

# Ecología trófica del pez herbívoro *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae) en la costa centro-norte de Chile

Trophic ecology of the herbivorous fish *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae) off the central and northern coast of Chile

CRISTIAN W. CACERES, A. GONZALO BENAVIDES  
y F. PATRICIO OJEDA<sup>1</sup>

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas Pontificia  
Universidad Católica de Chile. Casilla 114-D, Santiago, Chile

## RESUMEN

*Aplodactylus punctatus* Valenciennes 1831 es un pez herbívoro común de amplia distribución a lo largo de la costa de Chile. Para esta especie se estudiaron: (1) sus patrones de abundancia y distribución espacial, (2) el grado de selectividad dietaria y su relación con la disponibilidad de macroalgas, (3) la capacidad para asimilar tejidos de la macroalgas que consume, y (4) el patrón de pH existente en el tracto digestivo. Por un período de 16 meses se muestrearon las poblaciones de tres localidades de la costa de Chile, las cuales difieren en la cantidad y calidad de las algas disponibles en el ambiente. Los resultados obtenidos señalan que *A. punctatus* es la especie más abundante en número y biomasa en los ensambles de peces litorales de las dos localidades estudiadas de Chile central (Punta de Tralca y Quintay), lo que no ocurre en la localidad de la zona norte (Caleta Errázuriz). Las tres poblaciones estudiadas muestran una fuerte asociación espacial con las praderas del alga parda *Lessonia trabeculata* Villouta et Santelices 1986. La dieta de *A. punctatus* es básicamente herbívora, compuesta principalmente por algas pardas y rojas en Chile central, y por el alga verde *Ulva* en la zona norte. Los valores de selectividad dietaria indican que esta especie prefiere el consumo de algas rojas y verdes por sobre las pardas. Las eficiencias de asimilación de nitrógeno y materia orgánica medida en base a la ecuación de Sibly (1981) resultaron ser mayores para *Ulva* que para *Lessonia*. El estómago de *A. punctatus* presentó valores de pH marcadamente ácidos (promedio = 2,75), en tanto los del tracto intestinal resultaron ser neutrales (promedio = 7,65), lo cual sugiere que la hidrólisis ácida sería un importante mecanismo de degradación del tejido algal. El conjunto de estos resultados sugieren para *A. punctatus* una conducta trófica de optimización de la energía y nutrientes.

**Palabras claves:** Peces, herbivoría, dieta, selección, abundancia.

## ABSTRACT

*Aplodactylus punctatus* Valenciennes 1831 is a common herbivorous fish widely distributed along the Chilean coast. For this fish species we studied: (1) abundance and spatial distribution patterns, (2) degree of dietary selectivity in relation to macroalgal availability, (3) capability to assimilate macroalgal material, and (4) the pH along the digestive tract. Three localities off the coast of Chile, which differed in macroalgal availability (both in quality and quantity), were sampled during a 16 month period. Our results show that *A. punctatus* is the most abundant species, both in number and in biomass, of the littoral fish assemblages of the two localities studied in the central coast (Punta de Tralca and Quintay), but not in the northern locality (Caleta Errázuriz). The three populations studied show a strong spatial association with forest of the brown kelp *Lessonia trabeculata*. The diet of *A. punctatus* is basically herbivore, mainly composed by brown and red algae in central coast, and green algae (*Ulva*) in the northern zone. Dietary selectivity values indicate strong preferences for green and red algae, but not for brown ones. Assimilation efficiencies of both nitrogen and organic matter, measured according to Sibly's equation (Sibly 1981), were greater for *Ulva* than for *Lessonia*. The stomach of *A. punctatus* is markedly acid (pH mean value = 2.75), the intestine is long and neutral (pH mean value = 7.65), which suggest that the acid hydrolysis might represent an important mechanism for algal digestion. All of these results suggest that *A. punctatus* tends to optimize energy and nutrient intake in their prey capture.

**Key words:** Fish, herbivory, diet, selection, abundance.

## INTRODUCCION

La herbivoría por peces marinos es un fenómeno ampliamente estudiado en aguas tropicales (Randall 1967, Earle 1972, Ogden & Lobel 1978, Hay 1984, Lewis 1985, 1986). Un número considerable de estos estudios ha

demostrado que los peces herbívoros de arrecifes de coral son componentes determinantes de la distribución, diversidad y abundancia de macroalgas bentónicas dentro y entre los hábitat de arrecifes tropicales (Neudecker 1979, Hay 1981, 1984; Lewis 1985, 1986). Esta situación contrastaría fuertemente con lo

<sup>1</sup> A quien dirigir correspondencia  
(Recibido el 30 de enero de 1993; aceptado el 20 de abril de 1993.)

observado en ambientes marinos templados, en donde los peces herbívoros serían escasos y de poca relevancia ecológica (Quast 1968). Sin embargo, estudios realizados en la última década tanto en las costas templadas del hemisferio norte (Edwards & Horn 1982, Horn *et al.* 1982) y del hemisferio sur (Russell 1983, Benavides 1990) indican que los peces herbívoros son abundantes en estos sistemas. No obstante esto, varios aspectos relacionados a esta problemática aún permanecen desconocidos (Horn 1992), en particular aquellos que tienen relación con los patrones de selección de dieta, los requerimientos energéticos, las capacidades fisiológicas y/o estructurales de los herbívoros para suplir dichos requerimientos, y el rol ecológico que este grupo jugaría como agentes estructuradores del paisaje submareal (Ogden & Lobel 1981, Horn 1989).

Varios factores han sido sugeridos en la literatura como agentes determinantes en los procesos de selección de dieta por parte de peces herbívoros de aguas tropicales (Montgomery 1980, Montgomery & Gerking 1980, Lobel & Ogden 1981, Hay 1984) y templadas (Edwards & Horn 1982, Horn *et al.* 1982, Horn 1983, Horn & Neighborn 1984). Entre estos destacan el valor energético de la planta, la eficiencia con que los peces asimilan los distintos tipos de algas y el contenido de nutrientes (en particular nitrógeno o proteínas). Por otra parte, la dureza del talo (Littler & Littler 1980, Paul & Hay 1986), los compuestos secundarios presentes en las algas (Paul & Hay 1986, Targett *et al.* 1986, Paul *et al.* 1990) y la disponibilidad relativa de alimentos (Horn 1983, Horn & Neighborn 1984), son factores que pueden influir la selección de alimento.

Los peces herbívoros satisfacen sus demandas fisiológicas a partir de alimentos que, en general, presentan un bajo valor nutricional (Paine & Vadas 1969). Por consiguiente, estos organismos deben consumir grandes cantidades de alimento y/o asimilarlos de manera eficiente (Sibly 1981). Entre los mecanismos que les permitirían a estos peces acceder a los nutrientes de las macroalgas destacan los de tipo mecánico tales como mandíbulas faríngeas o estómagos fuertemente musculares, y los de tipo fisiológico como la presencia de estómagos marcadamente ácidos asociados a intestinos de gran longitud (Horn 1989).

*Aplodactylus punctatus* es uno de los componentes más abundantes del ensamble de peces litorales de Chile central (Ojeda, datos no publicados). A pesar de que varios autores señalan hábitos eminentemente herbívoros para esta especie (Miranda 1973, Moreno *et al.* 1979, Benavides 1990), aspectos básicos de la ecología trófica de esta especie permanecen desconocidos. Por consiguiente, los objetivos que nos planteamos en este estudio son el de dilucidar: (1) los patrones de abundancia y distribución espacial, (2) el grado de selectividad dietaria y su relación con la disponibilidad de macroalgas, (3) la capacidad para asimilar tejidos de las macroalgas que consumen, y (4) determinar el patrón de pH existente en el tracto digestivo. Para esto, estudiamos poblaciones de *A. punctatus* en tres localidades de la costa de Chile, las cuales difieren en la cantidad y calidad de las algas disponibles en el ambiente.

#### MATERIALES Y METODOS

El presente trabajo se llevó a cabo en tres localidades de la costa de Chile, Caleta Errázuriz (23°29'S; 70°38'W), Quintay (33°11'S; 71°43'W) y Punta de Tralca (33°35'S; 71°42'W) (CE, QU y PT, respectivamente). La localidad de CE está ubicada al norte del trópico de Capricornio y separada aproximadamente por 1.000 km de QU y PT, ambas ubicadas en la costa central. La zona submareal en las tres localidades es similar y se caracteriza por la presencia de fondos rocosos hasta aproximadamente los 16 a 18 m de profundidad seguido de un substrato arenoso hacia mayores profundidades, y la presencia de extensas praderas del alga parda *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices entre los 2 a 4 m hasta los 14 a 16 m de profundidad (Camus & Ojeda 1992). Las principales diferencias detectadas entre estas localidades se relacionan con el tipo y abundancia de otras algas bajo el dosel de la pradera de *Lessonia* (Ojeda, datos no publicados).

Cada localidad fue visitada estacionalmente por un período de 16 meses entre mayo de 1989 y noviembre de 1990. En cada ocasión se capturaron ejemplares de *A. punctatus* durante 3 a 4 días, utilizando redes agalleras experimentales con un ancho de apertura de

malla que fluctuaba entre 10 y 50 mm. Las redes se calaron perpendicular a la línea de costa entre los 5 a 15 m de profundidad una hora antes del anochecer, y viradas una hora después del amanecer. Los especímenes capturados fueron inyectados y fijados en una solución de formalina al 10% en agua de mar, etiquetados y transportados al laboratorio para su análisis.

Las diferencias en la abundancia relativa de *Aplodactylus* entre los sitios fueron determinadas utilizando como medida la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) (Ojeda & Dearborn 1990). Este índice fue calculado como el número total de peces capturados en las redes dividido por el número total de horas de pesca realizado en cada muestreo. Los patrones de distribución espacial de *A. punctatus* en las zonas de estudio se estimaron mediante censos visuales realizados con buceo autónomo, para lo cual se tendió una cuerda de nailon de aproximadamente 150 m perpendicular a la costa desde los 2 m hasta los 14 m de profundidad. Este transecto era recorrido por dos buzos, que contabilizaban el número de peces a intervalos de 2 m de profundidad.

Cada ejemplar capturado fue medido y pesado con precisión de 0,1 cm y 0,1 g, respectivamente. Los tractos digestivos completos (desde el esófago hasta el ano) fueron extraídos y colocados en frascos plásticos con una solución de formalina al 10% en agua de mar y trasladados al laboratorio, donde fueron medidos y disectados. El contenido fue analizado bajo lupa binocular, los ítemes presentes en la dieta fueron separados e identificados al nivel taxonómico más bajo posible, secados en una estufa por 72 h a 50°C y luego pesados con precisión de 0,01 g. Los datos fueron expresados como porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO) y como porcentaje de la biomasa total encontrada (%W) en la muestra de cada localidad.

La evaluación de la oferta ambiental de algas en los sitios de estudio se realizó mediante la remoción de cuadrantes de 0,25 m<sup>2</sup> con la ayuda de una bomba de succión ubicados en transectos perpendiculares a la línea de costa. Las algas fueron secadas e identificadas, y expresadas como porcentaje del total de la biomasa encontrada en cada sitio.

Para evaluar la capacidad para utilizar los nutrientes de las macroalgas por parte de esta

especie, se utilizó el método directo y la ecuación de digestibilidad aparente de Sibly (1981) para materia orgánica y nitrógeno. Para esto, 12 ejemplares de *A. punctatus* capturados en la costa de Chile central fueron llevados al laboratorio de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) en Las Cruces (33°30'S; 71°38'W), colocados en estanques individuales de 1.000 litros, aclimatados por 20 días antes del comienzo de las experiencias. A cada individuo se le ofrecieron separadamente frondas previamente pesadas del alga parda *Lessonia* y del alga verde *Ulva*, los cuales constituyen los ítemes más importantes en la dieta de esta especie (Benavides 1990). Las fecas fueron recolectadas cada 24 h mediante un sifón exhalante a una malla de 1 mm, la totalidad de las fecas obtenidas y los controles fueron secados a 50°C por 72 h. El porcentaje de materia orgánica presente fue calculado mediante la quema en una estufa de submuestras a 500°C por 4 h. El porcentaje de materia orgánica se obtuvo restando el porcentaje de ceniza al peso inicial, para los análisis de los contenidos de nitrógeno se utilizó una variante del método de Kjeldahl (McKenzie & Wallace 1954). Para cada ejemplar se calculó el total de materia orgánica y nitrógeno consumidas y defecadas, permitiendo evaluar la asimilación mediante la ecuación de Sibly (1981).

La selectividad en la dieta para las algas que componen más del 1% del total de la biomasa en los tres sitios se evaluó mediante el índice "C" de Pearre (1982). Este índice utiliza una tabla de contingencia de 2 x 2 y un  $\chi^2$  para determinar el grado de selectividad por un determinado ítem, cumpliendo con varias de las condiciones señaladas por Lechowicz (1982) para un buen índice de selección dietario. Sus valores varían entre -1 (= rechazo total) y 1 (= selección total), con valores de 0 para selección al azar.

El pH del tracto digestivo se midió en ejemplares recién capturados en la localidad de PT durante 1991. Para cada espécimen se midió la longitud total del tracto digestivo, e inmediatamente se le introdujo en el estómago e intestino un microelectrodo conectado a un pHímetro Orion Research model SA 210.

Las diferencias en abundancia y tamaño corporal de las poblaciones de cada localidad se evaluaron utilizando el test no paramétrico

de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan 1988). Las diferencias en la distribución espacial de los organismos y el número capturado durante el día y la noche se determinó utilizando un test de  $\chi^2$  (Zar 1974).

#### RESULTADOS

Se capturó un total de 501 ejemplares de *A. punctatus*, 325 en PT 89 en QU y 87 en CE, con una longitud total promedio de  $34,2 \pm 5,2$  cm  $X \pm DE$ ) no existiendo diferencias significativas en el tamaño corporal de los ejemplares entre los sitios muestreados (Kruskal-Wallis  $H = 4,3$   $p = 0,11$ ).

La abundancia medida como CPUE fue mayor en las localidades de Chile central en relación a CE (Kruskal-Wallis  $H = 9,6$   $p < 0,01$ ) (Fig. 1A). Las tres poblaciones estudiadas mostraron una clara asociación espacial con las praderas de *Lessonia* ( $\chi^2 = 17,2$   $p < 0,01$ ;  $\chi^2 = 29,3$   $p < 0,01$ ;  $\chi^2 = 122$   $p < 0,01$ ; para PT, QU y CE, respectivamente). El número de individuos capturados fue significativamente mayor durante el día que durante la noche en las tres localidades ( $\chi^2 = 32,6$   $p < 0,01$ ,  $\chi^2 = 11,8$   $p < 0,01$ ,  $\chi^2 = 4,4$   $p < 0,05$  para PT, QU y CE, respectivamente). *A. punctatus* representó aproximadamente el 6% del número total y el 19% de la biomasa total de peces teleósteos capturados en CE, en tanto que en PT y QU esta especie representa el 41% y el 69% del total de peces capturados y el 67% de la biomasa total en ambos sistemas, respectivamente (Fig. 1B).

Se analizó un total de 370 tractos digestivos de *A. punctatus*. En la dieta de esta especie predominaron las macroalgas, detectándose un total de 36 géneros (Tabla 1) las que en conjunto constituyen el 97,6% de la biomasa total de la dieta. Las Phaeophytas, representadas fundamentalmente por el alga *Lessonia trabeculata*, fue el ítem presa más abundante en frecuencia y biomasa en QU y PT, seguida por las algas rojas *Gelidium* sp., *Corallina* sp. y representantes del orden Ceramial. La biomasa de animales en la dieta (principalmente anfípodos, gastrópodos y bivalvos) fue inferior al 3% del peso total. En CE el alga más importante en la dieta de *A. punctatus* fue la Chlorophyta *Ulva* sp., la cual se encontró en más del 90% de los estómagos analizados,

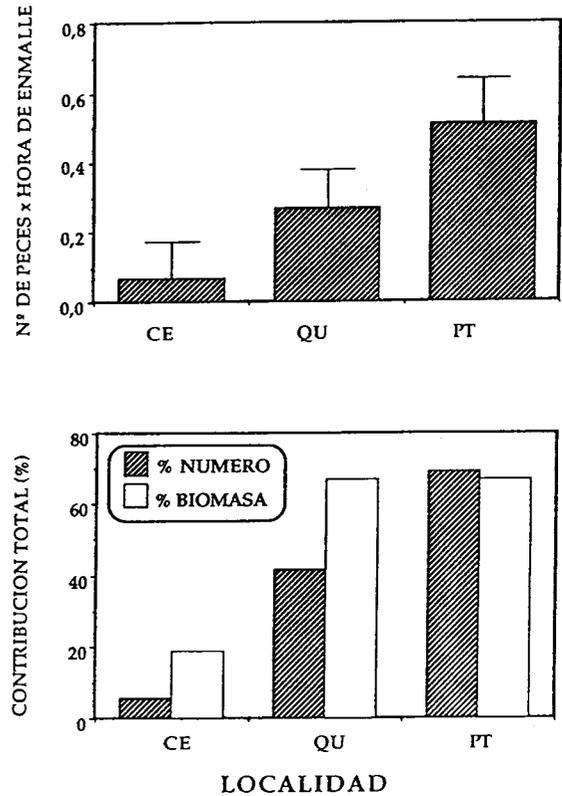


Fig. 1: A: Variación espacial de la abundancia de *Aplodactylus punctatus* expresada como número de peces capturados por hora de enmalle. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca. Las barras indican el valor promedio  $\pm 2$  errores estándar. B: Variación espacial de la contribución porcentual en número y biomasa de *A. punctatus* a los ensambles de peces litorales.

A: Spatial variation in the abundance of *Aplodactylus punctatus* expressed as number of captured fishes per hour. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca. Vertical bars indicate mean values  $\pm 2$  standard errors. B: Spatial variation of the percentage contribution in number and biomass of *A. punctatus* to the littoral fish assemblages.

constituyendo cerca del 40% de la biomasa total. Le siguieron en importancia las algas rojas, fundamentalmente de los órdenes Rhodymenial y Ceramial, las cuales constituían alrededor del 15% de la biomasa total y se encontraron en más del 80% de los estómagos analizados. El alga parda *Lessonia* se observó en cerca del 62% de los contenidos, representando alrededor del 13% de la biomasa total. El porcentaje de contenido animal fue de un 5,4%, compuesto fundamentalmente por trozos del tunicado *Pyura* sp., organismo que monopoliza el sustrato primario en CE. Este

TABLA 1

Lista de géneros de algas encontrados en los contenidos estomacales de *A. punctatus* en tres localidades de la costa de Chile. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca

List of algal genera found in the gastric contents of *A. punctatus* at 3 localities off the coast of Chile. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca

Géneros	CE	QU	PT
<b>PHAEOPHYTA</b>			
<i>Lessonia</i>	X	X	X
<i>Halopteris</i>	X	X	X
<i>Glossophora</i>	X	X	X
<i>Colpomenia</i>			X
<i>Codium</i>			X
<i>Ectocarpus</i>	X		
<i>Adenocystis</i>			X
<i>Macrocystis</i>	X	X	
<b>CHLOROPHYTA</b>			
<i>Ulva</i>	X	X	X
<i>Enteromorpha</i>	X	X	X
<i>Cladophora</i>		X	X
<i>Chaetomorpha</i>			X
<i>Rhizoclonium</i>	X	X	X
<b>RHODOPHYTA</b>			
<i>Gelidium</i>	X	X	X
<i>Corallina</i>	X	X	X
<i>Rhodymenia</i>	X	X	X
<i>Ceramium</i>	X	X	X
<i>Chondrus</i>	X		
<i>Chondria</i>	X		
<i>Asparagopsis</i>	X	X	X
<i>Cryptopleura</i>	X	X	X
<i>Myriogramme</i>		X	X
<i>Pterosiphonia</i>	X	X	X
<i>Herposiphonia</i>	X		
<i>Gymnogongrus</i>	X	X	X
<i>Plocamium</i>	X	X	X
<i>Porphyra</i>	X	X	X
<i>Dendrymenia</i>			X
<i>Laurencia</i>	X	X	X
<i>Schottera</i>	X	X	X
<i>Gastroclonium</i>	X	X	
<i>Callophyllis</i>	X		
<i>Stenogramme</i>	X		
<i>Rhodoglossum</i>	X		
<i>Petroglossum</i>	X		
<i>Gracilaria</i>	X		
Nº Taxa	29	22	25

ítem se encontró fundamentalmente en los tractos digestivos de los individuos de mayor tamaño, sin muestras aparentes de digestión (Cáceres, observación personal) (Tabla 2).

En las tres localidades, *A. punctatus* mostró una selección negativa por el consumo de *Lessonia*, así como también por las otras algas pardas abundantes en la dieta tales como

*Glossophora* y *Halopteris* (Tabla 3). En el caso de las algas verdes, *Ulva* fue seleccionada positivamente en todas las localidades. Las algas rojas fueron consumidas preferentemente con excepción de *Chondrus* y *Chondria* en CE (Tabla 3).

Los resultados de los experimentos de asimilación (Tabla 4) señalan que *A. punctatus* es capaz de asimilar el tejido algal que consume. Los valores de asimilación, sin embargo, fueron mayores para *Ulva* que para *Lessonia* (71% de la materia orgánica y el 84% de nitrógeno, y 65% de la materia orgánica y nitrógeno, respectivamente).

Los valores de pH medidos en el tracto digestivo muestran un estómago ácido (pH = 2,7 ± 0,6, n = 20), y un intestino neutro (pH = 7,7 ± 0,3, n = 20). Otra característica del tracto de esta especie es su gran longitud, la cual alcanza valores promedios de más de 3 veces la longitud del cuerpo (LRTD = 3,4 ± 0,8;  $\bar{X} \pm DE$ , n = 91), típico de peces herbívoros (Horn 1989).

La abundancia relativa de las macroalgas resultó ser significativamente distinta entre los sitios de estudio (Camus & Ojeda 1992, Ojeda datos no publicados). En PT y QU predominaron las algas pardas, las cuales componen más del 95% de la biomasa total. En CE, por otra parte, las pardas constituyen más del 70% de la biomasa total, con un mayor aporte de las algas rojas y verdes (Fig. 2).

DISCUSION

Los resultados obtenidos durante el desarrollo del presente estudio señalan que, en contraposición con lo sugerido frecuentemente para ambientes templados, los herbívoros son componentes importantes de los ensambles de peces litorales de la costa de Chile. *A. punctatus* es la especie dominante en número y biomasa en las comunidades de peces asociados a praderas de macroalgas, siendo más abundantes en Chile central que en la zona norte.

*A. punctatus* es una especie predominantemente herbívora, las macroalgas constituyen más del 95% de la biomasa total en la dieta y están presentes en el 100% de los tractos digestivos analizados, presentando esta especie una estrategia de forrajeo del tipo

TABLA 2

Principales ítemes dietarios de *A. punctatus* en tres localidades de la costa de Chile, expresados como porcentaje frecuencia de ocurrencia (%FO) y porcentaje de la biomasa total en cada localidad (%W)

Principal dietary items of *A. punctatus* collected at 3 localities off the coast of Chile. Data is presented as percentage of the frequency of occurrence (%FO) and percentage of total biomass in the stomachs

Taxa	PUNTA DE TRALCA		QUINTAY		CALETA ERRAZURIZ	
	%FO	%W	%FO	%W	%FO	%W
PHAEOPHYTA	93,20	50,73	87,34	38,84	79,52	17,33
<i>Lessonia</i>	88,83	48,81	84,81	36,22	62,65	13,62
<i>Halopteris</i>	5,34	0,73	6,33	0,48	44,58	3,29
<i>Glossophora</i>	10,19	0,48	12,66	1,32	3,61	0,41
Otros	7,28	0,71	10,13	0,82	3,61	0,03
CHLOROPHYTA	30,10	6,69	40,51	4,30	93,98	39,18
<i>Ulva</i>	16,99	2,84	24,05	3,10	90,36	39,14
<i>Enteromorpha</i>	5,83	1,58	13,92	0,54	2,41	0,02
Otros	13,11	2,27	10,13	0,66	2,41	0,02
RHODOPHYTA	80,10	35,17	93,67	50,35	91,57	35,56
<i>Gelidium</i>	60,19	20,04	87,34	35,33	32,53	4,43
<i>Corallina</i>	29,61	4,93	35,44	4,12		
Ceramiales <sup>1</sup>	41,75	6,51	34,18	7,34	42,17	5,73
Rhodymeniales <sup>2</sup>	14,56	1,77	26,58	2,97	49,40	9,03
<i>Chondrus</i>					22,89	1,89
<i>Chondria</i>					33,73	6,16
Otros	16,50	1,92	16,46	0,59	24,10	8,28
Residuo algal	16,50	5,17	50,63	4,88	34,94	2,47
Total algas	100,00	97,76	100,00	98,37	100,00	94,56
Animal	36,41	2,24	46,84	1,63	36,14	5,44
TOTAL	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00
BIOMASA (g)		1305,41		483,66		179,70
Nº Peces	208		79		83	

1 = Ceramiales incluye *Ceramium* y *Pterosiphonia*.

2 = Rhodymeniales está compuesto en aproximadamente un 80% de *Rhodymenia* y pequeñas cantidades de *Cryptopleura*, *Rhodoglossum* y otras.

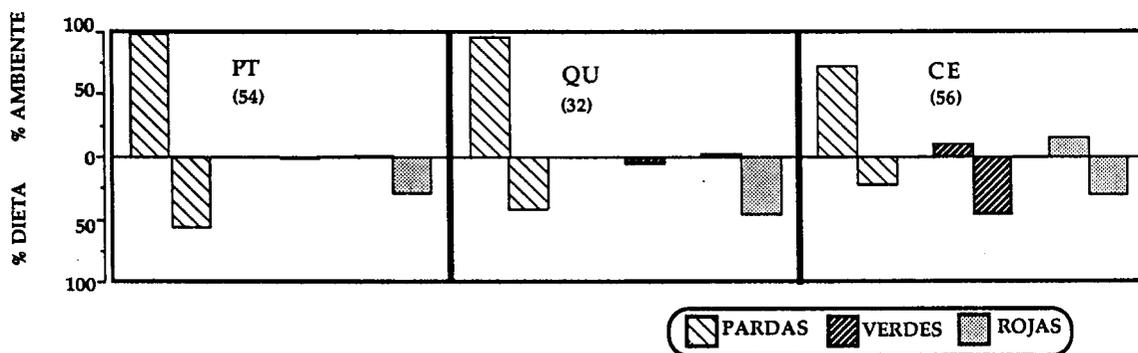


Fig. 2: Variación espacial de la contribución de los principales grupos de algas a la dieta, y al total de la oferta ambiental en las tres localidades estudiadas. El número entre paréntesis indica la cantidad de cuadrantes removidos en cada localidad. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca.

Spatial variation of the contribution of principal algal taxa to the diet, and to the total of environmental algal availability in the three localities studied. The number in brackets indicates the number of samples taken. CE = Caleta Errázuriz, QU = Quintay, PT = Punta de Tralca.

TABLA 3

*A. punctatus*: Porcentaje de contribución al total de algas en la dieta (%D) y en el ambiente (%A) de los principales géneros dietarios, e índice "C" de selección de dieta. El símbolo(\*) indica  $p < 0,05$

*A. punctatus*: Percentage of contribution to total algae in the diet (%D), to the environment (%A) of the principal dietary algal genera, and selectivity index "C". The symbol (\*) shows  $p < 0,05$

	PUNTA DE TRALCA			QUINTAY			CALETA ERRAZURIZ		
	%D	%A	C	%D	%A	C	%D	%A	C
<i>Lessonia</i>	49,93	97,73	-0,37 *	36,82	95,78	-0,56 *	13,85	60,07	-0,48 *
<i>Gelidium</i>	20,50	0,30	0,21 *	35,92	2,14	0,38 *	4,50	<0,01	0,34 *
<i>Corallina</i>	5,04	0,02	0,39 *	4,19	0,03	0,26 *			
Ceramiales <sup>1</sup>	6,66	0,03	0,12 *	7,46	0,03	0,20 *	5,82	0,03	0,16 *
<i>Ulva</i>	2,91	<0,01	0,06 *	3,15	<0,01	0,13 *	39,79	10,74	0,38 *
Rhodymeniales <sup>2</sup>	1,81	0,01	0,06 *	3,02	0,32	0,06 *	9,22	0,11	0,15 *
<i>Enteromorpha</i>	1,92	<0,01	0,03 n.s.						
<i>Glossophora</i>				1,34	0,62	-0,05 *			
<i>Chondrus</i>							1,92	5,79	0,04 n.s.
<i>Halopteris</i>							3,34	12,19	-0,10 *
<i>Chondria</i>							6,26	3,97	0,06 n.s.

1 = Ceramiales incluye *Ceramium* y *Pterosiphonia*.

2 = Rhodymeniales está compuesto en aproximadamente un 80% de *Rhodymenia* y pequeñas cantidades de *Cryptopleura* *Rhodoglossum* y otras.

TABLA 4

*A. punctatus*: Contenido de materia orgánica y nitrógeno en el alimento y eficiencia de asimilación para las algas *Lessonia* y *Ulva* (X = promedio, DS = desviación estándar)

*A. punctatus*: Algal contents of organic matter and nitrogen in the food, and efficiency of assimilation for the algae *Lessonia* and *Ulva* (X = mean, DS = standard deviation)

	CONTENIDO ALGAL						ASIMILACION					
	MATERIA ORGANICA			NITROGENO			MATERIA ORGANICA			NITROGENO		
	Nº	X	DS	Nº	X	DS	Nº	X	DS	Nº	X	DS
<i>Lessonia</i>	30	0,62	0,04	19	0,03	0,01	12	0,65	0,13	12	0,65	0,13
<i>Ulva</i>	17	0,68	0,07	16	0,04	0,01	8	0,71	0,13	8	0,84	0,08

pastoreador (grazer). Esto la diferenciaría de otros miembros herbívoros de este género presentes en las aguas de Australia y Nueva Zelanda para los cuales se ha descrito una estrategia de tipo ramoneador (browser) (véase Hom 1989).

En general, los patrones de selección dietaria de esta especie siguen las tendencias descritas para otros peces herbívoros, caracterizadas por el consumo preferencial de algas rojas y verdes por sobre las algas pardas (Montgomery & Gerking 1980, Horn *et al.*, 1982). La selección positiva de algas verdes por peces herbívoros ha sido atribuida al mayor contenido de nitrógeno, energía y digesti-

bilidad de estas algas (Paine & Vadas 1969, Montgomery & Gerking 1980, Benavides *et al.* 1986, Montgomery *et al.* 1989). El consumo preferencial de *Ulva* que exhibe *A. punctatus*, particularmente en la localidad de CE donde es abundante, probablemente se relaciona con el mayor contenido energético, de nitrógeno y digestibilidad de esta alga por sobre el alga parda *Lessonia*. En las localidades de Chile central (PT y QU), la disponibilidad ambiental de algas verdes es muy baja, por lo cual su aporte a la dieta es mínimo. Experimentos de selección en terreno realizados en PT, sin embargo, sugieren que la ausencia de estas algas en la zona submareal se debería a la fuerte

presión de pastoreo ejercida por el gremio de peces herbívoros (Ojeda *et al.* 1992)<sup>1</sup>.

Las algas rojas, en general, fueron seleccionadas positivamente en todas las localidades, destacando en particular *Gelidium chilense* en la zona central, la cual constituye uno de los ítemes principales en la dieta de *A. punctatus* en estas localidades. Los altos valores de selectividad observados para el alga calcárea *Corallina*, probablemente se deben a un efecto del muestreo, ya que éstas al momento de su remoción tendían a desarticularse y disgregarse. Esto último significó una subevaluación de su biomasa en el ambiente.

Las algas rojas poseen como compuesto de reserva el almidón florideo (Bold & Wynne 1978) un polímero de glucosa con enlaces alfa, que probablemente pueda ser hidrolizado por las enzimas digestivas de los teleósteos. Por otra parte, los componentes extracelulares de las rodofitas son dominados por gran variedad de azúcares unidos por enlaces alfa y beta. De acuerdo a Montgomery & Gerking (1980) una combinación de características que incluye la diversidad de los polisacáridos extracelulares, las lábiles uniones alfa y la amplia especificidad de sustrato de muchas glucosidasas pueden hacer a los carbohidratos extracelulares de rodofitas más susceptibles a la digestión que los de verdes y pardas.

Los valores negativos de selectividad observados en las algas pardas, *Lessonia*, *Glossophora* y *Halopteris* se explicaría básicamente por dos factores. Por una parte, para algas pardas se ha descrito la presencia de defensas químicas fundamentalmente fenoles (Ragan & Jensen 1987, Steinberg 1989), las cuales son probablemente las defensas químicas más comunes en zonas templadas (Geiselman & McConnell 1981, Steinberg 1985, Steinberg 1989) y que han demostrado ser eficientes deterrentes de peces herbívoros (Paul & Hay 1986, Targett *et al.* 1986, Paul *et al.* 1990). Además, debido al hecho que hasta el momento no se ha descrito en peces la presencia de enzimas capaces de cortar los enlaces beta de los polisacáridos (Cowey &

Sargent 1979), y que estas uniones están presentes tanto en las paredes celulares como en los polisacáridos de reserva de estas algas, por esto serían más difícilmente digeribles que las algas rojas y verdes (Montgomery & Gerking 1980, Horn 1989).

En general esta especie presenta una dieta mixta en las tres localidades; se ha afirmado que el hecho de consumir varios ítemes dietarios les permite a los herbívoros suplementar las carencias de su alimento particularmente de nutrientes y energía, reducir el tiempo de búsqueda y así disminuir el riesgo de depredación, responder a cambios en la calidad de la dieta (Westoby 1974), y minimizar el consumo de componentes secundarios deletéreos (Freeland & Janzen 1974, Kitting 1980, Mattson 1980).

*A. punctatus* carece de algunas de las modificaciones estructurales presentes en otros peces herbívoros consideradas modificaciones avanzadas dentro de este grupo, que permiten la trituración mecánica de las algas, como mandíbulas faríngeas o estómagos fuertemente musculares (Lobel & Ogden 1981, Lobel 1981). En cambio esta especie posee un estómago que presenta un pH marcadamente ácido, y un largo intestino alcalino. La importancia del pH como mecanismo de lisis química de las paredes celulares de las algas ha sido sugerido por varios autores (Bowen 1976, Payne 1978, Lobel 1981, Getachew 1989). El pH ácido facilitaría la liberación de los nutrientes contenidos dentro de las células, aun cuando el mecanismo específico de acción permanece desconocido. La presencia de un intestino largo, característica de la mayoría de los peces herbívoros (Horn 1989), por una parte aumenta el tiempo de retención del alimento a la vez que incrementa la eficiencia en la extracción de los nutrientes por parte del animal (Sibly 1981). Esto permite explicar los altos valores de asimilación observados para *Ulva* y *Lessonia*, los cuales se encuentran dentro de los más altos reportados anteriormente en la literatura (véase Horn 1989).

En conclusión, nuestros resultados indican que *A. punctatus* es un herbívoro funcional, generalista y abundante en los ensambles de peces litorales de la costa norte-centro de Chile. El grado de selectividad dietaria que exhibe esta especie por consumir algas verdes y rojas sugiere una conducta de optimización durante

<sup>1</sup> OJEDA FP, AG BENAVIDES & ATC PALMA (1992) Rol ecológico de los peces herbívoros en el submareal rocoso de la costa de Chile: una evaluación experimental. Resúmenes XII Jornadas de Ciencias del Mar, Santiago.

el forrajeo similar a las descritas para otros peces herbívoros (Horn 1983). Estimaciones de las demandas energéticas mínimas de esta especie reportados por Benavides (1990), de los valores de asimilación de las algas que consume, de sus densidades poblacionales y de las cantidades de biomasa algal presente en las localidades estudiadas, sugieren para esta especie un importante rol ecológico en la estructuración de las comunidades de algas submareales, aspecto que requerirá ser evaluado experimentalmente en futuras investigaciones.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a J.M. Fariña, I. Kong, A. Palma y E. Varas por su ayuda en terreno, a L.S. Fuentes por su colaboración en el análisis de las muestras, a P. Camus por la determinación taxonómica de las algas, y a M. Lima y dos revisores anónimos por comentarios y sugerencias al manuscrito. C.W. Cáceres dispuso de la beca DIUC. Este trabajo fue financiado por proyectos Fondecyt 0349/89 y 0753/91 ambos a F.P.O.

#### LITERATURA CITADA

- BENAVIDES AG, F BOZINOVIC, JM CANCINO & L YATES (1986) Asimilación de algas por dos peces del litoral chileno: *Syciases sanguineus* (Gobiesocidae) y *Aplodactylus punctatus* (Aplodactylidae). Medio Ambiente 8: 21-26.
- BENAVIDES AG (1990) Variación ontogenética de la capacidad para asimilar algas de *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae). Tesis de Magíster, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 80 pp.
- BOLD HC & MJ WYNNE (1978) Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall, New Jersey.
- BOWEN SH (1976) Mechanism for digestion of detrital bacteria by the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters). Nature 260: 137-138.
- CAMUS PA & FP OJEDA (1992) Scale-dependent variability in stands of the subtidal kelp *Lessonia trabeculata* from northern and central Chile: density profiles and morphometric relationships. Marine Ecology Progress Series 90: 193-200.
- COWEY CR & JR SARGENT (1979) Nutrition. In WS Hoar, DJ Randall & JR Brett (eds). Fish Physiology, Vol VIII: 1-69. Academic Press Inc, New York.
- EARLE SA (1972) The influence of herbivorous on the marine plants of Great Lameshur Bay, with annotated list of plants. Bulletin of the Natural History Museum, Los Angeles County 14: 17-44.
- EDWARDS TW & MH HORN (1982) Assimilation efficiency of a temperate-zone intertidal fish (*Cebidichthys violaceus*) feeds diets of macroalgae. Marine Biology 67: 247-253.
- FREELAND WJ & DH JANZEN (1974) Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. American Naturalist 108: 269-289.
- GEISELMAN JA & OJ MCCONELL (1981) Polyphenols in brown algae *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*: chemical defenses against the marine herbivorous snail, *Littorina littorea*. Journal of Chemical Ecology 7: 1115-1133.
- GETACHEW T (1989) Stomach pH, feeding rhythm and ingestion rate in *Oreochromis niloticus* L. (Pisces: Cichlidae) in Lake Awasa: Ethiopia. Hydrobiologia 174: 43-48.
- HAY ME (1981) The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. Ecology 62: 739-750.
- HAY ME (1984) Patterns of fish and urchin grazings on Caribbean coral reefs: are previous results typical? Ecology 65: 446-454.
- HORN MH (1983) Optimal diets in complex environments: feeding strategies of two herbivorous fishes from a rocky intertidal zone. Oecologia 58: 345-350.
- HORN MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. Oceanography and Marine Biology Annual Review 27: 167-272.
- HORN MH (1992) Herbivorous fishes: feeding and digestive mechanisms. In: DM John, SJ Hawkins & JH Price (eds). Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos: 339-362. Clarendon Press, Oxford.
- HORN MH, SN MURRAY & TW EDWARDS (1982) Dietary selectivity in the field and food preferences in the laboratory for two herbivorous fishes (*Cebidichthys violaceus* and *Xiphisther mucosus*) from a temperate intertidal zone. Marine Biology 67: 237-246.
- HORN MH & MA NEIGHBORN (1984) Protein and nitrogen assimilation as a factor predicting the seasonal macroalgal diets of the monkeyface Prickleback. Transactions of American Fishery Society 113: 388-396.
- KITTING CL (1980) Herbivore-plant interactions of individual limpet maintaining a mixed diet of intertidal marine algae. Ecological Monographs 50: 527-550.
- LECHOWICZ MJ (1982) The sampling characteristics of electivity indices. Oecologia 52: 22-30.
- LEWIS SM (1985) Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. Oecologia 65: 370-375.
- LEWIS SM (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of caribbean reef community. Ecological Monographs 56: 183-200.
- LITTLER MM & DS LITTLER (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of a functional form model. American Naturalist 116: 25-44.
- LOBEL PS (1981) Trophic biology of herbivorous reef fishes: Alimentary pH and digestive capabilities. Journal of Fish Biology 19: 365-397.
- LOBEL PS & JC OGDEN (1981) Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. Marine Biology 64: 173-185.
- McKENZIE H & H WALLACE (1954) The Kjeldahl determination of nitrogen: A critical study of digestion conditions-temperature, catalyst, and oxidizing agent. Australian Journal of Chemistry 7: 55-70.
- MATTSON WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 119-161.
- MIRANDA O (1973) Calendario ictiológico de San Antonio. 3 Biología de la Jerguilla (*Aplodactylus punctatus*). Biología Pesquera, Chile 6: 25-43.
- MONTGOMERY WL (1980) Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 47: 9-24.

- MONTGOMERY WL & SD GERKING (1980) Marine macroalgae as foods for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes* 5: 143-153.
- MONTGOMERY WL, AA MYRBERG & L FISHELSON (1989) Feeding ecology of surgeonfishes (Acanthuridae) in the Northern Red Sea, with particular reference to *Acanthurus nigrofuscus* (Forsskal). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 32: 179-207.
- MORENO CA, WE DUARTE & JH ZAMORANO (1979) Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso: una explicación ecológica. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 12: 169-178.
- NEUDECKER S (1979) Effects of grazing and browsing fishes on the zonation of corals in Guam. *Ecology* 60: 666-672.
- OGDEN JC & PS LOBEL (1978) The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental Biology of Fishes* 3: 49-63.
- OJEDA FP & JH DEARBORN (1990) Diversity, abundance, and spatial distribution of fishes and crustaceans in the rocky subtidal zone of the gulf of Maine. *Fishery Bulletin U.S.* 88: 403-410.
- PAINE RT & RL VADAS (1969) Caloric values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. *Marine Biology* 4: 79-86.
- PAYNE AI (1978) Gut pH and digestive strategies in estuarine grey mullet (Mugilidae) and tilapia. (Cichlidae). *Journal of Fish Biology* 13: 627-629.
- PAUL VJ & ME HAY (1986) Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Marine Ecology Progress Series* 33: 255-264.
- PAUL VJ, SG NELSON & HR SANGER (1990) Feeding preferences of adult and juvenile rabbitfish *Siganus argenteus* in relation to chemical defenses of tropical seaweeds. *Marine Ecology Progress Series* 60: 23-34.
- PEARRE S (1982) Estimating prey preference by predator: uses of various indices, and a proposal of another based on Chi-square. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 39: 914-923.
- QUAST JC (1968) Fish fauna of the rocky inshore zone. *Fishery Bulletin U.S.* 139: 35-36.
- RAGAN MA & A JENSEN (1987) Quantitative studies on brown algal phenols II Seasonal variation in polyphenol content of *Ascophyllum nodosum* (L) Le Jol. and *Fucus vesiculosus* (L). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 34: 245-258.
- RANDALL JE (1967) Food habits of reef fishes of the west Indies. *Studied in Tropical Oceanography*, Miami 5: 665-847.
- RUSSELL BC (1983) The food and feeding habits of rocky reef fish of north-eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 17: 121-145.
- SIBLY RM (1981) Strategies of digestion and defecation. En: CR Townsend & P Calow (eds). *Physiological ecology: An evolutionary approach to resource use*; pp. 109-139. Blackwell Scientific Publications, London.
- SIEGEL S & NJ CASTELLAN JR (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2<sup>a</sup> Ed. McGraw-Hill Book Company.
- STEINBERG PD (1985) Feeding preferences of *Tegula funebris* and chemical defenses of marine brown algae. *Ecological Monographs* 55: 333-349.
- STEINBERG PD (1989) Biogeographical variation in brown algal polyphenolics and other secondary metabolites: comparison between temperate Australasia and North America. *Oecologia* 78: 373-382.
- TARGETT NM, TE TARGETT, NH VROLIK & JC OGDEN (1986) Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology* 92: 141-148.
- WESTOBY M (1974) What are the biological bases of varied diets? *American Naturalist* 112: 627-631.
- ZAR JH (1974) *Biostatistical analysis*. Prentice-Halls Inc. USA.