

Galaxias maculatus (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción

HUGO CAMPOS (*)

1. INTRODUCCION

Galaxias maculatus (JENYNS) es una especie de agua dulce cuya reproducción está relacionada con la dinámica de los estuarios y con la migración de los estadios juveniles y adultos.

Este mecanismo tiene especial importancia por la interesante distribución geográfica de la familia Galaxiidae, circunscrita a los extremos del hemisferio sur: Australia, Nueva Zelanda, Tasmania, Península del Cabo en Sudáfrica y cono sur de Sudamérica en Argentina y Chile. La especie *G. maculatus* está representada en toda esta área a excepción de Sudáfrica. Este hecho plantea una interrogante respecto al mecanismo que siguió la especie en su distribución dentro de esta vasta área. Estudios de la reproducción de esta especie en puntos extremos de su área de distribución permiten dar valiosos antecedentes para la hipótesis general de su origen.

En Nueva Zelanda, se han estudiado en detalle las condiciones ecológicas de la reproducción de *Galaxias maculatus*. Así es como MCKENZIE (1904) y PHILLIPPS (1924) se refieren a la puesta de huevos; HAYES (1930, 1931, 1932) dio amplios detalles de la biología de la reproducción, meses de puesta y relaciones ecológicas; MCKENZIE (1933) describió el desarrollo embrionario en una tesis no publicada; BURNET (1965) se refiere a las migraciones de puesta y sus relaciones con la influencia de las mareas y la luna; McDOWALL (1968) aporta datos completos sobre la maduración y fecundidad; BENZIE (1968 a, 1968 b) se refiere a la ecología de la puesta de huevos en sus relaciones con las mareas de primavera y con la influencia de la luna llena y nueva, además describe el desarrollo embrionario a diferentes temperaturas. En Tasmania SCOTT (1938) estudió la

* Instituto de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

biología de *G. maculatus*. En Australia POLLARD (1966) describe los hábitos de postura en una población de *G. maculatus*. En Sudamérica no hay observaciones sobre la reproducción de *G. maculatus* ni de su biología; en general sólo existen las observaciones de EIGENMANN (1919), quien se refiere a una posible puesta de huevos en el mar, y de FISCHER (1963), quien trata especialmente el desarrollo de larva y adulto.

El presente trabajo está motivado por este desconocimiento en la literatura de la realidad de *G. maculatus* en Sudamérica y su objetivo es dar a conocer una información preliminar de nuestras observaciones en Chile sobre la reproducción de esta especie.

2. MATERIAL Y METODO

El material de *Galaxias maculatus* ha sido colectado mensualmente en el sistema lacustre fluvial formado por el lago Ríñihue y ríos Calle-Calle, Cau-Cau, Valdivia y bahía de Corral. (Fig. 1).

La colecta se ha hecho con red Ringwade de 18 m de largo, 3 m de alto y 2 mm de abertura de malla. Tiene flotadores en la parte superior y pesas en la parte inferior, además dos largos cabos en cada extremo. La red se maneja entre dos personas, una de las cuales permanece en la ribera sosteniendo los cabos de un extremo y la otra se introduce con un bote en el agua lanzando la red. El bote avanza en semicírculo hacia la ribera. Ambas personas en la ribera tiran los cabos hacia la costa arrastrando la parte inferior primero y recogiendo la red en toda su extensión. Por la fina malla de este tipo de red se puede pescar la mayoría de los estadios de desarrollo de *G. maculatus* con los adultos. Hemos empleado esta red en el lago, en regiones con playas extendidas y en lo posible sin piedras ni palos que la rompan. En el río hemos usado una red semejante, pero más pequeña, de 10 m de largo, 1,5 de alto y 2 mm de abertura entre nudo y nudo.

Una parte del material fue fijado en formalina al 10% y otra transportada viva directamente del río a los acuarios. Estos son de vidrio con marcos de fierro de 70 x 36 x 36, con agua del río y luz natural. En los acuarios, el material se anestesió con SANDOZ 222 para separar las hembras maduras, que se reconocen a simple vista porque en la región abdominal se transparentan los huevos. Los machos maduros se reconocen porque a una pequeña presión sobre el abdomen sale líquido seminal.

3.1. OBSERVACIONES GENERALES

Galaxias maculatus se encuentra distribuida en Chile desde la Zona Central, a los 32° S, hasta la región Patagónica en Tierra del Fuego, a los 53° S. En la literatura se indica su distribución hasta la altura de

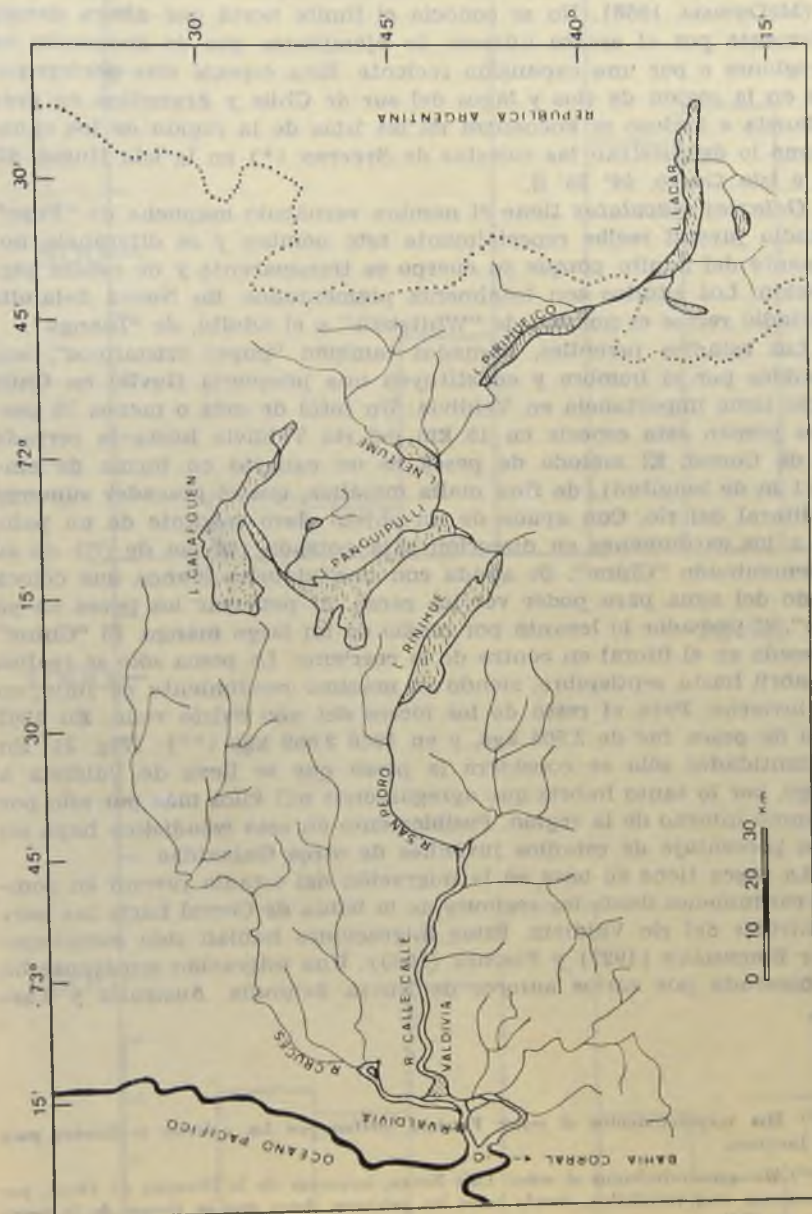


Fig. 1. Hoya del río Valdivia. Lago Licar 625 m.a.s.n.m. (*); Lago Pihuelco 581 m.a.s.n.m.; Lago Calafquén 240 m.a.s.n.m.; Lago Panguipulli 140 m.a.s.n.m.; Lago Riñihue 117 m.a.s.n.m. (*) (m.a.s.n.m. = metros sobre el nivel del mar).

Concepción, a los 36° 40' S, pero recientes colectas han aumentado este límite (McDOWALL 1968). No se conocía el límite norte que ahora damos, posiblemente por el escaso número de ejemplares que se encuentra en esas regiones o por una expansión reciente. Esta especie vive preferentemente en la región de ríos y lagos del sur de Chile y Argentina en gran abundancia e incluso se encuentra en las islas de la región de los canales, como lo demuestran las colectas de STEFFEN (*) en la isla Humo, 45° 37' S, e Isla Garro, 44° 25' S.

Galaxias maculatus tiene el nombre vernáculo mapuche de "Puye". El estadio juvenil recibe especialmente este nombre y se diferencia notablemente del adulto porque su cuerpo es transparente y de escasa pigmentación. Los adultos son totalmente pigmentados. En Nueva Zelandia este estadio recibe el nombre de "Whitebait" y el adulto, de "Inanga".

Los estadios juveniles, llamados también "puyes cristalinos", son comestibles por el hombre y constituyen una pesquería fluvial en Chile que sólo tiene importancia en Valdivia. Un total de más o menos 75 pescadores pescan esta especie en 15 km del río Valdivia hasta la cerrada bahía de Corral. El método de pesca es un canasto en forma de embudo (1 m de longitud), de fina malla metálica, que el pescador sumerge en el litoral del río. Con ayuda de un objeto claro colgante de un palo, dirige a los cardúmenes en dirección a la entrada (60 cm de \varnothing) de su arte denominado "Chine". Se ayuda con una plancha blanca que coloca al fondo del agua para poder ver los peces. Al penetrar los peces en su "Chine", el pescador lo levanta por medio de un largo mango. El "Chine" es colocado en el litoral en contra de la corriente. La pesca sólo se realiza desde abril hasta septiembre, siendo su máximo rendimiento en julio, en pleno invierno. Para el resto de los meses del año existe veda. En 1967 el total de pesca fue de 2.905 kgs, y en 1968 2.089 kgs (**). (Fig. 2). En estas cantidades sólo se considera la pesca que se lleva de Valdivia a Santiago, por lo tanto habría que agregar unos mil kilos más por año por el consumo interno de la región. Posiblemente en esta estadística haya un mínimo porcentaje de estadios juveniles de otros Galaxidae.

La pesca tiene su base en la migración del estadio juvenil en compactos cardúmenes desde las regiones de la bahía de Corral hacia las partes centrales del río Valdivia. Estas migraciones habían sido mencionadas por EIGENMANN (1927) y FISCHER (1963). Una migración semejante ha sido observada por varios autores de Nueva Zelandia, Australia y Tasmania.

(*) Mis agradecimientos al señor Patricio Steffen por las colectas realizadas para nuestro Instituto.

(**) Mis agradecimientos al señor Luis Navea, inspector de la División de Pesca, por proporcionarme esta estadística, siendo estos los primeros datos que se tienen de la pesca del puye en Chile.

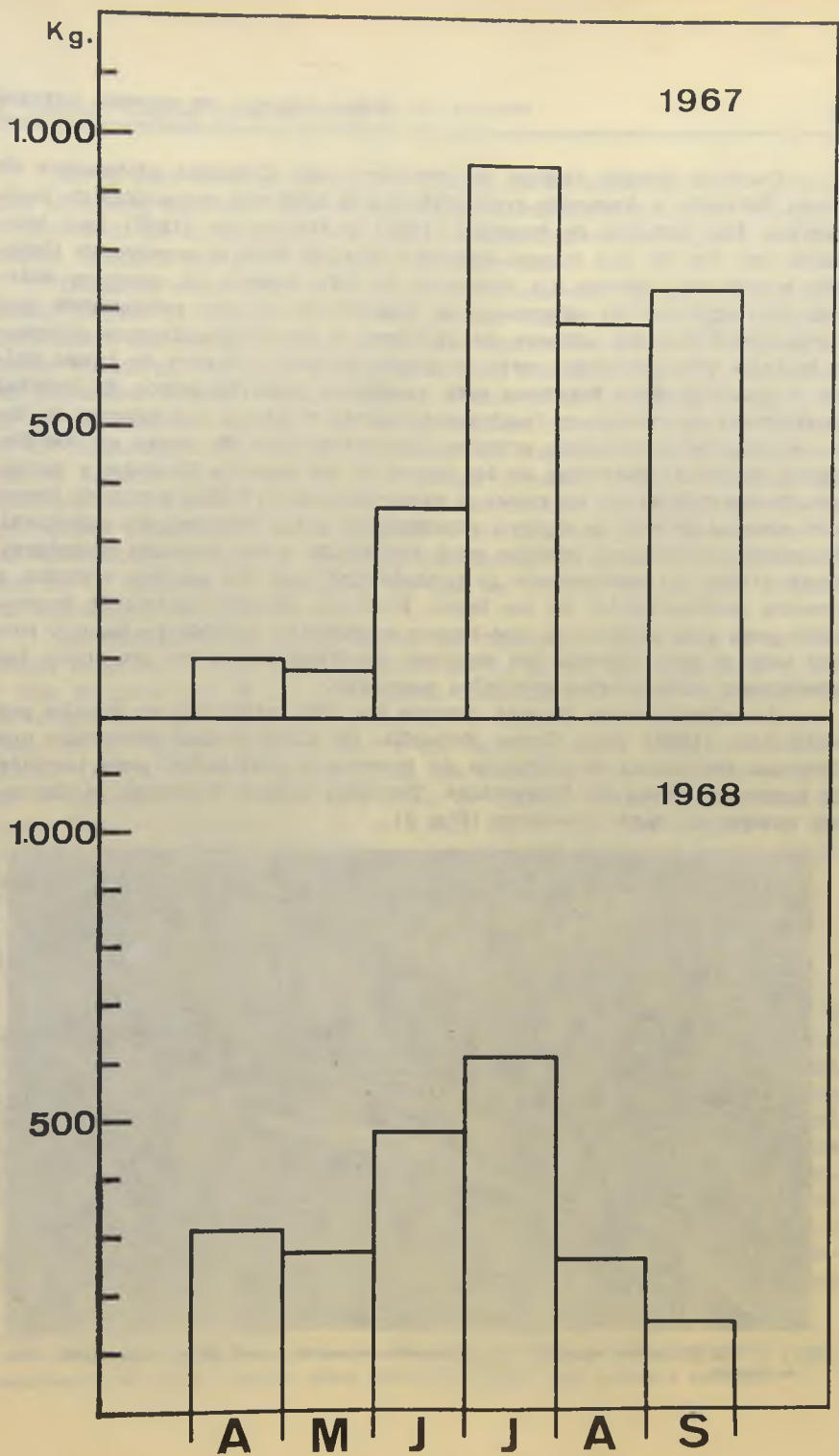


Fig. 2. Pesca del Puye en río Valdivia. Estadios juveniles de *Galaxias maculatus*.

Durante mucho tiempo se consideró que *Galaxias attenuatus* de Nueva Zelandia y Australia eran distintas a *Galaxias maculatus* de Sudamérica. Los trabajos de STOKELL (1966) y McDOWALL (1967) han concluido que son de una misma especie y quedan bajo el nombre de *Galaxias maculatus*, JENYNS. La presencia de esta especie en extensos sistemas hidrográficos ha planteado la posibilidad de dos poblaciones que presentarían distinto número de vértebras y proporcionalmente diferente tamaño. Una población sería de origen marino y la otra de aguas dulces o límnicas. Esta hipótesis será analizada posteriormente. El habitat de *Galaxias maculatus* es fundamentalmente el litoral y sublitoral de lagos y ríos. Se encuentran grandes concentraciones de puyes en los desagües de las alcantarillas de los ríos o en los muelles fluviales y lacustres. En los días de sol, los puyes se encuentran en el litoral y cuando llueve o el agua se mueve, se dirigen rápidamente a las regiones del sublitoral. Presentan reotactismo positivo muy acentuado y son grandes nadadores. MANN (1954) ha mencionado la probabilidad, que los adultos vivieran a grandes profundidades en los lagos. Esto nos parece totalmente improbable para esta especie, ya que hemos encontrado adultos en lagos y ríos casi todo el año. Además las regiones del hipolimnion no presentan las condiciones alimentarias que ellos necesitan.

La alimentación de esta especie ha sido estudiada en detalle por McDOWALL (1968) para Nueva Zelandia. En Chile hemos observado que *Galaxias maculatus* se alimenta de insectos y crustáceos, pero también de huevos y larvas de Atherinidae. También hemos observado canibalismo, aunque en raras ocasiones (Fig. 3).



Fig. 3. *Galaxias maculatus* adulta comiendo un estadio juvenil de su misma especie. Foto en acuario.

En el lago Ríñihue se ha encontrado en los estómagos de los estadios juveniles, animales planctónicos, especialmente Cladóceros del género *Bosmina*. La vista juega un papel fundamental en la captura del alimento, cazando incluso insectos de la superficie.

Galaxias maculatus convive con otras especies de peces como *Galaxias delfini* (*) PHILIPPI, *Percilia gillissi* GIRARD, *Cheirodon galusdae* EIGENMANN, *Odonthestes debueni* FISCHER, *Aplochiton zebra* JENYNS, *Aplochiton taeniatus* JENYNS, *Percichthys trucha* CUVIER & VALENCIENNES, *Salmo gairdnerii trideus* GIBBONS, *Salmo trutta fario* LINNAEUS. La mayoría de los estadios de desarrollo de estas especies vive en el mismo habitat de *G. maculatus*. Los estadios juveniles de *Galaxias delfini* se confunden en algunos meses con los cardúmenes juveniles de *G. maculatus*, especialmente en el lago Ríñihue y en el río, pero no en aguas salobres, ya que ambos poseen poca pigmentación y son transparentes. En el caso de los *Aplochiton*, *Percichthys* y *Salmo*, los adultos no visitan el habitat normal de *G. maculatus*, evitándose así que los voraces Salmonidae afecten las poblaciones de esta especie.

La calidad de las aguas dulces que habita *G. maculatus* es de una buena oxigenación, entre 9 a 14 mm/1 de O₂, un pH que fluctúa de 6 a 8 y una temperatura de 7 a 21°C. Estas condiciones se dan especialmente en el tipo de lagos oligotróficos del sur de Chile y sus sistemas fluviales, como en el caso del lago Ríñihue y río Valdivia, según CAMPOS-BUCAREY-KILIAN (1969). El otro tipo de aguas que habita *G. maculatus* es salobre. En el estuario del río Valdivia a bahía de Corral, la salinidad fluctúa de aguas Mixo-Oligohalina ($\pm 5a \pm 0,5\%$) hasta Mixo-Polihalina ($\pm 30a \pm 18\%$) ARENAS (1969). En regiones netamente marinas no hemos colectado *G. maculatus*.

3.2. FECUNDIDAD

Hembras y machos se encuentran distribuidos a través de todo el sistema lacustre fluvial del lago Ríñihue, río San Pedro, río Calle-Calle y río Valdivia, pero también los hemos colectado en el lago Panguipulli. Las hembras y machos maduros alcanzan tamaños desde 48 mm hasta 160 mm. Se encuentran ejemplares maduros desde septiembre hasta abril, es decir, de primavera a otoño. En primavera se encuentra la máxima frecuencia de hembras maduras en las muestras del río Cau-Cau (afluente del río Valdivia) y en el verano en el lago Ríñihue y bahía de Corral.

La presencia de ejemplares maduros en toda la cuenca del lago y curso de los ríos se relaciona directamente con el aumento de la temperatura del agua. En la primavera se inicia el calentamiento de las aguas

(*) Según comunicación personal de McDOWALL *Galaxias delfini* PHILIPPI (1895), reemplazaría la especie *Galaxias platei* STEINDACHNER, que pasaría a sinónima.

desde más o menos 8°C hasta alcanzar un máximo de 21°C en el verano y baja posteriormente en otoño, CAMPOS-BUCAREY-KILIAN (1969).

En la figura 4 se observa claramente la relación entre presencia de ejemplares maduros y temperatura del sistema. Es lógico pensar que la temperatura sea uno de los factores importantes en la maduración gonadal de *G. maculatus*, pero también hay que considerar otro factor que actúa en conjunto con el anterior: la luminosidad.

La fecundidad relativa de hembras entre 48 a 160 mm de longitud total fue de 390 a 7.400 ovios de *G. maculatus* del río Calle-Calle y Valdivia. Existe una relación entre longitud total y número de ovios (ver Fig. 5) en nuestros ejemplares, como también ha sido observado en N. Zelanda por McDOWALL (1968).

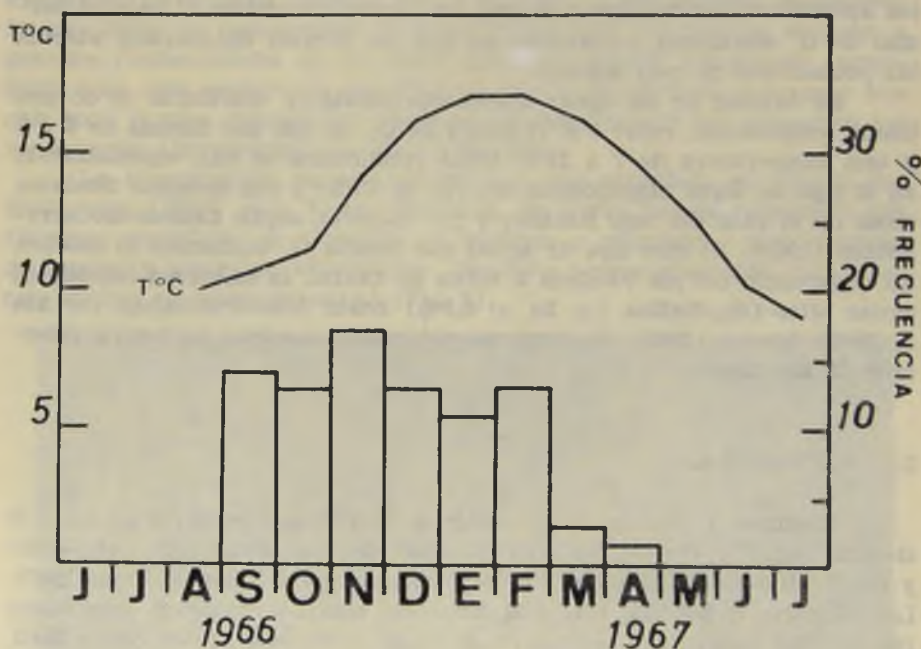


Fig. 4. Comparación entre la curva de temperatura media del sistema hidrográfico (Río Hue, Valdivia) con el porcentaje de hembras maduras de *Galaxias maculatus* durante el año.

El estudio de los ovios indica la presencia de dos modas de tamaño, formada una por huevos pequeños y otra por huevos grandes y maduros. (Fig. 6). Este hecho nos plantea la incógnita de si existe en *G. maculatus* una postura fraccionada. Nuestras observaciones en acuarios nos han mostrado sólo una postura.

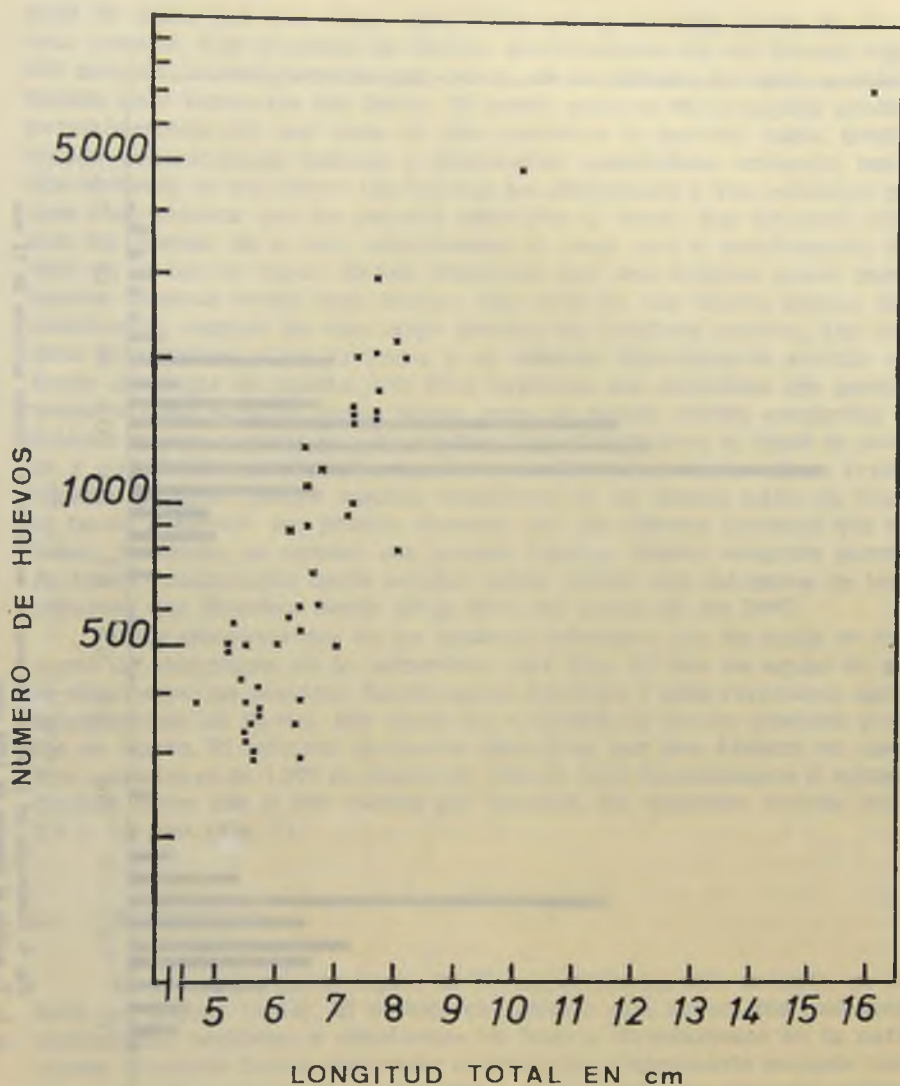


Fig. 5. Relación entre el número de ovios y longitud total en *Galaxias maculatus*.

3.3 PUESTAS DE HUEVOS EN ACUARIOS

Las observaciones se han hecho en acuarios con agua del río. Las hembras y machos maduros han sido obtenidos en el río Cau-Cau y llevados de inmediato a los acuarios. Las hembras inician su postura des-

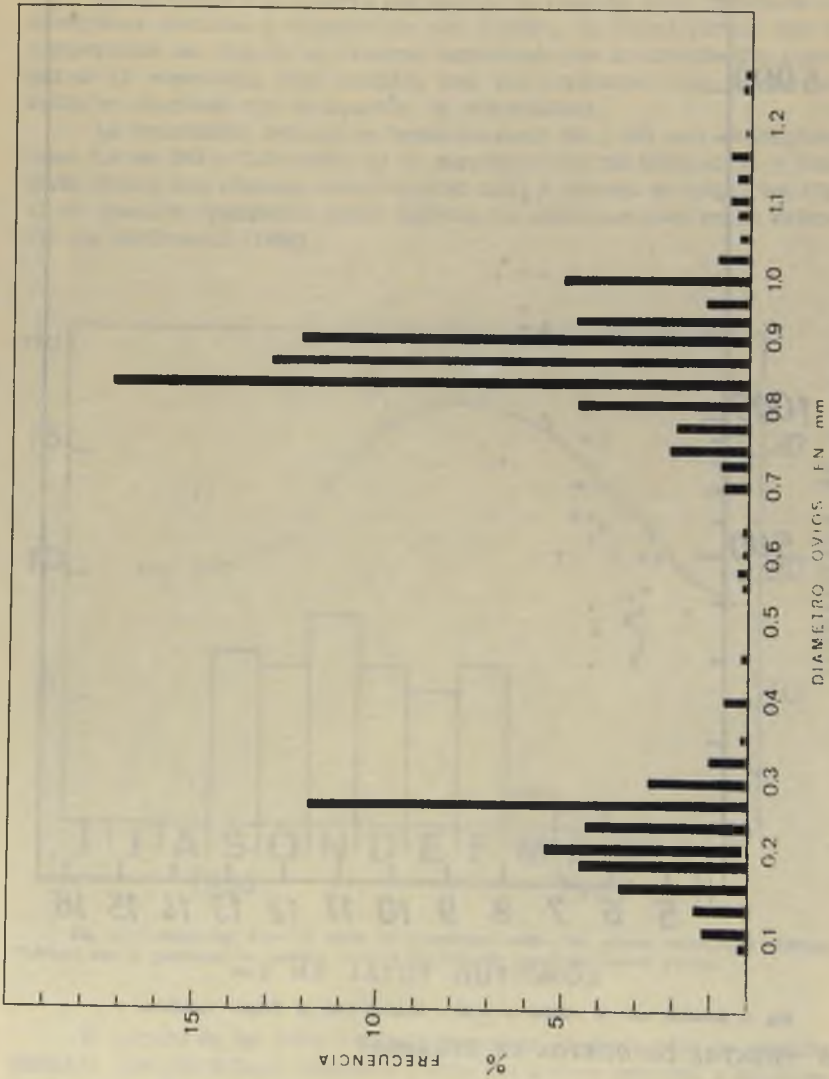


Fig. 6. Distribución del tamaño de los oviductos en una hembra de *Galaxias maculatus* de 71 mm de L. T. medido el diámetro de 1022 oviductos.

pués de pasar por una etapa adaptativa que es variable desde un día a una semana. Las hembras se ubican generalmente en un mismo lugar del acuario, inmediatamente por debajo de la película de agua, a más o menos unos veinte cm del fondo. El huevo aparece en la papilla genital, permaneciendo allí por unos 15 min mientras la hembra nada, produciendo contracciones bruscas y finalmente quedándose tranquila hasta que el huevo es expulsado. Los huevos son demersales y van cubiertos por una capa mucosa que les permite adherirse al fondo. Las hembras colocan los huevos de a uno, adhiriéndose a veces uno a continuación del otro en el mismo lugar. Hemos observado que una hembra puede poner huevos durante varios días, incluso una semana, con breves pausas. Generalmente después de este largo proceso las hembras mueren. Los machos acompañan a las hembras y se colocan directamente encima del fondo del lugar de puesta. Allí ellos expulsan sus espermios que permanecen activos durante varias horas, como lo hemos podido comprobar al colocar huevos después que los machos han abandonado el lugar de puesta y quedan fecundados. La expulsión de huevos a cierta altura reviste algunos peligros, porque machos inmaduros se los comen antes de llegar al fondo e incluso era posible observar que las mismas hembras que estaban poniendo, se comían sus propios huevos. Hemos obtenido puestas de huevo continuadas desde octubre hasta marzo, con márgenes de temperatura que fluctúan desde 12° a 23°C, sin bajar de los 10°C.

Estas observaciones en los acuarios coinciden con los datos de madurez de ejemplares en la naturaleza (ver 3.2). El tipo de aguas en que se obtuvieron las posturas fueron aguas límnicas y muy raramente aguas mixolimnias (S 16/00). Por sobre esa salinidad no hemos obtenido puestas de huevo. El máximo de huevos desovados por una hembra en nuestros acuarios es de 1.097 en el mes de febrero, pero normalmente el número fluctúa entre 500 y 800 huevos por hembra. Su diámetro fluctúa entre 0,9 y 1,6 mm (Fig. 7).

3.4 DESARROLLO

El desarrollo embriológico de *G. maculatus* ha sido descrito en detalle por BENZIE (1968). El método que empleó esta autora fue realizando fecundación artificial y obteniendo los huevos directamente en la naturaleza. Nosotros hemos observado el desarrollo embrionario sacando huevos recién fecundados de los acuarios y colocándolos en pequeñas cubetas con una mínima cantidad de agua a 17°C. Las fases del desarrollo coinciden en su totalidad con las descripciones de BENZIE, por eso no la incluimos en este trabajo. Sólo indicaremos algunas diferencias. El tiempo que tomó el desarrollo de nuestros huevos fue de 16 días, es decir, seis días menos que lo indicado por la autora. Posiblemente esta diferencia se deba a variaciones de algunos grados en la temperatura por causas

que no pudimos controlar. La coalescencia de las gotas de aceite es muy intensa en nuestro desarrollo cuando el blastoderma inicia su desplazamiento sobre el vitelo hasta llegar al ecuador del huevo, formando una sola gota grande de aceite con una o dos gotas pequeñas que luego desa-

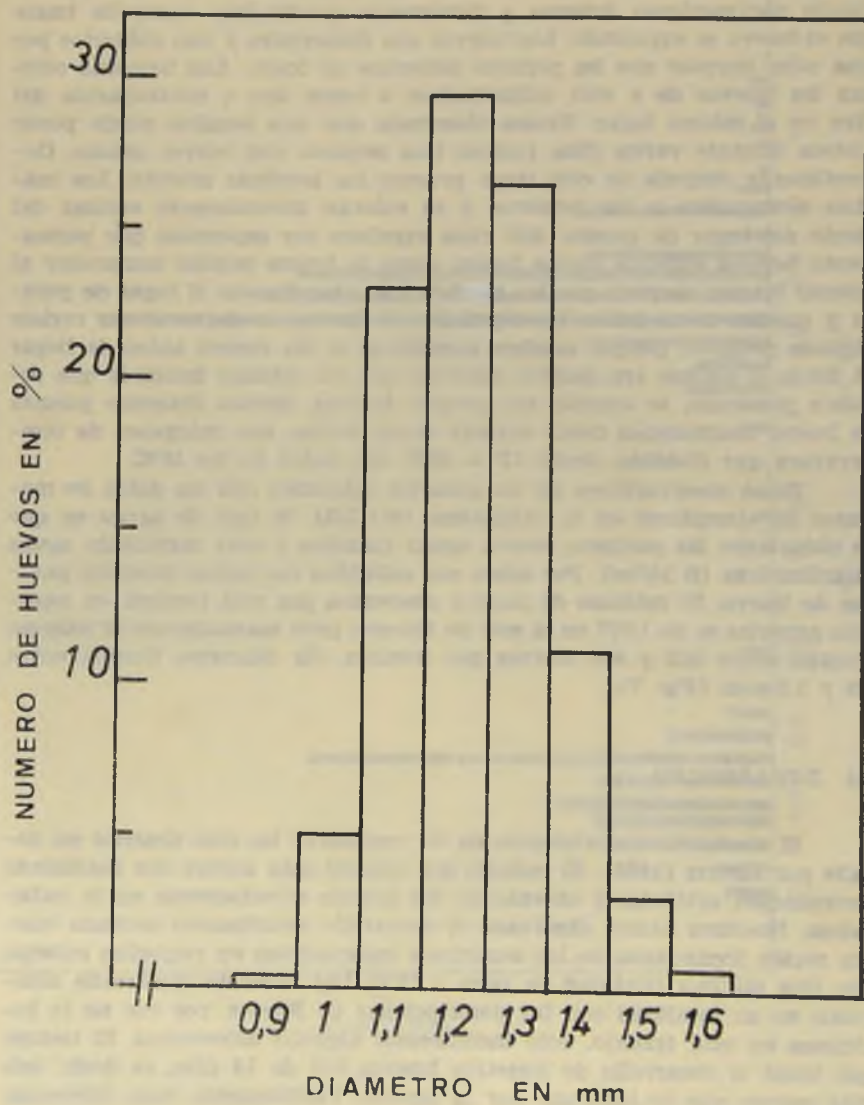


Fig. 7. Diámetro de 600 huevos de *Galaxias maculatus* J. puestos en acuarios.

parecen. Además hemos observado que a medida que aumenta el desarrollo embrionario, la capa de mucus empieza paulatinamente a disminuir llegando a un mínimo cuando el embrión cubre las tres cuartas partes de la periferia del vitelo.

Los embriones eclosionaron espontáneamente y a las cuatro horas de vida medían 5,6 mm desde el morro al extremo caudal de la aleta embrionaria. El vitelo alcanza un 3,4% de la longitud total y la longitud preanal 4,5%. Los ojos son redondeados con una fisura corioidea. La oscícula ótica con un diámetro semejante a los ojos. El corazón late con 108 pulsaciones por minuto. Una leve pigmentación amarilla cubre el cuerpo de origen carotenoideo, dos cromatóforos sobre el vitelo, cuatro a cada lado del tubo digestivo y tres en la región caudal. Además, cinco pequeños cromatóforos en la región dorsal del extremo caudal. A las treinta horas de vida el saco vitelino ha sido casi reabsorbido y la prelarva tiene 6,9 mm de longitud total.

4. DISCUSION

Los conocimientos que se tienen, especialmente en Nueva Zelandia y Australia, indican la siguiente conducta de reproducción de *G. maculatus*. Los adultos migran al sector del río influenciado por las mareas del mar para desovar. La migración de puesta y desove se realiza bajo la influencia de las mareas y/o por la presencia de luna nueva y llena. La época de desove se produce entre enero y marzo. La eclosión de los huevos se realiza por acción de las mareas. Las crías son transportadas al mar donde se desarrollan hasta el estadio de "puye cristalino" o "Whitbait" el cual, en grandes cardúmenes, se introduce río adentro desarrollándose en adulto.

Ante estos conocimientos de la biología de *G. maculatus* nos planteamos la siguiente pregunta: ¿Puede reproducirse *G. maculatus* en lagos interiores que están fuera de las influencias del mar? La realidad geográfica que hemos observado se indica en Fig. 1. En todo este sistema está presente *G. maculatus*. Allí existen barreras naturales y artificiales, como los saltos de Huillo-Huillo, de 30 m de altura, entre el lago Lacar y Piri-hueico y la planta Hidroeléctrica de Pullinque, entre el lago Calafquén y Panguipulli. Es muy difícil imaginarnos que los estadios juveniles puedan llegar desde el mar hasta los lagos interiores, especialmente el Calafquén, cuyo río de acceso está bloqueado. Posiblemente el esquema migratorio arriba indicado se pueda presentar entre el lago Ríñihue y el mar, como lo discutiremos en trabajos posteriores. Pero para los lagos más interiores proponemos la hipótesis de una adaptación secundaria de esta especie para reproducirse en ellos. Según BENZIE (1968) la salinidad no es determinante para la puesta de huevos, lo que también hemos podido comprobar en nuestros acuarios, por lo tanto el desarrollo embrio-

narlo puede realizarse perfectamente en aguas limnias. Estos lagos tienen variaciones en la altura del nivel de sus aguas en los distintos meses del año a causa de la entrada y salida de sus tributarios. Esto vendría en parte a reemplazar la acción de las mareas para el desove y eclosión. Los mayores niveles del lago se constatan al comienzo de la primavera, pero hay variaciones de nivel durante el día. En esa misma época, se inicia el aumento de las temperaturas y la presencia de hembras maduras como lo indica la Fig. 4. Es lógico pensar que posiblemente *G. maculatus* de los lagos interiores constituya una subespecie. Esta posibilidad es discutible, ya que observaciones de su morfología no dan grandes variaciones, aunque se nota un menor tamaño en los ejemplares lacustres. El número de vértebras es variado y debe ser objeto de cuidadosa observación.

La coincidencia de nuestras observaciones sobre la fecundidad y desarrollo embrionario con las de McDOWALL (1968) y BENZIE (1968) nos indica que *G. maculatus* en Chile presenta un comportamiento biológico semejante al de esta especie en Nueva Zelandia, pero por condiciones geográficas existirían adaptaciones secundarias que deben ser estudiadas con más detalle en Sudamérica.

5. RESUMEN

Se describe en general la situación ecológica y pesquera de *Galaxia maculatus* en Chile. La fecundidad relativa es observada de septiembre a abril. Los detalles de la puesta de huevos son observados en acuarios. El desarrollo embriológico y de las crías es observado por el autor y no descrito en el trabajo, porque coincide con el obtenido por BENZIE (1968) en Nueva Zelandia, pero se hace una comparación. Se discute una posible adaptación secundaria de *Galaxias maculatus* que se reproduciría en lagos interiores de Chile, que no presentan influencia del mar.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Beobachtungen zur Ökologie von *Galaxias maculatus* mitgeteilt und Betrachtungen zur fischereiwirtschaftlichen Bedeutung dieser Art in Chile aufgestellt.

In den Monaten September bis April wurde der Verlauf der relativen Fruchtbarkeit im natürlichen Biotop verfolgt. Im Aquarium konnten Eiablage, Entwicklung der Embryonen und Jugendstadien beobachtet werden. Die Ergebnisse wurden mit denen von BENZIE (1968, Neuseeland) verglichen, mit denen sie im wesentlichen übereinstimmen. Im Hinblick auf die Befruchtungsvorgänge wird die Möglichkeit einer sekundären Anpassung an die chilenischen Binnenseen erörtert, die heute ohne direkten Einfluss vom Meer sind.

7. SUMMARY

The general ecological and fishing situation on *Galaxias maculatus* in Chile is described. The relative fecundity is observed from September to April. The spawning details are observed in aquariums. The embryonal development of the brood is observed by the author, but not described in this paper as his results coincide with those by BENZIE (1968), New Zealand. A comparison was made. A possible secondary adaptation of *Galaxias maculatus*, which would be reproduced in the interior Chilean lakes, without influence of the sea is finally discussed.

8. BIBLIOGRAFIA

Arenas, J.

1969. Estudio de *Elminius kingii* GRAY (Cirr.) en el estuario del río Valdivia, distribución y desarrollo. (Tesis de Licenciatura en Universidad Austral, Valdivia, Chile).

Benzie, V.

- 1968 a. Some ecological aspects of the spawning behaviour and early development of the common Whitebait, *Galaxias maculatus attenuatus* Jenyns. Proc. N. Z. Ecol. Soc. 15: 31-9.
1968 b. Stages in the normal development of *Galaxias maculatus attenuatus* Jenyns. N. Z. J. mar. Freshwat. Res. 2: 606-27

Burnet, A.M.R.

1965. Observations on the spawning migration of *Galaxias attenuatus* Jenyns. N. Z. J. Sci. 8: 79-87.

Campos, H.; Bucarey, E.; Kilian, E.

1969. Estudio limnológico preliminar del lago Ríñihue y su sistema fluvial. (Río San Pedro, Calle-Calle y Valdivia). En prensa. Referencia Int. Revue ges. Hydrobiol.

Eigenmann, C.

1927. The fresh-water Fishes of Chile. Mem. Nat. Acad. Sc. (Washington) 22: 1-63.

Fischer, W.

1963. Die Fische des Brackwasser gebietes Lenga bei Concepción (Chile) Int. Revue ges. Hydrobiol. 48: 419-511.

Hayes, C.

- 1930 - 1931 - 1932. Life history of *Inanga* (*Galaxias attenuatus*). Extracts from Ann. rept. N. Z. Marine Dept. Wellington in HEFFORD, A. E. Whitebait. Rep. Fish. N. Z.

Mann, G.

1954. La vida de los peces en aguas chilenas. Ministerio de Agricultura Universidad de Chile. Santiago, Chile.

McDowall, R. M.

1967. Some points of confusion in Galaxiid nomenclature. Copeia 4: 841-843.
1968. *Galaxias maculatus* Jenyns the New Zealand Whitebait. Fish. Res. Bull. N. Z. Marine Dep. Wellington. 2: 1-84.

McKenzie, D. H.

1904. Whitebait at the Antipodes. *New Zealand Illustrated Magazine* 10: 122-126.

McKenzie, M. K.

1933. Embryonic and larval structures of *Galaxias attenuatus* Jenyns. (M. Sc. thesis).

Philippi, R. A.

1895. Die Chilenischen Arten von *Galaxias* Verh. dt. wiss. Ver. Santiago. 3: 17-22.

Phillips, W. J.

1924. The New Zealand minnow N. Z. Il. Sci. Technol. 7: 117-9.

Pollard, D. A.

1966. Life history and spawning in migratory and land-locked forms of *Galaxias attenuatus* Aust. Mar. Sci. Assn. Newsletter 18: 9-10.

Scott, E. O. G.

1937. Observations on fishes of the Family *Galaxiidae*. Part. II. Proc. Roy. Soc. Tasmania 72: 111-143.

Stokell, G.

1966. A preliminary investigation of the systematics of some Tasmanian *Galaxiidae* Pap. Roy. Soc. Tasmania. 100: 73-79.