

Review

**Bases biológicas para el cultivo del puye *Galaxias maculatus*
(Jenyns, 1842): una revisión**

**Rolando Vega^{1,3}, Patricio Dantagnan^{1,3}, Alfonso Mardones^{1,3}, Iván Valdebenito^{1,3}
José Zamorano¹ & Francisco Encina^{2,4}**

¹Escuela de Acuicultura, Universidad Católica de Temuco, P.O. Box 15-D, Temuco, Chile

²Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco
P.O. Box 15-D, Temuco, Chile

³Núcleo de Investigación de Producción Alimentaria, Universidad Católica de Temuco
P.O. Box 15-D, Temuco, Chile

⁴Núcleo de Investigación de Estudios Ambientales, Universidad Católica de Temuco
P.O. Box 15-D, Temuco, Chile

RESUMEN. *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) es un pez gourmet de importancia comercial cuyas pesquerías están sobre-explotadas, siendo esencial el estudio de su biología para desarrollar su tecnología de cultivo (galaxicultura), que se encuentra en etapa piloto. Los objetivos de éste trabajo son: 1) entregar una síntesis de la información de la literatura sobre la biología de la especie, y 2) identificar la carencia de conocimiento científico y puntos críticos para el desarrollo de su tecnología de cultivo comercial. *G. maculatus* es un pequeño pez carnívoro, con poblaciones eurihalinas diferenciadas en diadrómicas y dulceacuícolas. Las poblaciones diadrómicas desovan en los estuarios y la larva migra al mar, retornando a la edad de seis meses para metamorfosearse en adulto. Son escasos los estudios de su sistemática, poblaciones y estado larvario en aguas chilenas, pero los correspondientes a alimentación, reproducción y enfermedades son más numerosos. Las hembras de un año desovan, aproximadamente, 1.200 huevos adhesivos pero un número importante muere después del primer desove (40%). La especie tiene un crecimiento rápido (1,1% día⁻¹) y alto metabolismo, con un promedio de vida de dos años. Se puede cultivar en cautividad, desovar, incubar sus huevos y obtener larvas; los adultos comen starter pelletizado de salmón y crecen en estanques. El protozoo ciliado *Ichthyophthirius multifiliis* (ich) produce altas mortalidades, en ejemplares en cautiverio, que pueden ser controladas con baños de sal. Los problemas de investigación a resolver para una futura piscicultura comercial son: identificar y seleccionar las poblaciones adecuadas para cultivo, aumentar el número de huevos desovados por hembra, desarrollar alimentos para larvas y reproductores, y controlar las enfermedades ectoparasitarias. El punto crítico es la masificación de la producción mediante el mejoramiento de las técnicas de reproducción y larvicultura.

Palabras clave: *Galaxias maculatus*, puye, biología, cultivo, Chile.

Biological bases for whitebait culture *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842): a review

ABSTRACT. *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842), is a gourmet fish of great commercial importance with overexploited fisheries. So, studies of its biology are essential in order to develop a technology for its cultivation (galaxiculture), which is at a pilot stage. The goals of this work are: 1) to provide a synthesis of the literature information on the biology of the species, and 2) to identify the lack of scientific knowledge and critical points for the development of a technology for mass commercial culture. *G. maculatus* is a small carnivorous fish with euryhaline populations differentiated between diadromic and freshwater. Diadromic populations spawn in the estuaries, and then the larvae migrates to the sea, returning aged 6 months and metamorphosing into adults. Studies of their systematic, populations and larvae stage in Chilean waters are scarce, but studies on feeding, reproduction and diseases are more numerous. One year old females lay about 1,200 adhesive eggs and an important number of them die after the first spawning (40%). *G. maculatus* has rapid growth (1.1% day⁻¹) and a high metabolism, with an average life of 2 years. They can be cultivated in captivity, spawn and incubate their eggs to obtain larvae; adults eat salmon starter pellets and grow in tanks. The ciliate protozoa *Ichthyophthirius multifiliis* (ich) produces high mortality in larvae and adults in confinement; mortality can be controlled with salt bath. The problems to be solved by research for future commercial fish farming are: recognising and selecting suitable populations for cultivation; increasing the number of eggs spawned by females; develop suitable diets for larvae and broodstock; and controlling

ectoparasitic diseases. The critical point is achieving mass production by improving the techniques of reproduction and larviculture.

Keywords: *Galaxias maculatus*, whitebait, biology, fish farming, Chile.

Corresponding author: Rolando Vega (rvega@uct.cl)

INTRODUCCIÓN

Galaxias maculatus (Jenyns, 1842), es uno de los peces más estudiados en los países circumpolares donde se distribuye, se caracteriza por su pequeño tamaño, no tiene escamas y presenta poblaciones dulceacuícolas y diadromicas (McDowall, 1972). Sus adultos se conocen popularmente como “coltrao” en Chile, “puyen” en Argentina, “inanga” en Nueva Zelanda y “jollytail” en Australia. El juvenil de 0,3 a 0,5 g no presenta pigmentación, por lo que se denomina cristalino, y se le conoce vernacularmente como “puye” en mapuche, “angula” en español o “whitebait” en inglés (Mardones *et al.*, 2008); el juvenil es una *delicatessen* culinaria de alto valor comercial (US \$10-50 kg), que se ha exportado como sustituto de la larva cristalina de la anguila europea, *Anguilla anguilla*, conocida como “angula”, “eel glass” o “civelle” (Mardones *et al.*, 2008). En Chile, el estado de conservación de *G. maculatus*, está categorizado como vulnerable, debido principalmente a la depredación por los salmones introducidos y a la sobre-explotación de sus juveniles, que han sostenido una pequeña pesquería artesanal hasta 1970 (Glade, 1988; Campos *et al.*, 1998). Actualmente, las capturas son bajas, aproximadamente 1 ton anual (2.500.000 ejemplares), e insuficientes para el abastecimiento interno (SERNAPESCA, 2009-2010).

En Chile, el colapso de la pesquería de *Galaxias maculatus*, demanda urgentemente, por parte del Estado, implementar un programa de repoblamiento, para lo cual se requiere desarrollar la tecnología de cultivo o galaxicultura, que adicionalmente permitiría la masificación de la producción y abastecimiento del mercado (Mitchell, 1989; Bariles *et al.*, 2003). Las bases para un plan de manejo (Fulton & Pavuk, 1988) y guías para restaurar su hábitat (Richardson & Taylor, 2002) contribuirán a su recuperación cuando se inicien programas en Chile. El cultivo de *G. maculatus* permitiría repoblar los ambientes, lo cual a su vez contribuiría a manejar y recuperar las pesquerías locales, con su impacto socio-económico en áreas de pobreza. La tecnología de cultivo permitiría generar y desarrollar un nuevo tipo de piscicultura intensiva, caracterizada por ciclos productivos rápidos, cosechando y comercializado

juveniles cristalinos a una edad máxima de 7 meses, antes de que se pigmente y alcance la madurez sexual.

A pesar de que existen varios trabajos científicos y tecnológicos en Chile, el conocimiento para el desarrollo de la tecnología de cultivo, que se encuentra a nivel piloto es aún insuficiente; trabajos como los que se mencionan a continuación: la base tecnológica de la galaxicultura (Bariles *et al.*, 2003), tolerancia a la salinidad de las poblaciones (Vega *et al.*, 1993), alimentación (Dantagnan, 2003; Borquez & Hernandez, 2006), reproducción (Valdebenito *et al.*, 1995), larvicultura (Dantagnan *et al.*, 2007), oxigenometría (Encina *et al.*, 2011) y cultivo experimental (Dantagnan *et al.*, 2002; Mardones *et al.*, 2008; Mardones & De los Ríos, 2012).

Considerando que hay aspectos fundamentales de la biología de *G. maculatus* que son desconocidos, están dispersos o adecuadamente interpretados para el desarrollo de su cultivo, los objetivos de éste trabajo son: 1) realizar una revisión, sistematización y síntesis del conocimiento científico, y 2) identificar la carencia de conocimiento biológico y los puntos críticos para el desarrollo de la tecnología de cultivo comercial.

Revisión, sistematización y síntesis del conocimiento científico

Para el desarrollo de la tecnología del cultivo de *G. maculatus* es necesario conocer aspectos relevantes como son su sistemática, morfología y biometría, distribución, pesquería, mercado, ciclo de vida, ambiente y hábitat, interacciones ecológicas (competencia y depredación), enfermedades, alimentación, reproducción, ecofisiología, crecimiento, manejo en cultivo, los cuales se entregan a continuación:

Sistemática

La clasificación taxonómica de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842), de acuerdo a Johnson & Patterson (1996), Arratia (1981) y Waters *et al.* (2000), es la siguiente: Orden Osmeriformes, Suborden Osmeroi, Superfamilia Galaxioidea, Familia Galaxiidae, Subfamilia Galaxiinae, Tribu Galaxiini, Género *Galaxias* Cuvier, Especie *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842).

Las características diagnósticas de *G. maculatus* están basadas en el estado adulto correspondiendo a

un cuerpo elongado subcilíndrico fusiforme (Fig. 1). La Tribu Galaxiini se caracteriza por la ausencia de escamas y aleta adiposa (Waters *et al.*, 2000). Su piel manchada le da el nombre específico de *maculatus*. La aleta dorsal, sostenida por 10 a 12 espinas, está implantada muy atrás en el dorso, con la distancia predorsal contenida 1,5 veces en la longitud total (LT). La base de la aleta dorsal se origina inmediatamente detrás del ano y se opone completamente a la aleta anal, que tiene 17-18 espinas. El pedúnculo caudal es relativamente corto, contenido más o menos 9 veces en la LT, y terminando en una amplia aleta caudal sostenida por 24 a 28 espinas (6-16-6). Las aletas ventrales están implantadas a una corta distancia del punto central del cuerpo, con la distancia preventral contenida 1,4 veces en la LT; cabeza corta, contenida 5,5 a 6,6 veces en la LT. Boca terminal, con la mandíbula superior alcanzando el borde anterior de la órbita. Aletas pectorales pequeñas, implantadas detrás del óperculo (Duarte *et al.*, 1971).

Se han realizados numerosos trabajos sobre la sistemática de *G. maculatus*, que lo reconocen como una sola especie diploide con 22 cromosomas (Jara *et al.*, 2008), polimórfica, con poblaciones diadromicas con mayor número de vertebras (60-65) que las dulceacuícolas (55-60) (Valenciennes, 1846; McKenzie, 1935, Pollard, 1971a, 1971b; McDowall, 1968a, 1970, 1971, 1972, 1976a, 1976b; 1988, 2003b; McDowall & Eldon, 1980; Campos, 1972, 1973, 1974, 1979a, 1979b, 1985; Ferriz *et al.*, 2001), lo cuál ha sido corroborado con un enfoque molecular (Johnson & Patterson, 1996; Waters & Burrige, 1999; Waters *et al.*, 2000).

Morfología y biometría

La morfología y biometría son características fundamentales para establecer la sistemática de *G. maculatus* y describir su gran variabilidad como especie polimórfica en el estado adulto. Además, la larva y juvenil se diferencian marcadamente del adulto por su cuerpo anguiliforme transparente cristalino (Fig. 1). La información biométrica permite comparar las poblaciones, medir madurez sexual y el grado de anguiliformidad larval; el índice K de gordura ($K = P L^{-b}$) es utilizado como un índice de anguiliformidad del juvenil cristalino que varía entre poblaciones y en cultivo.

Las distribuciones de tallas, las relaciones biométricas, tales como la relación longitud-peso, han sido estudiadas para poblaciones de *G. maculatus* de Australasia (Pollard, 1971b), Argentina (Ferriz, 1987; Ferriz *et al.*, 2001) y Chile (Duarte *et al.*, 1971; Campos, 1979b; Infante, 1991). La mayoría de las hembras silvestres son de bajo peso y fecundidad, ante

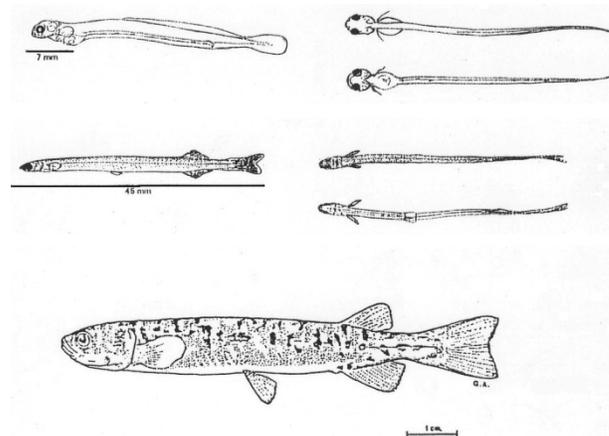


Figura 1. Larva, juvenil cristalino y adulto de *Galaxias maculatus*. Larva y juvenil de Mitchell (1989) y adulto de Arratia (1981).

lo cual la relación positiva peso-fecundidad es una información fundamental para la selección de hembras y producción masiva de huevos.

La morfometría es afectada por el proceso de metamorfosis, que ha sido observado en juveniles cristalinos que retornan desde el mar al río, comenzando con la pigmentación de la piel y el acortamiento del cuerpo. Campos (1970a), indica que la metamorfosis se observa tanto en las poblaciones dulceacuícolas como diadromicas y que es independiente de la salinidad del agua (Fig. 2). Así mismo, el número de vertebras de las poblaciones permite identificar su origen ambiental, ya que ejemplares diadromicos presentan un mayor número de vertebras que los dulceacuícolas (McDowall, 1972, 2003b; Campos, 1974).

Los trabajos de morfometría y biometría han contribuido a caracterizar la alta variabilidad de los estados juveniles y adultos de *G. maculatus*, particularmente, el acortamiento corporal de la metamorfosis larval, la anguiliformidad larval, la relación peso-fecundidad y el número de vertebras de las poblaciones.

Distribución

G. maculatus tiene una distribución circumantártica, a latitudes mayores de 30°S, encontrándose en Chile, Argentina, islas Falkland, Australia, Nueva Zelanda, las islas Chatham y Tasmania (Campos, 1970b, 1979a; Azpelicueta *et al.*, 1996; Berra *et al.*, 1996; Campos *et al.*, 1998; Murillo & Ruiz, 2002; Cussac *et al.*, 2004; Morgan *et al.*, 2005). En el sur de Chile, se encuentra en sistemas dulceacuícolas y estuarinos desde los 32°S en la zona central hasta los 53°S en la región patagónica de Tierra del Fuego (Gosztonyi &

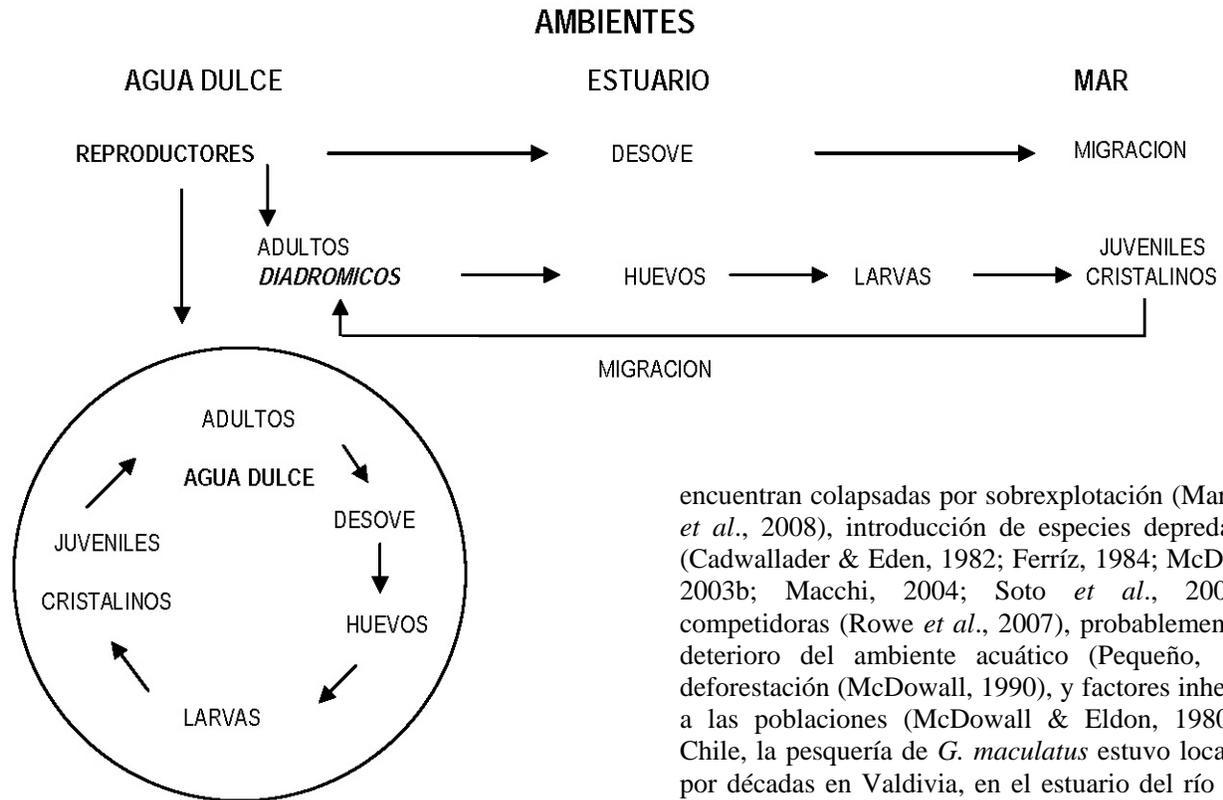


Figura 2. Ciclo de vida de *Galaxias maculatus*.

McDowall, 1974; Arratía *et al.*, 1981; Campos, 1984, 1985; Barriga *et al.*, 2002; Berra, 2003). Larvas y juveniles pueden capturarse en las praderas de *Gracilaria* de los estuarios (Pequeño, 1987) o hasta 700 km mar afuera (McDowall *et al.*, 1975).

Pesquería

La pesquería de *G. maculatus* se basa en la captura de juveniles cristalinos de 5 cm y 0,5 g promedio. En Chile está protegida por el Decreto 390 de 1981 del Ministerio de Economía, que establece una veda en enero y febrero, basada en insuficientes razones técnicas ya que sólo considera que “ellos forman parte importante de la dieta de truchas salmonídeas y por este motivo es deseable tener una veda para éste recurso durante el período de desove máximo”. El período de captura en estuarios ocurre en primavera-verano (septiembre a diciembre), utilizando como arte de pesca el chine o puyero, que consiste en una red cónica, ubicada en dirección al mar, que opera esperando que el cardumen suba contra la corriente e ingrese a la red, momento en que se retira del agua (McDowall, 1988).

G. maculatus fue una importante pesquería en Chile y Nueva Zelanda, pero actualmente se encuen-

encuentran colapsadas por sobreexplotación (Mardones *et al.*, 2008), introducción de especies depredadoras (Cadwallader & Eden, 1982; Ferríz, 1984; McDowall, 2003b; Macchi, 2004; Soto *et al.*, 2006) o competidoras (Rowe *et al.*, 2007), probablemente por deterioro del ambiente acuático (Pequeño, 1987), deforestación (McDowall, 1990), y factores inherentes a las poblaciones (McDowall & Eldon, 1980). En Chile, la pesquería de *G. maculatus* estuvo localizada por décadas en Valdivia, en el estuario del río Calle-Calle, donde en los años 60's se capturaba 60 ton por año, luego las capturas mostraron una rápida disminución hasta 1,5 ton anual en el período 1967-1969 (Campos, 1970a, 1973); asimismo, tanto las pesquerías de los estuarios (Imperial, Toltén y Reloncaví), como de los lagos (Puyehue y Llanquihue), también colapsaron, desplazándose hacia el sur, hacia los estuarios y fiordos de Chiloé y Aysén, donde en 1990, se capturó 14 ton para luego disminuir a 1 ton anual (Mardones *et al.*, 2008; SERNAPESCA, 2009, 2010). De la misma forma, en la costa oeste de N. Zelanda se produjo una declinación gradual de las capturas anuales de 3.171 ton en 1955 a 47 ton (McDowall, 1968b). En Tasmania, Australia, una caída abrupta de las capturas en 1974, cerró las pesquerías comerciales y recreacionales (IFC, 1974, 1977); sin embargo, en 1990 se reabrió sólo para una regulada pesca recreacional, basándose en los estudios de Fulton & Pavuk (1988).

Mercado

La producción de juveniles cristalinos de *G. maculatus* tanto en Chile, Argentina como N. Zelanda son insuficientes para abastecer sus mercados internos, alcanzando alto precio precio (US\$ 28-100 kg⁻¹) (Mardones *et al.*, 2008). Estos fueron exportados como símil comercial de la larva cristalina europea del género *Anguilla*, que también alcanza un precio similar (Morineau, 1992); los países europeos en

donde se captura la *Anguilla* son Francia, España, Portugal, Dinamarca, Holanda y Gran Bretaña, exportándola principalmente a España y ocasionalmente a Japón (De Franssu, 1989). La captura de Francia, uno de los mayores exportadores europeos, cayó de 2.000 ton en 1980 a 400 ton a fines de la década y, actualmente, los volúmenes anuales continúan bajos, por ejemplo, Francia 1.500 ton y España 200 ton. Un producto sustituto a la *Anguilla* es el surimi Gula del Norte, que fue desarrollado por la empresa Angulas Aguinaga S.A. de España, cuya comercialización ha sido exitosa debido a su sabor y precio competitivo (US\$ 44-53 kg⁻¹). La producción comercial de la galaxicultura tendría la oportunidad de cubrir los desabastecidos mercados de América, Australasia, Europa y Asia, aunque los estudios de mercado y canales de distribución aún son insuficientes (Mardones *et al.*, 2008).

Ciclo de vida

Las poblaciones dulceacuícolas y diadromicas de *G. maculatus* desarrollan una conducta migratoria relacionada con la reproducción, alimentación o ambiente (Campos, 1973; McDowall *et al.*, 1975; Ots & Eldon, 1975; McDowall, 1976b; McDowall & Eldon, 1980), presentando durante su ciclo de vida (Fig. 2) los siguientes estados: huevo adhesivo (1 mm diámetro), huevo con ojo, larva (6 mm), juvenil cristalino hasta aproximadamente 5,8 cm de longitud (0,3 a 0,6 g) y adulto pigmentado hasta los 16 cm y 15 g (Campos, 1970a; Oliveros & Cordiviola de Yuan, 1974). Las poblaciones dulceacuícolas desarrollan todo su ciclo de vida en agua dulce en ambientes lénticos y lóxicos (Pollard, 1966, 1971a, 1971b, 1972a, 1972b), mientras que los adultos diadromicos desovan en los estuarios de los ríos en otoño y sus larvas migran al océano, retornando al estuario en primavera, después de aproximadamente seis meses, como juvenil cristalino, para metamorfosearse en un adulto pigmentado que rápidamente comienza a madurar (McDowall, 1967b, 1968b, 1971, 1972, 1976a, 1988; Benzie, 1968d; Chapman, 2003; Chapman *et al.*, 2006a). Los estados larvales y juveniles cristalinos han sido descritos morfológicamente en numerosos trabajos, pero su biología aún no esta suficientemente conocida (Benzie, 1968a, 1968b; McDowall *et al.*, 1975; Ots & Eldon, 1975; McDowall & Eldon, 1980; Mitchell, 1989; Mitchell *et al.*, 1992; Cussac *et al.*, 1992; McDowall *et al.*, 1994; Battini, 1997; Dantagnan *et al.*, 2002, 2007; Bariles *et al.*, 2003; Charteris *et al.*, 2003; Borquez & Hernandez, 2006).

Las poblaciones dulceacuícolas en lagos, presentan migraciones locales y desovan sobre las raíces de plantas que quedan sumergidas temporalmente por los deshielos de primavera, en cambio las poblaciones

diadromicas son marginalmente catádromas y, en otoño, reguladas por la luna y las altas mareas, migran al estuario a desovar sobre las raíces de la vegetación que queda bajo agua temporalmente durante la pleamar, luego, al retirarse la marea, los huevos se incuban en el ambiente húmedo emergido durante 30 días, en la siguiente pleamar las larvas eclosionadas son arrastradas hacia el mar para alimentarse y luego retornar al estuario para metamorfosearse y madurar en agua dulce (McDowall, 1988). Las migraciones las realizan en cardúmenes y las tallas varían estacionalmente (Campos, 1970a, 1974); tanto para las poblaciones dulceacuícolas como diadromicas de las cuencas de los ríos Imperial y Toltén, los juveniles (2,6-5,8 cm de longitud) son abundantes en primavera-verano, disminuyen en otoño y desaparecen en invierno, los adultos (4,0-9,0 cm de longitud) son abundantes en verano-otoño y están ausentes en primavera-verano (Infante, 1991).

Ambiente y hábitat

El hábitat de *G. maculatus* son las aguas continentales, estuarinas y marinas; los juveniles y adultos habitan las áreas litorales de ríos en el ritrón o potamón, en aguas transparentes y de baja corriente, con sustratos de arena o sedimentos, en lagos o estuarios donde permanecen casi todo el año (Campos, 1970a, 1985; De Silva *et al.*, 1998). En días soleados se acercan al litoral y cuando llueve o el agua es perturbada se desplazan al sublitoral, observándose que después de las lluvias es imposible capturarlos ya que desaparecen. Las aguas dulces del sur de Chile se caracterizan por una concentración de oxígeno disuelto de 9 a 14 mg L⁻¹, pH entre 6 y 8, y temperaturas de 7° a 21°C (Campos, 1970a). *G. maculatus* habita en aguas dulces turbias con temperaturas mayores a 20°C, sugiriendo erróneamente que se puede cultivar en este tipo de agua. Sin embargo, se ha probado que esta especie requiere aguas de alta calidad, al igual que el salmón (Bariles *et al.*, 2003; Mardones *et al.*, 2008). También se encuentran en aguas estuarinas salobres, cuyas salinidades fluctúan desde 0,5 a 30 g L⁻¹ y se mezclan en esta área con larvas, juveniles y adultos diadromicos. En otoño, las condiciones ambientales de temperatura (5-10°C) y humedad, son favorables para la incubación aérea de los huevos (McDowall, 1988). Las larvas y juveniles cristalinos diadromicos se han encontrado en el mar (McDowall *et al.*, 1975), siendo esta una de sus etapas menos conocidas.

Interacciones ecológicas: competencia y depredación

Las interacciones ecológicas de competencia y depredación de otras especies sobre *G. maculatus*

afectan su abundancia y contribuyen a la disminución de sus poblaciones. Existe una serie de trabajos relacionados con la competencia de otras especies con *G. maculatus*, por ejemplo: *Percilia gillisi*, *Cheirodon galusdae*, *Aplochiton taeniatus*, *Cauque debueni*, *Percichthys trucha*, *Gambusia affinis*, *Salmo trutta fario* y *Oncorhynchus mykiss* (McDowall, 1968a; Campos, 1970b; Townsend & Crowl, 1991; McIntosh *et al.*, 1992; Cervellini *et al.*, 1993; Townsend 1996, 2003; McIntosh, 2000; Barriga *et al.*, 2002; Murillo & Ruiz, 2002; Pascual *et al.*, 2002; Glova, 2003; Rowe *et al.*, 2007). El caso documentado de competencia con *G. maculatus* y depredación es el de *Gambusia affinis*, un pez introducido en N. Zelanda, que es considerado una plaga debido a sus efectos en la reducción o extinción de poblaciones de pequeños peces nativos. Se produce una superposición entre las dos especies, especialmente en primavera-verano cuando en las aguas de poca profundidad la temperatura supera los 20°C, sospechándose que estas especies compiten por espacio, alimento y, dependiendo de su tamaño, se depredan mutuamente (Rowe *et al.*, 2007).

Entre los depredadores de *G. maculatus* se encuentra la misma especie, caníbal de sus huevos e individuos de menor tamaño (Allibone, 2003). Los huevos también son depredados por el ratón *Mus musculus* (Baker, 2006) y babosas (Mitchell *et al.*, 1992). Ferriz (1984) asigna a *G. maculatus* un importante rol en la cadena trófica como presa de otros peces (*P. trucha*, *P. colhuapensis*, *S. trutta fario* y *O. mykiss*). Entre los peces depredadores se encuentran especies nativas y exóticas: los nativos comprenden a *P. trucha*, *P. colhuapensis* y *Odontheistes* sp. de Chile y Argentina (Ferriz, 1984; Torres *et al.*, 1998; Macchi, 2004); los exóticos comprenden a *G. affinis* en N. Zelanda (Rowe *et al.*, 2007), *O. mykiss*, *S. trutta fario* y *Salvelinus fontinalis* (Ferriz, 1984; Jackson, 1981; Torres *et al.*, 1989, 1991; Townsend & Crowl, 1991; Crowl & Townsend, 1992; Ault & White, 1994; Macchi *et al.*, 1999; McIntosh, 2000; Pascual *et al.*, 2002; Glova, 2003; McDowall, 2003a; Macchi, 2004; Pascual & Ciancio, 2007). *O. mykiss* y *P. trucha* son las especies que más depredan a *G. maculatus* (Macchi *et al.*, 1999) y por esta vía son infectados por *Diphyllbothrium latum* (Torres *et al.*, 1998). *G. affinis* ataca juveniles y adultos de *G. maculatus*, mordiéndolos sus aletas, inmovilizándolos y matándolos cuando comparten la columna de agua hasta 1,5 m de profundidad; su efecto en la mortalidad aumenta con la temperatura del agua, así, con 10°C es de un 10% y con 25°C un 60% (Rowe *et al.*, 2007).

Las truchas (*S. trutta fario* y *O. mykiss*), representan más del 60% de la abundancia y 80% de la biomasa de los peces en el sur de Chile, encontrándose

peces nativos sólo en el 60% de los ríos (Soto *et al.*, 2006). El efecto de la depredación de los salmónidos introducidos en los peces y fauna nativos aún no está bien comprendido, aunque Soto & Arismendi (2004) encontraron, al estudiar la ictiofauna del río Bueno, que con excepción de *P. trucha* y *Aplochiton zebra*, los salmonídeos alcanzan tamaños mayores que las especies nativas facilitando su depredación. Las truchas serían las potenciales causantes de extinciones locales de poblaciones de peces nativos dulceacuícolas, ya que de las 45 especies, el 60% presenta cierto grado de vulnerabilidad y al menos 30% están seriamente afectadas (Campos *et al.*, 1998). Actualmente, se cree que los peces nativos no eran abundantes en los ríos y lagos andinos de Chile, como menciona Basulto (2003) sobre la pobreza íctica de los ríos del valle central. No obstante, una antigua referencia menciona la abundancia de *P. trucha* en el río Cautín (Golusda, 1927).

En los peces carnívoros, como *G. maculatus* y *O. mykiss*, se conoce tanto su canibalismo en condiciones de cultivo como su depredación de peces e invertebrados en los ambientes silvestres. Así mismo, se encuentra bien documentada la depredación de *G. maculatus* por peces nativos e introducidos la cual, sumada a la sobre-explotación de los juveniles por pesca, ha llevado al colapso de sus poblaciones y que la especie sea clasificada en Chile como vulnerable (Glade, 1988; Campos *et al.*, 1998).

Enfermedades

Las poblaciones silvestres de *G. maculatus* son afectadas por numerosos patógenos, principalmente parásitos, descritos en la literatura, que los afectan cuando son capturados y mantenidos en cautiverio, encontrándose al menos 27 especies de parásitos: 5 mixozoos, 1 protozoo, 2 acantocéfalos, 4 nemátodos y 15 platelmintos (Tabla 1). Entre los endoparásitos se encuentran el esporozoo mixosporideo *Myxobolus iucundus* y los céstodos *Nippotaenia* y *Amurotaenia* (Hine, 1977a, 1977b), dos especies de acantocéfalos intestinales (Hine, 1977c; Bravo *et al.*, 2007) y el nemátodo *Camallanus* spp. En Chile, una de las zoonosis que afectan a los peces (*G. maculatus*, *O. mykiss*, *S. trutta fario*, *Basilichthys australis*, *P. trucha*) es la difilobotriasis causada por los céstodos *D. latum* y *Diphyllbothrium dendri-ticum*, cuya transmisión está ligada a la cadena trófica, que se inicia con el consumo de copépodos por *G. maculatus* y su depredación de adultos de *O. mykiss* y *P. trucha* (Torres *et al.*, 1998). Las poblaciones de *G. maculatus* en cautiverio, ya sea en acuarios o estanques, son extremadamente sensibles a las infecciones por ectoparásitos, encontrándose, por ejemplo, en piel y

branquias el ich, *Ichthyophthirius multifiliis*, protozoo ciliado dulceacuícola (Mitchell, 1989; Correa, 2004), el cópepodo de agua dulce *Abergasilis amplexus* (McDowall, 1990) y en aguas marinas el cópepodo *Caligus rogercresseyi*. Así mismo, los huevos en incubación de *G. maculatus* son infectados por el hongo *Saprolegnia* (Bariles *et al.*, 2003). Tratamientos de sal se recomiendan como baño para el ich y aspersión para saprolegnia (Mitchell, 1989; Bariles *et al.*, 2003; Correa, 2004). También esta especie es afectada por enfermedades bacterianas comunes con los salmones, como *Flavobacterium* spp. (Carrillo, 2004), o el síndrome rikettsial del salmón (SRS), *Piscirickettsia salmonis*.

Alimentación

G. maculatus es un pez carnívoro y caníbal. En los estados larvales, juveniles cristalinos y adultos son zooplánctofagos y bentófagos respectivamente, alimentándose principalmente de artrópodos (insectos, crustáceos), así como de huevos y larvas de peces Atherinidae (Campos, 1970a). Los juveniles se alimentan, ya sea de zooplancton marino cerca de la costa o del dulceacuícola en los lagos, especialmente cladóceros del género *Bosmina*, copépodos ciclopoideos, larvas y pupas de chironómidos e insectos de superficie (Campos, 1970a; Oliveros & Cordiviola de Yuan, 1974). En estado adulto en los ambientes lóticos se registra a lo menos 28 ítems que incluyen alimentos primarios como pupas y larvas de dípteros, cladóceros, anfípodos, copépodos, y gastrópodos, complementariamente, sus alimentos secundarios son ostrácodos, imagos y larvas de insectos (Ephemeroptera, Leptophlebiidae, Gripopterygidae, Elmidae, Sericostomatidae, Hydrophilidae y terrestres: Hemiptera y Coleoptera) y alimentos accidentales como *Chilina gibbosa*, planarias, anélidos oligoquetos y poliquetos, nemátodos, *Ascaris*, ácaros, Siphonuridae, Eusteniidae y terrestres: Hymenoptera, Diplopoda y Collembola. La abundancia de presas capturadas también varía durante el año en orden decreciente desde primavera, invierno, verano y otoño; las más abundantes son larvas de dípteros y nemátodos en primavera, cladóceros en invierno, ácaros, larvas y pupas de dípteros en verano y dípteros en otoño. Los juveniles consumen una mayor cantidad de ítems que los adultos, los ejemplares pequeños ingieren cladóceros, copépodos y anfípodos; los más grandes, chironómidos, ostrácodos y restos de insectos, diferenciándose también por el tamaño de sus presas (McDowall, 1968b; Pollard, 1972b, 1973; Ferriz, 1984; Infante, 1991). El consumo de diatomeas (*Bacillaria*, *Cimbella*, *Epithemia*, *Fragillaria*, *Gomphonopsis*, *Melosira*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Rhopalodia*,

Skeletonema, *Stauroneis*, *Surirella*, *Synedra*) por juveniles y adultos es considerado alimento accidental, ya que pueden provenir del estómago de sus presas.

G. maculatus es un generalista que en cautiverio consume los alimentos disponibles para cultivo, así la larva puede ser alimentada con alimentos vivos como rotíferos y nauplios de *Artemia* y los adultos con larvas o pupas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae), así como alimento pelletizado de trucha. Actualmente, con el objeto de aumentar su sobrevivencia, que es uno de los principales factores limitantes del cultivo, se están desarrollando enriquecedores de los alimentos vivos para su primera alimentación larval (Borquez & Hernandez, 2006; Dantagnan, 2003; Dantagnan *et al.*, 2002, 2007); la larva también se ha alimentado con gránulos finos de starter pelletizado de trucha obteniéndose hasta un 20% de sobrevivencia en la primera alimentación (Bariles *et al.*, 2003).

Reproducción

La literatura disponible aborda diferentes aspectos de la reproducción de *G. maculatus*, tales como, la identificación de sexos, morfogénesis, embriología, madurez sexual y desove. Estos peces son dioicos sin dimorfismo sexual que permita reconocer externamente a los adultos inmaduros, solamente pueden diferenciarse externamente, en la fase pre-desove, cuando la transparencia del abdomen permite ver los huevos de la hembra (Peredo & Sobarzo, 1994); los machos pueden identificarse por la liberación de semen al presionar el abdomen (Valdebenito & Vega, 2003). Los estudios de la morfología de testículos y ovarios muestran que son órganos pareados y elongados que se ubican a ambos lados del tracto digestivo en la cavidad abdominal, siendo finos, transparentes y difíciles de distinguir en especímenes inmaduros (Pollard, 1966, 1972a; Peredo & Sobarzo, 1993, 1994). Los espermios tienen capacidad fecundante los primeros 30 seg asociados a su alta motilidad en ese corto tiempo (Valdebenito *et al.*, 1995); el diámetro del ovocito maduro es de 0,8 a 1 mm y tiene características adhesivas, la ovulación demora aproximadamente un mes (Peredo & Sobarzo, 1993).

El desarrollo embrionario en poblaciones silvestres fue descrito tempranamente por McKenzie (1933), que es coincidente con el desarrollo en condiciones de laboratorio con fertilización artificial (Benzie, 1968a, 1968c; Campos, 1970a; Ortubay & Wegrzyn, 1991). El período de desarrollo embrionario depende de la temperatura variando de 17-26 días a 10°C y de 16-20 días a 17°C (Benzie, 1968a; Bariles *et al.*, 2003). A medida que avanza el desarrollo embrionario, el huevo

Tabla 1. Especies parásitas de *Galaxias maculatus*.

Myxozoa y Protozoa	
1. <i>Myxobolus iucundus</i> n. sp.	: Hine (1977a)
2. <i>Myxobolus magellanicus</i>	: Flores & Viozzi (2001)
3. <i>Myxobolus galaxii</i>	: Flores & Viozzi (2007)
4. <i>Myxidium biliare</i> n. sp.	: Viozzi & Flores (2003)
5. <i>Myxidium zealandicum</i> Hine, 1975	: Hine (1978)
6. <i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	: Mitchell (1989); Correa (2004)
Acantocéfalos	
1. <i>Acanthocephalus tumescens</i>	: Semenas & Trejo (1997); Trejo <i>et al.</i> (2000); Rauque <i>et al.</i> (2003); Bravo <i>et al.</i> (2007).
2. <i>Acanthocephalus galaxii</i>	: Hine (1977c)
Nematodos	
1. <i>Contraecum</i> sp.	: Revenga & Scheinert (1999); Chapman <i>et al.</i> (2006b); Bravo <i>et al.</i> (2007)
2. <i>Camallanus corderoi</i>	: Torres <i>et al.</i> (1990a, 1990b); Revenga & Scheinert (1999)
3. <i>Eustrongylides tubifex</i>	: Bruggi & Viozzi (1999, 2003)
4. <i>Eustrongylides</i> sp.	: Chapman <i>et al.</i> (2006b). Posiblemente <i>E. gadopsis</i>
Platelmintos	
1. <i>Diphyllbothrium latum</i>	: Revenga (1993); Torres <i>et al.</i> (1998)
2. <i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	: Revenga (1993); Torres <i>et al.</i> (1998)
3. <i>Galaxitaenia toloi</i> n. gen., n. sp.	: Gil De Pertierra & Semenas (2005)
4. <i>Ailinella</i> gen. n.	: Gil De Pertierra & Semenas (2006), Propuesto para ubicar a <i>A. mirabilis</i> sp.
5. <i>Ligula intestinalis</i>	: Pollard (1974); Chapman <i>et al.</i> (2006b)
6. <i>Nippotaenia contorta</i>	: Hine (1977b)
7. <i>Amurotaenia decidua</i>	: Hine (1977b)
8. <i>Tylodelphys bariloehensis</i>	: Quaggiotto & Valverde (1993); Scheinert <i>et al.</i> (1997); Revenga & Scheinert (1999); Olabuenaga (2000)
9. <i>Diplostomum</i> sp.	: Chapman <i>et al.</i> (2006b)
10. <i>Acanthostomoides apophalliformis</i>	: Torres <i>et al.</i> (1988); Ostrowsky <i>et al.</i> (1999), Revenga & Scheinert (1999); Trochine (2000), Revenga <i>et al.</i> (2005, 2006)
11. <i>Allocreadium pichi</i> n. sp.	: Flores <i>et al.</i> (2004)
12. <i>Dactylogyrus</i> sp.	: Bravo <i>et al.</i> (2007)
13. <i>Inserotrema</i> n. gen.	: Viozzi <i>et al.</i> (2007)
14. <i>Coitocaecum parvum</i>	: McDowall (1990)
15. <i>Deretrema minutum</i>	: McDowall (1990)

pierde su adhesividad, apareciendo la larva con ojo a partir de los 20 días de incubación a 10°C (Bariles *et al.*, 2003). Las hembras maduran asincrónicamente y desovan parcialmente, la actividad gonadal es estacional y se diferencia dependiendo del tipo de población. Las poblaciones diadrómicas maduran a fines de verano y principios de otoño (McDowall, 1968b, 1988) y las dulceacuícolas presentan un amplio período de maduración con más de un desove anual (Pollard, 1964, 1971a; Ferriz, 1987; Ortubay & Wegrzyn, 1991; Cussac *et al.*, 1992; Peredo & Sobarzo, 1993, 1994; Barriga *et al.*, 2002). La población diadrómica de *G. maculatus* desova en otoño, cuando se produce el mayor número de

desoves, acompañados de frecuentes lluvias, bajas temperaturas (5-10°C) y partículas de agua salobre, que mantienen la humedad de los huevos (Burnet, 1965; Benzie, 1968c; McDowall, 1968b, 1988; Taylor *et al.*, 1992; McDowall *et al.*, 1994; Mitchell *et al.*, 1992, 1994). La población dulceacuícola también desova huevos adhesivos que son liberados uno por uno (15 min/huevo) y se adhieren al sustrato, a plantas acuáticas o a sus raíces, en un proceso que toma hasta 7 días, después del cuál la hembra generalmente muere; los machos se ubican sobre los huevos y los fertilizan con sus espermios. Las hembras maduran desde una longitud de 4,8 cm con una fecundidad de 390 huevos y como máximo 7.400 huevos en una

hembra de 16 cm, aunque, normalmente el número de huevos por hembra fluctúa de 500 a 800 (Campos, 1970a).

El período de desove de las poblaciones dulceacuícolas en ambientes sumergidos de lagunas y lagos es amplio; en lagunas salobres (0 a 20 g L⁻¹) de baja profundidad de Tierra del Fuego, el período de desove se manifiesta con altos índices gonadoso-máticos para ambos sexos (I_{GS} = 35%) y una gran abundancia de machos maduros al inicio de la temporada, los cuales estarían esperando por las hembras maduras. Las hembras de mayor tamaño (9 cm) desovan en primavera (octubre) y las más pequeñas (7 cm) a fines de verano (febrero) (Boy *et al.*, 2007). Las poblaciones encerradas de los lagos desovan en las zonas litorales desde comienzos de primavera hasta otoño (Pollard, 1971a; Ferriz, 1987; Ortubay & Wegrzyn, 1991; Cussac *et al.*, 1992; Barriga *et al.*, 2002), y las poblaciones de río desde la mitad de invierno a primavera, observándose ocasionalmente también en verano (Peredo & Sobarzo, 1994).

Ecofisiología

El conocimiento de la ecofisiología de la especie en Chile es escaso, contándose solo con los trabajos para tolerancia a la salinidad (Vega *et al.*, 1993), metabolismo y respirometría (Ríos, 1979; Murillo & Ruiz, 2002; Encina *et al.*, 2011). *G. maculatus* es una especie eurihalina que se adapta a la salinidad de diferentes ambientes, así tanto los reproductores dulceacuícolas o diadromicos que habitan usualmente en agua dulce son capaces de adaptarse gradualmente a ambientes salobres, en cambio, un traspaso abrupto les produce la muerte (Vega *et al.*, 1993). *G. maculatus* tiene un alto metabolismo, que medido como consumo de oxígeno no se diferencia entre poblaciones de ríos y lagos (Ríos, 1979). Así mismo, es más tolerante a la reducción de la concentración de oxígeno que los salmones, comenzándose a sofocar a 2 mg L⁻¹ y a morir bajo 1 mg L⁻¹ (Encina *et al.*, 2011). Estos resultados son comparables a las concentraciones de los LC₅₀ de Dean & Richardson (1999) y Landman *et al.* (2005), por ejemplo 2,7 mg O₂ L⁻¹ para juveniles de 0,4 g y 5 cm de longitud. Juveniles y adultos expuestos a 1 mg O₂ L⁻¹ por 48 h, presentan mortalidades de 61 y 38% respectivamente (Dean & Richardson, 1999), mientras que ejemplares de *G. rostratus* no sobreviven a concentraciones bajo 1 mg O₂ L⁻¹ (McNeil & Closs, 2007).

G. maculatus, al igual que el salmón, en un ciclo diario, aumenta su tasa metabólica al amanecer y posteriormente a la alimentación (Ríos, 1979), determinándose que a 15°C y 14 ± 4 min después de alimentarse, los adultos diadromicos (1,2 g) aumentan

en un 31% su tasa de consumo de oxígeno (0,39 a 0,51 mg O₂ h⁻¹ g⁻¹) y que a una densidad de 10 kg m⁻³ la saturación de oxígeno del estanque no debería ser menor de 60% (6,3 mg O₂ L⁻¹) (Encina *et al.*, 2011).

Crecimiento y manejo en cultivo

Los adultos silvestres de *G. maculatus* alcanzan al año de edad una talla promedio entre 5 a 8 cm de longitud junto con la madurez sexual (Woods, 1968; Eldon, 1969; Cadwallader, 1978; Hine, 1979; Mitchell, 1989; McDowall *et al.*, 1994; Battini, 1997). Se ha postulado que su longevidad no es mayor a 3 años y que la totalidad de la población muere después del desove (Campos, 1970a), aunque en estanques se ha observado una sobrevivencia hasta de 6 años y una mortalidad post-desove disminuida (4-5%), al suministrar en el pellet suplementos vitamínicos y minerales (Bariles *et al.*, 2003). En cultivo experimental, se ha logrado alcanzar la talla comercial del juvenil cristalino de 5 cm en 6-7 meses, con un crecimiento de 1,1% día⁻¹ (Bariles *et al.*, 2003), siendo este resultado similar al reportado por Mitchell (1989), en la naturaleza, en cambio, podría alcanzar este tamaño en 5 meses (McDowall, 1976b, 1988). Los reproductores *G. maculatus* pueden ser manejados y lograr su maduración en estanques con una densidad hasta de 7 kg m⁻³ y tasas de cambio de agua cada 1 h. El desove es manual, por masaje abdominal, y la fertilización de los gametos es en seco, la incubación se realiza en un sistema aéreo, saturado de humedad, con los huevos emergidos, la primera alimentación larval está basada en alimentos vivos enriquecidos (*Brachionus* y *Artemia*) y, posteriormente, a los juveniles y reproductores se les suministra alimento comercial de trucha pelletizado (Bariles *et al.*, 2003; Mardones *et al.*, 2008; Encina *et al.*, 2011).

Identificación de la carencia de conocimiento biológico y puntos críticos para el desarrollo de la tecnología de cultivo comercial

La tecnología de cultivo de *Galaxias maculatus* se ha desarrollado sobre el conocimiento de algunos aspectos de su biología, como son alimentación, reproducción, ciclo de vida, enfermedades, entre otros aspectos. No obstante, aún no se han alcanzado los niveles de producción comercial esperados, ya que existen aspectos biológicos y puntos críticos que faltan conocer, desarrollar y validar, entre los más importantes, la selección de reproductores, manejo de las enfermedades y desarrollo de alimentos balanceados. Un aporte a este conocimiento proviene, además de los 171 trabajos ya citados, de 29 presentaciones a congresos sobre aspectos tales como, cultivo (7), larvicultura (7), biología (4), enfermedades (4),

alimentación (2), reproducción (1), anatomía (1), genética (1), mercado (1) y pesquería (1).

El objetivo principal del desarrollo de la tecnología de cultivo de *G. maculatus* es producir un gran número de juveniles cristalinos a talla de cosecha, para lo cual se deben seleccionar las razas, tanto dulceacuícolas como diadrómicas, que permitan generar suficientes reproductores domésticos, preferentemente con alta fecundidad. Actualmente, se reconoce a *G. maculatus* como una sola especie compleja y polimórfica que posee en su área de distribución al menos dos razas o formas eurihalinas: una dulceacuícola y otra diadrómica (McDowall, 1972, 1976a; Johnson & Patterson, 1996; Waters & Burrige, 1999; Waters *et al.*, 2000). Estos estudios, desestiman el planteamiento de Campos (1974, 1979a), de la co-existencia simpátrica en Chile de dos especies (*G. maculatus* y *G. alpinus*), sobre la base de diferencias serológicas y biológicas de las razas diadrómicas y dulceacuícolas (Busse & Campos, 1987). El conocimiento del hábitat es fundamental para ubicar las áreas y condiciones para capturar los reproductores en gran cantidad, por su baja talla y fecundidad; la estrategia más exitosa ha sido la captura viva de miles de juveniles cristalinos retornantes en la pesquería estuarial durante la época de primavera, más que la captura de cientos de adultos en ríos y lagos durante todo el año. Para asegurar la viabilidad del cultivo, una decisión importante en el inicio de un futuro programa de selección genética de reproductores será la selección de la raza en función de su tolerancia a la salinidad, sobrevivencia, fecundidad y crecimiento (Campos, 1974; Vega *et al.*, 1993; McDowall, 2003b; Bariles *et al.*, 2003; Mardones *et al.*, 2008). Ambas razas son eurihalinas, de tal forma que los reproductores que habitan en agua dulce pueden cultivarse en aguas salobres si la salinidad es aumentada gradualmente (McDowall, 1988; Mitchell, 1989; Vega *et al.*, 1993; Boy *et al.*, 2007), pero en la incubación de huevos y larvicultura ambas razas han de cultivarse en sus respectivos ambientes para evitar mortalidades por stress osmótico (Vega *et al.*, 1993). Existe una relación adaptativa entre el ciclo de vida de *G. maculatus* con las características de su ambiente templado frío (Fig. 2), que parece estar relacionado con ventajas para un mayor crecimiento en invierno en el mar, en comparación con el río, porque ofrece más alimento, mayor temperatura y más estable para su crecimiento (12°C *versus* 6°C) y una salinidad que previene la fungosis en su piel sin escamas. El reconocimiento de poblaciones dulceacuícolas y diadrómicas de *G. maculatus*, con sus ambientes, ciclos de vida, migraciones, su inusual desove emergido intermareal

y estructuras de talla poblacionales han permitido replicar exitosamente estas condiciones en cultivo, por ejemplo, en el sistema de incubación emergido para huevos (Bariles *et al.*, 2003). Al contrario, la incubación en sistemas sumergidos presenta altas mortalidades producto de la infección con el hongo *Saprolegnia*.

Esta es una especie trasmisora de numerosas enfermedades a otros peces, por ejemplo la dífilobotriasis a los salmones (Torres *et al.*, 1998) o el SRS que afecta la salmicultura chilena. Por su parte, las enfermedades bacterianas, virales y parasitarias de los salmones cultivados en Chile no son específicas para una especie sino que afectan a otras tres (*O. mykiss*, *O. kisutch* y *S. salar*), por ello es posible que también sea transmitida a *G. maculatus*, aspecto que requiere mayores estudios. Por este motivo, para evitar la infección por enfermedades cruzadas en el cultivo de *G. maculatus* se requiere agua de óptima calidad sanitaria, asimismo, cuando se inicie el cultivo comercial de *G. maculatus*, en la primera generación de reproductores se producirán altas mortalidades por endoparasitosis, infecciones de ich (Mitchell, 1989; Correa, 2004) y flavobacteriosis (Carrillo, 2004), problema que deberá eliminarse en las siguientes generaciones con el objeto de generar un grupo de reproductores libre de enfermedades. El conocimiento sobre las enfermedades de *G. maculatus* es fundamental para la sustentabilidad de la galaxicultura, particularmente su prevención y tratamiento, aspectos que han sido poco estudiados hasta el momento.

G. maculatus es un pez carnívoro cuyas larvas y adultos se alimentan principalmente de artrópodos, variando la composición de su dieta de acuerdo al ambiente y la estación (Infante, 1991); su alimentación es variada, siendo los dípteros y cladóceros los ítems más abundantes. La larva se alimenta de zooplancton (McDowall, 1968b; Benzie, 1968b; Campos, 1979a) y los juveniles y adultos de invertebrados bentónicos, principalmente larvas de dípteros chironómidos (McDowall, 1968b; Campos, 1970a, 1985; Oliveros & Cordiviola De Yuan, 1974; Ferriz, 1984). La aparición de microalgas filamentosas como clorófitas o diatomeas en los contenidos estomacales de juveniles cristalinos hizo pensar que eran filtradores plantónicos omnívoros (McDowall, 1968b; Campos, 1979a). Sin embargo, la morfología de su sistema digestivo con un intestino corto (McKenzie, 1935) y branquias similares a la trucha (McDowall, 1990) son típicas de un carnívoro; su conducta depredadora se ha visto confirmada en el cultivo larvario donde se alimenta de rotíferos y *Artemia*. Se puede considerar, en general, que la alimentación de *G. maculatus* es conocida en el

ambiente natural, así como su rápida adaptación a alimentos pelletizados, por lo tanto, los esfuerzos deben focalizarse hacia la evaluación de dietas artificiales, particularmente enriquecedoras para los alimentos vivos de la larva y alimento pelletizado que sería el más práctico para la galaxicultura. Los alimentos pelletizados de trucha para la primera alimentación de las larvas, juveniles y reproductores de *G. maculatus* deben ser evaluados técnica y económicamente, y ajustados a los requerimientos de la especie. En peces carnívoros es usual que el tamaño de la presa sea proporcional al tamaño del pez, en consecuencia, sus tallas en los estanques de larvas y reproductores deben mantenerse homogéneas para evitar el canibalismo y seleccionar el tamaño adecuado de la presa al tamaño de la boca del pez.

Actualmente, existe suficiente información, sobre la reproducción de *G. maculatus* de N. Zelanda y Chile, para diferenciar machos de hembras, proporción sexual 1:1, épocas de desove en poblaciones dulceacuícolas y diadrómicas, fertilización, fecundidad, desarrollo embrionario y hábitats de desove (Benzie 1968a, 1968c; Pollard, 1971a; Campos, 1970a; Peredo & Sobarzo, 1993). Sin embargo, existe escasa información sobre la reproducción de las poblaciones sudamericanas, por lo tanto, el lugar y estación de desove debe deducirse de trabajos como los de Campos (1970a), Peredo & Sobarzo (1994) y Boy *et al.* (2007). En general, las poblaciones diadrómicas desovan en otoño en los estuarios, aunque en cautividad se ha observado además dos períodos cortos, a comienzos de primavera y de verano, observándose en cultivo hasta tres desoves en un año, demostrando que los períodos de desove son más largos de lo que se pensó (Bariles *et al.*, 2003); el desove de las razas dulceacuícolas ocurre entre fines de primavera hasta fines de verano (octubre a marzo), con temperaturas entre 12° y 23°C y nunca bajo 10°C (Pollard, 1971a). En cautiverio, al igual que la experiencia práctica en trucha arco iris, con una dieta reforzada en vitaminas y minerales para los reproductores, se disminuye notoriamente su mortalidad post-desove. Los espermios presentan alta motilidad y su capacidad fecundante ocurre en los primeros 30 s, al igual que en salmones (Valdebenito *et al.*, 1995). La fertilización artificial mediante masaje abdominal y en seco ha permitido incubar los huevos adhesivos, que dependiendo de la temperatura, período de desarrollo embrionario aumenta desde 16 a 26 días, al disminuir la temperatura de 17° a 10°C (Benzie, 1968a; Bariles *et al.*, 2003). Se han logrado los primeros resultados exitosos de manejo de reproductores y producción de huevos de *G. maculatus* en cultivo (Valdebenito & Vega, 2003). Así mismo, se han obtenido larvas en condiciones

experimentales (Dantagnan *et al.*, 2002), aunque aún no se desarrolla la tecnología para producir huevos todo el año o masivamente larvas a nivel comercial. Los conocimientos analizados previamente han sido fundamentales para generar las bases de la producción masiva de larvas a nivel experimental, mediante un desove y fertilización manual. El siguiente paso, que es un punto crítico aún pendiente de desarrollar en la galaxicultura comercial, es obtener reproductores domésticos en una escala industrial con mayor peso (10 a 20 g) y una fecundidad mayor de 5.000 huevos por hembra, como los ejemplares que fueron obtenidos por Mitchell (1989) y Bariles *et al.* (2003).

La tolerancia a la hipoxia de la larva, juvenil cristalino y adulto podría deberse a adaptaciones con que cuenta el estado cristalino larval y juvenil, que carece de glóbulos rojos en la sangre, un factor que puede influenciar su sensibilidad a la hipoxia (Landman *et al.*, 2005). Algunos mecanismos para reducir el efecto de la hipoxia en el género *Galaxias* (por ejemplo, *G. rostratus*), son boquear en la superficie del agua y agitarla (Kramer, 1987; McNeil & Closs, 2007), o podrían intercambiar gases a través de la piel ya que carecen de escamas. La población chilena de *G. maculatus* estudiada por Encina *et al.* (2011) parece ser más tolerante a la hipoxia que la estudiada por Landman *et al.* (2005) en Australasia. En Chile, el cultivo experimental de juveniles de *G. maculatus* ha sido realizado a baja densidad (2 kg m⁻³), pero, en condiciones comerciales ésta debería aumentarse a 10 kg m⁻³, motivo por el cuál es fundamental conocer la tasa de consumo de oxígeno después de la alimentación para determinar la capacidad de carga del estanque, evitar mortalidades por asfixia, obtener un rápido crecimiento y buen factor de conversión de alimento. Hoy se requiere un mayor conocimiento de la ecofisiología de *G. maculatus*, ya que el actualmente existente es el mínimo para iniciar su cultivo.

La tecnología de cultivo o galaxicultura a escala piloto se encuentra disponible en un nivel inicial, sustentada en los trabajos de Bariles *et al.* (2003), Mardones *et al.* (2008), Mardones & De los Rios (2012), algunas publicaciones sobre manejo (Eldon, 1969; Mitchell, 1989; Vega *et al.*, 1993; Encina *et al.*, 2011) y varias tesis relacionadas con los aspectos básicos de su cultivo. Nueve proyectos se han ejecutado en Chile, desde 1992, para el desarrollo de su tecnología de cultivo, necesitándose algunos más, para culminar con la galaxicultura a nivel comercial.

Los actuales conocimientos para el cultivo comercial de *G. maculatus* son aún insuficientes. Se requiere más investigación sobre aspectos moleculares, etológicos, ecofisiológicos, reproductivos y de

crecimiento. Un requerimiento fundamental, para el desarrollo de la tecnología de cultivo de *G. maculatus*, es la investigación de aspectos básicos de su biología bajo condiciones de cultivo, principalmente alimentación, reproducción, prevención y tratamiento de enfermedades, desove y técnicas de manejo, así como las tecno estructuras adecuadas para la incubación y cultivo. Una prioridad es seleccionar las mejores poblaciones para su cultivo y generar reproductores domésticos de *G. maculatus* diadromicos y dulcea-cuícolas, libres de enfermedades y con mayor fecundidad. Quedan todavía puntos críticos por resolver, requiriéndose más investigación y desarrollo en la selección de reproductores (en función de su mayor fecundidad y sobrevivencia larval), el manejo de las enfermedades (prevención y tratamiento), el desarrollo de alimentos balanceados (enriquecedores para alimento vivo y pellet) y la producción masiva de larvas. Resueltos estos puntos, el escalamiento a nivel de cultivo comercial se proyectaría como una posibilidad cierta y cercana.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento del Proyecto DIUCT 2004-03-1 de la Universidad Católica de Temuco, Proyecto FONDECYT 1930134 y Proyecto D96-I1071, Proyecto Mecesup UCT 0804. Así mismo a los Drs. V. Cussac y O.P. Vaiozzi y a los evaluadores por sus comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

- Allibone, R. 2003. Egg cannibalism by inanga (*Galaxias maculatus*). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 37(4): 763-765.
- Arratia, G. 1981. Género de peces de aguas continentales de Chile. Mus. Nac. Hist. Nat. Publ. Ocas., 34: 3-108.
- Azpelicueta, M.M., A. Almirón, A. López-Cazorla & J. Casciotta. 1996. Geographical distribution of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces: Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia. Biogeographica, 72: 157-160.
- Ault, T.R. & R.W. White. 1994. Effects of habitat structure and the presence of brown trout on the population density of *Galaxias truttaceus* in Tasmania, Australia. Trans. Am. Fish. Soc., 123: 939-948.
- Baker, C.F. 2006. Predation of inanga (*Galaxias maculatus*) eggs by field mice (*Mus musculus*). J. Roy. Soc. N.Z., 36(4): 143-147.
- Bariles, J., A. Borquez, P. Dantagnan, A. Mardones, J. Quevedo, I. Salgado, I. Valdebenito & R. Vega. 2003. Antecedentes para el cultivo del puye *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae). Editorial Graficasur, Temuco, 144 pp.
- Barriga, J.P., M.A. Battini, P.J. Macchi, D. Milano & V.E. Cussac. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 36(2): 345-359.
- Basulto, S. 2003. El largo viaje de los salmones: una crónica olvidada. Propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile. Maval Limitada Editores, Santiago, 299 pp.
- Battini, M.A. 1997. Los estadios tempranos de vida de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) y *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909), con especial referencia a su alimentación y crecimiento. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, 187 pp.
- Benzie, V.L. 1968a. Stages in the normal development of *G. maculatus attenuatus* Jenyns. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 2: 606-627.
- Benzie, V.L. 1968b. A consideration of the whitebait stage of *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 2: 559-573.
- Benzie, V.L. 1968c. Some ecological aspects of the spawning behaviour and early development of the common whitebait, *Galaxias maculatus attenuatus* (Jenyns). Proc. N.Z. Ecol. Soc., 15: 31-39.
- Benzie, V.L. 1968d. The life history of *Galaxias vulgaris* stokell with comparison with *G. maculatus attenuatus*. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 2: 628-653.
- Berra, T.M., L.E. Crowley, W. Ivantsoff & P.A. Fuerst. 1996. *Galaxias maculatus*: an explanation of its biogeography. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 47(6): 845-849.
- Berra, T.M. 2003. Family Galaxiidae. In: R.E. Reis, S.O. Kullander & C.J. Ferraris (eds.). Check list of freshwater fishes of south and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, pp. 503-506.
- Borquez, A. & A. Hernandez. 2006. Production and feeding of puye (*Galaxias maculatus*) larvae en Chile. Aquafeed, 9(6): 10-14.
- Boy, C., E. Morriconi & J. Calvo. 2007. Reproduction in puyen, *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae), in the southernmost extreme of distribution. J. Appl. Ichthyol., 23: 547-554.
- Bravo, S., C. Almonacid, C. Oyarzo & M.T. Silva. 2007. The parasite fauna of *Galaxias maculatus* in the estuary of Maullin River, Chile. Bull. Eur. Assoc. Fish Pat., 27(1): 10-17.

- Brugni, N. & G. Viozzi. 1999. Presence of *Eustrongylides* sp. (Jägerskiöld, 1909) (Nematoda: Dioctophymatoidea) in *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Pisces: Galaxiidae) from Patagonia, Argentina. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 63: 43-45.
- Brugni, N. & G. Viozzi. 2003. Presencia de *Eustrongylides tubifex* (Nematoda: Dioctophymatoidea) en la Patagonia, Argentina. *Parasitol. Latinoam.*, 58: 83-85.
- Burnet, A.M.R. 1965. Observations on the spawning migrations of *Galaxias attenuatus* (Jenyns). *N.Z. J. Sci.*, 8: 79-87.
- Busse, K. & H. Campos. 1987. Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like forms from Chile (Pisces-Galaxiidae). *Bonner Zool. Beiträge*, 38(4): 299-306.
- Cadwallader, P.L. 1978. Age, growth and condition of the common river galaxias, *Galaxias vulgaris* Stokell, in the Glentui river, Canterbury, N.Z. *Fish. Res. Bull.*, 17: 1-35.
- Cadwallader, P.L. & E.K. Eden. 1982. Observations on the food of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, in lake Purrumbete, Victoria. *Bull. Austr. Soc. Limnol.*, 8: 17-21.
- Campos, H. 1970a. *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, Santiago, 31: 5-20.
- Campos, H. 1970b. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Noticiario Mensual. Mus. Nac. Hist. Nat.*, Santiago, 14: 3-9.
- Campos, H. 1972. Karyology of three Galaxiid fishes *Galaxias maculatus*, *G. platei* y *Brachygalaxias bullocki*. *Copeia*, 1972(2): 368-370.
- Campos, H. 1973. Migration of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Galaxiidae, Pisces) in Valdivia estuary, Chile. *Hidrobiología*, 43(3-4): 301-312.
- Campos, H. 1974. Population studies of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Osteichthys: Galaxiidae) in Chile with reference of the number of vertebrae. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 9: 55-76.
- Campos, H. 1979a. Avances en estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes). *Arch. Biol. Med. Exp.*, 12: 107-118.
- Campos, H. 1979b. Multivariate analysis of the taxonomy of the fish family Galaxiidae. *Zool. Anz. Jena*, 202(3/4): 280-288.
- Campos, H. 1984. Gondwana and neotropical galaxoid fish biogeography. In: T.M. Zaret, (ed.). *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. W. Junk. Publishers, The Hague, 113-125 pp.
- Campos, H. 1985. Distribution on the fishes in the Andean river in the south of Chile. *Arch. Hidrobiol.*, 104(2): 169-191.
- Campos, H., G. Dazarola, B. Dyer, L. Fuentes, J. Gavián, L. Huaquín, G. Martínez, R. Menéndez, G. Pequeño, F. Ponce, V. Ruiz, W. Sielfeld, D. Soto, R. Vega & I. Vila. 1998. Categorías de conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, Santiago, 47: 101-222.
- Carrillo, P. 2004. Estudio de la flavobacteriosis en puye (*Galaxias maculatus*) en condiciones de cultivo. Tesis Licenciatura en Medicina Veterinaria, Universidad Católica de Temuco, Temuco, 62 pp.
- Cervellini, P.M., M.A. Battini & V.E. Cussac. 1993. Ontogenetic shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes micropidotus* (Atherinidae). *Environ. Biol. Fish.*, 36: 283-290.
- Chapman, A. 2003. Biology of the spotted minnow *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Pisces: Galaxiidae) on the south coast of western Australia. M.Sc. Thesis, Murdoch University, Murdoch, 110 pp.
- Chapman, A., D.L. Morgan, S.J. Beatty & H.S. Gill. 2006a. Variation in life history of land-locked lacustrine and riverine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) in western Australia. *Environ. Biol. Fish.*, 77(1): 21-37.
- Chapman, A., R.P. Hobbs, D.L. Morgan & H.S. Gill. 2006b. Helminth parasitism of *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) in southwestern Australia. *Ecol. Freshw. Fish.*, 15(4): 559-564.
- Charteris, S.C., R. Allibone & R.G. Death. 2003. Spawning site selection, egg development, and larval drift of *Galaxias postvectis* and *G. fasciatus* in a New Zealand stream. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 37: 493-505.
- Correa, C. 2004. Estudio de la Ichthyophthiriasis en puyes (*Galaxias maculatus*) en condiciones de cultivo intensivo. Tesis Licenciatura en Medicina Veterinaria, Universidad Católica de Temuco, Temuco, 77 pp.
- Crowl, T.A. & C.R. Townsend. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Rev. Fish Biol. Syst.*, 2: 217-241.
- Cussac, V.E., P.M. Cervellini & M.A. Battini. 1992. Intralacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes micropidotus* (Atherinidae) during early life history. *Environ. Biol. Fish.*, 35: 141-148.

- Cussac, V., S. Ortubay, G. Iglesias, D. Milano, M.E. Lattuca, J.P. Barriga, M. Battini & M. Gross. 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *J. Biogeogr.*, 31(1): 103-121.
- Dantagnan, H.P. 2003. Requerimientos de ácidos grasos esenciales en larvas de puye (*Galaxias maculatus*): efecto de la salinidad. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Gran Canaria, 208 pp.
- Dantagnan, H.P., A.S. Bórquez, J. Quevedo & I. Valdebenito. 2002. Cultivo larvario del puye (*Galaxias maculatus*), en un sistema cerrado de recirculación. *Inf. Tecnol.*, 13(2): 15-21.
- Dantagnan, H., A.S. Borquez, I.N. Valdebenito, I.A. Salgado, E.A. Serrano & M.S. Izquierdo. 2007. Lipid and fatty acid composition during embryo and larval development of puye *Galaxias maculatus* Jenyns, 1842, obtained from estuarine, freshwater and cultured populations. *J. Fish Biol.*, 70: 770-781.
- De Franssu, L. 1989. World eel market review. *Infotech Int.*, 6: 18-22.
- Dean, T.L. & J. Richardson. 1999. Responses of seven species of native freshwater and shrimp to low levels of dissolved oxygen. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, 33: 99-106.
- De Silva, S., R. Gunasekera, C. Austin & G. Allinson. 1998. Habitat related variations in fatty acids of catadromous *Galaxias maculatus*. *Aquat. Living Resour.*, 11: 379-385.
- Duarte, W., R. Feito, C. Jara, C. Moreno & E. Orellana. 1971. Ictiofauna del sistema hidrográfico del río Maipo. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, Santiago, 32: 227-268.
- Eldon, G.A. 1969. Observations on growth and behaviour of Galaxiidae in aquariums. *Tuatara*, 17: 34-46.
- Encina, F., R. Vega, A. Mardones, T. Rueda & A. Tello. 2011. Characterization of whitebait (*Galaxias maculatus*) respiratory rates to optimize intensive culture carrying capacities. *Aquacult. Res.*, 42(6): 835-843.
- Ferriz, A. 1984. Alimentación del puyen *Galaxias maculatus* (Jenyns) en el río Limay, Provincia de Neuquén. *Physis*, B42(102): 29-32.
- Ferriz, A. 1987. Biología del puyen *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Teleostomi, Galaxiidae) en un embalse norpatagónico. Ciclo de vida, ciclo gonadal y fecundidad. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Bernardino Rivadavia*, 6: 29-38.
- Ferriz, R., A. Salas, W. Aramburu, S.E. Gómez & R.C. Menni. 2001. Morphological differences in the *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) population, an osmeriform fish from southern Argentina. *Bioikos*, 15: 83-89.
- Flores, V. & G. Viozzi. 2001. Redescription, seasonality and distribution of *Myxobolus magellanicus* (Myxosporidia) in *Galaxias maculatus* (Osmeriformes, Galaxiidae) from Patagonian Andean lakes (Argentina). *Acta Parasitol.*, 46(3): 159-163.
- Flores, V.R., N. Brugni & M.O. De Núñez. 2004. *Allocreadium pichi* n. sp. (Trematoda: Allocreadiidae) in *Galaxias maculatus* (Osteichthyes: Galaxiidae) from Lake Moreno in Patagonia, Argentina *Syst. Parasitol.*, 58(3): 217-221.
- Flores, V. & G. Viozzi. 2007. Infection of *Myxobolus galaxii* (Myxozoa) in *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) from northwestern Patagonian Andean Lakes, Argentina. *J. Parasitol.*, 93(2): 418-421.
- Fulton, W. & N. Pavuk. 1988. The Tasmanian whitebait fishery: summary of present knowledge and outline of future management plans. *Inland Fish. Comm. Occas. Rep.*, 88-01.
- Gil de Pertierra, A.A. & L.G. Semenas. 2005. *Galaxitaenia toloi* n. gen., n. sp. (Eucestoda: Pseudophyllidea) from *Galaxias platei* (Pisces: Osmeriformes, Galaxiidae), in the Patagonian region of Argentina. *J. Parasitol.*, 91(4): 900-908.
- Gil de Pertierra, A.A. & L.G. Semenas. 2006. *Ailinella mirabilis* gen. n., sp. n. (Eucestoda: Pseudophyllidea) from *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in the Andean-Patagonian region of Argentina. *Folia Parasitol.*, 53(4): 276-286.
- Glade, A. 1988. Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. *Actas del Simposio Estado de Conservación de los Vertebrados Terrestres de Chile*. CONAF, Santiago, 67 pp.
- Glova, G.J. 2003. A test for interaction between brown trout (*Salmo trutta*) and inanga (*Galaxias maculatus*) in an artificial stream. *Ecol. Freshw. Fish.*, 12(4): 247-253.
- Golusda, P. 1927. Aclimatación y cultivo de especies salmonídeas en Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 1: 80-100.
- Gosztonyi, A.E. & R.M. McDowall. 1974. Zoogeography of *Galaxias maculatus* in South America. *Copeia*, 1974(4): 978-979.
- Hine, P.M. 1977a. *Myxobolus iucundus* n. sp. (Sporozoa: Myxosporidia) parasitic in *Galaxias*

- maculatus* (Jenyns, 1842). J. Roy. Soc. N.Z., 7(2): 157-161.
- Hine, P.M. 1977b. New species of *Nippotaenia* and *Amurotaenia* (Cestoda: Nippotaeniidae) from New Zealand freshwater fishes. J. Roy. Soc. N.Z., 7(2): 143-155.
- Hine, P.M. 1977c. *Acanthocephalus galaxii* n.sp. parasitic in *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) in the Waimeha stream, New Zealand. J. Roy. Soc. N.Z., 7(1): 51-57.
- Hine, P.M. 1978. Variations in the spores of *Myxidium zealandicum* Hine, 1975 (Protozoa: Myxosporidea). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 12: 189-195.
- Hine, P.M. 1979. Age-related characteristics of *Galaxias fasciatus* (Salmoniformes: Galaxiidae). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 13: 39-46.
- Infante, M. 1991. Alimentación y biometría de *Galaxias maculatus* (Jenyns) en el río Cautín IX Región Chile. Seminario de profesor de Ciencias Naturales y Biología, Universidad Católica de Chile, Temuco, 69 pp.
- Inland Fisheries Commission (IFC). 1974. Annual Report 1973-74, Tasmania, 38 pp.
- Inland Fisheries Commission (IFC). 1977. Annual Report 1976-77, Tasmania, 40 pp.
- Jackson, P.D. 1981. Trout introduced into southern Australia: their interaction with native species. Victorian Naturl., 98: 18-24.
- Jara, P., I. Valdebenito, C. Palma & Ch. Rebolledo. 2008. Nuclear DNA content in *Galaxias maculatus* (Teleostei, Osmeriformes, Galaxiidae). Lat. Am. J. Aquat. Res., 36(1): 87-91.
- Johnson, G.D. & C. Patterson. 1996. Relationships of lower euteleostean fishes. In: M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, & G.D. Johnson (eds.). Interrelationships of fishes. Academic Press, San Diego, 496 pp.
- Kramer, D.L. 1987. Dissolved oxygen and fish behavior. Environ. Biol. Fish., 18: 81-92.
- Landman, M.J., M.R. Van der Heubel & N. Ling. 2005. Relative sensitivities of common freshwater fish and invertebrates to acute hypoxia. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 39: 1061-1067.
- Macchi, P.J. 2004. Respuestas poblacionales de *Galaxias maculatus* a la depredación por parte de *Percichthys trucha* y los salmónidos introducidos en la Patagonia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, 174 pp.
- Macchi, P.J., V.E. Cussac, M.F. Alonso & M.A. Denegri. 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. Ecol. Freshw. Fish., 8(4): 227-236.
- Mardones, A. & P. De los Rios. 2012. An updating of whitebait farming (*Galaxias maculatus*) in Chile. In: A.M. Zainal (ed.). Aquaculture. Intech, Rijeka, Croatia, pp. 284-294.
- Mardones, A., R. Vega & F. Encina. 2008. Cultivation of whitebait (*Galaxias maculatus*) in Chile. Aquacult. Res., 39: 731-737.
- McDowall, R.M. 1967b. New landlocked fish species of the genus *Galaxias* from north Auckland New Zealand. Breviora, 265: 11 pp.
- McDowall, R.M. 1968a. Interactions of the native fish and alien faunas of New Zealand and the problem of fish introductions. Trans. Am. Fish. Soc., 97: 1-11.
- McDowall, R.M. 1968b. *Galaxias maculatus* (Jenyns) The New Zealand whitebait. N.Z. Mar. Depart. Fish. Res. Bull., 2: 84 pp.
- McDowall, R.M. 1970. The galaxiid fishes of New Zealand. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ., 139(7): 341-431.
- McDowall, R.M. 1971. The galaxiid fishes of South America. Zool. J. Linnean Soc., 50(1): 33-73.
- McDowall, R.M. 1972. The species problem in freshwater fishes and the taxonomy of diadromous and lacustrine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns). J. Roy. Soc. N.Z., 2(3): 325-367.
- McDowall, R.M. 1976a. The taxonomic status of the *Galaxias* populations in the río Calle-Calle, Chile (Pisces: Galaxiidae). Stud. Neotrop. Fauna Environ., 11: 173-177.
- McDowall, R.M. 1976b. The role of estuaries in the life cycles of fishes in New Zealand. Proc. N.Z. Ecol. Soc., 23: 27-32.
- McDowall, R.M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. London, Croom Helm, 308 pp.
- McDowall, R.M. 1990. New Zealand freshwater fishes. A natural history and guide. Auckland, Heinemann Reed., 553 pp.
- McDowall, R.M. 2003a. Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: a new look at an old problem. Trans. Am. Fish. Soc., 132: 229-238.
- McDowall, R.M. 2003b. Variation in vertebral number in galaxiid fishes (Teleostei: Galaxiidae): a legacy of life history, latitude and length. Environ. Biol. Fish., 66: 361-381.
- McDowall, R., D. Robertson & R. Saito. 1975. Occurrence of Galaxiid larvae and juveniles in the sea. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 9(1): 1-9.

- McDowall, R.M. & G.A. Eldon. 1980. The ecology of whitebait migrations (Galaxiidae: *Galaxias* spp.). Fish. Res. Bull., 20: 171 pp.
- McDowall, R.M., C.P. Mitchell & E.B. Brothers. 1994. Age at migration from the sea of juvenile *Galaxias* in New Zealand (Pisces: Galaxiidae). Bull. Mar. Sci., 54: 385-402.
- McIntosh, A.R., C.R. Townsend & T.A. Crowl. 1992. Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in New Zealand stream. J. Fish Biol., 41: 63-81.
- McIntosh, A.R. 2000. Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 57(10): 2140-2151.
- McKenzie, M.K. 1933. Embryonic and larval structures of *Galaxias attenuatus*. M.Sc. Thesis, Victoria University College, Wellington, 74 pp.
- McKenzie, M.K. 1935. The anatomy of *Galaxias attenuatus* Jenyns. Ph.D. Thesis, Victoria University College, Wellington, 62 pp.
- McNeil, D.G. & G.P. Closs. 2007. Behavioral responses of a south-east Australian floodplain fish community to gradual hypoxia. Freshw. Biol., 52: 412-420.
- Mitchell, C.H. 1989. Laboratory culture of *Galaxias maculatus* and potential applications. N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 23: 325-336.
- Mitchell, C.P., H.H. Madgewick, R.R. Strickland & R.J. Van Boven. 1992. The use of larval fish as an aid to identifying whitebait spawning grounds and the role of slugs as predators on whitebait eggs. N.Z. Freshw. Fish. Miscellaneous Report., 127. Rotorua, Freshw. Fish. Centre, MAF Fisheries. 16 pp.
- Mitchell, C.P. 1994. Whitebait spawning ground management. Department of Conservation. Wellington, Sci. Res. Ser., 69: 23 pp.
- Morineau, D. 1992. La civelle surimi vaut mieux que penurie. Produits de la mer, 11: 52-54.
- Morgan, D.L., A. Chapman, S.J. Beatty & H.S. Gill. 2005. Distribution of the spotted minnow (*Galaxias maculatus* Jenyns, 1842) (Teleostei: Galaxiidae) in western Australia including range extensions and sympatric specie. Rec. Western Austr. Mus., 23: 7-11.
- Murillo, V. & V. Ruiz. 2002. El puye *Galaxias globiceps* Eigenmann 1927 (Osteichthyes: Galaxiidae): ¿Una especie en peligro de extinción? Gayana, 66(2): 191-197.
- Olabuenaga, S. 2000. Efecto *in vitro* del suero de la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) sobre metacercarias del género *Tyloodelphys* (Trematoda, Diplostomatidae). Bol. Chil. Parasitol., 55: 1-2.
- Oliveros, O.B. & E. Cordiviola de Yuan. 1974. Contribución al conocimiento de la biología del puyen *Galaxias variegatus* (Lesson) del lago Argentino, Provincia de Santa Cruz. Physis, Sec. B33: 227-231.
- Ortubay, S. & D. Wegrzyn. 1991. Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). Medio Ambiente, 11: 84-89.
- Ostrowsky, M., L. Semenas, N. Brugni, G. Viozzi & V. Flores. 1999. Redescription of *Acanthostomoides apophalliformis* (Trematoda, Acanthostomidae) from *Percychthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) with notes on its life cycle in Patagonia, Argentina. Acta Parasitol., 44: 222-228.
- Ots, J.P. & G.A. Eldon. 1975. Downstream movement of fry of *Galaxias fasciatus* Gray (note). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 9: 97-99.
- Pascual, M., P. Macchi, J. Urbanski, F. Marcos, C. Riva-Rossi, M. Novara & P. Dell'Arciprete. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. Biol. Invasions, 4(1-2): 101-113.
- Pascual, M. & J. Ciancio. 2007. Introduced salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. In: T. Berth (ed.). Ecological and genetic implications of aquaculture activities. Kluwer Academic Press, New York, pp. 333-353.
- Pequeño, G. 1987. Observations sur l'ichtyofaune des champs d'algues á *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss, 1950 de l'embouchure des rivières Quempillén et Pudeto (Chili). Cah. Biol. Mar., 2: 361-365.
- Peredo, S. & C. Sobarzo. 1993. Microestructura del ovario y ovogénesis en *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Teleostei: Galaxiidae). Biol. Pesq., Chile, 22: 23-32.
- Peredo, S. & C. Sobarzo. 1994. Actividad gonádica estacional de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) en el río Cautín. IX Región, Chile. Bol. Soc. Biol., Concepción, 65: 65-70.
- Pollard, D.A. 1964. Studies on the reproductive cycle of *Galaxias attenuatus*. Austr. Soc. Limnol. Newsl., 3: 1-10.
- Pollard, D.A. 1966. Land-locking in diadromous salmonid fishes with special reference the common jollytail (*Galaxias attenuatus*). Austr. Soc. Limnol. Newsl., 5(1): 13-16.

- Pollard, D.A. 1971a. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). I. Life cycle and origin. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 22: 91-123.
- Pollard, D.A. 1971b. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). II. Morphology and systematic relationships. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 22: 125-137.
- Pollard, D.A. 1972a. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). III. Structure of the gonads. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 23: 17-38.
- Pollard, D.A. 1972b. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). IV. Nutritional cycle. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 23: 39-48.
- Pollard, D.A. 1973. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). V. Composition of the diet. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 24: 281-295.
- Pollard, D.A. 1974. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). VI. Effect of cestode and nematode parasites. *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, 25(1): 105-120.
- Quaggiotto, E.A. & F. Valverde. 1993. Nuevas metacercarias del género *Tylodelphys* (Trematoda, Diplostomatidae) en poblaciones lacustres de *Galaxias maculatus* (Teleostei, Galaxiidae). *Bol. Chil. Parasitol.*, 47: 19-24.
- Rauque, C.A., G.P. Viozzi & L.G. Semenas. 2003. Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno, Argentina. *Folia Parasitol.*, 50(1): 72-78.
- Revenga, J. 1993. *Dyphyllobothrium dendriticum* and *Dyphyllobothrium latum* in fishes from southern Argentina: association, abundance, distribution, pathological effects, and risk of human infection. *J. Parasitol.*, 79: 379-383.
- Revenga, J. & P. Scheinert. 1999. Infections by helminth parasites in "Puyenes", *Galaxias maculatus* (Galaxiidae, Salmoniformes) from southern Argentina with special reference to *Tylodelphys bariloensis* (Digenea, Platyhelminthes). *Memorias Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, 94(5): 605-609.
- Revenga, J., P. Torres & M. Baiz. 2005. Impact of a caged-trout farm on parasites of *Galaxias maculatus* in Lake Moreno, southern Argentina. *J. Parasitol.*, 91: 707-709.
- Revenga, J., P. Torres & I. Siegmund. 2006. *Acanthostomoides apophalliformis* (Trematoda: Cryptogonimidae) does not cause detectable mortality in *Galaxias maculatus* (Teleostomi: Galaxiidae). *Braz. Arch. Biol. Techn.*, 49(5): 713-715.
- Richardson, J. & M.J. Taylor. 2002. A guide to restoring inanga habitat. Reprinted in 2004 with minor revisions. NIWA Sci. Technol. Ser., 50: 31 pp.
- Ríos, C. 1979. Balance energético en poblaciones de *Galaxias maculatus* Jenyns (Salmoniformes: Galaxiidae). *Medio Ambiente*, 4(1): 24-39.
- Rowe, D.K., J.P. Smith & C. Baker. 2007. Agonistic interactions between *Gambusia affinis* and *Galaxias maculatus*: implications for whitebait fisheries in New Zealand rivers. *J. Appl. Ichthyol.*, 23: 668-674.
- Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA). 2009. Anuario Estadístico de Pesca. http://www.serna-pesca.cl/index.php?option=com_remository&Itemid=246&func=startdown&id=4452 [Reviewed: 28 June 2012].
- Servicio Nacional de Pesca (SERNAPESCA). 2010. Anuario Estadístico de Pesca. http://www.serna-pesca.cl/index.php?option=com_remository&Itemid=246&func=startdown&id=5072 [Reviewed: 15 August 2012].
- Scheinert, P., J. Revenga & P. Noguera. 1997. La migración de *Tylodelphys bariloensis* (Quaggiotto y Valverde, 1992) en *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) y sus efectos sobre el hospedador. *Rev. Ictiol.*, 5: 49-55.
- Semenas, L. & A. Trejo. 1997. Redescription of *Acanthocephalus tumescens* (Von Linstow, 1896) (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in Patagonia (Argentina). *Syst. Parasitol.*, 36(1): 13-16.
- Soto, D. & I. Arismendi. 2005. Fauna íctica de la cuenca del río Bueno: relevancia de los afluentes en la conservación de especies nativas. In: C. Smith-Ramírez, J.J. Armesto & C. Valdovinos (eds.). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, 708 pp.
- Soto, D., I. Arismendi, J. González J. Sanzana, F. Jara, C. Jara, E. Guzmán & A. Lara. 2006. Southern Chile, trout and salmon country: invasion patterns and threats for native species. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 79: 97-117.
- Taylor, M.J., A.R. Buckland & G.R. Kelly. 1992. South Island inanga spawning surveys 1988-1990.

- Ministry of Agriculture and Fisheries, N.Z. Freshw. Rep., 69 pp.
- Torres, P., R. Franjola, V. Cubillos, J.C. Miranda & R. Vera. 1988. Parasitismo en ecosistemas de agua dulce en Chile. 1. Presencia de metacercarias del género *Stephanostomum* (Digenea, Acanthocolpidae) en peces. J. Veter. Medic., B35: 169-177.
- Torres, P., R. Franjola, J. Perez, S. Auad, F. Uherek, J.C. Miranda, L. Flores, J. Riquelme, S. Salazar, C. Hermosilla & R. Rojo. 1989. Epidemiología de la difilobotriasis en la cuenca del río Valdivia, Chile. Rev. Saude Publica, São Paulo, 23: 45-57.
- Torres, P., S. Teuber & J.C. Miranda. 1990a. Parasitismo en ecosistemas de agua dulce de Chile. 2. Nematodos parásitos de *Percichthys trucha* (Pisces: Serranidae) con la descripción de una nueva especie de *Camallanus* (Nematoda: Spiruroidea). Stud. Neotrop. Fauna Environ., 25: 111-119.
- Torres, P., R. Franjola, X. Cabezas, A. Neira & C. Covarrubias. 1990b. Distribution of the infection by *Camallanus corderoi* (Nematoda: Spiruroidea) in different autochthonous hosts and localities of the Valdivia river basin, Chile. Bol. Chil. Parasitol., 45(3-4): 55-59.
- Torres, P., V. Cubillos, W. Gesch, C. Rebolledo, A. Montefusco, J.C. Miranda, J. Arenas, A. Mira, M. Nilo & C. Abello. 1991. Difilobotriasis en salmónidos introducidos en lagos del sur de Chile: aspectos patológicos, relación con infección humana, animales domésticos y aves piscívoras. Arch. Biol. Med. Exper., 23: 165-183.
- Torres, P., W. Gesche, A. Montefusco, J.C. Miranda, P. Dietz & R. Huijse. 1998. Diphyllobothriosis humana y en peces del lago Riñihue, Chile: efecto de la actividad educativa, distribución estacional y relación con sexo, talla y dieta de los peces. Arch. Biol. Med. Exper., 30(1): 31-45.
- Townsend, C.R. 1996. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zeal. Biol. Conserv., 78: 13-22.
- Townsend, C.R. 2003. Individual, population, community and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. Conserv. Biol., 17: 38-47.
- Townsend, C.R. & T.A. Crowl. 1991. Fragmented population structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? Oikos, 61(3): 347-354.
- Trejo, A., L. Semenas & G. Viozzi. 2000. *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) of Lake Gutierrez, Patagonia, Argentina. J. Parasitol., 86(1): 188-191.
- Trochine, C. 2000. Infestación por *Acanthostomoides apophalliformis* (Trematoda, Acanthostomidae) de la fauna íctica del sistema del lago Moreno. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, 88 pp.
- Valdebenito, I. & R. Vega. 2003. Reproductores y producción de ovas de puyes. In: J. Bariles (ed.). Antecedentes para el cultivo del puye *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae), Editorial Graficasur, Temuco, 25-53 pp.
- Valdebenito, I., J. Bariles, R. Vega, P. Dantagnan, A. Borquez & E. Carreño. 1995. Analisis cualitativo y cuantitativo del semen de puye *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Salmoniformes, Galaxiidae). Biol. Pesq., Chile, 24: 17-21.
- Valenciennes, A. 1846. Des Galaxies. In: G. Cuvier & A. Valenciennes (eds.). Histoire naturelle des poissons. París, 18: 340-357.
- Vega, R., A. Pizarro, D. Figueroa, J. Bariles, A. Mardones, S. Peredo, G. Lara, I. Valdebenito & F. Figueroa. 1993. Tolerancia a la salinidad de una población lacustre de puyes *Galaxias maculatus*. Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, 2: 231-238.
- Viozzi, G.P. & V.R. Flores. 2003. *Myxidium biliare* sp. n. (Myxozoa) from gall bladder of *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia (Argentina). Folia Parasitol., 50(3): 190-194.
- Viozzi, G., S. Marín, J. Carvajal, N. Brugni & M. Mancilla. 2007. A new genus of dactylogyrid from the gills of *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) in Maullin basin, Patagonia, Chile. J. Parasitol., 93(3): 542-544.
- Waters, J.M. & C.P. Burrige. 1999. Extreme intraspecific mitochondrial DNA divergence in *Galaxias maculatus* (Osteichthyes: Galaxiidae), one of the world's most widespread freshwater fish. Mol. Phyl. Evol., 11: 1-12.
- Waters, J.M., J.A. Lopez & G.P. Wallis. 2000. Molecular phylogenetics and biogeography of Galaxiid fishes (Osteichthyes: Galaxiidae): dispersal, vicariance, and the position of *Lepidogalaxias salamandroides*. Syst. Zool., 49: 777-795.
- Woods, C.S. 1968. Growth characteristics, pigmentation and the identification of whitebait (*Galaxias* spp. Salmonoidea). N.Z. J. Mar. Freshw. Res., 2: 162-182.