the Atherinopsidae *Odontesthes perugiae* and *Odontesthes argentinensis* to Chilean silversides of the genus *Odontesthes* and *Basilichthys*. *Gayana* 75(2): 182-186
- Nakamura, I., T. Inada, M. Takeda y H. Hatanaka, 1986. Important fishes trawled off Patagonia. *Japan Marine Fishery Resource Research Center*, Tokyo. 369 p.
- Nardez Sirol, R., G. Phonlor y L. A. Sampaio. 1997. Shynchronization of the hatching time of the silverside *Odontesthes bonariensis* (Teleostei: Atherinopsidae) through temperate, salinity, and oxygen stimuli. *Arq. Biol. Tecnol.* 40(3): 688-692.
- Natali, G.L. 1986. Caracterizzazione citogenética di *Basilichthys* (*Odontesthes*) *bonariensis* (Pisces, Atherinidae) una especie argentina introdotta in Italia.

- Tesis de Laurea. Dip. di Biología animale e dell'Uomo, l'Università di Roma "La Sapienza".
- Nelson, J.S., T.C. Grande y M.V. Wilson. 2016. *Fishes of the World*. 5th edition. J. Wiley & Son (eds). New Jersey, USA, 707 pp.
- Network. 1999-2018. DNA Alignment Software version 4.611. Copyright Fluxus Technology, England.
- Nion, H. 1971a. Estudio de las variaciones de la relación largo-peso del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) de la laguna del Sauce. *CARPAS/5/D. Téc.* 22: 1-13.
- Nion, H. 1971b. Estudio de campo del contenido estomacal del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) de la laguna del Sauce. *CARPAS/5/D. Téc.* 23: 1-7.
- Nion, H. 1971c. Distribución de la longitud total del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) capturado con arte de enmalle. *CARPAS/5/D. Téc.* 24: 1-21.
- Nion, H., C. Ríos y P. Menezes. 2002. Peces del Uruguay. Lista Sistemática y nombres comunes. *DINARA/INFOPESCA*, Montevideo, Uruguay.
- Nixon, K.C. y Wheeler, Q.D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, 6: 211–223
- Olazarri, J., A. Mones, A. Ximenez y M.E. Philippi. 1970. Lista de los ejemplares-tipo depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, Uruguay. I Chordata. *Col. Zool. Mus. Montevideo*, 131(10): 1-12.
- Olivier, S.R. 1959. Sequías, inundaciones y aprovechamiento de las lagunas bonaerenses con especial referencia al desarrollo futuro de la piscicultura. *Agro* 1(2): 1-94.
- Olivier, S.R. 1961. Estudios limnológicos en la laguna Vitel (partido de Chascomús, Bs. As., Arg.) *Agro* 3(6): 1-128.
- Olivier, S.R. 1969. Elementos de ecología. El ambiente acuático. *Publ. Cent. Inv. Cient. Río Negro*, 174 pp.
- Orrego Aravena, R. 1970. Vertebrados de La Pampa. Biblioteca Pampeana, ser. Folletos 13: 3-31.

- Ostrowski de Nuñez, M. 1964. Estudios biológicos sobre *Diplostomus mordax* del cerebro del pejerrey *Basilichthys bonariensis* (Trematoda). *Geotrópica* 10(33): 114-119.
- Ostrowski de Nuñez, M. 1968. Sobre ciclo biológico de *Austrodiplostomun mordax* Szidat-Nani 1951. *Neotrópica* 14(44): 85-88.
- Ostrowski de Nuñez, M. 1977. El ciclo biológico de *Diplostomun* (*Austrodiplostomun*) *compactum* (Lutz, 1928) Dubois 1970 (*Austrodiplostomun mordax* Szidat y Nani, 1951) (Trematoda, Diplostomatidae). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "B. Rivadavia" Parasit.* 2(2): 7-63.
- Pacheco Marino, S.G., M.N. Cabello y A. Salibián. 2011. Effect of three fungicides on in vitro growth of *Fusarium solani* and *Fusarium semitectum*, parasitic on *Odontesthes bonariensis* eggs. *Int. J. Environ. Health* 5(4): 293-303.
- Pacheco Marino, S.G., M.M. Steciow y C. Barbeito. 2009. First report of Saprolegniosis on eggs and a juvenile of "Argentinian silverside" (*Odonthestes bonariensis*). *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* 29(1): 10.
- Pacheco Marino, S.G., M.N. Cabello, M.I. Dinolfo, S.A. Stenglein, M.C.N. Saparrat y A. Salibián. 2015. Pathogenic ability and saline stress tolerance of two *Fusarium* isolates from *Odonthestes bonariensis* eggs. *Rev. Iberoam. Micol.* 33(1): 13-20.
- Padín, O.H., N.R. Iriart, ON.O. Oldani y M.L. Testan. 1990. Evaluación del número, biomasa y estado sanitario de la población de peces de la laguna de Monte (Monte Hermoso, Provincia de Buenos Aires). Inf. Presentado a la Municip. de Monte Hermoso.
- Paiva, M.P. y A.C. Scheffer. 1982. Maturidade e reprodução do peixe-rei *Odonthestes bonariensis* (Valenciennes) na bacia do Rio Jacui (Brasil). *Cien. Cult.* 34(12): 1649-1653.
- Panattieri, A.E. y D. del Barco. 1980. Peces de la provincia de Santa Fe. CYTA, Mrio. *Agric. Y Ganad., Santa Fe* 16: 20-22.
- Paoloni, J.D., O.C. Tujchneider y J.A. Luque. 1972. Caracterización hidrológica de la cuenca del Río Sauce Grande en primera fase. *Investigaciones Agropecuarias INTA* 5 (9): 1-20.

- Parra, O.O., D. Aviles, J. Becerra, V. Dela Rosa y R. Montoya. 1986. Primer registro de floración de algas verde-azules en Chile: Informe preliminar. *Gayana, Bot.* 43(1-4): 15-17.
- Pazos, R.S., T. Maiztegui, D.C. Colautti, A.H. Paracampo y N. Gómez. 2017. Microplastics in gut contents of coastal freshwater fish from Río de la Plata estuary. *Mar Pollut Bull* 122(1-2): 85-90.
- Pequeño, G., 1989. Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada. *Rev. Biol. Mar.*, Valparaiso 24(2):1-132.
- Pérez, M.R., J.I. Fernandino, P. Carriquiriborde y G.M. Somoza. 2012. Feminization and altered gonadal gene expression profile by ethinylestradiol exposure to pejerrey, *Odontesthes bonariensis*, and a South American teleost fish. *Environ. Toxicol. Chem.* 31(5): 941-946.
- Pertoldi, C., R. Bijlsma y V. Loeschcke. 2007. Conservation genetics in a globally changing environment: Present problems, paradoxes and future challenges. *Biodivers. Conserv.* 16(14): 4147-4163.
- Perugia, A. 1891. Appuntit sopra alcuni pesci sudamerlcanni conservati nel Museo Civico di Storia Naturale de Genova. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 2^o ser., 10(30), 1890-1891: 620.
- Phonlor, G. Y C.B. Cousin. 1997. Early lifehistory of silverside fishes, p. 136–141. *In: Subtropical convergence environments: the coast and seain Southwestern Atlantic.* U. Seeliger, C. Ode-brecht, and J.P. Castello (eds.). Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Phonlor, G. y L. A Sampaio. 1992. Effect of salinity on growth and survival of *Odontesthes argentinensis* larvae. *Arq. Biol. Technol.* 35: 153-158.
- Phonlor G. y L. A. Sampaio. 1995. Growth of the estuarine silverside *Odontesthes* sp. (Pisces: Atherinidae) larvae. *Publção esp. Inst. Oceanog.* 11: 211-216.
- Phonlor, G. y L.E.C. Vinagre. 1990. Fertilização artificial, incubação, crescimento e sobrevivência da larva de *Odontesthes humensis* (de Buen, 1953) criadas em laboratório. *Rev. Bras. Biol.* 50: 335-343

- Pianta de Risso, E.N. y F.J.J. Risso. 1953. Los pejerreyes de la laguna "Salada Grande", Pedro Luro, Partido de Villarino, Provincia de Buenos Aires. *Trabajos del Museo de Tres Arroyos* 1(2): 3-24.
- Piedras, S.R.N y J.L.O.F. Pouey. 2004. Alimentação de alevinos de peixe-rei (*Odontesthes bonariensis*) com dietas naturais e artificiais. *Ciência Rural* 34(4): 1203-1206.
- Piedras, S.R.N y J.L.O.F. Pouey. 2005. Alimentação do peixe-rei (*Odontesthes bonariensis*, Atherinopsidae) nas lagoas Mirim e Mangueira, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.* 95(2): 117-120
- Piedras, S.R.N., P.R.N. Moraes, J.E. Oliveira, M.B. De Leon y M.A. Olivera. 1992. Observações preliminares sobre o povoamento de açudes na zona sul do RS com peixe-rei de água doce. In: Encontro Rio-Grandese de Técnicos de Aquicultura, 2. Proceedings Rio Grande: 31-38.
- Piedras, S.R.N, J.L. Osório Fernandes, I. Sobral Motoyama y G.B. Martins. 2009. Efeito de diferentes concentrações de salinas (NaCl) na sobrevivência de embriões de peixe-rei *Odontesthes bonariensis* e *Odontesthes humensis*. *Biotemas*, 22 (3): 235-238.
- Pigliucci, M., Murren, C.J., Schlichting, C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209: 2362-2367; doi: 10.1242/jeb.02070
- Piñero, D., J. Caballero-Mellado, D. Cabrera-Toledo, C. Canteros, A. Casas, América Castañeda, A. Castillo, R. Cerritos, O. Chassin-Noria, P. Colunga-García, P. Delgado, P. Díaz-Jaimes, L. Eguiarte, A. Escalante, B. Espinoza, A. Fleury, S. Flores, G. Fragoso, J. González-Astorga, V. Islas, E. Martínez, F. Martínez, J. Martínez-Castillo, A. Mastretta, R. Medellín, L. Medrano-González, F. Molina-Freaner, B. Morales, A. Munguía, E. Payró de la Cruz, M. Reyes-Montes, M. Robles, G. Rodríguez-Arellanes, L. Rojas-Bracho, R. Romero-Martínez, J. Sahaza-Cardona, R. Salas, E. Sciutto, C. Baker, Y. Schramm, C. Silva, V. Souza, M. Taylor, J. Urbán, M. Uribe-Alcocer, M. Vázquez, E. Vázquez-Domínguez, A. Vovides, A. Wegier, A. Zaldívar y G. Zúñiga. 2008. La diversidad genética como instrumento para la conservación y el aprovechamiento de la biodiversidad: estudios en especies mexicanas: 437-494, en: *Capital natural de*

México: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Vol. I. CONABIO, México, 621 pp.

Porcaro, G, J. Imeroni, P. Sanzano, H. Pettinato y E. D' Amico. 2001. Desove natural del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en estanques mediante el uso de plantas artificiales: 62-64. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.

Prodohl, P.A. y J.A. Levy. 1989. Genetic study of Atherinidae fishes of Mangueira Lagoon (RS-Brazil). *Comp. Biochem. Physiol.* 94B (3):423-426.

Puntoriero, M.L., A.V. Volpedo y A.F. Cirelli. 2017. Histopathological changes in liver and gills of *Odontesthes bonariensis* inhabiting a lake with high concentrations of arsenic and fluoride (Chasicó Lake, Buenos Aires province). *Rev. Int. Contam. Amb.* 34(1): 69-77

Quintana, R.D., R.F. Bó, P.G. Minotti y A.I. Malvárez. 1992. Situación y uso de la fauna silvestre en la región del bajo Delta del río Paraná, Argentina. *Iheringia, Ser. Zool.* 73: 13-33.

Quirós, R. 1990a. Predictors of relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Ca. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 928-939.

Quirós, R. 1990b. Factors related to variance of residuals in chlorophyll-total phosphorus regressions in lakes and reservoirs of Argentina. *Hidrobiología* 200/201: 343-355.

Quirós, R. 1990c. The Paraná River basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia* 15(6): 442-451.

Quirós, R. 2005. La ecología de las lagunas de las pampas. *Investigación y Ciencia*: 1-13.

Quirós, R. y S. Cuch. 1989. The fisheries and limnology of the lower Plata Basin. In: D.P. (Ed.) Proceedings of the International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 429-443.

Quirós, R. y E. Drago. 1999. The environmental state of Argentinean lakes: An overview. *Lakes Reserv. Res. Manag.* 4: 55-64.

- Quirós, R., C.R.M. Baigún, S. Cuch, R. Delfino, A. Denichilo, C. Guerrero, M.C. Marinone, S. Menu Marque y M.C. Scapini. 1988. Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina: I. Datos 1. Inf. Téc. Dto. Aguas Continentales (INIDEP) N° 7: 55 p.
- Reartes, J. 1987. Evaluación de pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) para el cultivo en estanques. En: Verreth, J.A. *et al.* (eds) Proc. Taller de Trabajo sobre acuicultura en América Latina. Inf. Found. Sci. (IFS) Stockolm, Sweden, Lima, Perú: 149-157.
- Reis, R.E., O. Kullander y C.J Ferraris Jr. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- Reiss, M.J. 1991. The allometry of growth and reproduction. Cambridge University Press, 182 pp.
- Remes Lenicov, M. y D. Colautti. 2003. Estudio de la laguna Salada Grande (Pdos. de Gral. Madariaga y Lavalle). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. Dirección Desarrollo pesquero, Subsecretaría de Actividades Pesqueras, MAA. *Informe Técnico* N°44, 17 pp.
- Remes Lenicov, M., G. Berasain y G.D. Toffani. 2003. Laguna Cochicó, Partido de Guaminí). Campaña de relevamientos limnológicos e ictiológicos. Dirección Desarrollo pesquero, Subsecretaría de Actividades Pesqueras, MAA. *Informe Técnico* N°52, 21 pp.
- Ribeiro Rodrigues, L., D. da Motta Marques y N. Ferreira Fontoura. 2015. Fish community in a large coastal subtropical lake: how an environmental gradient may affect the structure of trophic guilds. *Limnetica* 34(2): 495-506.
- Richard, E. 1987. Sobre la presencia de tortugas dulceacuícolas (Testudinae: Chelidae) en la provincia de Mendoza (Argentina). Bol. Asoc. Herpet. Arg. 3(2): 7-8.
- Ringuelet, R.A. 1954. Ecología. En: Curso de Entomología VI: 257-390. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadavia", Publ. Ext. Cult. Didáctica n° 1.

- Ringuelet, R.A. 1955. Vinculaciones faunísticas de la zona boscosa del Nahuel Huapí y el dominio zoogeográfico Austral cordillerano. *Notas Mus. La Plata, Zool.*, 18(160): 81-121.
- Ringuelet, R.A. 1956. Los factores históricos o geológicos en la zoogeografía de la Argentina. *Holmbergia* 5(11): 125-140.
- Ringuelet, R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, Buenos Aires, 22(63): 151-170.
- Ringuelet, R.A. 1962a. *Ecología acuática continental*. EUDEBA, I-IX, 138 pp.
- Ringuelet, R.A. 1962b. Rasgos faunísticos de las reservas naturales de la provincia de Buenos Aires. *Physis* 23(64): 83-92.
- Ringuelet, R.A. 1964. Un ejemplo de criterio normativo para la exploración de un recurso íctico de aguas continentales. La pesca comercial del pejerrey en la laguna Chascomús. *Agro* 6(10): 61-78.
- Ringuelet, R.A. 1967a. Contaminación o polución del ambiente acuático con referencia especial a la que afecta el área platense. *Agro* 9(15): 5-34.
- Ringuelet, R.A. 1967b. Algunas consideraciones para la administración y mejoramiento de la fauna de peces de agua dulce que se desprenden de los trabajos realizados en el presente convenio. *En: Trabajos Técnicos. 2da. etapa (1966) 3. Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado)*
- Ringuelet, R.A. 1967c. Valor alimenticio de la carne de pescado de lagunas bonaerenses. *En: Trabajos Técnicos. 3ra. etapa (1967) 4. Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado)*
- Ringuelet, R.A. 1969. Los medios acuáticos no oceánicos, su conservación y la movilización racional de sus recursos. *Dción. Rec. Pesq. Pcia. Bs. As. 9: 10-15. La Plata (mimeografiado)*
- Ringuelet, R. 1972. Ecología y biocenología del hábitat lagunar o lago de tercer orden de la región neotropical templada (Pampasia sudoriental de la Argentina). *Physis* 31(82):55-76.

- Ringuelet, R. 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(3): 1-122.
- Ringuelet, R.A y R.H. Arámburu. 1957. Enumeración sistemática de los vertebrados de la provincia de Buenos Aires. *Mrio. Asuntos Agrarios Publ.* 119: 1-94.
- Ringuelet, R.A y R.H. Arámburu. 1961. Peces argentinos de agua dulce. Claves de reconocimiento y caracterización de familias y subfamilias con glosario explicativo. *Agro* 3(7): 1-98.
- Ringuelet, R.A y J.M. Orensanz. 1969. Complejo bentónico y peces. Albufera Mar Chiquita, estudio preliminar 197-68. En: *Trabajos Técnicos. IV etapa (1968-69). Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado)*
- Ringuelet, R.A., A.A. de Arámburu y R.H. Arámburu. 1967a. *Los peces argentinos de agua dulce*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, 602 pp.
- Ringuelet, R.A., E. Claverie y S. Ilhero. 1967b. Materia orgánica de los peces de lagunas bonaerenses y datos preliminares de biomasa. En: *Trabajos Técnicos. 3ra. etapa (1967) 4. Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (Mimeografiado)*
- Ringuelet, R.A., E. Claverie, S. Ilhero y J. Ponte. 1971. Papel ecológico y biomasa de los hidrófitos en lagunas de la pampasia meridional. *Bol. Dción. Rec. Pesq. Pcia. Bs. As.* 3: 3-27. La Plata (Mimeografiado)
- Ringuelet, R.A., S.R. Olivier, S.A. Guarrera y R.H. Arámburu. 1955. Observaciones sobre fitoplancton y mortandad de peces en la laguna de Monte (Buenos Aires, Rep. Argentina). *Not. Mus. La Plata XVIII, Zool.* (159): 71-80.
- Ringuelet, R.A., N.R. Iriart y A.H. Escalante. 1980. Alimentación del pejerrey (*Basilichthys bonariensis bonariensis* Atherinidae) en la laguna Chascomús (Buenos Aires, Argentina). Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia trófica del plancton. *Limnobiós*, 1(10): 447-460.

- Ringuelet, R.A.; S.R. Olivier; S.A. Guarrera y R.H. Aramburu. 1955. Observaciones sobre antoplancton y mortandad de peces en la laguna de Monte (Buenos Aires, Rep. Argentina). *Not. Mus. La Plata, XVIII, Zool.* (159): 71-80.
- Roa, B.H. y R.C. Guillen. 1977. Informes sobre la experiencia de poblamiento de pejerrey *Basilichthys bonariensis* en la represa saltito I. 2 de mayo. Pcia. de Misiones. Programa de Invest. Pesq. Regional (UnaM). Misiones. (Mimeografiado).
- Rocha, C.B., M.K. Portelinha, J.M. Fernandes, A.C.P.D. Britto, S.R.N. Piedras y J.L.O.F. Pouey. 2014. Dietary phosphorus requirement of pejerrey fingerlings (*Odontesthes bonariensis*). *R. Bras. Zootec.* 43(2): 55-59.
- Rodrigues, F.L. y M.A. Bemvenuti. 2001. Hábito alimentar e osteologia da boca do peixe-rei *Odontesthes humensis* de Buen (Atheriniformes, Atherinopsidae) na Lagoa Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 18: 793-802.
- Rodrigues, F.L. y M.A. Bemvenuti. 2011. Diet and feeding strategy of the silverside *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes 1835) (Atheriniformes: Atherinopsidae) from the Mirim Lagoon, Rio Grande do Sul, Brazil. *Panam. J. Aquat. Sci.* 6: 161-169.
- Rodrigues, F.L., D. Motta Marques y N. Ferreira Fontoura. 2015. Fish community in a large coastal subtropical lake: how an environmental gradient may affect the structure of trophic guilds. *Limnetica* 34(2): 495-506.
- Rogers A. 2004. Lecture notes on gene genealogies. www.anthro.utah.edu/~rogers/bio5410/Lectures/a_alu.pdf
- Rosenzvaig, A.L. 1974. Contribución al conocimiento de las Lagunas de Yala (Provincia de Jujuy). Univ. Prov. Mar del Plata, Mrio. Educ. Bs. As.: 33 pp.
- Rosso J.J. y Quirós R. 2010a. Patrones de desplazamientos reproductivos en el pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Interciencia* 35(6): 407-413.
- Rosso J.J. y Quirós R. 2010b. Patterns in fish species composition and assemblage structure in the upper Salado River lakes, Pampa Plain, Argentina. *Neotrop. Ichthyol.* 8(1): 135-144.

- Rueda, E.C., K.A. Mullaney, C.Conte-Grand, E.M. Habit, V. Cussac y G. Ortí. 2017. Displacement of native Patagonian freshwater silverside populations (*Odontesthes hatcheri*, Atherinopsidae) by introgressive hybridization with introduced *O. bonariensis*. *Biol. Invasions* 19(3): 971-988.
- Saeed B., W. Ivantsoff y L.E.L.M. Crowley. 1994. Systematic relationships of atheriniform families within Division I of the Series Atherinomorpha (Acanthopterygii) with relevant historical perspectives. *J. Ichthyol.* 34(9): 27-72
- Sagretti, L. y Bistoni, M.A. 2001. Feeding of *Odontesthes bonariensis* (Cuvier y Valenciennes 1835) (Atheriniformes, Atherinidae) in the saline lake of Mar Chiquita (Cordoba, Argentina). *Gayana (Concepc.)* 65(1): 37-42.
- Salinas, V., M. Mancini, F. Biolo y A. Liendo. 2017. Características físico-químicas del agua y composición de la ictiofauna del embalse Piedras Moras (Córdoba, Argentina). *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 19(2): 201-209.
- Sampaio, L.A. 2006. Production of "Pejerrey" *Odontesthes argentinensis* fingerlings: a review of current techniques. *Biocell* 30:121-1
- Sampaio, L.A. y G. Phonlor. 1992. Freshwater tolerance of marine and estuarine metamorphic larvae of *Odontesthes argentinensis* (Pisces: Atherinidae). *Arq. Biol. Tecnol.* 35(1): 85-90.
- Sampaio, L.A. y G. Phonlor. 1996. Efectos de la salinidad en huevos y larvas vitelinas de *Odontesthes humensis* (Teleostei: Atherinidae): 346-349. En: IX Congreso latinoamericanos de Acuicultura en Latinoamérica, 2º Simposio Avances y Perspectivas de la Acuicultura en Chile. A. Silva y G. Merino (Eds.). Universidad Católica del Norte, Asociación Latinoamericana de Acuicultura, Chile.
- Sampaio, L. y S.R.N. Piedras. 2005. Cultivation of the marine pejerrey, *Odontesthes argentinensis*, and freshwater, *Odontesthes bonariensis*. In: Baldisseroto, y Gomes (Eds.). *Native species for aquaculture in Brazil*. Ed. Universidade Federal de Santa Maria, 472 p.
- Sciara, A.A., J.A. Rubiolo, G.M. Somoza y S.E Arranz. 2006. Molecular cloning, expression and immunological characterization of pejerrey (*Odontesthes*

- bonariensis*) growth hormone. *Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol.* 142(3-4): 284-292.
- Scheinsohn, V., P.M. Fernández, F. Garrone, L. Catelli, M. Longaray, M. Romero, M. Salado, M. Fernández, P. Tchilinguirán y C. Vullo. 2016. Identificación taxonómica mediante Citocromo b: Su aplicación a un caso arqueológico patagónico. *Intersecciones antropol.* 17(3): 281-289.
- Schultz, L.P. 1948. A revision of six families of Atherinae fishes with descriptions of new genera and species. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 98: 1-48.
- Sciara, A.A., F.A. Vigliano, G.M. Somoza y S.E. Arranz. 2011. Muscular hypertrophy and growth-promoting effects in juvenile pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) after oral administration of recombinant homologous growth hormone obtained by a highly efficient refolding process. *Aquacult. Res.* 42(6): 844-857.
- Sendra, E.D. 2003. Evolución de parámetros demográficos clave del pejerrey *Odontesthes bonariensis* de la laguna Chascomús a lo largo de tres décadas. *Biología Acuática* 20: 93-100.
- Sendra E.D. y D. Colautti. 1994. Crecimiento de pejerrey *Odontesthes bonariensis* de la laguna de Monte, Provincia de Buenos Aires. *Tankay* 1:265-266
- Sendra E.D. y D. Colautti. 1997. Procedimiento metodológico para el estudio del crecimiento de los pejerreyes de agua dulce. Caso de *Odontesthes bonariensis bonariensis* de la laguna de San Miguel del Monte. *Natura Neotropicalis* 28(2): 105-115
- Serra, S., J. Bessonart, F. Teixeira de Mello, A. Duarte, L. Malabarba y M. Loureiro. 2014. *Peces del Río Negro*. Montevideo, MGAP-DINARA, 208 p.
- Shinoda T, L.A Miranda, K. Okuma, R.S. Hattori, J.I. Fernandino, G. Yoshizaki, G.M. Somoza y C.A. Strüssmann. 2010. Molecular cloning and expression analysis of Fshr and Lhr in relation to Fshb and Lhb subunits during the period of temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Mol. Rep. Dev.* 77: 521–532.
- Silveira, T.L., W.B. Domingues, M.H Remião, L. Santos, B. Barreto, I.M. Lessa, A.S. Varela Junior, D. Martins Pires, C. Corcini, T. Collares, F.K. Seixas, R.B.

- Robaldo y V.F. Campos. 2018. Evaluation of reference genes to analyze gene expression in silverside *Odontesthes humensis* under different environmental conditions. *Front. Genet.* 9(75): 1–13.
- Simo, I., A.A. Sciara y S.E. Arranz. 2017. Stem cell proliferation and muscle hyperplasia continue during nutrient starvation in the atherinid fish *Odontesthes bonariensis*. *Aquaculture* 472: 124-124.
- Sites, J.W. Jr. y Crandall, K.A. 1997. Testing species boundaries in biodiversity studies. *Conserv. Biol* 11: 1289-1297.
- Smith, J.M. 1992. Analyzing the mosaic structure of genes. *J. Mol. Evol.*, 34(2): 126-129.
- Schnack, J.A., De Francesco, F., Colado, U. Novoa, M, L, y Schnack, E. 2000. Humedales antrópicos: su contribución para la conservación de la biodiversidad en los dominios subtropical y pampásico, *Ecología Austral* 10: 63-80.
- Soares, I.A., V. Salinas, O.D. Ponti, M.A. Mancini y J.L. Luque. 2018. First molecular data for *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoida) infesting *Odontesthes bonariensis*, a commercially important freshwater fish in Argentina. *Braz. J. Vet. Parasitol.* 27(1):105-108.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry: The Principles And Practice Of Statistics In Biological Research*. 3rd edition, Freeman, New York.
- Solari, A. 2013. Variación espacio- temporal de la ictiofauna en hábitats someros del área sur de la Bahía Samborombón. Tesis doctoral. FCNyM, UNLP, 216 pp.
- Solari, A., Garcia, M. L. y Jaureguizar, A. J. 2009. Fish fauna from the Ajó River in Campos del Tuyú National Park, province of Buenos Aires, Argentina. *Check List* 5(4):807-811
- Sola, L., G.L. Natili, y S. Cataudella, 1988. Cytogenetical characterization of *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae), an Argentine species introduced in Italy. *Genetica* 77: 217-224
- Solimano, P.J., J.R. Garcia de Souza, T. Maiztegui, C.R.M. Baigún y D.C. Colautti. 2015. New approaches for growth improvement in pejerrey *Odontesthes*

- bonariensis* (Valenciennes, 1835) culture (Atherinomorpha: Atherinopsidae) *Neotrop. ichthyol.* 13(1): 213-220.
- Sommer, J.A. 2010. Molecular Systematics of the South American Silversides (Atherinopsidae, Sorgentinini). Thesis for Master's Degree, University of Nebraska-Lincoln. 126 pp.
- Sommer, J., C. Conte-Grand, R. Cifuentes, E. Habit, V. Cussac y G. Ortí. 2010. Phylogenies, species boundaries, and marine to freshwater transitions in South American silversides. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Annual Meeting. Providence, Rhode Island, USA. 0618. MEC, Montevideo. 222 pp.
- Somoza, G.M., L.A. Miranda, G.E. Berasain, D. Colautti, M. Remes Lenicov y C.A. Strüssmann. 2008. Historical aspects, current status and prospects of pejerrey aquaculture in South America. *Aquacult. Res.* 39(7): 784-793.
- Somoza, G.M., L.A. Miranda, L.G. Guilgur y P.H. Strobl-Mazzulla. 2006. Characterization of the Brain pituitary axis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Biocell* 30(1): 89-95.
- Soria, F.N., C.A. Strüssmann y L.A. Miranda. 2008. Highwater temperatures impair the reproductive ability of the pejerrey fish *Odontesthes bonariensis*: effects on thehypophyseal–gonadal axis. *Physiol. Biochem. Zool.* 81: 898–905.
- Soutullo A., C. Clavijo y J.A. Martínez-Lanfranco (eds.). 2013. Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.
- Stefano, A.V., H.J. Aldana-Marcos, J.M. Affanni y G.M. Somoza. 2000. Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neuronal systems in the pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes). *Fish Physiol Biochem* 23(3): 215-223.
- Steindachner, F. 1867. Ichthyologische Natizen (VI), III. Üeber einige Discharton ans dems La Plata-Strome, en Sitz. *b. Kais A. Karl Winsensch.* 1: 29-36.
- Strauss, R.E. y F.L. Bookstein. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* 31: 113-135.

- Strobl-Mazzulla, P.H., G.C. López, L.A. Miranda y G.M. Somoza. 2003. Neuroanatomical distribution and partial sequence of cDNA encoding brain cytochrome P450 aromatase (P450aromB) in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Fish Physiol. Biochem.* 28(1-4): 51-52.
- Strobl-Mazzulla, H., C. Lethimonier, M.M. Gueguen, M. Karubec, J.I. Fernandino, G. Yoshizaki, R. Patiño, C.A. Strüssmann, O. Kahb, G.M. Somoza. 2008. Brain aromatase (Cyp19A2) and estrogen receptors, in larvae and adult pejerrey fish *Odontesthes bonariensis*: Neuroanatomical and functional relations. *Gen. Comp. Endocrinol.* 158: 191–201.
- Strobl-Mazzulla, P., N.P. Moncaut, G.C. López, L.A. Miranda, A.V. Canario y G.M. Somoza. 2005. Brain aromatase from pejerrey fish (*Odontesthes bonariensis*): cDNA cloning, tissue expression, and immunohistochemical localization. *Gen. Comp. Endocrinol.* 143(1): 21-32.
- Strobl-Mazzulla, P.H., A. Nuñez, E. Pellegrini, M.M. Gueguen, O. Kah y G.M. Somoza. 2010. Progenitor radial cells and neurogenesis in pejerrey fish forebrain. *Brain Behav. Evol.* 76(1): 20-31.
- Strüssmann, C.A. 1989. Basic studies on seed reproduction of pejerrey *Odontesthes bonariensis*. Tesis Doctoral, Tokyo University of Fisheries, Tokyo, Japan, 351pp.
- Strüssmann, C.A. y L.S. Ito. 2005. Where does gonadal sex differentiation begin? Gradient of histological sex differentiation in the gonads of pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae). *J. Morphol.*, 265, 190-196.
- Strüssmann, C.A y M. Nakamura. 2002. Morphology, endocrinology, and environmental modulation of gonadal sex differentiation in teleost fishes. *Fish Physiol. Biochem.* 26(1): 13-29.
- Strüssmann, C.A. y R. Patiño. 1995. Temperature manipulation of sex differentiation in fish: 153-157. En: F. Goetz y P. Thomas. (eds). *Proceedings of the Fifth International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*, Austin, TX: Fish. Sympm. 95, p.

- Strüssmann, C.A., A. Kitahara y M. Yamashita. 2008. Role of apoptosis in temperature-dependent sex determination of pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Cybium* 32:77-79.
- Strüssmann, C. A., F. Takashima & K. Toda. 1996b. Sex differentiation and hormonal feminization in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Aquaculture*, 139: 31-45.
- Strüssmann, C.A., D.O. Conover, G.M. Somoza y L.A. Miranda. 2010. Implications of climate change for the reproductive capacity and survival of New World silversides (family Atherinopsidae). *J. Fish Biol.*, 77:1818–1834
- Strüssmann, C.A., S. Moriyama, E.F. Hanke, J.C. Calsina Cota y F. Takashima. 1996a. Evidence of thermolabile sex determination in pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. *J. Fish. Biol.* 48: 643-651.
- Strüssmann, C.A., T. Saito, M. Usui, H. Yamada, y F. Takashima. 1997. Thermal thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. *J. Exp. Zool.* 278: 167-177.
- Sukumaran, J. y L.L. Knowles. 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *PNAS* 114(7): 1607-1612.
- Sverlij S.B., R.L. Delfino Schenke, H.L. Lopez y A. Espinach Ros. 1998. Peces del Río Uruguay. Guía ilustrada de las especies del Río Uruguay Inferior y el embalse de Salto Grande. *CARU*. 98 p.
- Szidat, L. y A. Nani. 1951. Diplostomiasis cerebralis del pejerrey. *Rev. Mus. Arg. C. Nat., Zool.* I (8): i-vii, 323-384.
- Tamura K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.* 28(10): 2731-2739.
- Tavares, R.A, M.D. Nunes, D.B. Almeida, J.C. Silva, B.S. Vaz, C.G.A. Moreira, N.J.L. Dionello, S.R.N. Piedras, H.L.M. Moreira. 2011. Utilization of microsatellite markers to form families of "pejerrey" *Odontesthes bonariensis* in a genetic breeding program. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* 63(5):1263-1267.

- Tavares, R.A., J. Morato Fernandes, V. Garcia, S.R. Noguez Piedras, J.L. Osório Fernandes Pouey, N.J. Dionello, H.L. Marques Moreira. 2014. Growth performance of three pejerrey genetic groups in intensive culture system. Desempenho em crescimento de três grupos genéticos de peixe-rei criados em sistema intensivo. *Semin-Cienc. Agrar., Londrina*, 35(5): 2749-2758.
- Teixeira de Mello, F. y Gonzalez-Bergonzoni, I. 2009. Atheriniformes. Acuario de la Colonia del Sacramento. Ficha coleccionable n° 8. Ministerios de Agricultura, Ganadería y Pesca, Uruguay.
- Teixeira de Mello, F., I. González-Bergonzoni y M. Loureiro. 2011. Peces de agua dulce de Uruguay. PPR-MGAP. 188 pp
- Tejedor, E.D. 2001. El pejerrey como recurso genético: 25-29. *En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*, F. Grosman (ed.), 212 pp.
- Tejedor, E.D., I.R. Quinteros, A.G. Antonini de Ruiz, M.C. Argerich, N.A. Ballestra y A.G. Ramina. 1982a. Fraccionamiento electroforético del extracto muscular de pejerrey. *Analecta Veterinaria* 14(1,2 y 3): 19-33.
- Tejedor, E.D., I.R. Quinteros, A.G. Antonini de Ruiz, M.T. Dominguez y A.G. Ramina. 1982b. Fraccionamiento electroforético de suero de pejerreyes del género *Basilichthys* de Argentina. *Analecta Veterinaria* 14(1, 2 y 3): 47-63.
- Templeton, A. 2001. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Mol. Ecol.* 10: 779–791
- Terrazas Urquidi, W. 1970. Lista de peces bolivianos. *Publ. Acad. Nac. Cienc. Bolivia* 24:1-65.
- Thompson, W.F. 1916. Fishes collected by the United States Bureau of fisheries steamer "Albatros" during 1888, between Montevideo, Uruguay and Tome, Chile, on the voyage through the straits of Maguellan. *Proceedings U. S. Nacional Museum* 50(2133): 401-476.
- Toda K., N. Tonami, N. Yasuda y S. Suzuki. 1998. Cultivo del pejerrey en Japón. Ed. *Prel. de Técnicas de cultivo del pejerrey*, Japón, New Fish Development Association. 69 pp.

- Tombari, A.D. 2008. Sistemática de Atherinopsidae de la República Argentina utilizando caracteres morfológicos y morfométricos, con énfasis en el otolito *sagitta*. Tesis Doctoral, FCEyN, UBA. 152 pp.
- Tombari, A. y V.A. Volpedo. 2008. Modificaciones en la distribución original de especies por impacto antrópico: el caso de *Odontesthes bonariensis* (Pisces: Atherinopsidae): 155-165. *Efecto de los Cambios Globales sobre la Biodiversidad*. Buenos Aires, Argentina. Volpedo y Fernandez Reyes (Eds), 294pp.
- Tombari, A., D. Velez y A.V. Volpedo. 2011. Spatio-temporal and intraspecific variations in the morphology and morphometry in otoliths of *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae). *Natura Neotropicalis* 42: 45 - 64
- Tombari, A.D., A.V. Volpedo y D.D. Echeverría. 2000. Patrones morfológicos de la sagitta de pejerreyes de la Ictiofauna argentina. *Thalassas* 16: 11-19,
- Tombari, A.D., A.V. Volpedo y D.D. Echeverría. 2005. Desarrollo de la sagitta en juveniles y adultos de *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835) y *O. bonariensis* (Valenciennes, 1835) de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Teleostei: Atheriniformes). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78: 623-633.
- Traverso, J.M., M.A. Ravaglia, P.G. Vissio, M.C. Maggese y D.A. Paz. 2003. Localization of Neuropeptide Y- like Immunoreactive Structures in the Brain of the Pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Teleostei, Atheriniformes). *Anat. Histol. Embryol.* 32(1): 29-35.
- Tsuzuki, M.Y., C.A. Strüssmann y F. Takashima. 2008. Effect of salinity on the oxygen consumption of larvae of the silversides *Odontesthes hatcheri* and *O. bonariensis* (Osteichthyes, Atherinopsidae). *Braz. Arch. Biol. Technol.* 51(3): 563-567.
- Tsuzuki, M.Y., H. Aikawa, C.A. Strüssmann y F. Takashima. 2000a. Physiological responses to salinity increases in the freshwater silversides *Odontesthes bonariensis* and *O. hatcheri* (Pisces, Atherinidae). *Rev. bras. Oceanog.* 48(1): 81-85.
- Tsuzuki, M.Y., H. Aikawa, C.A. Strüssmann y F. Takashima. 2000b. Comparative survival and growth of embryos, larvae, and juveniles of pejerrey *Odontesthes*

- bonariensis* and *O. hatcheri* at different salinities. *J. Appl. Ichthyol.* 16 (3): 126-130.
- Tsuzuki, M.Y., K. Ogawa, C.A. Strüssmann, M. Maita y F. Takashima. 2001. Physiological responses during stress and subsequent recovery at different salinities in adult pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Aquaculture*, 200(3-4): 349-362.
- Tsuzuki, M.Y., K. Ogawa, C.A. Strüssmann, M. Maita, F. Takashima y C.M.R. Melo. 2007. The significance of cortisol on acclimation to salinity in pejerrey Unmack, P.J., A. Bennin, E. M. Habit, P. F. Victoriano, and J. B. Johnson. 2009. Impact of ocean barriers, topography, and glaciation on the phylogeography of the catfish *Trichomycterus areolatus* (Teleostei: Trichomycteridae). *Biol. J. Linn. Soc.* 97: 876–892.
- Valencia, E., D. Veliz, A. Tombari y C. Vega-Retter. 2017. Genetic population structure and evidence of genetic homogeneity in populations of the Argentinian silverside *Odontesthes bonariensis* (Teleostei: Atherinopsidae) inhabiting central and northwestern Argentina. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 45(4): 708-716.
- Valenciennes, A. 1835. Des Atherines, in: Cuvier, G., Valenciennes, A. (Eds), *Hist. Nat. Poiss.* 10: 348-354.
- Valette, L.H. 1939. Apuntes sobre el pejerrey lacustre fluvial de Buenos Aires. *Mem Jardín Zool, La Plata* 9(1): 102-124.
- Vazquez, F.J., F.E. Arellano, A.F. Cirelli y A.V. Volpedo. 2015. Monitoring of trace elements in silverside (*Odontesthes bonariensis*) from pampasic ponds, Argentina. *Microchem. J.* 120: 1-5.
- Vázquez-Domínguez, E., S. Castañeda-Rico, T. Garrido-Garduño y T.A. Gutiérrez-García. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 82: 277-297.
- Velasco, C A., G.E. Berasain y M. Ohashi. 2008. Producción intensiva de juveniles de pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Biología Acuática* 24: 53-58.

- Vidal, J.C. 1967a. Peces de interés comercial del río Paraná medio e inferior. Secr. Est. Agric. y Ganad., 3-26.
- Vidal, J.C. 1967b. Contribución al estudio biológico del sábalo de los ríos Paraná y Uruguay. Secr. Est. Agric. y Ganad., 1-51.
- Vidal, J.C. 1969. Actividades pesqueras en Rosario. Secr. Est. Agric. y Ganad. : 3-41.
- Vigliano, F.A., N. Aleman, M.I. Quiroga y J.M. Nieto. 2006a. Ultrastructural characterization of gills in juveniles of the Argentinian Silverside, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Teleostei: Atheriniformes). *Anat. Histol. Embryol.* 35: 76-83.
- Vigliano, F.A., R. Bermúdez, M.I. Quiroga y J.M. Nieto. 2006b. Evidence for melanomacrophage centres of teleost as evolutionary precursors of germinal centres of higher vertebrates: an immunohistochemical study. *Fish Shellfish. Immunol.* 21(4): 467-471.
- Vigliano, F.A., R. Bermúdez, J.M. Nieto y M.I. Quiroga. 2009. Ultrastructure of haemopoietic organs of the Argentinean silverside (*Odontesthes bonariensis*). *Acta Microsc.* 18: 677-678.
- Vigliano, F.A., L. Muñoz, D. Hernández, P. Cerutti, R. Bermúdez y M.I. Quiroga. 2011. An immunohistochemical study of the gut neuroendocrine system in juvenile pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes). *J Fish Biol* 78(3): 901-911.
- Vigliano, F.A., A.M. Araujo, A.J. Marcaccini, M.V. Marengo, E. Cattaneo, C. Peirone y L.G. Dasso. 2014. Effects of sex and season in haematological parameters and cellular composition of spleen and head kidney of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Fish. Physiol. Biochem.* 40(2): 417-426.
- Vila, I. y D. Soto. 1984. *Odontesthes bonariensis* "Pejerrey Argentino". Una especie para cultivo extensivo. En: Vila, I. y E. Fagetti (eds), 1986 Trabajos presentados al Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile, 5-10 de noviembre de 1984. COPESCAL Doc.Téc., (4):237 p.
- Villanova, V.G., M. Vera, F. Brancolini, J. Diaz, P. Martinez y Arranz, S. 2018. Species assignment and population genetic studies of Gran Parana pejerrey

- (*Odontesthes* sp., Atheriniformes, Atherinopsidae) from La Plata Basin in South America. *Hydrobiologia* 819(1): 243-257.
- Villanova, G.V., M. Vera, J. Díaz, P. Martínez, N.B. Calcaterra y S.E. Arranz. 2013. Microsatellite marker characterization for the pejerrey, *Odontesthes bonariensis*, using 454-Roche pyrosequencing technology. *Mol. Ecol. Resour.* 13: 546-549.
- Vinas, J., A.E. Mechaly, O. Tovar, G. Ortí, G.M. Somoza y A. Mechaly. 2015. Phylogenetic and gene/protein structure analysis of two paralogous kisspeptin receptors (Kiss2R and Kiss3R) in Pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *Proceedings of 6th Argentinian Conference on Bioinformatics and Computational Biology*, Bahía Blanca, Argentina.
- Vissio, P.G., L. Andreone, D.A. Paz, M.C. Maggese, G.M. Somoza y C.A. Strüssmann. 2002. Relation between the reproductive status and somatolactin cell activity in the pituitary of pejerrey, *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes). *J. Exp. Zool.* 293(5): 492-499.
- Volpedo, A., E. Avigliano y A. Fernandez Cirelli. 2015. Presence of trace elements in fishes from the Chaco-Pampeana plain (Argentina). *SAFER* 3(2): 1-15.
- Welcome, R.L. 1988. International introductions of inland aquatic species. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 294: 318
- West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 20: 249-278.
- White, B.N. 1985. Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Contr. Sci.* 368: 1-20.
- Winans, G. 1987. Using morphometric and meristic characters for identifying stocks of fish. National Marine Fisheries Service Northwest and Alaska Fisheries Center. NOAA Technical Memorandum NMT S-SEFC 199: 25-62.
- Wingert, J.M., J. Ferrer y L.R. Malabarba. 2017. Review of the *Odontesthes perugiae* species group from Río de La Plata drainage, with the description of a new species (Atherinomorpha: Atherinopsidae). *Zootaxa* 4250(6): 501–528

- Xiong, H. y R.S. Hattori. 2011. Analysis of sexually dimorphic expression of genes at early gonadogenesis of pejerrey *Odontesthes bonariensis* using a heterologous microarray. *Sex. Dev.* 5: 89-101.
- XLSTAT. 2018. XLSTAT Software. Version 2018. 7. Copyright Addinsoft 1995-2018. Paris, France.
- Yamamoto, Y., R.S Hattori, A. Kitahara, H. Kimura, M. Yamashita y C.A. Strüssmann. 2013. Thermal and endocrine regulation of gonadal apoptosis during sex differentiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Sex. Dev.* 7(6): 316-324.
- Yamamoto, Y., Y. Zhang, M. Sarida, R.S. Hattori y C.A. Strüssmann. 2014. Coexistence of genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *PLoS One* 9(7): e102574.
- Yoshizaki, G., K. Yamaguchi, T. Oota, C.A Strüssmann, F. Takashima. 1997. Cloning and characterization of pejerrey mitochondrial DNA and its application for RFLP analysis. *J. Fish Biol.* 51: 193-203.
- Zaro, C.H. 1974. Electroforegramas miógenas de pejerreyes argentinos (Pisces, Atherinidae). *Neotrópica* 20(63): 122-125.
- Zebral, Y.D., P.G. Costa, B. De Castro Knopp, L.R. Lansini, B. Zafalon-Silva, A. Bianchini y R.B. Robaldo. 2017. Effects of a glyphosate-based herbicide in pejerrey *Odontesthes humensis* embryonic development. *Chemosphere*, 185: 860-867.
- Zebral, Y.D., B. Zafalon-Silva, M. Wiegand Mascarenhas, R. Berteaux Robaldo, B. Zafalon-Silva. 2015. Leucocyte profile and growth rates as indicators of crowding stress in pejerrey fingerlings (*Odontesthes bonariensis*). *Aquacult. Res.* 46: 2270-2276.
- Zhang, Y., R.S. Hattori, M. Sarida, E.L. García, C.A. Strüssmann y Y. Yamamoto. 2018. Expression profiles of amhy and major sex-related genes during gonadal sex differentiation and their relation with genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *Gen Comp Endocrinol*, 265: 196-201.

