

VARIACION ONTOGENETICA DE LA CAPACIDAD PARA ASIMILAR
ALGAS DE Aplodactylus punctatus
(PISCES : APLODACTYLIDAE)

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con Mención en Zoología

Facultad de Ciencias

ALFREDO GONZALO BENAVIDES LUCK

Director de Tesis: Dr. Juan M. Cancino C.
Profesor patrocinante: Dr. Mario Rosenmann A.

1990



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

ALFREDO GONZALO BENAVIDES LUCK

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Tutor:

Dr. Juan Cancino C.

Juan Cancino C.

Profesor Patrocinante:

Dr. Mario Rosenmann

Mario Rosenmann

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Nelson Diaz

Dr. Jose Valencia

Dra. Irma Vila

Nelson Diaz
José Valencia
Irma Vila



DEDICADA A MIS PADRES Y A CONSTANZA



AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer de manera muy especial a los Dres. Juan Cancino y Mario Rosenmann, por el apoyo y amistad que me han brindado durante la realización de la presente tesis. De ellos he recibido un ejemplo de lo que es un científico y maestro difícil de igualar. Quiero agradecer también al Dr. Patricio Ojeda su significativo apoyo y amistad durante el último año de desarrollo de esta tesis.

A lo largo de estos años de trabajo he recibido la ayuda de varios amigos y colegas. Quiero mencionar con especial afecto a Ximena Arenas, Marcelo Bobadilla, Francisco Bozinovic, Rodrigo Bustamante, Heriberto Guajardo, Marco Mendez, Atilio Morgado, Mauricio Muñoz (a quien debo mis primeras lecciones de buceo), Carlos Oberti, Sonia Orellana, María Cristina Orellana y Claudio Ramírez. A todos ellos y a los que he olvidado mencionar, muchas gracias.

Deseo agradecer particularmente a Contanza Godoy, por la confección de las figuras e incondicional apoyo. También a Cristian Cáceres y Leopoldo Fuentes por su inestimable ayuda en la identificación de material en el laboratorio.



La presente tesis fue desarrollada en la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica de Chile, por lo que quisiera agradecer las facilidades recibidas en las personas del Director del Departamento de Ecología, Doctor Patricio Sánchez. Así como también al Dr. Juan Carlos Castilla y al personal de apoyo de ECIM, Señores Gustavo Sanhueza y Bernardino Quinchalef.

Agradezco al Dr. Bernabé Santelices el haberme facilitado sus estanques de cultivo e infraestructura en ECIM.

Quiero agradecer a Patricio Camus, Dres. Juan Cancino, Patricio Ojeda, Jose Valencia, Irma Vila y Nelson Díaz por sus comentarios y sugerencias al manuscrito de esta tesis.

Esta tesis fue financiada por los proyectos DIT N-2594 de la Universidad de Chile (al Dr. Mario Rosenmann) y FONDECYT 0349/89 (al Dr. Patricio Ojeda). Además recibí el apoyo de la dirección de pre-grado de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Chile, mediante el otorgamiento de una beca de memorista externo.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de figuras.....	v
Lista de tablas.....	viii
Lista de abreviaturas.....	ix
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiv
1 Introducción.....	1
1.2 Objetivo general.....	7
1.3 Objetivos específicos.....	7
1.4 Hipótesis central.....	8
2 Materiales y métodos.....	9
2.1 Recolección de ejemplares.....	9
2.2 Análisis de dieta.....	10
2.3 Experimentos de alimentación.....	11
2.4 Determinación de la digestibilidad.....	14
2.5 Consumo de oxígeno.....	15
2.6 Cálculo del balance energético.....	20
2.7 Experimentos de selección de alimento.....	21
3 Resultados.....	23
3.1 Morfometría.....	23
3.2 Análisis de dieta.....	28
3.3 Tiempo de tránsito del alimento.....	37
3.4 Digestibilidad.....	40
3.5 Consumo de oxígeno.....	44
3.6 Balance energético y requerimiento teórico de alimento.....	48
3.7 Selección de alimento.....	51
4 Discusión.....	54
5 Conclusiones.....	65
6 Bibliografía.....	67

LISTA DE FIGURAS

Página

- FIGURA 1 Frondas de Lessonia trabeculata ofrecidas como alimento antes (A) y después del consumo (B)..... 13
- FIGURA 2 Representación esquemática de la cámara metabólica y las conexiones de ingreso y salida de agua de mar..... 17
- FIGURA 3 Esquema general del sistema usado para medir las tasas de consumo de oxígeno..... 18
- FIGURA 4 Relación entre el peso corporal húmedo (W) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es: $\text{Log } W(\text{g}) = -6,70 + 3,70 \log \text{LT}(\text{cm})$ (n=98, $r^2=0,75$, $p < 0,001$). 38 puntos están superpuestos..... 24
- FIGURA 5 Relación entre la longitud del tracto digestivo (LTD) y la longitud total de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{Log } \text{LTD}(\text{cm}) = -2,88 + 2,12 \text{Log } \text{LT}(\text{cm})$ (n=98, $r^2=0,64$, $p < 0,001$). 25 puntos están superpuestos..... 25
- FIGURA 6 Relación entre la razón largo del tracto digestivo/longitud total (RA) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{RA} = -0,314 + 0,11 \text{LT}(\text{cm})$ (n=98, $r^2=0,29$, $p < 0,001$). 22 puntos están superpuestos..... 26
- FIGURA 7 Relación entre el peso húmedo del tracto digestivo vacío (WTD) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es $\text{Log } \text{WTD}(\text{g}) = -8,35 + 3,25 \text{Log } \text{LT}(\text{cm})$ (n=98, $r^2=0,51$, $p < 0,001$). 14 puntos están superpuestos..... 27
- FIGURA 8 Relación entre el peso del tracto digestivo vacío (WTD) y la longitud del tracto digestivo (LTD) en Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{WTD}(\text{g}) = -12,01 + 0,33 \text{LTD}(\text{cm})$ (n=98, $r^2=0,60$, $p < 0,001$). 20 puntos están superpuestos..... 29

- FIGURA 9 Relación entre el peso del contenido del tracto digestivo (WCON) y la longitud total de Aplodactylus punctatus (LT). La ecuación de regresión es: $\text{Log WCON(g)} = -11,82 + 4,30 \text{ LogLT(cm)}$ (n=96, $r^2=0,53$, $p<0,001$) 19 puntos están superpuestos..... 30
- FIGURA 10 Relación entre el peso del contenido del tracto digestivo (WCON) y la longitud del tracto digestivo de Aplodactylus punctatus (LTD). La ecuación de regresión es : $\text{Log WCON(g)} = -7,35 + 2,28 \text{ LogLTD(cm)}$ (n=96, $r^2=0,53$, $p<0,001$). 19 puntos están superpuestos..... 31
- FIGURA 11 Relación entre la razón del peso del contenido del tracto digestivo dividido por la longitud total de los individuos (RWLT) y la longitud total de Aplodactylus punctatus (LT). La ecuación de regresión es : $\text{RWLT} = -3,53 + 0,13 \text{ LT(cm)}$ (n=94, $r^2=0,31$, $p<0,001$). 12 puntos están superpuestos..... 32
- FIGURA 12 Cuociente entre la biomasa de invertebrados y de algas, encontradas en tractos digestivos de Aplodactylus punctatus (TRP), graficado en función de la longitud total de los individuos(LT). La ecuación de regresión es : $\text{TRP} = 0,074 + 0,002 \text{ LT(cm)}$ (n=96, $r^2=0,13$, $p<0,003$). 42 puntos están superpuestos..... 36
- FIGURA 13 Relación entre el porcentaje de invertebrados y de algas en los tractos digestivos de Aplodactylus punctatus, y la longitud total de los individuos. Los valores han sido promediados (previa transformación angular), agrupándolos por rangos de talla. (n) indica el número de tractos digestivos por rango de talla..... 38
- FIGURA 14 Relación entre el tiempo de tránsito (tTRA) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{tTRA(h)} = -40,26 + 2,26 \text{ LT(cm)}$ (n=8, $r^2=0,92$, $p<0,002$)..... 39
- FIGURA 15 Relación entre la digestibilidad de materia orgánica (DIMO) con una dieta de

Lessonia trabeculata, calculada según Sibly (1981), y la longitud total (LT) de ejemplares de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $DIMO=0,076+0,016 \text{ LT (cm)}$ (n=12, $r^2=0,67$, $p<0,001$)..... 42

FIGURA 16 Relación entre la digestibilidad de proteínas (DIPR) con dieta de Lessonia trabeculata, calculada según Sibly (1981), y la longitud total (LT) de ejemplares de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $DIPR=0,090+0,016 \text{ LT (cm)}$ (n=12, $r^2=0,64$, $p<0,001$)..... 43

FIGURA 17 Relación entre el consumo de oxígeno (M) y el peso húmedo (W) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{Log } M(\text{mgO}_2\text{h}^{-1})=-0,67+0,70 \text{ W(g)}$ (n=8, $r^2=0,94$, $p<0,001$)..... 46

FIGURA 18 Relación entre el consumo peso-específico de oxígeno (M) y el peso húmedo (W) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es : $\text{Log } M(\text{mgO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1})= -0,67-0,30\text{LogW (g)}$ (n=8, $r^2=0,71$ $p<0,008$)..... 47

FIGURA 19 Relaciones entre el requerimiento teórico de frondas frescas de Lessonia trabeculata calculada para metabolismo sin actividad (CPH, línea segmentada) y con actividad (CPHC, línea punteada), y el peso húmedo de Aplodactylus punctatus. También se grafica, para los mismos individuos, el valor calculado del peso del contenido del tracto digestivo (WCON, línea continua), como estimador del consumo. Las ecuaciones de regresión son: $\text{Log CPH(g)}= 0,029+0,47 \text{ LogW(g)}$ (n=8, $r^2=0,86$, $p<0,001$) y $\text{log CPHC(g)}=0,673 + 0,47 \text{ LogW(g)}$ (n=8, $r^2=0,85$, $p<0,002$)..... 52

LISTA DE TABLAS

Página

TABLA 1	Contenido de 96 tractos digestivos de <u>A. punctatus</u> clasificados por taxa. El peso total analizado es 4605,9 g. N° indica el número de tractos en que fue encontrado el item. (%FQ indica su porcentaje con respecto al número total de tractos analizados. PT(g) es el peso total (en gramos) encontrado para cada item. %P.TOTAL indica su porcentaje con respecto al peso total de todos los ítemes encontrados. * indica un porcentaje < 0,01	34-35
TABLA 2	Experimentos de alimentación usando <u>Lessonia trabeculata</u> como alimento. IDEN= identificación del ejemplar. LT=longitud total en cm. tRET=tiempo de tránsito del alimento en horas. RtRET=razón tRET/LT. DIMO=digestibilidad de materia orgánica. RDIMO=razón DIMO/LT. DIPR=digestibilidad de proteína bruta. RDIPR=razón DIPR/LT. Los puntos indican que la determinación no pudo ser realizada.....	41
TABLA 3	Contenido de materia orgánica (MO) y de proteína (PR) de las algas usadas como alimento en los experimentos de digestibilidad. La proteína fue calculado sobre la base del contenido de nitrógeno. R = rango, valor mínimo y máximo observado.....	41
TABLA 4	Consumo de oxígeno en <u>Aplodactylus punctatus</u> . W=Peso húmedo en gramos. M=Consumo de oxígeno en mgO_2h^{-1} y en $mgO_2g^{-1}h^{-1}$	45
TABLA 5	Selección de alimento por <u>Aplodactylus punctatus</u> . ID es el número del ejemplar. LT es su longitud total. CU consumo de <u>Ulva</u> en gramos. CL consumo de <u>Lessonia</u> en gramos. PROP U/L : proporción de <u>Ulva</u> ofrecida con respecto a <u>Lessonia</u> en gramos. X^2 valor del estadístico para la comparación del consumo de <u>Ulva</u> frente a <u>Lessonia</u> . p es la probabilidad que el consumo sea en la proporción ofrecida. DIUL digestibilidad de materia orgánica de <u>Ulva</u> . DILE digestibilidad de materia orgánica de <u>Lessonia</u>	53

LISTA DE ABREVIATURAS

- CPH = Requerimiento teórico, en gramos, de frondas frescas de Lessonia trabeculata, calculado sobre la base de un presupuesto energético que considera el metabolismo estandar (sin actividad).
- CPHC = Requerimiento teórico, en gramos, de frondas frescas de Lessonia trabeculata, calculado sobre la base de un presupuesto energético que considera el metabolismo de rutina (con actividad).
- DILE = Digestibilidad de materia orgánica de Lessonia trabeculata.
- DIMO = Digestibilidad de materia orgánica, calculada egún la ecuación de Sibly (1981).
- DIPR = Digestibilidad de proteína, calculada según la ecuación de Sibly (1981).
- DIUL = Digestibilidad de materia orgánica de Ulva.
- Ho = Hipótesis nula, en términos estadísticos.
- Log = Logaritmo natural.
- LS = Longitud estandar del pez, en cm.
- LT = Longitud total del pez, en cm.
- LTD = Longitud del tracto digestivo, en cm.
- M = Consumo de oxígeno.
- PAL = Porcentaje de biomasa, peso húmedo, de algas en el tracto digestivo de un ejemplar.
- PIN = Porcentaje de biomasa, peso húmedo, de invertebrados en el tracto digestivo de un ejemplar.
- RA = Razón entre el largo del tracto digestivo cm y

la longitud total del ejemplar cm.

- RP = Razón entre el porcentaje de biomasa de invertebrados y el porcentaje de biomasa de algas, en el tracto digestivo de un ejemplar.
- RTL = Razón entre la duración del tránsito del alimento y la longitud del tracto digestivo de los ejemplares, calculada según la ecuación que relaciona la longitud total y la longitud del tracto digestivo.
- RWLT = Razón entre el peso húmedo del contenido del tracto digestivo g y la longitud total del ejemplar cm.
- TRP = Transformada angular de RP.
- tTRA = Tiempo de tránsito del alimento, en h.
- W = Peso húmedo del ejemplar, en g.
- WCON = Peso húmedo del contenido del tracto digestivo de un ejemplar, en g.
- WTD = Peso húmedo del tracto digestivo vacío, en g.

RESUMEN

En la literatura existen ejemplos de peces capaces de asimilar materia y energía de las algas que consumen. Esta capacidad se asocia a la presencia de tractos digestivos largos, que posibilitarían la digestión de materiales de baja calidad nutricional. Sin embargo no existe evidencia experimental demostrando que el alargamiento del tracto digestivo incrementa la capacidad para digerir algas. La búsqueda de esta evidencia es el objetivo principal de esta tesis.

Aplodactylus punctatus es un pez que en las costas de Chile consume y digiere algas. Evidencias preliminares indican que durante su ontogenia cambia desde una dieta omnívora a una herbívora y aumenta la longitud del tracto digestivo.

Se estudió si durante la ontogenia de A. punctatus existe efectivamente un cambio en la dieta, en la morfometría del tracto digestivo y en la capacidad para digerir las algas. Se recolectó en el submareal de Punta de Tralca 120 ejemplares de A. punctatus, de 18,5 a 43 cm de longitud total. Se realizaron experimentos de consumo de Lessonia trabeculata, con ejemplares de distinto tamaño, en

condiciones de laboratorio. La digestibilidad de materia orgánica y proteínas se cuantificó según la ecuación propuesta por Sibly (1981).

Se midió el consumo de oxígeno de ocho ejemplares, para estimar las demandas energéticas mínimas, y con estos datos se calculó un consumo teórico de Lessonia necesario para satisfacerlas. Este consumo teórico fue comparado con el peso húmedo de algas encontrado en el tracto digestivo de los ejemplares analizados.

En los peces recolectados, la longitud del tracto digestivo se correlaciona positivamente con la talla (LT). El largo relativo del tracto digestivo varió entre 2,3 veces LT, para el pez más pequeño, a 4,8 veces LT para el de mayor tamaño. Los individuos de tallas menores a 30 cm consumieron una mayor proporción de invertebrados (17,2 %) que los individuos de tamaño mayor (0,3 %), predominando en estos últimos el consumo de frondas de Lessonia trabeculata. El índice de digestibilidad medido para frondas aumentó de 0,40 a 0,80 en peces de 18,5 a 43 cm de longitud total respectivamente. El tiempo de tránsito del alimento aumentó de 28 a 52 h para los mismos ejemplares. La demostración experimental de la asociación entre el aumento de la longitud del tracto digestivo, el tiempo de tránsito del alimento con un incremento en la capacidad

para digerir algas, constituye la primera evidencia conocida para peces.

Al comparar el consumo estimado de alga con los requerimientos teóricos de Lessonia trabeculata, para cubrir las demandas energéticas estimadas por respiración, se encontró que los peces de tallas inferiores a aproximadamente 30 cm incurrirían en un balance energético negativo si consumieran exclusivamente esta alga. Esta podría ser una razón energética que justifica la inclusión de invertebrados en la dieta de estos ejemplares.

ABSTRACT

Several studies in the literature show that fishes are able to assimilate energy and matter from the algae they consume. This ability has been usually associated with long digestive tracts, and regarded as a feature facilitating the digestion of low-quality food items. However, experimental evidence showing that an increase in the length of the digestive tracts increases the ability for digesting algae is lacking in fishes. The search for this evidence is the main goal of this thesis.

Along the Chilean coast, Aplodactylus punctatus, was described as herbivorous fish, capable to digest algae. Furthermore, it was suggested that during ontogeny a shift from omnivory to herbivory takes place, supposed to be associated with a length increase of digestive tracts.

In this thesis I studied whether or not a shift in diet exists in A. punctatus' ontogeny, and how this is correlated with both the morphology of the digestive tract and the ability for digesting algae.

One hundred and twenty specimens were collected subtidally in Punta de Tralca (Central Chile). The length of the digestive tract and the diet composition were

analyzed. Fronds of the brown kelp Lessonia trabeculata were offered to A. punctatus of different sizes under laboratory conditions to determine the fish ability for digesting algae. The digestibility of both proteins and organic matter, were calculated according to Sibly (1981).

Oxygen consumption rates were determined for eight specimens which allowed an energy budgets to be calculated and a theoretical consumption of L. trabeculata to be predicted. These theoretical food requirements were compared with the observed consumption.

The digestive tract of A. punctatus sharply increases in length as the fish grows. The relative length of the digestive tracts ranged between 2.3 times fish total length for the smallest fish collected to 4.8 times for the largest one. The individuals smaller than 30 cm had higher percentage of invertebrate biomass in their digestive tracts (17.23 %), than larger individuals (0.30 %). The main food item found in the larger fish were fronds of the brown macroalgae L. trabeculata. The ability for digesting this food item increases from 0.40 to 0.80, organic matter digestibility, as fish increases from 18.5 to 43 cm. Moreover, an increase in food throughput time, transit time, from 28 to 52 h was observed for the same specimens. These results agree well with the model proposed by Sibly

(1981), constituting whatsoever the first experimental evidence of this phenomenon in fishes.

The energy budget calculated using oxygen consumption measurements as an index of energy requirements, showed that specimens smaller than 30 cm would incur in a negative energy balance if L. trabeculata were the only food item consumed. This could be energetic reason for the inclusion of invertebrates in the diet observed in small specimens.

1 INTRODUCCION

Los seres vivos pueden ser considerados como sistemas termodinámicamente abiertos que están en continuo intercambio de materia y energía con su medio (Wiegert 1968, Rios 1979, Bozinovic et al. 1988). La evaluación cuantitativa del balance energético, junto a los diversos factores que pueden influir sobre él, constituyen elementos importantes para comprender la ecología de una especie.

La energía que una especie requiere para persistir en el tiempo, proviene necesariamente de su medio. La forma en que esta energía es adquirida está relacionada con la morfología, funcionalidad y conducta del organismo en cuestión (Townsend & Calow 1981).

Entre los vertebrados, los peces exhiben una gran diversidad de hábitos de alimentación (Kapoor et al. 1975, Hyatt 1979). En general, se afirma que los peces de aguas templadas son más generalistas que los peces de aguas tropicales. Entre estos últimos se encuentran numerosas especies de hábitos de alimentación muy especializados (Hyatt 1979), siendo la herbivoría una forma especializada de alimentación frecuente en los peces de aguas cálidas y escasa en peces de aguas templadas (Choat 1982). Se

argumenta que la escasez relativa de peces herbívoros en agua templadas se debería a que fue el trópico el centro de origen y radiación de los peces Percoideos, grupo que incluye la mayoría de la familias de peces herbívoros conocidas. Dado que estos peces representan formas avanzadas y recientes de Percoideos, del Cenozoico, no habría transcurrido el tiempo evolutivo suficiente para que este grupo haya desarrollado las adaptaciones para tolerar las bajas temperaturas típicas de las aguas templadas (Mead 1970, Fange & Grove 1979). Además algunos autores han sugerido que los peces de estas zonas, cuando ingieren algas, lo hacen de manera accidental al consumir epibiontes asociados a ellas (Quast 1968, Gerking 1984). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que existen peces de aguas templadas que discriminan entre las algas que consumen (Horn et al. 1982), y que además, son capaces de digerir y asimilar el material vegetal consumido (Montgomery & Gerking 1980, Edwards & Horn 1982, Horn & Neighbors 1984, Horn et al. 1986, Benavides et al. 1986).

Al analizar las distintas descripciones de peces herbívoros encontradas en la literatura se concluye que lo que se entiende por herbívoro cambia según el ámbito de operación del autor. Esto hace necesario la clarificación de esta definición. Para los ecólogos, un herbívoro es un

organismo que extrae material vegetal del ambiente (Choat 1982). Para el fisiólogo un herbívoro es el que asimila el material vegetal que consume (Cowey & Sargent 1979). Actualmente se tiende a aceptar este último concepto, por lo tanto, la demostración final de herbivoría requiere de la evidencia de que el organismo posea la capacidad para digerir los tejidos de las macrófitas (Edwards & Horn 1982). Debido a esta diversidad de definiciones de herbivoría, es que existen peces que han sido descritos como herbívoros ya que consumen algas, pero está por demostrarse si ellos lo son en términos fisiológicos.

Para los herbívoros en general, y los peces en particular, el nitrógeno y la energía disponible en la dieta constituyen un factor limitante debido al bajo contenido de éste en los vegetales (Mattson 1980, Crawley 1983, Horn & Neighbors 1984, Horn et al. 1986). Para los peces podría sumarse que en general, son altamente dependientes de la ingesta de aminoácidos para la síntesis proteica (Mattson 1980), y las proteínas constituyen su mayor fuente energética (Brett & Groves 1979). Por este motivo, la cuantificación de la asimilación del nitrógeno es importante para el estudio de la capacidad que un pez posee para aprovechar el material vegetal que consume.

Estudios del comportamiento alimentario de peces en ambientes naturales, y en condiciones de laboratorio, muestran que en general la conducta de los peces concuerda con las predicciones del modelo de forrajeo óptimo (revisión en : Horn 1989). Sin embargo, dado que el contenido de nitrógeno en las algas suele ser limitante, se hace necesario considerar tanto el contenido de energía como el de este elemento para explicar la conducta alimentaria de los peces (Lobel & Ogden 1981, Horn 1989).

Según el modelo planteado por Sibly (1981), los organismos que consumen alimentos de baja calidad nutricional, como los peces herbívoros que ingieren algas, deberían presentar tubos digestivos comparativamente más largos y con un mayor tiempo de tránsito del alimento, que los peces carnívoros que consumen alimentos de alto valor nutritivo. Esto haría posible que los herbívoros procesen mas alimento por unidad de tiempo. Se ha sugerido también, que una mayor longitud del tubo digestivo incrementaría la capacidad de los peces para digerir proteínas y otros nutrientes, debido al mayor tiempo de exposición de la ingesta a la acción de las enzimas proteolíticas (Hofer & Shiemer 1981).

La longitud del tracto digestivo (LTD), en relación al tamaño total del pez, (LT) es mayor en los herbívoros que en los carnívoros (Kapoor et al. 1975, Montgomery 1977, Bond 1979, Hoffer 1988). Por lo tanto, la relación LTD/LT podría ser un factor determinante para que el pez pueda satisfacer sus demandas energéticas y nutritivas consumiendo sólo macroalgas. Sin embargo, hasta hoy no existe evidencia experimental de que el aumento de la razón LTD/LT en una especie aumente su capacidad para digerir algas.

Varias especies de peces de aguas chilenas consumen algas (Mann 1954, Moreno et al. 1979, Pizarro 1981, Cancino & Castilla 1988). Una de estas especies es Aplodactylus punctatus (Valenciennes), conocida comúnmente como Jerguilla, que habita desde el Golfo de Arauco hasta las costa Norte del Perú (Mann 1954, Chirichigno 1974). Varios autores la han considerado herbívora (Guichenot 1848, Mann 1954, Miranda 1973, Moreno et al. 1979, Pizarro 1981). Sin embargo, evidencias preliminares de la dieta de individuos de distinto tamaño (Moreno, com. pers.), sugieren que existiría un cambio de dieta durante su ontogenia, pasando de omnivoría en peces menores a 30 cm de LT a herbivoría en peces de mayor tamaño. El cambio de dieta sería concomitante con el aumento del largo del tracto digestivo,

en relación al tamaño corporal, durante el desarrollo (Cancino et al. 1985). Esta misma relación entre el cambio en la dieta y el aumento de la razón LTD/LT durante la ontogenia, fue descrita para otros peces, entre los que se incluyen Kiphosis cornelii, que pasa de una dieta omnívora a una herbívora (Rimmer 1984), y Cebidichthys violaceus que cambia de una carnívora a una herbívora (Montgomery 1977). Este cambio morfométrico en el tracto digestivo facilitaría la digestión de algas. Sin embargo, estos autores no cuantificaron la digestión y asimilación de las algas en estas dos especies.

Una forma de evaluar la capacidad de un organismo para asimilar lo que consume, es usando marcadores de digestión. Conover (1966) usó de la ceniza como marcador de digestión en copépodos. Posteriormente este método, por su sencillez y rapidez, fue aplicado a una gran diversidad de organismos incluyendo peces (Montgomery & Gerking 1980, Edwards & Horn 1982, Hofer & Shiemer 1983). Sin embargo, el propio Conover (1966), y recientemente Bjorndal (1985), puntualizan que para usar la ceniza como marcador de digestión es necesario demostrar previamente que no es asimilada por el organismo. Para el caso de Aplodactylus punctatus, Benavides et al. (1986) mostraron que la ceniza es asimilada, por lo que recomiendan usar el método

directo y la ecuación de digestibilidad propuesta por Sibly (1981).

Por lo tanto, Aplodactylus punctatus es un buen material experimental para verificar la hipótesis que el aumento en la relación LTD/LT produce un aumento de la capacidad para asimilar algas. Si se mide el consumo de oxígeno de organismos de distinto tamaño se pueden estimar las demandas energéticas del pez y calcular si son satisfechas consumiendo algas. La estimación de las demandas energéticas de los organismos mediante la determinación del consumo de oxígeno es una práctica rutinaria, ya que su medición es sencilla (Schmidt-Nielsen 1983). Para los peces, existen numerosos estudios que usan la tasa de consumo de oxígeno como estimador de la demanda energética.

(Edwards et al 1972, Parma de Croux 1983, Du Preez 1986a, Du Preez 1986b, Furnell 1987).

1.2 OBJETIVO GENERAL :

El objetivo central de la presente tesis fue : investigar si el aumento de la razón LTD/LT observado en la ontogenia de A. punctatus produce aumento en la capacidad para asimilar las algas que consume este pez.

1.3 OBJETIVOS ESPECIFICOS :

1.3a Estudiar la morfometría del tracto digestivo durante la ontogenia de Aplodactylus punctatus.

- 1.3b Establecer la composición de la dieta y su probable cambio durante su ontogenia.
- 1.3c Determinar el tiempo de tránsito y la digestibilidad de un alga importante en la dieta de este pez.
- 1.3d Estimar, a través del consumo de oxígeno, las demandas energéticas de ejemplares de distinto tamaño y evaluar si tales demandas podrían ser satisfechas con una dieta de macroalgas.
- 1.3e Determinar experimentalmente si las preferencias alimentarias de ejemplares de Aplodactylus punctatus son función de la abundancia o del valor nutricional de las algas ofrecidas.

1.4 HIPOTESIS CENTRAL :

Sí a medida que Aplodactylus punctatus crece existe un incremento del largo relativo del tracto digestivo, entonces asociado a este incremento, se observará un aumento de la capacidad para digerir algas.

2 MATERIALES Y METODOS

2.1 RECOLECCION DE EJEMPLARES :

Ejemplares vivos de Aplodactylus punctatus fueron capturados en el submareal de Las Cruces, 33° 31'S, 71° 38'W, y 18 Km al norte, en Punta de Tralca, siguiendo dos metodologías distintas. En abril y junio de 1988 se capturaron mediante buceo nocturno y con chinguillo, 7 ejemplares fueron conservados vivos en estanques de 250 y 1000 l con agua de mar circulante para los experimentos de alimentación. Durante mayo, septiembre y octubre de 1989 se utilizaron 2 redes agalleras experimentales de 50 mt de largo por 3 m de altura, graduadas en 4 paños con abertura de red que van desde 10-20 a 60-70 mm. Estas redes fueron caladas perpendiculares a la costa a una profundidad que osciló entre 3 y 12 metros. Con esta técnica capturamos 120 ejemplares, 15 se conservaron vivos para los experimentos de alimentación y de consumo de oxígeno, y el resto fue utilizado para determinar la longitud total (LT), la longitud estandar (LS) y el peso húmedo (W). Además se extrajo la totalidad del tracto digestivo determinándose la longitud (LTD), y conservándolo en formalina al 10% para análisis posteriores en el laboratorio. El largo se midió

con una regla graduada en mm y el peso con una balanza de precisión 0,5 g.

2.2 ANALISIS DE DIETA :

A 98 tractos digestivos de Aplodactylus punctatus cuya LT varió entre 22.5 y 42.6 cm, se les determinó el peso húmedo del contenido (WCON) y del tracto digestivo vacío (WTD). El contenido fue enjuagado brevemente con agua dulce, clasificado por taxa y pesado húmedo con una precisión de 5 mg. Las distintas variables morfométricas fueron expresadas en función de la longitud total. La importancia relativa de cada ítem fue expresada en función de la frecuencia de presencia del ítem en el total de tubos digestivos analizados y en función de su contribución al peso del alimento recolectado.

Se calculó además el porcentaje de invertebrados (PIN) y de algas (PAL) en relación al peso total del contenido del tracto digestivo en cada ejemplar. Con estos porcentajes se calculó un índice $RP = PIN/PAL$, al que se le realizó una transformación angular ($TRP = \arcseno \text{ de la raíz cuadrada de } RP/100$, Sokal & Rohlf 1981), y fue expresada en función del largo (LT) de los ejemplares. Para de estudiar la variación en la diversidad de los contenidos de los tractos digestivos, se calculó un índice de diversidad corregido (H_c) de Shanon-Wiennner (Wainwright

1988) para cada individuo y luego se exploró su relación con la LT por medio de la prueba de correlación no paramétrica de Kendall (Sokal & Rohlf 1981).

2.3 EXPERIMENTOS DE ALIMENTACION :

Doce Aplodactylus punctatus, cuyos tamaños variaron entre 18.5 y 43 cm de LT, fueron aclimatados en estanques individuales durante aproximadamente 3 semanas, para asegurar que vaciaran totalmente sus tractos digestivos, algunos ejemplares defecaron hasta dos semanas después de ser capturados. Durante este tiempo fueron mantenidos en ayuno. Posteriormente se les ofreció frondas del alga parda Lessonia trabeculata recolectadas en Punta de Tralca. Se utilizó esta alga como alimento, porque en la literatura se la mencionaba como uno de los principales alimentos consumidos por este pez (Miranda 1973, Pizarro 1981). Para medir el consumo de cada ejemplar, se pesó el alimento al inicio y al término del experimento. Se realizaron controles para determinar los cambios en el peso del alga debido a otros factores que no fueran el consumo de los peces. Estos consistieron en algas colocadas en estanques sin peces, o aisladas de éstos por medio de una rejilla de plástico de una abertura aproximada de 4 cm. Las oscilaciones en el peso de las algas control, cuando las hubo, fueron consideradas al momento de calcular el peso

húmedo consumido por los peces. Para medir el tiempo de tránsito del alimento (tTRA), las algas ofrecidas fueron recortadas en ángulo recto en sus puntas (FIGURA 1), de tal forma que fueran claramente distinguibles las huellas del consumo por el pez. Estas resultaron muy evidentes y características. Se controló visualmente la integridad de las algas cada 4 h, desde el momento en que el alimento se introdujo en los estanques, determinando el lapso de tiempo entre el primer consumo de alga y la aparición de las primeras fecas. Este tiempo se definió como tiempo de tránsito del alimento de acuerdo a lo propuesto por Sibly (1981). Todas las fecas producidas fueron recolectadas cada 24 ó 48 h con un sifón, para luego pesarlas. También al comenzar y terminar cada experimento se tomó muestras del alimento ofrecido. La totalidad de las fecas obtenidas en cada experimento y de cada individuo experimental, y las muestras respectivas de alimento fueron secadas en una estufa a 50 °C hasta alcanzar peso constante (72 h). Luego se determinó el peso seco de todas las fecas obtenidas en cada experimento, y el porcentaje de humedad del alimento. El consumo total por individuos fue expresado en peso seco de alimento. Los experimentos de alimentación duraron de 1 a 5 semanas. Se realizaron dos experiencias de consumo por cada ejemplar, con intervalo mínimo de 1 semana para

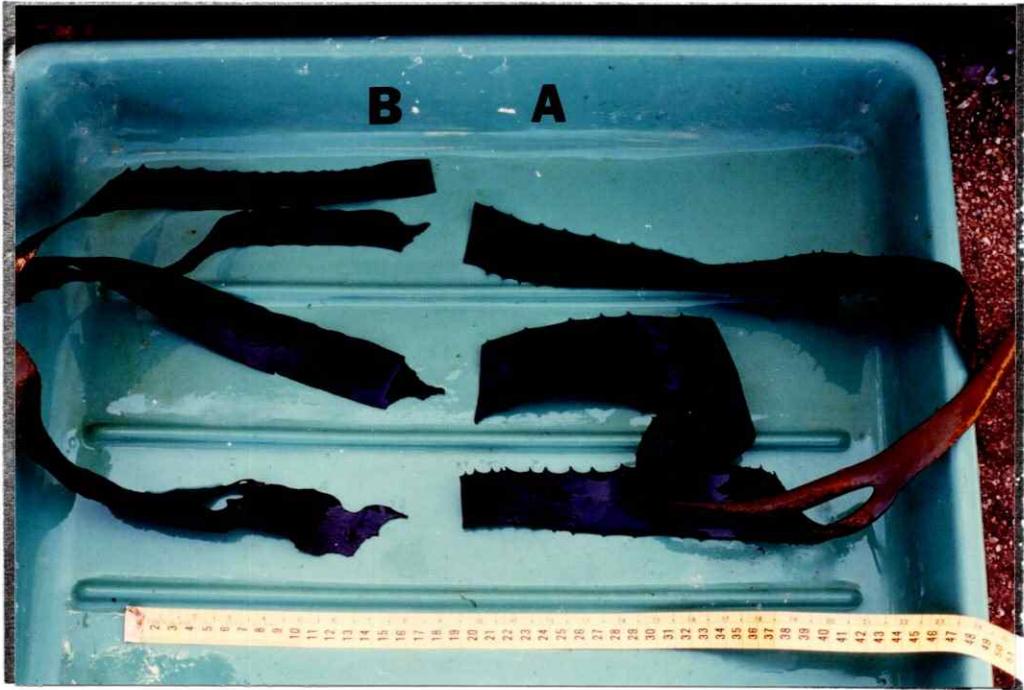


FIGURA 1 Frondas de Lessonia trabeculata ofrecidas como alimento antes (A) y después del consumo (B).

garantizar la evacuación total de los tractos digestivos en cada oportunidad. Los 2 valores de tRET determinados para cada ejemplar fueron promediados y expresados en función del tamaño corporal (LT).

2.4 DETERMINACION DE LA DIGESTIBILIDAD :

Se determinó la digestibilidad de la materia orgánica y la proteína bruta contenida en el alimento utilizando la ecuación de Sibly (1981), que usa los valores totales, de un determinado elemento ingeridos y defecados por el animal. Se calcula según la siguiente fórmula:

$$\text{DIGESTIBILIDAD} = \frac{\text{Total ingerido} - \text{total defecado}}{\text{total ingerido}}$$

Para obtener las cantidades totales de proteínas y materia orgánica de las muestras de alimento ofrecido y las fecas producidas fueron sometidas a los siguientes análisis:

- Determinación de materia orgánica : muestras secas de alimento y fecas se quemaron lentamente (en cubetas de papel aluminio) en una mufla hasta alcanzar 500 °C, y se mantuvieron a esta temperatura por 4 h. El porcentaje de ceniza se obtiene a partir de la diferencia entre el peso inicial y final de cada muestra. El porcentaje de materia orgánica se calculó restando el porcentaje de ceniza.

- Determinación de proteína bruta : se utilizó una variante del método Kjeldhal (Bradstreet 1965) para determinación de nitrógeno total, que se transforma a proteína bruta multiplicando por un factor de 6,25 (Holland & Gabbott 1971). El resultado se expresa como porcentaje de proteína bruta de la muestra.

Las cantidades totales de materia orgánica y de proteína ingeridas y defecadas en cada experiencia fueron calculadas utilizando el peso seco total consumido y defecado, y los porcentajes de ceniza y proteína presentes en el alimento y las fecas. De esta forma, se obtuvieron valores de digestibilidad de materia orgánica (DIMO) y de proteína (DIPR) para los 24 experimentos. Los dos valores de digestibilidad obtenidos para cada ejemplar fueron considerados como réplicas, promediados y expresados en función del tamaño corporal (LT).

2.5 CONSUMO DE OXIGENO :

Ocho Aploactylus punctatus de 62,4 a 547 g de peso húmedo fueron aclimatados durante 1 mes a 14 ± 1.5 °C, y alimentados con frondas de Lessonia trabeculata ad libitum.

Para medir el consumo de oxígeno de cada ejemplar se utilizó un respirómetro de masa (véase Furnell 1987). Para estandarizar las medidas de consumo de oxígeno garantizando

la medición del metabolismo estandar y minimizando las interferencias de la digestión, los peces estuvieron en ayuno por 72 h en estanques de 250 l con agua de mar circulante. Los ejemplares fueron introducidos individualmente en una cámara parcialmente llena con agua de mar y que posteriormente se cerraba herméticamente. Esta cámara de 42 l estaba conectada a una fuente exterior de agua de mar circulante, de manera que una vez cerrada se terminaba de llenar con agua de mar (FIGURA 2). La cámara estaba provista de un electrodo de oxígeno conectado a un oxigenómetro, ambos Strathkelvin, y a un registrador gráfico Cole Palmer. La cámara metabólica fue mantenida a $13 \pm 0,1$ °C con la ayuda de un baño termoregulado ubicado en el interior de una cámara refrigerada (FIGURA 3). Cada Aplodactylus punctatus fue aclimatado por 4 h en la cámara antes de iniciar la medición del consumo de oxígeno, durante este lapso se hizo circular agua de mar fresca, aproximadamente 4 l por minuto, para garantizar que el contenido de oxígeno no disminuyera. Al comenzar la determinación, el ingreso de agua de mar era interrumpido, así el agua dentro de la cámara quedaba aislada de todo posible intercambio de oxígeno con el exterior, siendo constantemente mezclada al recircular por medio de una bomba de capacidad 19 l min^{-1} . El consumo de oxígeno fue

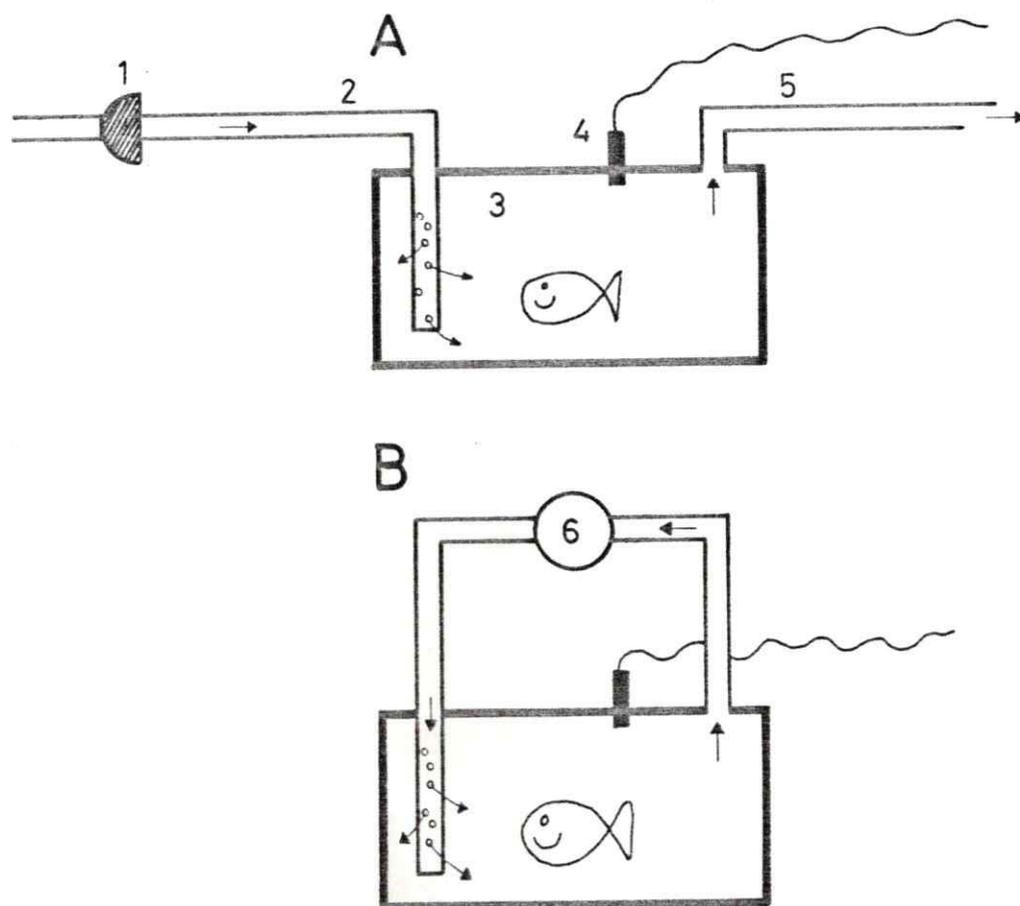


FIGURA 2 Representación esquemática de la cámara metabólica y las conexiones de entrada y salida de agua de mar. (A) sistema en estado de aclimatación o renovación de agua. (B) sistema durante la determinación del consumo de oxígeno. (1) Filtro de ingreso. (2) Entrada de agua de mar. (3) Cámara metabólica. (4) Electrodo de oxígeno. (5) Salida de agua de mar. (6) Bomba recirculante.

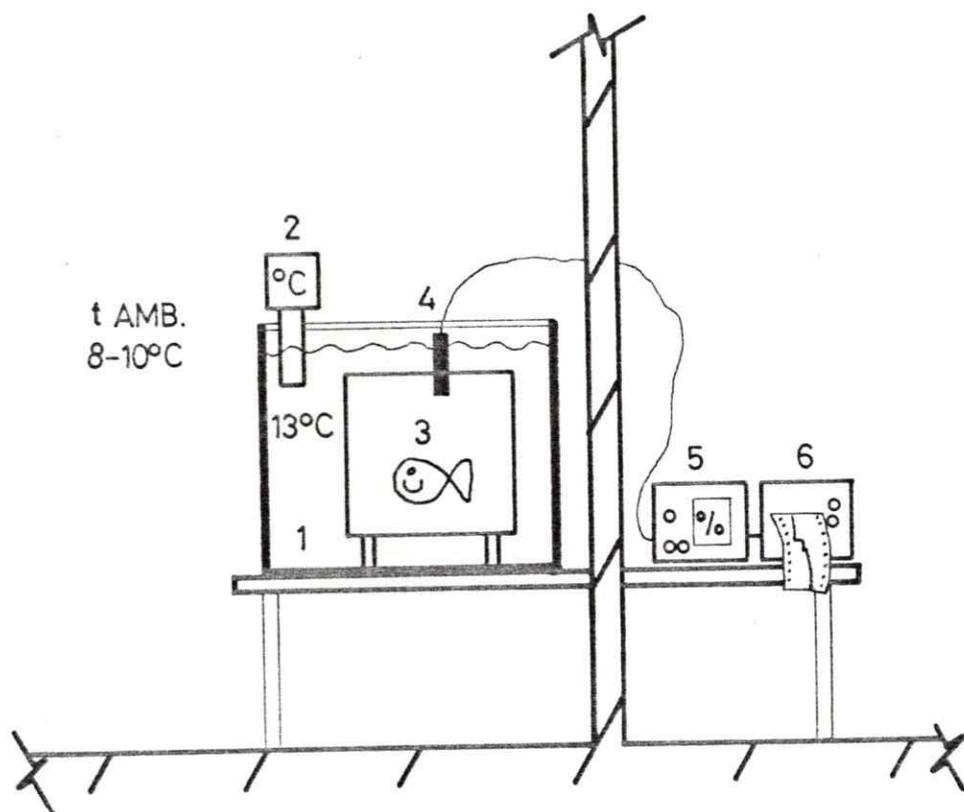


FIGURA 3 Esquema general del sistema usado para medir las tasas de consumo de oxígeno.(1) Estanque de agua dulce.(2) Termoregulador de inmersión.(3) Cámara metabólica.(4) Electrodo de oxígeno.(5) Oxigenómetro.(6) Registrador gráfico.

medido durante 2 h, teniendo la precaución que la presión parcial de oxígeno no disminuyera del 70% del valor inicial, la que a esta temperatura (13 °C) y salinidad (34 ‰) es de $8.56 \text{ mgO}_2 \text{ l}^{-1}$ (Green & Carritt 1967).

Se realizaron dos determinaciones de consumo de oxígeno para cada ejemplar, separadas por intervalo de renovación del agua permitiendo el ingreso de agua de mar fresca, restableciendo el contenido de oxígeno hasta los valores iniciales. Finalizada la segunda determinación, el ejemplar fue retirado y pesado con precisión de 5 mg, luego se realizó un control de disminución de contenido de oxígeno sin animal. Posteriormente se determinó volumétricamente la cantidad de agua presente en el sistema con una precisión de 50 ml. Las determinaciones de consumo de oxígeno de cada ejemplar se comenzaron a la misma hora en días consecutivos (12:00), para minimizar el posible efecto de ritmos circadianos de actividad en A. punctatus.

El consumo de oxígeno M fue expresado en mg O₂ por hora, en función del peso húmedo de los individuos, transformando la disminución porcentual de la presión parcial de oxígeno en mg de oxígeno consumido, considerando el volumen de agua presente en la cámara y la duración del experimento.

Al promedio de los dos consumos de oxígeno obtenidos para cada ejemplar, se le restó el del control realizado

inmediatamente después de cada experimento.

2.6 CALCULO DEL BALANCE ENERGETICO :

En general, para los peces, se puede establecer la siguiente ecuación para el balance metabólico (Welch 1968) :

$$I = M + G + E$$

donde I es el total de energía ingerida por el organismo, M es el gasto metabólico (mantenimiento y actividad), G es la energía destinada a crecimiento y reproducción, y E es la energía perdida en las excretas. Esta última se puede subdividir en E_f , la energía perdida en las fecas, y E_{nf} la perdida en las excretas no fecales, principalmente amonio en peces (Rios 1979, Elliott 1976a). Rearreglando esta ecuación se tiene:

$$I - E_f = M + G + E_{nf}$$

donde $(I - E_f)$ es la fracción de energía efectivamente absorbida por el organismo, que equivale al producto de la digestibilidad del alimento por su contenido calórico. El consumo de oxígeno se puede transformar en M usando el equivalente oxicalórico descrito para peces ($1936 \text{ J } \text{mgo}_2^{-1}$; Brett & Groves 1979). La fracción promedio de energía absorbida que se pierde como E_{nf} para peces es de 2,5% (Brett & Groves 1979). De esta forma se puede obtener un balance energético a partir del consumo de oxígeno. Si no

consideraríamos en este balance la energía destinada a crecimiento y reproducción, estaremos estimando los requerimientos mínimos de los ejemplares, es decir la energía que consume al respirar.

Se determinarán la digestibilidad para Lessonia trabeculata, el promedio de contenido de materia orgánica y de humedad de las frondas y la tasa respiratoria de A. punctatus. Con estos resultados podremos calcular la cantidad de frondas húmedas de esta alga que los ejemplares de distinto tamaño debieran consumir para satisfacer sus requerimientos mínimos de energía.

2.7 EXPERIMENTOS DE SELECCION DE ALIMENTO :

6 jerguillas cuyas longitudes totales oscilaron entre 34 y 43 cm, fueron colocadas en estanques individuales, en las mismas condiciones descritas en 2.3. A cada ejemplar se le ofreció simultáneamente Lessonia trabeculata y Ulva sp. Se ofreció Ulva como alternativa debido a que algunas experiencias previas mostraban que esta alga era consumida en condiciones de laboratorio. Las algas fueron colocadas en proporciones distintas en cuanto a biomasa, teniendo la precaución de que no difirieran en cuanto a la apariencia que ofrecían, como por ejemplo, en longitud. Los ejemplares fueron divididos según su talla en dos grupos experimentales de 3 individuos cada uno, (34, 34,5, 34,6 y

43, 39, 40 cm de LT respectivamente). Las proporciones de algas ofrecidas, expresadas en gramos de biomasa de Ulva con respecto a Lessonia, fueron : 10/50, 25/25 y 50/10. En este experimento único consideramos cada grupo experimental como 3 réplicas para digestibilidad. El alimento fue ofrecido por 24 horas, para asegurar que el consumo fuera ad libitum sin que ninguno de los dos tipos de alimento se agotara. El consumo fue medido por diferencia de peso. La digestibilidad de Lessonia y de Ulva fue obtenida en experimentos de digestibilidad separados siguiendo el mismo protocolo señalado en 2.3 y 2.4. La comparación entre los consumos observados y esperados se realizó mediante un test de Chi-cuadrado (Snedecor & Cochran 1976). La asimilación de Ulva con respecto a Lessonia fue comparada para cada grupo experimental usando la prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney (Siegel & Castellan 1988) considerando, como hipótesis nula que la digestibilidad de Ulva no difiere significativamente de la de Lessonia.

3 RESULTADOS

3.1 MORFOMETRIA :

El peso (W) y el largo del tracto digestivo (LTD) de los ejemplares de Aplodactylus punctatus aumentan alométricamente con la longitud total. Las ecuaciones que describen estas relaciones son ;

$$W(g) = 0,00123 LT^{3,7}(cm). \quad n=98, r^2=0,75, p<0,001 \text{ (FIGURA 4).}$$

$$LTD(cm) = 0,056 LT^{2,12}(cm) \quad n=98, r^2=0,64, p<0,001 \text{ (FIGURA 5).}$$

La longitud relativa del tracto digestivo (RA=LTD/LT) aumenta proporcionalmente con la longitud total (LT) de cada ejemplar ;

$$RA \text{ (LTD/LT)} = -0,314 + 0,11 LT(cm) \quad n=98, r^2=0,29, p<0,001$$

(FIGURA 6).

Esto indica que los ejemplares más grandes poseen tractos digestivos proporcionalmente más largos que los peces pequeños.

El peso del tracto digestivo vacío (WTD) aumenta alométricamente con la longitud total del pez (LT) y proporcionalmente con su propia longitud (LTD). Estas relaciones están definidas por las siguientes ecuaciones ;

$$WTD(g) = 0,0002 LT^{3,25}(cm) \quad n=98, r^2=0,51, p<0,001 \text{ (FIGURA 7).}$$

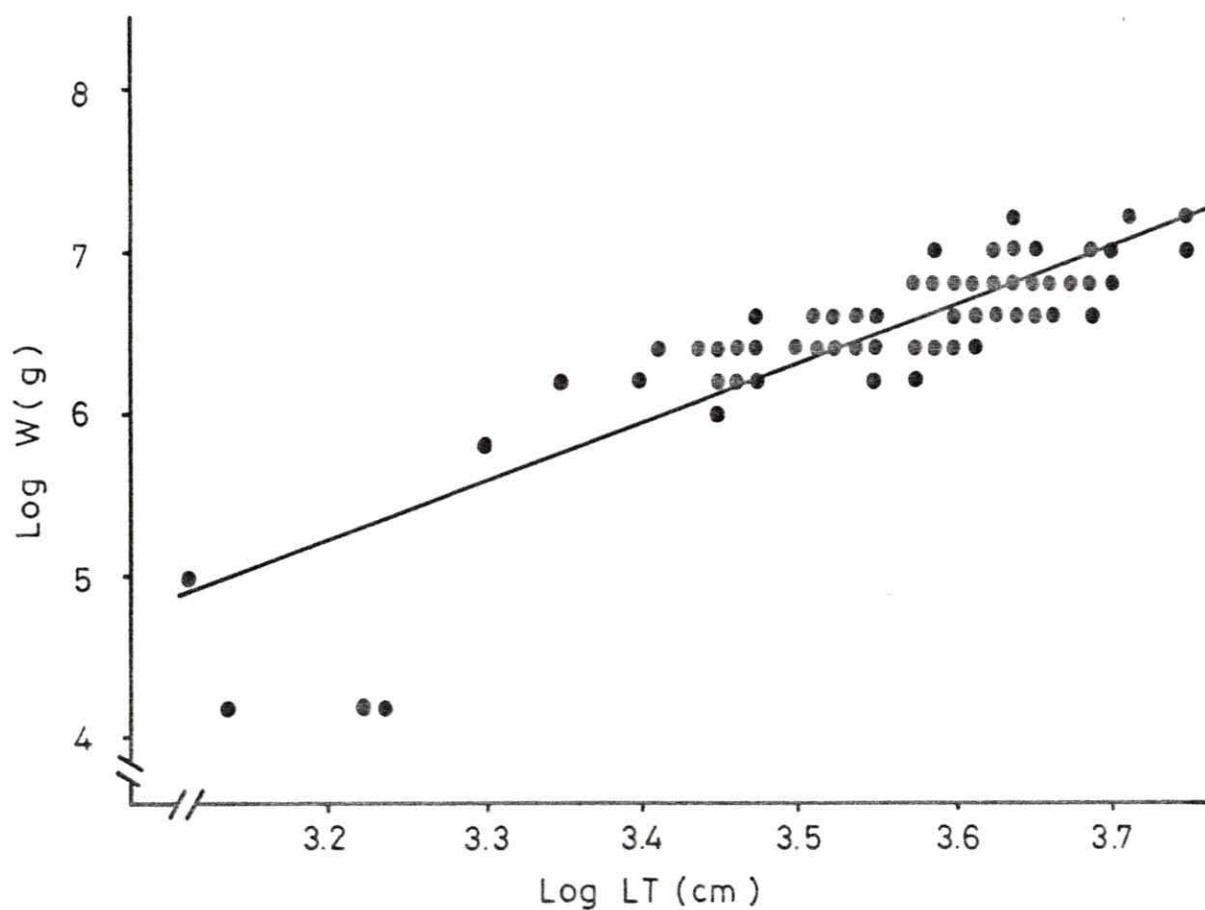


FIGURA 4 Relación entre el peso corporal húmedo (W) y la logitud total (LT) de *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es $\text{Log } W(\text{g}) = -6,70 + 3,70 \text{ logLT}(\text{cm})$ ($n=98$, $r^2=0,75$, $p<0,001$). 38 puntos están superpuestos.

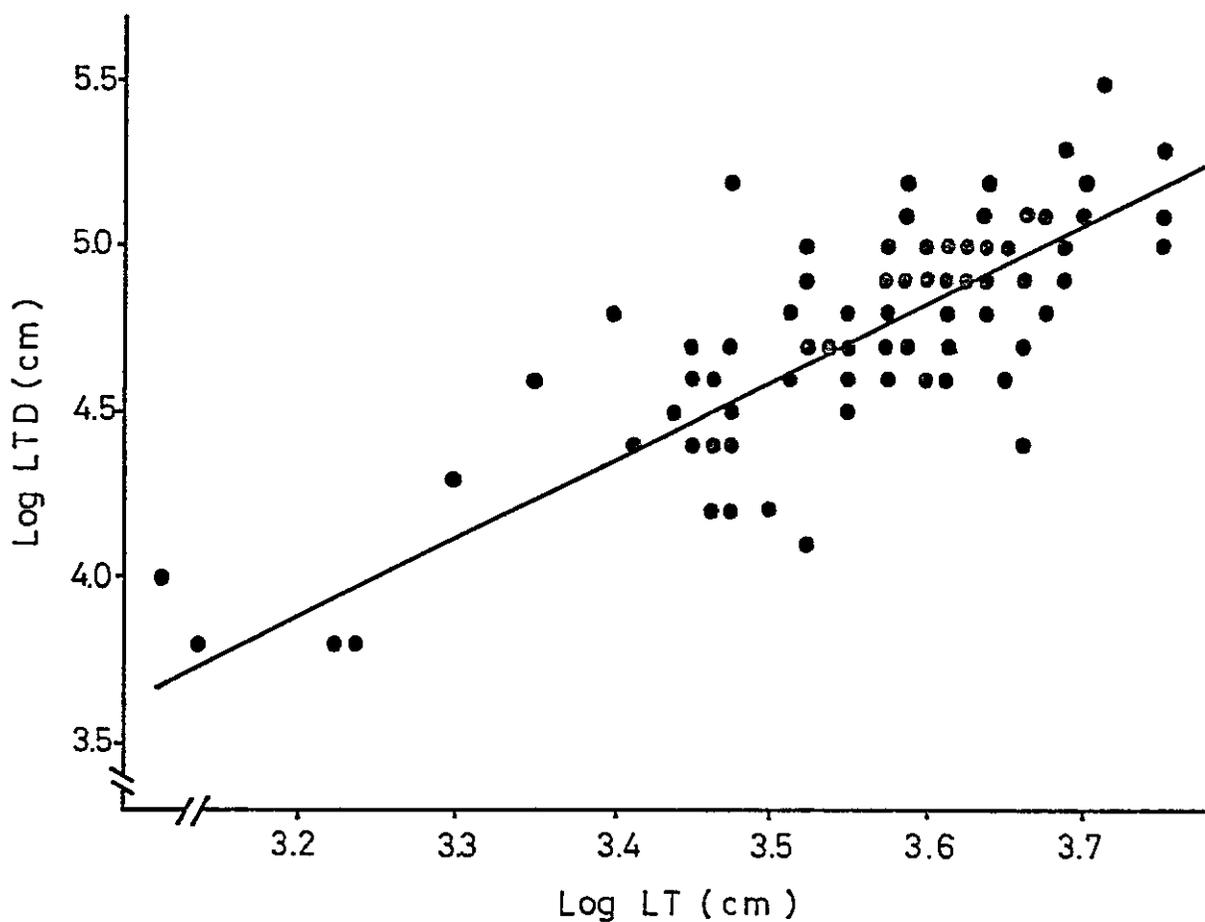


FIGURA 5 Relación entre la longitud del tracto digestivo (LTD) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es:
 $\text{Log LTD}(\text{cm}) = -2,88 + 2,12 \text{ Log LT}(\text{cm})$ ($n=98$, $r^2=0,64$, $p<0,001$). 25 puntos están superpuestos.

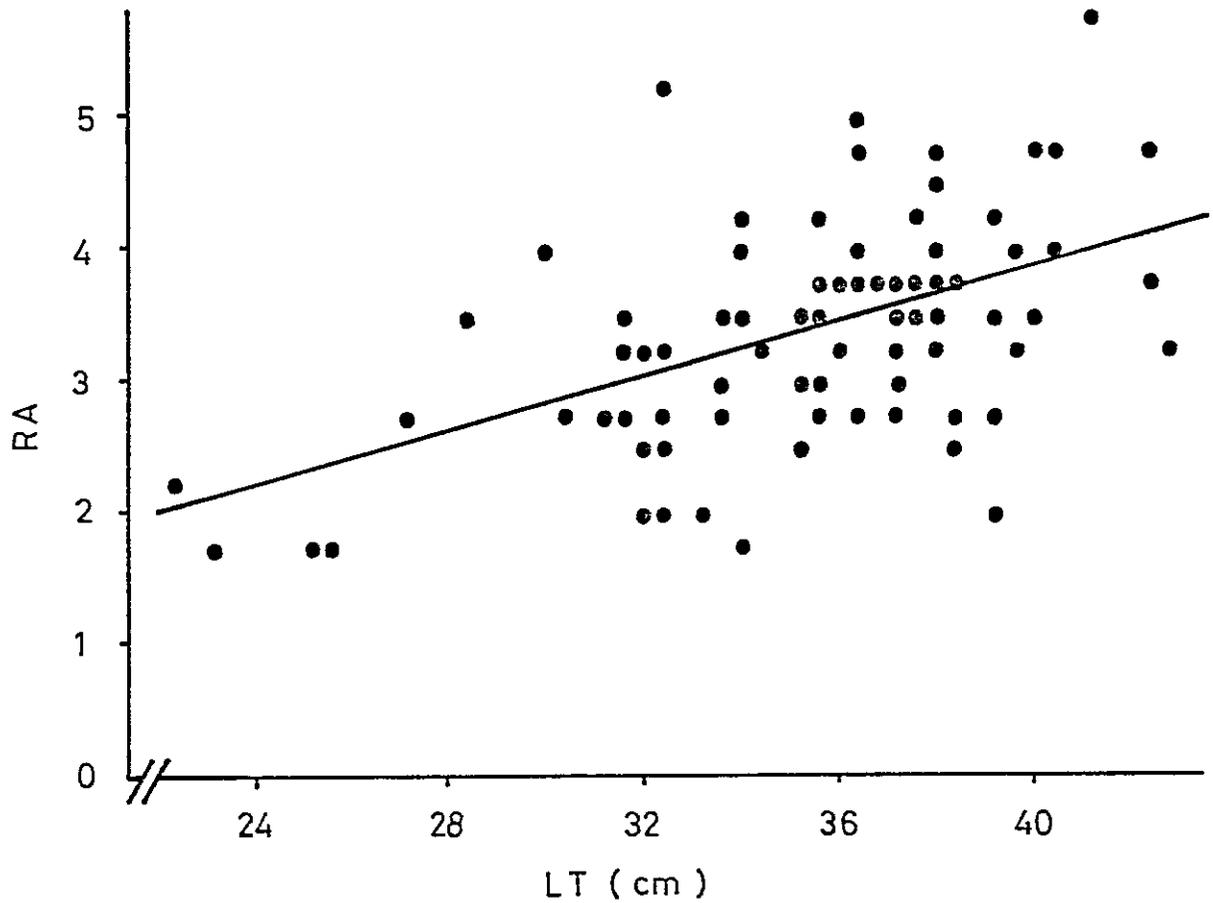


FIGURA 6 Relación entre el largo del tracto digestivo/longitud total (RA) y la longitud total (LT) de *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es: $RA = -0,314 + 0,11 \text{ LT}(\text{cm})$ ($n=98, r^2=0,29, p < 0,001$). 22 puntos están superpuestos.

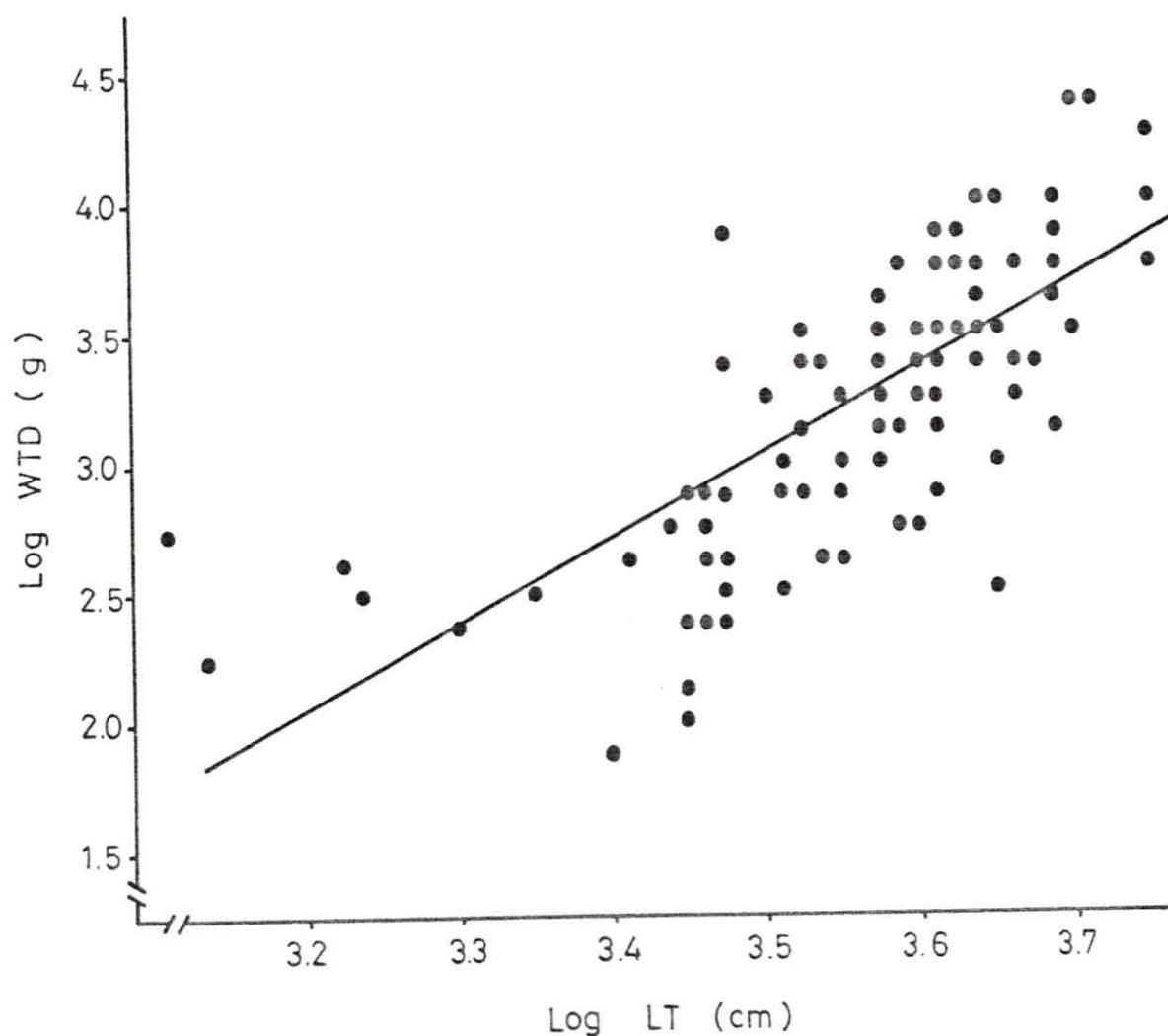


FIGURA 7 Relación entre el peso húmedo del tracto digestivo vacío (WTD) y la longitud total (LT) de *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es: $\text{Log WTD(g)} = -8,35 + 3,25 \text{ LogLT (cm)}$ ($n=98$, $r^2=0,51$, $p<0,001$). 14 puntos están superpuestos.

$$WTD(g) = -12,01 + 0,23 LTD(cm) \quad n=98, r^2=0,60, p<0,001$$

(FIGURA 8).

3.2 ANALISIS DE DIETA :

De 98 tractos digestivos analizados sólo 2 estaban vacíos. En los 96 tractos restantes se encontró 4605,9 g de peso húmedo de contenido.

El peso del contenido encontrado en el tracto digestivo (WCON) de cada ejemplar aumenta alométricamente con la longitud total (LT) y con la longitud del tracto digestivo (LTD), de la siguiente forma ;

$$WCON(g) = 7,3 \times 10^{-6} LT^{4,3}(cm) \quad n=96, r^2=0,26, p<0,01 \quad (\text{FIGURA 9}).$$

$$WCON(g) = 0,0006 LTD^{2,28}(cm) \quad n=96, r^2=0,53, p<0,001 \quad (\text{FIGURA 10}).$$

El contenido del tracto digestivo por unidad de tamaño corporal (RWLT= WCON/LT) aumenta proporcionalmente con la longitud total (LT) de cada ejemplar:

$$RWLT (WCON/LT) = -3,53 + 0,13 LT(cm) \quad n=94 \quad r^2=0,31 \quad p<0,001$$

(FIGURA 11).

Esto indica que por unidad de tamaño corporal los ejemplares mas grandes contienen proporcionalmente una mayor cantidad de alimento, lo que concuerda con la observación de que peces de mayor tamaño tienen tractos digestivos más largos.

La composición de la dieta de A. punctatus muestra que

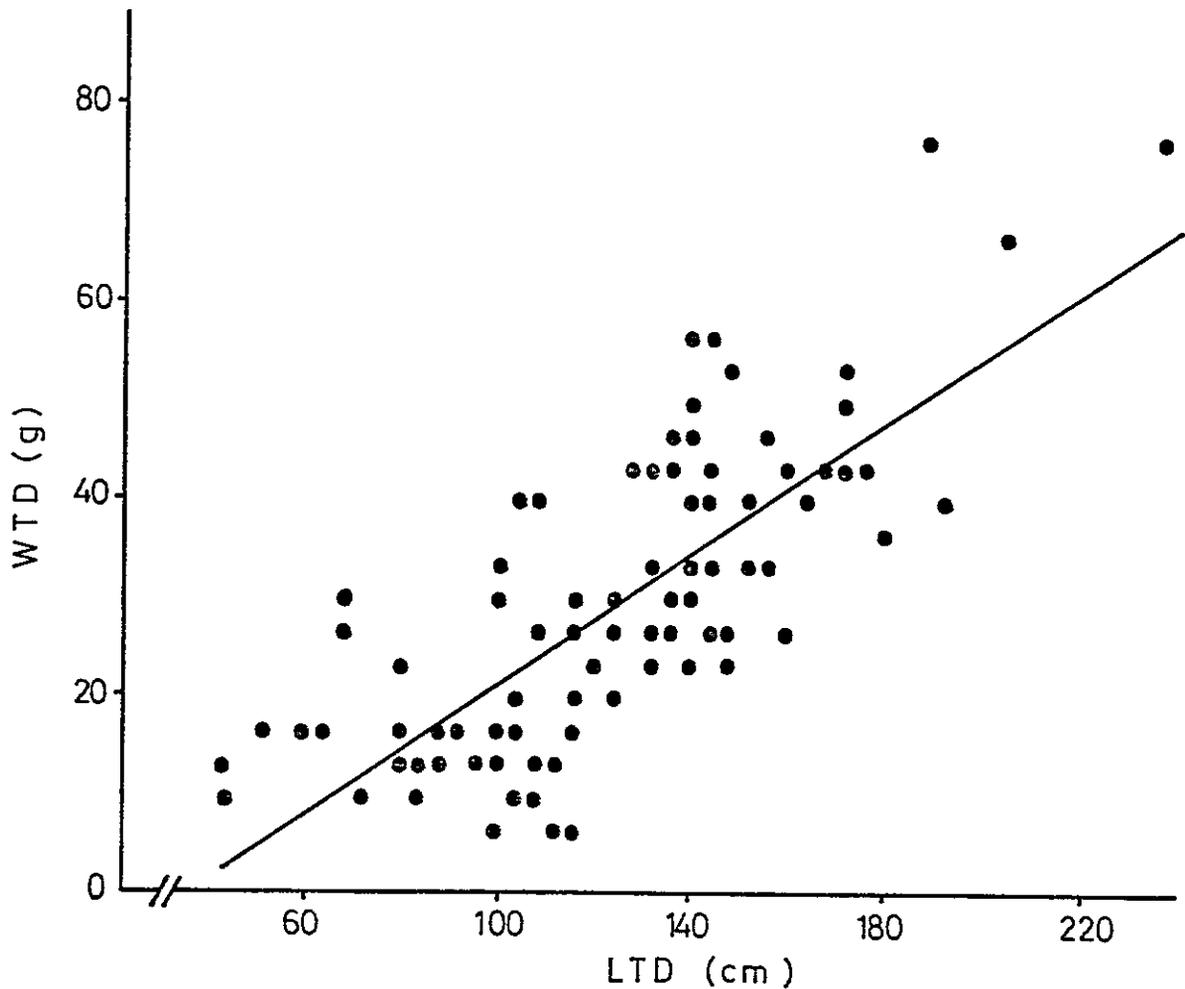


FIGURA 8 Relación entre el peso del tracto digestivo vacío (WTD) y la longitud del tracto digestivo (LTD) en *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es: $WTD(g) = -12,01 + 0,33 LTD(cm)$ ($n=98, r^2=0,60, p<0,001$). 16 puntos están superpuestos.

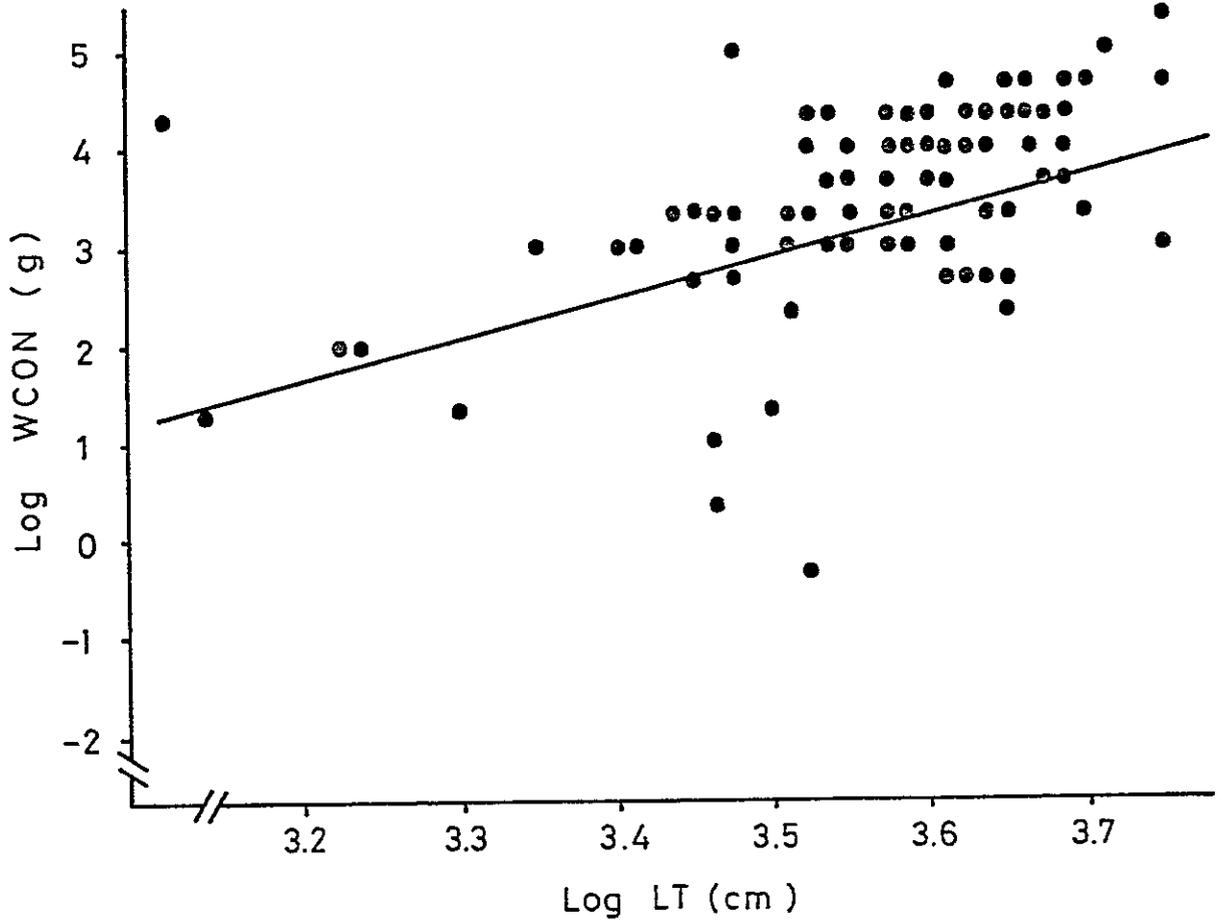


FIGURA 9 Relación entre el peso del contenido del tracto digestivo (WCON) y la longitud total de Aplodactylus punctatus (LT). La ecuación de regresión es:

$$\text{Log WCON(g)} = -11,82 + 4,30 \text{ Log LT(cm)} \quad (n=96, r^2=0,53, p<0,001).$$

19 puntos están superpuestos.

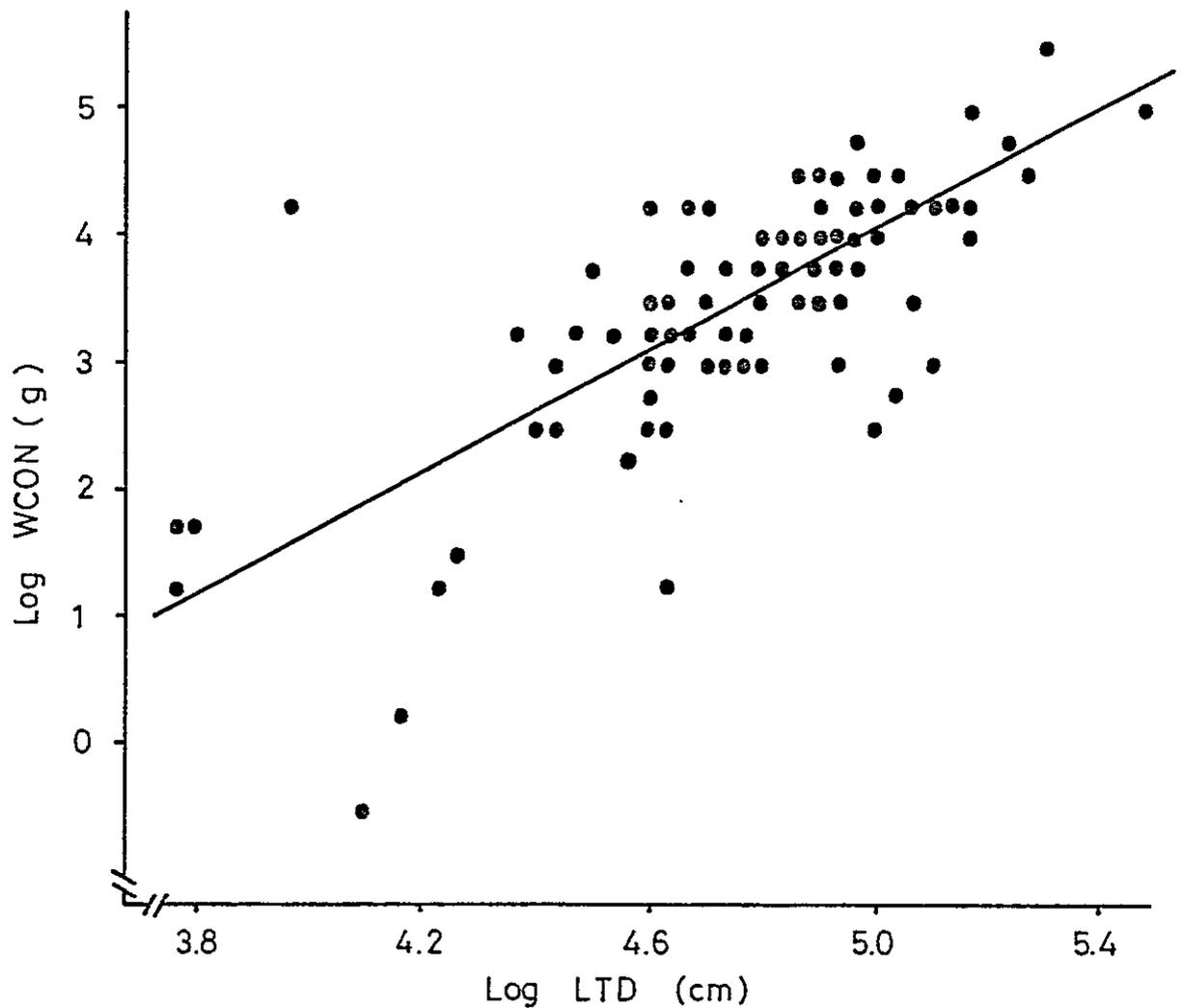


FIGURA 10 Relación entre el peso del contenido del tracto digestivo (WCON) y la longitud del tracto digestivo de Aplodactylus punctatus (LTD). La ecuación de regresión es: $\text{Log WCON(g)} = -7,35 + 2,28 \text{ Log LTD(cm)}$ ($n=96$, $r^2=0,53$, $p < 0,001$). 17 puntos están superpuestos.

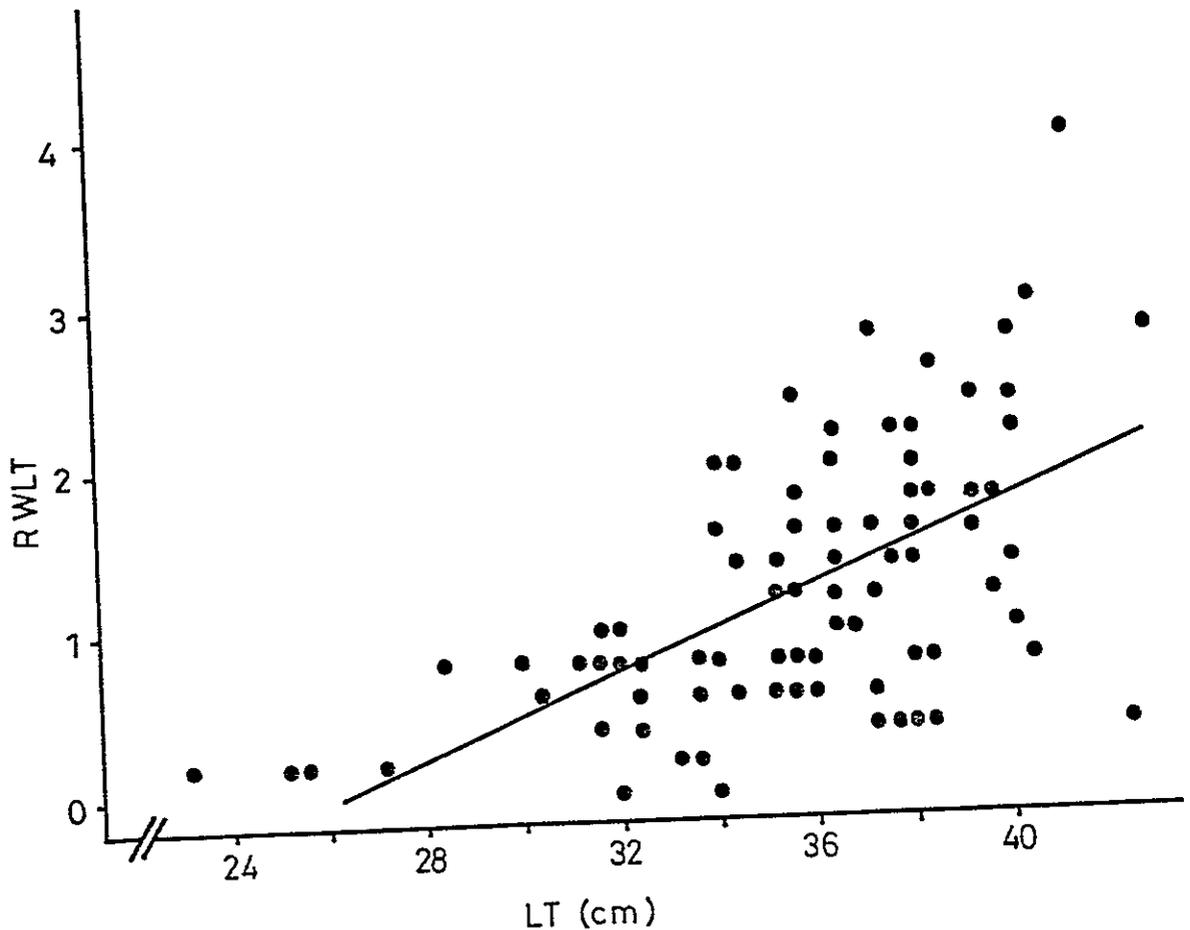


FIGURA 11 Relación entre la razón del peso del contenido del tracto digestivo dividido por la longitud total de los individuos (RWLT) y la longitud total de Aplodactylus punctatus (LT). La ecuación de regresión es: $RWLT = -3,53 + 0,13 \text{ LT}(\text{cm})$ ($n=94, r^2=0,31, p<0,001$). 12 puntos están superpuestos.

es predominantemente herbívora. Las algas están en todos los tractos digestivos y constituyen el 98,8 % de la biomasa encontrada. En el 37,5 % de los tractos digestivos se encontró invertebrados, lo que representó el 1,1 % de la biomasa de la muestra (TABLA 1).

Entre las algas, las frondas de Lessonia trabeculata estuvieron presentes en el 95,97% de tractos digestivos y representaron el 74,87% de la muestra. De menor importancia resultaron Gelidium sp. y Corallina sp., presentes en el 45,3 y 46,4% respectivamente de los tractos digestivos, con un 4,08 y 4,16% de la muestra respectivamente (TABLA 1).

Entre los invertebrados, los ítemes de mayor importancia son los poliquetos (10,3% de los tractos y 0,31% del peso total), el bivalvo Semimytilus algosus (10,3 % de los tractos y 0,12 % del peso total) y los hidrozoos (12,4 % de los tractos y 0,30 % del contenido total)(TABLA 1).

La razón entre el porcentaje de biomasa de invertebrados y algas (TRP) disminuye proporcionalmente con la longitud total de los ejemplares (LT) ;

$$\text{TRP} = 0,074 - 0,002 \text{ LT(cm)} \quad n=96, r^2=0,13, p<0,0003$$

La probabilidad que la pendiente no difiera significativamente de 0 es 0,0003 (FIGURA 12).

Esto indica que la proporción de algas en la dieta aumenta al crecer los individuos. Lo que también es

TABLA 1 Contenido de 96 tractos digestivos de A. punctatus clasificados por taxa. El peso total analizado fue de 4604,1 g. N° indica el número de tractos en que fue encontrado el ítem. (%)FQ indica su porcentaje con respecto al número total de tractos analizados. PT(g) es el peso total (en gramos) encontrado para cada ítem. % P.TOTAL indica su porcentaje con respecto al peso total de todos los ítemes encontrados. * indica un porcentaje <0,01.

ALGAS	N°	(%)FQ	PT(g)	%P.TOTAL
<u>Lessonia trabeculata.</u>	93	95,9	3448,55	74,87
<u>Gelidium sp.</u>	44	45,3	187,94	4,08
<u>Corallina sp.</u>	45	46,4	191,63	4,16
<u>Ulva sp.</u>	17	17,5	38,72	0,844
<u>Enteromorpha sp.</u>	11	11,3	20,66	0,44
<u>Myriogramme sp.</u>	13	13,4	20,33	0,44
<u>Rhodymenia sp.</u>	7	7,2	2,11	0,04
<u>Macrocystis sp.</u>	1	1	0,73	0,01
<u>Nothogenia sp.</u>	1	1	1,23	0,02
<u>Glossophora kunthii</u>	13	13,4	3,20	0,06
<u>Plocamium cartilagineum</u>	5	5,1	0,77	0,01
<u>Cladophora sp.</u>	3	3,1	2,85	0,06
tipo <u>Styopodium</u>	1	1,0	0,92	0,01
<u>Porphyra sp.</u>	3	3,1	1,40	0,03
<u>Codium sp.</u>	1	1,0	14,72	0,31
<u>Laurencia sp.</u>	4	4,1	1,33	0,02
<u>Spongomorpha sp.</u>	3	3,1	1,23	0,02
<u>Dendrymenia sp.</u>	3	3,1	1,99	0,04
<u>Cryptopleura sp.</u>	13	13,4	0,91	0,01
<u>Chaetomorpha sp.</u>	2	2,1	0,11	*
<u>Halopteris funicularis</u>	2	2,1	4,29	0,09
Indeterminado			604,94	13,13
TOTAL ALGAS	96	100,0	4550,78	98,84
INVERTEBRADOS				
Poliquetos + tubos de	10	10,3	14,49	0,31
<u>Semimytilus algosus</u>	10	10,3	5,59	0,12
Hidrozoos	12	12,4	12,40	0,30

Continua en la página siguiente

TABLA 1 Continuación

<u>Taliepus dentatus</u>	1	1	0,01	*
Isopodos	1	1	0,03	*
Briozoos	10	10,3	1,89	*
<u>Nassarius sp.</u>	2	2,1	0,06	*
<u>Hormomya granulata</u>	1	1,0	0,63	0,01
<u>Allopetrolisthes spinifrons</u>	2	2,1	1,08	0,02
<u>Prisogaster niger</u>	1	1,0	0,08	*
Anfípodos	3	3,1	7,89	0,17
<u>Mitrella sp.</u>	1	1,0	0,33	*
Poríferos	4	4,2	7,62	0,16
restos de decápodos	3	3,1	0,82	0,01
indeterminados			0,44	*
TOTAL INVERTEBRADOS	36	37,5	53,36	1,15

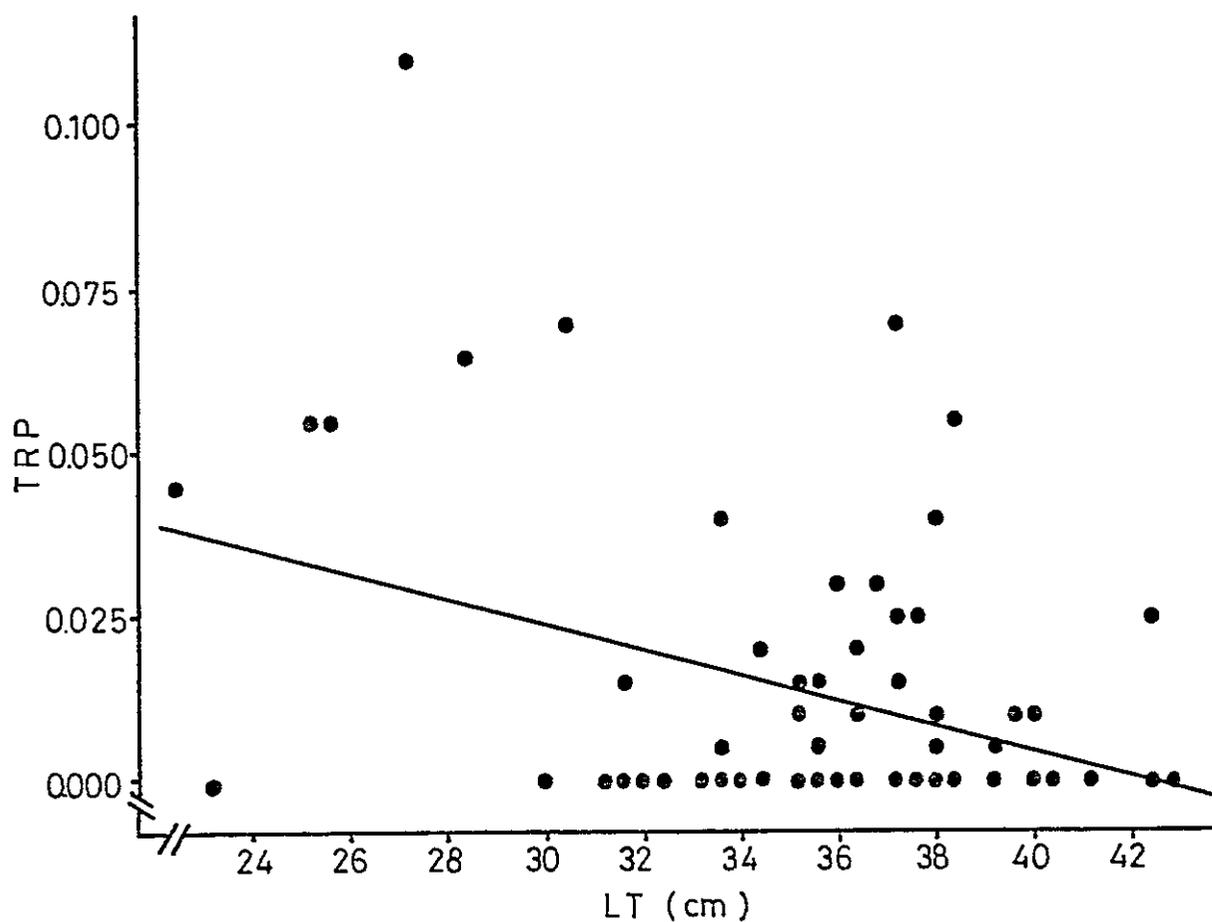


FIGURA 12 Cuociente entre la biomasa de invertebrados y la de algas, encontradas en tractos digestivos de Aplodactylus punctatus (TRP), graficado en función de la longitud total de los individuos (LT). La ecuación de regresión es: $TRP=0,074+0,002 LT(cm)$ ($n=96$, $r^2=0,13$, $p<0,003$). 42 puntos están superpuestos.

evidente al promediar los porcentajes de invertebrados y de algas encontrados en los tractos digestivos de los peces agrupados en rangos de talla. El porcentaje de invertebrados disminuye de 11,8 y 23,1% en las tallas menores a 30 cm, a 0,1 , 0,6 y 0,2% en las tallas mayores (FIGURA 13). No hay relación entre el índice de diversidad corregido de Shanon-Wiener y el tamaño de los individuos. Sin embargo, el número de especies presentes en los contenidos estomacales aumenta con la longitud total ($\tau=0,15$ $p<0,05$ $n=96$, correlación de Kendall; Sokal & Rohlf 1981).

3.3 TIEMPO DE TRANSITO DEL ALIMENTO:

Los tiempos de tránsito obtenidos variaron entre 20 h para una jerguilla de 26.6 cm de longitud total, y 52 h para una de 40 cm (TABLA 2). El tiempo de tránsito (tTRA) aumenta proporcionalmente con la longitud total (LT) de los ejemplares ;

$$tTRA(h) = -40,26 + 2,26 LT(cm) \quad n=8, r^2=0,92, p<0.002$$

(FIGURA 14).

Para calcular el tiempo de tránsito por unidad de longitud del tubo digestivo ($RTL=tTRA/LTD$), se estimó la longitud del tracto digestivo de los ejemplares utilizados en el experimento, usando la ecuación mencionada en 3.1. Esta razón no mostró una relación con la longitud del tracto

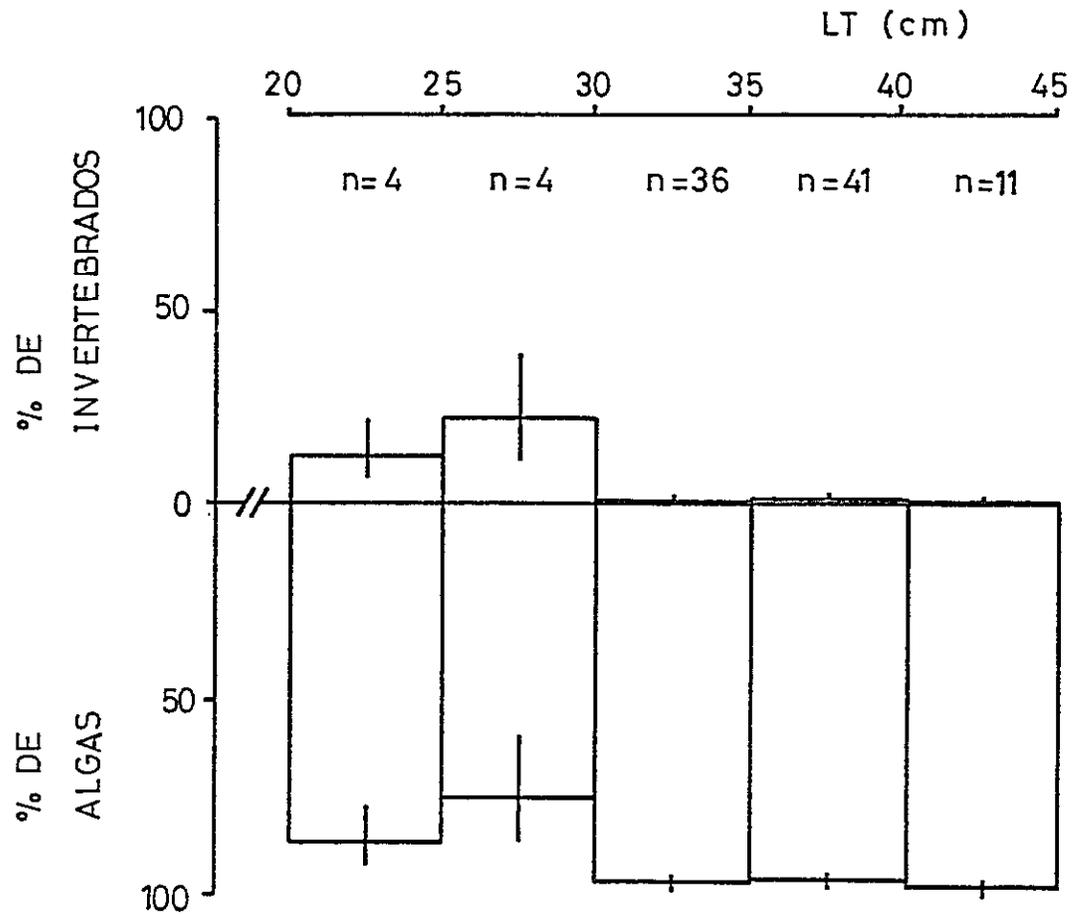


FIGURA 13 Relación entre el porcentaje de invertebrados y de algas en los tractos digestivos de Aplodactylus punctatus, y la longitud total de los individuos (LT). Los valores han sido promediados (previa transformación angular), agrupándolos por rangos de talla. (n) Indica el número tractos digestivos por rango de talla.

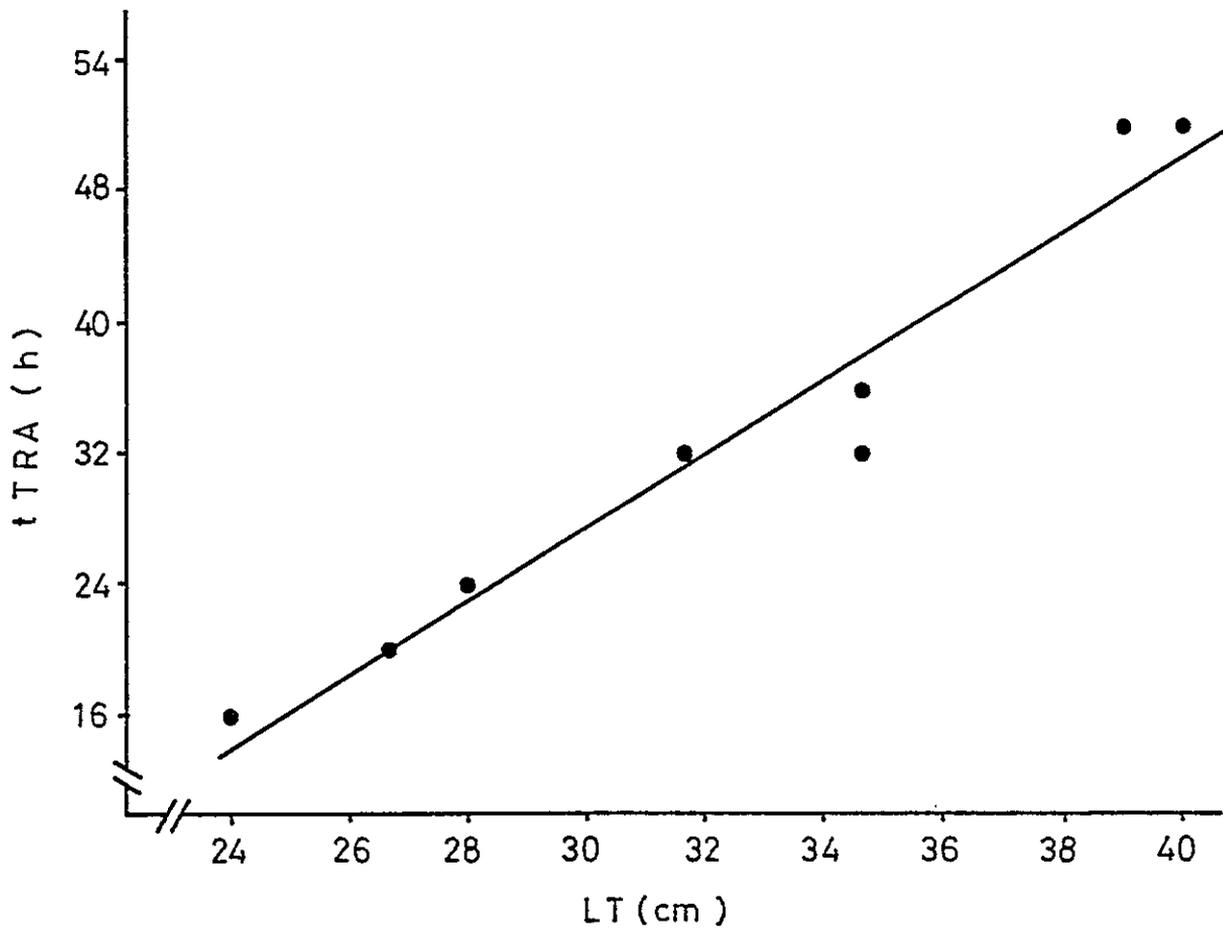


FIGURA 14 Relación entre el tiempo de tránsito (tTRA) y la longitud total (LT) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es $tTRA(h) = -40,26 + 2,26 LT(cm)$ ($n=8$ $r^2=0,92$ $p<0,002$).

digestivo, (Ho pendiente no difiere significativamente de 0, $p=0,29$). lo que indica que el tiempo de tránsito por unidad de longitud del tubo digestivo es independiente del largo del tracto digestivo.

3.4 DIGESTIBILIDAD :

Los análisis químicos mostraron que Lessonia trabeculata contiene 61,5% de materia orgánica y 10,2% de proteína, y que Ulva sp. tiene 68,4% de materia orgánica y 22,3% de proteína (TABLA 3).

La digestibilidad de materia orgánica (DIMO) obtenida varió entre 0,40 y 0,80 para jerguillas de LT=18,5 y 43 cm respectivamente (TABLA 2). La digestibilidad de proteína bruta (DIPR) obtenida varió entre 0,43 y 0,78 (TABLA 2). Ambas digestibilidades aumentan proporcionalmente con la longitud total (LT) de los ejemplares ;

$$\text{DIMO} = 0,076 + 0,016\text{LT}(\text{cm}) \quad n=12, r^2=0,67, p<0,01$$

(FIGURA 15).

$$\text{DIPR} = 0,090 + 0,016\text{LT}(\text{cm}) \quad n=12, r^2=0,64, p<0,03$$

(FIGURA 16).

Un análisis de covarianza (ANCOVA, Snedecor & Cochran 1976), mostró que ni las pendientes ($p=0,8$) ni los interceptos ($P=0,9$) de estas dos líneas de regresión difieren significativamente, lo que indica que ambas digestibilidades son similares, y sugiere una estrecha

TABLA 2 Experimentos de alimentación usando *Lessonia trabeculata* como alimento. IDEN=identificación del ejemplar. LT=longitud total en cm. tTRA=tiempo de tránsito del alimento en horas. RtTRA=razón tTRA/LT. DIMO=digestibilidad de materia orgánica. RDIMO=razón DIMO/LT. DIPR=digestibilidad de proteína bruta. RDIPR=razón DIPR/LT. Los puntos indican que la determinación no pudo ser realizada.

IDEN	LT	tTRA	RtTRA	DIMO	RDIMO	DIPR	RDPR
J20	18,5	.	.	0,40	0,216	0,40	0,216
J13	24	28	0,67
J6	26,6	20	0,75	0,44	0,016	0,43	0,016
J10	28	24	0,86
J17	31,5	32	1,02	0,78	0,024	0,78	0,024
J4	33,5	.	.	0,61	0,018	0,65	0,019
J3	34,5	32	0,93	0,55	0,016	0,54	0,016
J5	34,6	36	1,04	0,60	0,017	0,61	0,018
J18	36	.	.	0,76	0,021	0,79	0,022
J12	37	.	.	0,71	0,019	0,72	0,019
J11	38,8	.	.	0,65	0,017	0,73	0,019
J8	39	52	1,33	0,73	0,018	0,73	0,018
J9	40	52	1,20	0,77	0,019	0,69	0,017
J7	43	.	.	0,80	0,019	0,78	0,018

TABLA 3 Contenido de materia orgánica (MO) y de proteína (PR) de las algas usadas como alimento en los experimentos de digestibilidad. La proteína fue calculada sobre la base del contenido de nitrógeno. R= rango, valor mínimo y máximo observado.

ALGA	% DE MO	R	% DE PR	R
<i>L. trabeculata</i>	61,5	58,4-65,0	10,6	8,6-11,38
<i>Ulva</i> sp.	68,1	56,4-74,8	22,3	14,1-25,0

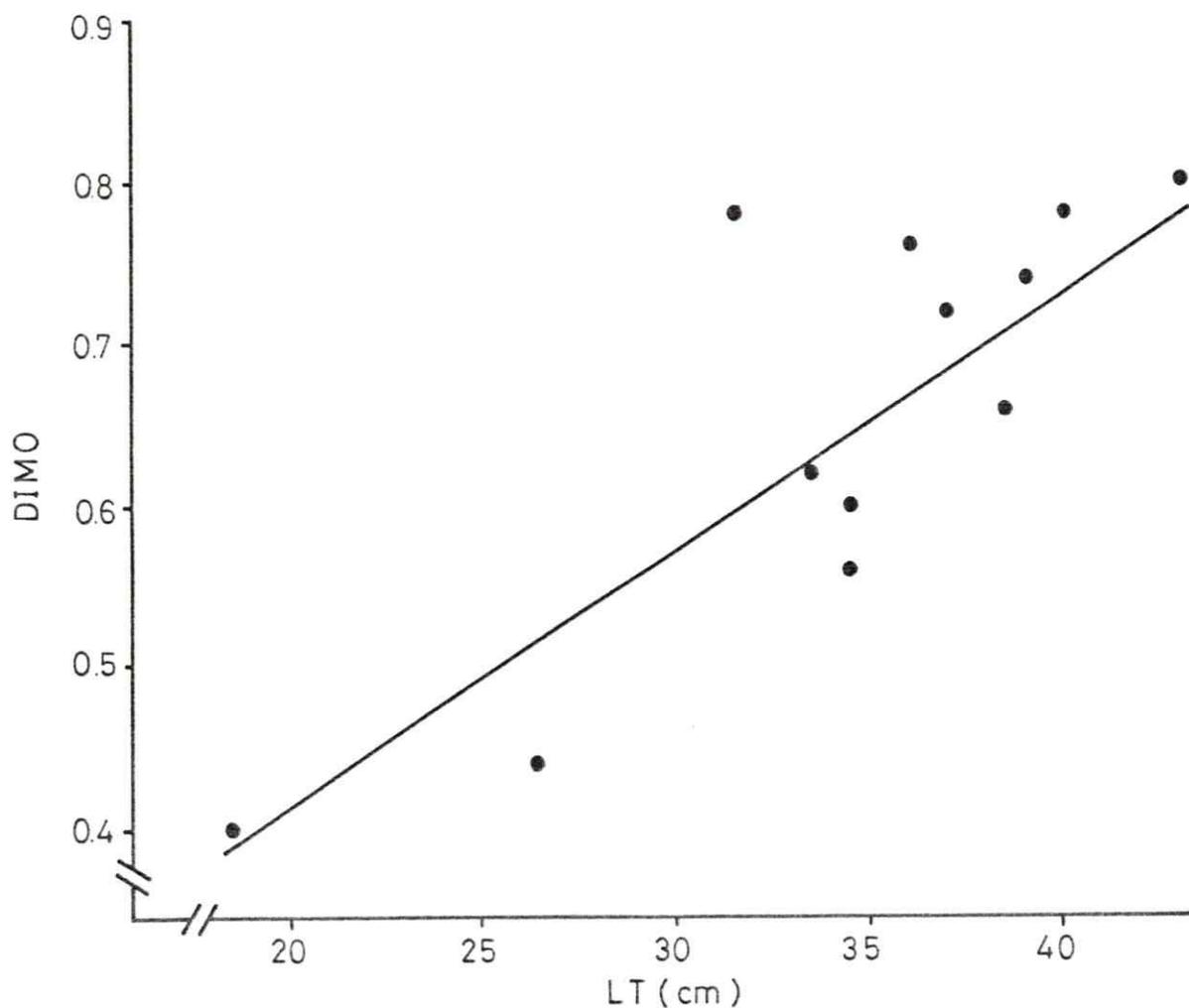


FIGURA 15 Relación entre la digestibilidad de materia orgánica (DIMO) con una dieta de *Lessonia trabeculata*, calculada según Sibly (1981), y la longitud total (LT) de ejemplares de *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es: $DIMO=0,076+0,016 LT(cm)$ ($n=12$, $r^2=0,67$, $p<0,001$).

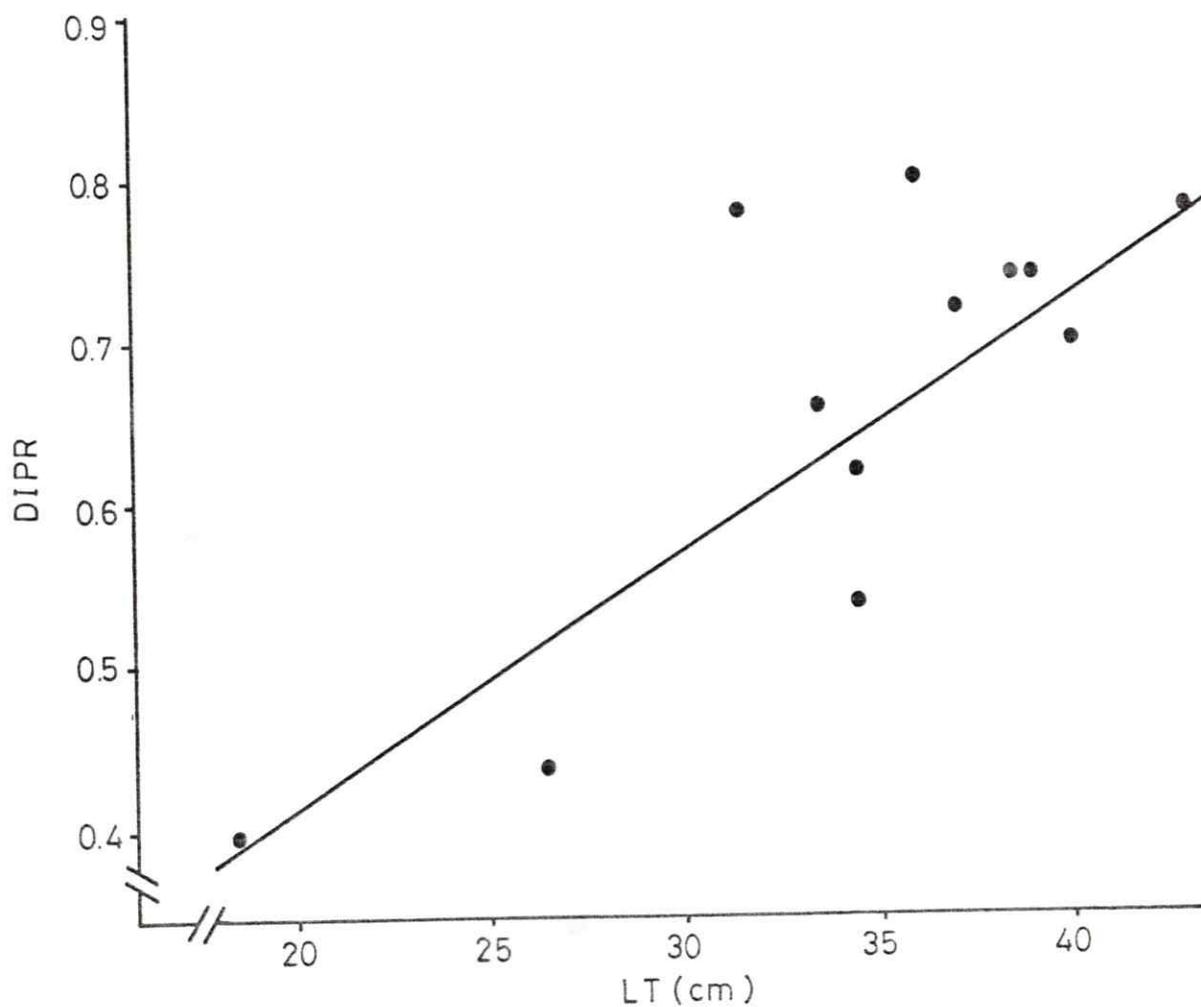


FIGURA 16 Relación entre la digestibilidad de proteínas (DIPR) con dieta de *Lessonia trabeculata*, calculada según Sibly (1981), y la longitud total (LT) de ejemplares de *Aplodactylus punctatus*. La ecuación de regresión es: $DIPR=0,090+0,016 LT(cm)$ ($n=12$, $r^2=0,64$, $p<0,001$).

relación entre ellas.

La digestibilidad de materia orgánica y de proteína bruta por unidad de tamaño (DIMO/LT y DIPR/LT) no muestran relación con la longitud total, indicando que la digestibilidad, por unidad de longitud corporal, es independiente del tamaño del pez.

3.5 CONSUMO DE OXIGENO :

Los consumos de oxígeno (M) medidos variaron entre 8,41 y 55,95 $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ para jerguillas cuyos pesos fueron 62,4 y 545,5 g respectivamente (TABLA 4). Este consumo aumenta alométricamente con el peso de los individuos (W);

$$M(\text{mgO}_2\text{h}^{-1}) = 0,511 W^{0,7}(\text{g}) \quad n=8, r^2=0,94, p<0,0001$$

(FIGURA 17)

Durante las determinaciones de consumo de oxígeno los ejemplares de A. punctatus permanecieron inactivos en el fondo de la cámara, por lo que este consumo de oxígeno corresponde al metabolismo estandar (Brett & Groves 1979).

El consumo de oxígeno por unidad de peso disminuye alométricamente con el peso de los individuos (W) ;

$$M(\text{mgO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}) = 0,511W^{-0,30}(\text{g}) \quad n=8, r^2=0,71, p<0,0008$$

(FIGURA 18).

Aún cuando los ejemplares de mayor tamaño consumen mayor cantidad total de oxígeno, el consumo por unidad de peso es menor.

TABLA 4 Consumo de oxígeno en *Aplodactylus punctatus*. W = Peso húmedo en gramos. M = consumo de oxígeno en $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ y en $\text{mgO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$.

W	M	
	$\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$	$\text{mgO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$
62,4	8,41	0,135
103,6	15,60	0,151
182,4	19,09	0,105
280,0	22,42	0,080
440,0	33,90	0,070
498,0	35,50	0,071
507,5	34,90	0,069
545,5	55,95	0,102

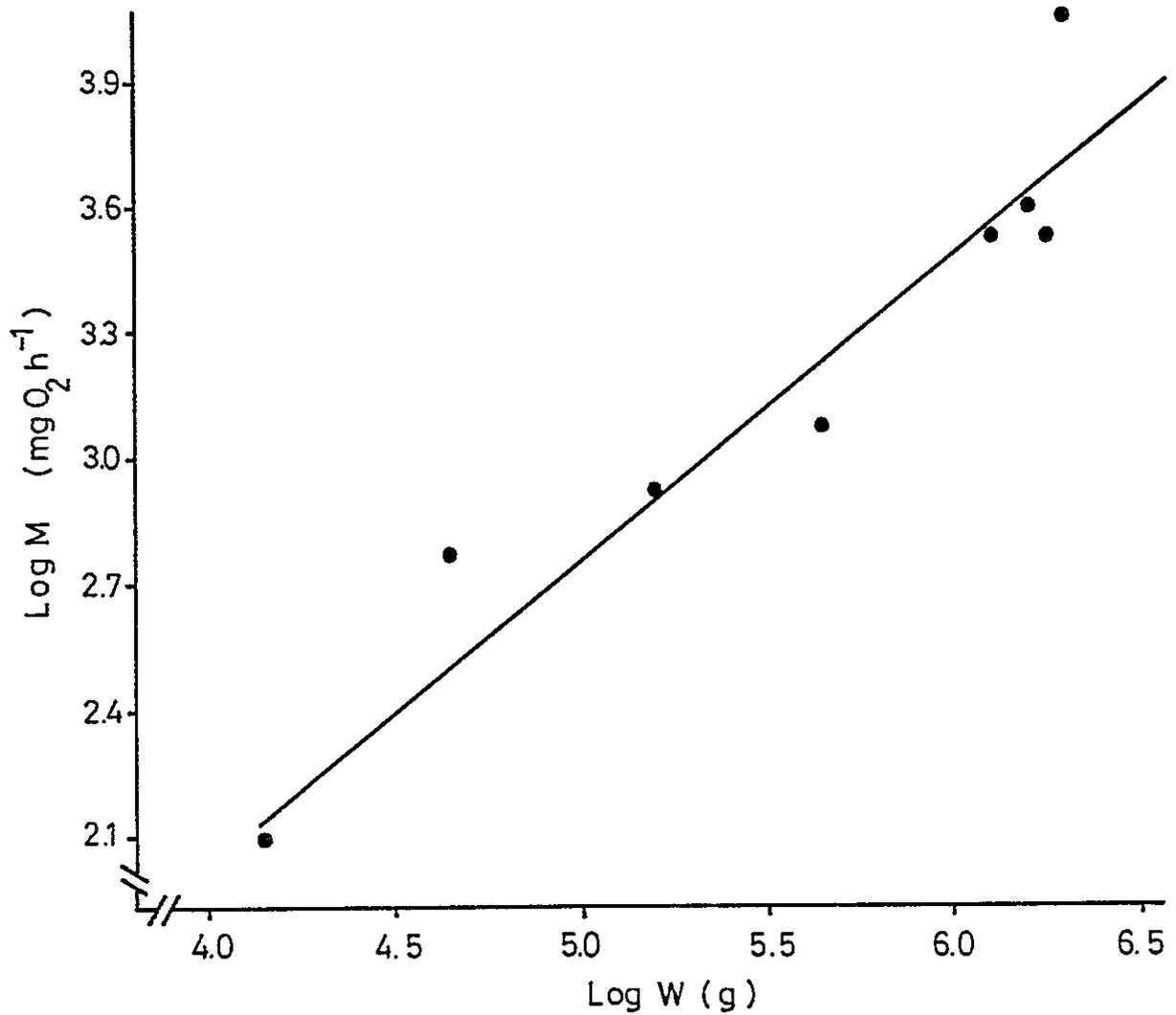


FIGURA 17 Relación entre el consumo de oxígeno (M) y el peso húmedo (W) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es: $\text{Log M (mgO}_2\text{h}^{-1}) = -0,67 + 0,70 \text{ W(g)}$ (n=8, $r^2=0,94$, $p < 0,001$).

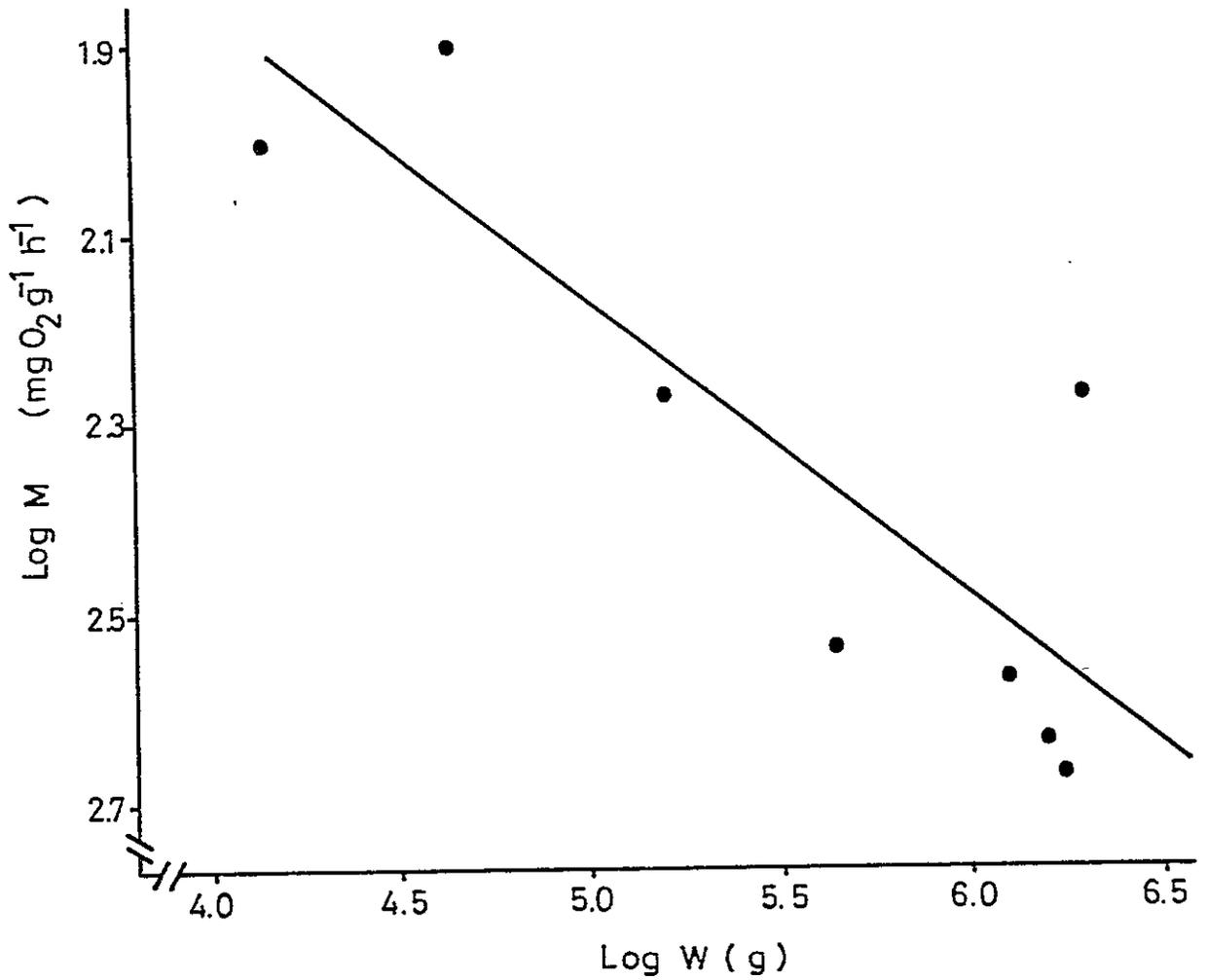


FIGURA 18 Relación entre el consumo peso-específico de oxígeno (M) y el peso húmedo (W) de Aplodactylus punctatus. La ecuación de regresión es:
 $\text{Log M (mgO}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}) = -0,67 - 0,30\text{LogW (g)}$ (n=8, r²=0,71
 p<0,008).

3.6 BALANCE ENERGETICO Y CONSUMO TEORICO DE ALIMENTO :

Para estos calculos se supone que el contenido energético de Lessonia trabeculata es similar al de frondas de Lessonia nigrescens, que segun Benavides et al. (1986) es en promedio 15884 J por gramo de peso seco libre de ceniza (por gramo de materia orgánica). Este valor no difiere de los contenidos energéticos de otras algas café (Paine & Vadas 1969). A partir del consumo de oxígeno de los individuos de distinto tamaño, calculamos las demandas energéticas durante un período de 24 h. Los requerimientos teóricos de frondas frescas de L. trabeculata necesarias para satisfacer estos requerimientos, se calcularon usando ecuaciones derivadas de la ecuación general mencionada en 2.6, y explicadas a continuación :

$$(1) \quad DE = M * 24 * E_{ox} * fE_{nf}$$

Donde DE = demanda energética mínima por día (J día⁻¹). M= Tasa respiratoria mgO₂ h⁻¹. E_{ox}= equivalente oxicalórico. fE_{nf}= factor de corrección debido a la pérdida energética no fecal (1,025). Esta demanda se define como mínima ya que no considera la energía destinada a crecimiento y reproducción, G de la ecuación general mencionada en 2.6. DE se transformó en requerimientos teóricos de biomasa de algas por medio de la siguiente ecuación :

$$(2) \quad CP = DE * E_{c1}^{-1} * DIMO^{-1}.$$

Donde CP= Requerimientos teóricos de materia orgánica seca de alga por día. DE=demandas energéticas por día. E_{c1}^{-1} = Equivalente energético por gramo de materia orgánica seca del alga. CP se transforma en peso húmedo (CPH) de frondas de L. trabeculata utilizando el contenido de materia orgánica (61,53%) y de humedad (82,07%) obtenidas para L. trabeculata. El valor de digestibilidad (DIMO) para cada ejemplar fue calculado utilizando la ecuación que relaciona la digestibilidad de materia orgánica y la longitud de los ejemplares, transformando ésta en peso húmedo por medio de la relación obtenida en 3.1. Esta ecuación es:

$$DIMO = 0,133W^{0,23}.$$

La relación entre los requerimientos teóricos (CPH) de frondas húmedas de L. trabeculata, calculado aplicando las ecuaciones descritas, en función del peso de los individuos, tiene la siguiente forma:

$$CPH(g) = 1,03W(g)^{0,47} \quad n=8, \quad r^2=0,86 \quad p<0,002$$

La tasa respiratoria medida corresponde al metabolismo sin actividad o estandar. Para acercarnos más a las circunstancias naturales a las que se enfrentan los peces, consideramos el aumento en el gasto energético debido a la actividad. Para los peces el metabolismo de rutina está definido como la respiración en actividad moderada y

constante (Elliot 1976b). Los resultados de diversos autores muestran que el metabolismo de rutina es aproximadamente el doble del metabolismo estandar (revisión en : Brett & Groves 1979, Weinberg citado en: Elliot 1976b, Elliot 1976b). Los requerimientos teóricos corregidos por el factor de actividad (CPHC), obtenido aplicando la ecuación (2) luego de multiplicar DE x 2, se relacionan con el peso corporal según la siguiente ecuación:

$$\text{CPHC(g)} = 1,96W(\text{g})^{0,47} \quad n=8, r^2=0,85 \quad p<0,002$$

Estos requerimientos teóricos de frondas húmedas de L. trabeculata se compararon con un estimador del consumo en la naturaleza, la biomasa encontrada en los tractos digestivos, teniendo en consideración que probablemente subestima el consumo real (Elliot & Persson 1979). La relación entre el peso del contenido (WCON) y el peso de los individuos es:

$$\text{WCON(g)} = 0,095 W(\text{g})^{0,90}$$

La forma alométrica de esta ecuación coincide con lo descrito por varios autores sobre una ración de mantención (cantidad de alimento necesaria para mantener el peso del organismo) en peces (Fänge & Grove 1979, Jobling 1988). Los valores de la pendiente descritos oscilan entre 0,38 y 1,00. Debido a esto, suponer que la biomasa contenida en el tracto digestivo es un estimador del consumo real parece

razonable, al menos en lo que respecta a su relación con el peso corporal.

La representación gráfica de estos resultados se expresa en la FIGURA 19. El estudio de las ecuaciones señaladas y la observación de las rectas representadas en la FIGURA 19, muestran que las curvas de requerimientos teóricos y las de consumo estimado se interceptan. Esto indica que bajo un cierto tamaño, si los individuos consumieran sólo L. trabeculata, tendrían un balance energético negativo.

3.7 SELECCION DEL ALIMENTO :

Los resultados de los experimentos de selección se resumen en la TABLA 5 . Todas las jerguillas prefirieron consumir Ulva en vez de Lessonia independientemente de la proporción en que les fueron ofrecidas (X^2 , $p < 0,005$ para cada uno de los seis casos, Tabla 5). La digestibilidad observada para Ulva fue mayor que para Lessonia en cada grupo. En condiciones de laboratorio las jerguillas consumen el alga más digerible.

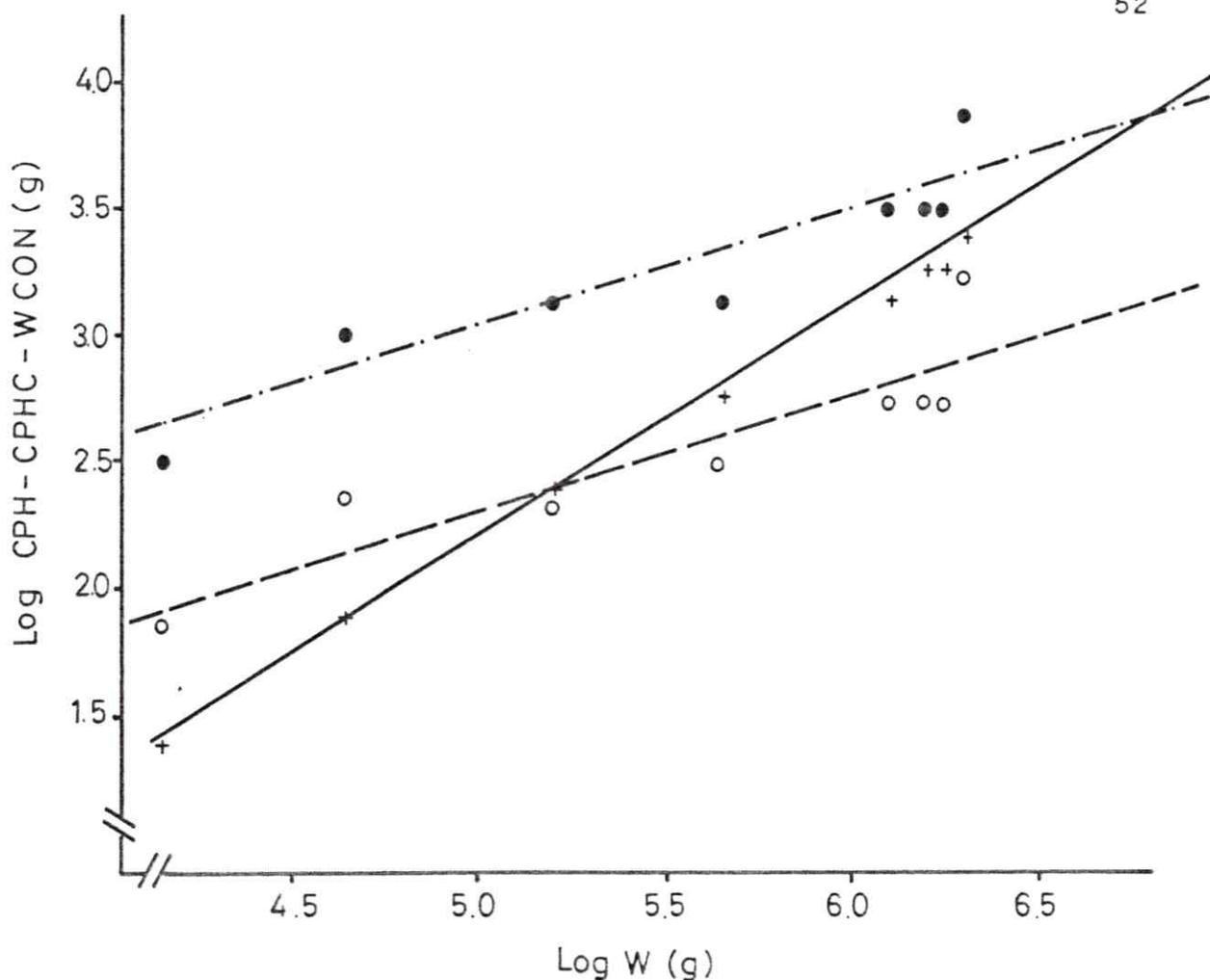


FIGURA 19 Relaciones entre el requerimiento teórico de frondas frescas de *Lessonia trabeculata* calculada para un metabolismo sin actividad (CPH, línea segmentada) y con actividad (CPHC, línea punteada), y el peso húmedo de *Aplodactylus punctatus*. También se grafica, para los mismos individuos, el valor calculado del peso del contenido del tracto digestivo (WCON, línea continua), como estimador del consumo. Las ecuaciones de regresión son: $\text{Log CPH(g)} = 0,029 + 0,47 \text{ LogW(g)}$ ($n=8$, $r^2=0,86$, $p<0,001$) y $\text{log CPHC(g)} = 0,673 + 0,47 \text{ LogW(g)}$ ($n=8$, $r^2=0,85$, $p<0,002$).

TABLA 5 Selección de alimento por Aplodactylus punctatus. ID es el número del ejemplar. LT es su longitud total (cm). CU consumo de Ulva en gramos. CL consumo de Lessonia en gramos. PROP U/L: proporción de Ulva ofrecida con respecto a Lessonia en gramos. χ^2 valor del estadístico para la comparación del consumo de Ulva frente a Lessonia. p es la probabilidad de el consumo sea en la proporción ofrecida. DIUL digestibilidad de Ulva. DILE digestibilidad de la Lessonia.

ID	LT	CU	CL	PROP U/L	χ^2	p	DIUL	DILE
GRUPO I								
J1	34	7,6	0	10/50	499,92	<0,005	0,65	0,42
J2	34	6,3	1,9	25/25	28,78	<0,005	0,73	0,60
J3	34	10,3	0	50/25	20,01	<0,005	0,60	0,55
GRUPO II								
J4	43	5,1	1	10/50	347,50	<0,005	0,87	0,80
J5	39	21,4	0	25/25	100,00	<0,005	0,80	0,73
J6	40	5,4	0	50/10	19,97	<0,005	0,89	0,73

DISCUSION

En Aplodactylus punctatus la longitud absoluta (LTD) y relativa (RA) del tracto digestivo aumenta durante la ontogenia. su consecuencia es un mayor tiempo de tránsito del alimento, y asociado con este también aumenta la capacidad para asimilar macroalgas. Esta consecuencia del cambio morfométrico del tracto digestivo en la capacidad para digerir alimentos nutricionalmente pobres, había sido propuesta en trabajos previos, pero en está tesis esta la primera demostración experimental de este fenómeno.

En la jerguilla el tiempo de tránsito aumenta a medida que los peces crecen. Sin embargo, el tiempo de tránsito por unidad de longitud del tracto digestivo (RTL) se mantiene constante, lo que probablemente indica que la velocidad de paso del alimento por el tracto digestivo se mantiene constante, y que el tiempo de tránsito sólo depende de la longitud del tracto digestivo y no de otros factores que puedan modificarse durante el crecimiento de los individuos.

La digestibilidad de materia orgánica y proteína obtenidas para la jerguilla con una dieta de L. trabeculata aumenta de 0,40 y 0,80 durante la ontogenia. Estos valores

son comparables a los obtenidos por Pandian (1967), Montgomery & Gerking (1980), Edwards y Horn (1982) y Horn et al. (1982), quienes obtuvieron cifras de asimilación de proteínas entre 43 y 98,28%, para diversas especies de peces herbívoros. No hemos encontrado resultados en la literatura para asimilación de materia orgánica. En A. punctatus la digestibilidad de materia orgánica es equivalente a la de proteínas, por lo que es esperable que la digestibilidad de materia orgánica también esté dentro de lo esperable para un pez herbívoro.

Aquí se muestra que durante la ontogenia de A. punctatus cambia la composición de la dieta, pasando de dieta un tanto omnívora a una herbívora casi estricta. Las descripciones de la dieta de esta especie en la literatura, la muestran como herbívora (Gichenot 1848, Mann 1954, Miranda 1973, Moreno et al. 1979, Pizarro 1981). Esta conclusión no es sorprendente si se ignora el tamaño de los peces analizados, ya que al observar nuestros resultados del análisis taxonómico de los contenidos estomacales de A. punctatus (TABLA 1) sin considerar el tamaño corporal de los peces, se llegaría a la misma conclusión. El de que la diversidad de la dieta no cambie con la talla indica que en la mayoría de los tractos digestivos existen ítemes mayoritarios a lo largo del

desarrollo, aún cuando los individuos más grandes incluyan mas especies en su dieta. Estas especies estan presentes en muy baja proporción de biomasa (Tabla 1), por lo que no contribuyen significativamente a la diversidad del contenido, lo que puede estar indicando un consumo incidental de ellos.

La longitud del tracto digestivo en A. punctatus es 2,3 a 4,8 veces mayor que el largo total del pez, y se encuentra dentro de lo descrito en la literatura para peces herbívoros, en los que oscila entre 2 a 4,5 veces la longitud de los peces (Kapoor et al. 1975). Diversos autores relacionaron el largo relativo del tracto digestivo con diferencias interespecíficas en el tipo de alimentación (Kapoor et al. 1975, Ojeda 1986, Hoffer 1988), y a cambios en la dieta durante la ontogenia de una especie (Montgomery 1977, Rimmer 1984). El incremento del largo absoluto y del largo relativo del tracto digestivo que muestra A. punctatus durante la ontogenia, asociado al cambio en su tipo de alimentación, concuerda con lo observado para otras especies de peces que cambian de dieta carnívora y omnívora a una herbívora (Montgomery 1977, Rimmer 1984).

El cambio en la morfometría del tracto digestivo asociado a un cambio en la composición de la dieta coincide con lo propuesto por Sibly (1981), quien postula un modelo de

digestión basado en consideraciones teóricas de optimización de la digestión de los alimentos. Según este modelo las dietas pobres tendrán como consecuencia el aumento en el tamaño de las cavidades digestivas. Una dieta de algas es comparativamente más pobre que una basada en animales, debido a que el contenido, por unidad de peso, de nitrógeno de las algas es menor que el de presas animales (Mattson 1980, Pandian & Marian 1985, Horn & Neighbors 1984, Horn et al. 1986). El modelo propuesto por Sibly (1981) supone que un aumento en el tamaño de las cavidades digestivas tendrá como consecuencia un mayor tiempo de retención del alimento, lo que favorecería un aumento en la digestibilidad. Esta misma idea subyace en las demás descripciones morfológicas intra e interespecíficas de los tractos digestivos de peces y su relación con el tipo de alimentación (Ej: Ojeda 1987). Sin embargo, hasta hoy esto no había sido demostrado. Asociado al cambio de A. punctatus de una relativa omnivoría a herbivoría, se encontró un cambio en el largo absoluto y relativo de su tracto digestivo, que tiene por consecuencia un aumento en el tiempo de tránsito y en la digestibilidad del alga que consumen mayoritariamente los adultos. Estos resultados concuerdan con lo postulado por Sibly (1981), siendo la primera demostración experimental realizada en peces, lo

que constituye uno de los principales aportes de esta tesis.

Lessonia trabeculata puede ser considerada como un alimento comparable al utilizado por otros peces herbívoros debido a que los valores de contenido de ceniza y de proteína (nitrógeno) obtenidos para Lessonia trabeculata se encuentran dentro del rango de los determinados, para los alimentos de diversos peces herbívoros, por Montgomery & Gerking (1980), Edwards & Horn (1982) y Pandian & Marian (1985), que oscilaron entre 16,2 a 54,8% de ceniza y de 6,4 a 9,4% de proteína.

La asimilación calculada a partir de cantidades totales ingeridas y defecadas por cada ejemplar de A. punctatus, son mayores que los predichos utilizando la ecuación propuesta por Pandian & Marian (1985), que relaciona el porcentaje de nitrógeno en el alimento y la asimilación de cantidades totales en peso o en energía. Esta relación fue obtenida utilizando los resultados publicados por diversos autores, para varios peces carnívoros, herbívoros y detritívoros. El rango de asimilación esperado, calculado utilizando la ecuación propuesta, usando el promedio de contenido de nitrógeno de L. trabeculata, es entre 28,13 y 32,30% de digestibilidad. El valor promedio obtenido en el presente trabajo es de 63,48%. Esta discrepancia podría atribuirse

a varios factores, dentro de los cuales está el número de peces herbívoros considerados por Pandian & Marian (1985) para el cálculo de la ecuación es bastante menor al de los carnívoros (16 versus 32), y a que el tamaño corporal no es considerado como un factor que afecte las tasas de asimilación. Comparada con los resultados de estos autores A. punctatus es una especie altamente eficiente en la digestión de algas con bajo contenido de nitrógeno. Esto puede ser consecuencia de características morfológicas, como el aumento del largo relativo del tracto digestivo, y fisiológicas, como podría ser mayor capacidad de hidrólisis ácida o la presencia de enzimas más activas.

La preferencia de A. punctatus de consumir Ulva en vez de Lessonia y su concordancia con una mayor digestibilidad y contenido de nitrógeno, o de proteínas, del alga preferida (TABLA 3), reafirma lo postulado para otros peces herbívoros. Horn & Neighbors (1984) encontraron un patrón similar en las preferencias de consumo en laboratorio del pez herbívoro de aguas templadas Cebidichthys violaceus. Este pez consumió preferentemente las algas con mayor contenido de nitrógeno. Horn et al. (1986) concluyeron que los peces herbívoros tienden a optimizar, durante algunos períodos de tiempo, la ingesta de nitrógeno más que la energía. Así, el alga preferida por A. punctatus, es

simultáneamente la con mayor contenido de nitrógeno y mejor digestibilidad. De esta forma, si el pez está optimizando la ingesta de proteína, parece adecuada su preferencia por Ulva. Sin embargo, Ulva no está presente en una mayor proporción en los tractos digestivos de A. punctatus obtenidos en terreno. Esto puede ser consecuencia de la disponibilidad real del alga en el ambiente del pez (Horn & Neighbors 1984). Ulva aparentemente es escasa en en el submareal, mientras que Lessonia trabeculata forma extensas praderas en los lugares donde se realizaron la mayoría de las capturas (Ojeda, datos no publicados). Lo que podría explicar la escasez de Ulva en la dieta de las jerguillas de la zona central. Esto podría comprobarse comparando la dieta de A. punctatus capturados en regiones con distinta abundancia de Ulva. Resultados preliminares de un estudio de la dieta de jerguillas capturadas en Caleta lo Errázuriz (Antofagasta), donde Ulva es más abundante en la pradera de Lessonia (Ojeda, datos no publicados) muestran que esta especie constituye aproximadamente el 20% de la biomasa presente en los tractos digestivos. Estos resultados sugieren que las preferencias alimentarias de A. punctatus dependen de ambos factores, digestibilidad y contenido de nitrógeno de las algas, y su abundancia.

El consumo de oxígeno de A. punctatus varió entre 135,6 y 102,58 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ dependiendo del tamaño corporal. Este rango de consumo se encuentra dentro de los valores descritos para diversos peces de aguas templadas, en los que oscilan entre 89 y 229 $\text{mgO}_2\text{kg}^{-1}\text{h}^{-1}$ (Brett & Groves 1979). El consumo de oxígeno cambia en relación al tamaño corporal siguiendo una relación alométrica, común para una amplia gama de organismos multicelulares y en particular para los peces (Kleiber 1961, Brett & Groves 1979, Philipson 1981). La pendiente de la ecuación alométrica que relaciona el consumo de oxígeno con el peso corporal para A. punctatus (0,70) concuerda con los descritos para otros peces (0,69 y 0,82; véase Edwards et al. 1969, Edwards et al. 1972, Brett & Groves 1979, Philipson 1981, Paul et al. 1988).

El desbalance energético en que incurrirían las jerguillas chicas si consumieran sólo frondas de Lessonia, es la respuesta energética a la interrogante del por qué los individuos menores de cierta talla son relativamente omnívoros, y los de tallas mayores son herbívoros. Si bien algunos de los valores usados en estos cálculos son aproximados, es interesante observar que el punto medio de la intersección de las curvas de requerimientos teóricos con la de la estimación del consumo

real, corresponde a un ejemplar de un peso cercano a 400 g, y de 30 cm de longitud total. Esta talla podría constituir el límite aproximado para el cambio de dieta en A. punctatus. Si promediamos los valores de la razón porcentaje de invertebrados y de algas (TRP) de los contenidos estomacales obtenidos para las jerguillas menores o iguales a 30 cm, y los comparamos con el promedio obtenido en los ejemplares de mayor talla, se obtienen diferencias estadísticamente significativas entre estos promedios ($t = 2,23$ $p < 0,05$, test de Student. Sokal & Rohlf 1981). Esto respalda la sugerencia que 30 cm de talla constituye es el límite sobre el cual las jerguillas cambian de dieta.

Las jerguillas de menor tamaño podrían aumentar su consumo de proteínas y energía incluyendo en la dieta material de origen animal, ya que por unidad de peso el contenido de proteínas y energía es mayor en los invertebrados que en las algas (Mattson 1980, Pandian & Marian 1985). Por ejemplo, un gramo de poliquetos tiene en promedio 23330 J g^{-1} , y uno de bivalvo tiene 22790 J g^{-1} (Brey et al. 1988), comparado con 15884 J g^{-1} de Lessonia o 18700 J g^{-1} de Ulva (Benavides et al. 1986). Además, la digestibilidad de presas animales, cercana al 98% (Benavides, datos no publicados), es mayor que la de las

algas. Esto tiene por consecuencia, que por unidad de peso, las presas animales contribuyan con una mayor cantidad de proteínas y energía al organismo que las consume.

El cambio de dieta de un organismo, de omnívoro o carnívoro a herbívoro, ha sido justificado por diversos autores con consideraciones nutricionales (Hoffer et al. 1985), energéticas (Pough 1973, Dement & Van Soest 1985) y ecológicas (Fuentes & di Castri 1975, Jaksic 1978). Es probable que varios de los factores considerados por estos autores sean aplicables al caso de Aplodactylus punctatus. Por lo tanto, la explicación global del fenómeno del cambio de dieta debiera considerar los siguientes factores:

- Demandas energéticas totales.
- Capacidad total de ingesta y procesamiento de alimentos.
- Digestibilidad de la dieta y su variación durante la ontogenia.
- Gasto energético involucrado en la búsqueda y consumo de los distintos tipos de alimento.
- Cantidad y variabilidad de la oferta ambiental de los distintos tipos de alimentos.
- Requerimientos nutricionales especiales (alta demanda protéica) en las etapas juveniles.

Para el caso de A. punctatus, hemos demostrado que la capacidad para asimilar algas puede ser un factor

determinante para que las demandas energéticas sean satisfechas consumiendo alimentos comparativamente más pobres. Quedan, sin embargo, varias interrogantes por responder. La cuantificación y evaluación comparativa de los factores previamente mencionados, son esenciales para responder globalmente la interrogante que plantean los organismos que como Aplodactylus punctatus, cambian de dieta durante la ontogenia. Por ejemplo, la cuantificación de la oferta ambiental y del gasto energético involucrado en la búsqueda y captura de presas animales podría ayudarnos a responder por qué las jerguillas más grandes no siguen consumiendo animales.

CONCLUSIONES

- Aplodactylus punctatus cambia de dieta relativamente omnívora a herbívora durante la ontogenia.
- Asociado a este cambio aumenta el largo absoluto y relativo del tracto digestivo.
- La capacidad de los peces para digerir Lessonia trabeculata, el alga más importantes de la dieta, aumenta durante la ontogenia. Lo que probablemente está relacionado con el aumento en el tiempo de tránsito del alimento. Estos resultados reafirman el modelo de digestión óptima propuesto por Sibly (1981).
- El aumento del tiempo de tránsito sería causado por el alargamiento del tracto digestivo, ya que la velocidad de paso se mantiene constante durante la ontogenia.
- En condiciones de laboratorio esta especie prefiere consumir Ulva en vez de Lessonia, no importando la proporción de biomasa en la que se les ofrezca. Esta conducta probablemente esté asociada con la mayor digestibilidad de Ulva comparada con la de Lessonia, y concuerda con algunas descripciones de conducta de alimentación de otros peces herbívoros. La ausencia de Ulva en los tractos digestivos de A. punctatus, en Chile central

podría deberse a la baja disponibilidad de esta alga en los ambientes submareales desde donde fueron recolectados los ejemplares.

- El consumo de oxígeno y su relación con el peso corporal sigue un patrón similar a lo descrito para otros peces.

- Al comparar el consumo real de alga con los requerimientos teóricos de Lessonia trabeculata, necesarios para cubrir las demandas energéticas estimadas por respiración, se obtuvo que los peces de tallas inferiores a aproximadamente 30 cm incurrirían en un balance energético negativo si consumieran exclusivamente esta alga. Estos resultados sugieren que bajo 30 cm de longitud total esta especie necesita consumir presas con mayor contenido energético y/o de mayor digestibilidad para mantener un balance energético positivo, lo que constituye una explicación energética plausible para la relativa omnivoría observada en ejemplares pequeños.

BIBLIOGRAFIA

- 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
- BJORNDAL KA (1985) Use of ash an indigestible dietary marker. Bull.Mar.Sci. 36:224-230.
- BOND CE (1979) Biology of fishes. Saunder College Publishing, Philadelphia. 514pp.
- BOZINOVIC F, C VELOSO & M ROSENMANN (1988) Cambio del tracto digestivo de Abrothix andinus (CRICETIDAE):Efecto de la calidad de dieta y requerimiento de energia. Rev.Chil.Hist.Nat 61:245-151.
- BRADSTREET RB (1965) The kjeldhal method for organic nitrogen. En: Chemical Rubber Co, Cleveland, Ohio.239pp.
- BRETT JR & TD GROVES (1979) Physiological energetics. En: Hoar WS, DJ Randall & JR Brett (eds.). Fish physiology. Vol VIII. Bioenergetics and growth. Academic Press Inc, New York. pp: 252-279.
- BREY T, H RUMOHR & S ANKAR (1988) Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weigth to energy. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 117:271-

- CANCINO JM & JC CASTILLA (1988) Emersion behaviour and foraging ecology of the common chilean clingfish Sicyases sanguineus (Pisces:Gobiesocidae). J.Nat.Hist.22:249-261.
- CANCINO JM , CA MORENO & J GARRIDO (1985) Relaciones entre características morfológicas del tubo digestivo y dieta de peces litorales. Arch.Biol.Med.Exp. 18 (2):R8
- CRAWLEY MJ (1983) Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Studies in ecology Volume 10. University of California Press. 437pp.
- CHIRICHIGNO N (1974) Clave para identificar los peces marinos del Perú. En: Intituto del mar del Perú. Informe N° 4. Callao, Perú.
- CHOAT JH (1982) Fish feeding and the structure of benthic communities in temperate waters. Ann.Rev.Ecol.Syst. 13: 423-429.
- CONOVER RJ (1966) Assimilation of organic matter by Zooplankton. Limnol.Oceanogr. 11: 338-345.
- COWEY CR & JR SARGENT (1979) Nutrition. En: Hoar WS , DJ Randall & JR Brett (eds.). Fish physiology. Vol VIII. Bioenergetics and growth. Academic Press Inc, New York,pp:1-69.
- DEMMENT MW & PJ VAN SOEST (1985) A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. Am.Nat. 125:641-672.

- DU PREEZ HH, A McLACHLAN & JFK MARAIS (1986a) Oxygen consumption of a shallow water teleost the spotted Grunter, Pomadasys commersoni (Lacépède, 1802). *Comp. Biochem. Physiol.* 84A:67-70.
- DU PREEZ HH, W STRYPON & PED WINTER (1986b) Oxygen consumption of two marine teleosts, Lithognathus mormyrus (Linnaeus, 1758) and Lithognathus lithognathus (Cuvier, 1830) (Teleostei: Sparidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 85A:313-331.
- EDWARDS RRC, DM FINLAYSON & JH STEELE (1969) The ecology of o-group plaice and common dabs in Lockewe. II Experimental studies of metabolism. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3:1-17.
- EDWARDS RRC, DM FINLAYSON & JH STEELE (1972) An experimental study of the oxygen consumption, growth and metabolism on the Cod (Gadus morua L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 8:294-309.
- EDWARDS TW & MH HORN (1982) Assimilation efficiency of a temperate-zone intertidal fish (Cebidichthys violaceus) feeds of macroalgae. *Mar. Biol.* 67:247-253.
- ELLIOT JM (1976a) Energy losses in waste products of brown trout (Salmo trutta L.) *J. Anim. Ecol.* 45:561-580.
- ELLIOT JM (1976b) The energetics of feeding, metabolism and growth in trout (Salmo trutta) in relation to body

- weight, water temperature and ration size. *J.Anim.Ecol.* 45:923-948.
- ELLIOT JM & L PERSSON (1979) The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J.Anim.Ecol.* 47:977-991.
- FANGE R & D GROVE (1979) Digestion. En: Hoar WS , DJ Randall & JR Brett (eds.). *Fish physiology. Vol VIII. Bioenergetics and growth.* Academic Press Inc., New York. pp:161-260.
- FUENTES ER & F di CASTRI (1975) Ensayo de herbivoría experiemntal en especies de Liolaemus (Iguanidae) chilenos. *An.Mus.Hist.Nat.*, Valparaíso 8:66-75.
- FURNELL DJ (1987) Partitioning of locomotor and feeding metabolism in Sablefish (Anoplogadus fimbria). *Can. J. Zool.* 65:486-489.
- GERKING SD (1984) Assimilation and maintenance ration of an herbivorous fish, Sarpa sarpa, feeding of green algae. *Trans.Am.Fish.Soc.* 113:378-387.
- GUICHENOT CG (1848) Peces. En: C Gay. *Historia física y Política de Chile, Zoología* 2:1-372.
- GREEN EJ & DE CARRITT (1967) New tables for oxygen saturation of seawater. *J. Mar. Res.* 25:140-147.
- HOFFER R (1988) Morphological adaptations of the digestive tract of tropical cyprinids and cichlids to diet. *J.Fish Biol.* 33:299-408.

- HOFFER R (1988) Morphological adaptations of the digestive tract of tropical cyprinids and cichlids to diet. *J. Fish Biol.* 33:299-408.
- HOFFER R, G KREEDL & F KOCH (1985) An energy budget for an omnivorous cyprinid Rutilus rutilus (L.) *Hydrobiologia* 122:53-59.
- HOFFER R & F SHIEMER (1981) Proteolytic activity in digestive tract of several species of fish with different feeding habits. *Oecologia (Berl)* 48:342-345.
- HOFFER R & F SHIEMER (1983) Feeding ecology, assimilation efficiencies and energetics of two herbivorous fish: Sarotherodon (tilapia) mossambicus (Peters) and Puntius filamentosus (Cuv. et Val.). En: Shiemer F (ed). *Limnology of Parakrama Samudra-Srilanka*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- HOLLAND DL & PA GABBOTT (1971) A micro-analytical scheme for the determination of protein, carbohydrate, lipid and RNA levels in marine invertebrate larvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 51:659-668.
- HORN MH (1989) Biology of herbivorous fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 27:167-272.
- HORN MH & MA NEIGHBORS (1984) Protein and nitrogen assimilation as a factor predicting the seasonal macroalgal diet of the Monkeyface Prickleback.

potential of a two temperate intertidal fishes based on the protein and energy assimilated from their macroalgal diets. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 103:217-234.

HORN MH , SN MURRAY & TW EDWARDS (1982) Dietary selectivity in the field and food preferences in the laboratory for two herbivorous fish (Cebidichthys violaceus and Xiphister mucosus) from a temperate intertidal zone. *Mar.Biol.* 67:237-246.

HYATT KD (1979) Feeding strategy. En: Hoar WS , DJ Randall & JR Brett (eds.). *Fish physiology. Vol VIII. Bioenergetics and growth.* Academic Press Inc, New York. pp:71-119.

JAKSIC F (1978) ¿A que tamaño se hace herbívora una lagartija? *An.Mus.Hist.Nat.Valparaíso* 11:113-116.

JOBLING M (1988) A review of the physiological and nutritional energetics of Cod, Gadus morua L., with particular reference to growth under farmed conditions. *Aquaculture* 70:1-19.

KAPOOR BC , H SMITY & IA VERIGHINA (1975) The alimentary canal and digestion in teleosts. *Adv.Mar.Biol.* 13:109-239.

KLEIBER M (1961) *The fire of life : an introduction to animal energetics.* Wiley, New York.

- LOBEL PS & JC OGDEN (1981) Foraging by the herbivorous parrotfish Sparisoma radians. Mar.Biol. 64:173-183.
- MANN G (1954) La vida de los peces en aguas chilenas. Instituto de investigaciones veterinarias, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 343pp.
- MATTSON WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann.Rev.Ecol.Syst. 11:119-161.
- MEAD GW (1970) A history of south pacific fishes. En: Wooster WS (ed.). Scientific explorations of the south pacific. Natl.Acad.Sci, Washington D.C. pp:236-251.
- MIRANDA O (1973) Calendario ictiológico de San Antonio. 3º Biología de la Jerguilla (Aplodactylus punctatus). Biol. Pesq. Chile 6:25-43.
- MONTGOMERY WL (1977) Diet and gut morphology in fishes, with special reference to the Monkeyface Prickleback (Cebidichthys violaceus) (Stichaeidae : Blennioidei). Copeia 1977:178-182.
- MONTGOMERY L & SD GERKING (1980) Marine macroalgae as foods for fishes: an evaluation of potential food quality. Env.Biol.Fish. 5:143-153.
- MORENO CA , WE DUARTE & JH ZAMORANO (1979) Variación latitudinal del número de especies en el sublitoral rocoso : una explicación ecológica. Arch.Biol.Med.Exp. 12:169-178.

- OJEDA FP (1987) Morphological characterization of the alimentary tract of antarctic fishes and its relation to feeding habits. *Polar.Biol.* 5:125-128.
- PAINE RT & RL VADAS (1969) Calorific values of benthic marine algae and their postulate relation to invertebrate food preference. *Mar.Biol.* 4:79-86.
- PANDIAN TJ (1967) Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes Megalops cyprinoides and Ophiocephalus striatus. *Mar.Bio.* 1:16-32.
- PANDIAN TJ & MP MARIAN (1985) Nitrogen content of food as index of absorption efficiency in fishes. *Mar.Biol.* 85:301-311.
- PARMA de CROUX MJ (1983) Metabolismo de rutina de Hoplias malabaricus (Bloch, 1974) (Osteichthyes, Erythrinidae). *Rvta.Bras.Zool.*, S. Paulo 1:217-222.
- PAUL AJ, JM PAUL & SMITH (1988) Respiratory energy requirements of the Cod Gadus macrocephalus Tilesius relative to body size, food intake and temperature. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 122:83-89.
- PETERS RH (1983) The ecological implications of body size. Cambridge University Press, London. 329pp.
- PHILLIPSON J (1981) Bioenergetics options and phylogeny. En: Townsend CR & P Calow (eds). *Physiological ecology: An evolutionary approach to resource use*. Blackwell

- Scientific Publications. London. pp:20-45
- PIZARRO J (1981) Herbivoría sobre una población de alga parda sublitoral Lessonia sp. Resistencia local bajo una presión de consumo. Tesis para optar al grado de Biólogo Marino. Universidad de Concepción, Chile. 135pp.
- POUGH FH (1973) Lizard energetics and diet. *Ecology* 54:837-844.
- QUAST JC (1968) Observation on the food of the kelp bed fishes. En: North WJ (ed). *The Biology of Giant Kelp Beds (Macrocystis) in California*. Verlag Von J. Cramer. pp: 541-598.
- RIMMER D (1984) Changes in relative gut length with diet in post-recruit buffalo bream Kyphosis cornelli. Divisional research seminar. May 12-13, 1983. CSIRO Marine Laboratories. Marmion. W.A. Australia. pp:27.
- RIOS CF (1979) Balance energético en poblaciones de Galaxias maculatus (Jenyns) (Salmoniformes : Galaxidae). *Medio Ambiente* 4:24-39.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1983) *Scaling. Why is animal size so important*. Cambridge University Press, London. 241pp.
- SIBLY RM (1981) Strategies of digestion and defecation. En: Townsend CR & P Calow (eds). *Physiological ecology: An evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Publications. London. pp: 109-139.

- SIEGEL S & NJ CASTELLAN (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company. 399pp.
- SNEDECOR CW & WG COCHRAN (1976) Statistical methods. The Iowa State University Press. Ames. 593pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometría. H. Blume Ediciones. Madrid. 832pp.
- TOWNSEND CR & P CALOW (1981) Physiological ecology : An evolutionary approach to resource use. Blackwell Scientific Publications. London. 393pp.
- WAINWRIGHT PC (1988) Morphology and ecology : functional basis of feeding constraints in caribbean labrid fishes. Ecology 69:635-645.
- WELCH HE (1968) Relationship between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. Ecology 46:755- 759.
- WIEGERT RG (1968) Thermodynamics considerations in animal nutrition. Amer.Zool. 8:71-81.