

Avances en el estudio sistemático de la familia *Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes)*

Advances in the systematic study of Galaxiidae

HUGO CAMPOS C.

Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

(Recibido para publicación el 7 de septiembre de 1977)

CAMPOS, H.C. Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (*Osteichthys: Salmoniformes*). (Advances in the systematic study of Galaxiidae (*Osteichthys: Salmoniformes*). Arch. Biol. Med. Exper. 12: 107-118, 1979.

The principal results obtained at the systematic study of the family Galaxiidae were revised. This family is distributed on the South of continents and islands around the Antarctic (South America, South Africa, Australia and New Zealand), with more or less 40 species and 5 genus. The family, genus and species present great phylogenetic and biogeographic questions in relation to their center of origin and dispersion. One species, *Galaxias maculatus* is common to a great part of the family-distribution (South America, Australia and New Zealand) and its way of dispersion is being discussed. A discussion of systematic advances obtained in Galaxiids is done by characters of external and internal Morphology, Cytogenetic, Electrophoresis, Analysis of Multivariate, Ecology and Zoogeography.

GALAXIIDAE SYSTEMATIC GEOGRAPHIC DISTRIBUTION

Las especies de la familia Galaxiidae tienen una amplia distribución en las zonas templadas de los continentes que rodean la Antártica. Su distribución está circunscrita a las aguas continentales del sur de Sudamérica, Sudafrica, Australia y Nueva Zelanda. Esta distribución presenta problemas sistemáticos, zoogeográficos y evolutivos, lo que permite aplicar teorías de larga discusión en estas ciencias. Otros grupos de animales y plantas muestran una distribución semejante en el Hemisferio Sur a los galaxiids y el conocimiento en ellos logrados son un antecedente comparativo. El estudio de esta Familia contribuye a ampliar los conocimientos de la fauna originada en el Hemisferio Sur y la importancia que ha tenido la Antártica en su distribución actual.

El objetivo del presente trabajo es revisar

los avances alcanzados en esta familia y las metodologías empleadas.

SISTEMATICA

De acuerdo con Simpson (48) consideramos que la Sistemática es una ciencia que estudia las especies o diversidad de organismos estableciendo las relaciones entre ellas. Así la diferenciamos de Clasificación que es más bien un ordenamiento de los organismos dentro de grupos y de Taxonomía que sería un estudio teórico de la Clasificación estableciendo sus bases, principios, procedimientos y reglas. La diversidad tiene como base el carácter en un amplio concepto, desde lo morfológico a lo funcional. El carácter es el punto de partida para construir el Taxón entendido como un grupo de individuos

de alguna naturaleza o rango. Todo carácter tiene en último término un registro genético que está sometido a todos los intrincados caminos que nos enseñan la Genética y la Evolución. Su manifestación fenotípica es el instrumento del sistemático y depende del análisis o interpretación que de él se haga, el nivel que le otorga. En muchos casos los factores bióticos o abióticos configuran una diversidad de gran magnitud en grupos básicos. Esta diversidad origina confusión en la clasificación y sistemática, que llevan finalmente a falsas interpretaciones filogenéticas y evolutivas. Un aspecto relevante es la relación entre el carácter y el lugar donde se encuentre el grupo, estableciéndose una estrecha unión entre Biogeografía con Ecología y Evolución.

Los peces de aguas continentales están estrechamente unidos al origen geológico de los cursos de aguas que habitan, adquiriendo por lo tanto gran valor su distribución geográfica, en relación con sus procesos de especiación (Ej.: aislamiento geográfico). Conociendo la edad de algunos lagos se ha podido suponer la edad actual de algunas especies. También el número de especies está correlacionado con la mayor o menor diversidad del medio de acuerdo con algunas reglas ecológicas (55, 56).

La familia Galaxiidae tiene alrededor de 40 especies en cinco géneros. El valor dado a los caracteres para determinar sus especies han sido diversos, originando una gran confusión en la creación de muchas especies y géneros en los distintos lugares de su amplia distribución. Esta situación ha sido en parte paulatinamente superada con el empleo de métodos cuyas aplicaciones han dependido de la complejidad fenotípica del grupo. Sin embargo, muchos problemas de interpretación zoogeográficas y evolutivas son motivo de controversias. Es ilustrativo para el estudio de estos peces analizar los caminos seguidos en la sistemática de esta familia. Estos caminos los hemos resumido en Morfología externa, Morfología interna, Citogenética, Electroforesis y Análisis de Multivarianza.

Morfología externa

La diversidad de las estructuras anatómicas externas de los *galaxiids* han sido consideradas principalmente como caracteres para clasificar los individuos en especies. Este método es lo que podríamos llamar clásico en la Sistemática

porque proviene del concepto tipológico. Estos caracteres morfológicos externos son empleados en la mayoría de los casos como únicos criterios clasificatorios, por la facilidad de reconocer las especies a la vista o tacto y por la facilidad de trabajar con especímenes conservados en colecciones. Además, a muchos caracteres se les da un alto valor cualitativo cuando realmente sus rangos de variación pueden ser dudosos y sea necesario aplicar criterios estadísticos cuantitativos. (Ej.: caracteres merísticos). Estos caracteres pueden mostrar marcada diversidad entre un grupo y otro, permitiendo una acertada clasificación. Sin embargo, cuando la diversidad es menor como sucede en grupos muy parecidos, caracteres que son simples variaciones intraespecíficas, son elevados a un nivel específico o genérico. Así, muchas especies o géneros son producto de la experiencia del investigador basado en criterios subjetivos o apreciaciones comparativas. Las especies de la familia Galaxiidae son un buen ejemplo de esta situación.

Desde la descripción de la primera especie de *galaxiid* hecha por Gmelin, en 1789, en base a un ejemplar colectado por el capitán Cook en 1772 (Nueva Zelandia), hasta las monografías realizadas (25, 26, 28) para Nueva Zelandia, Sud América y Sud Africa, hay una larga historia sistemática. Muchos géneros se crearon (*Mesistes*, *Austrocobitis*, *Agalaxias*, *Querigalaxias*, *Lyragalaxias* y otros) que posteriormente pasaron a sinonimia, sucediendo lo mismo con las especies (cerca de 44 en Australia, 16 en Sud América, 17 en Nueva Zelandia, 4 en Sud Africa). Actualmente se reconocen los géneros *Galaxias*, *Brachygalaxias*, *Neochana*, *Paragalaxias*, *Saxilaga* y *Nesogalaxias*. Las especies se han reducido a cerca de 17 en Australia, 1 en Nueva Caledonia, 13 en Nueva Zelandia, 4 en Sud América y 1 en Sud Africa. En general las *galaxiids* se caracterizan por un cuerpo desnudo (sin escamas) teniendo muy desplazado hacia la región posterior del cuerpo las aletas Anal y Dorsal. El Género *Galaxias* Cuvier (10) cuenta con el mayor número de especies, alrededor de 32, *Brachygalaxias* Eigenmann (11) con 3 especies, *Neochana* Günther (15) 3 especies, *Paragalaxias* Scott (44) con 1 especie, *Saxilaga* Scott (45) con 2 especies y *Nesogalaxias* Whitley (59) con 1 especie. Entre las muchas

causas que motivaron esta gran confusión en la Familia, ha sido la semejanza morfológica de las especies y presencia de un estado juvenil (Whitebait) que varias veces fue descrito como especie.

Lista preliminar de las especies de *galaxiids* en sus lugares de distribución.

Nueva Zelanda (32):

Galaxias fasciatus Gray
Galaxias argenteus Gmelin
Galaxias postvectis Clarke
Galaxias gracilis McDowall
Galaxias maculatus Jenyns
Galaxias brevipinnis Günther
Galaxias vulgaris Stokell
Galaxias divergens Stokell
Galaxias paucispondylus Stokell
Galaxias prognathus Stokell
Neochana apoda Günther
Neochana diversa Stokell
Neochana burrowsia Phillipps

Sudamérica (26)

Galaxias maculatus Jenyns
Galaxias platei Steindachner
Galaxias globiceps Eigenmann
Brachygalaxias bullocki Regan

Sudáfrica (28)

Galaxias zebratus Castelnau

Nueva Caledonia (59)

Nesogalaxias neocaledonicus Weber and De-Beaufort

Australia (Tasmania) (12, 13)

Galaxias auratus Johnston
Galaxias coxi Macleay
Galaxias johnstoni Scott
Galaxias maculatus Jenyns
Galaxias parkeri Scott
Galaxias parvus Frankenberg
Galaxias pedderensis Frankenberg
Galaxias truttaceus Valenciennes
Galaxias olidus Günther
Galaxias planiceps Macleay
Galaxias occidentalis Ogilby
Brachygalaxias pusillus tasmaniensis Scott
Brachygalaxias flindersiensis Scott
Brachygalaxias pusillus nigrostriatus Shipway

Paragalaxias shannonensis Scott

Saxilaga cleaveri Scott

Saxilaga upcheri Scott.

Morfología interna

Los caracteres basados en la anatomía interna parecen presentar mayor constancia en las poblaciones, lo que permite generalmente caracterizar Taxa superiores. Los caracteres osteológicos son los que han aportado mayores antecedentes para diferenciar géneros, familias u otros Taxa y son los referidos a la cabeza, cinturas pectorales, cinturas pélvicas, el armazón de la aleta caudal y la columna vertebral.

En las especies de la familia Galaxiidae, poco se consideró este tipo de caracteres, lo que motivó especialmente la confusión en las descripciones genéricas. Desde las primeras descripciones se hicieron algunas observaciones aisladas en las características óseas (42), sin embargo faltaba un trabajo comparativo que estudiara la relación de la familia Galaxiidae entre las familias del orden Salmoniformes. Este trabajo lo realizó Mc Dowall (24) con una comparación entre las familias e interesantes conclusiones sobre su origen, concluyendo que Galaxiidae y Retropinidae son unidades filéticas naturales y la familia Aplochitonidae se divide en Prototroctidae y Aplochitonidae. Rosen (43) en su estudio sobre la filogenia y zoogeografía de los peces Salmoniformes analiza la información osteológica dada por McDowall (24) y propone que el nivel de las familias que adopta (provisionalmente), en sólo status *incertae sedis*, es: Orden Salmoniformes, Suborden Salmonoidei, Superfamilia Salmonoidea, Familia Galaxidae, Subfamilia Aplochitoninae y Galaxiinae. Nelson (38) contribuye especialmente con el estudio de la línea lateral en la cabeza. Así, en general, se ha observado en galaxii la pérdida o ganancia de caracteres óseos y el valor que ellos tienen en caracterizar la familia. Es relevante la posición de *Brachygalaxias bullocki* por tener el esqueleto caudal casi más primitivo del grupo Malacopterygian y a su vez los huesos de la mandíbula superior son tan especializados como los más avanzados myctofidos (14). Uno de los caracteres que mayor controversia ha levantado en galaxiids es el número de vértebras a nivel de especie (26, 30); (8) especialmente en las poblaciones de *Galaxias ma-*

culatus. Este carácter de amplio uso en la ictiología, como otros caracteres merísticos, ha sido puesto en duda su valor específico en muchos casos desde que se empezó a demostrar su dependencia de factores abióticos (17, 34, 19, 16, 54 y otros). Tanning (52, 53) demostró que el número de vértebras puede ser alterado por factores abióticos (temperatura) en una etapa del desarrollo embrionario, quedando después inalterable este carácter. Por esta razón el lugar de puesta de huevos tiene gran importancia al considerar el valor del carácter. Otros caracteres de la anatomía interna casi no han sido considerados en este grupo a excepción de los ciegos pilóricos en cuanto a su número y forma, que han ayudado a confirmar las descripciones.

Citogenética

El estudio de los cromosomas ha tenido gran aceptación, como caracteres en la sistemática de los peces. El cariotipo sería un carácter que se supone es poco alterado por factores ambientales (5), siendo por lo tanto de gran ayuda para resolver problemas sistemáticos y sus derivaciones evolutivas. El uso de la citogenética en la sistemática fue posible cuando las técnicas se simplificaron para ser empleadas incluso en trabajos de terreno (35). Así se ha podido conocer el cariotipo de cerca de 500 especies que han revelado hechos tan importantes como la poliploidía en algunos Salmoniformes. Sin embargo, en la familia Galaxiidae se conoce sólo un par de contribuciones. Campos (5) describe el cariotipo de las especies *Galaxias maculatus* de Chile y Australia, *Brachygalaxias bullocki* y *Galaxias platei*. Se demostró que el número de cromosomas es distinto entre las especies, y que *G. maculatus* de Chile y Australia tienen el mismo cariotipo, ($2n = 22$, con 8 metacéntricos, 12 submetacéntricos y 2 telocéntricos), lo que comprueba su conespécificidad. Posteriormente Merrilees (36) describe el cariotipo de *G. maculatus* en Nueva Zelanda, confirmando los resultados de Campos, (5) en cuanto al número de cromosomas, pero con diferencia en la composición del cariotipo ($2n = 22$, con 8 metacéntricos, 10 submetacéntricos y 4 subtelocéntricos). Lamentablemente falta conocer los cariotipos de muchas especies de esta fa-

milia, para poder sacar algunas conclusiones generales.

Electroforesis

A semejanza del método citogenético, el estudio de las proteínas por métodos electroforéticos ha sido en las últimas décadas de gran ayuda para resolver problemas sistemáticos (1). Esto fue posible cuando la metódica se simplifica como por ejemplo el uso del gel de almidón (49) y permitió los estudios "multi loci bover's" para analizar tanto la variabilidad génica como las estructuras poblacionales. En la familia Galaxiidae no conocemos trabajos con este método a excepción de una tesis realizada por Zárraga (60) en cristalino de *G. maculatus* (Chile), *G. platei*, y *B. bullocki*, que demuestra padrones distintos entre estas especies, pero sin diferenciar las proteínas y por lo tanto sus estructuras poblacionales (Fig. 1).

Análisis de multivarianza

La descripción entre la similaridad y disimilaridad fenética de los caracteres, como la relación que existe entre ellos, ha desarrollado un gran número de técnicas numéricas. Estas técnicas aplicadas a la sistemática produjo gran controversia ante los métodos clásicos de la clasificación. Uno de los métodos más discutidos ha sido la Taxonomía Numérica resumidos por Sokal and Sneath (50), porque en muchos casos se aplicó en forma superficial y sin considerar los límites interpretativos del método. Los ictiólogos han trabajado desde principios de siglo con métodos estadísticos para los estudios de biología pesquera, sin embargo en sistemática han sido muy temerosos de aplicar los métodos numéricos.

En la familia Galaxiidae se ha empleado los métodos de Taxonomía Numérica y Componentes Principales, por Campos (9) (Figs. 2 y 3). Los caracteres considerados han sido morfométricos y merísticos, los que en un alto porcentaje fueron empleados para las descripciones de especies. Así se comparó las especies de Nueva Zelanda (14), Sud América (4) y Sud Africa (1), con la información dada por McDowall (25, 26, 28). Lamentablemente no se pudo incluir

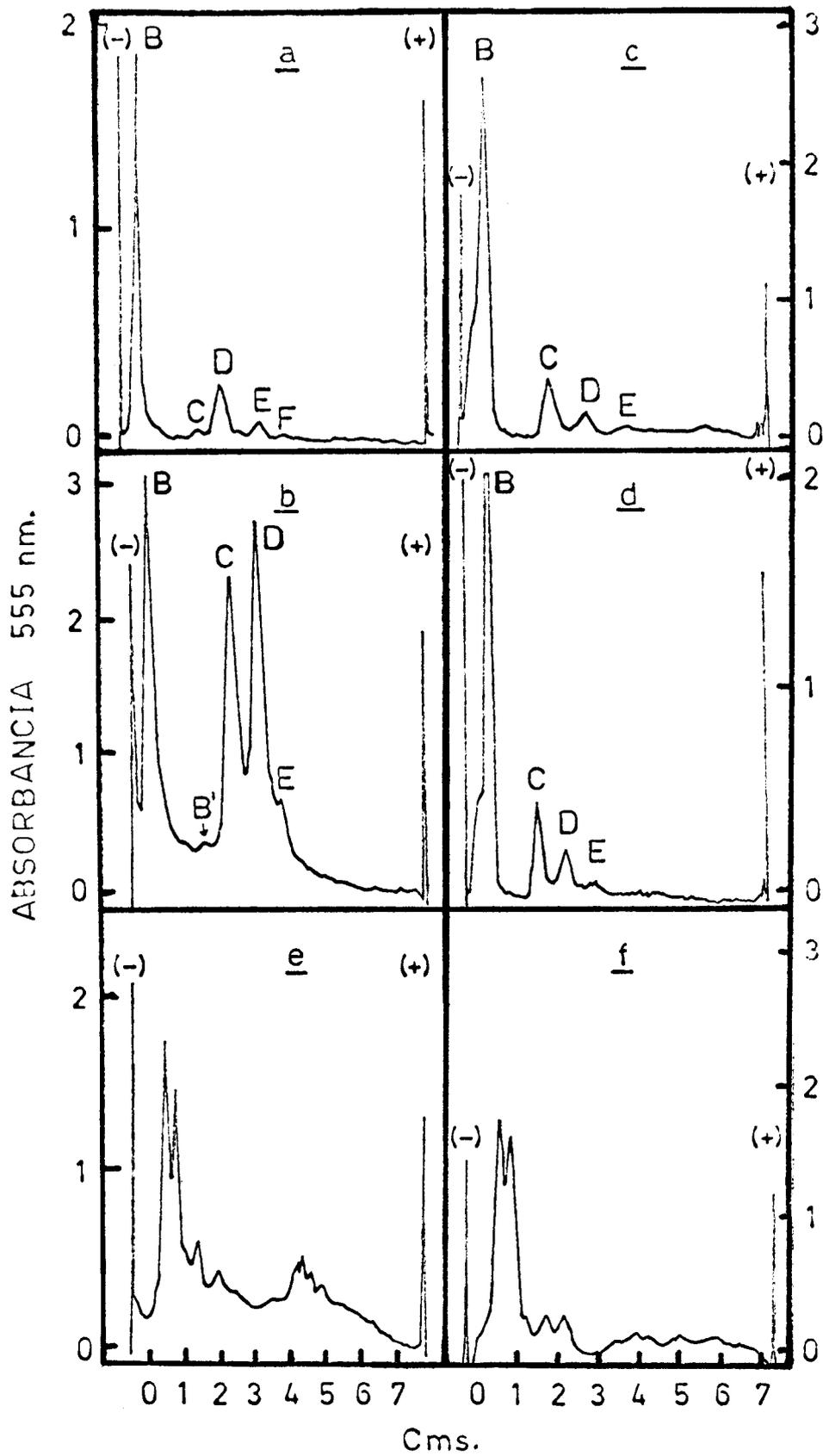


Fig. 1. Trazados densitográficos tipos obtenidos de la electroforesis en acrilamida en ausencia de S.D.S. correspondiente a las especies: (a) *B. bullocki*; (b) *G. platei*; (c) *G. maculatus* tipo M; (d) *G. maculatus* tipo C; (e) *Carassius* y (f) *Cheirodon* (Zárraga, 60)

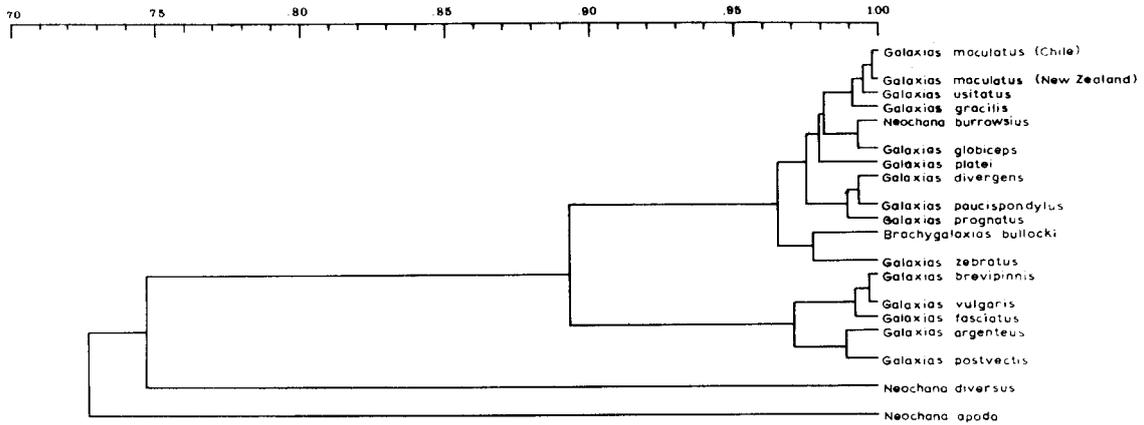


Fig. 2. Taxonomía numérica de 19 especies de galaxiid, de Nueva Zelandia, Sud América y Sud Africa (Campos, 9).

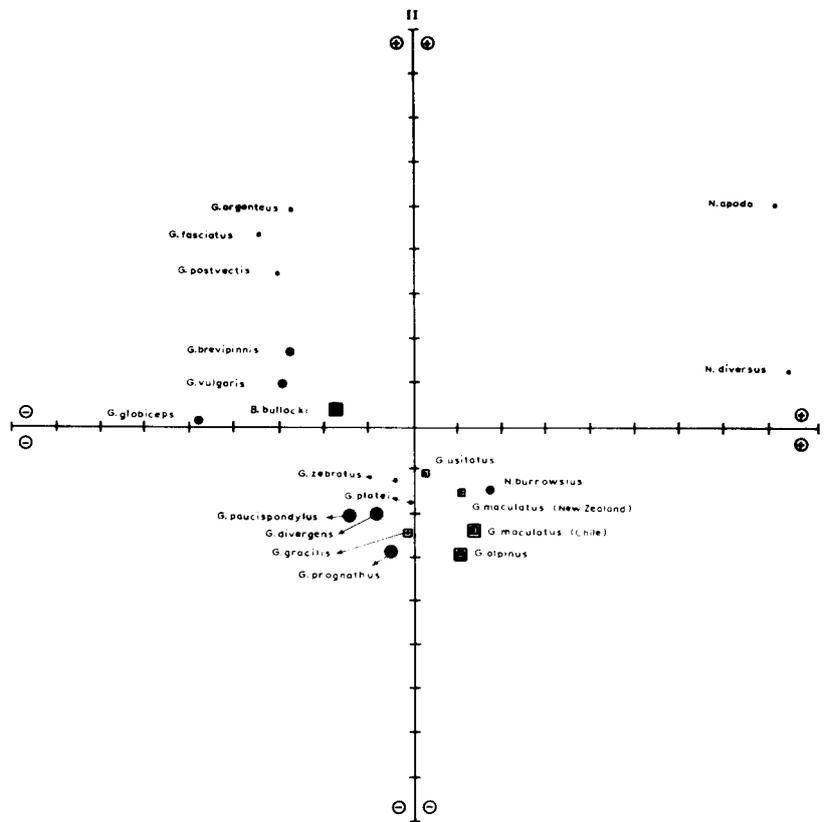


Fig. 3. Componentes principales de 19 especies de galaxiid de Nueva Zelandia, Sud América y Sud Africa. (Campos, 9).

las especies de Australia por falta de información comparativa en la literatura. En grandes líneas las agrupaciones hechas por McDowall

(25) para las especies de Nueva Zelandia coincidían con el análisis de los dendrogramas. También los dendrogramas revelaron que la similitud

dad morfológica analizada (33 caracteres) era muy grande entre las especies, lo que explica la confusión en describir especies sinónimas. Además, parece que procesos de convergencia son más comunes de lo supuesto, porque se presentan muy cercanas especies como *Brachygalaxias bullocki* de Chile con *Galaxias zebratus* de Sud Africa o *Galaxias globiceps* de Chile con *Neochana burrowsius* de Nueva Zelandia. El método de Componentes Principales mostró que los caracteres de mayor carga al Componente I se refieren a la posición de las aletas pares, especialmente las Pélvicas y en el Componente II los caracteres relacionados con la cabeza, especialmente la boca. De esta manera, por un lado se obtienen los caracteres de mayor significación clasificatoria y por otro las adaptaciones preferentes de los galaxiids, como sería a la natación y alimentación. La ordenación de caracteres por Componentes Principales mide diferencias taxonómicas en sentido geométrico, mientras que el análisis de dendrograma puede ser empleado para resolver grupos de especies similares.

ECOLOGÍA

El concepto de "especie biológica" resumida y argumentada por Mayr (21) ha desviado la atención de los sistemáticos hacia el estudio de los ciclos biológicos de las especies y sus comportamientos poblacionales. Este concepto de especie ha sido muy discutido, especialmente en los procesos de especiación (alopátrica y simpátrica) y también por las dificultades de aplicarlo en la clasificación. Sin embargo, los fundamentos propuestos para este concepto permiten que los resultados biológicos obtenidos en poblaciones de animales (reproducción, conducta, dinámica poblacional y otros) adquieren valor sistemático.

En la familia Galaxiidae el estudio de la biología de sus especies tiene gran relevancia tanto por la plasticidad de algunas de ellas como por su valor comparativo dentro de su amplia distribución. De las especies galaxiid se conoce poco de su ecología (Habitat y nichos) como de sus ciclos biológicos (reproducción, alimentación y migración). Un denominador común de todas las galaxiids es su dependencia de aguas limnéticas en todo o parte de su vida. De allí que hay especies adaptadas totalmente a aguas de lagos

interiores sin comunicación con el mar ("landlocked"), ríos y riachuelos, como también aquellas que tienen relación con los estuarios y que sólo en una etapa de su desarrollo viven en mares costeros. Las especies de galaxiids no han llegado a saturar los habitat dulceacuícolas, como lo manifiesta McDowall (25) para Nueva Zelandia y como lo hemos comprobado en Sudamérica. Sus mayores adaptaciones hacia los habitat ha sido por la natación y captación del alimento, como observamos en Componentes Principales. Sus principales habitat son el pelágico, bentónico y litoral, que en Sudamérica tienen una especie en cada uno de ellos (4, 6).

La especie mejor conocida de la familia es *Galaxias maculatus* por encontrarse en tres de los países de la distribución de su familia, que son Sud América, Nueva Zelandia y Australia. Esta coespecificidad ha sido muy discutida y al mismo tiempo ha despertado interés para conocer su biología en los distintos lugares de su distribución. Esta especie es diadrómica presentando una migración que realizan los adultos a los estuarios de los ríos para poner y luego los juveniles después de alimentarse del plancton marino cercano a la costa, vuelven a las partes superiores del río para metamorfosearse de juvenil, joven a adulto. Todo este ciclo se realiza en un año y ha sido descrito en Nueva Zelandia (23, 2), en Australia (12), Tasmania (40) y Sudamérica (7). El mayor problema que presenta esta especie en su biología, son sus poblaciones que viven en lagos interiores con o sin conexión con el mar. McDowall (26, 27) las ha denominado poblaciones lacustres y diadrómicas. Las poblaciones lacustres sin conexión con el mar ("landlocked") realizan su reproducción en los mismos lagos como lo ha demostrado Pollard (41) en lake Modewarre. Las poblaciones lacustres se diferencian de las diadrómicas por su bajo número de vértebras, siendo éste un hecho observado en todo su área de distribución como lo resume y discute McDowall (27). Campos (8) estudió la dinámica poblacional de *G. maculatus* en el sistema hidrográfico Valdivia donde se encuentran lagos interiores interconectados por ríos que vacían finalmente sus aguas al mar por un solo río, el cual conforma un amplio estuario. En los lagos Panguipulli y Riñihue se encontraron sólo poblaciones con bajo número de vértebras y en el estuario un predominio con alto número de vértebras. Ambas

poblaciones se encuentran en el río, especialmente en la época no reproductiva. Cuando se inicia la reproducción, estas poblaciones de adultos se separan desplazándose los con alto número de vértebras hacia el estuario y las de menor hacia río arriba, estando los adultos de los lagos maduros sexualmente. Este diferente comportamiento llevó a pensar que existiría un aislamiento conductual que impide el flujo génico entre ambas poblaciones. Con estos antecedentes se propuso que posiblemente se trataba de dos especies distintas referidas a *Galaxias alpinus* (Jenyns), las de bajo número de vértebras y *Galaxias maculatus* (Jenyns), las de alto número de vértebras y diadrómicas. El trabajo de Campos (8) fue duramente criticado por McDowall (30) quien rechaza esta posibilidad y argumenta que ambas poblaciones pertenecen a la especie *G. maculatus*, considerando que el número de vértebras es sólo una variación producida por factores ambientales y que un aislamiento reproductivo no estaría demostrado. Esta polémica tiene especial trascendencia por la situación existente de poblaciones lacustres en toda el área de distribución de *G. maculatus*, que llevaría a una difícil explicación zoogeográfica y evolutiva. Un análisis de dendrograma de Campos (9) donde compara los datos de McDowall (27) sobre poblaciones diadrómicas y lacustres muestra una leve semejanza morfológica entre lacustres de Nueva Zelanda y Sud América, lo mismo con diadrómicas y lacustres de Australia. Los argumentos de ambos autores requieren nuevas consideraciones en cuanto a investigaciones que demuestren si existe una variación intraespecífica o interespecífica, como podría ser por métodos electroforéticos (1) o referirse al concepto de pleomerismo (20), que establece una correlación, a través de diferentes animales, entre su número de partes merísticas y sus características relacionadas al tamaño del cuerpo.

ZOOGEOGRAFIA

De acuerdo con Müller (37) la Zoogeografía como parte de la Biogeografía busca la causa de la distribución de los organismos en un lugar de la tierra. Los criterios corográficos, ecológicos y de genética poblacional deben tener igual peso que los históricos, cuando se trata de descifrar la información de una zona de distribución.

Por esta razón un solo criterio como el corográfico (el más empleado) puede inducir a interpretaciones erróneas. El problema básico referente a las causas que motivaron la distribución de organismos sobre la tierra, puede resumirse en la pregunta: ¿por qué está ausente la especie X en el espacio Y? (34). La respuesta se debe centrar en razones históricas y ecológicas. Las razones históricas deben considerar el estudio del centro de origen (homotípico) y centro de dispersión (plesiocórico y apocórico). Las razones ecológicas son las más recientes y demostradas por los factores abióticos y bióticos.

El mayor número de especies actualmente reconocidas se encuentran en Australia (17), Nueva Zelanda (13) y el menor número en Sud América (4), Sud Africa (1). El género *Galaxias* es común en toda la distribución. *Brachygalaxias* está circunscrita a Sud América y discutida su presencia en Australia (47, 29). *Neochana* sólo está en Nueva Zelanda, *Paragalaxias* y *Saxilaga* en Australia (Tasmania). McDowall (25) supone que el centro de origen de los galaxiids fue en "Australia Asia" y según Hubbs (18) la familia sería del terciario. Probablemente la familia proviene de un stock de Salmoniformes del Hemisferio Norte, especialmente de la familia Osmeridae (24, 58). ¿Cómo los salmoniformes penetraron al Hemisferio Sur atravesando la zona tropical? A esta pregunta sólo hay conjeturas relacionadas con las temperaturas que existieron en el Terciario superior. Rosen (43) hace un análisis de la relación de los galaxiids (Galaxiids y Aplochinotids) de tipo filogenético en base a los caracteres del aparato hipobranquial y caudal, donde analiza la posición de esta familia dentro de los Salmoniformes. En general el origen de la familia todavía no es claro.

La distribución actual de la familia ha tratado de ser explicada a través de teorías, especialmente sus centros de dispersión y vías que han seguido los galaxiids para alcanzar los actuales territorios como también el origen de sus especies. Antecedentes paleontológicos son escasos y ayudan muy poco al problema. Oliver (39) encontró una *Galaxias* petrificada en el barranco de Fraser en la región de Kaikorai cerca de la ciudad de Dunedin en Nueva Zelanda. El ejemplar fósil estaba entre conchas de algas. Dr. Benson lo determinó como perteneciente al Ploceno. Comparando este fósil con los ejem-

plares actuales, Stokell (51), establece que sus características son un resumen de muchas especies actuales, como por ejemplo a *Galaxias attenuatus*, *G. alepidotus*, *G. fasciatus*, *G. paucispondylus* y *G. prognathus*. El material anexo al fósil muestra que este ejemplo era de agua dulce en el Plioceno de Nueva Zelanda. Travis (57) encontró dos fósiles de *Galaxias* en Foulden Hills cerca de Middlemarch, Otago, identificados como *G. kaikorai* Whitley. McDowall (25) opina que este fósil ayuda muy poco para determinar la edad de la familia, ya que postula que esta fauna de peces habría llegado a Nueva Zelanda en el Terciario superior o medio desde Australia. Australia (24) sería el área más cercana al origen y dispersión de la familia Galaxiidae, y que la fauna de Nueva Zelanda fue derivada de Australia. McDowall (31) revisa los fósiles proponiendo que los de Dunedin son *G. brevipinnis* Günther y los de Foulden Hills son *G. vulgaris* que son especies existentes. Rosen (43) se hace una serie de reflexiones sobre el origen de los galaxiids, usando la hipótesis del "Gondwanaland" y opina que es posible descubrir en qué parte de los territorios del Gondwana fue el origen de los galaxiid identificando el primitivo grupo hermana ("sister group") de una bien establecida filogenia de galaxiid. Rosen (43) reflexiona que dentro de Aplochitoninae, el Aplochiton de Sud América puede representar el grupo hermana del muy especializado y peculiar Lovettia de Tasmania y tal vez esto indicaría que Aplochitoninae se originó en Sud América como fragmento del continente de Gondwana. De esta forma Aplochitoninae es también el grupo hermana de Galaxiinae, así que la familia entera (Galaxiidae) puede haber tenido su origen en Sud América y de allí iniciado su dispersión. A continuación Rosen (43) previene que tales conclusiones tendrán que esperar un acuerdo entre los taxonomistas para constituir una aceptable filogenia de las muchas especies de galaxiids.

Muy relacionada con las hipótesis sobre el centro de origen de la familia, está una gran controversia entre las hipótesis que tratan de explicar la vía de dispersión de los galaxiids a su actual distribución. Desde incluso el siglo pasado se ha tratado de explicar esta distribución con algunas extravagantes teorías del siglo pasado como la de Gill que llegó a proponer que las *Galaxias* fueron encerradas en hielo en épocas geo-

lógicas anteriores y de esta forma llegaron a los ríos de estos continentes. Algunos autores han buscado serios argumentos para presentar sus teorías. McDowall (25) empleó un criterio ecológico para explicar las rutas seguidas por las galaxiids, basado en la presencia del estadio marino (whitebait) en por lo menos dos especies diadrómicas en Australia y 4 en Nueva Zelanda. Este autor opina que a través de este estadio marino la repartición fue transoceánica, iniciándose como centro de dispersión Australia y pasando a Nueva Zelanda a través de la "East Australian Ocean Current". McDowall (25) sostiene que a través del "west wind drift" las galaxiids habrían llegado a Sud América y Sud Africa, siendo este último continente el punto final de una cadena de área de dispersión. McDowall (25) hace mención, en favor de su argumentación; la disminución del número de especies desde Australia, Nueva Zelanda a Sud América y Sud Africa. La presencia actual de *G. maculatus* en toda el área de distribución a excepción de Sud Africa, hace sugerir a McDowall (22) que "and the range of one of these species - *G. maculatus*— suggest that this dispersal continues" (20). Campos (7) estudiando el ciclo migratorio de *G. maculatus* en Sud América concluye que la hipótesis propuesta por McDowall (25) de la dispersión oceánica a través del "west wind drift" no es consistente con sus resultados, porque esta especie está fuertemente unida a las aguas continentales y su estadía en el mar es sólo transitoria, la que no favorecería una larga migración de Nueva Zelanda a las costas del sur de Sud América. Campos (7) propone que *G. maculatus* siguió una ruta transantártica en el Terciario, cuando todavía este continente estaba descubierto de hielo y presentaba cuerpos de agua dulce donde la especie pudo mantener su actividad diadrómica. McDowall et al. (33) reporta que ha encontrado galaxiid juveniles de varias especies a cierta distancia de las costas de Nueva Zelanda, incluso hasta 704 km, estando seguro que son *G. maculatus* y posiblemente *G. fasciatus* y *G. brevipinnis*. McDowall et al. (33) de acuerdo con estos resultados considera que la hipótesis de Campos (6) es "extravagante", pero no explica por qué si encuentra *G. brevipinnis* en el mar, esta especie no está también en Sud América como *G. maculatus*, a la cual él supondría que todavía estaría migrando de Nueva Zelanda. Rosen (43) ha criticado los ar-

gumentos de McDowall (25) considerando improbable una posible dispersión por el "west wind drift". Rosen (43) se inclina por analizar la posibilidad de un centro de dispersión en Sud América dispersándose en los cuerpos de agua dulce por la tierra en dirección Este para colonizar Africa y vía la Antártica, para invadir Australia y Nueva Zelanda. Este argumento de Rosen trae a la discusión la hipótesis del continente de Gondwana y su fragmentación. Nuevos antecedentes de la biología de las especies de galaxiids y análisis filogenético podrán posiblemente aclarar esta controvertida dispersión.

DISCUSION

El estudio de la familia Galaxiidae demuestra que en un grupo de animales se pueden aplicar diversas metódicas que responden a distintos conceptos y teorías de ciencias afines. Así la comprensión de un grupo se enriquece en la búsqueda de la causalidad de sus problemas, si en ella convergen criterios de análisis más amplios que los unilaterales. El análisis realizado revela que a pesar de todos los antecedentes aportados no se está en estos momentos ni siquiera seguro del propio status de la familia y además su concepción evolutiva del grupo es muy incipiente. Muchos otros grupos de animales tienen problemas semejantes a los galaxiid en el Hemisferio sur como el caso de los chironomid (3) y cuyos resultados son considerados por Rosen (43) en un análisis comparativo de relevancia. De esta manera los estudios en galaxiid podrán aportar también antecedentes para guiar el estudio de otros grupos animales.

SUMMARY

The family Galaxiidae has one of the greatest distributions of continental water fishes of the Southern Hemisphere-Australia, Tasmania, New Caledonia, Lord Howe Island, New Zealand, Chatham Islands, Auckland Islands, Campbell Islands, Southern Southamerica, Malvinas Islands and Sothafrica.

The family has about 40 species in the genera: *Galaxias* 32 species, *Brachygalaxias* 3 species, *Neochana* 3 species, *Paragalaxias* 1 species, *Saxilaga* 2 species and *Nesogalazias* 1 species.

The taxonomy of the family was realized principally by the characters of external mor-

phology, wich originated many synonyme species, for its morphological similitude as well as for its extensive distribution. Internal morphological studies have permitted to discuss the philogenetic position of the family at the Order Salmoniformes and to differentiate better the genus. Limited studies were realized on cytogenetic of species. At electrophoresis, the studies to elucidate intraspecific differences are also very scanty. It was realized an Analysis of Multivariance to compare the species of New Zealand, South Africa and South America with the methods of numerical Taxonomy and principal Components. These analysis reaffirm the species groups realized by traditional taxonomy.

The ecology of the species has been realized at few species. The best known species is *Galaxias maculatus* on its distribution, specially its migratory cycle between estuary and river. One of the most discussed problems of the family is its center of origin and dispersión. The hypothesis are so opposite that the origin of the family it is argueing it could has been Australia or South America and its marine dispersion, by the "west wind drift" or continental.

The revision of systematic knowledges of Galaxiids advises to employ traditional methods together with those developed recently.

REFERENCIAS

1. AVISE, J.C., Systematic Zoology. 23(4):465, 1974.
2. BENZIE, V., Proc. N.Z. Ecol. Soc. 15:31, 1968.
3. BRUNDIN, L., K. Svenska Vetenskaps akad. Handl. ser. 4. 11(1):1, 1966.
4. CAMPOS, H., Bol. Mus. Hist. Nat. Chile. 31:5, 1970.
5. CAMPOS, H., Copeia 1972 (2):368, 1972.
6. CAMPOS, H., Texas Journal of Sciences. 23(4):531, 1972.
7. CAMPOS, H., Hydrobiología. 43(3-4):301, 1973.
8. CAMPOS, H., Studies on the Neotropical Fauna. 9: 55, 1974.
9. CAMPOS, H., Zoologischer Anzeiger (en prensa).
10. CUVIER, G.L., "Les Galaxies in Le Regne Animal". 2:282., Paris. Deterville, 1817.
11. EIGENMANN, C.H., Mem. Natn. Acad. Sci., 2:1, 1928.
12. FRANKENBERG, R., Ph. D. Thesis, University of Melbourne, Australia, 1969.
13. FRANKENBERG, R., Native Freshwater Fish. Biogeography and Ecology in Tasmania. 7:113-140. Ed. W.D. Williams. Dr. W. Junk. b.v., Publishers The Hague, 1974.
14. GREENWOOD, P.H., ROSEN, D.E. WEITZMAN, S.H., MYERS, G.S., Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 131(4):339, 1966.

15. GUNTHER, A., Ann. Mag. Nat. Hist. 20(3):305, 1867.
16. HEUTS, M.J., J. Genet. 48:183, 1949.
17. HUBBS, C.L., Pap. Mich. Acad. Sci. 26:229, 1941.
18. HUBBS, C.L., Proc. Seventh Pacific Cong. 3:324, 1953.
19. LINDSEY, C.C., Copeia. 1958: 134, 1958.
20. LINDSEY, C.C., J. Fish. Res. Board Can. 32(12): 2453, 1975.
21. MAYR, E., "Animal species and evolution". Trad: Ediciones Universidad de Chile. Ediciones Ariel S.A., 1968.
22. McDOWALL, R.M., Tuatara. 14(1):12, 1966.
23. McDOWALL, R.M., Fish. Res. Bull. N.Z. Marine Dep. Wellington. 2:1, 1968.
24. McDOWALL, R.M., Copeia 1969 (4):796, 1969.
25. McDOWALL, R.M., Bull. Mus. Comp. Zool. 139(7): 341, 1970.
26. McDOWALL, R.M., Zool. J. Linn. Soc. 50(1):33, 1971.
27. McDOWALL, R.M., J.R. Soc. N.Z. 2(3):325, 1972.
28. McDOWALL, R.M., Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist. 9(5):91, 1973.
29. McDOWALL, R.M., J.R. Soc. N.Z. 3(2): 193, 1973.
30. McDOWALL, R.M., Studies on Neotropical Fauna and Environment. 11(3):173, 1976.
31. McDOWALL, R.M., J.R.S.N.Z. 6(1):17, 1976.
32. McDOWALL, R.M., WHITAKER, A.M., The Freshwater Fishes. Biogeography and Ecology in New Zealand. Ed. G. Kuschel. D.F. W. Junk b.v., Publishers. The Hague, 1975.
33. McDOWALL, R.M., ROBERTSON, D.A., SAITO, R., N.Z.J. Mar. Freshwat. Res. 9(1):1, 1975.
34. McHUGH, J.L., Copeia. 1954:23, 1954.
35. McPHAIL, J.D., JONES, R.L., J. Fish. Res. Bd. Canada. 23:767, 1966.
36. MERRILEES, M.J., Copeia. 1975 (1):176, 1975.
37. MÜLLER, R., Animal Research and Development. 3:86, 1976.
38. NELSON, G.J., Amer. Mus. Novitates. 2492:1, 1974.
39. OLIVER, W.R.B., Trans. R.S.N.Z. 66:284, 1936.
40. POLLARD, D.A., Australian Soc. Limn. Newslett. 5(1):13, 1966.
41. POLLARD, D.A., Aust. J. mar. Freshwat. Res. 22:91, 1971.
42. REGAN, C.T., Proc. Zool. Soc. Lond. 2:363, 1905.
43. ROSEN, D.E., Amer. Mus. Nat. Hist. 153:265, 1974.
44. SCOTT, E.O., Pap. Proc. Roy. Soc. Tasm. 1934:41, 1935.
45. SCOTT, E.O., Pap. Proc. R. Soc. Tasm. 1935:85, 1936.
46. SCOTT, E.O., Rec. Queen Vict. Mus. 29:1, 1968.
47. SCOTT, E.O., Records of the Queen Victoria Museum, Laucenston. 37:1, 1971.
48. SIMPSON, G.G., "Principles of animal taxonomy". Columbia University Press, New York, 1961.
49. SMITHIES, O., Biochem. J. 67:629, 1955.
50. SOKAL, R.R., SNEATH, P.H.A., "Principles of numerical taxonomy". W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1963.
51. STOKELL, G. Trans. R.S.N.Z. 75(2):124, 1945.
52. TÄNNING, A.V., Meddel. Kom. Danmark Fischeriog. Havundersog., ser. Fiskeri II. 5, 1944.
53. TÄNNING, A.V., Nature. 157:594, 1946.
54. TÄNNING, A.V., Biol. Rev. 27:169, 1952.
55. THIENEMANN, A., Naturwissenschaftliche Wochenschrif. N.F. 17:282, 296, 1918.
56. THIENEMANN, A., Festschrift für Zschokke Basle, 4:1, 1920.
57. TRAVIS, C., Unpublished M. Sc. Thesis, University of Otago Library, 1965.
58. WEITZMAN, S.H., Copeia. 1967(3):507, 1967.
59. WHITLEY, G.P., Whitebait. Vict. Nat. Melbourne 52(3):41, 1935.
60. ZÁRRAGA, A.M., Tesis. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile, 1974.

Mc Dowall and Fulton 1978. A Revision of the Genus *Paragalaxias* Scott (Salmoniformes: Galaxiidae). Aust. J. Freshwater Res., 29: 93-108, describe para el genero *Paragalaxias* las siguientes especies: *Paragalaxias dissimilis* (Regan), *Paragalaxias eleotroides* Mc Dowall, *Paragalaxias mesotes* Mc Dowall. *Pm shannonensis* la incluye en sinonimia de las especies anteriores.

