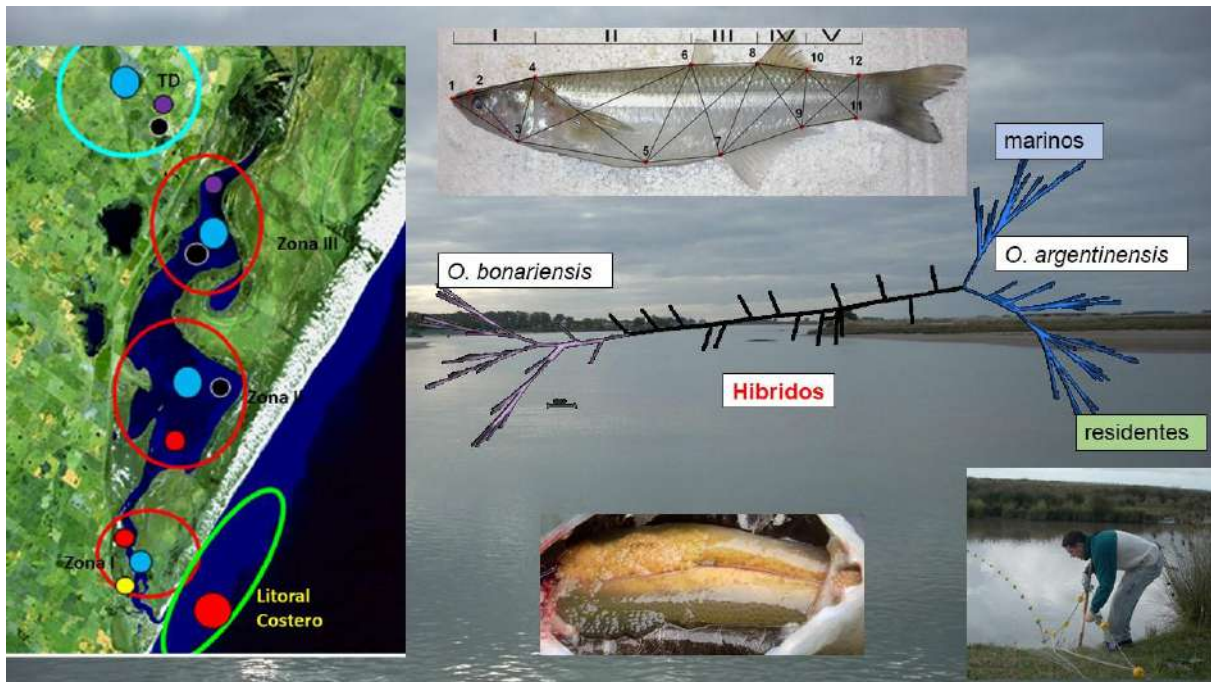


Serie: Informes científico-técnicos del  
Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras

Informe Técnico N°36

Situación taxonómica, ecológica y biológica reproductiva de los pejerreyes de la Laguna Costera Mar Chiquita y litoral marino costero adyacente: implicancias para su manejo y conservación



Autor: Mariano González Castro

Citar como: González Castro, M. (2024). Situación taxonómica, ecológica y biológica reproductiva de los pejerreyes de la Laguna Costera Mar Chiquita y litoral marino costero adyacente: implicancias para su manejo y conservación. Informes científico-técnicos del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras N° 36 (UNMdP-CONICET). 17pp. ISSN 2796-9088

Las opiniones expresadas en este producto informativo son las de su(s) autor(es), y no reflejan necesariamente los puntos de vista o políticas del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras. **ISSN 2796-9088**

La “Serie: Informes científico-técnicos del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras” se aloja en el sitio <https://www.iimyc.gov.ar/iimyc/es/informes-tecnicos/>

La utilización, redistribución, traducción y creación de obras derivadas de la presente publicación están autorizadas, a condición de que se cite la fuente original y que las obras que resulten sean publicadas bajo las mismas condiciones de libre acceso. Esta licencia se aplica exclusivamente al texto de la presente publicación. Para utilizar cualquier otro material que aparezca en ella (tal como textos, imágenes, ilustraciones o gráficos), será necesario pedir autorización a la Dirección del IIMyC [iimyc@mdp.edu.ar](mailto:iimyc@mdp.edu.ar). No está permitido utilizar el logotipo del IIMyC.

Si la obra se traduce, debe añadirse el siguiente descargo de responsabilidad junto a la referencia requerida: “La presente traducción no es obra del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC). El IIMyC no se hace responsable del contenido ni de la exactitud de la traducción. La edición original en el/los idiomas que se publique será el texto autorizado”.

Mar del Plata, diciembre 2024

# SITUACIÓN TAXONÓMICA, ECOLÓGICA Y BIOLÓGICA REPRODUCTIVA DE LOS PEJERREYES DE LA LAGUNA COSTERA MAR CHIQUITA Y LITORAL MARINO COSTERO ADYACENTE: IMPLICANCIAS PARA SU MANEJO Y CONSERVACIÓN

Mariano González Castro<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biotaxonomía Morfológica y Molecular de Peces y Laboratorio de Fisiología Bioquímica, Integrativa y Adaptativa. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Consejo Nacional de Investigaciones Científica y Técnicas (CONICET), Mar del Plata, Argentina.

**RESUMEN.** El presente documento representa un informe técnico de revisión de la situación ecológica, taxonómica integrativa y biológica de los pejerreyes (Fam. Atherinopsidae) que habitan en la Laguna Costera Mar Chiquita (LCMCh) y su litoral costero adyacente. La LCMCh, (Pcia. Buenos Aires), es un sistema estuarial somero, de forma irregular separada del mar por un banco de arena con una entrada o boca, que une la laguna con el océano. El objetivo de este informe fue compilar los resultados derivados de diferentes publicaciones y datos aún no publicados con la finalidad de: a) identificar taxonómicamente y diferenciar las entidades del Género *Odontesthes* que habitan en la LCMCh, b) inferir límites entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* a nivel de especie, y los eventuales morfos intermedios que podrían habitar la LCMCh; c) diferenciar y caracterizar las poblaciones putativas de *O. argentinensis* de la LCMCh y ambientes marinos, d) aportar datos de ecología y biología reproductiva de la unidad evolutiva/población residente del pejerrey escardón que habita en la LCMCh, tendientes a establecer medidas de manejo y conservación de dicho recurso. Los resultados indican que en la LCMCh coexisten regularmente dos especies (*O. bonariensis* y *O. argentinensis*), de las cuales *O. argentinensis* presenta dos poblaciones: una estuarino-residente (que cumple la totalidad de su ciclo de vida en la laguna) y otra marina costera que ingresa solo con fines tróficos. A su vez coexiste con ambas un híbrido fértil, generado por la cruce entre *O. bonariensis* y la población residente de *O. argentinensis*. También han sido registrados como visitantes ocasionales ejemplares de *O. platensis* (panzón) y de *O. smitti* (corno). Las poblaciones de *O. argentinensis* (estuarino-residente y marino-costera) deben ser manejadas como dos entidades totalmente independientes. Las particularidades genómicas que presenta la población estuarino-residente de la LCMCh, sumados a sus características merísticas, morfogeométricas, parasitológicas, bioquímico-fisiológicas y ecológicas hacen que la misma sea actualmente considerada como una Unidad Evolutivamente Significativa (ESU) altamente diferenciada, que se encontraría en vías de especiación. Esto implica dicha ESU debe ser protegida en forma acorde, realizando la importancia como Reserva Mundial de Biosfera de la LCMCh. Una nueva disposición reglamentaria de veda debería realizarse con urgencia y su extracción por pesca recreativa estar rigurosamente controlada. Los híbridos, se presentan como entidades de buen fitness y con capacidad de madurar reproductivamente. Representan una novedad con importancia ecológica y evolutiva para el género *Odontesthes* y la LCMCh.

**ABSTRACT. Taxonomic, ecological, and reproductive biological status of silversides in the Mar Chiquita Coastal Lagoon and the adjacent coastal marine littoral: Implications for their management and conservation.** This document represents a technical review report on the ecological, integrative taxonomic and biological status of the silversides (Fam. Atherinopsidae) that inhabit Mar Chiquita Coastal Lagoon (MChCL) and its adjacent marine area. The MChCL, (Province of Buenos Aires), is a shallow, irregularly shaped estuarial system separated from the sea by a sandbank with an inlet or mouth, which connects the lagoon to the ocean. The objective of this report was to summarize the results derived from different publications and data not yet published, in order to: a) taxonomically identify and differentiate the morpho-groups of *Odontesthes* that inhabit MChCL; b) infer limits between *O. bonariensis* and *O. argentinensis* at the species level, and the eventual intermediate morphs that could inhabit the MChCL; c) to differentiate and characterize the putative populations of *O. argentinensis* in the MChCL and marine environments; d) to provide data on the ecology and reproductive biology of the evolutionary unit/resident population of the silverside that inhabits MChCL. The results showed that two species (*O. bonariensis* and *O. argentinensis*) regularly coexist in MChCL, of which *O. argentinensis* has two populations: one resident-estuarine (which completes its entire life cycle in the lagoon) and another coastal marine population that enters only for trophic purposes. In turn, a fertile hybrid coexists with both, generated by the cross between *O. bonariensis* and the resident population of *O. argentinensis*. Specimens of *O. platensis* and *O. smitti* has also been recorded, as occasional visitors. The populations of *O. argentinensis* (resident-estuarine and coastal marine) must be managed as two completely independent entities. The genomic particularities of the MChCL resident-estuarine population, added to its meristic, morphogeometric, parasitological, biochemical-physiological and ecological characteristics, make it currently considered a highly differentiated Evolutionarily Significant Unit (ESU), which could be under incipient-speciation. This implies that this ESU must be protected accordingly, highlighting the

importance of MChCL as a World Biosphere Reserve. A new regulatory ban should be implemented urgently and its extraction by recreational fishing should be rigorously controlled. The hybrids look like entities with good fitness and with the capacity to mature reproductively. They represent a novelty with ecological and evolutionary importance for both, the *Odontesthes* genus and MChCL.

**Palabras clave:** Híbridos; Laguna costera; *Odontesthes argentinensis*; pejerrey; taxonomía integrativa.

**Key words:** Coastal lagoon; Hybrids; integrative taxonomy; *Odontesthes argentinensis*; silverside.

## INTRODUCCIÓN

### La Laguna Costera Mar Chiquita: ictiofauna y su relación con variables ambientales y espaciotemporales

Las lagunas costeras son ambientes estuariales poco profundos donde interactúan agua salada y dulce, generalmente orientadas paralelas a la costa, separadas del océano por algún tipo de barrera sedimentaria y conectadas al mar abierto por una o más entradas restringidas. Estos hábitats han sido reconocidos durante mucho tiempo como importantes áreas de alimentación para los peces. El rol de dichas lagunas como área de desove de peces de importancia comercial o recreacional es relativamente bien conocido. La fauna de peces que se encuentra en estos hábitats es una mezcla de especies tolerantes de ambientes marinos y de agua dulce, especies que migran de un ambiente a otro y un pequeño número de especies residentes (González-Castro et al. 2009).

La Laguna Costera Mar Chiquita (LCMCh) está ubicada en la provincia de Buenos Aires (Argentina) (37°32'–37°45' 57"19' –57°26'W) (Fig. 1). Es un sistema estuarial somero, con una longitud máxima de 25 km y un ancho máximo de 4,5 km delimitando un área total de 46 km<sup>2</sup> (González-Castro et al. 2009). Esta laguna de agua salobre de forma irregular está separada del mar por un banco de arena con una entrada de 6 km de largo y 200 m de ancho, que une la laguna con el océano. La profundidad de esta laguna varía entre 0,5 y 3 m. El agua de mar entra la laguna con las mareas altas, y la cantidad depende de la dirección e intensidad de los vientos. Las mayores entradas se producen con fuertes vientos del sureste y entradas mínimas con vientos del oeste o del noroeste. El ingreso de agua dulce proviene de varios arroyos y canales artificiales, que aportan abundantes cantidades de agua durante los periodos de lluvia. La temperatura y la salinidad son extremadamente variables. Las variaciones de temperatura superficial oscilaron entre 6°C (en invierno) y 21°C (en verano). La salinidad fluctúa en un amplio rango entre 0 y 36, y tiene una horizontal gradiente (Reta et al. 2001; González-Castro et al., 2009; Bruno & Acha, 2015). Desde 1996 es considerada como Reserva Mundial de Biosfera, por el Consejo de Coordinación del Programa El Hombre y la Biosfera (MaB) de La UNESCO (Iribarne, 2001).

La composición de peces de la LCMCh ha sido estudiada en profundidad, reportándose más de treinta especies de peces que hacen un uso extensivo de la laguna, de manera permanente, estacional u ocasional (González-Castro et al. 2009). Entre los tres grupos que presentan mayor abundancia están la saraca (*Brevoortia aurea*), la lisa de presencia permanente para Argentina (*Mugil liza*) y los pejerreyes (Atherinopsidae; Género *Odontesthes*), siendo estos últimos de gran importancia ecológica en este ambiente, como así también económica para la comunidad de Mar Chiquita, dado que su pesca recreativa genera un destacable turismo deportivo a lo largo de todo el año (González-Castro et al. 2009).

### La problemática taxonómica y biológica de los pejerreyes (Fam. Atherinopsidae) de la Laguna Costera Mar Chiquita

Los pejerreyes del Nuevo Mundo (Atherinopsidae) son peces marinos y de agua dulce muy extendidos que se encuentran comúnmente en cardúmenes en aguas poco profundas (Helfman et al., 2009). Es una familia de singular importancia económica, normalmente empleada para la agricultura y la pesca deportiva, pero también explotada comercialmente por las flotas costeras artesanales y comerciales (Cousseau y Perrotta 2013). En Argentina, esta familia está representada por nueve especies comúnmente conocidas como “pejerreyes”, entre ellas: *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835); *O. bonariensis* (Valenciennes 1835); *O. incisa* (Jenyns 1841); *O. smitti* (Lahille, 1929); *O. hatcheri* (Eigenmann 1909); *O. humensis* de Buen 1953; *O. platensis* (Berg 1895); *O. nigricans* (Richardson 1848) y *O. perugiae* Evermann & Kendall 1906 (González-Castro et al. 2016).

Aunque la mayoría de las especies de *Odontesthes* de Argentina habita exclusivamente en aguas dulces o marinas, *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, pueden encontrarse en simpatria, coexistiendo en aguas salobres. Ambas especies son recursos muy valiosos para las pesquerías regionales. Son usualmente comercializados en fresco, pero también muy apreciados para la pesca deportiva en lagunas, lagunas costeras y en el ambiente marino costero (González-Castro et al. 2016).

*Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis* presentan similitud desde el punto de vista genético y morfológico (González-Castro et al. 2016; Hughes et al. 2019). Ambos han sido reportados en la Laguna Costera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina) y sus tributarios dulceacuícolas, siendo de hecho *O. argentinensis* mucho más abundante que *O. bonariensis* (González-Castro et al. 2009), que es un pejerrey conspicuo de los lagos someros, pequeños ríos y canales de la llanura pampeana argentina. Distinguir ambas especies no siempre es sencillo para las personas que no tienen experiencia en la taxonomía del género, o en identificación de peces. La evidencia molecular reciente sugirió que ambas especies podrían distinguirse utilizando varios marcadores genéticos (Betancur et al. 2013). Sin embargo, también se ha sugerido hibridación entre ambas especies (Tejedor 2001). Por ende, es probable que encuentre formas intermedias en ambientes donde ambas especies coexisten (ej, lagunas costeras). Por último, las claves de identificación taxonómica actuales son ambiguas para varios caracteres (Dyer 2006; Cousseau et al. 2004). Por ejemplo, Dyer (2006) indicó que *O. argentinensis* tiene de 26 a 28 branquiespinas (Br) en la rama inferior y la primera aleta dorsal está situada sobre o posterior al ano, mientras que *O. bonariensis* tiene 30–40 Br y la primera aleta dorsal anterior al ano. Sin embargo, Cousseau et al. (2004) indican que *O. argentinensis* posee 19–25 Br en la rama inferior. Inesperadamente, González-Castro et al. (2009, 2016) encontraron que la mayoría de los especímenes de *O. argentinensis* recolectados en la laguna costera

de Mar Chiquita compartían características de ambas especies (20 a 25 GR y primera aleta dorsal anterior al ano).

### **Poblaciones marinas y estuarinas de *O. argentinensis*: ¿mito o realidad?**

Tradicionalmente, *O. argentinensis* fue considerada una especie marina, aunque capaz de utilizar los estuarios como zonas de crianza y/o alimentación (Cousseau y Perrota 2013). En lo que respecta a la LCMCh, dada su conexión directa con el mar adyacente a través de su desembocadura (Boca) y la acción diaria de las pleamares que generan el ingreso de agua marina a la misma, existe un potencial ingreso y egreso de especies ícticas entre las cuales sería esperable encontrar al pejerrey escardón marino (*O. argentinensis*). El mismo habita en la zona litoral costera, hasta los 30 metros de profundidad, desde Río de Janeiro (Brasil) hasta el Golfo San Jorge (45°S) en Argentina (Bovcon, et al. 2018). Sin embargo, González-Castro et al. (2009) categorizaron bioecológicamente a *O. argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita, como un pez marino estuarino-dependiente. Además, estos autores registraron hembras maduras en la zona interior de la laguna entre junio y noviembre, sugiriendo eventos reproductivos de este pejerrey dentro de la laguna. Por otra parte, Moresco y Bemvenuti (2006) indican que, en Río Grande do Sul (Brasil), *O. argentinensis* estaría representada por dos poblaciones: una residente en el estuario de la Laguna de los Patos y otra en el mar, existiendo evidencias de desove en sus respectivos ambientes. Bemvenuti (1987) encontró que la población estuarina de *O. argentinensis* tiene un período de desove durante agosto-septiembre. Moresco y Bemvenuti (2006) caracterizaron la biología reproductiva de la población marina de esta especie e indicaron que el período de desove se extiende de agosto a diciembre. El comportamiento ecológico de *O. argentinensis* en latitudes más altas que Brasil parece ser bastante similar: existe una cantidad cada vez mayor de evidencia sobre eventos independientes de reproducción de poblaciones marinas y estuarinas de esta especie.

Cousseau (2010) indica que *O. argentinensis* ocurre en aguas costeras de la Provincia de Buenos Aires (Argentina) casi todo el año, pero que esta especie tendría un período reproductivo a finales de primavera o principios de verano en la zona costera de Bahía San Blas (Argentina, 40°S) entre septiembre y noviembre; esto se evidenciaría por un aumento del índice gonadosomático, con un pico máximo en octubre correspondiente al desove. Por lo tanto (como se demostró para Brasil), no se debe descartar la existencia de poblaciones marinas y estuarinas de *O. argentinensis*.

Todos estos resultados anteriores destacan un escenario más que complejo, en donde urge identificar taxonómicamente y diferenciar las entidades del Género *Odontesthes* que habitan en la Laguna Costera Mar Chiquita, haciendo especial hincapié en la discriminación precisa entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis* (y sus morfos plausibles), pero también entre las hipotéticas poblaciones (marina vs estuarina) coexistentes de *O. argentinensis*. Al respecto, se evidenció la ausencia de datos comparativos merísticos, morfométricos y moleculares entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, pero también entre las presuntas poblaciones marinas y lagunares costeras de *O. argentinensis*. En este sentido, un enfoque taxonómico integrativo, incluyendo ciclos de vida, es muy deseable para lograr resultados valiosos y sólidos.

El objetivo de este informe fue compilar los resultados derivados de diferentes publicaciones y datos del autor aún no publicados con la finalidad de: a) identificar taxonómicamente

y diferenciar las entidades del Género *Odontesthes* que habitan en la Laguna Costera Mar Chiquita, b) inferir límites entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* a nivel de especie, y los eventuales morfos intermedios que podrían habitar Laguna Costera Mar Chiquita; c) diferenciar y caracterizar las poblaciones putativas de *O. argentinensis* de la laguna costera de Mar Chiquita y ambientes marinos, d) aportar datos de ecología y biología reproductiva de la unidad evolutiva/población residente del pejerrey escardón que habita en la LCMCh, tendientes a establecer medidas de manejo y conservación de dicho recurso.

Para lograrlo, se compilan diferentes publicaciones (ver Bibliografía en Sección 2. Materiales y Métodos) con enfoques morfológicos, merísticos, morfométricos, moleculares (ADN mitocondrial y nuclear) y de ecología y biología reproductiva.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Para la confección del presente informe se ha utilizado información de diversas fuentes, que implican datos ya publicados en revistas científicas y datos o conocimientos del autor aún sin publicar. Las metodologías empleadas en los trabajos publicados fueron las siguientes.

### **Análisis merísticos**

Se consideraron los siguientes caracteres merísticos para cada espécimen: serie de escamas laterales (Lss); conteo de branquiespinas en la rama inferior del primer arco (Gr); número de espinas y radios de la primera aleta dorsal (D1), segunda aleta dorsal (D2) y la aleta anal (A). Además, se registró la posición relativa de la primera aleta dorsal (D1) en relación al ano y se codificó como 1 (D1 anterior al ano), 2 (D1 sobre el ano) y 3 (D1 posterior al ano). Estos datos fueron analizados estadísticamente mediante análisis multivariados.

### **Análisis morfométricos**

Se emplearon dos tipos de variables: (1) distancias entre puntos homólogos (landmarks) (ILD); (2) datos de coordenadas (puntos homólogos o landmarks). En consecuencia, se realizaron dos enfoques morfométricos diferentes. En ambos casos a partir de las variables obtenidas, se realizó un procedimiento de normalización de las mismas (diferente para cada tipo de variable). Posteriormente, a partir de dichas variables normalizadas se realizó un análisis estadístico mediante Análisis de Componentes Principales y Análisis Discriminante (ILD) y de relative Warps y Análisis Discriminante (datos de coordenadas).

### **Análisis genéticos**

Dos tipos de datos fueron empleados

Análisis de Genética molecular basados en secuencias del gen mitocondrial COI

Se empleó la subunidad I de la citocromo oxidasa (COI) para evaluar los límites de especies a nivel molecular entre los grupos evaluados. Se extirparon muestras de tejido muscular blanco de individuos pertenecientes a los grupos *Odontesthes*.

Análisis genómicos

Se realizó la secuenciación y análisis de RAD (restriction-enzyme associated DNA) (Laboratorio de Biología Analítica del Museo Nacional de Historia Natural; Smithsonian, Washington DC). Las bibliotecas genómicas se generaron siguiendo el protocolo de secuenciación RAD de doble digestión (ddRAD) original (Peterson

et al. 2012) en la Instalación de Secuenciación y Genómica de la Universidad de Virginia. Recopilamos cinco conjuntos de datos diferentes. El conjunto de datos 1 incluye 110 especímenes de los cinco grupos (*O. bonariensis*, *O. argentinensis* residente y marino de MChL, híbridos putativos y *O. platensis*), más datos publicados (Hughes et al. 2020) para los taxones de grupos externos *O. incisa*, *O. smitti* y *O. hatcheri* (Fig. 1). Este conjunto de datos se utilizó para inferir una filogenia y evaluar las afinidades genéticas de los híbridos. El conjunto de datos 2 incluye *O. bonariensis*, *O. argentinensis* (residentes y marinos de MchL) e híbridos; El conjunto de datos 3 solo incluyó *O. argentinensis* (residentes de MchL y marinos) e híbridos, y ambos se utilizaron para probar la hibridación y la estructura de la población. El conjunto de datos 4 incluyó solo especímenes de *O. argentinensis* (residentes de MchL y marinos) y el conjunto de datos 5 solo especímenes de *O. bonariensis* y se utilizaron para probar la estructura de la población dentro de cada especie.

### Análisis de ecología/biología reproductiva

Se analizó su abundancia, en relación con las variables ambientales y se estimaron los principales parámetros biológico reproductivos: talla de primera madurez (longitud total), fecundidad parcial y relativa, distribución de frecuencias de diámetros oocitarios e índice gonado-somático (IGS). Además, se analizó su ciclo gonadal desde un aspecto histológico, en función de un ciclo anual. Estos resultados aún están en etapa de escritura/publicación; se incluyen pues resultados parciales.

Para conocer más detalles sobre las metodologías empleadas y/o los resultados expresados en lenguaje netamente científico, consultar los siguientes trabajos publicados: González-Castro et al. (2009, 2013, 2016, 2019, 2022), Hughes et al. (2017, 2020), Levy et al. (2021, 2023), Mendez et al. (2024).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Coexistencia y distribución de especies, poblaciones e híbridos de *Odontesthes* en la Laguna Costera Mar Chiquita y área marina costera adyacente

Los resultados de numerosos años de muestreos (2004-2022) en la LCMCh y sus tributarios dulceacuícolas, indican que en la citada laguna coexisten cuatro especies de *Atherinopsidae*: *O. argentinensis*, *O. bonariensis*, *O. smitti* y *O. platensis* (González-Castro et al. 2009; 2013) (estas dos últimas en forma exclusivamente ocasional); dos poblaciones de *O. argentinensis*, (González-Castro et al. 2019, 2022; Levy et al. 2021) (población marina costera y estuarina-residente) y un híbrido (González-Castro et al. 2016, 2022; Levy et al. 2023), producto de la cruce entre especímenes de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* (población estuarino-residente) (Tabla 1). La distribución para cada morfogrupo en la LCMCh, tributarios dulceacuícolas y área litoral costera adyacente se detalla en la Fig. 1.

Tanto *Odontesthes bonariensis*, la población estuarina-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh y los híbridos resultantes entre ambas, habitan en carácter de residentes la LCMCh (González-Castro et al. 2009, 2016, 2022), estando *O. bonariensis* restringido al sector netamente oligohalino (salinidades registradas durante captura de esta especie: 0,9-2 UPS). No existe indicio alguno que sugiera la participación de la población marina costera de *O. argentinensis* en la generación de dichos híbridos

(González-Castro et al. 2016, 2019, 2022; Levy et al. 2023). Los individuos de esta población marina costera del escardón hacen uso de la LCMCh, pero exclusivamente mediados por la acción de las pleamares, con las cuales ingresan en la LCMCh a través de su boca, utilizando la laguna con fines de alimentación únicamente y retirándose de la misma con la bajamar siguiente. Usualmente su intrusión en la LCMCh está limitada a la Zona I (boca) y, si bien han sido eventualmente registrados en la Zona II (San Gabriel-Médano Blanco) su abundancia porcentual comparativa es muy baja (Tabla 1) y su presencia en ambas zonas fue siempre asociada a salinidades del agua altas (25-34 UPS) (González-Castro et al. 2009; 2016, 2022; Levy et al. 2021).

Por otra parte, los registros de ejemplares de *O. platensis* (pejerrey panzón) y *O. smitti* (pejerrey corno) en la LCMCh han sido puntuales y siempre asociados a su Zona I (boca), mediados por ingreso de agua marina debido a pleamares/temporales. De esta manera, el carácter bioecológico de ambas especies en la LCMCh es considerado como visitante ocasional, a pesar que son especies conspicuas del litoral marino costero bonaerense (González-Castro et al. 2009; 2013; 2022). En la Fig. 2 se presentan

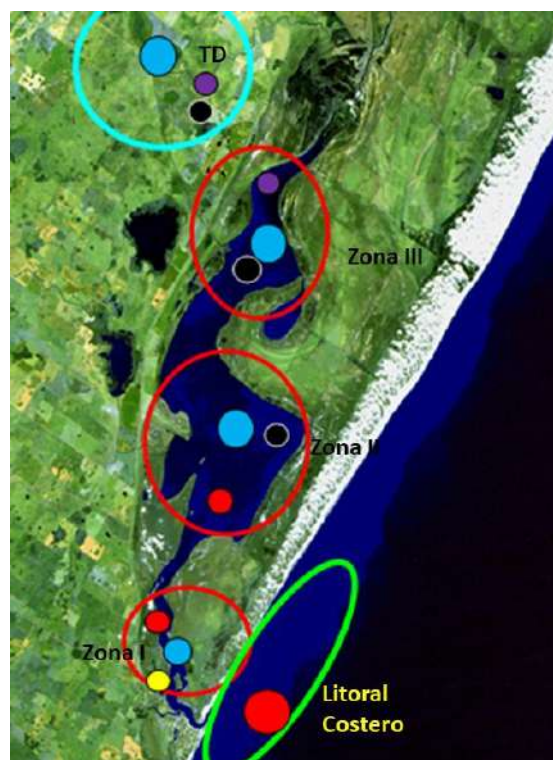


Fig. 1. Mapa de la Laguna Costera Mar Chiquita y sus tributarios adyacentes. Los círculos de colores indican las distintas especies/-poblaciones/híbridos y sus lugares de captura. Celeste: población estuarina-residente de *O. argentinensis*; violeta: *O. bonariensis*; negro: híbridos; rojo: población costera de *O. argentinensis*; amarillo: registros ocasionales de *O. platensis* y *O. smitti*. TD: representa los tributarios dulceacuícolas.

imágenes de las especies, poblaciones e híbridos de los pejerreyes registrados en la LCMCh. Se puede observar las ligeras variaciones intra-grupo en los patrones de coloración, presentadas por algunos de los taxa descriptos, particularmente los individuos de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* y también de los individuos híbridos (Fig. 2 B y C). Usualmente esto se debe a su plasticidad fenotípica, que le permite adaptación a

los distintos sub-ambientes (Zonas, tributarios dulceacuícolas) de la LCMCh, asociados a distinta profundidad, temperatura y salinidad del agua y sustrato.

### **Diferenciación morfogeométrica entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* a nivel de especie, poblaciones e híbridos en la Laguna Costera Mar Chiquita y área litoral marina costera adyacente**

Análisis morfométrico basado en distancias entre puntos homólogos (iLDs)

El Análisis de Componentes Principales (PCA), basado en los protocolos de Box-Truss conteniendo las 26 distancias entre puntos homólogos normalizadas (iLDs) (Fig. 3), permitió una segregación gráfica casi total de los cuatro grupos analizados, (Fig. 4).

Los ejemplares híbridos se ubicaron completamente en el segundo cuadrante (Fig. 4), con valores superiores a la media para los iLDs 1-3, 1-4, 2-3, 2-4, 3-4 (Fig. 5) que representan la longitud y altura de la cabeza (es decir, cabeza más grande); también las variables 5-6, 6-7, 7-8 y 8-9 tuvieron cargas altas (Fig. 5), que denotan robustez pronunciada del cuerpo en los Box-Trusses III y IV (Fig. 3). Además, mostraron valores más bajos para la variable 4-6, que representa la distancia entre el final de la cabeza y el origen de la primera aleta dorsal, lo que indica que esta aleta Dorsal 1° se origina más cerca de la cabeza para los híbridos en comparación con los otros grupos de *Odontesthes* analizados.

Los ejemplares de *O. bonariensis* se ubicaron básicamente en el tercer y, en menor medida, segundo cuadrante (Fig. 4). Esta especie se caracterizó por una carga mayor para el iLD 5-7 (Fig. 5), lo que indica que sus individuos poseen una mayor distancia entre los orígenes de las aletas pélvica y anal, en comparación con los otros morfogrupos (Fig. 3). Además, los ejemplares de *O. bonariensis* mostraron valores superiores a la media para los iLD 1-3, 1-4, 2-4 (es decir, una cabeza más larga) y, en menor grado, 2-3, 3-4 (altura de la cabeza) y 5-6 (Fig. 5) (altura del cuerpo) (Fig. 3). Además, mostraron valores inferiores a la media para las variables 9-10, 9-11, 9-12, 10-11, 10-12, 12-11, 7-8 y 8-9 (Fig. 5), todos iLDs del cuarto y quinto Box-Trusses que denotan un pedúnculo caudal pequeño.

En contraste, los ejemplares de la población/unidad evolutivamente significativa de *O. argentinensis* estuarino-residente de la LCMCh se ubicaron en el primer cuadrante (Fig. 4) y se caracterizaron por presentar valores superiores a la media para los iLDs 7-8, 8-9 9-10, 9-11, 9-12, 10-11, 10-12 y 12-11 (Fig. 5), que denotan un cuerpo robusto a la altura de la Dorsal 2° y aleta anal (Box-Truss IV) y un pedúnculo caudal robusto y alargado (Box-Truss V) (Fig. 3). Además, estos especímenes mostraron cargas más bajas para los iLDs 4-6 y 5-7 (Fig. 5).

Finalmente, la población *O. argentinensis* del litoral costero de Mar Chiquita se ubicó en el cuarto cuadrante (Fig. 4) y mostró valores superiores a la media para la variable 4-6 (Dorsal 1° ubicada posterior al ano), pero también las variables 9-10, 9-11, 9-12, 10-11, 10-12 y 12-11 (Fig. 5), que denotan un pedúnculo caudal largo. También mostraron valores inferiores a la media para los iLDs 1-4, 2-3, 2-4, 3-4 (indicando una cabeza de tamaño pequeño) y 6-7, 7-8 y 8-9 (Fig. 5) (cuerpo algo comprimido) (Fig. 3).

Los datos correspondientes a las 26 Componente principales del PCA se emplearon para realizar el Análisis Discriminante (DA) para los individuos de *Odontesthes* y produjeron tres

funciones de discriminación canónica significativas. Las primeras dos funciones discriminantes explicaron el 92,7% de la varianza total en los datos (prueba de Wilks'-lambda de las funciones 1-3=0,001,  $P<0,0001$ ). El DA clasificó correctamente el 100% de los individuos de *Odontesthes* según los cuatro grupos definidos a priori, mientras que el análisis de validación cruzada clasificó correctamente el 97,9% de los peces según su forma corporal (Tabla 2). En consecuencia, las clasificaciones erróneas de grupo solo se registraron en los pejerreyes híbridos, donde el 14,3% de sus individuos fueron clasificados erróneamente durante el análisis de validación cruzada como *O. argentinensis* de la LCMCh (Tabla 1). Se definieron cuatro grupos, en forma acorde a resultados obtenidos a priori en el PCA, y sus centroides e individuos se separaron tanto en la primera como en la segunda función discriminante (Fig. 6).

### **Diferenciación genética/genómica entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* a nivel de especie, poblaciones e híbridos en la Laguna Costera Mar Chiquita**

Análisis genético de los pejerreyes de Argentina (incluyendo datos de la LCMCH), basado en marcadores mitocondriales (COI)

Un segmento de aproximadamente 650 pares de bases del gen de la citocromo oxidasa subunidad I (COI) ha sido y es ampliamente utilizado para detectar diferencias a nivel específico en peces (Mabragaña et al. 2011). Los pejerreyes que habitan la LCMCh y el litoral marino adyacente fueron analizados empleando secuencias COI; los resultados obtenidos en su momento (González-Castro et al. 2016) sorprendieron al demostrar que los individuos determinados a priori como morfotipos (híbridos al presente) compartían haplotipos o con *O. bonariensis* o *O. argentinensis* (Tabla 3), lo cual dio pie para que se postulara por primera vez la hipótesis de hibridación entre estas dos citadas especies. En concordancia, los ejemplares determinados como *O. bonariensis* y *O. argentinensis* no mostraron haplotipos compartidos (González-Castro et al. 2016).

Si bien el marcador molecular COI no es usualmente empleado para análisis poblacionales, realizamos (González-Castro et al. 2019) un análisis de redes de haplotipos (Haplotype network, constructed with NETWORK software) basado en secuencias COI para las poblaciones putativas de *Odontesthes argentinensis* de tres localidades: 1) LCMCH, 2) Mar del Plata/Miramar y 3) Bahía San Blas. Los resultados de la distribución y diversidad de haplotipos sugirieron fuertemente que las tres localidades comparadas corresponden a diferentes poblaciones de *O. argentinensis*, presentando además cada una de ellas haplotipos "privados" y únicos (Fig. 7). Además, la LCMCh exhibió un haplotipo casi-único y altamente abundante (Hp10) presentado por 12 de los 13 individuos analizados para esta localidad, remarcando de esta manera su gran diferencia frente a las otras dos poblaciones analizadas (Fig. 7). El haplotipo 6 (Hp6), predominantemente marino, sería el origen del Hp10 de la LCMCh (Fig. 7).

Análisis de la estructura poblacional y filogenómica basado en ddRAD

La filogenia entre individuos (Fig. 8) basada en 9876 loci (datos genómicos) muestra que todos los especímenes ( $n=110$ ) asignados a cada una de las especies formaron grupos recíprocamente monofiléticos, de acuerdo con resultados previos (Hughes et al. 2020). *Odonthestes platensis* y *O. smitti* se muestran aquí como

Tabla 1

Especies de *Odontesthes* registradas en la Laguna Costera Mar Chiquita (LCMCh): categorías Bioecológicas, características morfológicas/merísticas distintivas y estimación de la abundancia relativa de ejemplares adultos colectados a lo largo de 20 años de muestreos. Zonación de la LCMCh acorde a González-Castro et. al., (2009): Zona I (Boca), Zona II (San Gabriel), Zona III (San Antonio), TD (Tributarios dulceacuícolas).

Especie	Categoría Bioecológica	Características distintivas	Abundancia relativa (%) y salinidad (media y rango) por zona				
			LC <sup>1</sup>	Zona I <sup>2</sup>	Zona II <sup>3</sup>	Zona III <sup>4</sup>	TD <sup>5</sup>
<i>O. argentinensis</i> (población costera de MCh)	Marino, estuarino-no dependiente.	Cuerpo estilizado, color celeste-plateado, cabeza pequeña. Usualmente 21 a 25 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Dorsal 1° posterior al ano. 52 a 59 escamas en la serie lateral.	100	25	1,8	0,36	0
<i>O. argentinensis</i> (Unidad evolutiva/población residente de MCh)	Marino, estuarino-residente.	Cuerpo robusto, color gris-verdoso. Usualmente 18 a 23 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Dorsal 1° sobre, o anterior al ano. 50 a 58 escamas en la serie lateral.	0	66	97,3	91,6	68,9
<i>O. bonariensis</i>	Dulceacuícola	Cabeza alargada, cuerpo de color blanquecino. Usualmente 30 a 36 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Dorsal 1° anterior/sobre el ano. 52 a 66 escamas en la serie lateral.	0	0	0	0,72	10,8
Híbridos ( <i>O. argentinensis</i> x <i>O. bonariensis</i> )	¿Estuarino-residente?	Cabeza grande, cuerpo bien robusto de color gris-verdoso. De 25 a 29 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Dorsal 1° anterior/sobre el ano. 53 a 64 escamas en la serie lateral.	0	6	0,9	7,22	20,3
<i>O. platensis</i>	Marino, estuarino No-dependiente	Cuerpo robusto, llegando a gran porte, de color gris-verdoso dorsalmente y blanco en el vientre. Usualmente 15 a 20 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Entre 64 y 83 escamas en la serie lateral.	no evaluado	2	0	0	0
<i>O. smitti</i>	Marino, estuarino No-dependiente	Cuerpo elongado, pedúnculo caudal delgado, llegando a gran porte, de color gris-celeste dorsalmente y plateado en el vientre. Dorsal 1ra muy anterior al ano. Usualmente 26 a 31 branquiespinas en la rama inferior del 1er arco branquial. Entre 95 y 109 escamas en la serie lateral.	no evaluado	1	0	0	0

<sup>1</sup>Litoral costero adyacente a MCh. <sup>2</sup>Zona I (25,8; 2-34 UPS). <sup>3</sup>Zona II (14,9; 2-34 UPS). <sup>4</sup>Zona III (5,9; 1-17 UPS) <sup>5</sup>TD (1,4; 1-2 UPS).

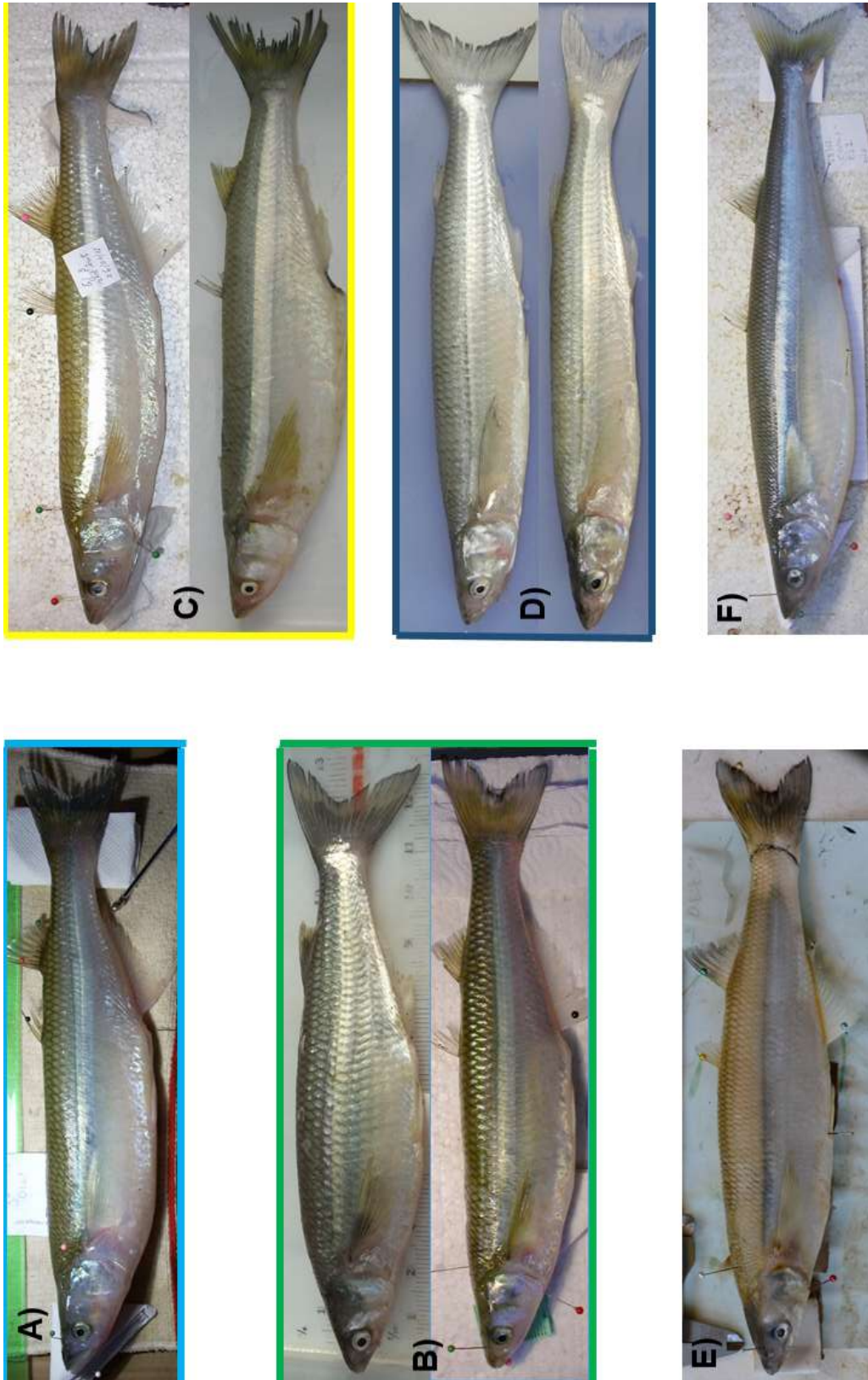


Fig. 2. Imágenes de la diversidad de pejerreyes registrados en la Laguna Costera Mar Chiquita (LCMCh). A) *Odontesthes bonariensis*; B) *O. argentinensis* (unidad evolutiva de la LCMCh); C) híbrido (*O. bonariensis* x *O. argentinensis* LCMCh); D) *O. platensis*; E) *O. platensis*; F) *O. smitti*.

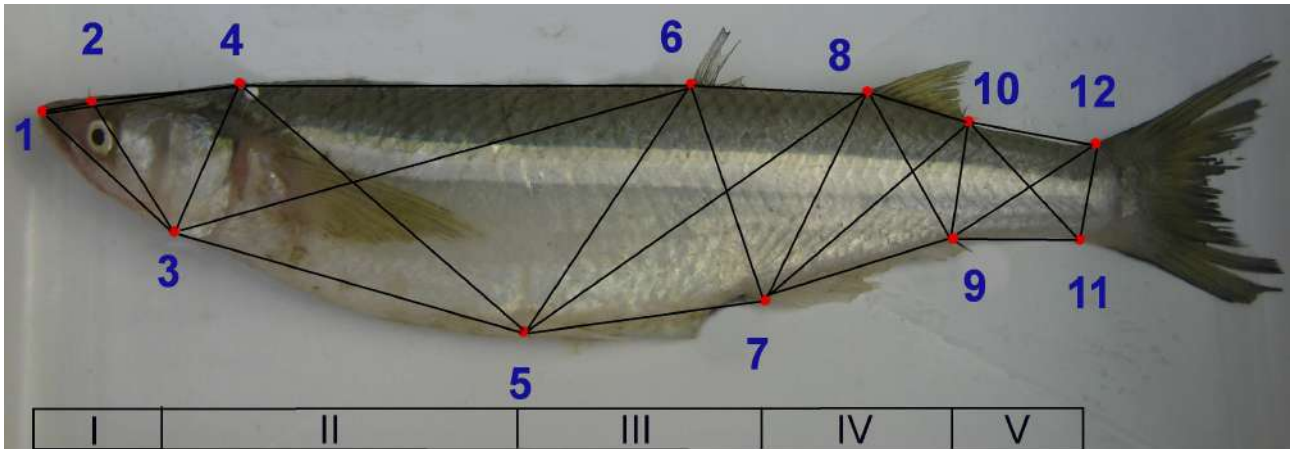


Fig. 3. Protocolo de entramado de caja (Box Truss) (números romanos), basado en 12 puntos homólogos (números arábigos) y distancias entre puntos homólogos (líneas) empleado para los análisis morfométricos, La fotografía es de un ejemplar híbrido de la LCMCh. Modificado de González-Castro et al. 2016.

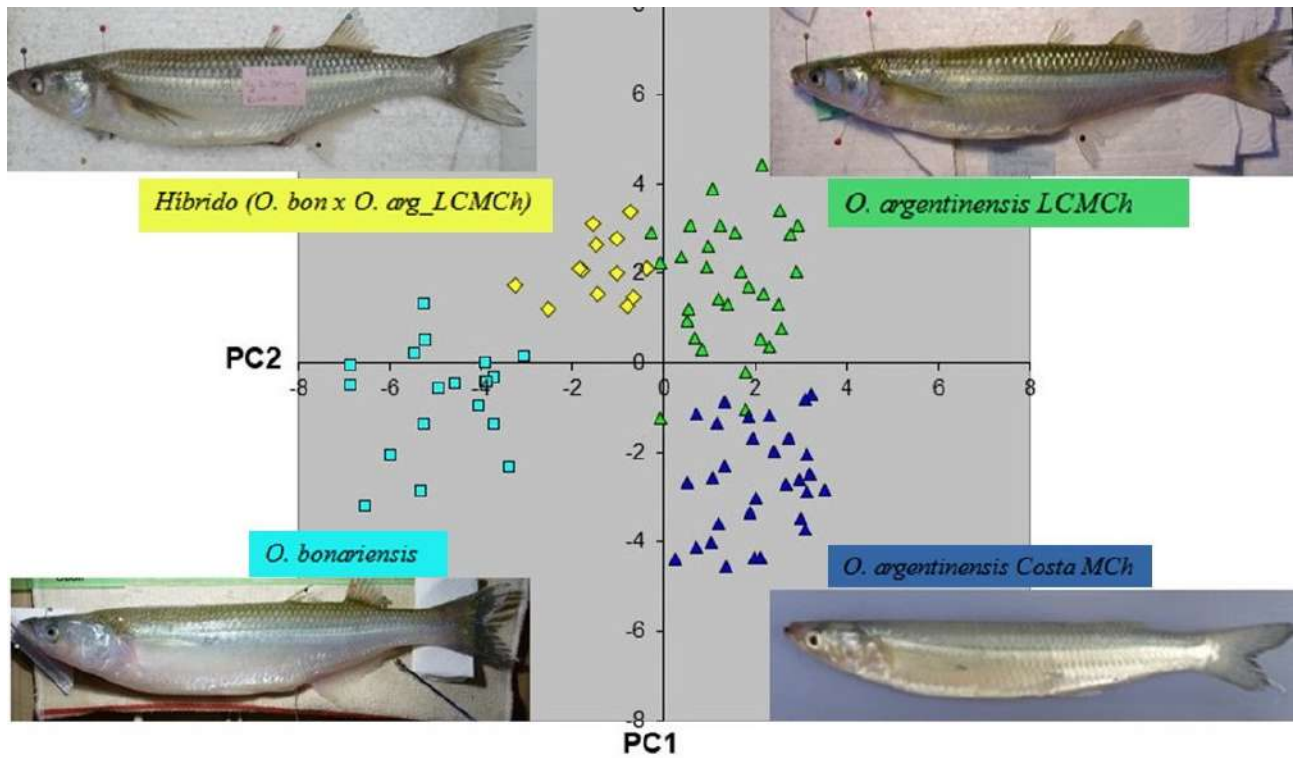


Fig. 4. Análisis de Componentes principales (PCA) de ejemplares de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* estuarino-residentes de la LCMCh, híbridos y *O. argentinensis* de la costa de Mar Chiquita. Amarillo: híbridos; verde: *O. argentinensis* estuarino-residentes; celeste: *O. bonariensis* de la LCMCh; azul: *O. argentinensis* de la costa de Mar Chiquita. Modificado de González-Castro et al. 2022.

**Tabla 2**

Resultados del Análisis Discriminante, basado en las 26 valores de las Componentes Principales del Análisis de Componentes Principales para los 4 morfogrupos de pejerrey de la LCMCh. Oint: híbridos; Obon: *O. bonariensis* de la LCMCh; Oarg\_MChL: población estuarino-residente de *O. argentinensis*; Oarg\_costa: población marina costera de *O. argentinensis*. Modificado de González-Castro et al. 2022.

Original	Morfogrupo	Predicción de membresía de grupo				Total
		Oint	Obon	Oarg_MChL	Oarg_costa	
Conteo	Oint	14	0	0	0	14
	Obon	0	19	0	0	19
	Oarg_MChL	0	0	32	0	32
	Oarg_costa	0	0	0	30	0
%	Oint	100	0	0	0	100
	Obon	0	100,0	0	0	100
	Oarg_MChL	0	0	100	0	100
	Oarg_costa	0	0	0	100	100
<b>Datos con validación cruzada</b>						
Conteo	Oint	12	0	2	0	14
	Obon	0	19	0	0	19
	Oarg_MChL	0	0	32	0	32
	Oarg_costa	0	0	0	30	30
%	Oint	85,7	0	14,3	0	100,0
	Obon	0	100,0	0	0	100,0
	Oarg_MChL	0	0	100,0	0	100,0
	Oarg_costa	0	0	0	100	100,0

**Tabla 3**

Distribución de haplotipos (Hp) de los morfogrupos de pejerrey de la LCMCh. Omorph: híbridos; Obon: *O. bonariensis* de la LCMCh y otras lagunas continentales; Oarg\_MCh: población estuarino-residente de *O. argentinensis*; Oarg\_marinos: *O. argentinensis* de localidades marino costeras (Mar del Plata, Miramar. Modificado de González-Castro et al. 2016.

Grupos	n	Hp 1	Hp 2	Hp 3	Hp 4	Hp 5	Hp 6	Hp 7	Hp 8	Hp 9	Hp 10
Obon	17	13	4								
Omorph	5	2	2	1							
Oarg_marinos	10			1	6	1	1			1	
Oarg_Mch	19			12	2	2		1	1		1
Total	51	15	6	14	8	3	1	1	1	1	1

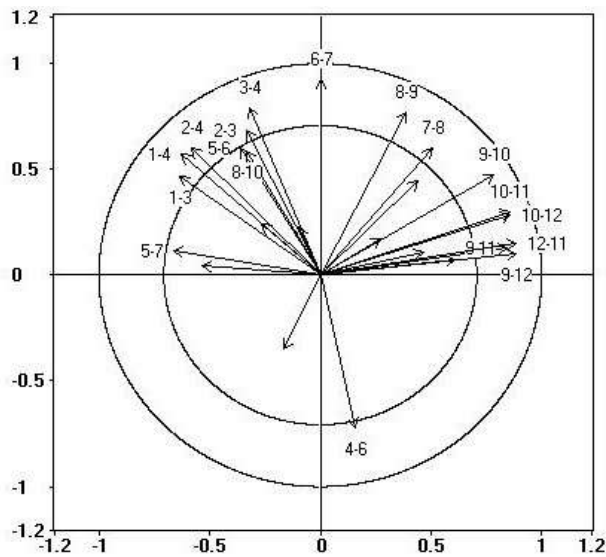


Fig. 5. Círculo de correlación (variables-componentes) entre las distancias entre puntos homólogos (iLDs) y las dos primeras componentes del Análisis de Componentes Principales. Modificado de González-Castro et al. 2022.

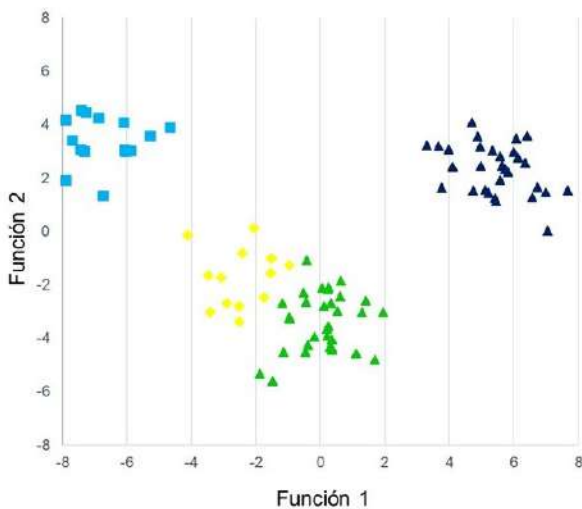


Fig. 6. Análisis Discriminante de los cuatro morfogrupos de pejerrey, basado en los PC scores del Análisis de Componentes Principales. Rombo amarillo: híbridos; cuadrado celeste: *O. bonariensis*; triángulo verde: población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh; triángulo azul: población marina costera de *O. argentinensis*.

distantemente relacionados con las otras dos especies presentes en la LCMCh. Por el contrario, los individuos determinados previamente a nivel morfológico como híbridos (González-Castro et al. 2016, 2022) de la LCMCh no forman un grupo monofilético y se ubican a lo largo de las ramas del árbol, entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis*, lo que ya incluso en este análisis que es de carácter filogenético (ver debajo análisis de hibridación) sugiere que probablemente sean híbridos con afinidades genéticas variables con estas dos especies.

La estructura genética de la población evaluada con FastStructure y ALStructure para todos los especímenes de *O. bonariensis*, *O. argentinensis* y los híbridos (conjunto de datos 2,  $n = 82$ , 2936 loci) reveló que el número óptimo de poblaciones ( $K$ ) era dos (Fig. 9a). De acuerdo con el análisis filogenético, todos los individuos de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* se clasificaron en sus respectivos grupos, mientras que se encontró que los morfotipos intermedios eran híbridos entre los dos (ver sección de hibridación).

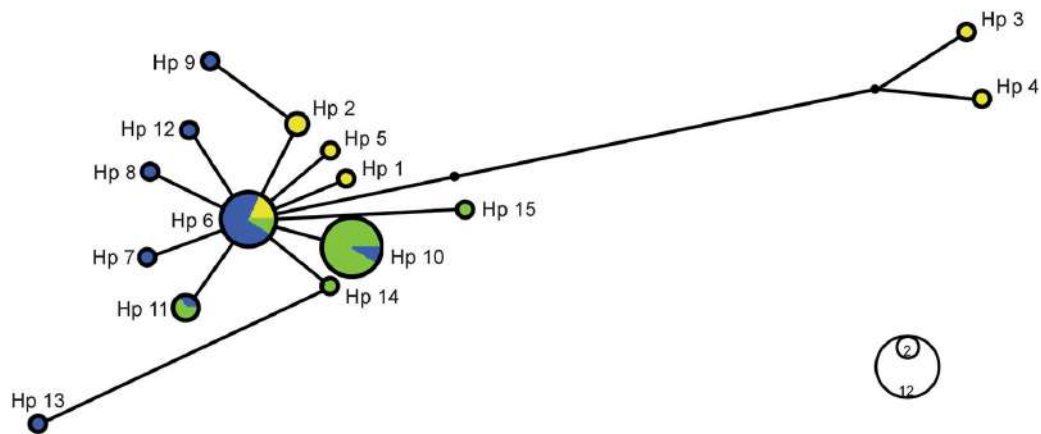
Los análisis del conjunto de datos 3 (todos los individuos de *O. argentinensis* y morfotipos intermedios,  $n = 55$ , 9822 loci) también dieron como resultado  $K = 2$  grupos, con híbridos claramente separados en su propio grupo (Fig. 9c).

El análisis de individuos “puros” de *O. argentinensis* solo (conjunto de datos 4,  $n = 41$ , 9390 loci) también resultó en un  $K$  preferido = 2 (Fig. 9d), lo que revela diferentes identidades genéticas para individuos de poblaciones marinas y aquellos que son residentes de MChL.

Finalmente, los resultados utilizando el conjunto de datos 5 con especímenes de *O. bonariensis* del interior de MChL y de otras localidades ( $n = 28$ , 12456 loci) indicaron la falta de distinción genética entre las poblaciones de esta especie (Fig. 9b).

#### Hibridación entre las poblaciones de *O. bonariensis* y *O. argentinensis* residentes de la LCMCh

A partir de los individuos determinados como potenciales híbridos (morfotipos) ( $N=14$ ) entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* de la LCMCh por González-Castro et al., (2016), se realizaron a posteriori (González-Castro et al. 2022) análisis específicos de hibridación, confirmando sin lugar a dudas dicha hipótesis planteada en 2016. De esta manera, todos los individuos con fenotipo intermedio fueron asignados a una clase híbrida mediante el software gghybrids, con índices de hibridación (HI) cuasi ideales (0,49-0,51) (Fig. 10a), mientras que a los individuos de *O. argentinensis* y *O. bonariensis* de la LCMCh se les asignaron HI que oscilaban entre 0,01 y más de 0,87, respectivamente. Este análisis se calibró con especies parentales puras representadas por individuos de ambas especies recolectados de poblaciones fuera de la LCMCh. En comparación con estas poblaciones de referencia (con HI = 0 o HI = 1), los HI de los individuos de *O. bonariensis* residentes en MChL se desplazaron ligeramente hacia el valor de los híbridos ( $0,5 < 0,87 < 1$ ), pero este cambio fue menos marcado para *O. argentinensis* residente en la LCMCh (HI cercano a 0) (Fig. 10a). NewHybrid e Hybriddetective identificaron siete individuos con morfología intermedia como híbridos F1 y otros siete individuos como híbridos de la generación F2 (probabilidades posteriores  $>0,98$ ) (Fig. 10b), pero la probabilidad de individuos retrocruzados con tipos parentales fue insignificante. Todos los *O. argentinensis* y *O. bonariensis* de la LCMCh no asignados como tipos parentales a priori fueron detectados como especies puras por este análisis.



**Fig. 7.** Análisis de redes de haplotipos. Puntos negros corresponden a haplotipos “perdidos”. El tamaño de los círculos es proporcional a la frecuencia haplotípica y los números corresponden a los haplotipos. Localidades: verde, LCMCH; azul, Mar del Plata/Miramar, amarillo, Bahía San Blas. Modificado de González-Castro et al. (2019).

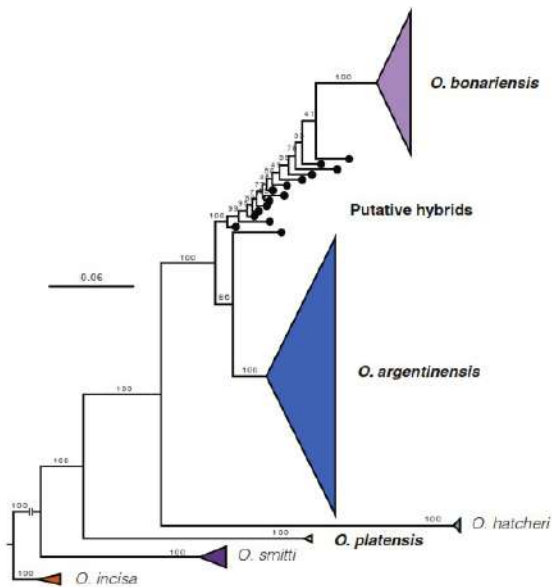
### Características ecológicas de los híbridos

Los ejemplares resultantes de la hibridación entre *O. bonariensis* (presente en los tributarios dulceacuícolas y Zona III de la LCMCh) y la población estuarina-residente de *O. argentinensis* de la LCMCH presentan una robustez morfológica que sugiere un buen fitness/adecuación al ambiente. Asimismo, cuando el análisis de los estadios de maduración gonadal de dichos ejemplares indicó que el 86,6% del total de ejemplares híbridos colectados fueron hembras (Tabla 4) (González-Castro et al. 2022). Además, el 57,9% de los individuos capturados fueron determinados en el estadio “en capacidad de desove” (spawning capable), acorde a la escala de 5 estadios propuesta por Brown-Peterson et al. (2011). Al presente, no se han colectado individuos híbridos en desove activo (oocitos hidratados). Al presente, han sido colectados ejemplares híbridos en las Zonas II, III y tributarios dulceacuícolas.

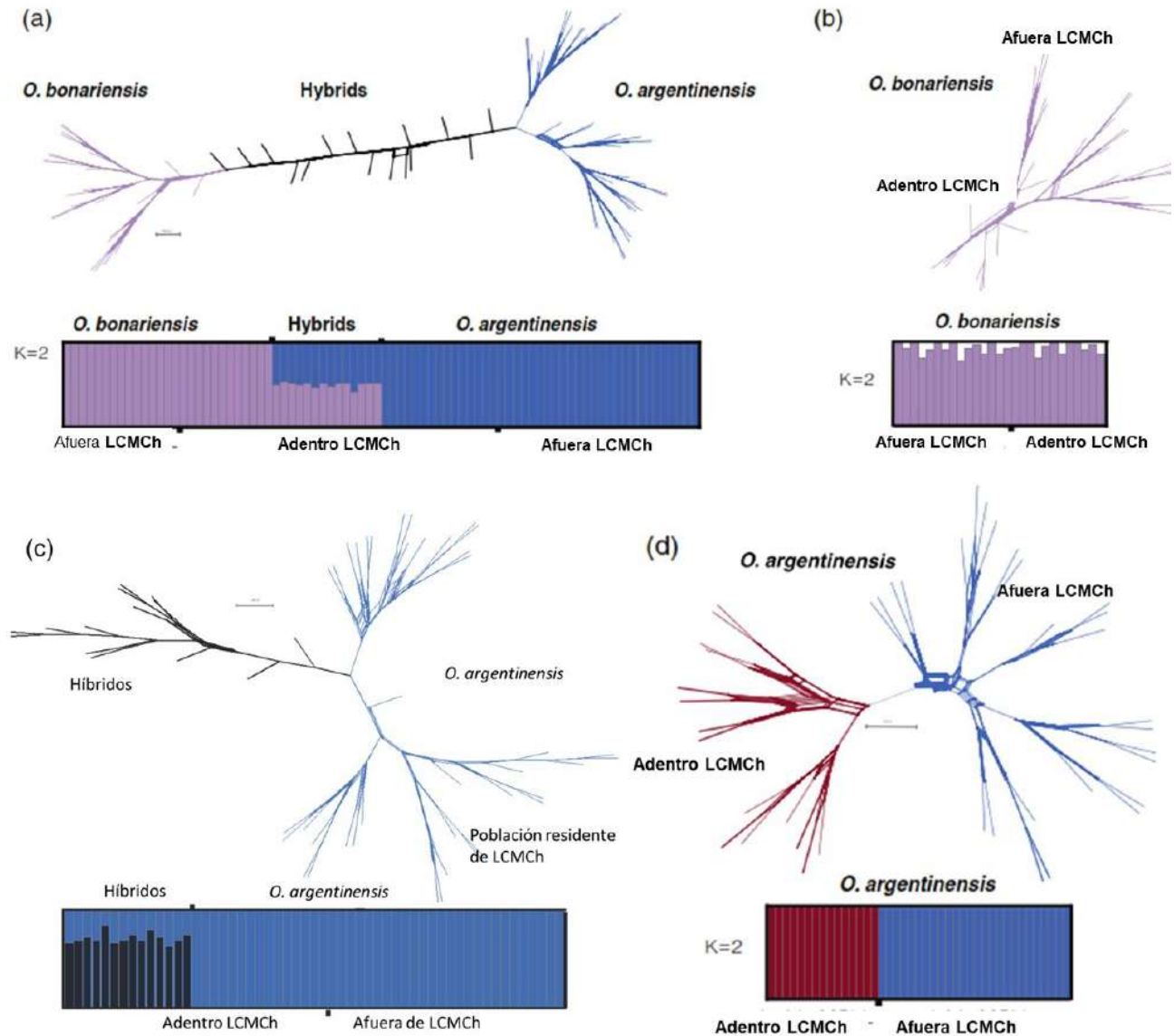
### Diferenciación y caracterización morfológica de las poblaciones de *O. argentinensis* de la LCMCh y ambientes marinos de la Pcia de Buenos Aires

Los análisis merísticos y morfométricos realizados (González-Castro et al. 2016), diferenciaron y caracterizaron comparativamente algunas poblaciones de *O. argentinensis*. Al respecto, se compararon las diferencias morfológicas de la población estuarina-residente del escardón que habita la LCMCh, con respecto a la de sus conspecificos marinos (poblaciones costeras de Mar Chiquita, Mar del Plata y Miramar) (Fig. 11).

Los resultados indican marcadas diferencias morfométricas entre la población residente de la LCMCH, con respecto a las otras tres poblaciones analizadas (Mar Chiquita, Mar del Plata y Miramar), quienes se ubicaron diferencialmente en el Plot de Análisis de deformaciones relativas (RWA) (Relative Warp Análisis, en inglés), ubicándose las poblaciones marinas (puntos negros) en los cuadrantes 2 y 3, y la población residente de la LCMCh (círculos blancos) en los cuadrante 1 y 4 (Fig. 11a). Al respecto, dichas diferencias comparativas estuvieron representadas por el tamaño de la cabeza (más pequeña, corta y baja, en las poblaciones marinas analizadas), así como también en la altura (robustez) del cuerpo, medida a nivel de la aleta Dorsal 1°-ventral, como se observa en el análisis de Deformación de placa delgada (TPS) (thin Plate-Splin, en inglés) (Fig. 11b).



**Fig. 8.** Filogenia basada en análisis de Máxima probabilidad de pejerreyes, basado en 102.340 SNPs. Valores de re-muestreo indicados en los nodos. Las especies de *Odontesthes* indicadas en negrita fueron colectadas para este estudio adentro y/o afuera de la Laguna Costera Mar Chiquita. Modificado de González-Castro et al. 2022.

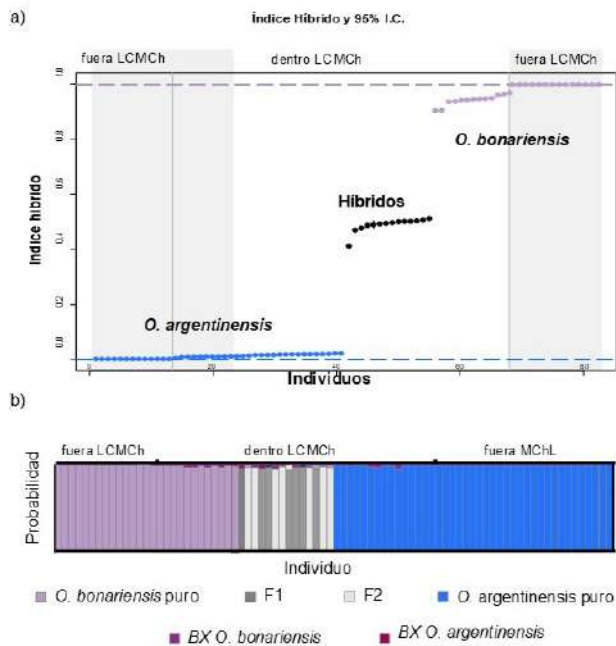


**Fig. 9.** Análisis de redes y agrupamiento FastStructure en  $K = 2$  basado en datos ddRADseq. a) Resultados basados en *O. bonariensis*, híbridos y *O. argentinensis*. b) Resultados basados en diferentes localidades de *O. bonariensis*. c) Resultados basados en híbridos y *O. argentinensis*. d) Resultados basados en diferentes localidades de *O. argentinensis* (dentro y fuera del MChL). Modificado de González-Castro et al. 2022.

**Tabla 4**

Resultados del Análisis Discriminante, basado en las 26 valores de las Componentes Principales del Análisis de Componentes Principales para los 4 morfogrupos de pejerrey de la LCMCh. Oint: híbridos; Obon: *O. bonariensis* de la LCMCh; Oarg\_MChL: población estuarino-residente de *O. argentinensis*; Oarg\_costa: población marina costera de *O. argentinensis*. Modificado de González-Castro et al. 2022.

	Estadio de madurez gonadal macroscópico					Total %
	1. Inmaduro	2. Desarrollo	3. En capacidad de desove	4. Postpuesta	5. Reposo	
Porcentaje de individuos	21,1	15,8	57,9	0,0	5,3	100
Proporción Hembras/ machos	4 (sexo no determinado)	3/0	10/1	0/0	0/1	86.6/13.3



**Fig. 10.** Evidencia de hibridación. A) Índice híbrido estimado para cada individuo en gghybrids, los individuos están ordenados a lo largo del eje x. B) Gráfico producido por Hybriddetective. Los individuos están ordenados a lo largo del eje x mientras que el eje y muestra la probabilidad posterior acumulada específica del individuo de asignación a cada una de las seis clases híbridas posibles. Modificado de González-Castro et al. 2022.

Por su parte, el análisis de multidimensional scaling basada en datos merísticos también arrojó diferencias entre los dos grupos analizados (Fig. 11c), confirmando de esta manera la existencia de diferencias a nivel de morfología de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh con respecto a otras poblaciones marino costeras de dicha especie.

### Diferenciación a nivel de comunidades parasitarias entre *O. bonariensis* y *O. argentinensis* a nivel de especie, poblaciones e híbridos en la Laguna Costera Mar Chiquita y área litoral marina costera adyacente

Recientemente Levy et al., (2021), mediante un análisis comparativo de la estructura y composición de los ensambles de parásitos de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de LCMCh (subdividiéndola en estuario y tributarios dulceacuícolas (TD)) y la población del litoral marino-costero adyacente de MCH, demostraron que existe un alto grado de diferenciación entre ambas poblaciones.

De las 31 especies de parásitos registradas para este hospedador (*O. argentinensis*) (incluyendo las registradas en Levy et al. 2019 y Levy et al. 2021), 6 estuvieron presentes en los 3 ambientes (TD, estuario y mar), 11 fueron exclusivos de TD y estuario, 8 fueron exclusivamente marinos, dos exclusivos de TD, dos exclusivos solo de estuario y por último dos exclusivos de estuario y mar (Levy et al. 2021).

El hallazgo de dos ensambles de parásitos muy diferentes en composición y estructura fue indicativo del aislamiento entre las poblaciones marina y estuarino-residente de *O. argentinensis*, apoyando el proceso de especiación en curso propuesto para

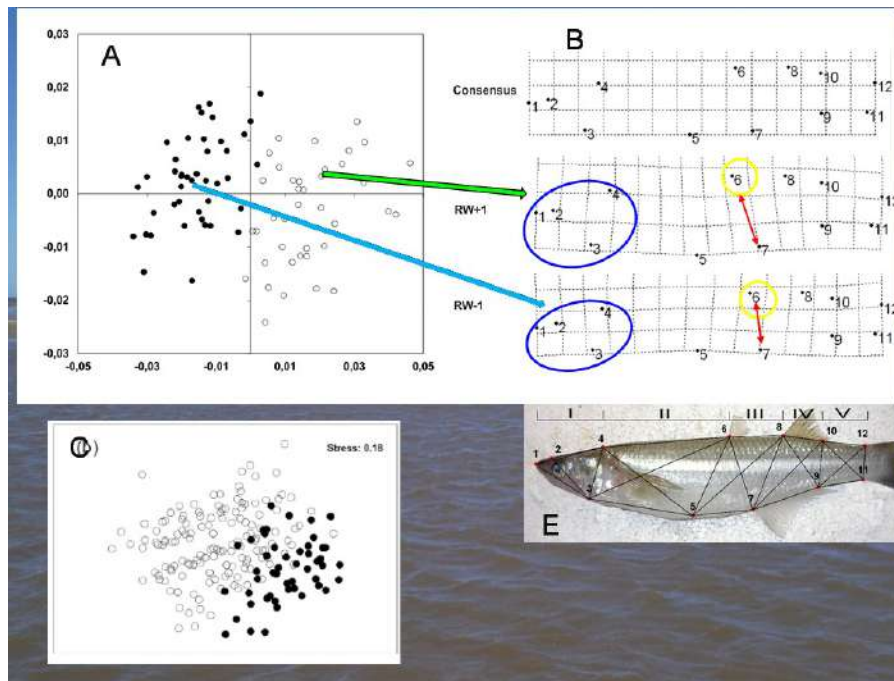
la población residente de la LCMCh por González-Castro et al. (2019). Adicionalmente, la homogeneidad de los ensambles de parásitos en los individuos de dicha población colectados en zonas estuarinas y de agua dulce de la LCMCh resalta la capacidad de esta especie para colonizar nuevos ambientes en este extremo del gradiente ambiental. Por el contrario, no se encontraron evidencias de intercambio entre las poblaciones marina y estuarino-residente, siendo, al menos en la actualidad, un proceso de colonización aparentemente unidireccional.

Muy recientemente, Levy et. al. (2023) analizaron los parásitos como indicadores de preferencias de hábitat para los ejemplares de pejerrey híbridos (y sus parentales) que habitan en la LCMCh registrados por González-Castro et al. (2016, 2022). Se observó que, mientras que *O. argentinensis* mostró evidencia de parásitos marinos, *O. bonariensis* tuvo una dominancia de especies dulceacuícolas como se esperaba. Y, aunque los parásitos de los híbridos mostraron similitudes con ambas especies parentales, indicaron una preferencia de estos hospedadores por hábitats dulceacuícolas o períodos de permanencia más prolongados en las áreas oligohalinas de la LCMCh. La presencia de especies parentales puras, las diferencias en el uso del hábitat encontradas entre ellas y los híbridos, y el efecto condicionante de la heterogeneidad ambiental sobre el evento de hibridación apoyan un modelo de mosaico para esta zona híbrida.

### Ecología y biología reproductiva de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh

Los datos de abundancia mensual por zonas de la unidad evolutiva/población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh indican la presencia de ejemplares en forma ininterrumpida durante todo el año en la citada laguna. Al respecto, los datos de numerosidad derivados de muestreos mensuales en los años 2005, 2006 y 2008 indican un pico abundancia en los meses de junio-julio (Fig. 12), donde se produce un acardumamiento del recurso en las zonas internas de la LCMCh (Zona II, Zona III y tributarios dulceacuícolas) y alta actividad trófica previa al inicio de las puestas. En concordancia, González-Castro et al. (2009) correlacionaron las mayores abundancias de esta especie en la LCMCh a bajas temperaturas y bajas salinidades del agua. Esto se debe a la gran demanda energética (amino ácidos, lípidos, hidratos de carbono, etc) requerida por parte de las gonadas para completar su maduración y, a nivel del organismo, optimizar su factor de condición corporal para poder enfrentar a posteriori el extenso período de puestas (Julio-Noviembre) que presenta dicha especie en la LCMCh (Mendez et al. 2024).

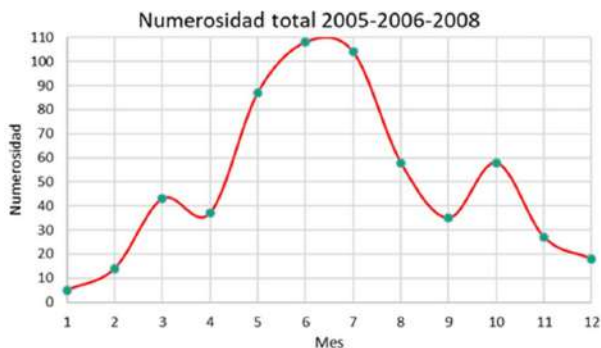
Muy recientemente, Mendez et al. (2024) analizaron los parámetros digestivo/metabólicos y de condición corporal de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh, en diferentes estadios de madurez ovárica (II: maduración; III: capacidad de desove; IIIas: subfase activo desovante). Inesperadamente, observaron que los pejerreyes en fases II y III mantuvieron su condición corporal, mientras que la misma mejoró en la subfase activo desovante. El factor de condición alométrico aumentó un 50% durante dicha fase. No se observaron cambios en el índice hepatosómico ni en el coeficiente intestinal en las diferentes fases de maduración ovárica. No obstante, la concentración proteínas en músculo, de glucógeno en hígado y de triglicéridos en grasa intestinal disminuyeron un 50%, 40% y 70%, respectivamente en la subfase activo desovante (IIIas), mientras que el glucógeno en músculo disminuyó abruptamente en la fase III y se recuperó en la subfase IIIas. Estos resultados destacan la capacidad de



**Fig. 11.** A) Análisis de deformaciones relativas (RWA) basado datos de coordenadas de puntos homólogos de las poblaciones de *O. argentinensis* de la LCMCh (círculos blancos) vss poblaciones costeras (círculos negros) (Mar Chiquita, Mar del Plata y Miramar). B) Deformación de placa delgada (TPS), basado en datos de coordenadas de las citadas poblaciones. C) Escalado Multidimensional basado en variables merísticas de las poblaciones de *O. argentinensis* de la LCMCh (círculos blancos) vss poblaciones costeras (círculos negros) (Mar Chiquita, Mar del Plata y Miramar). E) Protocolo de entramado de caja (Box-Truss, en inglés) empleado para los análisis morfogeométricos. Modificado de González-Castro et al. 2016.

adaptación de esta población de *O. argentinensis* de la LCMCh para sostener la maduración gonadal y el desove manteniendo su condición corporal (Mendez et al. 2024).

Los análisis histológicos de gonadas y el análisis de la estructura de diámetros oocitarios realizados sobre dicha unidad evolutiva/población estuarino-residente confirman que presenta una modalidad de desove múltiple (desovante parcial, con fecundidad indeterminada). Esto implica la presencia en simultáneo de múltiples camadas oocitarias (clutches), así como también una temporada de puestas prolongada (Fig. 13; Tabla 5).



**Fig. 12.** Estimaciones mensuales del índice gonadosomático promedio y la abundancia (numeridad) de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh, en función de un ciclo anual. Muestras mensuales realizadas durante los años 2005, 2006 y 2008 en Zonas I, II y III (2005) y Zonas I y III (2006 y 2008).



**Fig. 13.** Estructura de las distintas camadas oocitarias registradas en hembras maduras (actively spawning) de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita.

De esta manera, para el caso de esta población de la LCMCh, las puestas (desoves) comienzan (dependiendo de las características ambientales del año en curso) aproximadamente entre el 15 de Julio-1 de Agosto, extendiéndose en plenitud hasta el mes de Noviembre inclusive (Tabla 5). Se han registrado puestas durante el mes de Diciembre, Enero y Febrero pero en casos puntuales de individuos que –al ser analizados histológicamente– estaban eliminando su remanente oocitario, cerrando su temporada de desove anual y entrando de esta manera en el estadio de posdesove (Tabla 5).

**Tabla 5**

Estadios de maduración gonadal registrados para la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh.

	Estadios de maduración gonadal			
	Reposo	Maduración	Puestas parciales	Pospuestas
Enero			X	X
Febrero	X		X	X
Marzo	X			
Abril	X	X		
Mayo		X		
Junio		X		
Julio		X	X	
Agosto			X	
Septiembre			X	
Octubre			X	
Noviembre			X	
Diciembre			X	

Por su parte, los análisis mensuales preliminares de los estadios macroscópicos de maduración ovárica, sumados a los datos de abundancia mensual, indican que esta población cumple la totalidad de su ciclo de vida en la LCMCh, siendo los meses de Marzo-Abril la etapa de reposos gonadal, Mayo, Junio y mitad de Julio maduración gonadal, mediados de Julio-hasta finales de noviembre desoves parciales y Diciembre-Enero-Febrero últimos desoves e ingreso en el estadio de posdesove (Tabla 5; Fig. 14).

Hasta el presente, los sitios de la LCMCh donde han sido confirmadas por quien suscribe hembras en desove o desove inminente (Fig. 14) (esto es, hembras que presenten de oocitos hidratados, o hialinos en hidratación inminente) son: i) Zona III (médano blanco), Zona III (San Antonio), Arroyo Grande, Arroyo Las Gallinas, Canal 7, Canal 5 (Fig. 1). En particular, esta población de pejerrey utiliza para desovar el Canal 5 en un rango muy amplio, que va desde su desembocadura en la zona norte de la laguna hasta las cercanías de la Ruta Nacional N°2 (Vivoratá), sufriendo una intensa presión de extracción derivada de la pesca deportiva, dado que la actual veda de pejerrey para la LCMCh (y en toda la provincia de Buenos Aires) está implementada del 1° de Septiembre al 30 de Noviembre, los días lunes a viernes, según lo establecen las Disposiciones de 483/2019 y 116/2021. Esto muy probablemente sea debido a que dichas disposiciones están implementadas para los desoves en lagunas continentales de *O. bonariensis* (pejerrey lagunero, descrito por primera vez para Chascomús), especie cuyos desoves en lagunas continentales ocurren en primavera y verano, en contraposición a lo demostrado por quien suscribe (González-Castro et al., 2009 y datos no publicados) para el *O. argentinensis* de la LCMCh, población que presenta desoves invierno-primaverales.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

1. En la Laguna Costera Mar Chiquita coexisten regularmente dos especies (*O. bonariensis* y *O. argentinensis*), de las cuales

*O. argentinensis* presenta dos poblaciones: una estuarino-residente y otra marina costera que ingresa solo con fines tróficos a la laguna. A su vez coexiste con ambas un híbrido fértil, generado por la cruce entre *O. bonariensis* (habitante de los TD y eventualmente Zona III de la LCMCh) y la población estuarino-residente de *O. argentinensis*. Este híbrido, al igual que *O. bonariensis*, es porcentualmente minoritario (ver Tabla 1).

2. Han sido registrados en carácter de visitantes ocasionales, siempre asociados a la Zona I y bajo condiciones de alta salinidad del agua, ejemplares adultos y juveniles de *O. platensis* (panzón) y adultos de *O. smitti* (corno).
3. Los distintos tipos de estudios realizados hasta el presente (morfológicos, merísticos, morfogeométricos, genéticos, genómicos, parasitológicos y ecofisiológicos) confirman lo expresado en el punto 1).
4. Los distintos gradientes de salinidad (usualmente correlacionados a las distintas Zonas de la LCMCh) estructuran la abundancia y distribución de las entidades nombradas en 1).
5. Por lo expuesto anteriormente, las poblaciones de *O. argentinensis* (estuarino-residente y marino-costera) deben ser manejadas como dos entidades totalmente independientes, teniendo en cuenta (datos en proceso de publicación) que el genoma los individuos correspondientes a la población estuarino-residente de la LCMCh es único y el más divergente de todas las poblaciones de escardón analizadas hasta el momento.
6. Estas particularidades genómicas que presenta la población estuarino-residente del escardón, sumados a sus diferencias merísticas, morfogeométricas, parasitológicas, bioquímico-fisiológicas y ecológicas (patrón de historia de vida) hacen que la misma sea actualmente considerada por algunos autores como una Unidad evolutivamente significativa (ESU en Inglés, sensu Waples, 2004), o incluso una población altamente diferenciada que se encontraría en vías de especiación. Esto implica que la LCMCh posee un genoma único del pejerrey escardón, incluso teniendo en cuenta la totalidad de su rango de distribución (Rio de Janeiro-Chubut). Ergo, debe ser protegido en forma acorde, realizando la importancia como Reserva Mundial de Biosfera de la LCMCh. Al respecto, la difusión en la comunidad y también en el ámbito de los pescadores recreativos parece vital a la hora de generar conciencia proteccionista sobre dicho recurso único. Una nueva disposición reglamentaria de veda debería realizarse con urgencia y su extracción por pesca recreativa estar rigurosamente controlada, acorde a los que establezca dicha disposición.
7. La población estuarino-residente de *O. argentinensis* cumple la totalidad de su ciclo de vida en la LCMCh. Es un desovante múltiple que presenta un período de puestas aproximado entre el 15 de Julio y fin de Noviembre, pudiendo encontrarse puestas aisladas (porcentualmente minoritarias) en los meses de Diciembre, Enero y Febrero.
8. La población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la LCMCh representa en términos de abundancia (numerosidad) el mayor morfogrupo –comparativamente hablando– de todas las entidades de pejerrey registradas en dentro de la LCMCh, con un % de abundancia general aproximado

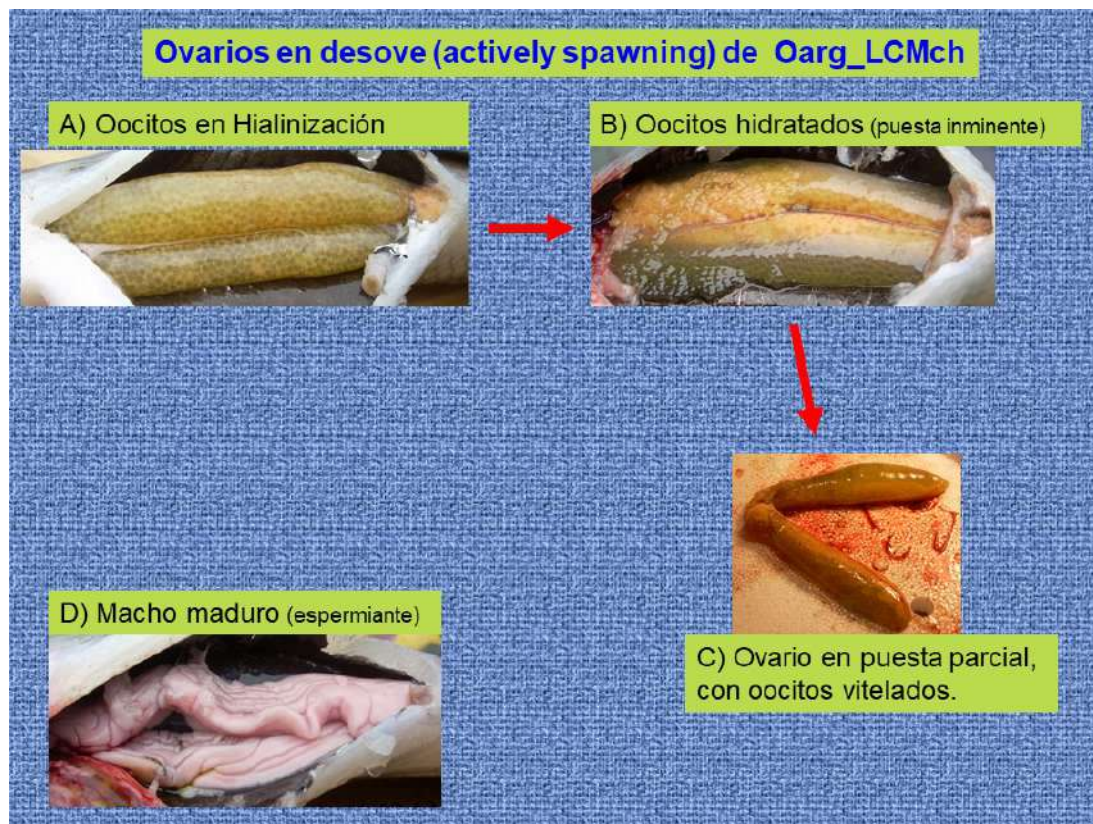


Fig. 14. Morfología externa de gonadas de ejemplares de la población estuarino-residente de *O. argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita: A-C) Morfología externa de ovarios en maduración. D) Testículo correspondiente a un macho maduro (espermiante).

del 80-90%, el cual, como se demostró en la sección de resultados, varía entre las distintas Zonas de la LCMCh.

9. Se han confirmado histológicamente (por quien suscribe) desoves en la Zona II (Médano Blanco), Zona III (San Antonio), Arroyo Grande, Canal 7, Arroyo Las Gallinas y especialmente Canal 5 (a ambos lados de la ruta, llegando a registrarse pejerrey hasta las cercanías a la localidad de Vivoratá en la ruta N°2). En el Canal 5 y, en menor medida, la Zona III (San Antonio) y Zona II (médano blanco), dicho recurso sufre una gran presión pesquera deportiva durante los meses de mayo a octubre, que coincide con su maduración gonadal avanzada y sus puestas. Se sugiere fuertemente pues, el establecimiento de medidas de manejo del recurso pertinentes, así como un cambio de las fechas, lugares y modalidades de veda acorde a las conclusiones expuestas.
10. Los híbridos, aunque minoritarios porcentualmente hablando, se presentan como entidades de buen fitness y con capacidad de madurar reproductivamente. Representan una novedad con importancia ecológica y evolutiva para el género *Odontesthes*. No se han confirmado todavía hembras en desove de esta entidad. Las hipótesis actuales sobre su baja abundancia están pues centradas en el hecho que el factor limitante de la misma sería la baja abundancia y restricción Zonal de una de sus especies progenitoras (*O. bonariensis*).

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco muy sinceramente a las entidades otorgantes de los siguientes subsidios de investigación: CIC I+D N° 172; PIP 0339; PICT-2014-0665; PICT-2017-1330; PICT 2019-1344; UNMdP EXA 490/10, EXA 577/12, EXA669/14, EXA 970/20 y EXA 993/20; y autoridades, personal y guardaparques del Partido de Mar Chiquita, gestiones 2001 al 2024. A los colegas/alumnos involucrados en muestreos de campo, análisis de datos y/o coautoría de las publicaciones científicas relativas a pejerrey. Pescadores/ guías de pesca: Sres. Pablo Rizzo, Daniel Blanco, Cristian Di Paolo, Juan Pablo Gaudio, Santiago Gaudio, Marcelo Barragán, Toti Barragán, Marcelo Pons, Hernán Soto, Fabián Bochenec, Carlos Martín, Manuel Rabini, Nadir Dupuy, Daniel Giménez, Wilmar Merino.

## LISTA DE REFERENCIAS

- Benvenuti, M.A. (1987). Abundância, distribuição e reprodução de peixes rei (Atherinidae) na região estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Atlântica*, Rio Grande. 9:5-32.
- Betancur-R. R., Broughton, R.E. En: Wiley, E.O. et al (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Curr*. <https://doi.org/10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288>
- Bovcon, N., Cochia, P., y González-Castro, M. (2018). Pejerreyes Argentinos de agua salada. En "Peces y pesca deportiva Argentina. Mar y Patagonia". Irigoyen, A.; Trobbiani, G; Casalnuovo, M; Alonso, M. (Eds). Remitente Patagonia. Moreno 458, Trelew, Argentina. Págs. 82-88. ISBN: 9789873918971.
- Brown-Peterson, N.J., Wyanski, D.M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B.J., y Lowerre-Barbieri, S.K. (2011). A

- standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar Coast Fish* 3:52–70.
- Cousseau, M.B., Gosztonyi, A.E., Elías, I., y Re, M.E. (2004). Estado actual del conocimiento de los peces de la plataforma continental argentina y adyacencias. En: Sánchez, R.P., Bezzi, S.I. (eds). El mar argentino y sus recursos pesqueros Tomo 4. Los peces marinos de interés pesquero. Caracterización biológica y evaluación del estado de explotación. INIDEP, Mar del Plata, pp 17–38.
- Cousseau, M.B. (Ed.). Ictiología. (2010). Aspectos Fundamentales. La vida de los peces sudamericanos, EUDEM, Mar del Plata.
- Cousseau, M.B., y Perrotta, R.G. (2013). Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. INIDEP, Mar del Plata.
- Díaz, A. O., González Castro, M., García, A. M., Díaz de Astarloa, J. M., y Figueroa, D. E. (2009). Gross morphology and surface ultrastructure of the gills of *Odontesthes argentinensis* (Actinopterygii, Atherinopsidae) from a Southwestern Atlantic coastal lagoon. *Tissue and Cell. Elsevier*. 41: 193-198. <http://doi.org/10.1016/j.tice.2008.10.001>. ISSN:0040-8166
- Dyer, B.S. (2006) Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell*, 30:69–88.
- González Castro, M., Díaz de Astarloa, J. M., Cousseau, M. B., Figueroa, D. E., Delpiani, S. M., Bruno, D., Guzonni, J. M., Blasina, G. E., Deli Antoni, y M. Y. (2009). Fish composition in a south-western Atlantic temperate coastal lagoon: spatial-temporal variation and relationships with environmental variables. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (JMBA UK), 89 (3): 593–604. <http://doi.org/10.1017/S0025315408003007>
- González-Castro, M., Delpiani, S. M., Bruno, D. O., y Díaz de Astarloa, J.M. (2013). First occurrence of the Patagonian blennie, *Eleginops maclovinus* (Cuvier, 1830) and the Silverside *Odontesthes smitti* (Lahille, 1929), in a temperate south-western Atlantic coastal lagoon. *Journal of Applied Ichthyology*, 29: 940– 942. <http://doi.org/10.1111/jai.12171>
- González-Castro, M., Rosso, J.J., Mabragna, E., y Díaz de Astarloa, J.M.. (2016). Surfing among species, populations and morphotypes: inferring boundaries between two species of new world silversides (Atherinopsidae). *Comptes Rendus Biologies*, 399 (1): 10-29.
- González-Castro, M., Rosso, J.J., Delpiani, S.M., Mabragna, E., y Díaz de Astarloa, J.M.. (2019). Inferring boundaries among fish species of the new world silversides (Atherinopsidae; genus *Odontesthes*): new evidences of incipient speciation between marine and brackish populations of *O. argentinensis*. *Genetica*, 147 (3): 217-229. DOI: <http://doi.org/10.1007/s10709-019-00066-2>
- González-Castro, M., Cardoso, Y.P., Hughes, L.C., y Ortí, G. (2022). Hybridization is strongly constrained by salinity during secondary contact between silverside fishes (*Odontesthes*, Atheriniformes). *Heredity* (Springer Nature), 129(4): 233-243; <https://doi.org/10.1038/s41437-022-00555-9>
- Hughes, L.C., Somoza, G.M., Nguyen, B., Bernot, J. P., González-Castro, M., Díaz de Astarloa, J.M., y Ortí, G. (2017). Transcriptomic differentiation underlying marine-to-freshwater transitions in the South American silversides *Odontesthes argentinensis* and *O. bonariensis* (Atheriniformes)". *Ecology and Evolution*, 2017; 1–11. <https://doi.org/10.1002/ece3.3133>
- Hughes, L.C., Cardoso, Y.P., Sommer, J.A., Cifuentes, R., Cuello, M., Somoza, G.M., González-Castro, M., Malabarba, L.R., Cussac, V., Habit, E.M., Betancur-R., R., y Ortí, G. (2020). Biogeography, habitat transitions and hybridization in a radiation of South American silverside fishes revealed by mitochondrial and genomic RAD data. *Molecular Ecology*, 29 (84):738–751. <https://doi.org/10.1111/mec.15350>
- Levy, E., Canel, D., Rossin, M.A., Hernández-Orts, J.S., González-Castro, M., y Timi, J.T. (2019). Parasites as indicators of fish population structure at two different geographical scales in contrasting coastal environments of the south-western Atlantic. *Estuarine, Coastal & Shelf Science*. 229, 106400 <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106400>
- Levy, E., Canel, D., Rossin, M.A., González-Castro, M., y Timi, J.T. (2021). Parasite assemblages as indicators of an incipient speciation process of *Odontesthes argentinensis* in an estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (250): 5. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107168>
- Levy, E., González-Castro, M., y Timi, J.T. (2023). Parasites as indicators of habitat preferences by hybrids between estuarine and freshwater congeneric silversides (Atherinopsidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, (294). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108538>
- Mabragna, E., Díaz de Astarloa, J.M., Hanner, R., Zhang, J., y González-Castro, M. (2011). DNA Barcoding identifies Argentine fishes from marine and brackish waters. *PLoS ONE* 6:e28655
- Mendez, E., Albanesi, C., Michiels M.S., López-Mañanes, A., y González-Castro, M. (2024). Analyses of body condition and digestive/ metabolic parameters of *Odontesthes argentinensis* (Atherinopsidae) from Mar Chiquita Coastal Lagoon (Argentina) during different phases of ovarian development. *Neotropical Ichthyology*, 22(3): e230139. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2023-0139>
- Moresco, A., y Bemvenuti, M.A. (2006). Biología reproductiva do peixe-rei *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (Atherinopsidae) da região marinha costeira do sul do Brasil. *Rev Bras Zool*. 23(4):1168–74. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400025>
- Tejedor, D. (2001). El pejerrey como recurso genético. En: Grosman, F., (Ed.), Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey, Editorial Astyanax, Azul.
- Waples, R.S. (2004). Salmonid insight into effective population size. In: Hendry AP, Stearns SC, editors. Evolution illuminated: salmon and their relatives. Oxford, U. K.: Oxford Univ. Press; p.295–314.