

UCH-FC
DOC-B
C118
C.1

**MECANISMOS DE FORRAJE Y DIGESTION EN DOS
ESPECIES DE PECES HERBIVOROS: *Girella laevifrons* y
*Scartichthys viridis***

Tesis

Entregada a la Universidad de Chile

**en cumplimiento parcial de los requisitos para optar
al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología**

Facultad de Ciencias

Por

CRISTIAN WILLY CÁCERES MORALES

2001

Director de Tesis: Dr. F. Patricio Ojeda Rossi.

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

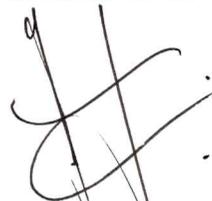
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el Candidato

CRISTIAN WILLY CÁCERES MORALES

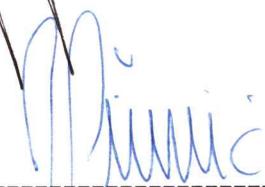
Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 9 de agosto del 2000.

Director de Tesis
Dr. Patricio Ojeda R.

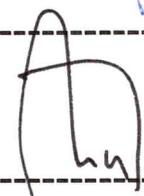


Comisión de Evaluación de la Tesis

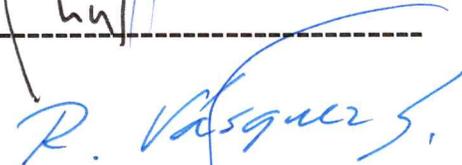
Dr. Francisco Bozinovic



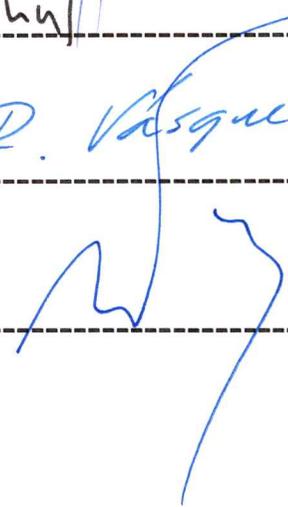
Dr. Rodrigo Medel



Dr. Rodrigo Vásquez



Dr. Alberto Veloso



AGRADECIMIENTOS

Se agradece particularmente el apoyo prestado para la consecución de este trabajo a las personas que directa e indirectamente se han visto involucradas en mi proceso de formación, tanto en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile como en la Facultad de Ciencias Biológicas de la P. Universidad Católica de Chile. Particularmente deseo agradecer a las personas que compartieron conmigo en el Laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias por su comprensión, apoyo y sobre todo amistad.

Al personal de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) por su ayuda en el desarrollo del protocolo experimental de este trabajo.

Agradezco profundamente el apoyo brindado por CONICYT al concederme una beca que permitió el financiamiento de mis estudios de doctorado y a través del financiamiento de este trabajo por medio del proyecto FONDECYT 1960017.

Finalmente deseo agradecer particularmente al Dr. Patricio Ojeda R. por su constante apoyo, iluminación y amistad.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de figuras	IV
Lista de tablas	VII
Resumen	IX
Abstract	XI
Introducción	1
Capítulo I	10
Introducción	11
Materiales y Métodos	15
Resultados	22
Discusión	28
Tablas	36
Figuras	41
Capítulo II	46
Introducción	47
Materiales y Métodos	50
Resultados	55
Discusión	63
Tablas	70

Figuras	81
Capítulo III	95
Introducción	96
Materiales y Métodos	100
Resultados	103
Discusión	106
Tablas	113
Figuras	119
Discusión General	122
Bibliografía	128

INDICE FIGURAS

Figura:	Página
Figura 1: Esquema que representa la relación entre los procesos de forrajeo y digestión y la adecuación biológica de los organismos.	7
Figura 1.1: Selección dietaria sobre talos frescos de macroalgas en dos especies de peces herbívoros <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> , las letras indican diferencias significativa <i>a-posteriori</i> .	43
Figura 1.2: Selección dietaria sobre talos de macroalgas homogeneizados en dos especies de peces herbívoros <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> , las letras indican diferencias significativa <i>a-posteriori</i>	44
Figura 1.3: Selección dietaria sobre talos de macroalgas homogeneizados e isocalóricos en dos especies de peces herbívoros <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> , las letras indican diferencias significativa <i>a-posteriori</i> .	45
Figura.2.1: Eficiencia de asimilación de materia orgánica en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	81
Figura.2.2: Eficiencia de asimilación de proteínas en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	82
Figura.2.3: Tasa de crecimiento (% d-1) en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	83
Figura.2.4: Tasa de consumo de alimento (g d-1) en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	84

Figura.2.5: Ingesta diaria de energía en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	85
Figura.2.6: Asimilación diaria de energía (KJ g-1 d-1) en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	86
Figura.2.7: Ingesta diaria de proteínas (g g-1 d-1) en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	87
Figura.2.8: Asimilación diaria de proteínas (g g-1 d-1) en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	88
Figura.2.9: Relación P/E en ejemplares de <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)	89
Figura 2.10: Efecto de la cantidad de material refractario en la dieta sobre la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento en <i>Girella laevisfrons</i> .	90
Figura 2.11: Efecto de la cantidad de material refractario en la dieta sobre la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento en <i>Scartichthys viridis</i>	91
Figura 2.12: Comparación en la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento entre <i>Girella laevisfrons</i> y <i>Scartichthys viridis</i>	92
Figura 2.13 Diagrama de programación lineal de las necesidades nutricionales de <i>Girella laevisfrons</i> , el área sombreada muestra la composición posible de la dieta de esta especie	93

Figura 2.14. Diagrama de programación lineal de las necesidades nutricionales de <i>Scartichthys viridis</i> , el área sombreada muestra la composición posible de la dieta de esta especie	94
Figura 3.1: Valores de pH presentes en el tracto digestivo de <i>Girella laevis</i> y <i>Scartichthys viridis</i> sometidos a dos dietas experimentales	119
Figura 3.2: Actividad proteolítica medida en el tracto digestivo de <i>Girella laevis</i> y <i>Scartichthys viridis</i> sometidos a dos dietas experimentales	120
Figura 3.3: Actividad amilolítica medida en el tracto digestivo de <i>Girella laevis</i> y <i>Scartichthys viridis</i> sometidos a dos dietas experimentales	121

INDICE DE TABLAS

Tabla	Página
Tabla N° 1.1: Porcentaje de composición dietaria en Invierno (Agosto 1996) y Verano (Enero 1997) para <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> .	36
Tabla N°1.2: Valores promedio de contenido de proteínas, carbohidratos solubles y cenizas en invierno y verano para las principales algas dietarias de <i>Girella laevisfrons</i> y <i>Scartichthys viridis</i> .	37
Tabla N° 1.3: Valores de correlación por rangos de Spearman (r_s) entre los diversos tipos de algas ensayados en los experimentos de selectividad trófica, el numero entre paréntesis indica el valor de probabilidad.	39
Tabla N° 1.4: Eficiencia de Asimilación y tiempo de tránsito de las principales algas dietarias de <i>Girella laevisfrons</i> y <i>Scartichthys viridis</i> . ($\bar{x} \pm EE$)	40
Tabla N° 1.5: Contenido de energía, proteínas y cenizas de las algas utilizadas en los experimentos de fisiología digestiva con <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> .	41
Tabla N° 1.6: Coeficientes de regresión múltiple entre variables medidas y la preferencia trófica experimental en <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> . * : $P < 0,05$ probabilidad.	42
Tabla 2.1: Composición química proximal de los alimentos ensayados en <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> .	70
Tabla 2.2: Tablas de Anova de tres vías de los efectos de la especie, concentración de celulosa, concentración de proteínas sobre los índices medidos en <i>Girella laevisfrons</i> y <i>Scartichthys viridis</i> .	72

Tabla 3.1: Composición de las dietas experimentales utilizadas en <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> .	113
Tabla 3.2: Porcentaje de Materia Orgánica remanente en cada Sección del tracto digestivo	114
Tabla 3.3: Tablas de análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto de la concentración de celulosa y de la sección del tracto digestivo en las concentraciones de materia orgánica y enzimas en <i>Scartichthys viridis</i> y <i>Girella laevisfrons</i> .	116

RESUMEN

Dentro del estudio de la herbivoría en peces marinos existen tres grandes interrogantes que resolver: I) ¿cómo estos organismos seleccionan su alimento dentro del amplio espectro de las macroalgas?, II) ¿es posible para un pez herbívoro sustentar sus requerimientos de crecimiento y mantención a partir de una dieta pobre en nitrógeno?, III) ¿cuáles son los mecanismos morfológicos y fisiológicos que les permiten a estos organismos acceder a los nutrientes de las macroalgas?.

Estas interrogantes fueron abordadas desde una perspectiva experimental, utilizando como objetos de estudio a dos especies de peces intermareales de la costa de Chile central, *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons*. Ambas especies se caracterizan por poseer hábitos herbívoros pero una estructura digestiva diferente, mientras *Girella* presenta un tracto digestivo bien diferenciado en estómago e intestino, *Scartichthys* posee un tracto digestivo indiferenciado que consta sólo de un largo intestino. A estas especies se le evaluó: I) la selección de dieta tanto en terreno como en laboratorio y la relación entre estos patrones y las características del alimento, II) la relación existente entre calidad del alimento y crecimiento III) los mecanismos digestivos involucrados en la degradación del alimento.

Los resultados obtenidos indican que ambas especies presentan un bajo nivel de selectividad trófica en el ambiente, aunque en laboratorio ambas especies presentan cierto grado de preferencia por el consumo de algas rojas y verdes en detrimento de las algas pardas. El efecto de características del alimento como dureza del talo y composición química resultó ser determinante en *Scartichthys*. Sin embargo, en general ambas especies al parecer seleccionan su alimento basados en las características digestivas más que en el contenido de energía y nutrientes de este.

En relación a la capacidad de crecer en base a una dieta de variable contenido proteico y material refractario a la digestión, ambas especies obtienen su crecimiento mayor en las dietas de un mayor contenido proteico (20%) no siendo particularmente significativo las diferencias en relación al contenido de material refractario de la dieta.

Ambas especies presentan un perfil de concentración de enzimas comparables a las de otros vertebrados, particularmente peces, caracterizados por una mayor actividad en las porciones anteriores del tracto digestivo tanto para proteasas como para carbohidrasas. En *Girella* la mayor parte de la degradación de la materia orgánica se efectúa en el estómago, para su posterior absorción en el intestino. En el caso de *Scartichthys* las tasas de degradación son relativamente uniformes a lo largo del tracto digestivo.

ABSTRACT

Three major questions surround herbivory by fishes in the marine environment: I) how herbivorous fishes select their diets from seaweeds?, II) how herbivorous fishes obtain and adequate diet from a food source low in nitrogen content?, III) what morphological and physiological specialisation allow herbivorous fishes to gain access to and assimilate the nutrients locked inside cell walls?.

In this thesis, these questions were examined, using as subject of study two intertidal fish species from the coast of central Chile, *Scartichthys viridis* and *Girella laevisfrons*, both species showed a herbivore diet and a different digestive structure, *Girella* present a differentiated digestive tract with a true stomach and a long intestine, *Scartichthys* showed a undifferentiated digestive tract that consists only of a long intestine.

The results indicate that both species in the field showed a low level of trophic selectivity. In laboratory, both species showed a strong preference for the consumption of red and green algae in detriment of the brown algae. The effect of food characteristic like tallus hardness and chemical composition seems particularly relevant in *Scartichthys*. However, both species select their food based on digestive capabilities more than in their energy and/or nutrient content.

In relation to the capacity of sustain growth based on a diet variable in protein and indigerible material contain, both species obtained their maximum growth from diets of a higher protein content (20%) being of no particular significance the differences in relation to the content of refractory material of the diet.

Both species present a profiles of enzyme concentration comparable to those of other fishes, characterized by a higher activity in the initial portions of the digestive tract. In *Girella* most of the degradation of the organic matter is made in the stomach, for its later absorption in the intestine. In the case of *Scartichthys* the degradation rates are relatively uniform along the digestive tract.

INTRODUCCION

La herbivoría es una de las interacciones tróficas más relevantes desde el punto de vista teórico, por su importancia en la explicación de patrones de distribución y abundancia, y desde el punto de vista práctico, por su posible influencia en interacciones biológicas a diferentes niveles, como también en procesos de índole productivos y manejo de recursos naturales (Crawley 1983).

Sin embargo, el estado del conocimiento acerca de esta interacción planta-animal en ambientes marinos es insuficiente, estando aún débilmente caracterizadas las características de esta interacción, tanto a nivel de individuo como en el ámbito de poblaciones y comunidades. Esto contrasta con el estado del conocimiento de la herbivoría en ambientes terrestres donde el número de estudios realizados es superior, y donde la mayor parte de la acción herbívora puede ser atribuida tanto a insectos como a vertebrados homeotermos (Crawley 1983; Hay 1987; Horn 1989; Hay 1997). En ambientes marinos los insectos están ausentes y se considera que la mayor parte de la herbivoría es resultado de la actividad de forrajeo de vertebrados ectotermos (peces) y de una gran diversidad de taxa de invertebrados (Lubchenco & Gaines 1981; Steneck 1983).

Por otra parte, el predominio de la ectotermia dentro de los herbívoros marinos hace que las dinámicas observadas en estos sistemas presenten características particulares, principalmente por el gran efecto de las variables abióticas sobre estos organismos, principalmente la temperatura la cual actúa como un importante agente regulador dentro de estos sistemas a través de su efecto sobre el metabolismo de los herbívoros, lo que teóricamente limita tanto la capacidad de estos organismos de acceder a las fuentes de alimento como de procesar digestivamente el mismo (Gibson 1982 ; Horn 1989). Esto es potencialmente importante en organismos intermareales, los cuales se encuentran sometidos a marcadas oscilaciones diarias en esta variable y en otras asociadas como la concentración de oxígeno (Schmidt-Nielsen 1997; Palmer 1995).

Las plantas terrestres presentan grandes cantidades de material estructural como celulosa, hemicelulosa y lignina, las algas marinas poseen menor cantidad de elementos estructurales que las plantas terrestres, pero estos son más diversos y presentan una mayor complejidad estructural y molecular (Kloareg & Quatrono 1988), además de poseer variables cantidades de proteínas (Hay & Steinberg 1992) y una mayor diversidad de carbohidratos solubles (Dawes 1981).

Para peces herbívoros marinos reiteradamente se ha sostenido sobre la base de argumentos de diversas índole: biogeográficos (Choat 1982), evolutivos (Mead 1970) y fisiológicos (Gaines & Lubchenco 1982) que estos peces serían escasos y/o inexistentes en aguas templadas, y por este motivo de una importancia menor en la estructuración de las interacciones biológicas en estos sistemas, donde la herbivoría estaría mayoritariamente ejercida por invertebrados, particularmente moluscos y equinodermos (Choat 1982; Horn 1989; Hay & Steinberg 1992). Sin embargo, trabajos de la última década realizados en las costas de Chile han reportado que los peces herbívoros son componentes importantes de los ensambles de peces litorales submareales, tanto en las costas del norte, como del centro de Chile (Cáceres *et al.* 1993; Cáceres *et al.* 1994), señalando que las especies que presentan estos hábitos presentan una dieta variada con un alto grado de selectividad dietaria (Ojeda & Muñoz 1999).

Dentro de estos sistemas es posible reconocer fundamentalmente tres especies herbívoras *Aplodactylus punctatus* (Valenciennes, 1831), *Scartichthys viridis* (Valenciennes, 1836) y *Girella laevis* (Tschudi, 1844); siendo la primera de estas la más ampliamente estudiada, tanto desde un punto de vista ecológico como fisiológico (Benavides *et al.* 1994a; Benavides *et al.* 1994b; Cáceres *et al.* 1993; Cáceres *et al.* 1994; Ojeda & Cáceres 1995). El conocimiento acerca de *S.*

viridis y *G. laevifrons*, es claramente menor, dejando muchos tópicos sin resolver en aspectos importantes tales como: la importancia relativa de los factores internos (estructurales y/o fisiológicos) y externos (características del alimento) en los procesos de selección dietaria en estas especies.

Para peces herbívoros de aguas tropicales como templadas, se han descrito una serie de patrones con relación a la selección de dieta (Montgomery & Gerking 1990; Lobel 1981; Lobel & Ogden 1981; Hay 1984; Edwards & Horn 1982; Horn *et al.* 1982;1985; Horn 1983;1993; Horn & Neighborn 1984). Se ha establecido que algunas especies son susceptibles a los compuestos secundarios presentes en las macroalgas (Paul & Hay 1986; Targett *et al.* 1986; Targett & Targett 1990), a la dureza de los talos (Littler *et al.* 1983; Vadas 1985; Paul & Hay 1986), a la abundancia relativa de las macroalgas en el ambiente y al contenido energético de ellas.

Por otra parte, otros estudios han dado luces acerca de los posibles mecanismos digestivos que presentan estos peces para acceder a los nutrientes de las macroalgas. Entre estos se encuentran los mecanismos fisiológicos mediados por la acción de enzimas, tanto de naturaleza endógena como derivados de la acción de microflora simbiote (Lindsay & Harris 1990; Lobel 1981; Volk & Western 1984; Rimmer & Wiebe 1987; Anderson 1991; Luczkovich

& Stellwag 1993), patrones de cambio morfológico digestivo asociados a cambios en el tipo y/o calidad de la dieta (Fuentes & Cancino 1990; Cáceres *et al.* 1994; Benavides *et al.* 1994a).

Hasta el momento, sin embargo, no existe un trabajo que trate de integrar los diferentes niveles de análisis, desde los tópicos relativos a de restricciones ambientales y fisiológicas sobre los procesos digestivos y la selección de dieta de estos organismos. En teoría, los organismos tienden a maximizar su potencial reproductivo, a través de la optimización de una serie de funciones de su economía (Maynard Smith 1978). Dentro de estas funciones, una de las más relevantes, es aquella que se relaciona directamente con la entrada de nutrientes y energía al organismo, la cual se supone esta directamente relacionada con la adecuación biológica del individuo (Pyke 1984). Los mecanismos involucrados en la entrada de nutrientes y energía son los de forrajeo y digestión (Penry & Jumars 1987; Horn 1992; Horn 1998). Por lo tanto una apropiada optimización de los procesos de reconocimiento, captura e ingestión (forrajeo), como de los procesos de digestión y absorción (digestión) de alimento pueden afectar significativamente el éxito biológico de los organismos.

El estudio de los mecanismos y procesos involucrados en la selección de un determinado ítem dietario constituye un aspecto clave que permite distinguir

la importancia relativa de factores ecológicos y evolutivos en la biología de un organismo (Karasov & Diamond 1988). En la actualidad, existen fundamentalmente dos cuerpos teóricos que buscan explicar la aceptación o el rechazo de un determinado ítem por parte de un organismo, los cuales se diferencian en el énfasis en las restricciones extrínsecas (propias del ambiente) o intrínsecas (propias de la anatomía y/o fisiología) al forrajeo (sensu Penry 1993):

1) La teoría de forrajeo, la cual supone que la conducta de forrajeo de un organismo, tiene como objetivo maximizar la tasa de retorno de energía y nutrientes (Hughes 1990; Townsend & Hughes 1981; Pyke 1984; Stephens & Krebs 1986; Sibly & Calow 1986). Históricamente, esta teoría se ha centrado particularmente en aspectos relacionados con la selección y manipulación de un determinado ítem dietario (Fig 1), y

2) La teoría de digestión, en la cual el proceso completo de alimentación y digestión es optimizado solo si la digestión sigue una vía óptima limitada por las características del alimento que se consume y por las características del tracto digestivo del depredador. De forma análoga a la teoría de forrajeo, la teoría de digestión predice que la estrategia óptima que permite a un organismo una mayor adecuación biológica, es aquella que maximiza la tasa neta de nutrientes

y/o energía liberada del alimento ingerido (Sibly 1981; Taghon 1981; Hume 1989)

(Fig 1).

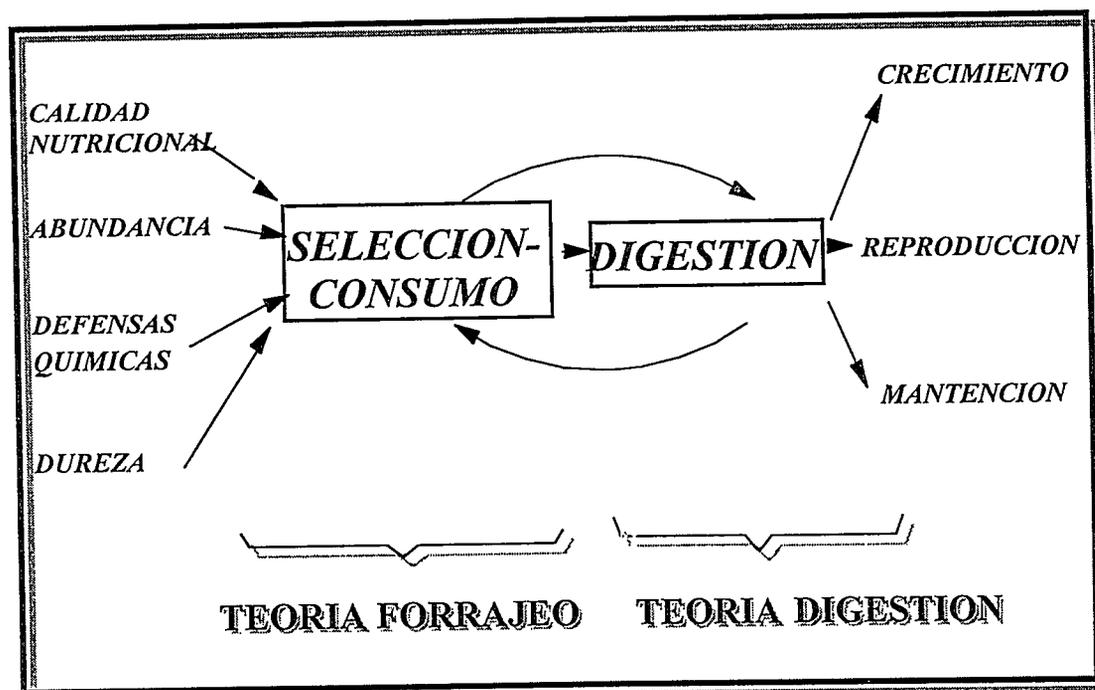


Figura 1: Esquema que representa la relación entre los procesos de forrajeo y digestión y la adecuación biológica de los organismos.

Las especies *S. viridis* y *G. laevifrons* presentan una serie de características contrastantes, las que las hacen sujetos adecuados para un estudio comparativo. En primer lugar, estas especies se caracterizan por poseer una estructura de tracto digestivo diferente, *S. viridis* posee un tracto digestivo largo sin

diferencias anatómicas observables, mientras que *G. laevifrons* posee un tracto digestivo diferenciado, caracterizado por la presencia de un estómago seguido por un largo intestino (Cáceres & Ojeda 2000). Estas diferencias estructurales permiten estudiar las predicciones sobre selección de dieta tanto de la teoría de forrajeo como de la teoría de digestión. En segundo lugar, estas especies difieren en su posición en la columna de agua, mientras *S. viridis* es una especie de hábitos bentónicos asociada al fondo, *G. laevifrons* habita preferentemente en la columna de agua. En tercer lugar, estas especies se diferencian en su estrategia de forrajeo, *S. viridis* se caracteriza por la ingesta de grandes cantidades de material algal (Varas & Ojeda 1990; Stepien 1990), presentando una modalidad trófica del tipo pastoreador, *G. laevifrons* presenta también hábitos alimentarios principalmente herbívoros utilizando esta especie principalmente una estrategia de tipo ramoneador.

La hipótesis fundamental de esta tesis sostiene que las restricciones intrínsecas al forrajeo son los principales determinantes de los patrones de selección trófica en peces herbívoros. Para esto se estudiaron los mecanismos de selección trófica en estas dos especies de peces herbívoros de la costa de Chile, determinándose: a) patrones de selectividad trófica en terreno y en laboratorio b) capacidad de crecimiento y mantención en base a una dieta pobre en proteínas y

abundante en material refractario a la digestión, c) los mecanismos digestivos que permiten a estas dos especies adaptarse a las fluctuaciones en la calidad del alimento.

CAPITULO I

FACTORES QUE DETERMINAN LOS PATRONES DE SELECCIÓN DIETARIA
EN DOS ESPECIES DE PECES INTERMAREALES DE CHILE CENTRAL,
Scartichthys viridis y *Girella laevifrons*: ¿ OPERACIÓN DE RESTRICCIONES
EXTERNAS O INTERNAS AL FORRAJEO ?

INTRODUCCION

Tradicionalmente se ha descrito que los factores determinantes para establecer la aceptación de un determinado ítem dietario son aquellos asociados a características particulares del alimento como forma, tamaño, color, conducta de evasión, abundancia, valor energético, entre otros. (Stephens & Krebs 1986; Gerking 1994; Moyle & Cech 1997).

A diferencia de los organismos carnívoros que consumen presas que difieren en forma y tamaño pero que presentan un valor nutricional por unidad de masa relativamente uniforme (Horn 1989; Gobling 1993), los organismos herbívoros deben seleccionar su alimento de una variedad potencial de presas muy heterogéneas, las que difieren en gran medida tanto en sus contenidos energéticos y de nitrógeno, como en la dureza de su cobertura externa y porcentaje de material refractario a la digestión (Belovsky 1984; Dearing & Schall 1992), características que además pueden sufrir fluctuaciones diarias, estacionales e interanuales (Littler & Littler 1990; Hay *et al.* 1983; 1988).

En el caso particular de los organismos marinos herbívoros, estos además deben seleccionar su alimento de plantas que difieren evolutivamente mucho

entre si (Bold & Wynne 1978; Hay 1997), lo que hace que estas presenten una variedad comparativamente grande tanto de compuestos químicos, como en tipos de defensas estructurales y carbohidratos de reserva (Kloareg & Quatrono 1988).

No obstante el reconocimiento actual de que los peces herbívoros son abundantes en las zonas templadas (Russell 1983; Choat & Clements 1992; Benavides *et al.* 1994; Cáceres *et al.* 1993), es insuficiente la información existente acerca de importantes características de esta interacción (Horn 1989; 1992). En particular, no han sido abordados exhaustivamente aspectos tales como patrones de selección de dieta y su relación con la abundancia de macroalgas en el ambiente, los requerimientos energéticos de los herbívoros, y las características fisiológicas y/o estructurales que les permiten suplir dichos requerimientos (Ogden & Lobel 1981; Horn 1989).

Varios factores han sido propuestos en la literatura como significativos en la determinación de los procesos de búsqueda, selección y consumo de un determinado ítem. Esto ha sido observado en peces de aguas tropicales (Montgomery 1990; Montgomery & Gerking 1990; Lobel & Ogden 1981) y en organismos de aguas templadas (Edwards & Horn 1982; Horn *et al.* 1982; Cáceres *et al.* 1993). Entre los factores mencionados, los más recurrentes son el valor

energético de la planta, la eficiencia con que los organismos digieren los diferentes tipos de algas, la abundancia relativa y el contenido proteico de la planta. Las generalizaciones que emergen de estos trabajos señalan que los peces herbívoros tienden a forrajear selectivamente, seleccionando activamente aquellos ítemes alimenticios que le otorgan un retorno neto de energía superior (Horn *et al.* 1982. Edwards & Horn 1983; Neighborn & Horn 1991; Targett & Targett 1990; Benavides *et al.* 1994b). Por otra parte, la influencia de las características digestivas tanto fisiológicas y estructurales en las variaciones de la composición dietaria global y del ranking de los diversos ítemes dentro de esta no ha sido suficientemente evaluada. Si los organismos ordenan sus preferencias tróficas en función de la tasa neta de energía ganada, cualquier factor intrínseco o extrínseco al organismo que signifique cambios en las tasas de asimilación, evacuación y/o ingesta del alimento puede afectar la tasa retorno nutricional, y como consecuencia influenciar significativamente el patrón dietario observado.

Dentro de este contexto, en este capítulo se estudiarán los factores internos y externos al organismo que inciden en la determinación de los patrones dietarios observados en *S. viridis* y *G. laevisfrons*. En primer lugar, se

analizarán las características del alimento, y en segundo lugar, las características del organismo que determinan la selección trófica.

MATERIALES Y METODOS

El presente estudio se llevó a cabo durante los años 1996-97, en la localidad de Las Cruces (V región) en las costas de Chile central (33° 30' S, 71° 38' W). Los ejemplares de *S. viridis* y *G. laevifrons* se capturaron mediante la utilización de anestésicos (benzocaina), el cual fue agregado a las pozas intermareales durante la bajamarea. Posteriormente, todos los ejemplares presentes fueron removidos mediante la utilización de redes de mano. Cada ejemplar capturado fue colocado en bolsas plásticas etiquetadas y congelado para su posterior análisis en el laboratorio.

En el laboratorio, los especímenes fueron identificados, pesados y medidos, a cada ejemplar se le removió el tracto digestivo completo desde el esófago hasta el ano. Los contenidos digestivos fueron separados, pesados (precisión 0,01 g) e identificados al nivel taxonómico más bajo posible. Los datos obtenidos por ítem trófico se expresaron como porcentaje del peso total de la muestra para cada especie. Con el objetivo de evitar distorsiones derivadas de posibles cambios ontogenéticos sólo se utilizaron en este estudio individuos juveniles de los tamaños mayores encontrados en la zona intermareal (*G. laevifrons* > 40 g; *S. viridis* > 100 g.).

Paralelamente a lo anterior se realizó una evaluación de la oferta ambiental de algas. Esta evaluación se llevó a cabo a través de la medición de la cobertura algal en cuadrantes de 20x20 cm. Los datos obtenidos por ítem algal se expresaron como porcentaje del total de la muestra. Además, en forma estacional, se procedió a tomar muestras de las algas presentes en el medio para su posterior análisis químico; las muestras fueron separadas, identificadas, secadas en una estufa a 60 °C por 48 h y pesadas con precisión 0,01 g.

La selectividad trófica en terreno fue evaluada utilizando la prueba no-paramétrica de Kolmogorov-Smirnov (Montgomery *et al.* 1989), comparando el porcentaje de cada ítem dietario en los contenidos estomacales y en el ambiente. Para evitar distorsiones producto de la abundancia de algas no dietarias como de ítems tróficos de poca significación, sólo se consideraron aquellas algas que contribuyen significativamente a la dieta de estos organismos (> 1%) (Johnson 1980). La prueba de Kolmogorov-Smirnov posee las características de no ser sensible a pequeños cambios en la estimación de los recursos, y de ser conservador en la detección de selectividad, propiedad que no poseen la mayoría de los índices de selectividad trófica empleados frecuentemente (Jacobs 1974, Lechowicz 1982, Montgomery & Fishelson 1987).

Los patrones de selectividad dietaria experimental en laboratorio se estudiaron a través de la ejecución de experimentos de selección trófica múltiple, siguiendo la metodología propuesta por Manly (1993). A cada uno de ocho ejemplares de *S. viridis* y *G. laevifrons* le fueron ofrecidas 10 g de frondas - previamente pesadas y limpiadas- de sus principales ítemes dietarios por 8 h. Posteriormente las frondas fueron retiradas y se cuantificó el consumo de material algal, como control para cambios autogénicos en las algas se colocaron frondas por un espacio de tiempo similar sin la presencia de animales. Las diferencias estadísticas en las tasas de consumo fueron evaluadas a través de una prueba no paramétrica de Friedman seguido por un test *a posteriori* (Siegel & Castellan 1988), en el caso de observarse empates en la selectividad trófica, se realizaron experimentos dicotómicos según la metodología señalada por Peterson & Renaud (1989) para establecer precisamente el ranking de selección. Pevio al inicio de los experimentos los organismos se mantuvieron en inanición en los mismos estanques donde se realizaron los experimentos por 24 h.

Efecto de la dureza del talo

Para evaluar los efectos de la dureza del talo sobre los patrones de selección dietario se procedió a confeccionar un alimento artificial en base a macroalgas en una matriz de agar-agar (Merck S.A.). Con esto se elimina el efecto de la dureza

y forma del talo sobre la elección dietaria. Para la confección de este alimento, frondas de las principales algas dietarias y de algunas no dietarias pero abundantes en los sitios de estudio fueron secadas en una estufa a 60°C hasta peso constante. Posteriormente, 50 g de las algas secas eran disueltas en 250 ml de agua de mar a la cual se le añadían 250 ml de una solución de agar en agua de mar al 3%. Este es un procedimiento estándar que evita el calentamiento excesivo de las algas y la consiguiente denaturación de los compuestos orgánicos. Posteriormente la muestra era dejada solidificar en moldes plásticos y se ofrecían por 8 h trozos de aproximadamente 10 g a ocho ejemplares individuales de cada una de las especies estudiadas, posteriormente, las muestras remanentes fueron extraídas, pesadas y se procedió a estimar la tasa de consumo de cada una de las macroalgas ensayadas. El análisis estadístico empleado fue similar al descrito en el punto anterior.

Efecto de la composición química

Para evaluar el efecto de la composición químicas de las algas sobre los patrones de selección dietaria, se procedió a preparar extractos de alga con una metodología similar a la descrita previamente. En este caso, a los extractos se le adicionaron proteína (Alfa Chilena SA) y almidón (Arquimed S.A.) para que tuvieran una composición isoproteica e isocalórica, dejando solo la presencia de

compuestos deterrentes de la herbivoría como fuente de variación en las tasas de consumo. El alimento confeccionado fue ofrecido a individuos de *S. viridis* y *G. laevifrons* por 8 h, siguiendo la metodología y el análisis estadístico descrito previamente.

Para evaluar estadísticamente las diferencias en los rankings de selección de los tres tipos de alimentos ofrecidos se utilizó el índice de correlación de Spearman (r_s) entre el ranking de selección sobre talos intactos y el ranking de selección sobre talos homogeneizados y talos isocalóricos. Un índice de correlación alto indica que no existe una influencia directa de las características estructurales y/o de su composición química en el patrón de selección observado. Por el contrario, un índice de correlación bajo indica cambios en el orden de preferencias tróficas atribuibles a las características del alimento señaladas.

Características digestivas.

La eficiencia de asimilación se evaluó experimentalmente, para esto a ejemplares individuales de *S. viridis* y *G. laevifrons* se le ofrecieron 5 g de frondas frescas de las principales algas dietarias. Para determinar el tiempo de tránsito del alimento a cada ejemplar se le observó la hora del primer consumo y la aparición de la primera feca, las fecas producidas fueron removidas de los estanques y secadas en una estufa por 48 h a 60°C, posteriormente se quemaron submuestras

de las fecas en una muffla a 600 °C por 48 h para determinar el porcentaje de cenizas. Con esta información se procedió a estimar la eficiencia de asimilación para las diferentes algas ensayadas, debido al alto grado de fragmentación del material fecal se utilizó una metodología de tipo indirecto, en la cual se compara la concentración de un marcador en el alimento y en las fecas (Connover 1966; Montgomery & Gerking 1981; Gerking; 1994; Moyle & Cech 1996).

La proporción del alimento que fue absorbida es la eficiencia de asimilación total, la cual se estima de la siguiente manera:

$$\text{Eficiencia de asimilación total(\%)} = \frac{[1 - (\% \text{ cenizas en alimento})] * 100}{\% \text{ cenizas en fecas}}$$

Las diferencias estadísticas entre los diversos variables estudiados fueron evaluadas mediante una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan 1988). Previo al comienzo de las experiencias, los individuos fueron aclimatados en estanques individuales durante una semana, periodo durante el cual fueron alimentados *ad libitum* con una mezcla de diversos tipos de algas dietarias de estas especies (principalmente *Ulva*, *Gelidium* y *Ceramiales*) y sometidos a inanición por un periodo de 48 h previo al inicio de los experimentos.

Para estimar la importancia relativa tanto de las características del alimento como de las características digestivas en el patrón de selección dietario se realizó un análisis estadístico de regresión múltiple entre las diferentes variables medidas y el patrón de selección dietario observado en ambas especies (Zar 1996).

Los análisis químicos realizados fueron la medición de proteínas mediante el método de Lowry (Lowry *et al.* 1951) (Dawes 1981), Carbohidratos de reserva (Dubois *et al.* 1956), el contenido de cenizas fue medido mediante la quema de submuestras de las algas en una muflla a 600 °C por 48 h.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 128 individuos, de los cuales 72 ejemplares correspondieron a *S. viridis* y 56 a *G. laevifrons*, con un peso promedio de 166,32 \pm 14,28 g para *Scartichthys* y 68,56 \pm 6,34 g para *Girella* ($x \pm DS$).

Composición dietaria:

La dieta de ambas especies se compone mayoritariamente de macroalgas bentónicas, constituyendo más del 90 % de la dieta en las estaciones muestreadas (Tabla 1.1). Para *G. laevifrons* los principales ítemes dietarios fueron *Gelidium*, *Ulva*, *Enteromorpha* y algas rojas del orden Ceramiales, con una contribución gravimétrica a la dieta de un 25,37%, 15,12%, 6,40% y 8,86 % del total de material presente en el tracto digestivo de esta especie. Para el caso de *S. viridis*, los ítemes tróficos más importantes fueron *Gelidium*, *Ulva* y *Codium* con una contribución al total de la dieta de un 23,28%, 12,83% y 8,81% respectivamente (Tabla 1.1).

Patrones de selectividad dietaria en terreno:

El análisis estadístico de los patrones de selectividad dietaria de *S. viridis* y *G. laevifrons* en terreno indican que ambas especies presentan un patrón selectivo de actividad trófica en invierno (Kolmogrov Smirnov $p < 0,05$ para ambas especies):

presentando preferencia por las algas verdes. En la estación de verano ambas especies presentaron una conducta de forrajeo de carácter no selectivo, no existiendo diferencias entre la composición algal de la dieta y la proporción de algas en el ambiente (Tabla N° 1.1)

El análisis de la composición química de las principales algas disponibles en el ambiente, señala que en general las algas muestreadas presentan valores diferentes de carbohidratos solubles y proteínas en invierno que en verano (Tabla N° 1.2), siendo las algas *Gelidium*, *Ulva* y *Enteromorpha* las que presentaron un mayor contenido proteico entre las algas dietarias (11,36 %, 9,66% y 11,56% respectivamente), mientras que *Gelidium* presenta el mayor contenido de carbohidratos solubles (26,32%) seguido de *Ulva* (11,25%) y *Enteromorpha* (11,01%) (Tabla 1.2).

Patrones de selectividad dietaria experimental

Selección sobre talos intactos

Los experimentos de selección sobre frondas frescas de macroalgas indican que *S. viridis* presenta una conducta trófica selectiva, consumiendo preferentemente las algas verdes *Ulva* y *Enteromorpha* y el alga roja *Gelidium*, ingiriendo esta especie solo pequeñas cantidades de *Lessonia* y *Codium* (Friedman $\chi^2 = 9,18$ p <

0,05). Por otra parte, *G. laevifrons* también exhibe una conducta trófica selectiva, consumiendo preferentemente las algas verdes *Ulva* y *Enteromorpha* por sobre las otras algas ofrecidas (Friedman $\chi^2 = 18,84$ p < 0,01) (Fig. 1.1).

Efecto de la dureza del talo.

Los resultados de los experimentos sobre extractos de alga en una matriz de agar-agar, señalan que la variable dureza del talo influye significativamente en la conducta trófica observada en estas especies, particularmente en *S. viridis*, especie que presenta una preferencia mayor por el consumo del alga roja *Gelidium* (Friedman, $\chi^2 = 13,96$ p < 0,05) por sobre los otros ítemes ensayados.

Por otra parte, *G. laevifrons* también presenta una conducta trófica selectiva (Friedman, $\chi^2 = 20,83$;p < 0,01), con una tendencia mayor hacia la selección de *Ulva* y *Enteromorpha* (Fig. 1.2).

Efecto de la composición química

La confección de extracto isocalórico e isoproteico de algas dio como resultado un alimento que contenía en promedio un $17,41 \pm 1,34\%$ de proteínas ($x \pm DS$) y $16,25 \pm 1,89$ KJ / g de energía ($x \pm DS$). No se observaron diferencias significativas entre los alimentos confeccionados para las algas ensayadas

(Kruskal- Wallis $H = 0,51$ $p = 0,97$ para proteínas; Kruskal- Wallis $H = 5,23$ $p = 0,26$ para energía).

Los resultados obtenidos indican que *S. viridis* presenta una conducta selectiva, caracterizada por el rechazo del alga parda *Lessonia* (Friedman $\chi^2 = 13,65$; $p < 0,05$). Por otra parte, *G. laevifrons* presentó un patrón similar a los descritos en los puntos anteriores, es decir un consumo preferencial de algas verdes (Friedman $\chi^2 = 17,52$; $p < 0,01$) (Fig. 1.3).

El análisis comparativo de los resultados obtenidos al estudiar el efecto de características del alimento sobre la selección dietaria indica que *G. laevifrons* presenta una conducta trófica más estable entre los diversos tipos de alimentos ensayados, caracterizada en primer lugar por una fuerte correlación entre los ranking de selección sobre frondas frescas y talos homogeneizados ($r_s = 0,83$) (Tabla 1.3). Esto sugiere que las defensas estructurales no serian relevantes en la determinación de los patrones de selectividad trófica en esta especie. Por otra parte, la relación entre la selección sobre talos intactos y talos homogeneizados isocalóricos también mostró una relación positiva (Tabla 1.3). Para *Scartichthys*, por el contrario, se observa un efecto de la dureza del talo en los patrones de selección trófica en esta especie ($r_s = 0,54$), observándose una relación positiva

pero no estadísticamente significativa entre el ranking de selección sobre frondas intactas y el ranking de selección sobre frondas homogeneizadas isocalóricas. (Tabla 1.3).

Características digestivas

Los resultados de los experimentos de asimilación señalan que *G. laevifrons* presenta mayores tasas de asimilación que *S. viridis*, siendo en la primera las algas verde *Ulva* y *Enteromorpha* las que presentan una mayor eficiencia (Kruskal Wallis $p < 0,05$). En *S. viridis*, no se observaron diferencias significativas entre las tasas de asimilación medidas (Tabla 1.4). Para los restantes variables evaluados no se observaron diferencias significativas. Los valores de contenido energético, proteínas y cenizas de las algas utilizadas en la parte experimental se muestran en la Tabla N° 1.5.

El análisis estadístico de la influencia de las variables medidas sobre el patrón de selección dietaria en ambas especies indica que para el caso de *S. viridis*, se encontró una relación significativa entre las variables medidas y el patrón dietario (múltiple $R^2 = 0,98$ $p < 0,001$), siendo significativos los valores para la eficiencia de asimilación y tiempo de tránsito (Tabla N° 1.6). Para *G. laevifrons* también se observó una relación significativa (múltiple $R^2 = 0,92$ $p < 0,001$),

siendo significativos la relación con el consumo y la concentración del alimento

(Tabla N° 1.6).

DISCUSION

El estudio de los factores determinantes de la preferencia trófica es un problema complejo de abordar, particularmente cuando el organismo presenta hábitos herbívoros o omnívoros. Para el caso particular de los organismos carnívoros, las aproximaciones experimentales y teóricas basados en la teoría de forrajeo han sido particularmente exitosos en la predicción de la amplitud y composición dietaria (Schoener 1981; Stephens & Krebs 1986). En cambio los estudios de selectividad trófica en herbívoros permanecen como una serie de casos particulares, de los cuales han emergido pocas generalidades (Pennings *et al.* 1998). Se ha podido establecer con cierta claridad que existen factores que son importantes en el momento de la elección de un determinado ítem dietario (Montgomery 1990; Montgomery & Gerking 1990; Lobel & Ogden 1981; Hay 1984; Edwards & Horn 1982; Horn *et al.* 1982; Horn & Neighborn 1984). Entre estos factores destacan: valor energético de la planta, eficiencia de asimilación y contenido de nutrientes, la dureza del talo (Littler & Littler 1990; Paul & Hay 1986), compuestos secundarios presentes en las algas (Paul & Hay 1986; Targett *et al.* 1986; Targett & Targett 1990; Hay 1997) y disponibilidad alimentos, tanto

absoluta como de los alimentos de mayor contenido nutricional (Horn 1983; Horn & Neighborn 1984; Cáceres *et al.* 1994).

La química de los compuestos secundarios de las plantas es un factor importante que afecta el patrón de selección dietaria para una gran variedad de herbívoros tanto terrestres como marinos (Bernays & Graham 1988, Hay & Steinberg 1992; Stachowicz & Hay 1999). Sin embargo, el conocimiento de las razones químicas del porque los herbívoros son atraídos o repelidos por estos compuestos es escaso; esto es en parte debido a que los efectos de estos compuestos pueden confundirse o enmascararse con los efectos de otras características de la planta en la adecuación biológica de herbívoro (e.g. energía, proteínas).

Tanto en *S. viridis* como en *G. laevifrons* es posible observar en los experimentos sobre talos intactos, un mayor consumo de algas verdes y rojas por sobre algas pardas. Se ha considerado que el consumo de algas verdes se relaciona con la probable ausencia de compuestos secundarios deterrentes de la herbivoría, más que con el contenido energético, de nutrientes y/o digestibilidad de estas algas (Horn 1992). El alga roja *Gelidium*, en general fue seleccionada positivamente, aunque en menor grado que las algas verdes, particularmente en *Girella*. En *Scartichthys* se observó una conducta de forrajeo menos selectiva debido a que las bajas tasas de asimilación observadas para esta

especie teóricamente obligaría el consumo de altas cantidades de alimento para suplir sus requerimientos energéticos. Sumado a lo anterior, la selectividad observada también podría ser fruto de restricciones de diseño del tracto digestivo de esta especie, ya que al no poseer estómago, carecería de la capacidad de generar un pH ácido el cual ha sido descrito como mecanismo capaz de neutralizar algunos compuestos secundarios (Horn 1989; Horn 1992; Hay 1997). Una de las teorías formuladas para explicar la predominancia de una dieta compuesta por varios ítemes en herbívoros, es la teoría de evasión de toxinas (Freeland & Janzen 1974; Kitting 1990; Dearing & Schall 1992) según esta teoría los posibles efectos deletéreos causados por la presencia de una toxina en un ítem trófico puede ser neutralizados mediante el consumo de una mayor cantidad de alimento y variedad de alimento.

La selectividad negativa observada para las algas pardas se explicaría por dos factores. Por una parte, se ha descrito la presencia de defensas químicas en estas algas (Ragan & Janzen 1977; Steinberg 1989) que han demostrado ser eficientes deterrentes de la acción de peces herbívoros (Paul & Hay 1986; Targett *et al.* 1986). Respalda lo anterior el hecho que en los experimentos de selección sobre frondas homogeneizadas estas algas fueron rechazadas por los herbívoros, lo cual indica que la presencia de compuestos secundarios en estas algas tiene un

efecto significativo sobre estos organismos. Por otra parte, la dureza del talo de algunas de estas algas, particularmente las laminariales (i.e. *Lessonia*) actuaría como inhibidores mecánicos de la acción trófica de estos herbívoros (Lobel & Ogden 1981; Lobel 1981).

Las algas rojas también fueron consumidas en cantidades significativas, tanto en condiciones de terreno como experimentales. Estas algas poseen como compuesto de reserva el almidón (Bold & Wayne 1978), el cual puede ser hidrolizado por las enzimas presentes en los teleósteos. Además, los componentes extracelulares de estas algas están formados de una gran variedad de azúcares, algunos de los cuales poseen enlaces de tipo alfa, factibles de ser hidrolizados. Montgomery & Gerking (1980) señalan que esta combinación de características puede hacer de los carbohidratos de rodófitas más susceptibles a la digestión que los de algas verdes y eventualmente ser utilizados directamente como fuente de energía. En el caso particular de *Scartichthys* se observa un aumento considerable del consumo del alga roja *Gelidium* cuando esta alga es presentada como alimento homogeneizado, siendo además esta alga la que presenta uno de los mayores contenidos de carbohidratos solubles entre las algas dietarias de esta especie, esto sugiere que en condiciones naturales el factor

que determina su consumo es la restricción mecánicas derivada de la morfología del alga.

En general, la tendencia histórica en el estudio de la herbivoría en ambientes marinos ha sido generar una teoría de selección dietaria basada en los componentes secundarios de las algas (Schultz; 1988; Schmitt *et al.* 1995). Esta aproximación, sin embargo, ha sido desafiada por varias razones. Por una parte está el hecho que diferentes herbívoros (de diferentes taxa o especies) difieren en gran medida a su susceptibilidad a los diversos componentes secundarios (Hay & Fenical 1988; 1992). Tampoco ha sido posible asociar exitosamente los grados de toxicidad ensayados en laboratorio con los patrones de no selectividad observada en experiencias de terreno (Hay & Fenical 1992). Por otra parte los intentos por predecir los patrones de selección dietaria sólo en base de energía y/o nitrógeno tampoco han sido particularmente exitosos en su aproximación (Paine & Vadas 1969; Horn *et al.* 1982; Belovsky 1984; Dearing & Schall 1992).

Aunque en el campo de la herbivoría existen una gran variedad de trabajos que han investigado la importancia de una característica aislada en la selección de dieta, son pocos los estudios que han explorado la importancia de múltiples características de las plantas en los patrones de selección de dieta observados (Hay 1984; Targett & Targett 1991; Dearing 1996), y generalmente

sólo han sido considerados una pequeña fracción de las posibles características que han sido seleccionadas. En el presente estudio en particular se ha tratado de hacer una aproximación multicausal a los patrones de dieta observados en estas especies de peces intermareales. Además diferentes características de las plantas pueden diferenciar de manera diferente a diferentes herbívoros, los cuales están limitados por su entorno como por su filogenia (Penry 1993).

Existen explicaciones alternativas focalizadas en características de los animales. De esta manera se ha tratado de clasificar a los herbívoros basados en su tamaño corporal (Hay *et al.* 1989; Hay 1992); fuerza mandíbular (Steneck & Watling 1982; Hay 1991) e historia evolutiva (Estes & Steinberg 1988; Steinberg & Van Altna 1992). Para el caso de *G. laevifrons*, un factor considerado como importante, pero que no parece condicionar la selección entre ítemes algales, es la dureza del talo, ya que se observa que existe una correlación significativa entre el ranking de las algas en los experimentos de selectividad trófica sobre frondas frescas y los experimentos sobre extractos homogeneizados. De la misma manera, esta especie tampoco presenta una tendencia hacia la selección basada en compuestos secundarios, esto queda demostrado al no existir correspondencia significativa entre el ranking de selección sobre alimento natural y el ranking de selección sobre alimento isocalórico. Por otra parte, la

figura que emerge desde el análisis de los datos obtenidos en el caso de *S. viridis* es diferente, ya que ésta especie si que presenta un patrón trófico caracterizado por un alto efecto de la dureza del talo sobre el patrón de selección. En este caso el ranking observado sobre el extracto homogeneizado de alga es diferente al ranking observado sobre frondas intactas. Mas aún tampoco existe una correlación entre las algas homogeneizadas isocalóricas y el ranking natural.

El análisis de los factores que influyen en el patrón de selectividad sobre frondas frescas de macroalgas indica que ambas especies se ven influenciadas por factores diferentes, por una parte para *S. viridis* los efectos más significativos son eficiencia de asimilación y tiempo de tránsito del alimento, ambas características digestivas del organismo, para *G. laevifrons* por otra parte los factores más significativos fueron en primer lugar característica del alimento como la concentración de este (mg proteína / kJ) y el contenido energético de este.

La evaluación de la calidad de los componentes de la dieta de un organismo herbívoro incluyen debieran incluir no solo el contenido energético y la naturaleza química de los nutrientes en el alimento, sino que además debiera considerarse la capacidad del animal de extraer estos nutrientes (Fleming 1996)... De esta manera, la habilidad del organismo para capturar el alimento,

degradarlo, absorberlo y asimilar los nutrientes determinaría la potencial contribución nutricional del alimento dentro de la dieta.

TABLA N° 1.1: Porcentaje de composición dietaria en Invierno (Agosto 1996) y Verano (Enero 1997) para *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons*. (% A = Contribución porcentual en el ambiente, % D = Contribución porcentual en la dieta). (C = Chlorophyta, R = Rhodophyta, P = Phaeophyta)(** Kolmogrov Smirnov $p < 0.05$. ns = no significativo)

	INVIERNO				VERANO			
	<i>Girella laevifrons</i> **		<i>Scartichthys viridis</i> **		<i>Girella laevifrons</i>		<i>Scartichthys viridis</i>	
	%D	%A	%D	%A	%D	%A	%D	%A
<i>Gelidium</i> (R)	26,24	34,35	28,96	34,35	24,38	23,49	22,34	23,49
<i>Ulva</i> (C)	12,36	6,24	10,45	6,24	18,28	24,01	17,32	24,01
<i>Enteromorpha</i> (C)	6,54	2,31	3,24	2,31	6,24	16,34	6,34	16,34
Ceramiales (R)	7,34	5,34	5,34	5,34	10,59	4,32	4,34	4,32
Rhodymeniales (R)	6,37	3,24	*	3,24	2,47	3,58	*	3,58
<i>Codium</i> (C)		12,3	9,65	12,3	*	7,28	9,64	7,28
Otras	20,30	36,22	13,56	36,22	16,29	20,98	17,28	20,98
Algae no det.	16,32		18,96		14,34		19,34	
Total Alga	95,45		90,16		92,59		96,60	
Animal	4,53		9,84		7,41		3,40	
N	16	20	10	20	14	20	11	20

TABLA N°1.2: Valores promedio de contenido de proteínas, carbohidratos solubles y cenizas en invierno y verano para las principales algas dietarias de *Girella laevifrons* y *Scartichthys viridis*.

INVIERNO			
	% Proteínas	% Carbohidratos solubles	% Ceniza
<i>Gelidium</i> (R)	10,56	24,34	34,24
<i>Ulva</i> (C)	9,34	18,21	32,22
<i>Enteromorpha</i> (C)	10,65	20,32	33,56
Ceramiaceae (R)	5,36	21,10	30,51
Rhodymeniales (R)	8,59	28,36	30,43
<i>Codium</i> (C)	6,34	18,32	32,20
<i>Glossophora</i> (P)	7,32	12,34	34,56
<i>Lessonia</i> (P)	11,01	11,36	29,54

VERANO

	% Proteínas	% Carbohidratos solubles	% Ceniza
<i>Gelidium</i> (R)	11,36	26,32	36,25
<i>Ulva</i> (C)	9,66	11,25	30,49
<i>Enteromorpha</i> (C)	11,56	11,01	34,23
Ceramiaceae (R)	6,48	8,32	31,25
Rhodymenial (R)	9,36	8,21	29,69
<i>Codium</i> (C)	8,24	9,36	31,23
<i>Glossophora</i> (P)	9,98	6,56	36,35
<i>Lessonia</i> (P)	13,1	14,24	27,98

TABLA N° 1.3: Valores de correlación por rangos de Spearman (r_s) entre los diversos tipos de algas ensayados en los experimentos de selectividad trófica, el numero entre paréntesis indica el valor de probabilidad.

Girella laevifrons

	Talos Intactos	Talos Homogeneizados	Talos Homogeneizados isocalóricos
Talos Intactos		0,83 (0,04)	0,71 (0,07)
Talos Homogeneizados			0,82 (0,04)

Scartichthys viridis

	Talos Intactos	Talos Homogeneizados	Talos Homogeneizados isocalóricos
Talos Intactos		0,54 (0,26)	0,78 (0,06)
Talos Homogeneizados			0,89 (0,014)

TABLA N° 1.4: Eficiencia de Asimilación y tiempo de tránsito de las principales algas dietarias de *Girella laevisfrons* y *Scartichthys viridis*. ($\bar{x} \pm EE$)

<i>Scartichthys viridis</i>				
	Eficiencia Asimilación	Tiempo de Tránsito (h)	Tasa de Consumo (g d^{-1})	N
<i>Ulva</i> sp.	$0,26 \pm 0,02$	$13,23 \pm 2,2$	$8,32 \pm 2,1$	5
<i>Gelidium</i>	$0,31 \pm 0,03$	$10,72 \pm 1,1$	$9,24 \pm 1,9$	6
Ceramiaceae	$0,28 \pm 0,12$	$12,34 \pm 1,10$	$10,23 \pm 2,3$	4
<i>Codium</i>	$0,33 \pm 0,03$	$9,11 \pm 0,9$	$9,38 \pm 1,1$	5
<i>Enteromorpha</i>	$0,31 \pm 0,02$	$10,03 \pm 1,3$	$8,42 \pm 0,9$	5
<i>Girella laevisfrons</i>				
	Eficiencia Asimilación	Tiempo de tránsito (h)	Tasa de Consumo (g d^{-1})	N
<i>Ulva</i> sp	$0,75 \pm 0,04$	$8,34 \pm 1,89$	$2,1 \pm 0,32$	6
<i>Gelidium</i>	$0,63 \pm 0,05$	$9,36 \pm 0,93$	$2,3 \pm 0,62$	6
Ceramiaceae	$0,57 \pm 0,04$	$7,69 \pm 1,12$	$2,6 \pm 0,55$	5
Rhodymenial	$0,55 \pm 0,02$	$8,88 \pm 1,23$	$2,9 \pm 0,68$	6
<i>Enteromorpha</i>	$0,71 \pm 0,05$	$9,12 \pm 1,62$	$1,7 \pm 0,24$	6

TABLA N° 1.5: Contenido de energía, proteínas y cenizas de las algas utilizadas en los experimentos de fisiología digestiva con *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons*.

	Energía (kJ g ⁻¹)	Proteínas (%)	Cenizas (%)
<i>Enteromorpha</i>	14,27	11,56	34,23
Rodymeniales	12,53	9,36	29,69
Ceramiales	11,03	6,48	31,25
<i>Glossophora</i>	12,04	9,98	36,35
<i>Codium</i>	10,33	8,24	31,23
<i>Gelidium</i>	14,33	11,36	36,25
<i>Ulva</i>	13,27	9,66	30,49
<i>Lessonia</i>	12,04	13,1	27,98

TABLA N° 1.6: Coeficientes de regresión múltiple entre variables medidas y la preferencia trófica experimental en *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*. * : P < 0,05 probabilidad.

Girella laevisfrons

	Coeficientes beta	P
Asimilación	0,23	n.s.
Tiempo de tránsito	0,112	n.s.
Consumo	-1,20	n.s.
Energía	14,50	P < 0,05
Proteínas	1,30	n.s.
Concentración (mg proteína /kJ)	5,53	P < 0,05

Scartichthys viridis

	Coeficientes beta	P
Asimilación	2,53	P < 0,05
Tiempo de tránsito	2,58	P < 0,05
Consumo	0,22	n.s.
Energía	1,14	n.s.
Proteínas	-1,30	n.s.
Concentración (mg proteína /kJ)	-0,93	n.s.

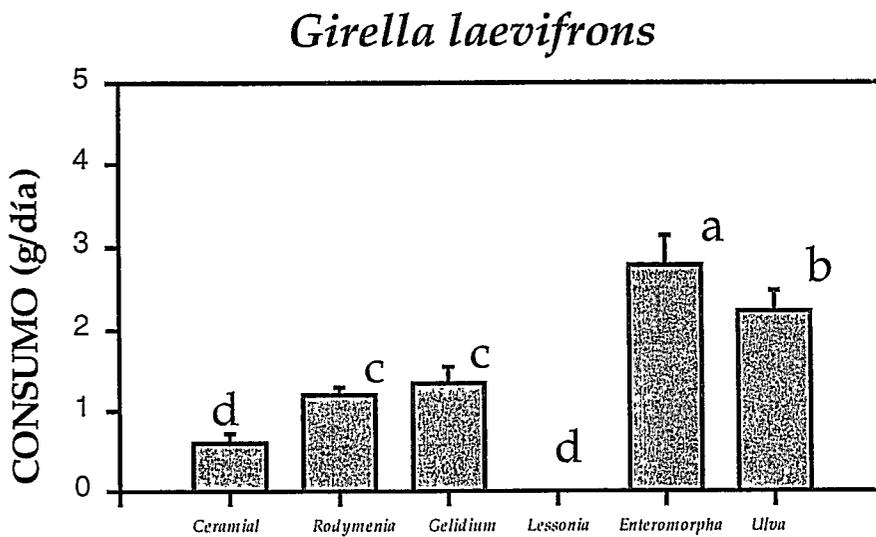
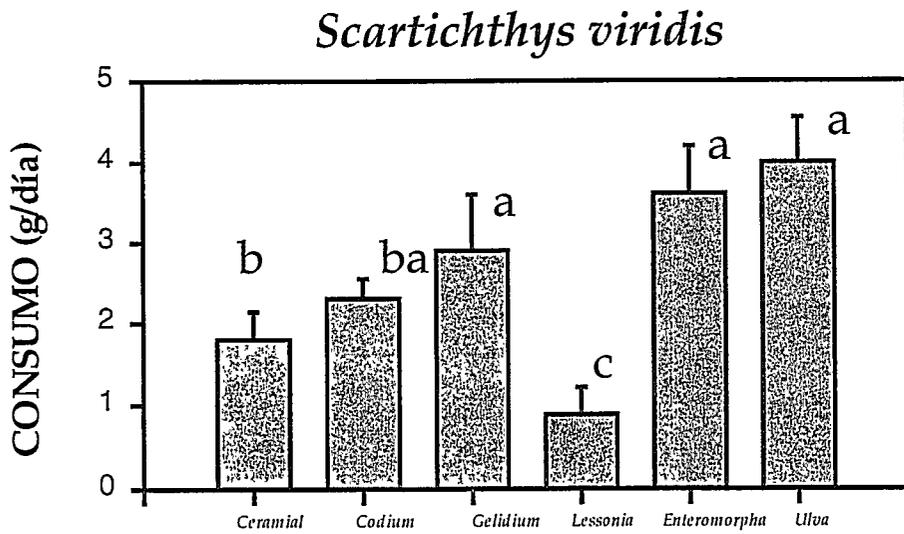
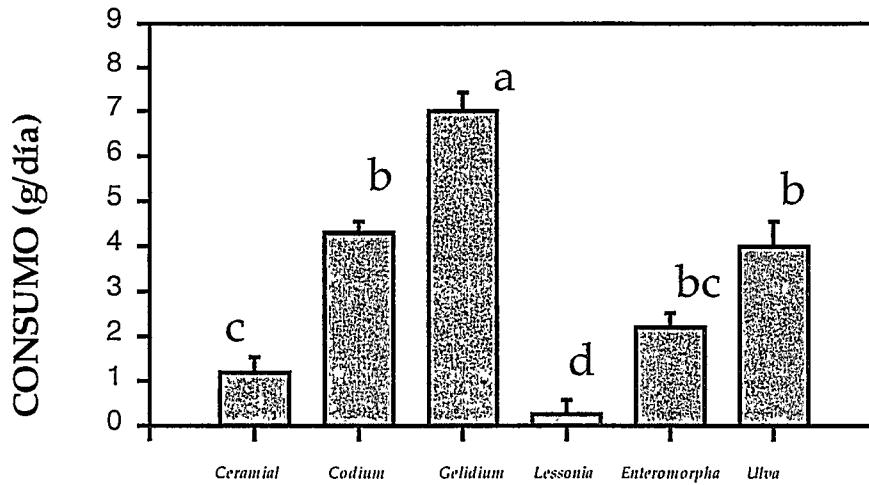


Figura 1.1: Selección dietaria sobre talos frescos de macroalgas en dos especies de peces herbívoros *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*, las letras indican diferencias significativa *a-posteriori*.

Scartichthys viridis



Girella laevifrons

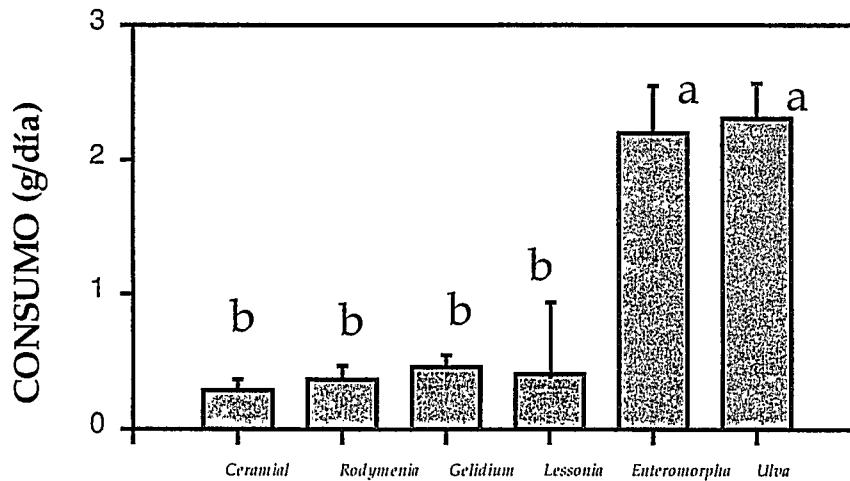


Figura 1.2: Selección dietaria sobre talos de macroalgas homogeneizados en dos especies de peces herbívoros *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons*, las letras indican diferencias significativa *a-posteriori*.

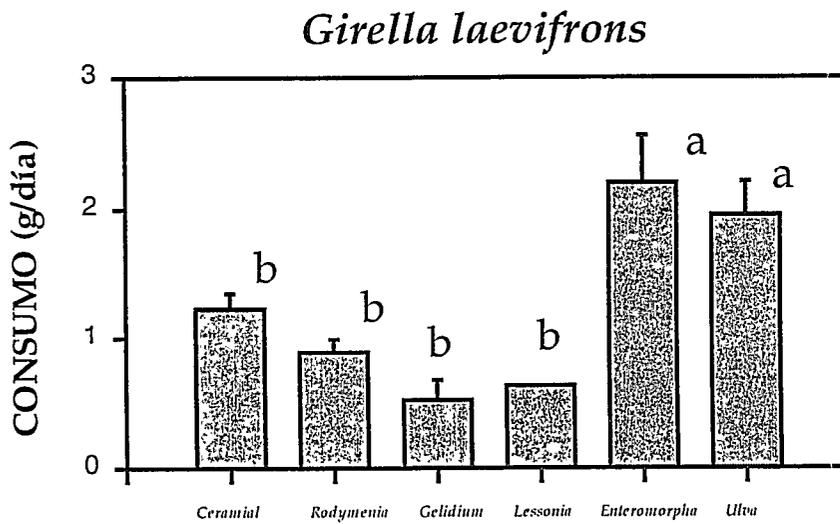
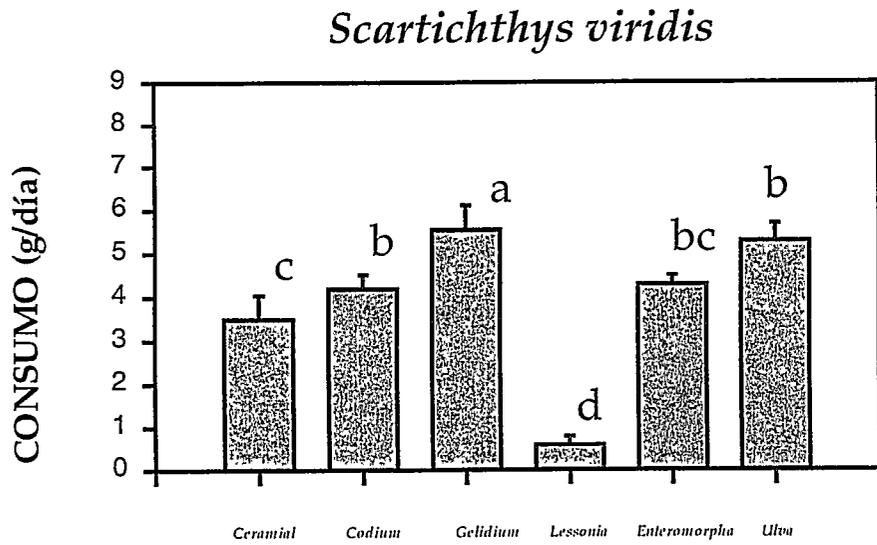


Figura 1.3: Selección dietaria sobre talos de macroalgas homogeneizados e isocalóricos en dos especies de peces herbívoros *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*, las letras indican diferencias significativa *a-posteriori*.

CAPITULO II

EFECTO DE LA CALIDAD DE LA DIETA EN LOS PATRONES DE
OBTENCION DE ENERGIA Y CRECIMIENTO EN DOS ESPECIES DE PECES
HERBIVOROS INTERMAREALES *Scartichthys viridis* Y *Girella laevisfrons*.

INTRODUCCION

Los organismos herbívoros deben suplir sus requerimientos tanto energéticas como de nutrientes a partir de una fuente de alimentos que se caracteriza por poseer un bajo valor nutricional, y cuyos contenidos celulares se encuentran protegidos por paredes celulares en su mayor parte indigeribles (Mattson 1990; Montgomery & Gerking 1990; Neighorn & Horn 1991). Por esto, las macroalgas se encuentran dentro de los alimentos nutricionalmente más pobres para los teleósteos (Jobling 1994; Bowen 1984).

En la literatura se ha sostenido reiteradamente que la baja calidad nutricional de las macroalgas imposibilitaría o al menos limitaría considerablemente el crecimiento de estos peces (Pandian 1987; Bowen 1987). Esta aseveración se respalda en lo siguiente: (1) los peces necesitan consumir una cantidad mayor de proteínas que los vertebrados terrestres, debido a mayores pérdidas urinarias (Cowey & Sargent 1979; Pandian & Vivekanandan 1985); típicamente una dieta promedio para peces debe contener entre un 40 % y un 60 % de proteínas (Jobling 1986; Jobling 1994), lo cual difiere considerablemente del contenido proteico de las macroalgas (10-20%, Montgomery & Gerking 1980); (2) en general, los resultados de los pocos

estudios de crecimiento realizados con peces herbívoros, han reforzado la creencia de una baja sobrevivencia y/o crecimiento en base a una dieta algal (Vaughan 1978; Gerking 1984), lo cual ha llevado a numerosos autores a señalar que la inclusión de material animal es condición indispensable para estos organismos sobre todo cuando se enfrentan a condiciones de exigencia nutricional como períodos de crecimiento y/o de reproducción (White 1985; Pandian & Vivekanandan 1985; Horn 1989; Benavides *et al.* 1994a). Y (3) la baja incidencia de la herbivoría en este grupo, la cual ocurre en menos del 5 % del total de las familias dentro de los teleósteos (Horn 1998). Otros estudios han señalado que la aparente incapacidad de obtener un crecimiento sostenido en base a una dieta algal es resultado de deficiencias metodológicas, y es posible sustentar un crecimiento positivo en base al consumo de material vegetal (Fris & Horn 1993; Horn *et al.* 1995; Bowen *et al.* 1995).

Teóricamente, la capacidad de mantener un crecimiento sostenido sobre la base de una dieta algal se encuentra limitada fundamentalmente por estos factores: las características del alimento, las fluctuaciones temporales de este, y las características fisiológicas - morfológicas del tracto digestivo que permiten a los organismos adecuarse a las fluctuaciones en los cambios de la calidad y/o

abundancia del alimento (Sibly 1981; Penry & Jumars 1986;1987; Horn & Messer 1992; Alexander 1991; 1996).

En este capítulo se estudian directamente el efecto de las características digestivas en los procesos de obtención de nutrientes y energía en dos especies de peces herbívoros intermareales: *Girella laevifrons* y *Scartichthys viridis*, las cuales presentan morfologías digestivas diferentes. Ambas especies consumen una dieta compuesta básicamente de material algal, el cual se caracteriza por presentar un alto contenido de material refractario a la digestión y un bajo contenido proteico, lo que limitaría el potencial de crecimiento en ambas especies.

MATERIALES Y METODOS

Ejemplares juveniles de *S. viridis* y *G. laevifrons* fueron colectados mediante la utilización de anestésicos (Benzocaína, Veterquímica S.A.) entre los años 1995, 1996 y 1997, en las cercanías de la localidad de Las Cruces (V región), el cual era agregado al agua existente en las pozas durante la bajamarea. Posteriormente todos los ejemplares presentes fueron removidos mediante la utilización de redes de mano, colocados en estanques portátiles y transportados a la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la P. Universidad Católica de Chile en Las Cruces.

En el laboratorio, los individuos fueron pesados, medidos y colocados en estanques individuales para su aclimatación por un lapso mínimo de dos semanas, período durante el cual los ejemplares fueron alimentados *ad libitum* con una mezcla de las principales algas dietarias de estas especies (véase capítulo I), la cual era reemplazada posteriormente por una dieta artificial compuesta por algas secas homogeneizadas en una matriz de agar-agar, siguiendo la metodología descrita en el capítulo anterior.

Formulación de las dietas experimentales

Las dietas experimentales fueron confeccionadas mediante la inclusión de los constituyentes principales del alimento en una matriz de agar-agar (Merck Co): proteínas de origen vegetal (Alfa Chile SA), almidón y celulosa (Sigma Chem.Co.). El alimento se confeccionó preparando una solución de agar al 4 % en 500 ml de agua de mar: posteriormente la solución era vertida sobre otra solución de 500 ml que contenía 100 g de la dieta experimental, la mezcla resultante era agitada, vertida sobre moldes plásticos y almacenada en refrigeración para su uso posterior. La composición química proximal de las diferentes dietas experimentales se señala en la Tabla 2.1.

Protocolo experimental:

Los individuos experimentales de *G. laevis* y *S. viridis* fueron alimentados con las diferentes dietas por un periodo de al menos dos semanas. Cada ejemplar fue colocado en estanques individuales, aclimatado por 48 h sin alimento y posteriormente alimentados *ad libitum* con 5 g de cada una de las dietas experimentales. Cada 48 h los alimentos no consumidos y las fecas producidas fueron retiradas, secadas y cuantificadas. Para obtener un diseño experimental balanceado, el número de individuos finales de cada grupo experimental se ajustó al número final del grupo de menor tamaño.

Al finalizar el período experimental se estimaron las siguientes variables:

$$\text{Tasa de crecimiento} = \frac{(\text{Ln Peso final (g)} - \text{Ln Peso inicial (g)}) * 100}{\text{tiempo (días)}} \text{ (Schreck & Moyle 1990)}$$

Eficiencia de Asimilación

$$\text{Nutriente fecal corregido(\%)} = \frac{(\% \text{ cenizas en alimento}) * \% \text{ ceniza en fecas}}{\% \text{ cenizas en fecas}}$$

$$\text{Eficiencia de asimilación total(\%)} = [1 - (\% \text{ cenizas en alimento})] * 100\% \\ \% \text{ cenizas en fecas}$$

$$\text{Eficiencia de asimilación del nutriente (\%)} = [1 - \frac{(\text{Nutriente fecal corregido (\%)})}{\% \text{ nutriente en el alimento}}] * 100$$

Tasa de ingesta de alimento individual: (g. alimento consumido / día)

Comparaciones interespecíficas:

Para realizar las comparaciones en los variables evaluados entre *S. viridis* y *G.*

laevifrons, los valores obtenidos fueron estandarizados por el peso corporal

elevado al exponente 0,75, removiendo de esta forma el efecto de las diferencias

en tamaño corporal que puedan existir entre ambas especies (Jobling 1994).

Se estimó la relación existente en la proporción proteína / energía (P / E) entre las diferentes dietas y especies. La relación P / E de la dieta es un variable utilizado en peces para estimar el potencial para crecimiento y de esta manera evaluar la calidad de las dietas (Horn 1989; 1993; Bowen 1994). La ingesta de energía se estimó multiplicando el porcentaje de asimilación de materia orgánica por el contenido calórico del alimento, como una medida proximal de la ingesta y la asimilación de energía (Benavides *et al.* 1993; 1994).

Relación variable - crecimiento

Con el fin de evaluar el efecto de las diversas dietas sobre el crecimiento de *G. laevis* y *S. viridis* se compararon las pendientes de la relación entre tasa de crecimiento y relación proteínas / energía asimiladas diariamente para ambas especies.

Para estudiar las restricciones al crecimiento en *G. laevis* y *S. viridis*, se realizaron diagramas de programación lineal (Belovsky 1984) para graficar las posibilidades de satisfacción de los requerimientos mínimos de nitrógeno en base a dietas con variable concentración de proteínas y diferente concentración de material refractario a la digestión.

Análisis estadístico:

El análisis estadístico se realizó a través de un análisis de varianza de tres vías, teniendo el contenido de celulosa y proteínas como variables fijas (Zar 1994). Los datos fueron sometidos a la prueba de Levene para homogeneidad de varianzas, a una prueba de Kolmogorov-Smirnov para normalidad, y posteriormente transformados ($\text{Log}_{10}(x)$ ó arcoseno). Relación variable crecimiento: La relación estadística entre proteínas y energía asimilada y tasa de crecimiento se evaluó mediante pruebas de t para evaluar las diferencias entre pendientes e interceptos en las variables evaluadas (Zar 1994).

La concentración de proteínas de alimentos y fecas se estimó mediante el método de Lowry (Lowry *et al.* 1951) (Dawes 1981). El contenido de cenizas fue medido mediante la quema de submuestras de alimento y fecas en una mufla a 550 °C por 6 h.

RESULTADOS

Se utilizaron un total de 84 ejemplares de *G. laevifrons* y *S. viridis*, el tamaño corporal promedio de los individuos de *Girella* fue de $37,26 \pm 1,90$ g ($x \pm EE$), mientras que para *Scartichthys* el tamaño corporal promedio fue de $86,45 \pm 2,24$ ($x \pm EE$), en ninguna de las dos especies se detectaron diferencias significativas en el tamaño corporal entre los grupos experimentales (ANOVA $F = 0,15$ $p = 0,69$ para *Scartichthys*, $F = 1,16$ $p = 0,35$ para *Girella*)

Eficiencia de Asimilación:

Los resultados indican que *G. laevifrons* presenta una eficiencia de asimilación de materia orgánica mayor que *S. viridis* (Fig. 2.1), observándose en *Girella* los valores mas altos con un $67,14 \pm 3,09$ % en la dieta de 30% celulosa y 10 % proteínas. En *Scartichthys* el mayor valor de asimilación fue observado en la dieta con 30% celulosa 10% proteínas con un 36,87 % y el menor valor fue obtenido en la dieta de 50% celulosa 5% proteínas con 23,14 %. (Fig. 2.1)

En *Scartichthys* las mayores eficiencias de asimilación de proteínas se observaron en la dieta de 30% celulosa 10% proteínas, mientras que los menores valores observados se obtuvieron en la dieta de 50% celulosa 10% proteínas. Para

Girella los menores valores de asimilación fueron obtenidos con la dieta 50% celulosa 5% proteínas, mientras que los valores mayores fueron observados en la dieta 30% celulosa 10% proteínas con una media de 69,05% (Fig. 2.2).

El análisis estadístico indica que en la eficiencia de asimilación de materia orgánica, el factor más importante fue la especie (*i.e.* tipo tracto digestivo) ($F = 111,26$ $p < 0,001$), siendo *Girella* la especie con mayores valores de este variable (Tukey *a-posteriori* $p < 0,001$) (Tabla 2.3A). Otro factor significativo en la asimilación de materia orgánica fue la concentración de material refractario de la dieta ($F = 24,31$ $p < 0,01$), siendo la concentración de 30% celulosa significativamente mayor que la concentración 50% celulosa (Tabla 2.3^a).

En eficiencia de asimilación de proteínas se observaron diferencias significativas entre especies ($F = 17,15$ $p < 0,001$), siendo *Girella* la especie con mayores valores de este variable (Tukey *a-posteriori* $p < 0,001$), seguido por la concentración de proteínas de la dieta ($F = 6,67$, $p < 0,01$), siendo en la concentración de 20% proteínas significativamente mayores que las otras concentraciones ensayadas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$) (Tabla 2.3B).

Tasa de Crecimiento

En las tasas de crecimiento para ambas especies se observaron valores negativos en las dietas de 5 y 10 % de proteínas, solo en las dietas de mayor contenido proteico se obtuvieron crecimientos positivos tanto para *Girella* como *Scartichthys* (Fig. 2.3). Para *Scartichthys* el menor crecimiento ($x = -0,0042$) se observó en la dieta de 50% celulosa 5% proteínas y el mayor en la dieta de 50 % celulosa 20 % proteínas ($x = 0,11$), mientras que en *Girella* el menor crecimiento se observó en la dieta 50% celulosa 5% proteínas ($x = -0,033$) y el mayor en la dieta 30% celulosa 20% proteínas ($x = 0,07$).

El análisis estadístico indica que los factores más importantes en la determinación del crecimiento fueron: la concentración de proteínas de la dieta ($F = 11,38$ $p < 0,001$), siendo significativamente mayores las tasas de crecimiento medidas en las dietas 20% proteínas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,01$). El segundo factor mas importante fue la cantidad de material refractario ($F = 8,97$ $p < 0,01$). las tasas de crecimiento en las dietas de 30% celulosa fueron significativamente superiores a los observadas en la otra concentración ensayada (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$). Otro factor significativo fue la interacción entre especie y concentración de proteínas ($F = 3,48$ $p < 0,05$), donde los individuos de *Scartichthys* alimentados con dieta de 50% celulosa 5% proteínas y 50% celulosa

10% proteínas presentan valores menores que los otros grupos ensayados (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$) (Tabla 2.2C).

Tasa de consumo

Los valores de consumo peso específico indican que *Scartichthys* ($0,027 \pm 0,011 \text{ g g}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$, $\bar{x} \pm \text{EE}$) presenta una tasa de ingesta de alimento promedio superior a *Girella* ($0,07 \pm 0,003 \text{ g g}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$, $\bar{x} \pm \text{EE}$) (Fig.2.4). Estadísticamente, esta variable mostró un efecto significativo tanto de la especie ($F = 60,60$ $p < 0,001$) como de la concentración de celulosa de la dieta ($F = 17,74$ $p < 0,01$), siendo en ambas especies mayor el consumo en las concentraciones de 50% celulosa (Tabla 2.2D).

Ingesta y asimilación de energía diarios

S. viridis presentó una ingesta diaria de energía superior a la de *G. laevifrons* ($0,56 \pm 0,03 \text{ KJ g}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$; $0,13 \pm 0,01 \text{ KJ g}^{-0,75} \text{ d}^{-1}$ para *Scartichthys* y *Girella* respectivamente ($\bar{x} \pm \text{EE}$) (Fig. 2.5). El análisis estadístico indica una fuerte influencia de la especie ($F = 36,08$ $p < 0,01$), de la concentración de celulosa ($F = 4,90$ $p < 0,05$) y de la interacción entre especie y concentración de proteínas ($F = 2,75$ $p < 0,05$), siendo para *Girella* las concentraciones 50% celulosa 5% proteína y 50% celulosa 10% proteínas significativamente diferentes del resto de las dietas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,01$) (Tabla 2.2A)

La asimilación diaria de energía mostró un fuerte efecto de la especie ($F = 23,38$ $p < 0,001$), siendo *Scartichthys* la especie con una asimilación de energía peso específica mayor que *Girella* ($0,16 \pm 0,08$ $\text{KJ g}^{-0,75} \text{d}^{-1}$; $0,08 \pm 0,03$ $\text{KJ g}^{-0,75} \text{d}^{-1}$ para *Scartichthys* y *Girella* respectivamente ($\bar{x} \pm \text{EE}$)) (Fig. 2.6). El análisis estadístico señala una fuerte componente de la especie ($F = 23,38$ $p < 0,01$), de la concentración de proteínas ($F = 4,31$ $p < 0,05$), siendo estadísticamente diferente entre las dietas de 10% y 20% de proteínas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$); y de la interacción entre especie y concentración de proteínas ($F = 3,68$ $p < 0,05$), en *Girella* las concentraciones de 30% celulosa fueron significativamente diferentes del resto de las dietas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,01$) (Tabla 2.2F).

Ingesta y Asimilación de proteínas diarios

Los resultados indican que *Scartichthys* muestra una ingesta diaria de proteínas superior a la observada en *G. laevisfrons* (Fig. 2.7). El análisis estadístico señala una fuerte componente de la especie ($F = 26,80$ $p < 0,01$), de la concentración de celulosa ($F = 6,75$ $p < 0,01$) siendo mayor la ingesta en las dietas de 50% celulosa; ($F = 7,90$ $p < 0,01$)(Tukey *a-posteriori* $p < 0,01$) (Tabla 2.2G)

La asimilación diaria de proteínas mostró una influencia de la especie ($F = 62,75$ $p < 0,001$), siendo *Scartichthys* la especie con una asimilación diaria mayor (Fig. 2.8). Además se observa una influencia de la concentración de proteínas (F

= 22,25 $p < 0,01$) siendo estadísticamente diferente entre todas las concentraciones probadas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$); y de la interacción entre especie y concentración de proteínas ($F = 9,75$ $p < 0,01$), siendo en *Girella* las concentraciones de 30% celulosa significativamente diferentes del resto de las dietas (Tukey *a-posteriori* $p < 0,01$).

Relación Proteína - Energía

Los análisis de la relación entre la tasa P / E indican que en ambas especies existe una gran variabilidad en esta relación (Fig. 2.9). Para *Scartichthys* y *Girella* la relación P / E asimilada esta fuertemente determinada por la concentración de proteínas del alimento ($F = 96,34$ $p < 0,01$), seguido por la concentración de material refractario de este ($F = 5,14$ $p < 0,05$), no detectándose diferencias entre las especies (Fig. 2.9)

Factores determinantes del crecimiento

Para *G. laevisfrons*, el análisis de la relación entre los variables clave (asimilación diaria de proteínas y energía y relación P / E) y el contenido de material refractario indica que la relación entre asimilación diaria de proteínas y crecimiento es significativamente afectada por la concentración de celulosa de la dieta (Fig. 2.10a), siendo diferentes tanto las pendientes de la regresión (t-student

$p < 0,05$) como el intercepto (t-student $p < 0,05$). Para esta especie, la relación entre asimilación diaria de energía y crecimiento no muestra una dependencia de la proporción de material refractario presente en la dieta (Fig. 2.10b). En esta especie la relación P / E presenta un efecto significativo de la concentración de celulosa, siendo significativamente diferentes el intercepto (t-student $p < 0,05$) pero no las pendientes (Fig. 2.10c).

Por otra parte para *S. viridis*, la relación entre asimilación diaria de proteínas y crecimiento no es significativamente afectada por la concentración de celulosa de la dieta (Fig. 2.11a). La relación entre asimilación diaria de energía y crecimiento tampoco muestra una dependencia de la proporción de material refractario presente en la dieta (Fig. 2.11b). Sin embargo, en esta especie la relación P / E presenta un efecto significativo de la concentración de celulosa, siendo significativamente diferentes el intercepto (t-student $p < 0,05$) pero no las pendientes (Fig. 2.11c).

El análisis de la comparación interespecifica general entre *G. laevifrons* y *S. viridis* indica que la relación entre crecimiento y la razón proteína / energía asimilada muestra una diferencia entre las líneas de regresión de ambas especies, no presentando diferencias significativas entre las pendientes ($t = 0,23$) pero si en los interceptos entre ambas líneas ($t = 1,55$, $p < 0,05$) (Fig. 2.12).

En los diagramas de programación lineal se observa que tanto para *G. laevis* como para *Scartichthys viridis* solo la dieta de un mayor contenido proteico puede satisfacer los requerimientos de proteínas de estas especies (Fig. 2.13 y 2.14).

DISCUSION

Tradicionalmente se ha considerado que los peces requieren una alta concentración de proteínas en sus dieta, superior a otros vertebrados (Cowey & Sargent 1979; Wilson & Halver 1986). Los peces carnívoros como los salmones requieren dietas de 45-50% proteínas y los peces omnívoros requieren de un contenido proteico en sus dietas cercano al 40% (Calow 1986; Bowen 1989).

Concentraciones no presentes en las macroalgas que estos organismos consumen. Además, se ha descrito que las macroalgas varían ampliamente en contenido proteico y energético. Las proteínas y los substratos utilizables para energía (lípidos y carbohidratos solubles) deben constituir la mayor fracción del material consumido por estos organismos. Estos dos elementos, proteínas y energía son los principales determinantes de la calidad del alimento y por lo tanto influyen fuertemente las estrategias de forrajeo y digestión y la posterior inversión en crecimiento somático (Bowen 1994; Horn 1998).

Varios estudios han enfocado el problema de la adquisición de nutrientes en peces (Horn 1998). Sin embargo, no existe una comparación directa entre eficiencia digestiva, balance nutricional y crecimiento entre especies de peces herbívoros que presenten diferentes características morfológicas y funcionales de su tracto digestivo. Dentro de los teleósteos una tendencia general es que tanto

la eficiencia de asimilación de materia orgánica, como de nitrógeno aumenta con un incremento del contenido proteico de la dieta, esto es un hecho corroborado intensamente en el campo de la acuicultura y también observado en el presente trabajo. Las explicaciones a esta tendencia pueden ser de variada índole, por una parte el aumento de contenido proteico de la dieta podría favorecer un aumento de la cantidad de aminoácidos disponibles para la síntesis de enzimas en el tracto digestivo y estructuras anexas, además en vertebrados las proteasas constituyen una de las familias de enzimas digestivas más numerosas, garantizando de esta manera una eficiente degradación de estas moléculas (Pandian & Marian 1985; Jobling 1986). En general, los valores de asimilación observados en este estudio son menores que los señalados generalmente en la literatura como típicos de peces carnívoros y/o omnívoros (Bowen 1987; Jobling 1994) y comparables en general con los valores obtenidos en estudios realizados en otras especies de peces herbívoros (Bowen 1994; Fris & Horn 1992). Las bajas tasas de asimilación detectadas en peces herbívoros han sido principalmente atribuidas al alto contenido de material refractario contenido en la dieta, el cual ejercería un efecto importante al disminuir la eficiencia de la acción de las enzimas degradativas en el tracto digestivo de estos peces (Horn 1989; Hay 1997).

No obstante lo anterior, el mayor efecto en la eficiencia de asimilación de materia orgánica, se encuentra a nivel de especie, siendo los individuos de *G. laevifrons* los que presentan valores significativamente mayores que los presentes en *S. viridis*. Esta marcada diferencia entre especies puede ser atribuida a las diferencias estructurales en los tractos digestivos de estas dos especies. En efecto, mientras que *Girella* presenta un tracto digestivo dividido en cámaras, *Scartichthys* presenta un aparato digestivo simple, carente de compartimentalización. De acuerdo con los fundamentos de la teoría de digestión, la presencia de cámaras permite la división de los procesos digestivos, aumentando de esta manera la eficiencia general del proceso al permitir la ocurrencia de diversas reacciones específicas en condiciones particulares óptimas (Alexander 1991; Horn & Messer 1992)

Las tasas de crecimiento obtenidas en este estudio son, en general, comparables a las reportadas en otros trabajos de crecimiento en peces herbívoros sometidos a dietas artificiales, a pesar del bajo tiempo de exposición de los individuos a las diferentes dietas (Fris & Horn 1993; Bowen 1994; Horn *et al* 1995), ya que frecuentemente las máximas tasas de crecimiento se logran con exposiciones más prolongadas (Lovell 1989), esto fundamentalmente para lograr la adaptación del metabolismo del organismo a las características del alimento.

Sin embargo, es posible observar que en general el factor más relevante en la determinación del crecimiento en estas especies fue el contenido proteico de la dieta, probablemente debido a que los aminoácidos son los componentes fundamentales del anabolismo de los organismos y, por ende, su disponibilidad condiciona fuertemente el aumento de masa corporal de estos. Refuerza lo anterior, el hecho que en ambas especies estudiadas, las mayores tasas de crecimiento se observaron en las dietas de 20% proteínas, porcentaje superior al encontrado en la mayor parte de las algas dietarias de estas especies. Una de las explicaciones para esta situación es que en ambas especies los ejemplares empleados fueron individuos juveniles, los cuales necesitan un mayor aporte de nitrógeno en sus dietas. Esta afirmación es corroborada por la evidencia disponible en la literatura que indica que la mayor parte de los peces herbívoros necesita ingerir una cantidad considerable de material animal sobretodo en sus estados tempranos de desarrollo, esto para suplir las carencias de proteínas de sus dietas naturales (White 1985; Horn 1989; Benavides *et al* 1993). Sin embargo, al parecer una dieta de mantención es posible de ser sostenida con un alimento con contenido proteico menor, es posible que los individuos de mayor tamaño, puedan sostener sus requerimientos solo con el consumo de macroalgas. Un variable critico en la adecuación biológica es la cantidad de proteínas disponibles

para su presupuesto metabólico, esta situación es particularmente crítica en peces, ya que más que en otros organismos, el tamaño corporal se correlaciona directamente con variables asociadas directamente con la adecuación biológica, tales como fecundidad, sobrevivencia y escape a depredadores (Jobling 1994; Jobling 1995; Moyle & Cech 1996).

En la tasa de consumo, es posible observar un fuerte efecto de la especie, de la concentración de celulosa de la dieta. El efecto de la especie es fundamentalmente debido a las diferencias en las eficiencias extractivas entre los diferentes tipos de tractos digestivos. Esta diferencia obligaría a *S. viridis* a aumentar su consumo en comparación a *G. laevis*. La concentración de celulosa, es un factor determinante, ya que los organismos en general compensan la baja calidad nutricional con mayores tasas de ingesta (Bowen 1987; Jobling 1994).

Técnicamente la relación proteína / energía da cuenta del potencial de crecimiento existente en los diferentes tipos de alimento. Los peces requieren proteínas como moléculas básicas para los procesos de crecimiento. La energía por otra parte la necesitan tanto para los procesos de mantención como para pagar el costo de crecimiento, entendiéndose este último fundamentalmente como el costo de sintetizar proteínas *de novo* a partir de aminoácidos, es así que

es esperable un aumento del metabolismo basal asociado a la concentración de proteínas de la dieta (Jobling 1994;1995), por esto un aumento de la cantidad de proteínas de la dieta no necesariamente tiene asociado un aumento proporcional en el crecimiento.

En los esquemas de programación lineal para ambas especies es posible observar que necesariamente con una dieta de contenido proteico menor a 20% en ambas especies se produciría un desbalance nutricional al no satisfacerse los requerimientos mínimos diarios de proteínas (0,016 g d⁻¹ para *Girella* y 0,091 g d⁻¹), dada la capacidad de procesamiento de alimento del tracto digestivo de estas especies.

Ambas especies además difieren en los requerimientos mínimos de proteínas, esta diferencia esta probablemente relacionada con diferencias en la eficiencia en el metabolismo de las proteínas a nivel celular, lo que hace que *Girella* requiera de una menor cantidad de proteínas en relación a *Scartichthys*.

En general, los herbívoros pueden presentar principalmente tres tipos de respuestas ante las variaciones en la calidad y/o cantidad del alimento. Algunos herbívoros son capaces de aumentar el consumo en dietas de baja calidad, otros pueden aumentar la eficiencia de extracción post-ingestiva compensando de esta manera la disminución de la calidad del alimento; Un tercer tipo de respuesta es

evitar la ingesta de alimentos de baja calidad y aumentar la búsqueda de ítems de mayor valor trófico en el ambiente (Kause et al. 1999).. Como consecuencia de lo anterior, la relación entre la conducta de forrajeo y la eficiencia fisiológica digestiva del alimento influencia directamente el crecimiento de los organismos. Sin embargo no están aún claramente definidos los compromisos entre las diferentes etapas del proceso de captura y digestión del alimento.

TABLA 2.1: Composición química proximal de los alimentos ensayados en

Scartichthys viridis y *Girella laevisfrons*.

BAJA CELULOSA			
	1	2	3
Proteínas (%)	5	10	20
Almidón (%)	65	60	50
Celulosa (%)	30	30	30
Energía (kJ / g)	20,57	20,95	21,3
ALTA CELULOSA			
	1	2	3
Proteínas (%)	5	10	20
Almidón (%)	45	40	30
Celulosa (%)	50	50	50
Energía (kJ / g)	19,86	21,32	22,65

BAJA CELULOSA

	1	2	3
Proteínas (%)	5	10	20
Almidón (%)	65	60	50
Celulosa (%)	30	30	30
Energía (kJ / g)	20,57	20,95	21,3

ALTA CELULOSA

	1	2	3
Proteínas (%)	5	10	20
Almidón (%)	45	40	30
Celulosa (%)	50	50	50
Energía (kJ / g)	19,86	21,32	22,65

TABLA 2.2: Tablas de Anova de tres vías de los efectos de la especie, concentración de celulosa, concentración de proteínas sobre los índices medidos en *Girella laevifrons* y *Scartichthys viridis*.

A) EFICIENCIA DE ASIMILACION MATERIA. ORGANICA

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	2,23	111,26	0,000
CELULOSA (2)	1	0,49	24,31	0,000
PROTEINA (3)	2	0,29	14,50	0,000
1*2	1	0,01	0,38	0,554
1*3	2	0,07	1,04	0,082
2*3	2	0,02	0,93	0,422
1*2*3	2	0,00	0,16	0,863
ERROR	72	0,02		

B) EFICIENCIA DE ASIMILACION PROTEINAS

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	4425,46	17,15	0,001
CELULOSA (2)	1	0,36	0,00	0,970
PROTEINA (3)	2	1720,73	6,67	0,007
1*2	1	16,36	0,06	0,802
1*3	2	41,00	0,16	0,853
2*3	2	31,21	0,12	0,886
1*2*3	2	60,15	0,23	0,793
ERROR	72	258,11		

C) TASA DE CRECIMIENTO

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,06	0,73	0,395
CELULOSA (2)	1	0,79	8,97	0,004
PROTEINA (3)	2	1,00	11,38	0,001
1*2	1	0,03	0,38	0,539
1*3	2	0,31	3,48	0,036
2*3	2	0,09	1,01	0,371
1*2*3	2	0,01	0,07	0,935
ERROR	72	0,09		

D) TASA DE CONSUMO PESO ESPECIFICA

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,38	60,60	0,001
CELULOSA (2)	1	0,11	17,74	0,001
PROTEINA (3)	2	0,01	1,02	0,365
1*2	1	0,01	1,45	0,233
1*3	2	0,01	1,32	0,274
2*3	2	0,01	1,32	0,273
1*2*3	2	0,01	1,04	0,357
ERROR	72	0,01		

E) CONSUMO DIARIO DE ENERGIA

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,98	36,08	0,001
CELULOSA (2)	1	0,13	4,90	0,030
PROTEINA (3)	2	0,07	2,75	0,071
1*2	1	0,01	0,44	0,508
1*3	2	0,11	4,11	0,020
2*3	2	0,06	2,10	0,130
1*2*3	2	0,03	1,02	0,365
ERROR	72	0,03		

F) ASIMILACION DIARIA DE ENERGIA

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,87	23,38	0,001
CELULOSA (2)	1	0,00	0,11	0,573
PROTEINA (3)	2	0,16	4,31	0,017
1*2	1	0,11	2,99	0,088
1*3	2	0,14	3,68	0,030
2*3	2	0,02	0,47	0,626
1*2*3	2	0,06	1,62	0,205
ERROR	72	0,04		

G) CONSUMO DIARIO PROTEINAS

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	1,07	26,80	0,001
CELULOSA (2)	1	0,27	6,75	0,001
PROTEINA (3)	2	0,32	7,90	0,001
1*2	1	0,01	0,18	0,304
1*3	2	0,65	16,25	0,001
2*3	2	0,00	0,10	0,515
1*2*3	2	0,00	0,03	0,826
ERROR	72	0,04		

H) ASIMILACION DIARIA PROTEINAS

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,251	62,75	0,001
CELULOSA (2)	1	0,007	1,87	0,176
PROTEINA (3)	2	0,089	22,25	0,001
1*2	1	0,002	0,53	0,468
1*3	2	0,039	9,75	0,001
2*3	2	0,004	0,94	0,394
1*2*3	2	0,002	0,62	0,543
ERROR	72	0,004		

I) RELACION PROTEINA / ENERGIA ASIMILADA

	G.L.	M.S.	F	PROBABILIDAD
ESPECIE (1)	1	0,057	2,314	0,133
CELULOSA (2)	1	0,133	5,411	0,023
PROTEINA (3)	2	2,360	96,344	0,001
1*2	1	0,059	2,406	0,125
1*3	2	0,019	0,774	0,465
2*3	2	0,021	0,860	0,428
1*2*3	2	0,008	0,317	0,730
ERROR	72	0,024		

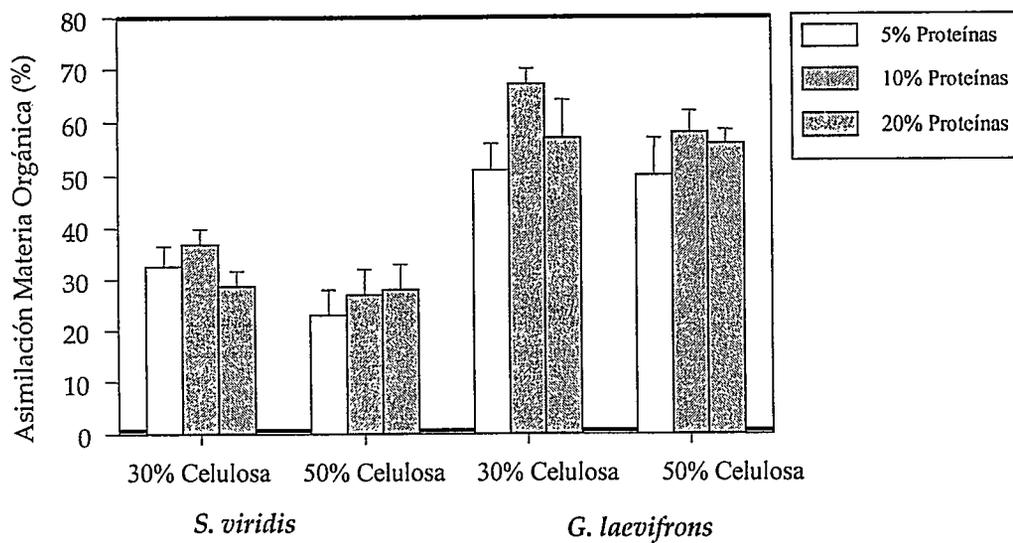


Fig.2.1: Eficiencia de asimilación de materia orgánica en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($\bar{x} \pm EE$)

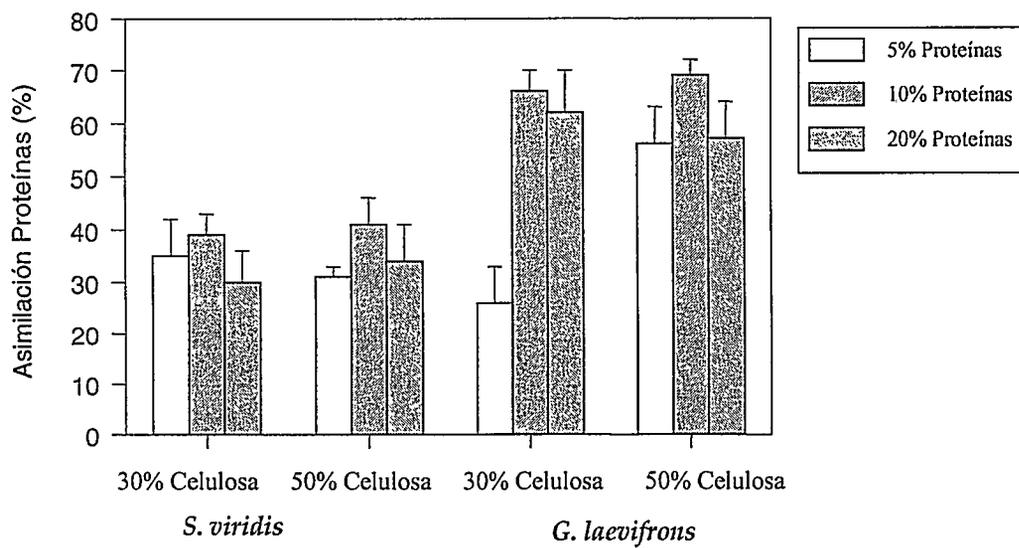


Fig.2.2: Eficiencia de asimilación de proteínas en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)

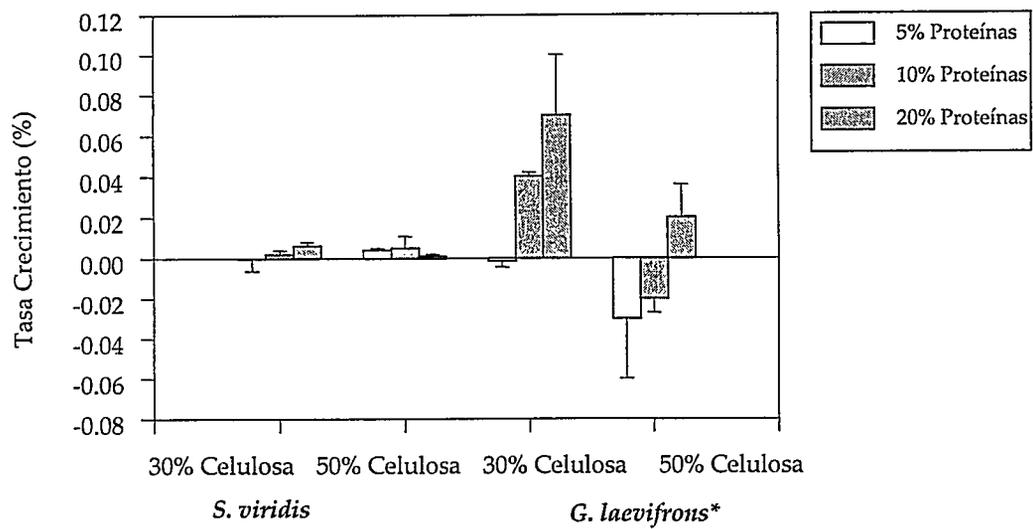


Fig.2.3: Tasa de crecimiento (% d-1) en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)

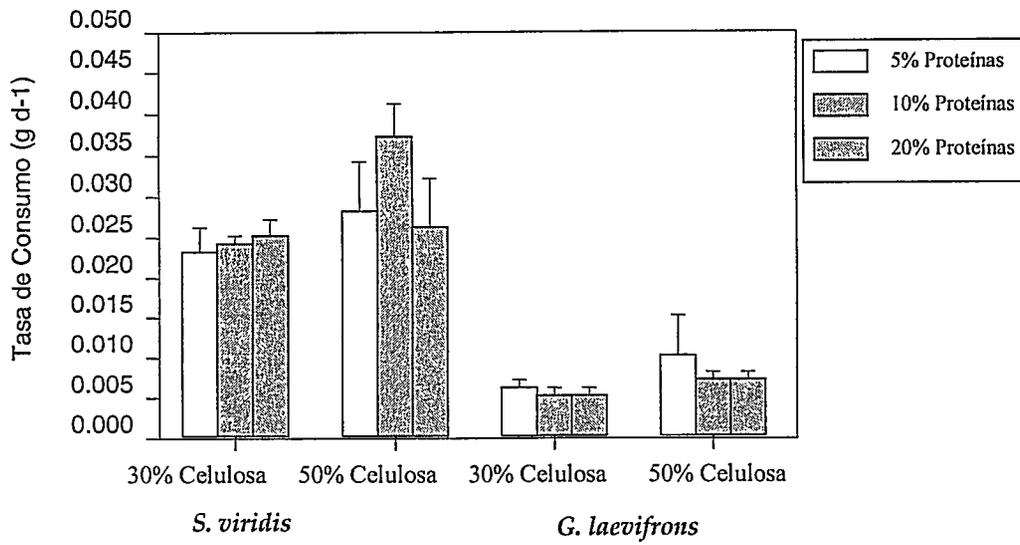


Fig.2.4: Tasa de consumo de alimento (g d-1) en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)

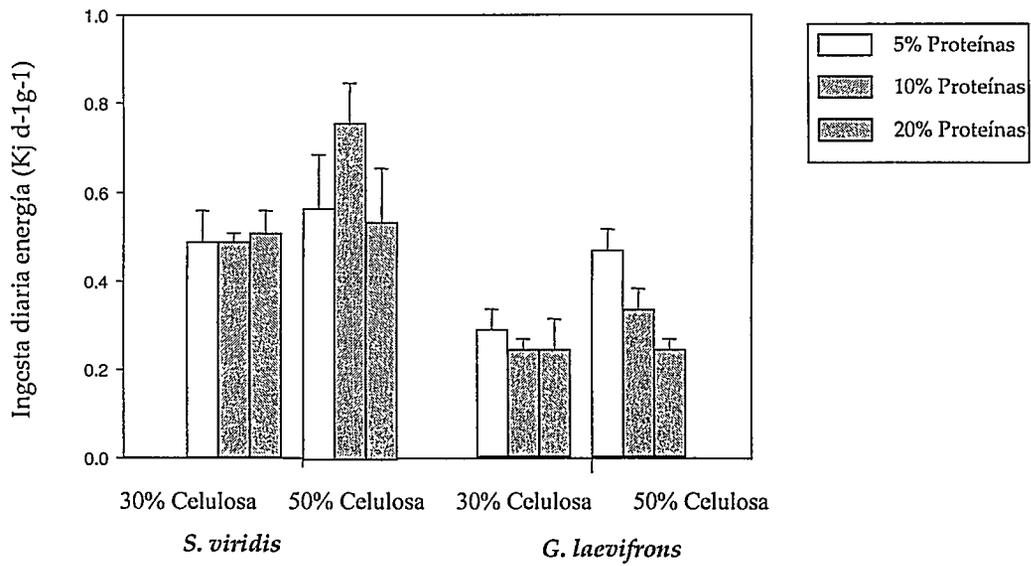


Fig.2.5: Ingesta diaria de energía en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($\bar{x} \pm EE$)

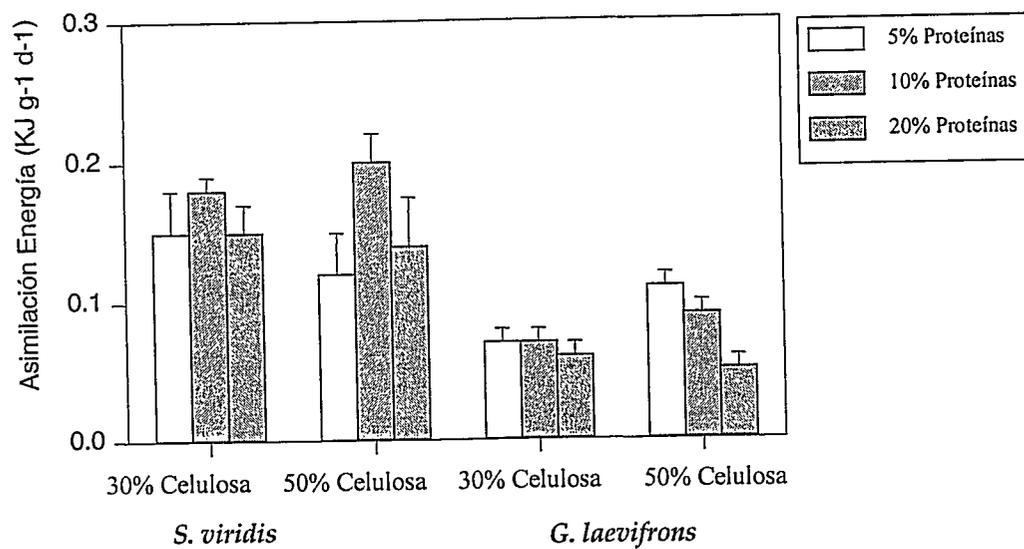


Fig.2.6: Asimilación diaria de energía (KJ g⁻¹ d⁻¹) en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales (x ± EE)

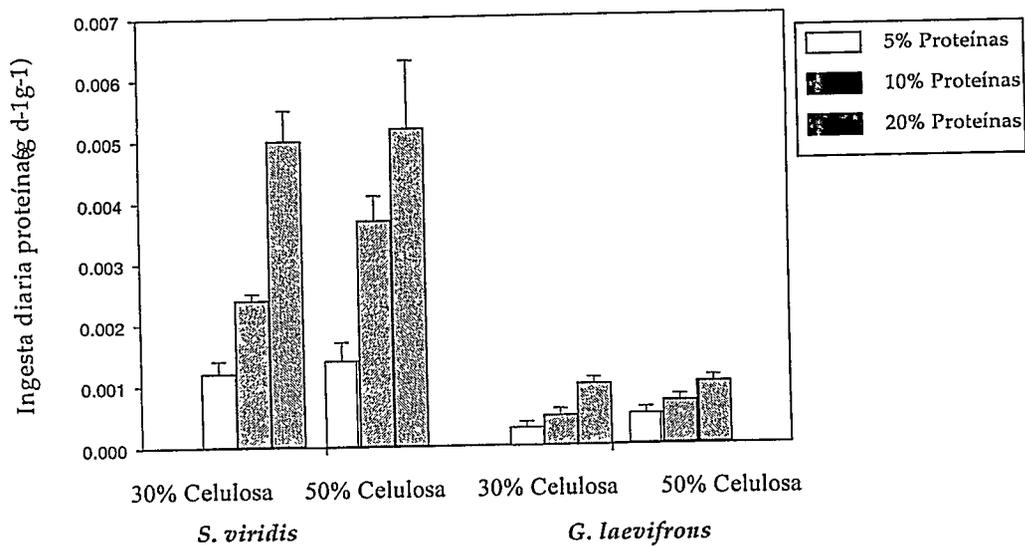


Fig.2.7: Ingesta diaria de proteínas (g g⁻¹ d⁻¹) en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($\bar{x} \pm EE$)

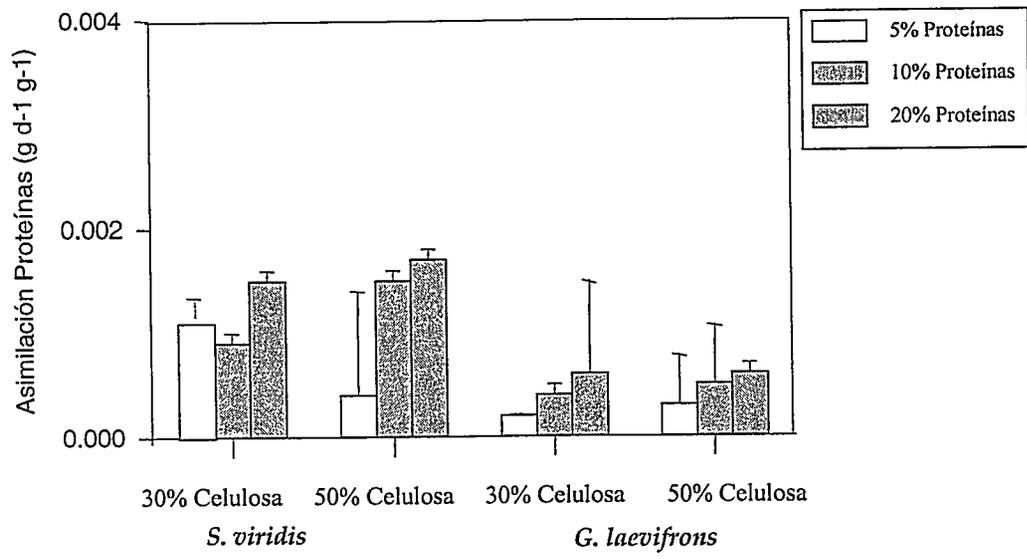


Fig.2.8: Asimilación diaria de proteínas (g g-1 d-1) en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales (x ± EE)

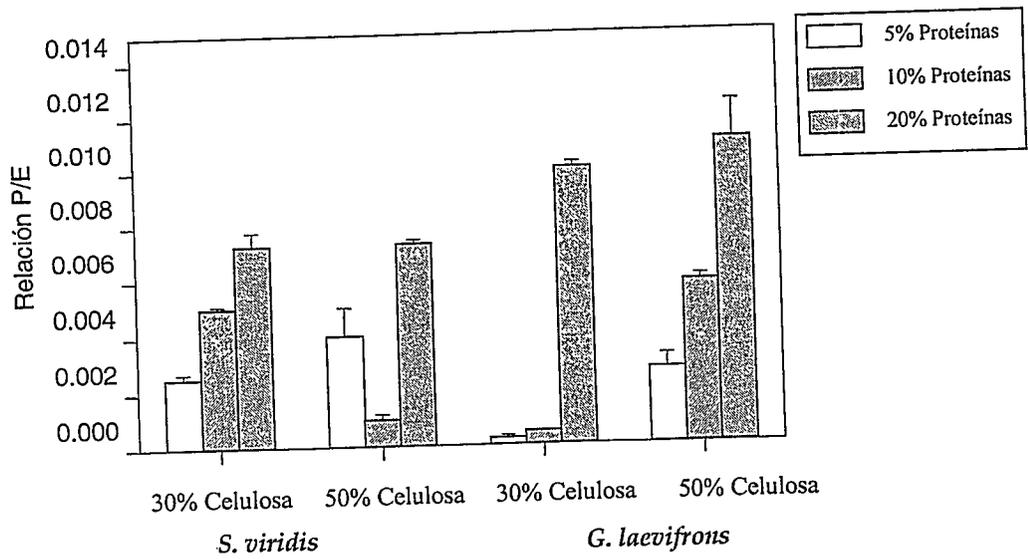


Fig.2.9: Relación P/E en ejemplares de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons* alimentados con las diferentes dietas experimentales ($x \pm EE$)

Girella laevisfrons

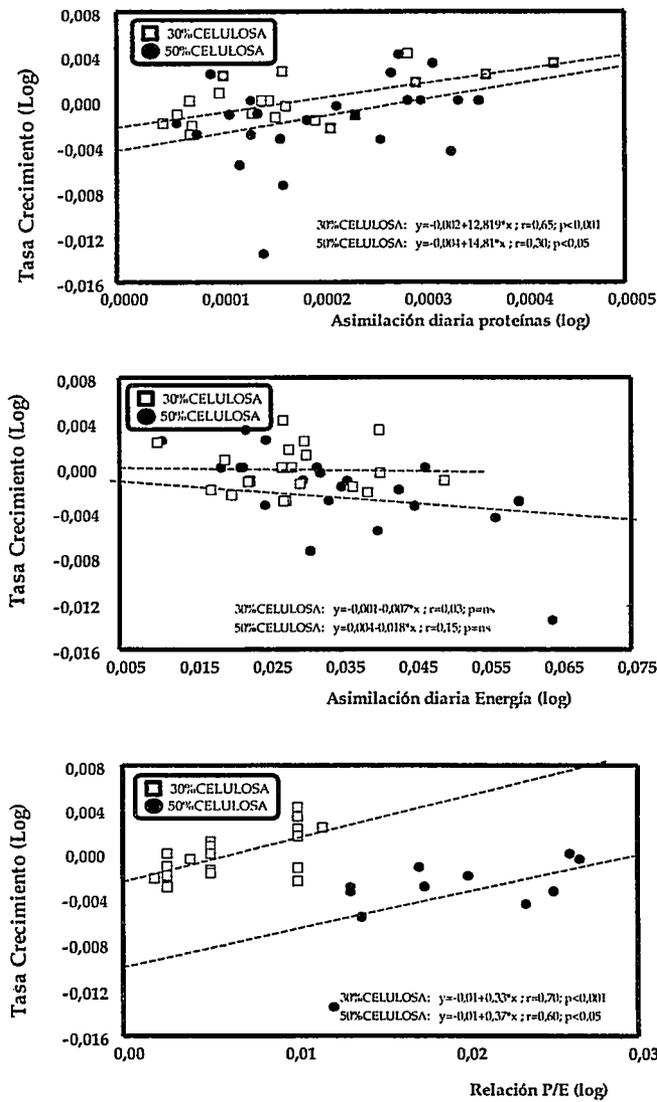


Figura 2.10: Efecto de la cantidad de material refractario en la dieta sobre la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento en *Girella laevisfrons*.

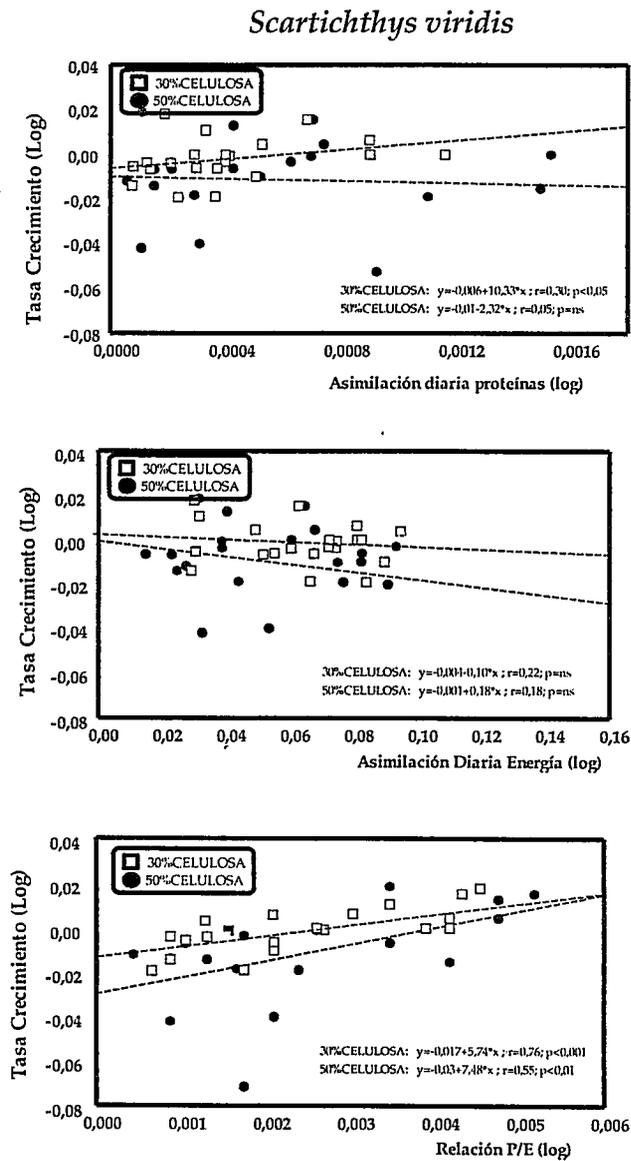


Figura 2.11: Efecto de la cantidad de material refractario en la dieta sobre la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento en *Scartichthys viridis*.

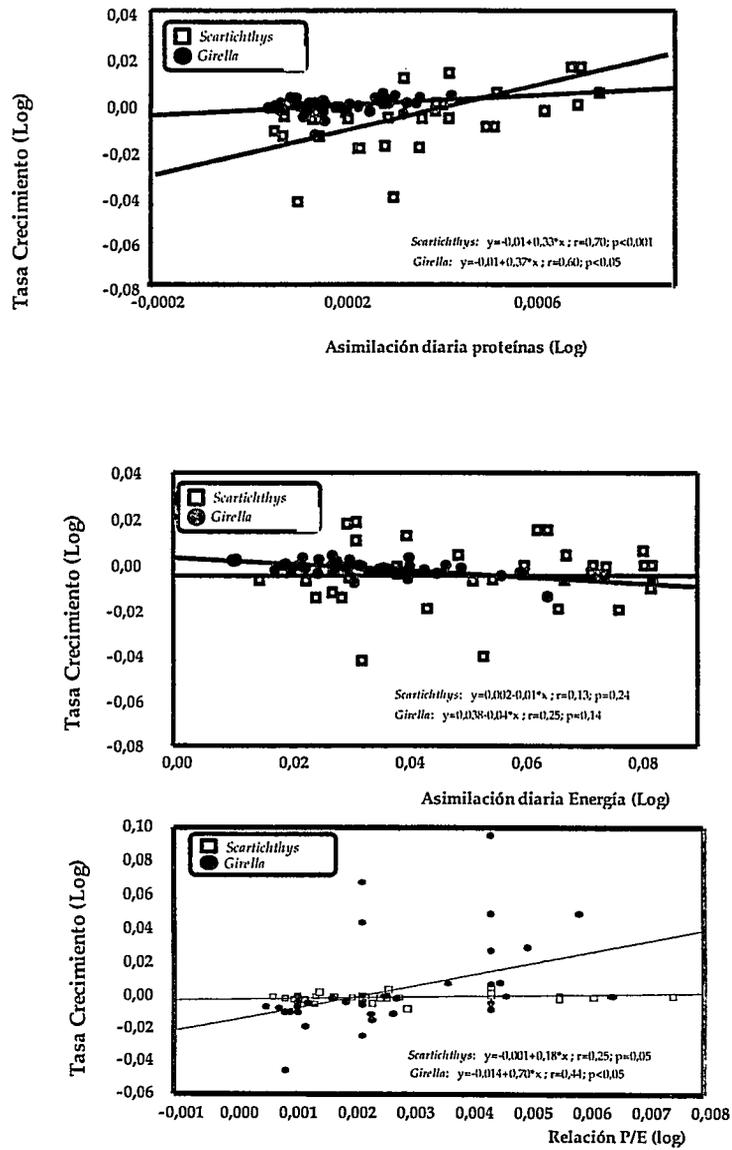


Figura 2.12: Comparación en la relación entre asimilación diaria de proteínas, asimilación diaria de energía, relación P / E y crecimiento entre *Girella laevis* y *Scartichthys viridis*.

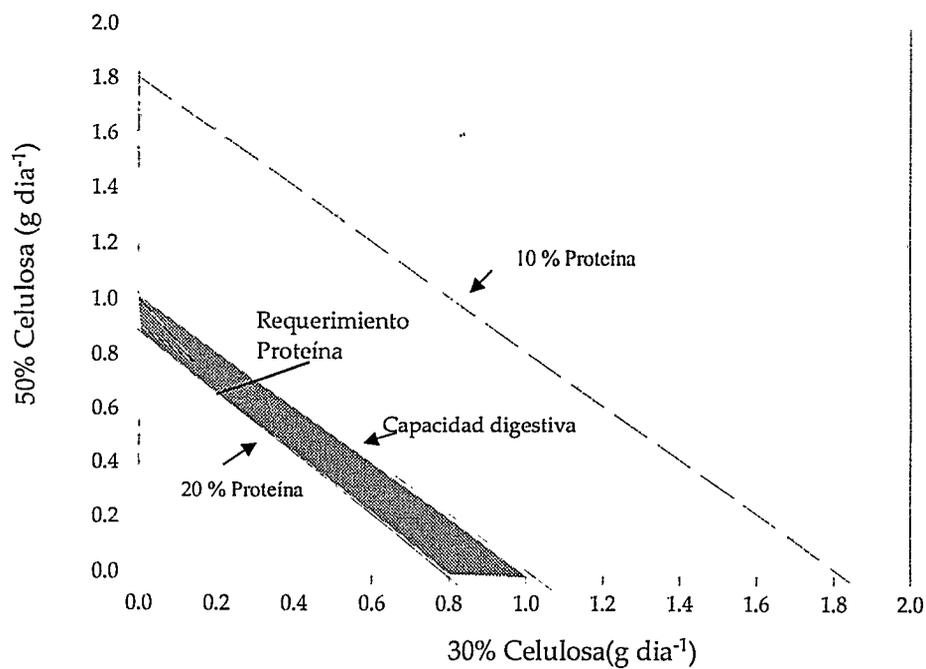


Figura 2.13 Diagrama de programación lineal de las necesidades nutricionales de *Girella laevifrons*, el área sombreada muestra la composición posible de la dieta de esta especie

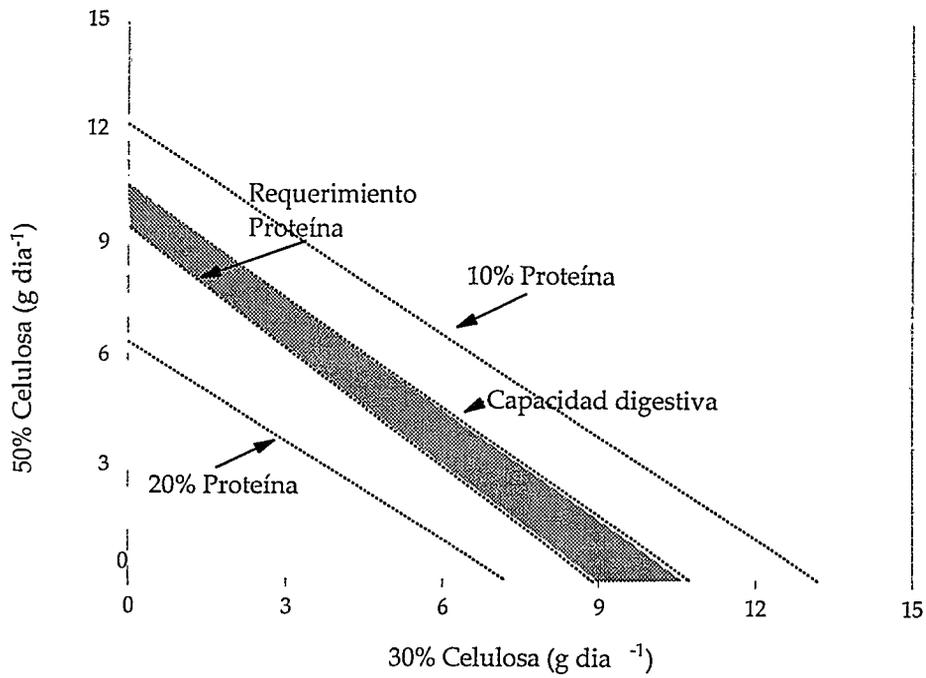


Figura 2.14. Diagrama de programación lineal de las necesidades nutricionales de *Scartichthys viridis*, el área sombreada muestra la composición posible de la dieta de esta especie

CAPITULO III

MECANISMOS DE DIGESTION EN DOS ESPECIES DE PECES HERBIVOROS:

Scartichthys viridis y *Girella laevifrons*.

INTRODUCCION

Para un organismo la capacidad de mantener un crecimiento sostenido y suplir todas sus funciones vitales se encuentra limitada fundamentalmente por dos factores: por un lado las características intrínsecas del alimento, y por otro las características morfológicas y fisiológicas del tracto digestivo que le permiten adecuarse a cambios en el tipo, calidad y/o abundancia del alimento (Sibly 1981; Penry & Jumars 1986;1987; Horn & Messer 1992; Alexander 1991; 1996). De esta manera, la interacción entre estos dos factores determina en gran medida la adecuación biológica del individuo.

En peces la información existente acerca de la relación entre calidad del alimento y funcionalidad digestiva es escasa, debido a que la mayor parte de los estudios realizados se han centrado fundamentalmente en el efecto de las características del alimento y su influencia en las diversas variables evaluadas tales como tasas de consumo y crecimiento (Horn 1992). En contraposición, en la mayor parte de estos trabajos no han sido consideradas las posibles influencias de las características digestivas en los patrones observados y como estas influyen en los patrones de selección dietaria observados (Gerking 1984; Targett & Targett 1990; Fris & Horn 1993; Horn *et al.* 1995).

En el estudio de la herbivoría por peces, una de las interrogantes más importantes, y que aún se encuentran sin solución, lo constituye la ignorancia acerca de los posibles mecanismos morfológicos- funcionales que den cuenta de los niveles de digestión y absorción de nutrientes observados (Horn 1989; Gerking 1994). Además, los peces no son capaces de sintetizar enzimas capaces de hidrolizar los enlaces beta de los polisacáridos complejos que componen las paredes de las macroalgas (Volk & Western 1984; Horn 1998).

En general, los procesos digestivos pueden ser divididos en cuatro grupos de acuerdo a la función que desempeñan: a) los mecanismos asociados con la ingestión y procesamiento del alimento, b) los mecanismos asociados con la ruptura de la capa protectora de las paredes celulares de las macroalgas, que permiten el acceso al contenido de las células, c) los procesos hidrolíticos involucrados en la digestión de los contenidos celulares, d) los mecanismos de absorción de nutrientes desde el lumen del tracto digestivo (Horn 1992).

En peces herbívoros de arrecifes de coral se han descrito tres posibles mecanismos por medio de los cuales los herbívoros pueden acceder a los nutrientes de las macroalgas: -mandíbulas faríngeas capaces de moler mecánicamente las algas, - estómagos altamente ácidos, los cuales teóricamente pueden destruir los enlaces de los polisacáridos,- fermentación bacteriana, en

forma similar a vertebrados terrestres, la presencia de simbioses que liberarían VFA (ácidos grasos volátiles) que actuarían como fuente de energía para el hospedador (Rimmer & Wiebe 1988). Para peces de latitudes templadas ha sido descrito como probable mecanismo, la hidrólisis ácida (Lobel 1981), este mecanismo unido a la probable presencia de algún tipo de fauna simbiote ha sido señalado como el más importante en especies de latitudes templadas, las cuales típicamente carecen de molinillos faríngeos y están limitados por la temperatura para solventar procesos de tipo fermentativo.

Para una especie de pez herbívoro de la costa de Chile *Aplodactylus punctatus*, se ha descrito la presencia de actividad celolítica en su tracto digestivo (Ojeda & Cáceres 1995), lo cual unido a un estómago fuertemente ácido permitiría a esta especie acceder a los nutrientes de las macroalgas. Para el caso de las especies en estudio, solo *G. laevifrons* presenta un estómago fuertemente ácido (Cáceres, datos no publicados), mientras que *S. viridis* carece de un tracto digestivo diferenciado.

En este capítulo, se estudiarán de manera parcial los mecanismos digestivos de *S. viridis* y *G. laevifrons*, que le permiten a estas especies por una parte suplir sus requerimientos a partir de una dieta abundante en material refractario, y por otra, adecuarse a las fluctuaciones de la calidad del alimento.

Para esto, individuos de ambas especies fueron alimentados con dos tipos de dietas, una dieta con un alto contenido de material refractario y otra dieta con un bajo contenido de material refractario. En cada ejemplar se evaluó tanto la capacidad degradativa de materia orgánica en cada sección del tracto digestivo así como la concentración de enzimas hidrolíticas en las diferentes secciones del tracto digestivo.

MATERIALES Y METODOS

Las dietas experimentales fueron confeccionadas siguiendo una metodología similar a la descrita en el capítulo anterior, los individuos de ambas especies fueron alimentados con cada dieta experimental por un período de 10 días. Cada dieta experimental contenía un 15 % de proteínas y dos concentraciones de celulosa, 30% y 50% (Tabla 3.1).

Al finalizar el período experimental, los individuos fueron sacrificados, sus tractos digestivos fueron disectados desde el esófago hasta el ano y los contenidos presentes fueron separados y secados, posteriormente se procedió a determinar las concentraciones de materia orgánica remanente en cada uno de las secciones. Esto último se realizó con el fin de determinar la influencia de la concentración del alimento en la capacidad degradativa del tracto digestivo. La evaluación de la cantidad de materia orgánica remanente en cada sección del tracto digestivo se realizó utilizando la cantidad de cenizas presentes como marcador indigerible. Para esto, se asume que la cantidad bruta de cenizas ingeridas es igual a la cantidad de cenizas presente en cada sección del tracto digestivo, debido a la absorción de nutrientes orgánicos la cantidad de cenizas por gramo en los contenidos es mayor que la cantidad de cenizas por gramo de alimento ingerido, por esto la eficiencia de extracción de materia orgánica es:

$$\text{Eficiencia de extracción total (\%)} = \frac{[1 - (\% \text{ cenizas en alimento})]}{\% \text{ cenizas en contenidos}} * 100\%.$$

En forma paralela, se extrajeron extractos de los contenidos de los tractos digestivos para realizar un análisis de las concentraciones de enzimas digestivas presentes en estos extractos. Las enzimas evaluadas fueron las siguientes:

Celulasas: La actividad enzimática para este carbohidrato insoluble se midió mediante el incremento de glucosa liberada al medio luego de la incubación de 2 ml de una solución buffer (10 g l^{-1}) con 0,2 ml del extracto por 24 h a pH 2,5 y 8,0. Después del centrifugar la mezcla por 10 min. a 3000 r.p.m., el sobrenadante fue ensayado con el método de la glucosa oxidasa (Wiener Chile SA) y calibrado contra una curva estándar de D-Glucosa.

Carbohidratos solubles. La actividad de amilasas fue determinada por la incubación de 2 ml de almidón (10 g l^{-1}) en buffer con 0,05 ml del homogeneizado a $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ por 24 h. Después del centrifugar la mezcla por 10 min. a 3000 r.p.m., el sobrenadante fue ensayado con el método de la glucosa oxidasa (Wiener Chile SA) y calibrado contra una curva estándar de D-Glucosa.

Proteasas: La actividad proteolítica fue determinada por la incubación de 2 ml de 2% albúmina de suero bovino en buffer a $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ por 24 h. La solución fue

ensayada para tirosina por el método de Lowry (1951). La actividad enzimática fue expresada en términos de μg de equivalentes de tirosina y comparada con una curva estandar de albúmina bovina. Para todas las determinaciones la temperatura de incubación de los extractos enzimáticos fue de $15\text{ }^{\circ}\text{C}$.

No se evaluó la actividad lipolítica, debido a que los lípidos son componentes minoritarios de las macroalgas y no fueron considerados en la confección de las dietas experimentales. Además se procedió a medir el perfil de pH del tracto digestivo en cada región del tracto analizada utilizando papel marcador (Merck SA).

Las comparaciones estadísticas entre la cantidad de materia orgánica remanente en cada sección del tracto digestivo como de las actividades enzimáticas fueron realizadas a través de una prueba de análisis de varianza (ANOVA). Los datos fueron sometidos a la prueba de Levene para la homogeneidad de varianzas y posteriormente transformados ($\text{Log}_{10}(x)$ ó arcoseno) (Zar 1994)

RESULTADOS

Los resultados señalan que *G. laevisfrons* presenta un tracto digestivo compartimentalizado en el cual es posible distinguir claramente dos secciones, un estómago con un pH marcadamente ácido y el intestino con un pH alcalino (Fig. 3.1). En relación a la variación del pH en las dietas experimentales, se observa un pH inferior en la zona estomacal con la dieta de 30% celulosa ($x = 2,02$) en comparación con la de 50% celulosa ($x = 4,40$). Por otra parte en *S. viridis* presenta un tracto digestivo indiferenciado, en el cual es posible constatar un pH alcalino constante a lo largo de todo el tracto, si variación entre las dietas ensayadas (Fig 3.1)

Los resultados de la degradación de la materia orgánica en el tracto digestivo de ambas especies indican que en promedio la degradación en el tracto digestivo de *Girella* fue superior a la degradación en el tracto digestivo de *Scartichthys* en ambas concentraciones de celulosa ensayada (Tabla 3.2). Estadísticamente en ambas especies se observa una influencia de la concentración de celulosa, de la zona del tracto digestivo (En *Girella*, anova de dos vías $F = 5,78$ $p < 0,05$ para celulosa; $F = 63,67$ $p < 0,01$ para sección del tracto digestivo) observándose en esta especie tasas de reacción mayores en la

concentración de 30% celulosa y diferencias en todas las secciones del tracto digestivo (Tukey a *posteriori* $p < 0,05$). Por otra parte para *Scartichthys* se observa un patrón similar (Anova de dos vías $F = 38,94$ $p < 0,001$ para concentración de celulosa, $F = 18,26$ $p < 0,001$ para sección del tracto digestivo, siendo la sección estomacal significativamente diferente del resto de las secciones del tracto digestivo (Tukey a *posteriori* $p < 0,05$) (Tabla 3.3)

Concentración de Enzimas:

Celulasas: No se detectó actividad celolocítica en ninguna de las muestras analizadas.

Proteasas: La actividad proteolítica medida en las diversas secciones del tracto digestivo de *G. laevisfrons* y *S. viridis* son la siguientes: en *Scartichthys* no se observan diferencias en la actividad proteolítica en las diferentes dietas ensayadas, pero se observa una fuerte influencia de la sección del tracto digestivo analizado ($F = 3,42$ $p < 0,05$) siendo la sección posterior del tracto digestivo significativamente menor que las otras secciones (Tukey a-*posteriori* $p < 0,05$). En *Girella* la actividad proteolítica medida también indica sólo una influencia de la sección del tracto alimentario ($F = 0,02$ $p = 0,88$; $F = 2,97$ $p < 0,05$ para concentración de celulosa y sección del tracto digestivo respectivamente)

(Fig. 3.2) siendo mayores las actividades encontradas en la sección estomacal (Fig.3.2).

Amilasas: En *Scartichthys* no se detectó diferencias en la actividad amilolítica en las diferentes dietas ensayadas, observándose una influencia de la sección del tracto digestivo analizado y una interacción entre ambas variables ($F = 6,70$ $p < 0,001$ para sección, $F = 5,36$ $p < 0,001$) siendo la sección anterior del tracto digestivo significativamente mayor que las otras secciones (Tukey *a-posteriori* $p < 0,05$). En *Girella* la actividad de amilasas medida indican solo una influencia de la sección del tracto digestivo ($F = 5,02$ $p < 0,001$ para sección del tracto digestivo) (Fig. 3.3) siendo mayores las actividades ensayadas en la sección anterior del tracto digestivo (Tukey *a posteriori* $p < 0,001$) (Fig.3.3).

DISCUSION

En teoría, la mantención de un pH a niveles constantes es una característica relevante del sistema digestivo de los vertebrados, ya que la mayor parte de las enzimas involucradas en los procesos digestivos operan más eficientemente a un pH determinado (Fange & Grove 1979; Volk & Western 1984). Los resultados de este estudio indican que ambas especies presentan un perfil de pH diferente, siendo en *Scartichthys* el pH alcalino a lo largo de todo el tracto digestivo de esta especie, sin diferencias notables entre las dietas ensayadas. En *Girella* por otra parte se observa un estómago ácido, seguido por un intestino alcalino.

La importancia de la lisis ácida como un mecanismo efectivo para romper las paredes celulares de las macroalgas ha sido señalado en varios casos para peces herbívoros (Lobel 1981; Horn 1989; Anderson 1991), este mecanismo ha sido descrito como importante sobre todo la especies que poseen un estómago delgado y que carecen de un mecanismo especial de trituración (Horn 1989; 1992). Este parece ser el caso de *G. laevisfrons*, especie que presenta estas características. Las diferencias de pH gástrico encontradas en *Girella*, podrían ser atribuidas a un probable efecto tampón provocado por la presencia de altas cantidades de celulosa en la dieta, ya que se ha observado que el grado de acidez del estomago en peces disminuye cuando aumenta la cantidad y/o concentración

del alimento en este órgano (Anderson; 1991). En un trabajo reciente Zemke-White *et al.* (1999) han sometido a prueba experimentalmente el rol del pH gástrico en la degradación de macroalgas, estos autores concluyen que la lisis ácida no es un mecanismo en si, sino que la presencia de un pH ácido altera la estructura celular de las macroalgas favoreciendo la entrada de las enzimas digestivas de los peces, facilitando la hidrólisis de los componentes celulares, siendo la mayor parte de las algas ensayadas por estos autores susceptibles a estos cambios a pH inferiores a 3,5, como los valores encontrados en el tracto de *Girella*. Sin embargo, el mecanismo químico que actuaría en esta facilitación permanece como un tópico controversial.

Ninguna de las especies analizadas en este trabajo presenta enzimas especializadas para romper los enlaces de las paredes de las macroalgas. La actividad celulocítica que había sido descrita para otras especies herbívoras de las costas de Chile, no fue encontrada en ninguna de las especies estudiadas. La actividad celulocítica encontrada en otros trabajos en el tracto digestivo de peces herbívoros, en general ha sido considerada como derivada de la presencia de microorganismos gastrointestinales (Rimmer & Wiebbe 1987). Las probables fuentes de estos microorganismos son variables, por una parte ha sido considerada como proveniente de una microflora simbiote estable (Stickney &

Shumway 1974; Rimmer & Wiebbe 1987), de detritus consumido en forma conjunta con las macroalgas (Prejs & Blaszczyk 1977), o de los invertebrados que también forman parte de la dieta de la mayor parte de los peces herbívoros (Nierdelholzer & Hofer 1979). Esto es esperable, ya que hasta la fecha no existen reportes de actividad endógena de estas enzimas en vertebrados (Volk & Western 1984).

La actividad de enzimas amilolíticas en ambas especies estudiadas es ampliamente variable, concentrada mayoritariamente en la sección intestinal en *Girella* y en prácticamente todo el intestino en *Scartichthys*, la mayor fuente de amilasas en peces es el páncreas (Jobling 1995), la mayor parte de los carbohidratos dietarios disponibles para los peces de diversos hábitos dietarios son glicógeno y almidón. Estos carbohidratos son digeridos por la amilasa pancreática con oligosacaridos como productos, los que son posteriormente atacados por otras carbohidrasas producidas por el páncreas y la pared del intestino generando monosacáridos que son posteriormente absorbidos por las paredes del intestino (Brody 1993, Horn 1998).

La actividad proteolítica encontrada tanto en *G. laevisfrons* como en *S. viridis*, se concentra principalmente en las regiones anteriores del tracto digestivo de ambas especies, y es probable que se deba a la acción de la pepsina, enzima

que actúa generalmente a un pH ácido (cerca de 2) como el encontrado en el tracto de *Girella*. Para el caso de *Scartichthys* la actividad proteolítica determinada podría ser atribuida a una isoforma de la misma enzima con un pH óptimo muy diferente o a enzimas proteolíticas de otra familia producidas por las paredes del intestino (Withers 1992).

Penry & Jumars (1986; 1987) han modelado el tracto digestivo de mamíferos herbívoros y alimentadores de depósito como reactores químicos con el criterio de optimización de obtener una ganancia neta mayor en el menor lapso de tiempo. Estos autores han señalado que básicamente existen tres tipos de tractos digestivos. Reactores de flujo (PFR), en los cuales entra a una tasa relativamente constante a un recipiente de reacción tubular. Reactores de flujo continuo con mezcla (CSTR) en los cuales los materiales entran y salen continuamente a través del recipiente reactante con una mezcla perfecta; y reactores de carga, en el cual los reactantes llenan el recipiente y son mezclados (Penry & Jumars 1986;1987; Alexander 1991; 1995). Claramente no existe un organismo que caiga dentro del diseño óptimo para cada reactor, pero es posible modelar las restricciones y posibilidades de los tractos digestivos utilizando esta teoría (Hume 1989; Horn & Messer 1992). Según este cuerpo teórico, el tracto digestivo bicameral de *G. laevisfrons*, puede ser considerado como un CSTR

(estómago), seguido por un PFR (Intestino). El alimento es almacenado y mezclado en el estómago bajo condiciones ácidas y posteriormente liberadas al lumen intestinal para la digestión enzimática final. Este modelo predice que la tasa de reacción (i.e. degradación materia orgánica) debiera ser relativamente lenta en especies de baja movilidad y mayor en especies de alta movilidad, patrón que concuerda con lo observado en *Girella*, ya que esta especie presenta aparentemente un patrón de actividad mayor que otras especies herbívoras que poseen el mismo tipo de diseño digestivo (e.g. *Aplodactylus punctatus*).

Para el caso de *S. viridis*, la situación es ligeramente diferente, esta especie carece de un tracto diferenciado por lo cual puede ser fácilmente modelado como un PFR. En este caso el modelo predice que las tasas de reacción deben ser altas, lo cual se logra poseyendo un intestino largo y una tasa de recambio de alimento también alta, lo cual es observable en esta especie que poseen un largo intestino (aprox. 3,6 veces el largo total) y una tasa de consumo peso específico superior a otras especies herbívoras que poseen un diseño de tracto digestivo más complejo.

Teóricamente, es posible esperar que herbívoros relativamente generalistas como *S. viridis* y *G. laevisfrons*, debieran presentar estrategias digestivas flexibles que les permitieran aprovechar los ítems consumidos mas

eficientemente dependiendo de la composición de su alimento (Bjorndal 1989).

Los resultados obtenidos indican que en ambas especies, la degradación de materia orgánica en el tracto digestivo de ellas ocurre de manera diferencial en relación a la calidad de la dieta consumida, siendo en general más eficientes en las dietas de menor contenido de material refractario, lo cual es esperable debido a la no detección de enzimas capaces de degradar polisacáridos estructurales.

Estos resultados sugieren que los mecanismos de adaptación en estas especies probablemente estén asociados a variaciones de otros variables como las tasas de consumo y/o tiempos de retención del alimento en el tracto gastrointestinal.

TABLA 3.1: Composición de las dietas experimentales utilizadas en *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*.

	Dieta 1	Dieta 2
Proteínas (%)	15	15
Almidón (%)	55	35
Celulosa (%)	30	50

TABLA 3.2: Porcentaje de Materia Orgánica remanente en cada Sección del tracto digestivo

ESPECIE	CELULOSA (%)	PORCION DIGESTIVA	N	X	EE
<i>S. viridis</i>	50	Sección Estomacal	5	88,20	1,77
<i>S. viridis</i>	50	Intestino Anterior	5	79,20	2,85
<i>S. viridis</i>	50	Intestino Medio	5	72,60	0,93
<i>S. viridis</i>	50	Intestino Posterior	5	71,00	1,76
<i>S. viridis</i>	30	Sección Estomacal	5	78,20	3,01
<i>S. viridis</i>	30	Intestino Anterior	4	65,75	5,72
<i>S. viridis</i>	30	Intestino Medio	6	59,83	3,89
<i>S. viridis</i>	30	Intestino Posterior	5	49,60	4,20

<i>G. laevifrons</i>	50	Sección Estomacal	5	65,80	1,93
<i>G. laevifrons</i>	50	Intestino Anterior	4	61,57	5,80
<i>G. laevifrons</i>	50	Intestino Medio	4	49,25	3,68
<i>G. laevifrons</i>	50	Intestino Posterior	5	44,40	3,66
<i>G. laevifrons</i>	30	Sección Estomacal	5	54,20	2,20
<i>G. laevifrons</i>	30	Intestino Anterior	3	45,67	4,10
<i>G. laevifrons</i>	30	Intestino Medio	2	43,99	5,53
<i>G. laevifrons</i>	30	Intestino Posterior	2	32,57	4,65

TABLA 3.3: Tablas de análisis de varianza de dos vías para evaluar el efecto de la concentración de celulosa y de la sección del tracto digestivo en las concentraciones de materia orgánica y enzimas en *Scartichthys viridis* y *Girella laevifrons*.

A.- Concentración de materia orgánica

Girella laevifrons

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	312,67	22	54,01	5,79	0,02
Sección	3	3439,19	22	54,01	63,68	0,01
Interacción	3	344,06	22	54,01	6,37	0,02

Scartichthys viridis

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	2053,41	32	52,70	38,96	0,01
Sección	3	962,56	32	52,70	18,27	0,01
Interacción	3	60,06	32	52,70	1,14	0,35

B.- Actividad de enzimas proteolíticas

Girella laevifrons

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	0,13	32	5,95	0,02	0,88
Sección	3	17,70	32	5,95	2,98	0,05
Interacción	3	1,62	32	5,95	0,27	0,84

Scartichthys viridis

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	5,09	32	3,54	1,44	0,24
Sección	3	12,35	32	3,54	3,49	0,03
Interacción	3	0,73	32	3,54	0,20	0,89

C.- Actividad de enzimas amilolíticas

Girella laevifrons

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	0,27	22	0,47	0,58	0,46
Sección	3	2,37	22	0,47	5,02	0,01
Interacción	3	1,35	22	0,47	2,86	0,06

Scartichthys viridis

	GL Efecto	MS Efecto	DF Error	MS Error	F	Probabilidad
Celulosa	1	2,37	26	0,59	4,01	0,06
Sección	3	3,96	26	0,59	6,71	0,01
Interacción	3	3,16	26	0,59	5,36	0,01

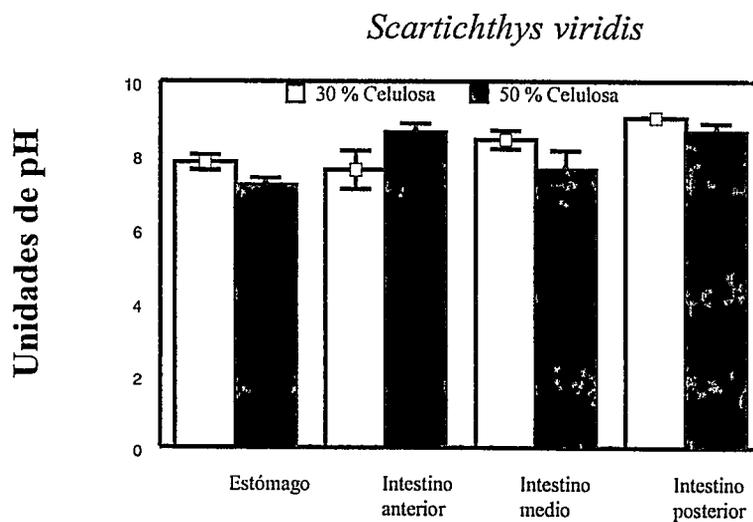
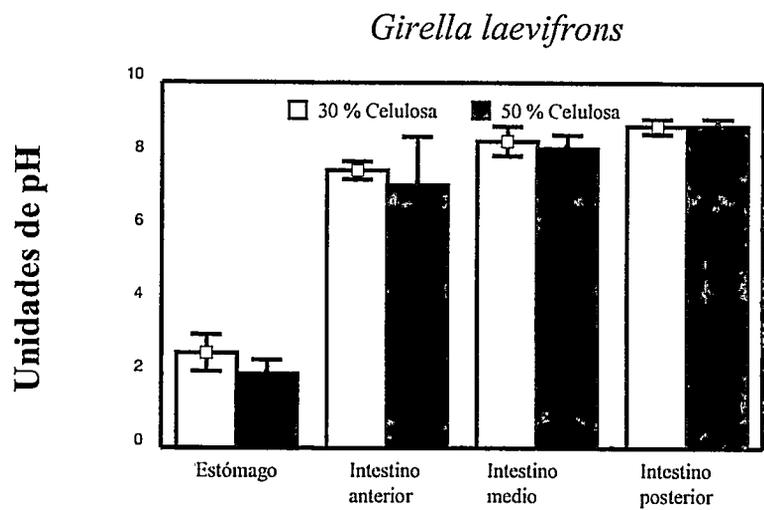


Figura 3.1: Valores de pH presentes en el tracto digestivo de *Girella laevifrons* y *Scartichthys viridis* sometidos a dos dietas experimentales

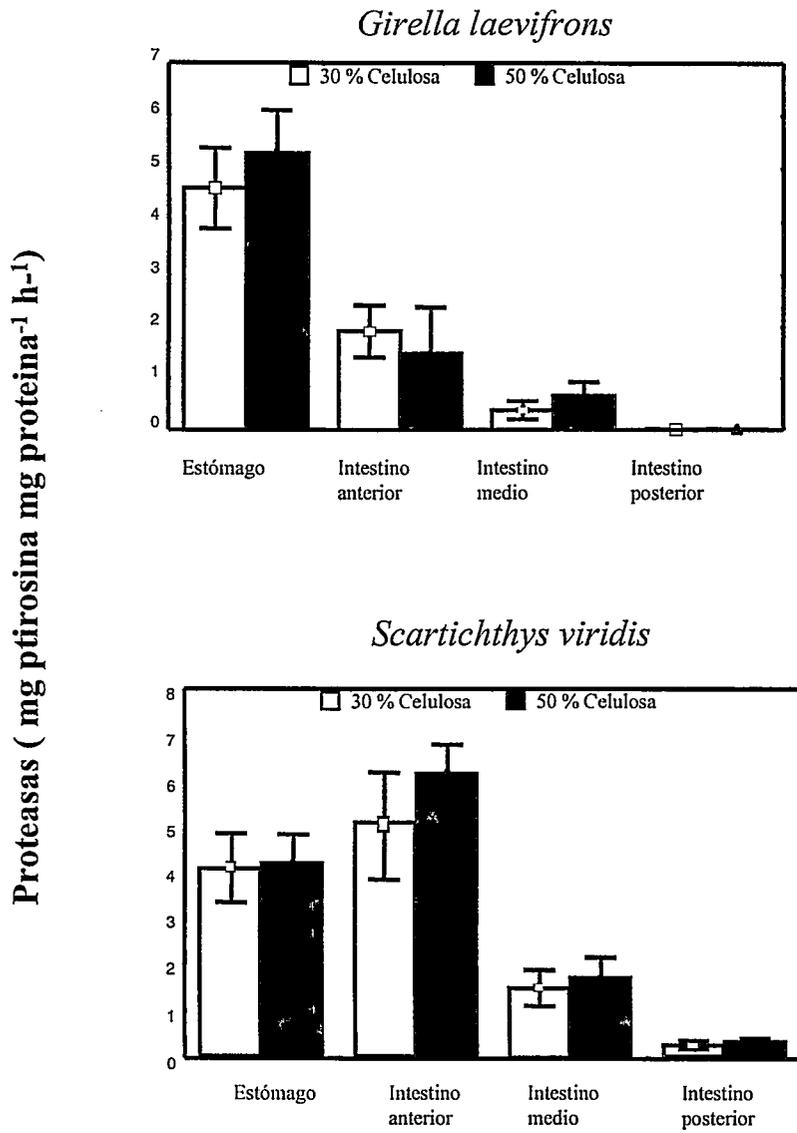


Figura 3.2: Actividad proteolítica medida en el tracto digestivo de *Girella laevisfrons* y *Scartichthys viridis* sometidos a dos dietas experimentales

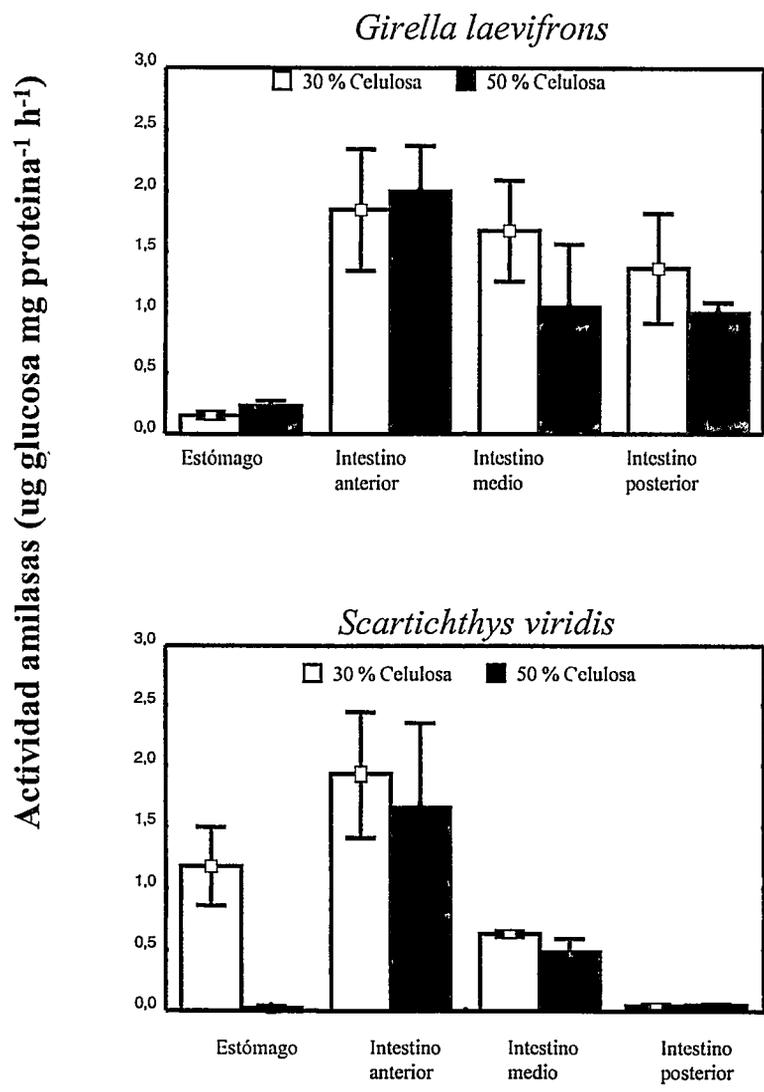


Figura 3.3: Actividad amilolítica medida en el tracto digestivo de *Girella laevifrons* y *Scartichthys viridis* sometidos a dos dietas experimentales

DISCUSION GENERAL

Teóricamente, la evolución favorece aquellas adaptaciones que permiten a los animales utilizar la energía de los alimentos de manera más eficiente, permitiendo a estos una mejor sobrevivencia cuando el alimento es escaso e invertir más energía en los procesos reproductivos cuando las fuentes de alimento son abundantes (Stephens & Krebs 1986). Estas adaptaciones pueden operar tanto a nivel de estructura como de función del organismo, de órganos, sistemas de órganos, etc (Alexander 1996; Krebs & Davies 1994). De esta manera cualquier cambio en un atributo conductual o morfo-fisiológico asociado directamente con los procesos de obtención, procesamiento y metabolismo de la energía, puede tener como resultado una disminución y/o aumento de la adecuación biológica del organismo. Por lo tanto, el estudio de estos atributos puede dar información valiosa acerca de los patrones y mecanismo de adaptación biológica dentro de determinado grupo animal (Hughes 1996). Los modelos más útiles para dicho estudio, son los modelos derivados de la teoría de optimización biológica (Maynard-Smith 1978; Houston *et al.* 1988). De acuerdo a esto los modelos de optimización presentan los límites contra los cuales las

variaciones de una característica determinada puede ser comparada (Pyke 1984; Stephens & Krebs 1986).

Dentro del ámbito del estudio de los mecanismos involucrados en la obtención y procesamiento de la energía, existen dos cuerpos teóricos de desigual desarrollo y explotación, por una parte la teoría de forrajeo, la cual se ha aplicado exitosamente en un gran número de estudios (Gerking 1994) y por otra parte la teoría de digestión, de incipiente uso en el campo de la herbivoría por peces (Horn 1997). Dentro de la teoría de forrajeo, los modelos clásicos de esta teoría se han centrado en los aspectos relacionados con la búsqueda, manipulación e ingestión de la presa (Hughes 1990; Townsend & Hughes 1981; Pyke 1984; Stephens & Krebs 1986; Sibly & Calow 1986). Modelos posteriores incluyen factores tales como el efecto del tiempo de reconocimiento y del aprendizaje (Stephens & Krebs 1986).

Para el caso particular de los herbívoros, dentro de las restricciones incorporadas a los modelos de forrajeo se encuentran aquellas determinadas por las características propias del alimento vegetal. En base a estas características se han formulado tres hipótesis para explicar la selección de un determinado ítem dietario: (a) maximización de un nutriente: según esto, los herbívoros tenderían a maximizar la ingestión de un elemento, generalmente energía y/o nitrógeno

(Mattson 1990; Belovsky 1978; 1981). (b) evasión de toxinas: en este modelo se pone énfasis en la presencia de compuestos secundarios en la planta, los cuales actuarían como deterrentes en la selección de un determinado ítem (Freeland & Janzen 1974; Kitting 1990; Dearing & Schall 1992), y (c) amplitud nutricional: la composición dietaria de un organismo herbívoro esta determinada por la necesidad de obtener una dieta balanceada (Westoby 1974; 1978; Lobel & Ogden 1981; Bernays *et al.* 1994).

En el caso de la teoría de digestión, el proceso completo de alimentación y digestión es optimizado solo si la digestión sigue una vía óptima limitada por las características del alimento que se consume y las características del tracto digestivo del animal. De forma análoga a la teoría de forrajeo, la teoría de digestión predice que la estrategia óptima que permite a un organismo una mayor adecuación biológica, es aquella que maximiza la tasa neta de nutrientes y/o energía liberada del alimento ingerido (Sibly 1981; Taghon 1981; Penry & Jumars 1986;1987; Hume 1989; Alexander 1996).

De acuerdo a lo señalado anteriormente para el caso de las especies estudiadas *Scartichthys viridis* y *G. laevifrons*, los mecanismos que operan en tanto la selección de un determinado ítem dietario como en el procesamiento de la energía están fuertemente asociados no solo a las propiedades del alimento, sino

que más bien a la interacción entre este alimento y la conformación estructural-funcional del tracto digestivo. De esta manera, la formulación de una teoría general sobre selección de dietas en herbívoros, en la cual solo se consideren aspectos asociados a propiedades del alimento, como las descritas anteriormente, resultan inválidas en el estudio de la biología de peces herbívoros, es así que cualquier intento por clasificar los tipos de alimento en relación a su calidad, cantidad y/o composición química tiene que necesariamente considerar la interacción entre estas variables con las características digestivas del organismo bajo estudio (Hay 1997; Choat & Clements 1998).

Es así que es posible afirmar que tanto para *Girella* como *Scartichthys*, los principales factores que determinan la inclusión de determinado ítem algal en la dieta son las características digestivas de estas especies, características que también influyen en variables tales como la tasas de consumo del alimento. Por ejemplo *Scartichthys* especie que posee en general un tamaño corporal grande en relación a otras especies del intermareal y de alta abundancia (Stepien 1990), debe remover grandes cantidades de material vegetal del ambiente, siendo potencialmente tanto una poderosa fuerza determinante de la estructura de las

comunidades de algas, como de la liberación de material orgánico al medio, el cual puede ser utilizado por otros organismos.

Ambas especies estudiadas son capaces de solventar cierto grado de crecimiento en base a dietas abundantes en material refractario a la digestión. Sin embargo, los crecimientos positivos solo se observaron en las dietas de mayor contenido proteico, con una influencia de la cantidad de material refractario presente en la dieta. La influencia de la concentración o dilución de la dieta en el crecimiento puede ser debida a los probables diferentes costos metabólicos asociados al procesamiento de diferentes tipos de dietas (Veloso & Bozinovic 1993). Es así, que junto con consumir una dieta de mayor contenido refractario, independiente de su valor proteico, los organismos disminuyan su metabolismo general, afectando de esta manera su crecimiento (Priede 1985).

Los valores de los variables asociados a la digestión en las especies estudiadas, pueden sin embargo no corresponder con precisión a los valores potencialmente observables en terreno, esto es debido a que ambas especies consumen una mezcla de un numero significativo de algas. Las dietas mixtas resultan ser un sujeto complejo de abordar debido a los efectos asociativos de los diferentes tipos de alimentos que difieren en digestibilidad, tasa de consumo y/o tiempo de tránsito (Bjorndal 1989; 1991). Es por esto necesario recolectar aún más

información que nos permitan sacar conclusiones mas precisas acerca de la biología de los peces herbívoros.

BIBLIOGRAFIA

- Alexander R McN (1991) Optimization of gut structure and diet for higher vertebrate herbivores. *Philosophical Transactions Royal Society London* 333: 249-255.
- Alexander R McN (1996) *Optima for Animals*. Princeton University Press. 169 pp.
- Anderson TA (1991). Mechanism of digestion in the marine herbivore, the luderick, *Girella tricuspidata* (Quoy and Gaimard). *Journal Fish Biology* 39: 535-547.
- Barry JP & MJ Ehret (1993). Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California. *Environmental Biology of Fish*: 37: 75-95.
- Belovsky GE (1978). Diet optimization in a generalist herbivore: the Moose. *Theoretical Population Biology*: 14:105-134.
- Belovsky GE (1981). Food plant selection by a generalist herbivore: the moose: *Ecology* 62: 1020-1030.
- Belovsky GE (1984). Herbivore optimal foraging : a comparative test of three models. *American Naturalist*: 124: 97-115.
- Belovsky GE (1986). Generalist herbivore foraging and its role in competitive interactions. *American Zoology*: 26:51-69.
- Benavides AG, Cancino JM & Ojeda FP (1994a). Ontogenetic change in the diet of *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae): an ecophysiological explanation. *Marine Biology*: 118: 1-5.

- Benavides AG, Cancino JM & Ojeda FP (1994b). Ontogenetic changes in gut dimensions and macroalgal digestibility in the marine fish *Aplodactylus punctatus*. *Functional Ecology* 8: 46-51.
- Benavides AG, Bozinovic F, Cancino JM & L Yates (1986). Asimilación de algas por dos peces del litoral chileno: *Syciases sanguineus* (Gobiesocidae) y *Aplodactylus punctatus* (Aplodactylidae). *Medio Ambiente* 8: 21-26.
- Bernays EA & M Graham (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous insects. *Ecology* 69: 886-892.
- Bernays EA, Bright KL, Gonzales N & J Angel (1994). Dietary mixing in a generalist herbivore: test of two hypotheses. *Ecology* 75: 1997-2006.
- Bjorndal,KA (1989). Flexibility of digestive responses in two generalist herbivores, the tortoises *Geochelone carbonaria* and *Geochelone denticulata*. *Oecologia* 78:317-321.
- Bjorndal,KA (1991). Diet mixing: nonadditive interactions of diet items in an omnivorous freshwater turtle. *Ecology* 72:1234-1241.
- Bold HC & MJ Wayne(1978) Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall. New Jersey.
- Bowen SH, EV Lutz & MO Ahlgren (1995). Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology* 76:899-907.
- Burrows MT & Hughes RN (1991): Optimal foraging decisions by dogwhelks, *Nucella lapillus* (L): influences of mortality risk and rate-constrained digestion. *Functional Ecology*: 5 : 461-475.

- Cáceres CW, Benavides AG, Ojeda FP(1993). Ecología trófica del pez herbívoro *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae) en la costa centro-norte de Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 66: 185-194.
- Cáceres CW, LS Fuentes & Ojeda FP(1994). Optimal feeding strategy of the temperate herbivorous fish *Aplodactylus punctatus* : the effects of food availability on digestive and reproductive patterns. *Oecologia* 99:118-123
- Cowey CB & JR Sargent (1979). Bioenergetics and Growth. En Hoar *et al* (eds). *Fish Physiology*, Vol. VIII. Academic Press, New York, pp 1-69.
- Crawley MJ (1983) *Herbivory: The Dynamics of Plant Animal Interactions*. University of California Press, Berkeley
- Choat JH & KD Clements (1992) Diet in odacid and Aplodactylid fishes from Australia an new Zealand. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 43:1451-1459.
- Choat JH & KD Clements (1998) Vertebrate herbivores in marine and terrestrial environments. A nutritional ecology perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:375-404.
- Choat JH (1982) Fish feeding and the structure of benthic communities in temperate waters. *Annual Review of Ecology and Systematics* 82: 423-449.
- Dawes CJ (1981). *Marine Botany*. John Wiley & Sons. Inc. New York.
- Dearing MD & JJ Schall (1992). Testing models of optimal diet assembly by the generalist herbivorous lizard *Cnemidophorus murinus*. *Ecology* 73: 845-858.

Dubois M, K Gilles, KA Hamilton, JK Rebers & F Smith (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances.

Duffy JE & VJ Paul (1992) Prey nutritional quality and the effectiveness of chemical defenses against tropical reef fishes. *Oecologia* 90: 333-339.

Edwards TW & MH Horn (1982) Assimilation efficiency of a temperate zone intertidal fish (*Cebidichthys violaceus*) fed diets of macroalgae. *Marine Biology* 67: 247-253.

Fange R & D Grove (1979). Digestion. En: Hoar, W. S., Randall, D. J., Brett, J. R. (eds) *Fish Physiology* vol VII. Academic Press, New York, p. 161-204.

Fishelson L, Montgomery LW & AH Myrberg Jr (1987). Biology of surgeonfish *Acanthurus nigrofuscus* with emphasis on changeover in diet and annual gonadal cycles. *Marine Ecology Progress Series* 39: 37-47.

Fleming AE(1996) Digestive efficiency of the Australian abalone *Haliotis rubra* in relation to growth and feed preference. *Aquaculture* 135: 279-283.

Freeland WJ & DH Janzen (1974). Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.

Fuentes LS & JM Cancino (1990). Cambios morfométricos en el tubo digestivo de juveniles de *G. laevisfrons* (Kyphosidae) en función de la dieta y del nivel de repleción. *Revista Biología Marina (Valparaíso)* 25: 19-26.

Gaines SD & J Lubchenco (1982) A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 111-138.

Gerking SD (1994) Feeding Ecology of fish. Academic Press.USA.

Gibson RN (1982) Recent studies on the biology of intertidal fishes. Oceanographic Marine Biology Annual Review 20: 367-414.

Hay ME & PD Steinberg (1992) The chemical ecology of plant herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. En Rosenthal GA & M. Berenbaum (eds). Herbivores. Their interactions with plant secondary metabolites. Ecological and evolutionary processes. Academic Press. Pp. 372-413.

Hay ME & PD Steinberg(1992) The chemical ecology of plant-herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. In: Herbivores: Their interactions with secondary plant metabolites. 2nd ed. Vol. II. (Eds: Rosenthal,GA; Berenbaum,MR) Academic Press, Inc., New York, 371-411ç.

Hay ME & W Fenical (1988) Marine plant-herbivore interactions: The Ecology of Chemical Defense. Annual Review of Ecology and Systematics 19: 111-145.

Hay ME (1981) The functional morphology of turf forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. Ecology 62: 739-750.

Hay ME (1981). Herbivory, algal distributions and the maintenance of between-habitat diversity on a tropical fringing reef. Am. Nat. 118: 520-544.

Hay ME (1984) Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical?. Ecology 65 : 446-454.

Horn MH (1998). Feeding and digestion. En D.H. Evans (Ed.) The physiology of fishes. Segunda Edicion, CRC Press. 519 pp

- Horn MH & KH Messer (1992) Fish guts as chemical reactor: a model of the alimentary canals of marine herbivorous fishes. *Marine Biology* 113: 527-535.
- Horn MH & MA Neighbors (1984) Protein and nitrogen assimilation as a factor in predicting the seasonal macroalgal diet of the monkeyface prickleback. *Transactions American Fisheries Society* 113: 388-396.
- Horn MH & RN Gibson (1988). Intertidal fishes. *Scientific American* 256:64-70.
- Horn MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 27:167-272.
- Horn MH (1992) Herbivorous fishes: feeding and digestive mechanisms. En John DM, SJ Hawkins & JH Price (eds). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp339-362.
- Horn MH (1992). Herbivorous fishes: feeding and digestive mechanisms. En John DM, SJ Hawkins & Price JH (eds). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp339-362.
- Horn MH(1983). Optimal diets in complex environments: feeding strategies of two herbivorous fishes from a rocky intertidal zone. *Oecologia* 58: 345-350.
- Horn MH, Murray SN & TW Edwards (1982). Dietary selectivity in the field and food preferences in the laboratory for two herbivorous fishes (*Cebidichtys violaceus* and *Xiphister mucosus*) from a temperate intertidal zone. *Marine Biology* 67: 237-246.
- Horn MH, Neighbors MA & SN Murray (1986). Herbivore responses to a seasonally fluctuating food supply: growth potential of two temperate intertidal fishes based

on the protein and energy assimilated from their macroalgal diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 103: 217-234. 237-246.

Houston A, C Clark, J McNamara & M Mangel (1988). Dynamic models in behavioral and evolutionary ecology. *Nature* 323:29-34.

Hughes RH (1980) Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 18: 423-481.

Hume ID (1989) Optimal digestive strategies in Mammalian herbivores. *Physiological Zoology* 62: 1145-1163.

Illius AW & I Gordon (1993). Diet selection in Mammalian Herbivores: Constraints and Tactics. En RN Hughes (ed) *Diet Selection*. Blackwell Sci. Pub. pp 157-181.

Jobling M (1987) Mythical models of gastring emptying and implications for food consumption studies. *Environmental Biology of Fishes* 16: 35-50

Jobling M (1995) *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall, Glasgow, 309pp.

Jobling, M (1996). Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environmental Biology of Fishes* 16:35-50.

Kaiser MJ, AP Westhead, RN Hughes & RN Gibson (1992). Are digestive characteristics important contributors to the profitability of prey?. A study of diet selection in the fifteen-spined strickleback, *Spinachia spinachia* . *Oecologia* 90: 61-69.

Karasov WH & JM Diamond (1988). Interplay between physiology and ecology in digestion. *Bioscience* 38: 602-611.

- Karasov WH (1990). Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies Avian Biology* 13: 391-415.
- Kause A, E Haukioja & S Hanhimaki (1999) Phenotypic plasticity in foraging behavior of sawfly larvae. *Ecology* 80: 1230-1241.
- Kitting CL (1980). Herbivore-plant interaction of individual limpet maintaining a mixed diet of intertidal marine algae. *Ecological Monographs* 50: 527-550.
- Kloareg B & RS Quatrono (1988). Structure of the cell walls of marine algae and ecophysiological functions of the matrix polysaccharides. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* 26:259-315.
- Lechowicz MJ (1982) The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30.
- Lewis SM (1985) Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fishes. *Oecologia* 65: 370-375.
- Lewis SM (1986) The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs* 56: 183-200.
- Lindsay GJH & JE Harris (1980). Carboxymethylcellulase activity in the digestive tract of fish. *Journal Fish Biology* 16: 219-233.
- Littler MM & DS Littler (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist* 116: 25-44.

- Littler MM, Taylor PR & DS Littler (1983). Algal resistance to herbivory on a Caribbean barrier reef. *Coral Reefs* 2: 111-118.
- Lobel PS & JC Ogden (1981) Foraging by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology* 64: 173-183.
- Lobel PS (1981) Trophic biology of herbivorous reef fishes: alimentary pH and digestive capabilities. *Journal of Fish Biology* 19: 365-397.
- Lovel, T (1989) *Nutrition and Feeding of Fish*. Chapman and Hall, New York. 260 pp.
- Lowry OH, NJ Rosenbrough, AL Farr & RJ Randall (1951). Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193:265-275.
- Lubchenco J & SD Gaines (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:405-437.
- Luczkovich JJ & EJ Stellwag (1993). Isolation of cellulolytic microbes from the intestinal tract of the pinfish, *Lagodon rhomboides*: size-related changes in diet and microbial abundance. *Marine Biology* 116: 381-388.
- Mangel M & CW Clark (1986). Towards a unified foraging theory. *Ecology* 67: 1127-1138.
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- Mattson WJ (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.

- Maynard Smith J (1978) Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 31-56.
- Mead GW (1970) A history of south pacific fishes. En: *Scientific Exploration of the South Pacific*. National Academy of Sciences, Washington, pp 236-250.
- Montgomery WL & SD Gerking (1980) Marine macroalgae as foods for fishes: an evaluation of potential food quality. *Environmental Biology of Fishes* 5:143-153.
- Montgomery WL (1980) Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfishes (Pomacentridae: Teleostei) from the gulf of California, Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 47: 9-24.
- Montgomery WL, AA Myrberg & L Fishelson (1989). Feeding ecology of surgeonfishes (Acanthuridae) in the northern Red Sea, with particular reference to *Acanthurus nigrofuscus* (Forsskal). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 132:179-207.
- Moyle PB, JJ Cech Jr (1996). *Fishes: An introduction to ichthyology*. 3ª edición, Prentice Hall, New York.
- Niederholzer R & R Hofer (1979). The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach *Rutilus rutilus* L. and rudd *Scardinius erythrophthalmus* L. *Journal Fish Biology* 15: 411-416.
- Ogden JC & PS Lobel (1978) The role of herbivorous fishes and urchins in coral reefs communities. *Environmental Biology of Fishes* 3 : 49-63.

K

- Ojeda FP & CW Caceres (1995) Digestive mechanisms in *Aplodactylus punctatus* (Valenciennes): a temperate marine herbivorous fish. Marine Ecology Progress Series 118: 34-42.
- Paine RT & RL Vadas (1969) Caloric values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. Marine Biology 4: 79-86.
- Palmer JD (1995) The Biological Rhythms and Clocks of Intertidal Animals. Oxford University Press, Inc. 200pp.
- Paul VJ & ME Hay (1986). Seaweed susceptibility to herbivory : chemical and morphological correlates. Marine Ecology Progress Series 33:255-264.
- Penry DL & PA Jumars (1986). Chemical reactor theory and optimal digestion. BioScience 36: 310-315.
- Penry DL & PA Jumars (1987). Modeling animal guts as chemical reactors. American Naturalist 129: 69-96..
- Penry DL (1993) Digestive constraints on diet selection. En RN Hughes (ed) Diet Selection. Blackwell Sci. Pub. pp 32-55.
- Peterson C & P Renaud (1989). Analysis of feeding preference experiments. Oecologia 80: 82-86.
- Priede, IG (1985) Metabolic scope in fishes. En: P Tyler & P Calow (eds). Fish Energetics. New Perspective. Crown & Helm. 349 pp.
- Pyke GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics 15:523-538.

- Pyke GH, Pullian HR & EL Charnov (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review Biology* 52:137-152.
- Ragan MA & A Jensen (1977) Quantitative studies on brown algal phenols. I. Estimation of absolute polyphenol content of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. And *Fucus vesiculosus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 30:209-221.
- Ricklefs RE (1990) *Ecology*. Third. Ed. W H Freeman & Co
- Rimmer DW & WJ Wiebe (1987). Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes. *Journal Fish Biology* 31: 229-236.
- Russell BC (1983) The food and feeding habits of rocky reef fish of north-eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 17: 121-145.
- Santelices B (1987) Marine herbivory studies. The South American contribution. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 153-158.
- Santelices B (1992) Littoral and sublittoral communities of continental Chile. En John DM, SJ Hawkins & JH Price (eds). *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp339-362.
- Schmidt-Nielsen K (1997) *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 5th Ed. Cambridge University Press. 600pp.
- Schreck CB & PB Moyle (1990). *Methods for fish biology*. American Fisheries Society. Maryland. 680 pp.

- Sibly RM & P Calow (1986). *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- Sibly RM (1981). Strategies in digestion and defecation. En : Townsend CR, Calow P (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell, Oxford, pp 109-139.
- Siegel S & NJ Castellan (1988) *Nonparametrics statistics for the behavioral sciences*. 2^a Ed. McGraw & Hill Book company.
- Stachowicz JJ & ME Hay (1999) Reducing predation throught chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores. *Ecology* 80: 495-509.
- Steimberg PD (1989) Biogeographical variation in brown algae polyphenolics and other secondary metabolites: comparison between temperate Australasia and North America. *Oecologia* 78:373-382.
- Steneck RS (1983). Escalating herbivory and resulting adaptive trends in calcareous algal crusts. *Paleobiology* 9:44-61.
- Stephens DW & JR Krebs (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Stepien CA (1990). Population structure, diets and biogeographic relationships of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile: high levels of herbivory in a temperate system. *Bulletin Marine Science* 47: 598-612.
- Stickney RR & SE Shumway (1974). Occurrence of cellulase activity in the stomachs of fishes. *Journal Fish Biology* 6: 779-790.

- Taghon GL (1981). Beyond selection: optimal ingestion rate as a function of food value. *American Naturalist* 118: 202-214.
- Targett NM & TE Targett (1990). Energetics of food selection by the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*: roles of assimilation efficiency, gut evacuation rate, and algal secondary metabolites. *Marine Ecology Progress Series* 66: 13-21.
- Targett NM, Targett TE, Vrolijk NH & JC Ogden (1986) Effects of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology* 92: 141-148.
- Townsend CR & RN Hughes (1981). Maximizing net energy returns from foraging. En : Townsend CR & Calow P(eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell, Oxford, pp 86-108.
- Vadas RL (1985). Herbivory. En Littler MM & Littler DS (eds) *Handbook of phycological methods : ecological field methods: macroalgae*. Cambridge University Press, Cambridge pp 531-572.
- Varas E & FP Ojeda (1990). Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity abundance and trophic patterns. *Revista Biología Marina Valparaíso* 25:59-70.
- Veloso C & F Bozinovic (1993). Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. *Ecology* 74:2003-2010.
- Vonk HJ & JRH Western (1984). *Comparative biochemistry and physiology of enzymatic digestion*. Academic Press Inc., London.

Westoby M (1974). An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *American Naturalist* 108: 290-304.

Westoby M (1978). What are the biological bases of varied diets. *American Naturalist* 112: 627-631.

White TCR (1978). The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33: 71-86.

Wilson, RP & JE Halver (1986) Protein and aminoacid requirements of fishes. *Annual Review Nutrition* 6: 225-244.

Withers PC (1992) *Comparative Animal Physiology*. Saunders College Pub

Zemke-White WL, KD Clements & PJ Harris (1999) Acid lysis of macroalgae by marine herbivorous fishes: myth or digestive mechanisms?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 233: 95-113.