

Patrones de forrajeo en dos especies de peces intermareales herbívoros de las costas de Chile: Efecto de la abundancia y composición química del alimento

Foraging patterns of two species of intertidal herbivorous fishes: Effect of food abundance and chemical composition

CRISTIAN W. CACERES¹ & F. PATRICIO OJEDA²

¹Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Sma. Concepción, Casilla 297, Concepción, e-mail: ccaceres@david.ucsc.cl

²Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago

RESUMEN

Los peces herbívoros son organismos que deben suplir los requerimientos de su economía energética a partir de una fuente de alimento con un bajo contenido de nutrientes y energía. Dos de las interrogantes más importantes en relación con la herbivoría por peces son: i) ¿cuáles son los factores que influyen en la selección o rechazo de un determinado ítem dietario? y ii) ¿son capaces los peces herbívoros de extraer los nutrientes y energía necesarios para suplir sus requerimientos energéticos en base a una dieta de macroalgas?. En este trabajo se estudiaron en dos especies de peces herbívoros, *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*, los patrones de selectividad dietaria en terreno y laboratorio. La eficiencia de asimilación y la relación entre los patrones encontrados con la composición química del alga. Los resultados obtenidos señalan que la dieta de estos organismos se compone en más del 90% de macroalgas bentónicas. En terreno ambas especies presentan una conducta trófica no selectiva en verano y selectiva en invierno, prefiriendo el consumo de algas verdes. En los experimentos de selección dietaria ambas especies presentan un patrón similar caracterizado por la preferencia de algas verdes y rojas por sobre algas pardas. Los resultados de los experimentos de asimilación, indican que *Girella laevisfrons* presenta tasas de asimilación mayores que *Scartichthys viridis*, siendo en la primera las algas verde *Ulva* y *Enteromorpha* las que presentan una mayor eficiencia de asimilación. Los resultados sugieren una fuerte relación entre el patrón de selección trófica observado en estas especies y la relación entre composición del alimento y características digestivas.

Palabras clave: peces, herbivoría, selección dieta, eficiencia de asimilación, Chile.

ABSTRACT

Herbivores are organisms that must meet their energy and nutrients requirements from a food source that typically has been characterized as having low nutritional value given their low concentration of nutrients and energy. Two of the most important questions in relation to fish herbivory are: i) which are the factors that determine the selection or rejection of a given algal item? and ii) are herbivorous fishes capable of extracting the nutrients and energy of a macroalgal diet? In this work, we studied in two species of herbivorous intertidal fishes, *Scartichthys viridis* and *Girella laevisfrons*, the patterns of food selectivity in the field and in laboratory experiments, the assimilation efficiency for different dietary algal items, and the relationship between the observed patterns and the chemical composition of the algae. The results showed that more than 90% of the diet of these organisms consisted of benthic macroalgae. In the field both species present a non-selective trophic behavior in summer and selective one in winter, characterized by the consumption of green algae in the later season. Furthermore, in the experiments of food selection both species showed a similar pattern characterized by the preference of green and red algae. The results of the assimilation experiments, indicate that *Girella laevisfrons* presents higher values of this parameter than *Scartichthys viridis*, being in the former the green algae *Ulva* and *Enteromorpha*, the items that present a higher efficiency of assimilation. Finally, the results obtained suggest in this herbivorous species a strong relationship among the patterns of food selection and the relationship between food composition and digestive characteristics.

Key words: fishes, herbivory, diet selection, assimilation efficiency, Chile.

INTRODUCCION

Dentro de las interacciones involucradas en la estructuración de los diversos ambientes, la herbivoría es una de las más determinantes. Esta interacción constituye la base de las cadenas tróficas, y por ende, condiciona el flujo de materia y energía a través de las comunidades (Crawley 1983, Horn 1989). A pesar de esto, gran parte del conocimiento acerca de esta interacción se ha desarrollado en ambientes terrestres, situación que contrasta con el estado del conocimiento acerca de esta interacción en ambientes marinos.

Se ha descrito que en aguas tropicales (Ogden & Lobel 1978, Hay 1984, Lewis 1985, 1986), los peces herbívoros son componentes determinantes de la distribución, diversidad y abundancia de macroalgas bentónicas (Hay 1981, 1984, Lewis 1985, 1986). Una situación aparentemente similar ha sido observada en estudios realizados en las costas templadas del hemisferio norte en ambientes intermareales (Edwards & Horn 1982, Horn et al. 1982) y sur en ambiente submareales, (Russell 1983, Choat & Clements 1992, Benavides et al. 1994, Cáceres et al. 1993), e intermareales, (Muñoz & Ojeda 1997) en los cuales se ha señalado que los peces herbívoros están presentes y son abundantes en estos sistemas.

No obstante el reconocimiento que los peces herbívoros son abundantes en las zonas templadas, aspectos importantes de este fenómeno aún permanecen desconocidos o la información existente es insuficiente (Horn 1992). En particular no se han abordados exhaustivamente aspectos que tienen relación con los patrones de diversidad y abundancia, selección de dieta, requerimientos energéticos, características fisiológicas y/o estructurales de los herbívoros para suplir dichos requerimientos, y el posible rol ecológico que este grupo jugaría en las dinámicas de los sistemas a los cuales están asociados (Lobel & Ogden 1981, Horn 1989, pero ver Ojeda & Muñoz 1999).

Varios factores han sido propuestos en la literatura como importantes en los procesos de búsqueda, selección y consumo de un determinado ítem tanto en aguas tropicales (Montgomery 1980, Montgomery & Gerking 1980, Lobel & Ogden 1981) como en mares templados (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, contenido proteico de la planta, forma y textura (Lobel 1981)

Scartichthys viridis (Valenciennes, 1836) y *Girella laevifrons* (Tschudi, 1844) son dos especies de peces abundantes en la zona intermareal de Chile

central que presentan hábitos tróficos eminentemente herbívoros (Stepien 1990, Ojeda & Muñoz 1999). *Scartichthys viridis* se encuentra asociada a este sistema tanto en sus estadios juvenil como adulto, mientras *G. laevifrons* se encuentra en esta zona sólo en su estadio juvenil. Los objetivos del presente estudio son: (1) determinar la diversidad y abundancia de la dieta de estas especies (2) dar cuenta de los patrones de selección dietaria tanto natural como experimentalmente, y (3) dar cuenta de la influencia de variables como la composición química del alimento y la eficiencia de asimilación de macroalgas en la selección de dieta de estas especies.

MATERIALES Y METODOS

El presente estudio se llevó a cabo durante los años 1996 - 1997, en la localidad de Las Cruces, V Región (33° 27' S, 71° 37' W). Los ejemplares se capturaron mediante anestésicos (benzocaína) el cual era agregado al agua existente en las pozas durante la baja marea, posteriormente todos los ejemplares presentes eran capturados mediante la utilización de rédes de mano. Cada ejemplar capturado era colocado en una bolsa plástica etiquetada y congelado para su posterior análisis en laboratorio.

En el laboratorio, los ejemplares fueron reconocidos, pesados y medidos, sus tractos digestivos fueron removidos desde el esófago hasta el ano y sus contenidos depositados en cápsulas petri para su análisis. Los contenidos estomacales fueron separados, pesados (precisión 0,01 g) e identificados al nivel taxonómico más bajo posible. Los datos obtenidos se expresaron como porcentaje del peso total de la muestra de cada especie.

En forma paralela se realizó una evaluación de la oferta ambiental de algas en los sitios de estudio. Esta evaluación se llevó a cabo a través de la medición de la cobertura algal en cuadrantes de 0,2 x 0,2 m. En cada estación se procedió además a remover muestras de las algas presentes en el medio para su posterior análisis químico, estas algas fueron separadas, identificadas, secadas en una estufa a 60 °C por 48 hrs y pesadas con precisión 0,01 g.

Los patrones de selección dietaria en terreno fueron estimados utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Montgomery et al. 1989). Los patrones de selección en el laboratorio se evaluaron a través de experimentos de selección múltiple utilizando las principales algas dietarias y del alga parda *Lessonia*, alga abundante en los sitios de recolección de los individuos. A cada ejemplar le fueron ofrecidas por 8 hrs, 10 g de

frondas previamente pesadas, posteriormente las frondas fueron retiradas y se cuantificaba el consumo de material algal. Las diferencias estadísticas entre las tasa de consumo fueron evaluadas a través de una prueba no paramétrica de Friedman (Manly 1993) seguido por una prueba a-posteriori (Siegel & Castellan 1988). Previo al inicio de los experimentos los organismos se mantuvieron en inanición por 48 hrs.

La eficiencia de asimilación se estimó mediante el ofrecimiento a ejemplares individuales de frondas frescas de los principales ítemes dietarios, posteriormente se recolectaban las fecas, las cuales eran secadas en una estufa por 48 hrs a 60 °C, y luego se quemaban submuestras de las fecas en una mufla a 600 °C por 48 hrs para determinar su porcentaje de cenizas. La metodología empleada para estimar la eficiencia de asimilación de las macroalgas por parte del organismo fue de tipo indirecta, para esto se compara la concentración del nutriente en el alimento y en las fecas contra un marcador del alimento que se asume no es digerido ni absorbido por el organismo. El porcentaje de cenizas fue elegido como marcador debido a que este componente no es absorbido por peces herbívoros (Buddington 1980, Montgomery & Gerking 1980, Horn 1989, Gerking 1994).

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

Las diferencias estadísticas fueron evaluadas mediante la utilización de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan 1988).

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) y cenizas. El contenido de cenizas fue medido mediante la quema de submuestras de las algas en una mufla a 600 °C por 48 hrs.

RESULTADOS

Durante la realización de este trabajo se recolectaron un total de 72 ejemplares de *S. viridis* y 56 de *G. laevisfrons* con un peso promedio de 166,3 ± 14,3 g para *S. viridis* y 68,6 ± 6,3 g para *G. laevisfrons* (promedio ± DE).

El análisis de la composición dietaria de estas especies, señala que la dieta de estas se compone mayoritariamente de algas marinas, constituyendo en ambas especies más del 90 % de la dieta en todas las estaciones muestreadas (Tabla 1). Para ambas especies los principales ítemes dietarios fueron las algas verdes *Ulva* y *Enteromorpha* y las algas rojas *Gelidium* y ceramiales. Cabe destacar que en ambas especies muestran un patrón de selección trófica de tipo selectivo en invierno

TABLA 1

Porcentaje de composición dietaria en Invierno (Agosto 1996) y Verano (Enero 1997) para *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*. (% A = Contribución porcentual en el ambiente, % D = Contribución porcentual en la dieta). (C = Chlorophyta, R =Rhodophyta, P = Phaeophyta)(** Kolmogorov-Smirnov, P < 0,05, ns = no significativo)

Percentage of dietary composition in winter(August 1996) and summer(January 1997) for *Scartichthys viridis* and *Girella laevisfrons* (% A = Abundance in environment, % D = Abundance in diet) (** Kolmogorov-Smirnov, P < 0.05, ns = non significant)

Algas	Invierno				Verano			
	<i>Girella laevisfrons</i> **		<i>Scartichthys viridis</i> **		<i>Girella laevisfrons</i> (ns)		<i>Scartichthys viridis</i> (ns)	
	% 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
Rhodymenial(R)	6,37	3,24	*	3,24	2,47	3,58	*	3,58
<i>Codium</i> (C)		12,30	9,65	12,30	*	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	12	20	14	20	11	20

(Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,05$), donde destacan la preferencia por algas verdes, por otra parte en la estación de verano, la conducta trófica de estas especies fue de carácter no selectivo. El análisis de la composición química de las principales algas disponibles en el ambiente, señala que en general las algas muestreadas presentan menores valores de carbohidratos solubles y proteínas en invierno que en verano (Tabla 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* presen-

do preferentemente las algas verdes *Ulva* y *Enteromorpha* por sobre las otras algas ofrecidas (Friedman $2 = 18,84$, $P < 0,01$) (Fig. 1).

DISCUSION

En base a diversos supuestos, generalmente se ha sostenido que los teleosteos como grupo, tendrían escasa importancia en la estructuración de las comunidades de algas (Mead 1970, Choat 1982, Gaines & Lubchenco 1982), siendo los invertebrados, particularmente moluscos y equino-

TABLA 2

Valores promedio de contenido de proteínas (Pr), carbohidratos solubles (Ca) y cenizas (Ce) en invierno y verano para las principales algas dietarias de *Girella laevisfrons* y *Scartichthys viridis*

Mean values of ash (Ce), soluble carbohydrate (Ca) and protein (Pr) of the main dietary items of *Girella laevisfrons* and *Scartichthys viridis*

Algas	% Pr	Invierno			Verano		
		% Ca	% Ce	% Pr	% Ca	% Ce	
<i>Gelidium</i> (R)	10,56	24,34	34,24	11,36	26,32	36,25	
<i>Ulva</i> (C)	9,34	18,21	32,22	9,66	11,25	30,49	
<i>Enteromorpha</i> (C)	10,65	20,32	33,56	11,56	11,01	34,23	
Ceramiaceae (R)	5,36	21,10	30,51	6,48	8,32	31,25	
Rhodymeniales (R)	8,59	28,36	30,43	9,36	8,21	29,69	
<i>Codium</i> (C)	6,34	18,32	32,20	8,24	9,36	31,23	
<i>Glossophora</i> (P)	7,32	12,34	34,56	9,98	6,56	36,35	
<i>Lessonia</i> (P)	11,01	11,36	29,54	13,10	14,24	27,98	

TABLA 3

Eficiencia de Asimilación de las principales algas dietarias de *Girella laevisfrons* y *Scartichthys viridis* (promedio \pm EE, n = número de ejemplares)

Assimilation efficiency of the main dietary items of *Girella laevisfrons* and *Scartichthys viridis* (mean \pm SE, n = sample size)

Especie	Algas	Eficiencia Asimilación	n
<i>S. viridis</i>	<i>Ulva</i> sp.	0,26 \pm 0,20	5
	<i>Gelidium</i>	0,31 \pm 0,30	6
	Ceramiaceae	0,28 \pm 0,12	4
	<i>Codium</i>	0,33 \pm 0,28	5
	<i>Enteromorpha</i>	0,31 \pm 0,23	5
<i>G. laevisfrons</i>	<i>Ulva</i> sp	0,75 \pm 0,04	6
	<i>Gelidium</i>	0,63 \pm 0,05	6
	Ceramiaceae	0,57 \pm 0,04	5
	Rhodymeniales	0,55 \pm 0,02	6
	<i>Enteromorpha</i>	0,71 \pm 0,05	6

ta el mayor contenido de carbohidratos solubles (26,32%) seguido de *Ulva* (11,25%) y *Enteromorpha* (11,01%) (Tabla 2).

Los resultados de los experimentos de asimilación, indican que *Girella laevisfrons* presenta tasas de asimilación mayores que *Scartichthys viridis*, siendo en la primera las algas verdes *Ulva* y *Enteromorpha* las que presentan una eficiencia mayor (Kruskal-Wallis: $H = 9,57$, $P < 0,05$). En *Scartichthys viridis* no se observaron diferencias significativas entre las tasas de asimilación medidas (Kruskal Wallis: $H = 5,58$, $P = 0,23$) (Tabla 3).

Los experimentos de selección experimental 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*, consumiendo esta especie solo pequeñas cantidades de *Lessonia* y *Codium* (Friedman $2 = 9,18$, $P < 0,05$). Por otra parte, *Girella laevisfrons* también exhibe una conducta trófica selectiva, consumiend-

dermos, los principales agentes de estructuración para estos ensamblajes (Gaines & Lubchenco 1982). Los resultados obtenidos señalan con claridad que los peces herbívoros son componentes importantes de las comunidades de peces intermareales de Chile central. Debido a lo anterior, probablemente estos organismos ejercerían una presión de consumo importante sobre las comunidades de algas intermareales (Horn & Ojeda 1999, Ojeda & Muñoz 1999).

En esta zona el Girélido *Girella laevisfrons* presenta hábitos casi completamente herbívoros durante la mayor parte de su ontogenia (Cáceres, obs. personal) y no existe evidencia empírica sobre cambios en su dieta asociados con un posible cambio de hábitat en su ontogenia, desde la zona intermareal donde constituyen una de las especies más abundantes en su etapa juvenil, hacia la zona submareal. Los miembros de su familia se caracterizan por ser uno de los grupos más

abundantes en la latitudes templadas en el Pacífico (Horn 1989), presentando además una gran variedad de modalidades tróficas las cuales van desde ramoneadores hasta pastoreadores. Estas características los perfilan como importantes agentes de la estructuración del paisaje tanto de la zona intermareal como submareal.

En lo referente a los patrones de selección dietario, varios factores han sido sugeridos en la literatura como determinantes en los procesos de selección de dieta por parte de peces herbívoros (Montgomery 1980, Montgomery & Gerking 1980, Lobel & Ogden 1981, Hay 1984, Edwards & Horn 1982, Horn et al. 1982, Horn & Neighbors 1984). Entre estos destacan el valor energético de la planta, la eficiencia de asimilación y el contenido de nutrientes, la dureza del talo (Littler & Littler 1980, Paul & Hay 1986), los compuestos secundarios presentes en las algas (Paul & Hay 1986, Targett et al. 1986, Targett & Targett 1990) y la disponibilidad relativa de alimentos (Horn 1983, Horn & Neighbors 1984, Cáceres et al. 1993).

El consumo preferencial de algas verdes se correlacionaría con la probable ausencia de compuestos secundarios disuasivos de la herbivoría, más que con el contenido energético, de nutrientes y/o digestibilidad de estas algas por sobre las rojas y pardas. El alga roja *Gelidium*, en general fue seleccionada positivamente, aunque en menor grado que las algas verdes, particularmente en *Girella*. En *Scartichthys* se observa una conducta de forrajeo menos selectiva, esto podría atribuirse a las bajas tasas de asimilación observadas para esta especie, lo cual la obligaría al consumo de altas cantidades de alimento para suplir sus requerimientos energéticos. La selectividad negativa observada para las algas pardas, se explicaría por dos factores. Por una parte, se ha descrito la presencia de defensas químicas (Ragan & Jenzen 1977, Steinberg 1989) que han demostrado ser eficientes disuasivos de la acción de peces herbívoros (Paul & Hay 1986, Targett et al. 1986). Por otra parte la dureza de las frondas de algunas de estas algas, particularmente las laminariales (i.e. *Lessonia*) actuaría como inhibidoras mecánicas de la acción trófica de estos herbívoros de pequeño tamaño (Lobel & Ogden 1981, Lobel 1981). El consumo preferencial de *Ulva* y *Enteromorpha* que exhibe *G. laevisfrons*, se relaciona con el alto aporte de nitrógeno y contenido energético que estas algas pueden dar a la economía del organismo, dado sus altas eficiencias de asimilación.

Las algas rojas también fueron consumidas en significativas cantidades, tanto en condiciones de terreno como experimentales, estas algas poseen como compuesto de reserva el almidón florideo

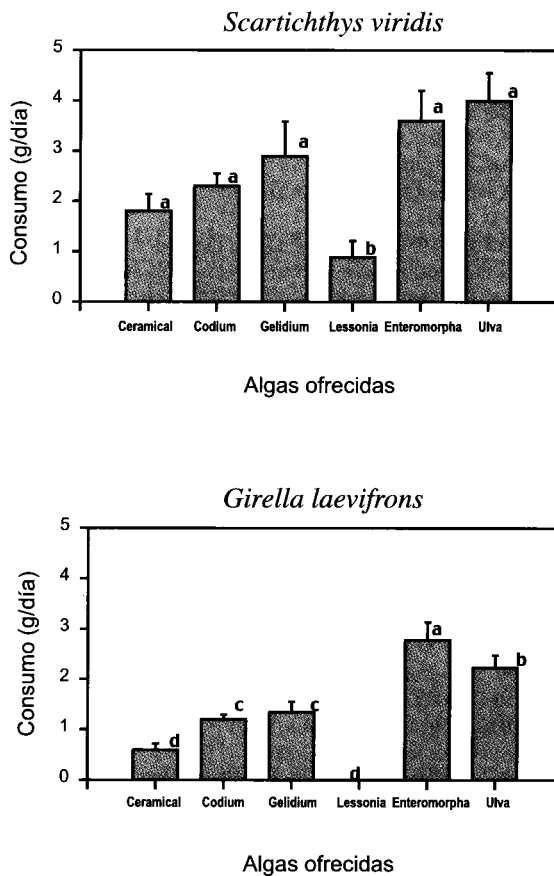


Fig. 1. Selectividad dietaria experimental de *Scartichthys viridis* y *Girella laevisfrons*. Las letras señalan diferencias significativas.

Experimental dietary selectivity of *Scartichthys viridis* and *Girella laevisfrons*. The letters show significant differences.

(Bold & Wayne 1978), el cual probablemente puede ser hidrolizado por las enzimas presentes en los teleósteos. Además los componentes extracelulares de estas algas se componen de una gran variedad de azúcares, algunos de los cuales poseen enlaces de tipo alfa, factibles de ser hidrolizados. En relación con esto, Montgomery & Gerking (1980) señalan que esta combinación de características pueden hacer de los carbohidratos de rodofitas más susceptibles a la digestión que los de verdes y rojas y eventualmente ser utilizados directamente como fuente de energía.

Los cuerpos teóricos que buscan explicar la variabilidad en la composición dietaria de un organismo, son la teoría de forrajeo (Hughes 1980, Pyke 1984, Stephens & Krebs 1986) y la de digestión (Sibly 1981, Penry & Jumars 1986, 1987, Alexander 1991, Horn & Messer 1992). Estos cuerpos teóricos difieren en el énfasis dado a las restricciones que operan en el forrajeo (sensu Penry 1993). Hasta el momento, las evidencias disponibles sobre mecanismos de digestión estas especies de peces, señalan que *Girella laevisfrons*, presenta un estómago con un pH marcadamente ácido ($\text{pH} < 2$) (Cáceres, datos no publicados), lo cual facilitaría el acceso a los nutrientes de las macroalgas. En el caso de *Scartichthys viridis*, presenta un tracto digestivo agástrico (Muñoz & Ojeda 2000); esta carencia de diferenciación estructural conspiraría contra una eficiente degradación del alimento, hecho que se corresponde con las bajas tasas de asimilación observadas en esta especie, particularmente si se le compara con las otras especies de herbívoros de la costa de Chile, como *Aplodactylus punctatus* (Cáceres et al. 1993) y *Girella laevisfrons*.

Por otra parte, la abundancia de estos individuos, y su mayor tamaño corporal en comparación con otras especies del gremio de los herbívoros (i.e. moluscos, equinodermos, crustáceos) señala inequívocamente que estos peces son probablemente los principales agentes biológicos responsables del patrón de distribución de algas en la zona intermareal de Chile central. Esta realidad no había sido reconocida ni estudiada con anterioridad en estos sistemas (Ojeda & Muñoz 1999).

AGRADECIMIENTOS

Cristián W. Cáceres agradece a CONICYT por el apoyo a través de una beca para estudios de Doctorado. Este estudio fue financiado por el Proyecto FONDECYT 1960017-96 a CWC.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER R MCN (1991) Optimization of gut structure and diet for higher vertebrate herbivores. Philosophical Transactions Royal Society London 333: 249-255.
- BENAVIDES AG, JM CANCINO & FP OJEDA (1994) Ontogenetic change in the diet of *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae): an ecophysiological explanation. Marine Biology 118: 1-5.
- BOLD HC & MJ WAYNE (1978) Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall. New Jersey. 706 pp.
- BUDDINGTON R (1980) Hydrolysis-resistant organic matter as a reference for measurement of fish digestive efficiency. Transactions of the American Fisheries Society 109: 653-656.
- CACERES CW, AG BENAVIDES & FP OJEDA (1993) Ecología trófica del pez herbívoro templado *Aplodactylus punctatus* (Pisces: Aplodactylidae) en la costa centro-norte de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 66: 185-194.
- CACERES CW, LS FUENTES & FP OJEDA (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.
- CHOAT JH & KD CLEMENTS (1992) Diet in odacid and Aplodactylid fishes from Australia and New Zealand. Australian Journal of Marine and Freshwater Research 43: 1451-1459.
- CHOAT JH (1982) Fish feeding and the structure of benthic communities in temperate waters. Annual Review of Ecology and Systematics 82: 423-449.
- CRAWLEY MJ (1983) Herbivory: The dynamics of plant animal interactions. University of California Press, Berkeley. 569 pp.
- DAWES CJ (1981) Botanica Marina. Editorial Limusa. México. 462 pp.
- DUBOIS M, K GILLES, KA HAMILTON, JK REBERS & F SMITH (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28: 350-356.
- EDWARDS TW & MH HORN (1982) Assimilation efficiency of a temperate zone intertidal fish (*Cebidichthys violaceus*) fed diets of macroalgae. Marine Biology 67: 247-253.
- GAINES SD & JLUBCHENCO (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. New York 416 pp.
- HAY ME (1981) The functional morphology of turf forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. Ecology 62: 739-750.
- HAY ME (1984) Patterns of fish and urchin grazing on caribbean coral reefs: are previous results typical? Ecology 65: 446-454.
- 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 (1983) Optimal diets in complex environments: feeding strategies of two herbivorous fishes from a temperate rocky intertidal zone. *Oecologia* 58: 345-350.
- HORN MH (1989) Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 27: 167-272.
- HORN MH (1992) Herbivorous fishes: feeding and digestive mechanisms. En: John DM, SJ Hawkins & JH Price (eds) *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*: 339-362. Clarendon Press, Oxford.
- HORN MH, SN MURRAY & TW EDWARDS (1982) Dietary selectivity in the field and food preferences in the laboratory for two herbivorous fishes (*Cebidichthys violaceus* and *Xiphyster mucosus*) from a temperate intertidal zone. *Marine Biology* 67: 237-246.
- HORN MH & FP OJEDA (1999) Herbivory. En: Horn MH, KJM Martin & MA Chotokowski (eds) *Intertidal Fishes: life in two worlds*: 197-222. Academic Press, San Diego.
- HUGHES RH (1980) Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 18: 423-481.
- 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.
- 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.
- 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.
- LOWRY OH, NJ ROSENBROUGH, AL FARR & RJ RANDALL (1951) Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry* 193:265-275.
- MANLY BFJ (1993) Comments on design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 93: 149-152.
- MEAD GW (1970) A history of South Pacific fishes. En: *Scientific Exploration of the South Pacific*: 236-250. National Academy of Sciences, Washington.
- 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.
- MUÑOZ AA & FP OJEDA (1997) Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile. *Environmental Biology of Fishes* 49: 471-479.
- MUÑOZ AA & FP OJEDA (2000) Ontogenic changes in the diet of the herbivorous fish *Scartichthys viridis* in a rocky intertidal zone in central Chile. *Journal of Fish Biology* 56: 986-998.
- OGDEN JC & PS LOBEL (1978) The role of herbivorous fishes and urchins in coral reefs communities. *Environmental Biology of Fishes* 3: 49-63.
- OJEDA FP & CWCACERES (1995) Digestive mechanisms in *Aplodactylus punctatus* (Valenciennes): a temperate marine herbivorous fish. *Marine Ecology Progress Series* 118: 34-42.
- OJEDA FP & AA MUÑOZ (1999) Feeding selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone. *Marine Ecology Progress Series* 184: 219-229.
- 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*: 32-55. Blackwell Scientific Publications.
- PYKE GH (1984) Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-538.
- 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.
- RUSSELL BC (1983) The food and feeding habits of rocky reef fish of north-eastern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 17: 121-145.
- SIBLY RM (1981). Strategies in digestion and defecation. En: Townsend CR & P Calow (eds) *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*: 109-139. Blackwell, Oxford.
- SIEGEL S & NJ CASTELLAN (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2^a Ed. McGraw & Hill Book Company. 399 pp.
- STEINBERG PD (1989) Biogeographical variation in brown algae polyphenolics and other secondary metabolites: comparison between temperate Australasia and North America. *Oecologia* 78: 373-382.
- STEPHENS DW & JR KREBS (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton. 247 pp.

- 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 of Marine Science* 47: 598-612.
- TARGETT NM, TE TARGETT, NH VROLIJK & JC OGDEN (1986) Effect of macrophyte secondary metabolites on feeding preferences of the herbivorous parrotfish *Sparisoma radians*. *Marine Biology* 92: 141-148.
- TARGETT TE & NM 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.