

UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y DE RECURSOS
NATURALES

CARRERA DE BIOLOGÍA MARINA

¿Puede el ciclo lunar afectar la dieta de larvas de peces? Un estudio en el pejesapo *Gobiesox marmoratus* (Gobiesocidae)

TESIS

JUANITA DE LOS RÍOS MÉNDEZ

2018

JUANITA DE LOS RÍOS MÉNDEZ

Trabajo de Titulación presentado en conformidad a los requisitos para obtener el título profesional de Biólogo Marino

COMISIÓN DE TÍTULO

Dr. Mauricio Landaeta Díaz
Director
Universidad de Valparaíso

Dra. Maritza Sepúlveda Martínez
Miembro de la comisión
Universidad de Valparaíso

MSc. Matias Hüne
Miembro de la comisión
Fundación Ictiológica

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCION	10
Género <i>Gobiesox</i>	12
<i>Gobiesox marmoratus</i>	13
Alimentación en larvas de peces	13
Efecto de la marea y luminosidad lunar	14
OBJETIVOS	17
Objetivo general	17
Objetivos específicos.....	17
HIPÓTESIS	18
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Área de estudio.....	19
Trabajo de terreno.....	19
Trabajo en laboratorio	20
Análisis estadísticos.....	21
RESULTADOS	24
Morfometría.....	24
Incidencia alimentaria	27
Composición y abundancia de presas.....	28
Éxito alimentario	35
Oferta alimentaria.....	42
Selectividad	44
Comparación con temperatura.....	47
DISCUSIÓN	50
Alimentación de larvas en preflexión de <i>Gobioxos marmoratus</i>	50
Éxito alimentario y efecto de la luminosidad	52
CONCLUSIONES	57
BIBLIOGRAFÍA.....	58

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no hubiera sido posible sin la ayuda y el apoyo de muchos. Primero, quiero agradecer a mi jefé, maestro y director de tesis, Mauricio Landaeta, quien con mucha paciencia me explicó una y otra vez cada procedimiento, concepto y proceso biológico y estadístico que necesitaría para esta tesis. Gracias por tomarse el tiempo para guiarme y escucharme, no solo en lo académico, sino en mi vida personal y profesional; por entenderme y preocuparse paternalmente cuando más lo necesité. No hay palabras de suficientes para el inmenso agradecimiento que siento; cuando yo no creía en mí, usted sí lo hizo.

A mi familia del LABITI por estar siempre disponibles para ayudar; por el apoyo, las risas, la comida, los cafecitos, las lágrimas y todo el amor entregado. A Gabriela Kanamori no solo por ser mi amiga y estar cuando la necesité, también por ser parte de esta tesis. A Kharla Skamiotis, Javier Polanco, Francisca Zavala, Ricardo Maturana, Víctor Molina, Antonia Reculé, Javier Vera y los que aún me quedan por nombrar, gracias por hacer del laboratorio un espacio de trabajo y esparcimiento familiar y acogedor.

A mis amigas Bárbara Ramírez y Varinia Morales por el apoyo en momentos de angustia, por subirme el ánimo cuando pensaba que no podía dar más, por las risas y las oncecitas deliciosas.

A mi familia, mis padres Carlos De Los Ríos y Liliana Méndez por creer en mí y permitirme viajar tan lejos de casa a cumplir mi sueño de convertirme en bióloga marina. Gracias papá y mamá por darme el regalo de la educación y la libertad de escoger mi camino. Gracias porque aun estando tan lejos, he podido sentir hasta el día de hoy su amor

y su apoyo incondicional. Los amo con todo mi corazón. A Pedro Pablo Orrego por ser incondicional; por estar a mi lado 24/7 brindándome amor cuando menos lo merecía y más lo necesitaba. Gracias por enfocarme cuando mi neurona dispersa andaba suelta, por incentivar me a ser cada día mejor persona y dar lo mejor de mí; por creer siempre en mí.

Finalmente, y no menos importante, a Dios. Sin Él, no estaría donde estoy.

Gracias infinitas a todos por tanto amor.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de larvas analizadas por cada fase lunar con su respectivo rango de tamaño.....	24
Tabla 2. Composición de la dieta de <i>Gobiesox marmoratus</i> según fase lunar, primavera 2015.	30
Tabla 3. Composición de la dieta de <i>Gobiesox marmoratus</i> según fase lunar, primavera 2016.	31
Tabla 4. Resultados PERMANOVA anidado de dos vías aplicado al número de presas y al volumen de presa..	32
Tabla 5. Resultados Post Hoc pareado con Montecarlo para PERMANOVA anidado de dos vías para el número de presa y el volumen de presa en la primavera del 2015 y el 2016.	33
Tabla 6. Análisis SIMPER para el número de presas, correspondiente a las fases lunares que presentaron diferencia significativa ($p<0,05$) en el análisis Post Hoc pareado. Primavera 2015.....	33
Tabla 7. Análisis SIMPER para el volumen de presas, correspondiente a las fases lunares que presentaron diferencia significativa ($p<0,05$) en el análisis Post Hoc pareado. Primavera 2016.....	34

Tabla 8. Resumen de los parámetros de los modelos lineales ajustados entre tamaño de larva y éxito alimentario..	37
Tabla 9. Resultados ANCOVA para el volumen de presa por estómago. Primavera 2015 y 2016.	41
Tabla 10. Resultados ANCOVA para el ancho máximo de presa. Primavera 2015 y 2016.	41
Tabla 11. Comparación del ancho máximo de presa entre fases lunares, ajustado por longitud notocordal.	41
Tabla 12. Selectividad en la dieta de <i>G. marmoratus</i> con índice E* de Vanderploeg & Scavia por fase lunar. Primavera 2015 y 2016	44
Tabla 13. Temperaturas (°C) medias, su desviación estándar, y diferencia de temperatura entre superficie (5 m) y fondo (20 m), vertical, registradas por termistores a 5, 10, 15 y 20 m de profundidad, durante las 24 h del día de muestreo.	47
Tabla 14. Correlación de Pearson entre variables de temperatura con indicadores de éxito alimentario	48
Tabla 15. Resumen de los parámetros de los modelos lineales ajustados entre temperatura y éxito alimentario	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa bahía El Quisco. Termistores en El Quisco.....	20
Figura 3. Comparación de la longitud notocordal (LN mm) de las larvas de <i>G. marmoratus</i> entre fases lunares. Primavera 2015.	25
Figura 4. Comparación de la longitud notocordal (LN, mm) de las larvas de <i>G. marmoratus</i> entre fases lunares. Primavera 2016.	26
Figura 5. Longitud de la mandíbula superior en relación con la longitud notocordal (LN) a lo largo del ciclo lunar. Primavera 2015 y 2016.....	27
Figura 6. Longitud notocordal (LN mm) vs número total de presas por estómago (NPPE).	35
Figura 7. Longitud notocordal (LN mm) vs el volumen total de presas por estómago (VTPE).....	36
Figura 8. Longitud notocordal (LN mm) vs el ancho máximo de presa (AMP).	37
Figura 9. Comparación del número de presas por estómago (NPPE) de las larvas de <i>G. marmoratus</i> entre fases lunares. Primavera 2015.....	39
Figura 10. Comparación del número de presas por estómago (NPPE) de las larvas de <i>G. marmoratus</i> entre fases lunares. Primavera 2016.....	40
Figura 11. Oferta alimentaria por fase lunar primavera 2015.....	43

Figura 12. Oferta alimentaria por fase lunar primavera 2016.....	43
Figura 13. Selectividad por fase lunar. Primavera 2015. Índice alpha de Chesson.....	46
Figura 14. Selectividad por fase lunar. Primavera 2016. Índice alpha de Chesson.....	46
Figura 15. Temperatura promedio °C vs el número de presas por estómago (NPPE)	48
Figura 16. Desviación estándar de la temperatura vs la riqueza de presa en los estómagos.	49

RESUMEN

Las estrategias de alimentación utilizadas por los peces son diversas; van desde el nado con la boca abierta hasta la succión de sus presas. Los factores ambientales como la luminosidad y la temperatura afectan dichas estrategias. El pejesapo *Gobiesox marmoratus* (Teleostei: Gobiesocidae) es la única especie de este género que habita en Chile, abundante en el centro sur del país. Las larvas de esta especie son pelágicas durante al menos un mes y su alimentación aún no ha sido descrita. El objetivo general de este estudio fue establecer una relación entre el ciclo lunar y la alimentación de las larvas en preflexión de *Gobiesox marmoratus* (533 larvas analizadas entre 2,91-8,08 mm). El estudio se llevó a cabo en la bahía El Quisco (33.4° S, 71.7° W) en Chile central, en primavera del 2015 y 2016. Se realizaron 13 muestreos nocturnos abarcando las 4 fases lunares durante ambos años, mediante arrastres oblicuos con una red Bongo (60 cm diámetro; 300 µm abertura de malla). Se obtuvieron datos de temperatura registrados por termistores HOBO instalados a 5, 10, 15 y 20 m de profundidad en la misma bahía. La dieta de larvas de *G. marmoratus* estuvo compuesta principalmente de gasterópodos (rango IIR%: 41,628%-85,943%). La incidencia alimentaria se redujo significativamente en el cuarto creciente (2015) y en la luna nueva (2016); en las mismas fases lunares, el número de presas por estómago disminuyó significativamente. No se encontraron diferencias significativas en cuanto al volumen total de presa por estómago ni en tamaño de la presa (2015); sin embargo, durante la luna nueva (2016) las presas ingeridas fueron más grandes. La oferta ambiental durante la primavera del 2015 fue homogénea, pero durante la primavera de 2016 hubo diferencias significativas en la abundancia de larvas cypriis y nauplii de copépodos, particularmente

entre la luna llena y la luna nueva. *G. marmoratus* prefirió la ingesta de larvas de gasterópodos (índice de selectividad*E) durante la primavera del 2015, sin embargo, durante la primavera del 2016, hubo una preferencia por huevos de invertebrados específicamente, en la luna llena y en el cuarto menguante. Finalmente, la temperatura promedio se correlacionó negativamente con el número de presas ingeridas por las larvas de *G. marmoratus* y de la misma forma, la desviación estándar de la temperatura con la riqueza de presa en el estómago. Por lo tanto, la falta de iluminación lunar, la disponibilidad de presas y las condiciones hidrográficas desempeñan un papel en la ecología trófica de las primeras etapas de la vida de este pez litoral cripto-bentónico.

INTRODUCCIÓN

Los pejesapos de la familia Gobiesocidae muestran una amplia variabilidad en su morfología corporal. Algunos son alargados y delgados (e.g. *Diademichthys lineatus* Sauvage 1883) mientras otros son anchos y redondeados en la zona anterior y delgados hacia la zona posterior (e.g. *Gobiesox maeandricus* (Girard 1858)). Sin embargo, todas las especies comparten una modificación de las aletas pélvicas que dan origen a una ventosa, la cual les permite adherirse fuertemente a la superficie de las rocas (Randall 2005, Nelson 2006). Todas las especies, además, poseen una boca terminal o ligeramente ventral y entre la familia hay diversidad de formas dentales. Son peces bentónicos, de pequeño tamaño, generalmente de no más de 7 cm. No obstante, hay especies como *Chorisochismus dentex* Pallas 1769 y *Sicyases sanguineus* Müller & Troschel 1843 pueden llegar a medir 30 cm de longitud o más. En estado adulto, no tienen escamas ni vejiga natatoria. Las especies de esta familia se distribuyen alrededor del mundo en el océano Pacífico, Atlántico e Índico (Günther 1861, Nelson 2006, De Buen 1960). Habitan en aguas poco profundas, generalmente en el intermareal, expuestos al oleaje y su comportamiento tiende a ser críptico, escondiéndose entre las rocas y las algas (Randall 2005). Nelson (2006), describe 36 géneros y 120 especies dentro de la familia Gobiesocidae, entre ellos *Acyrtops*, *Diplecogaster*, *Sicyases*, *Gobiesox*, entre otros.

Género *Gobiesox*

El género *Gobiesox* se distribuye principalmente a lo largo de la costa occidental de Norteamérica y Centroamérica, la costa oriental de Estados Unidos y las costas insulares del mar Caribe. En menor medida, se encuentran individuos de este género en Colombia,

Perú, Chile, Argentina y Brasil (Briggs 1955). Los individuos adultos de este género son de hocico obtuso y redondeado, ojos pequeños, zona posterior ancha y deprimida y pueden llegar a medir hasta 17 cm (Günther 1861). De este género, solo se encuentra una especie en Chile, *Gobiesox marmoratus* Jenyns 1842, la cual es abundante en la zona centro sur del país (Briggs 1955, Quijada & Cáceres 2000, Fishbase 2013).

Gobiesox marmoratus

G. marmoratus es una especie con fecundación interna y actividad reproductiva a lo largo de todo el año. Si bien las ovipositoras son adheridas al sustrato, las larvas son de ambiente pelágico (De Buen 1960, Pérez 1981). Las larvas en preflexión, estado del desarrollo en la que el extremo del notocordo aún no forma la aleta caudal (Moser 1996), poseen abundantes pigmentos puntiformes y estrellados a lo largo del cuerpo excepto en el último tercio de la cola, un intestino largo y grueso y aún no desarrollan las aletas ventrales (Pérez 1981). La eclosión de las larvas de *G. marmoratus* está asociada al cuarto creciente y la tasa de crecimiento larval es de aproximadamente $0,14 \text{ mm d}^{-1}$ (Contreras *et al.* 2013). El periodo de mayor abundancia de larvas de esta especie se presenta en julio y va disminuyendo con el paso de la primavera (Hernandez-Miranda *et al.* 2003).

Alimentación en larvas de peces

En estados larvales, toda la energía consumida es destinada al crecimiento; succionar la presa en la cavidad bucal o nadar con la boca abierta, son estrategias de alimentación usadas (Lauder 1980; Frédérick *et al.* 2008). Los factores ambientales pueden afectar las estrategias de alimentación. Por ejemplo, la turbulencia y la luminosidad son factores ambientales que son utilizados por las larvas para beneficio de su alimentación; ya

sea aumentando la tasa de encuentro depredador-presa a niveles moderados de turbulencia o aumentando el rendimiento de alimentación con el incremento de la intensidad de la luz (Rothschild & Osborn 1988; Hilder *et al.* 2016). Por medio de estas señales ambientales, es posible que puedan seleccionar una presa particular (Peterson & Ausubel 1984).

Efecto de la marea y luminosidad lunar

Es de común conocimiento que las mareas son causadas por la atracción gravitacional de la luna y el sol sobre la tierra. Las mareas generan corrientes de marea que de acuerdo con su intensidad se llaman sicigias o cuadraturas. Las sicigias ocurren durante la luna llena y nueva y están asociadas a intensos cambios en la marea; mientras las cuadraturas ocurren durante el cuarto menguante y creciente y se asocian a bajas intensidades en los cambios de marea (McCully 2007). Estas mareas interactúan con el fondo, lo que de acuerdo con su intensidad pueden afectar procesos biológicos larvales como eclosión, el asentamiento o la alimentación (McCully 2007; Castro & Huber 2007; Lima & Barletta 2016; Diaz-Astudillo *et al.* 2017). Por ejemplo, *G. marmoratus* sincroniza los eventos de eclosión con las cuadraturas, lo que favorece la retención larval en la costa y permite que aumente la tasa de asentamiento (Contreras *et al.* 2013). Por otro lado, durante las cuadraturas en los estuarios de Goiana, Brasil, la marea alta no es suficiente para inundar completamente el manglar, y la marea baja no drena lo suficiente el estuario. Esto disminuye los nutrientes y la productividad, así como la disponibilidad de presas en los arroyos, lo que afectaría negativamente la alimentación de las larvas de peces (Lima & Barletta 2016).

El efecto de la luminosidad en los ciclos de vida, tanto del sol como la de la luna pueden afectar los procesos biológicos en peces. La gran mayoría de los estudios se han

enfocado principalmente en los efectos que tienen el ciclo diurno-nocturno en los procesos biológicos que ocurren en la columna de agua (Castro & Landaeta 2002; Sassa & Kawaguchi 2005; Morote *et al.* 2011), pero mucho menos en la influencia de las fases lunares (Hernandez-León 2008; Lima & Barletta 2016; Naylor 2015). Con respecto al efecto de las fases lunares, Lima & Barletta (2016) encontraron que la abundancia larval de los engráulidos *Anchovia clupeioides* y *Cetengraulis edentulus* del estuario de Goiana en Brasil, aumentó durante el cuarto menguante y que el número de ítem presa también es afectado por el ciclo lunar. Hernandez-León (2008) encontró un aumento en la biomasa del zooplancton durante la luna llena, el cual se traduce en la oferta ambiental para las larvas de peces.

Muchos animales responden a las diferentes intensidades de luz. Durante la noche, migran hacia arriba en la columna de agua para alimentarse más cerca de la superficie, y en el día, descienden a capas más profundas para evitar a los depredadores (Zaret & Suffern 1976; Gliwicz 1986). Sin embargo, las especies que habitan en las capas más profundas también reaccionan a los cambios en la intensidad de la luz de la luna. Durante la luna nueva, migran más cerca de la superficie que durante la luna llena (Clarke 1973). Así mismo, se observó un patrón lunar en el desove de *Solea senegalensis* asociado a la luna nueva y el cuarto menguante, donde los porcentajes de desove son más altos que en la luna llena (Oliveira *et al.* 2009). Por otro lado, Hettler & Chester (1990) y Bécognée *et al.* (2006) encontraron un aumento en la abundancia de la corvina *Micropogonias undulatus* y de la alacha *Sardinella aurita* durante la luna nueva respectivamente. La luna también afecta el desarrollo de los ovocitos de *Siganus argenteus* debido a que los niveles de

estradiol 17 β (E2) aumenta hacia la luna llena y este estimula la producción de la vitelogenina hepática, precursor de la formación del vitelo (Takemura *et al.* 2010).

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general del estudio es establecer una relación entre el ciclo lunar y la alimentación de las larvas de *Gobiesox marmoratus*.

Objetivos específicos

- 1) Describir y comparar la composición de la dieta y éxito alimentario de larvas de pejesapo *G. marmoratus* y su variación en el ciclo lunar, durante primavera de 2015 y 2016.
- 2) Determinar la oferta alimentaria y la selectividad de presas en las larvas en preflexión de *G. marmoratus* en relación con las fases lunares.
- 3) Establecer posibles relaciones entre las condiciones hidrográficas (temperatura del mar promedio, desviación estándar, mezcla vertical) y el éxito alimentario en larvas en preflexión de *G. marmoratus*.

HIPÓTESIS

Si factores ambientales como las fases lunares pueden afectar el comportamiento y parámetros ecológicos de invertebrados y larvas de peces marinos del plancton, es probable que éstas tengan algún efecto en la alimentación del ictioplancton, es entonces que surge la pregunta: ¿Puede el ciclo lunar afectar la composición de la dieta, éxito alimentario y selectividad trófica de las larvas de peces litorales? Utilizando estados larvales del pejesapo *Gobiesox marmoratus* como especie modelo, este estudio pone a prueba la hipótesis planteada originalmente por Hernández-León (2008), que predice que la luna llena favorecería el éxito alimentario y alimentación en larvas de peces, en este caso, de *G. marmoratus*. Las predicciones asociadas a esta hipótesis son i) un aumento numérico y volumétrico de las presas en luna llena, ii) ingestión de presas más grandes en luna llena, y iii) mayor selectividad durante luna llena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en la bahía El Quisco (33,4° S; 71,7° W) la cual tiene 1,4 km de longitud y está ubicada en Chile central (Figura 1). La línea de costa de la bahía está orientada hacia el noroeste donde recibe constantes vientos ecuatoriales a lo largo del año, generando condiciones de surgencia, proceso en el cual las aguas subsuperficiales emergen ricas en nutrientes (Mann & Lazier 2006), las cuales se intensifican en primavera y verano (Narváez *et al.* 2004).

Trabajo de terreno

Entre el 28 de septiembre y el 11 de noviembre del 2015 y entre el 30 de septiembre y el 14 de noviembre del 2016, se realizaron un total de 13 muestreos nocturnos en la bahía El Quisco (6 en 2015 y 7 en 2016) a bordo de una embarcación artesanal. Estos muestreos abarcaron las cuatro fases lunares: Luna llena, cuarto menguante, luna nueva y cuarto creciente. Con el objetivo de recolectar larvas de peces, en cada salida se realizaron tres arrastres oblicuos, con una red Bongo estándar de 60 cm de diámetro y una abertura de malla de 300 μm , con un flujómetro TSK adherido al marco de la red para la estimación del volumen de agua filtrada por la red. Cada arrastre tuvo una duración aproximada de 15 min y se filtró entre 17,1 y 591,6 m^3 ($71,9 \pm 81,3 \text{ m}^3$). Una vez a bordo de la lancha, el zooplancton recolectado se trató con una sobredosis de benzocaína (BZ-20®, Veterquímica) con el propósito de cumplir con el marco bioético. La muestra se fijó con formalina al 5% tamponada con borato de sodio, la cual se preservó en etanol al 96% 12 horas después.

Se hizo uso de los datos de temperatura registrados por termistores HOBO® Water Temp Pro V2 instalados en una línea boyante a 5, 10, 15 y 20 m de profundidad en la bahía El Quisco, los cuales registraban datos cada 15 minutos.

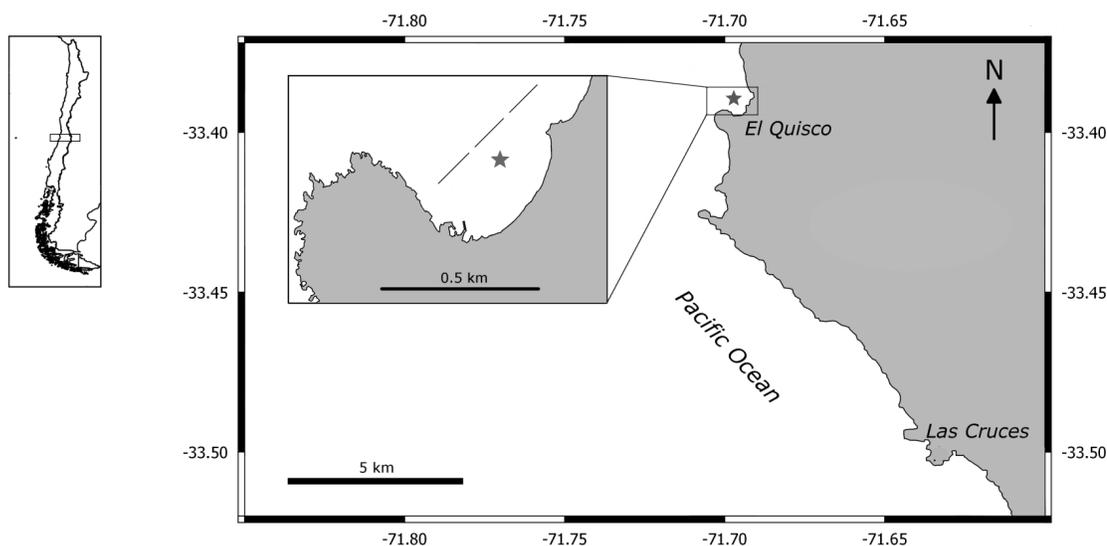


Figura 1. Mapa bahía El Quisco. Termistores en El Quisco. La estrella corresponde a la posición de los termistores. Las líneas corresponden a las transectas realizadas.

Trabajo en laboratorio

En el laboratorio de Ictioplancton (LABITI), de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso, se identificaron y separaron las larvas en preflexión de *G. marmoratus* según Pérez (1981). Posteriormente, las larvas se fotografiaron en una lupa estereoscópica Olympus SZ61 equipada con una cámara Moticam 2500 (5.0 Mpx) y se midieron en el programa Motic Images Plus 2.0. Se realizaron mediciones de longitud notocordal (LN), la cual para larvas en preflexión, considera desde la punta del hocico hasta la punta del notocordo, y longitud de la mandíbula superior (LMS) para cada larva.

Bajo una lupa estereoscópica Motic SMZ-143-N2GG y con ayuda de agujas entomológicas, se extrajo el estómago de forma longitudinal y se revisó el contenido estomacal. Inmediatamente, el contenido fue analizado en un microscopio óptico Motic BA410, fotografiado y medido con la cámara y el programa anteriormente mencionados. A cada presa encontrada, se le midió el largo, ancho y alto máximo (μm) y se calculó el volumen (mm^3) según Sun & Liu (2003), Cass-Calay (2003) y Kogan (2005) y se identificó hasta el taxón más bajo posible.

Con el fin de describir la composición de la dieta de las larvas en preflexión de *G. marmoratus*, se calculó la proporción de presa por estómago en relación con total de presas encontradas (N%), la proporción del volumen de cada ítem presa (V%) y el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia (FO%) que corresponde a la presencia de un ítem presa en relación con los estómagos analizados. Adicionalmente, se calculó el índice de importancia relativa (IIR%) con la ecuación $\text{IIR}\% = (\text{N}\% + \text{V}\%) * \text{FO}\%$ (Cortés 1997; Landaeta *et al.* 2011).

Para estimar el éxito alimentario se utilizaron tres indicadores: el número total de presas por estómago (NPPE), el volumen total de presas por estómago (VTPE) y el ancho máximo de la presa (AMP) (Landaeta *et al.* 2011). Además, se cuantificó la riqueza (R) de especies presa en los estómagos.

Análisis estadísticos

Para comparar la incidencia alimentaria entre fases lunares y entre años (2015, 2016), se usaron pruebas de Chi-cuadrado.

Adicionalmente, se realizó un test PERMANOVA anidado de dos vías con el índice de similitud de Bray Curtis para detectar diferencias significativas en cuanto a la composición numérica y volumétrica de las presas entre años y entre fases lunares anidadas en los años. Posteriormente, un test Post hoc pareado con Montecarlo que evidenciaría el grupo de fases lunares que marcarían la diferencia. Finalmente, se realizó un SIMPER que mostraría qué presas causaron la diferencia entre las fases lunares.

Se realizó una correlación de Spearman entre la LN y el NPPE, el VTPE y el AMP, con el fin de detectar si la longitud notocordal actuaría como una covariable. Para aquellas variables que fueron independientes de la longitud larval, se realizó el test de Kruskal-Wallis (previo rechazo de normalidad, test Shapiro-Wilk, $p < 0,001$), para comparar las medianas entre fases lunares. Posteriormente, se aplicó el test de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni para identificar la fase lunar que generó la diferencia significativa. Por otro lado, para aquellas variables que sí presentaron una correlación significativa con la longitud larval, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA), usando la longitud notocordal como covariable, para detectar diferencias significativas entre las fases lunares.

Se estimó la oferta alimentaria por fase lunar y por lance para luego calcular la selectividad utilizando el índice Alpha de Chesson's y el índice E* de Vanderploeg & Scavia (Lechowicz 1982). Luego, dependiendo de la normalidad de los datos, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis o un ANOVA para detectar diferencias significativas de la oferta y la selectividad con las fases lunares; y un test pareado a posteriori para saber cuál fase lunar es la que causó la diferencia.

Se realizó una correlación de Pearson entre la temperatura promedio, la desviación estándar de la temperatura y el delta temperatura con el NPPE, el VTPE, el AMP y la riqueza de presa por estómago (R); y se graficó con un modelo lineal las correlaciones significativas. Los test fueron realizados en los programas estadísticos Statistica 7, Past3 y Primer 7 +PERMANOVA.

RESULTADOS

Morfometría

Se analizaron 533 larvas en preflexión de *G. marmoratus*. La LN de las larvas recolectadas en el 2015 osciló entre 3,28-8,08 mm y en el 2016 osciló entre 2,91-6,25mm (Tabla 1) con una mediana de 4,13 mm \pm 0,41 para el 2015 y 4,46 mm \pm 0,325 para el 2016. La LN de las larvas correspondientes al 2015, fue significativamente diferente entre fases lunares (test Kruskal-Wallis $H_{(3,273)}=11,343$; $P<0,05$). Las larvas que se recolectaron en el cuarto menguante fueron significativamente más pequeñas que las del cuarto creciente (test de Man-Whitney, $P<0,01$; Figura 2). Eventualmente, estas diferencias en el tamaño notocordal podrían generar sesgo en el caso de encontrar diferencias tróficas durante el cuarto creciente y el cuarto menguante del 2015. Por otro lado, no se encontró diferencia significativa en la LN de las larvas de pejesapo obtenidas en el 2016 a lo largo del ciclo lunar ($H_{(3,260)}=2,323$; $P=0,58$; Figura 3).

Tabla 1. Número de larvas analizadas por cada fase lunar con su respectivo rango de tamaño.

Fecha	Fase lunar	Nº larvas	Rango de tamaño (mm)
28-09-2015	Llena	50	4,04 - 6,33
05-10-2015	Menguante	49	3,61 - 8,08
20-10-2015	Creciente	42	3,50 - 6,41
27-10-2015	Llena	47	3 - 5,02
03-11-2015	Menguante	41	3,28 - 5,02
11-11-2015	Nueva	44	3,68 - 5,41
30-09-2016	Nueva	68	3,04 - 4,88
07-10-2016	Creciente	15	3,09 - 4,97

14-10-2016	Llena	40	2,91 – 6,24
21-10-2016	Menguante	63	3,39 – 5,12
28-10-2016	Nueva	1	5,12
07-11-2016	Creciente	9	3,49 – 4,95
14-11-2016	Llena	64	3,18 – 4,94

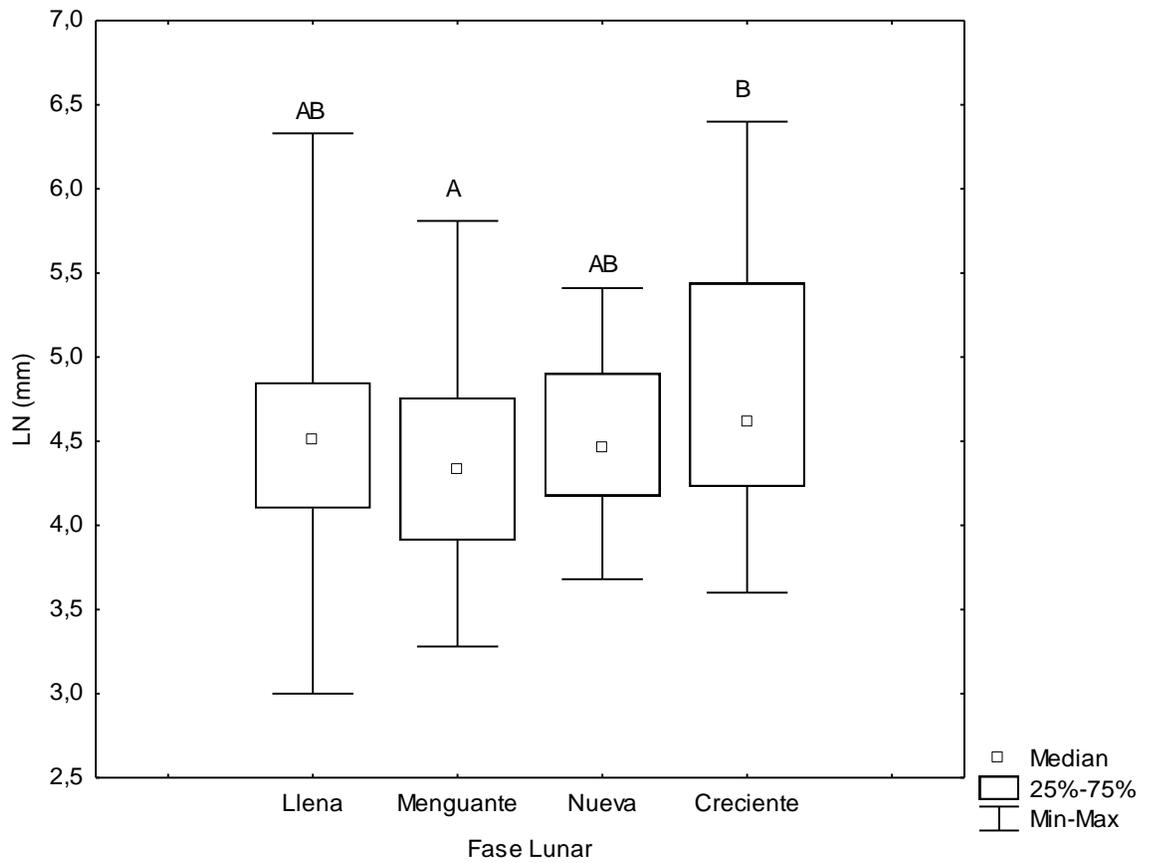


Figura 2. Comparación de la longitud notocordal (LN mm) de las larvas de *G. marmoratus* entre fases lunares. Primavera 2015.

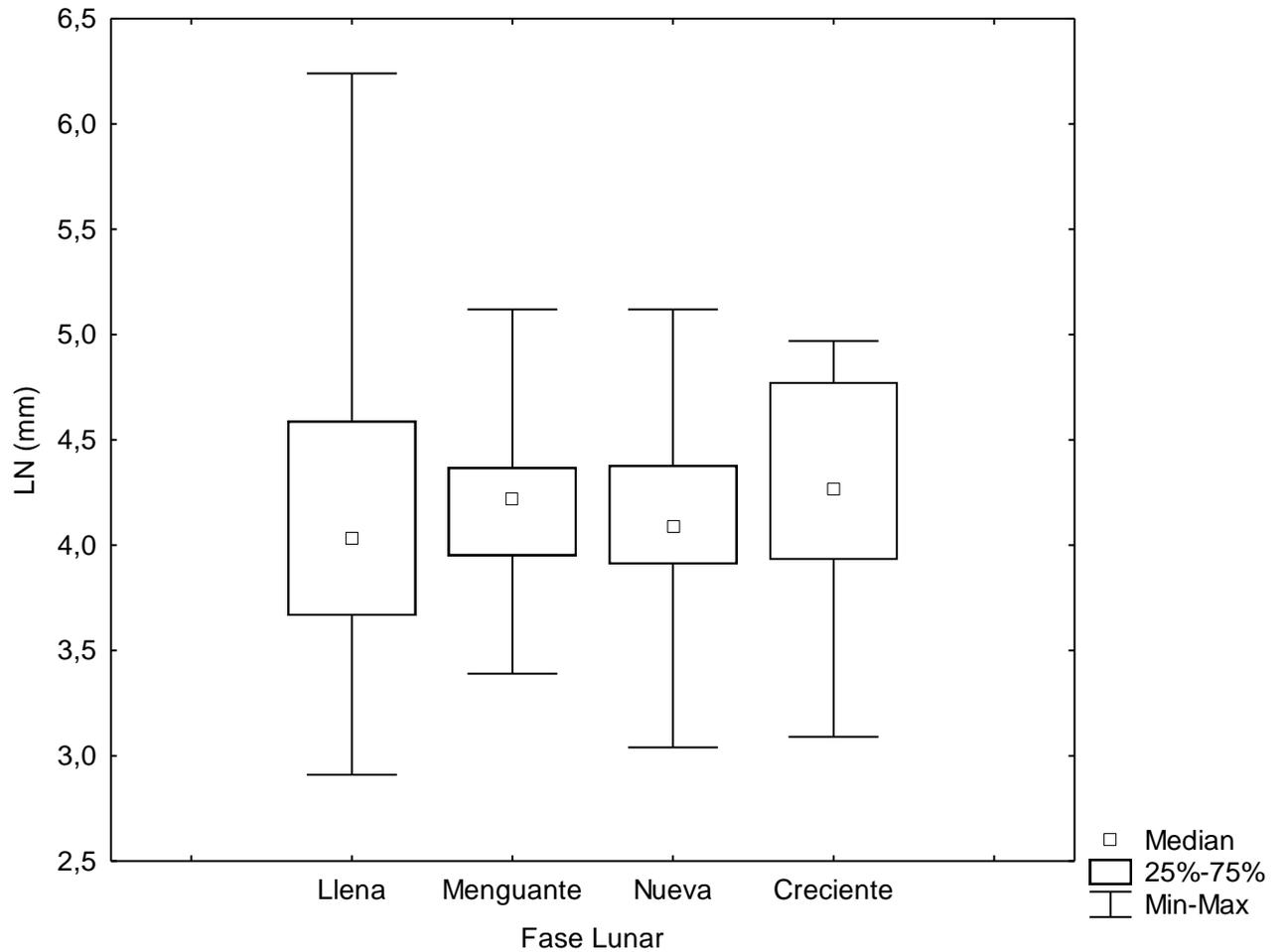


Figura 3. Comparación de la longitud notocordal (LN, mm) de las larvas de *G. marmoratus* entre fases lunares. Primavera 2016.

El porcentaje de la longitud de la mandíbula superior en relación con la longitud notocordal osciló entre 3,22% - 7,42%, con una media de 4,77% \pm 0,61. Esta relación fue positiva y significativa ($P < 0,05$), lo que quiere decir que por cada milímetro que la larva crece en longitud, la mandíbula superior creció 0,0406 mm (Figura 4).

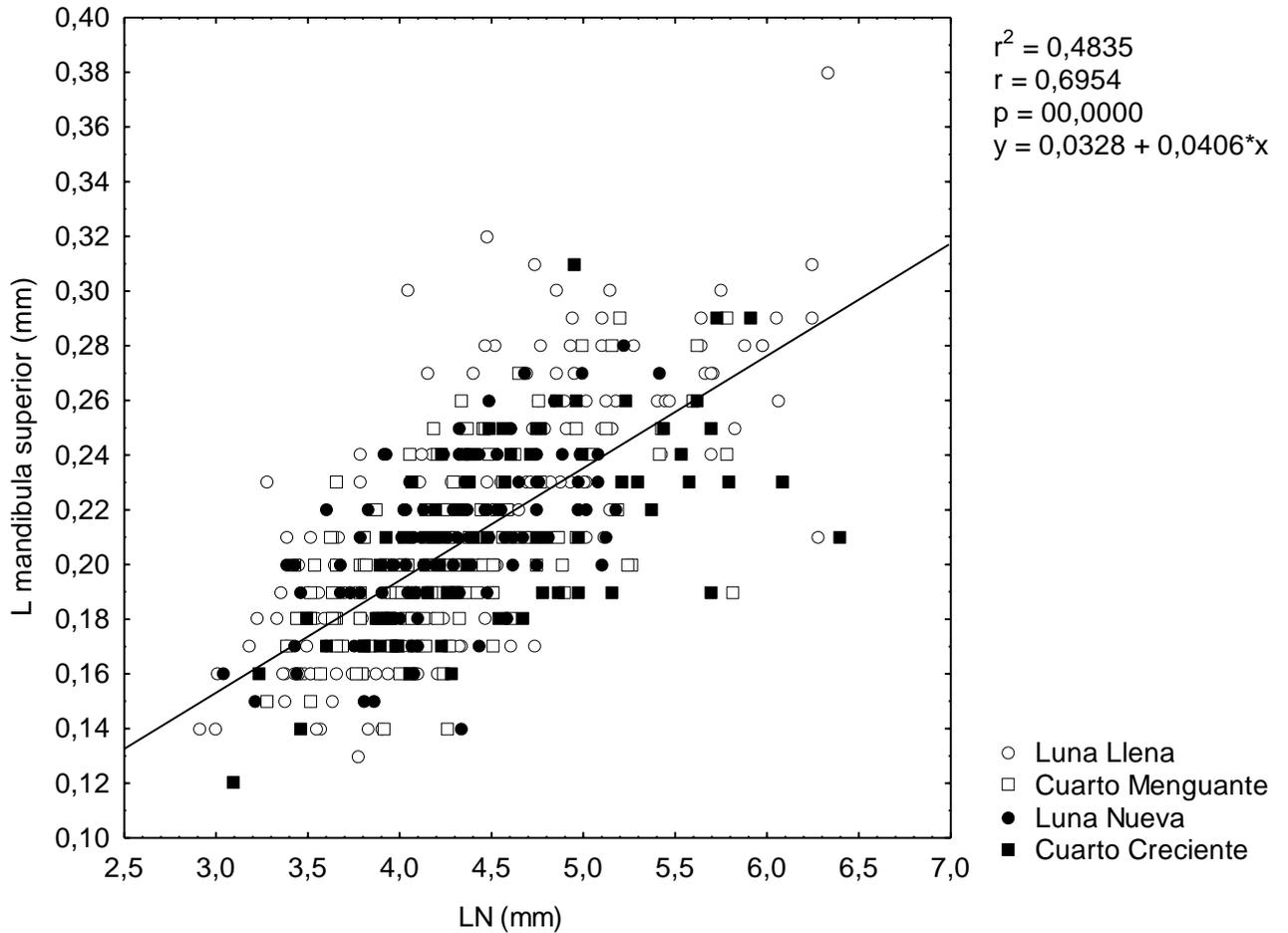


Figura 4. Longitud de la mandíbula superior en relación con la longitud notocordal (LN) a lo largo del ciclo lunar. Primavera 2015 y 2016.

Incidencia alimentaria

El 100% de los estómagos analizados durante la luna llena, el cuarto menguante y la luna nueva de la primavera del 2015 se encontraron con contenido. No obstante, durante el cuarto creciente, la incidencia alimentaria se redujo a 83,3%. Por otro lado, la incidencia fue del 100% durante la luna llena, el cuarto menguante y el cuarto creciente del 2016, y disminuyó a 80,1% en la luna nueva de la primavera del 2016.

Se encontraron diferencias significativas en las proporciones de incidencia alimentaria entre las fases lunares de ambos años ($\text{Chi}^2= 39,3$; $P<0,01$ para el 2015; $\text{Chi}^2=42,1$; $P<0,01$ para el 2016). Es decir, la incidencia alimentaria se redujo significativamente en el cuarto creciente del 2015 y en la luna nueva del 2016.

Composición y abundancia de presas

Con respecto a la composición de la dieta de las larvas en preflexión de *G. marmoratus*, se encontró un total de 34 ítems presa, entre animal, vegetal y protista (Tabla 3 y 4).

La dieta de este pejesapo estuvo compuesta principalmente de larvas de gasterópodos. Esta presa fue la más importante numéricamente (rango, N%: 26%-66%), volumétricamente (V%: 61%-88%) y la más frecuente (FO%: 18%-27%) en los estómagos de las larvas de *G. marmoratus* en ambos años y a lo largo del ciclo lunar. Los huevos de invertebrados también fueron relevantes en la dieta de este pejesapo. Esta presa fue abundante (N%: 17%-47%) y frecuente en los estómagos (FO%: 9%-13%), sin embargo, debido a su tamaño, no fueron importantes volumétricamente (V%: 1%-13%). La presencia de setas y los restos digeridos no fueron contados, ni su volumen fue medido; únicamente se registró presencia o ausencia. A pesar de esto, fueron presas frecuentes (FO%: 9%-23% para restos digeridos; FO%: 18%-34% para presencia de setas) en las larvas. Las larvas de gasterópodos fueron más abundantes en el 2015 (N% 39%-66%) que en el 2016 (N%: 26%-41%) y tuvieron la misma tendencia en cuanto al índice de importancia relativa (IIR%:65%-86% para el 2015; IIR%: 42%-71% para el 2016). Es importante resaltar el

aumento en la ingesta de huevos de invertebrados (N% 47%; IIR% 47%) por sobre las larvas de gasterópodo (N% 26%; IIR% 42%) en el cuarto menguante de la primavera del 2016 (Tabla 2 y 3).

Tabla 2. Composición de la dieta de *Gobiesox marmoratus* según fase lunar, primavera 2015. N% corresponde al porcentaje del número total de presas. V% es el porcentaje del volumen total de cada ítem presa. FO% corresponde al porcentaje de frecuencia de ocurrencia de un ítem presa en relación con los estómagos analizados. IIR% corresponde al porcentaje del índice de importancia relativa. SI corresponde a sin identificar.

Item presa	N%				V%				FO%				IIR%			
	Llena	Menguante	Nueva	Creciente												
Microalgas																
<i>Coscinodiscus sp</i>	0,49	0,42	0,84	0,95	0,59	0,51	2,32	2,19	0,57	0,52	1,40	1,07	0,01	0,02	0,05	0,06
<i>Licmophra sp</i>	-	0,21	-	-	-	0,001	-	-	-	0,26	-	-	-	0,005	-	-
<i>Triceratium sp</i>	-	0,211	-	-	-	0,003	-	-	-	0,263	-	-	-	0,005	-	-
Diatomea SI	-	0,422	-	-	-	0,004	-	-	-	0,526	-	-	-	0,020	-	-
Quiste dinoflagelado	3,713	11,181	1,681	-	2,001	7,490	1,490	-	4,011	6,842	2,113	-	0,987	6,865	0,174	-
<i>Protopteridinium sp</i>	0,495	-	-	-	0,004	-	-	-	0,573	-	-	-	0,019	-	-	-
Dinoflagelado SI	-	0,211	-	-	-	0,005	-	-	-	0,263	-	-	-	0,005	-	-
Tintinnida																
<i>Favella sp</i>	1,485	4,641	-	-	0,379	4,467	-	-	1,433	3,158	-	-	0,141	1,317	-	-
Foraminifera																
<i>Discorbis sp</i>	-	0,422	-	-	-	0,005	-	-	-	0,263	-	-	-	0,010	-	-
<i>Globigerina sp</i>	0,743	0,422	-	3,810	0,065	0,002	-	0,449	0,860	0,526	-	4,301	0,042	0,020	-	1,085
Huevo invertebrado	17,079	20,886	19,328	25,714	1,109	2,649	3,245	5,128	11,175	10,789	12,676	10,753	12,620	20,178	11,961	18,314
Mollusca																
Larva gasteropodo	55,198	39,241	65,546	49,524	86,426	66,069	88,178	82,595	21,777	18,421	26,761	22,581	80,126	65,136	85,943	74,695
Larva bivalvo	10,149	3,797	0,420	1,905	3,447	1,883	0,007	0,541	6,304	4,211	0,704	2,151	4,236	1,434	0,014	0,271
Bryozoa																
Larva cifonauta	0,248	0,211	-	1,905	0,022	0,314	-	1,839	0,287	0,263	-	2,151	0,005	0,005	-	0,273
Cirripedia																
Nauplius	2,228	0,844	2,101	-	2,788	0,793	2,856	-	2,579	0,789	2,817	-	0,382	0,060	0,290	-
Cypris	0,743	2,532	0,000	1,905	0,140	3,422	-	2,038	0,573	1,316	-	2,151	0,028	0,300	-	0,273
Copepoda																
Huevo <i>Acartia</i>	1,733	5,696	7,563	0,952	0,118	0,473	0,918	0,063	1,146	2,895	3,521	1,075	0,131	1,476	1,300	0,068
Nauplius	4,455	7,173	1,681	8,571	1,417	5,174	0,265	1,545	4,011	4,737	2,817	7,527	1,183	3,050	0,231	4,273
Copepodito	0,990	0,633	0,420	2,857	0,584	2,356	0,549	3,331	1,146	0,789	0,704	2,151	0,075	0,045	0,014	0,409
Metanauplius	-	0,633	0,420	1,905	-	0,282	0,168	0,273	-	0,789	0,704	2,151	-	0,045	0,014	0,271
Copepodito <i>Oncaea</i>	0,248	-	-	-	0,904	-	-	-	0,287	-	-	-	0,005	-	-	-
Pisces																
Huevo anchoveta	-	0,211	-	-	-	4,089	-	-	-	0,263	-	-	-	0,005	-	-
Restos poliqueto	-	-	-	-	-	-	-	-	5,158	3,421	0,704	3,226	-	-	-	-
Restos nauplius copépodo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,263	-	-	-	-	-	-
Restos quitinosos	-	-	-	-	-	-	-	-	0,287	1,316	0,704	-	-	-	-	-
Restos digeridos	-	-	-	-	-	-	-	-	15,186	18,421	14,789	10,753	-	-	-	-
Presencia de seta	-	-	-	-	-	-	-	-	21,777	18,158	28,873	27,957	-	-	-	-
Item SI	-	-	-	-	-	-	-	-	0,860	0,526	0,704	-	-	-	-	-

Tabla 3. Composición de la dieta de *Gobiesox marmoratus* según fase lunar, primavera 2016. N% corresponde al porcentaje del número total de presas. V% es el porcentaje del volumen total de cada ítem presa. FO% corresponde al porcentaje de frecuencia de ocurrencia de un ítem presa en relación con los estómagos analizados. IIR% corresponde al porcentaje del índice de importancia relativa. SI corresponde a sin identificar.

Item presa	N%				V%				FO%				IIR%			
	Llena	Menguante	Nueva	Creciente												
Microalgas																
<i>Coscinodiscus sp</i>	1,272	0,224	-	1,190	1,638	0,673	-	1,343	0,887	0,389	-	2,000	0,113	0,007	-	0,197
<i>Licmophra sp</i>	0,254	-	-	-	0,001	-	-	-	0,222	-	-	-	0,006	-	-	-
<i>Nitzschia sp.</i>	0,509	-	1,351	-	0,001	-	0,001	-	0,443	-	1,266	-	0,022	-	0,161	-
Quiste dinoflagelado	13,995	5,369	16,216	6,548	11,625	10,258	13,172	7,899	6,652	6,226	8,861	5,000	9,304	2,869	13,619	2,704
<i>Protoperdinium sp</i>	-	0,671	-	0,595	-	0,076	-	0,085	-	0,778	-	1,000	-	0,045	-	0,049
Tintinnida																
<i>Condonella sp</i>	0,509	-	-	-	0,011	-	-	-	0,443	-	-	-	0,022	-	-	-
<i>Dictyocysta sp</i>	0,254	-	-	-	0,006	-	-	-	0,222	-	-	-	0,006	-	-	-
<i>Favella sp</i>	-	-	1,351	-	-	-	0,055	-	-	-	1,266	-	-	-	0,161	-
<i>Stenosemella sp</i>	2,799	-	-	-	0,019	-	-	-	2,439	-	-	-	0,680	-	-	-
Foraminifera																
<i>Bolivina sp</i>	0,254	-	-	-	0,006	-	-	-	0,222	-	-	-	0,006	-	-	-
<i>Discorbis sp</i>	0,254	-	1,351	-	0,035	-	0,010	-	0,222	-	1,266	-	0,006	-	0,161	-
<i>Globigerina sp</i>	0,763	0,224	-	0,595	0,064	0,013	-	0,045	0,665	0,389	-	1,000	0,051	0,007	-	0,049
Huevo invertebrado	20,611	46,980	22,973	21,429	7,316	12,909	4,003	5,233	11,086	11,673	8,861	10,000	22,793	46,957	19,229	17,648
Mollusca																
Huevo chitón	0,509	-	-	-	1,582	-	-	-	0,443	-	-	-	0,023	-	-	-
Larva gasterópodo	38,422	25,951	33,784	41,071	66,750	62,040	77,727	60,646	15,521	18,677	16,456	21,000	59,823	41,628	53,097	71,292
Larva bivalvo	6,870	1,790	2,703	4,167	1,257	2,135	3,358	7,179	4,656	2,724	2,532	5,000	3,189	0,418	0,650	1,723
Bryozoa																
Larva cifonauta	0,254	-	-	-	0,296	-	-	-	0,222	-	-	-	0,006	-	-	-
Cirripedia																
Nauplius	1,527	0,671	-	11,310	1,876	1,825	-	13,355	1,109	1,167	-	5,000	0,169	0,067	-	4,670
Copepoda																
Huevo <i>Acartia</i>	4,326	12,528	13,514	10,714	0,350	3,420	0,983	1,524	2,661	4,280	7,595	1,000	1,147	4,591	9,690	0,882
Nauplius	5,598	5,369	6,757	2,381	2,624	4,637	0,690	2,692	4,656	7,393	5,063	4,000	2,601	3,402	3,231	0,786
Copepodito	0,254	-	-	-	1,624	-	-	-	0,222	-	-	-	0,006	-	-	-
Copepodito <i>Oncaea</i>	0,509	-	-	-	0,336	-	-	-	0,443	-	-	-	0,023	-	-	-
Copépodo	0,254	0,224	-	-	2,582	2,014	-	-	0,222	0,389	-	-	0,006	0,008	-	-
Restos quitinosos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,532	-	-	-	-	-
Restos digeridos	-	-	-	-	-	-	-	-	23,060	22,568	8,861	22,000	-	-	-	-
Presencia de setas	-	-	-	-	-	-	-	-	23,060	23,346	34,177	23,000	-	-	-	-
Item SI	-	-	-	-	-	-	-	-	0,222	-	1,266	-	-	-	-	-

La composición de la dieta de las larvas de *G. marmoratus* no varió significativamente entre años, tanto en términos numéricos ni volumétricos (PERMANOVA anidado de dos vías, numérico: Pseudo-F = 1,899; P = 0,168; volumétrico: Pseudo-F = 2,282; P = 0,07). Sin embargo, en las fases lunares anidadas en los años sí se encontró diferencia significativa (Numérico: Pseudo-F = 2,33; P<0,01; volumétrico: Pseudo-F = 2,277; P<0,01) (Tabla 4). Esta diferencia fue generada principalmente por la dieta encontrada durante la luna nueva; específicamente la luna nueva con la luna llena (Numérico: T = 1,805; P < 0,05; volumétrico: T = 1,789; P < 0,05), la luna nueva con el cuarto menguante (numérico: T = 2,365; P < 0,01; volumétrico: T = 2,283; P < 0,01), la luna nueva con el cuarto creciente (numérico: T = 1,713; P < 0,05; volumétrico: T = 1,715; P < 0,05) y en particular, la luna llena con el cuarto menguante (numérico: T = 1,770; P < 0,05; volumétrico T = 1,924; P < 0,01). La comparación de la dieta entre fases lunares del 2016 no mostró diferencia significativa (Tabla 5).

Tabla 4. Resultados PERMANOVA anidado de dos vías aplicado al número de presas y al volumen de presa. * corresponde a diferencias significativas p<0,05.

PERMANOVA Número de presas					
Fuente	SC	GL	MC	Pseudo-F	P
Año	8143,5	1	8143,5	1,899	0,168
Fase lunar (año)	29171	6	4861,9	2,330	*0,001
Residuo	9,2226E+05	442	2086,6		
Total	9,6162E+05	449			
PERMANOVA Volumen de presa					
Año	10038	1	10038	2,282	0,071
Fase lunar (año)	29858	6	4976,4	2,277	*0,001
Residuo	9,6561E+05	442			
Total	1,0097E+06	449			

Tabla 5. Resultados Post Hoc pareado con Montecarlo para PERMANOVA anidado de dos vías para el número de presa y el volumen de presa en la primavera del 2015 y el 2016. * corresponde a diferencias significativas $p < 0,05$.

	2015		2016	
Post hoc Pair-wise Número de presa				
Grupos	T	P	T	p
Llena – Menguante	1,770	*0,019	1,284	0,170
Llena – Nueva	1,805	*0,021	0,905	0,500
Llena – Creciente	1,293	0,171	1,620	0,050
Menguante – Nueva	2,365	*0,000	0,9491	0,434
Menguante – Creciente	1,531	0,063	1,205	0,225
Nueva – Creciente	1,713	*0,039	1,515	0,078
Post hoc Pair-wise Volumen de presa				
Llena – Menguante	1,924	*0,006	1,085	0,333
Llena – Nueva	1,789	*0,013	0,991	0,414
Llena – Creciente	1,232	0,19	1,514	0,063
Menguante – Nueva	2,283	*0,001	1,141	0,285
Menguante – Creciente	1,538	0,054	1,165	0,24
Nueva – Creciente	1,715	*0,03	1,482	0,083

Los cambios en la dieta entre fases lunares obedecieron principalmente a variaciones de abundancia de larvas de gasterópodos, huevos de invertebrados y quistes de dinoflagelados dentro de los estómagos. Sin embargo, en la comparación de la luna llena con el cuarto menguante y la luna llena con el cuarto creciente, aparecieron presas como larvas de bivalvo y nauplii de copépodos (Tabla 6). Por otro lado, volumétricamente, los bivalvos generaron la diferencia entre fases lunares (Tabla 7).

Tabla 6. Análisis SIMPER para el número de presas, correspondiente a las fases lunares que presentaron diferencia significativa ($p < 0,05$) en el análisis Post Hoc pareado. ↑ corresponde al aumento o disminución (↓) en la abundancia de una fase lunar a otra. Primavera 2015.

Grupo	Abundancia promedio		vs	Abundancia promedio		Disimilitud	Contribución %
	Llena	Menguante		Llena	Nueva		
Larva gasteropodo	2,01	2,04	↑	22,08	32,29		
Huevo invertebrado	0,81	2,09	↑	16,79	24,55		
Quise dinoflagelado	0,38	0,52	↑	6,96	10,17		
Nauplius copépodo	0,22	0,39	↑	5,63	8,23		
Grupo	Llena	Nueva	vs				

Larva gasteropodo	2,01		2,92	↑	27,48	42,30
Huevo invertebrado	0,81		1,02	↑	13,91	21,42
Quise dinoflagelado	0,38		0,26	↓	5,20	8,00
Grupo	Menguante	vs	Nueva			
Larva gasteropodo	2,04		2,92	↑	25,72	38,45
Huevo invertebrado	2,09		1,02	↓	15,58	23,29
Quise dinoflagelado	0,52		0,26	↓	6,16	9,21
Grupo	Llena	vs	Creciente			
Larva gasteropodo	2,01		2,24	↑	26,40	38,79
Huevo invertebrado	0,81		1,17	↑	14,60	21,45
Larva bivalvo	0,37		0,17	↓	5,17	7,59
Nauplius copépodo	0,22		0,24	↑	5,07	7,44

Tabla 7. Análisis SIMPER para el volumen de presas, correspondiente a las fases lunares que presentaron diferencia significativa ($p < 0,05$) en el análisis Post Hoc pareado. ↑ corresponde al aumento o disminución (↓) en el biovolumen de una fase lunar a otra. = el biovolumen se mantuvo igual en ambas fases lunares. Primavera 2016.

	Biovolumen promedio		Biovolumen promedio		Disimilitud	Contribución %
Grupo	Llena	vs	Menguante			
Larva gasteropodo	0,25		0,25	=	18,22	29,39
Huevo invertebrado	0,08		0,09	↑	9,96	16,07
Quise dinoflagelado	0,06		0,07	↑	8,33	13,44
Nauplius copépodo	0,04		0,05	↑	6,17	9,95
Larva bivalvo	0,04		0,03	↓	5,52	8,90
Grupo	Llena	vs	Nueva			
Larva gasteropodo	0,25		0,28	↑	20,49	35,45
Huevo invertebrado	0,08		0,07	↓	9,81	16,97
Quise dinoflagelado	0,06		0,04	↓	6,69	11,57
Larva bivalvo	0,04		0,01	↓	4,78	8,27
Grupo	Menguante	vs	Nueva			
Larva gasteropodo	0,25		0,28	↑	17,59	30,32
Huevo invertebrado	0,09		0,07	↓	9,56	16,48
Quise dinoflagelado	0,07		0,04	↓	8,30	14,31
Nauplius copépodo	0,05		0,02	↓	5,36	9,24
Grupo	Llena	vs	Creciente			
Larva gasteropodo	0,25		0,25	=	21,77	34,54
Huevo invertebrado	0,08		0,07	↓	10,11	16,05
Larva bivalvo	0,04		0,03	↓	6,16	9,77
Nauplius copépodo	0,04		0,04	=	5,74	9,10
Quise dinoflagelado	0,06		0,03	↓	5,45	8,65

Éxito alimentario

La longitud notocordal de las larvas no se correlacionó con el número de presas que ingirieron (r_s : 0,064; P = 0,152; Figura 5). Sin embargo, el volumen de presa sí se correlacionó con la longitud notocordal (r_s : 0,415; P <0,01) (Figura 6). Esto mismo sucedió con el ancho máximo de presa (r_s : 0,364; P <0,01) Figura 7). A medida que la larva crece, ingiere mayor volumen de presas y estas son más grandes. La longitud notocordal se relacionó positiva y significativamente tanto con el VTPE como con el AMP (Figura 6 y 7, Tabla 8).

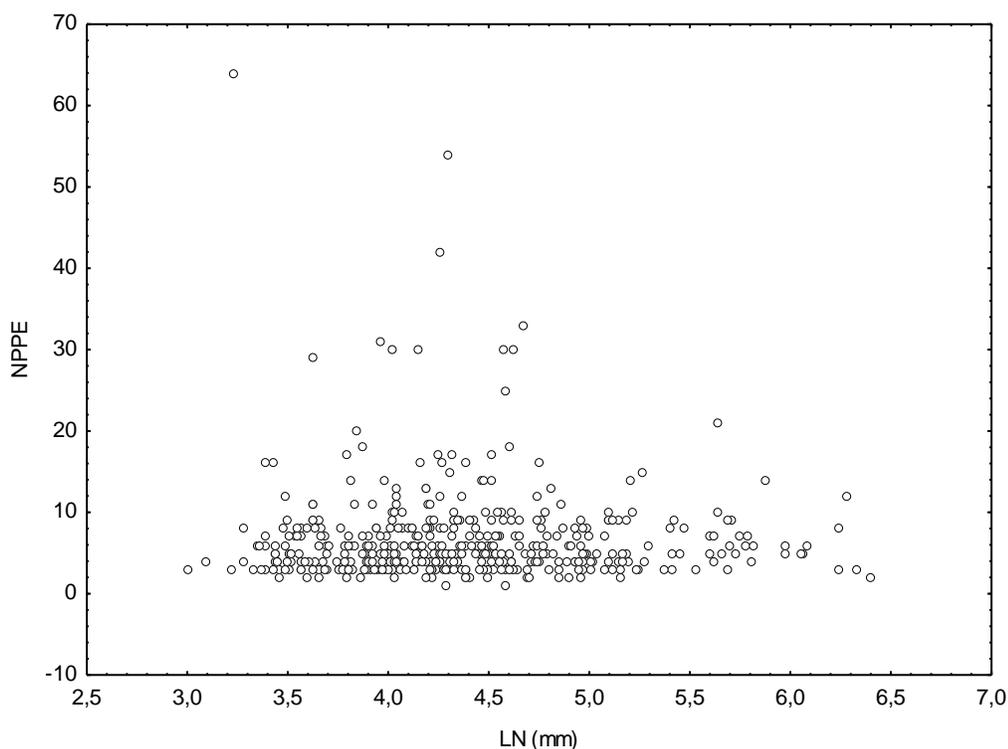


Figura 5. Longitud notocordal (LN mm) vs número total de presas por estómago (NPPE).

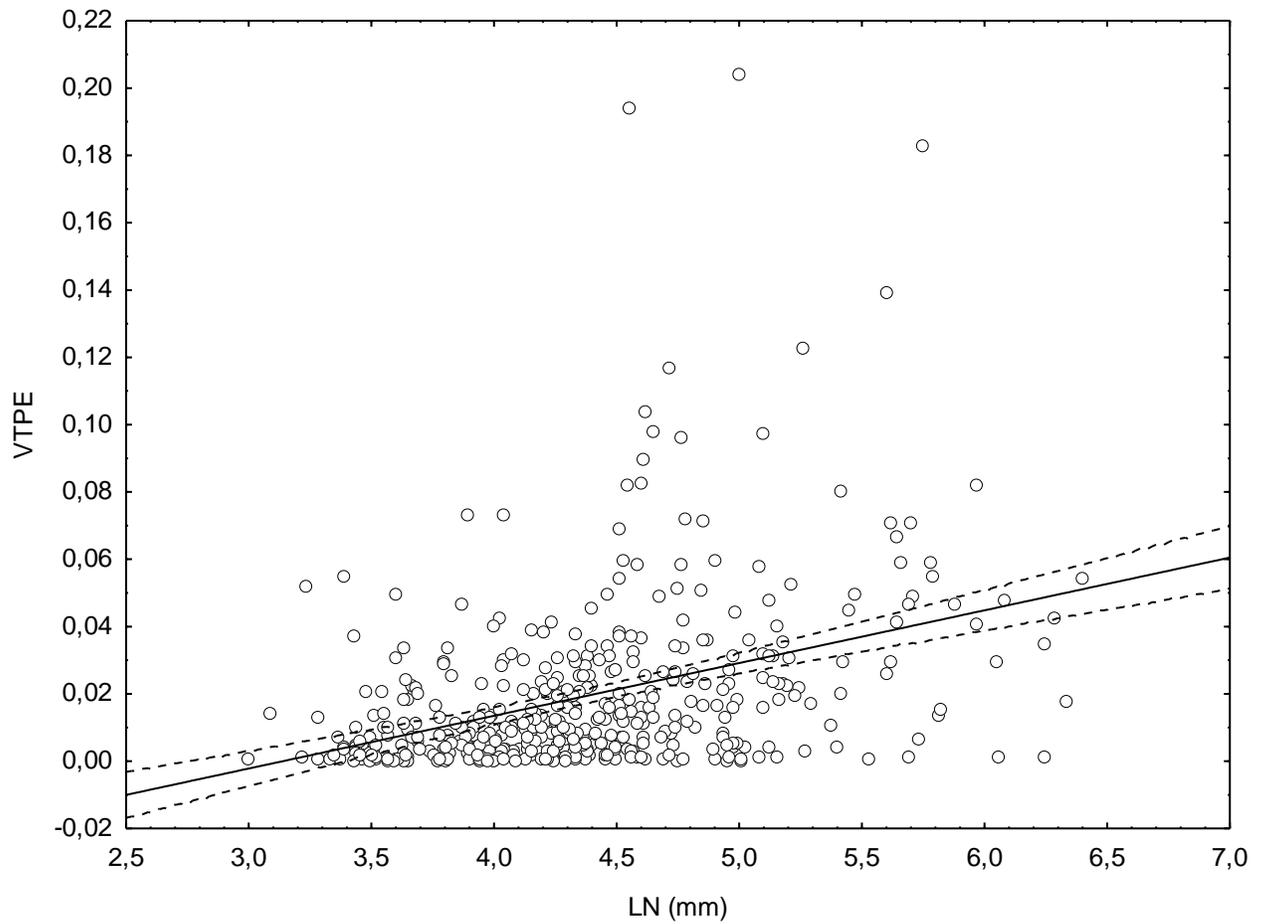


Figura 6. Longitud notocordal (LN mm) vs el volumen total de presas por estómago (VTPE). La línea continua corresponde al modelo lineal $Y=0,0492+0,0157*X$. Las líneas discontinuas corresponden a los grados de confianza 95%.

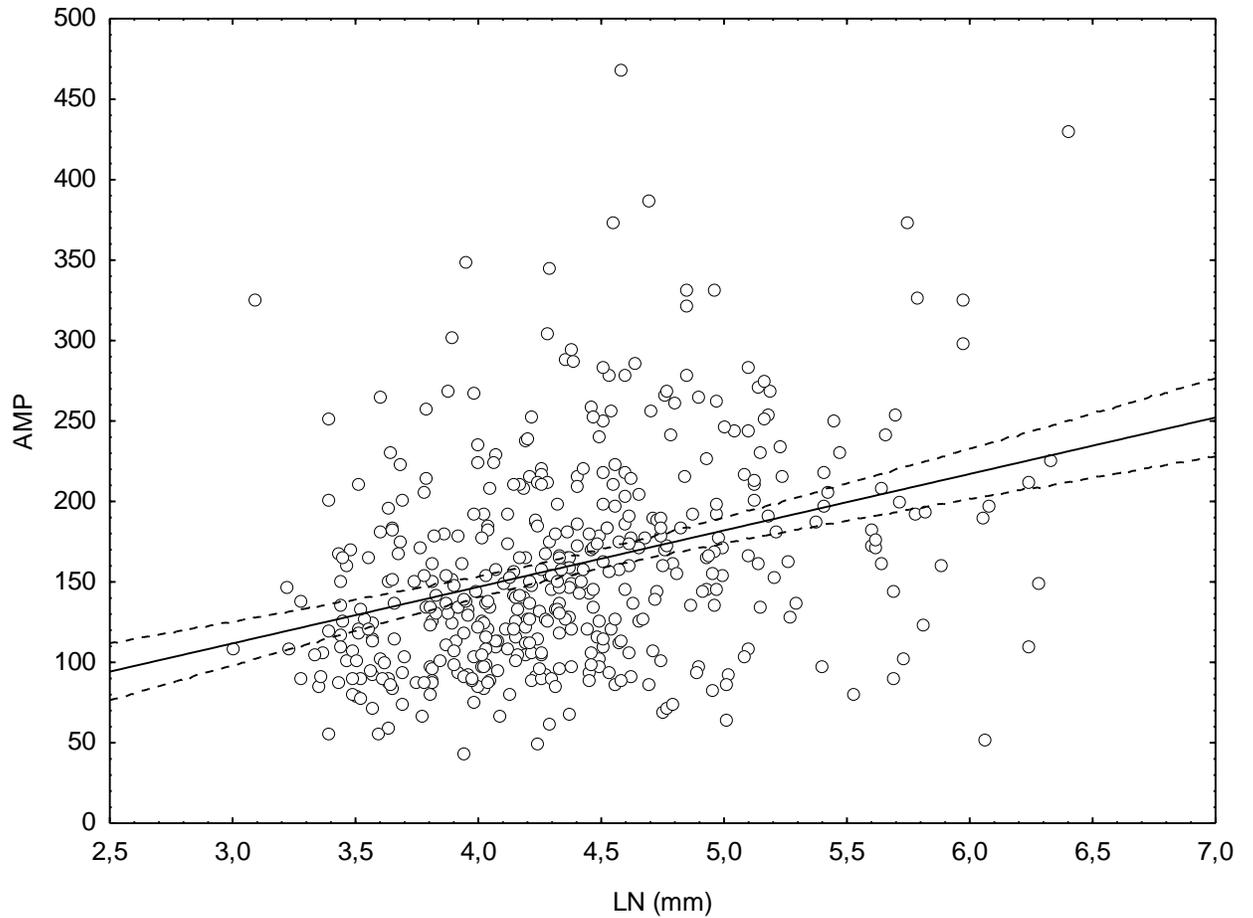


Figura 7. Longitud notocordal (LN mm) vs el ancho máximo de presa (AMP). La línea continua corresponde al modelo lineal $Y=6,4868+35,1017 \cdot X$. Las líneas discontinuas corresponden a los grados de confianza 95%.

Tabla 8. Resumen de los parámetros de los modelos lineales ajustados entre tamaño de larva y éxito alimentario. VTPE = volumen total de presa por estómago. LN= longitud notocordal. EE= error estándar.

Modelo	a	EE	b	EE	R ²	P
LN - VTPE	-0,049	0,0077	0,015	0,0017	0,147	<0,001
LN - AMP	6,496	20,23	35,10	4,58	0,113	<0,001

Con respecto al NPPE en la primavera del 2015, se detectaron diferencias significativas con las fases lunares (Test Kruskal-Wallis, $H_{(3,265)}=24,68$; $P<0,01$). El NPPE fue significativamente diferente entre la luna llena y el cuarto menguante, el cuarto menguante y el cuarto creciente, y entre el cuarto creciente y la luna nueva. Sin embargo, el cuarto creciente fue la fase lunar con menos presas por estómago (Figura 8). Lo mismo sucedió en la primavera 2016, el NPPE fue significativamente diferente a lo largo del ciclo lunar ($H_{(3,223)}=34,58$; $P<0,01$). Aunque en esta instancia, fue la luna nueva la fase lunar que causó la diferencia, siendo esta la que tuvo menos presas por estómago (Figura 9).

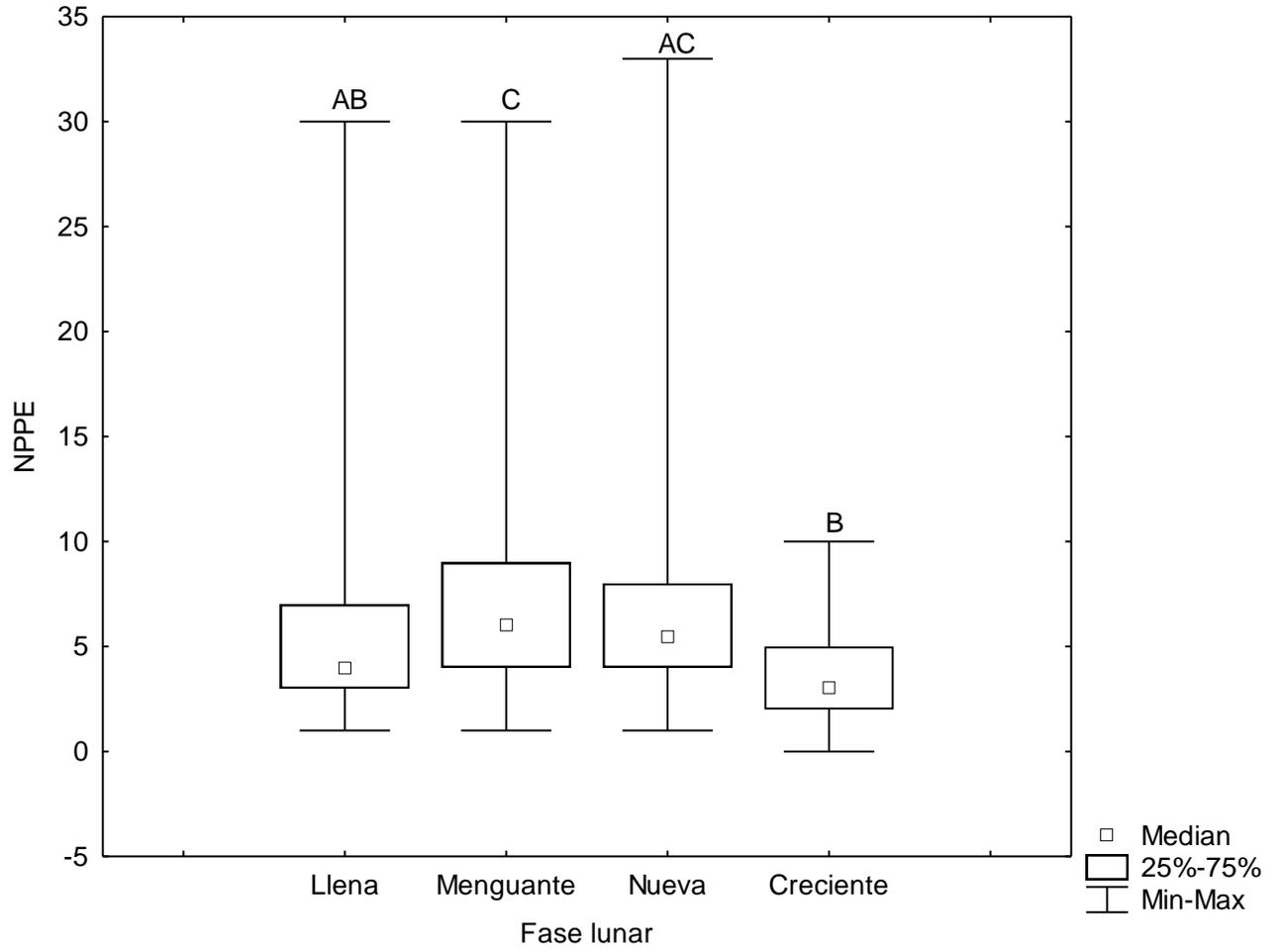


Figura 8. Comparación del número de presas por estómago (NPPE) de las larvas de *G. marmoratus* entre fases lunares. Primavera 2015.

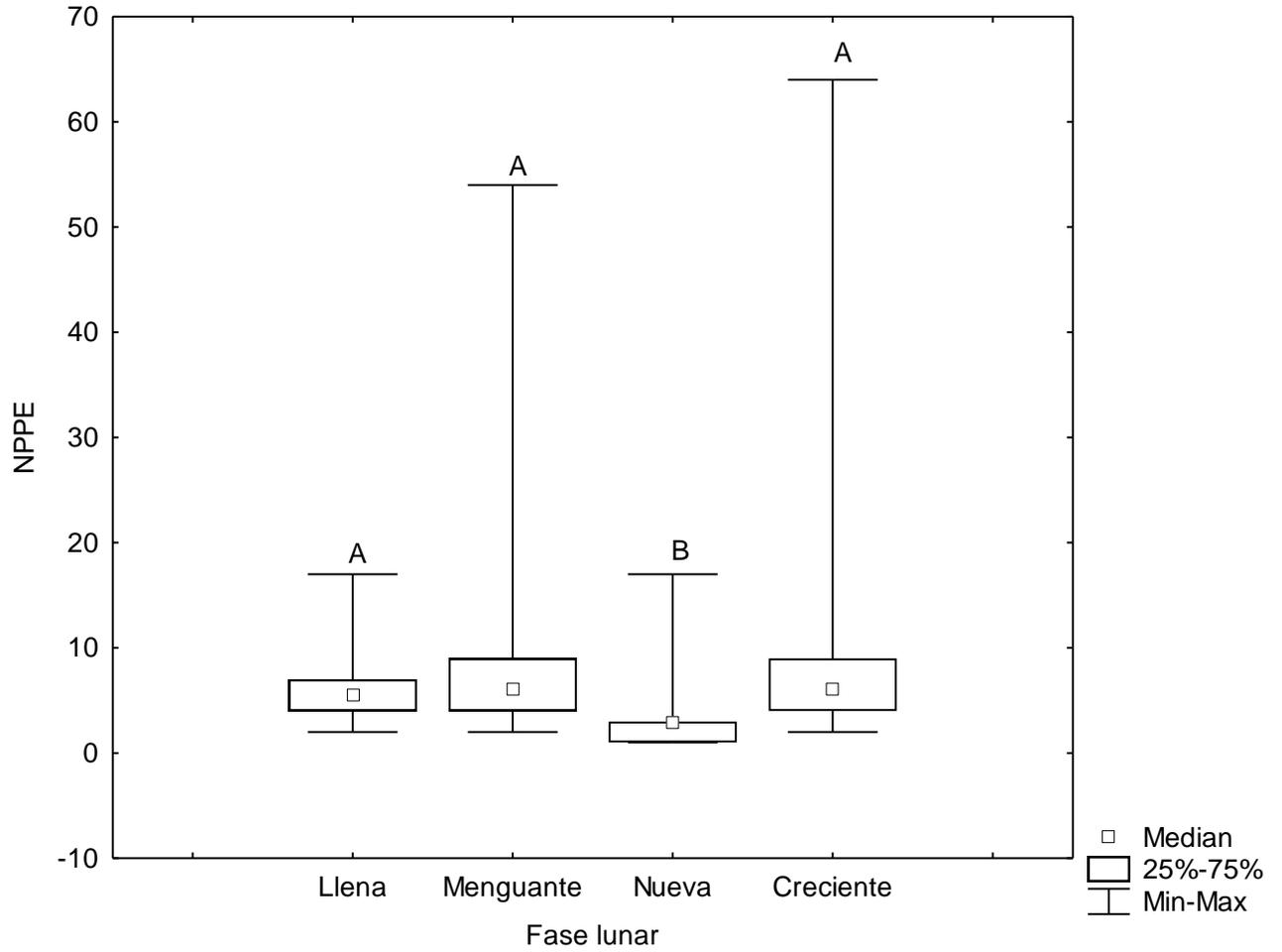


Figura 9. Comparación del número de presas por estómago (NPPE) de las larvas de *G. marmoratus* entre fases lunares. Primavera 2016.

Con respecto al VTPE, no se encontró diferencia significativa con ninguna fase lunar en ninguno de los dos años (ANCOVA F: 1,771; P= 0,1534 para la primavera 2015; F: 2,111; p=0,1001 para la primavera 2016) (Tabla 9).

Tabla 9. Resultados ANCOVA para el volumen de presa por estómago. Primavera 2015 y 2016.

Volumen ingerido 2015					
	Suma de cuadrados	GL	CM	F	P
Media ajustada:	0,0038653	3	0,00128843	1,771	0,1534
Error ajustado:	0,176101	242	0,00072769		
Total ajustado:	0,179966	245			
Volumen ingerido 2016					
Media ajustada:	0,0021588	3	0,000719601	2,111	0,1001
Error ajustado:	0,0675023	198	0,000340921		
Total ajustado:	0,0696611	201			

En cuanto al AMP, no se encontró diferencia significativa entre las fases lunares durante la primavera 2015 ($F= 0,1175$; $P=0,094$). Sin embargo, para el 2016 la luna nueva fue causante de la diferencia significativa entre las fases lunares ($F = 7,938$; $P < 0,01$) (Tabla 10). Durante la luna nueva, las presas ingeridas, fueron más anchas (Tabla 11).

Tabla 10. Resultados ANCOVA para el ancho máximo de presa. Primavera 2015 y 2016. *corresponde a diferencias significativas.

Ancho de presa 2015					
	Suma de cuadrados	GL	CM	F	P
Media ajustada:	1424,4	3	474,8	0,1175	0,9498
Error ajustado:	977969	242	4041,19		
Total ajustado:	979393	245			
Ancho de presa 2016					
Media ajustada:	75354,6	3	25118,2	7,938	*5,03E-05
Error ajustado:	626568	198	3164,48		
Total ajustado:	701922	201			

Tabla 11. Comparación del ancho máximo de presa entre fases lunares, ajustado por longitud notocordal. *indica fase lunar que generó la diferencia.

	Media	Media ajustada	Pendiente
AMP Llena	144,39	142,59	50,325
AMP Menguante	139,52	141,8	11,233
AMP Nueva	198,65	*202,28	64,993

AMP Creciente	171,73	169,85	28,319
---------------	--------	--------	--------

Oferta alimentaria

La oferta fue calculada para las larvas cypriis, nauplii de copépodos, larvas de gasterópodos, poliquetos, quistes de dinoflagelados y huevos de invertebrados. Durante la primavera del 2015 la oferta no tuvo variaciones significativas (cypriis: $H_{(3,18)} 6,35$; $p=0,09$; nauplii copépodo: $H_{(3,18)} 7,24$; $p=0,064$; larvas gasterópodos $H_{(3,18)} 2,84$; $p=0,41$; poliquetos $H_{(3,18)} 7,12$; $p=0,068$; quistes dinoflagelados $H_{(3,18)} 3,81$; $p= 0,24$; huevos invertebrados $H_{(3,18)} 5,83$; $p=0,11$) (Figura 10). Por otro lado, en la primavera del 2016, la oferta de larvas cypriis aumentó en la luna nueva ($H_{(3, 21)} 15,61$; $p= 0,001$) pero el resto de la oferta se mantuvo similar (nauplii copépodo: $H_{(3,21)} 7,90$; $p=0,048$; larvas gasterópodos $H_{(3, 21)} 7,88$; $p=0,40$; poliquetos $H_{(3, 21)} 1,15$; $p=0,76$; quistes dinoflagelados $H_{(3, 21)} 1,90$; $p= 0,44$; huevos invertebrados $H_{(3, 21)} 2,84$; $p=0,40$)(figura 11). Aunque el valor p para los nauplii de copépodo es significativo, este valor es marginal y al aplicar la corrección de Bonferroni, esta diferencia desaparece.

Cabe destacar que los ítems de poco diámetro como los quistes de dinoflagelados, los huevos de invertebrados y algunas larvas de gasterópodos, pueden estar subestimadas en la oferta debido al tipo de muestreo realizado en este estudio.

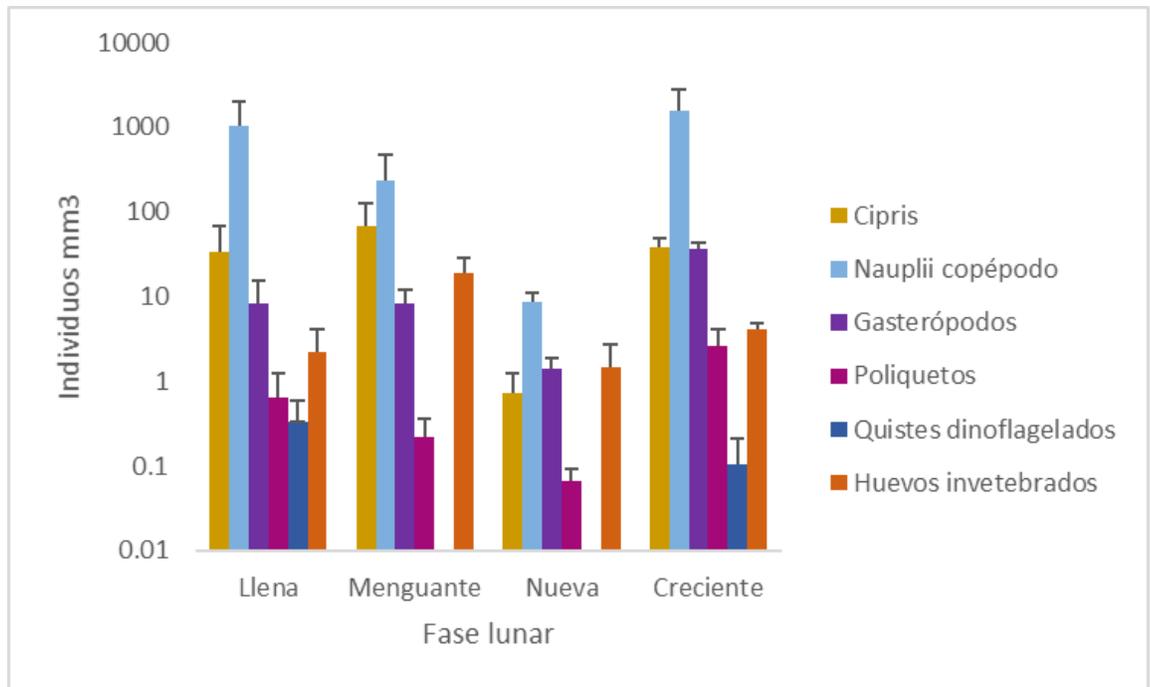


Figura 10. Oferta alimentaria por fase lunar primavera 2015. Eje Y en escala logarítmica.

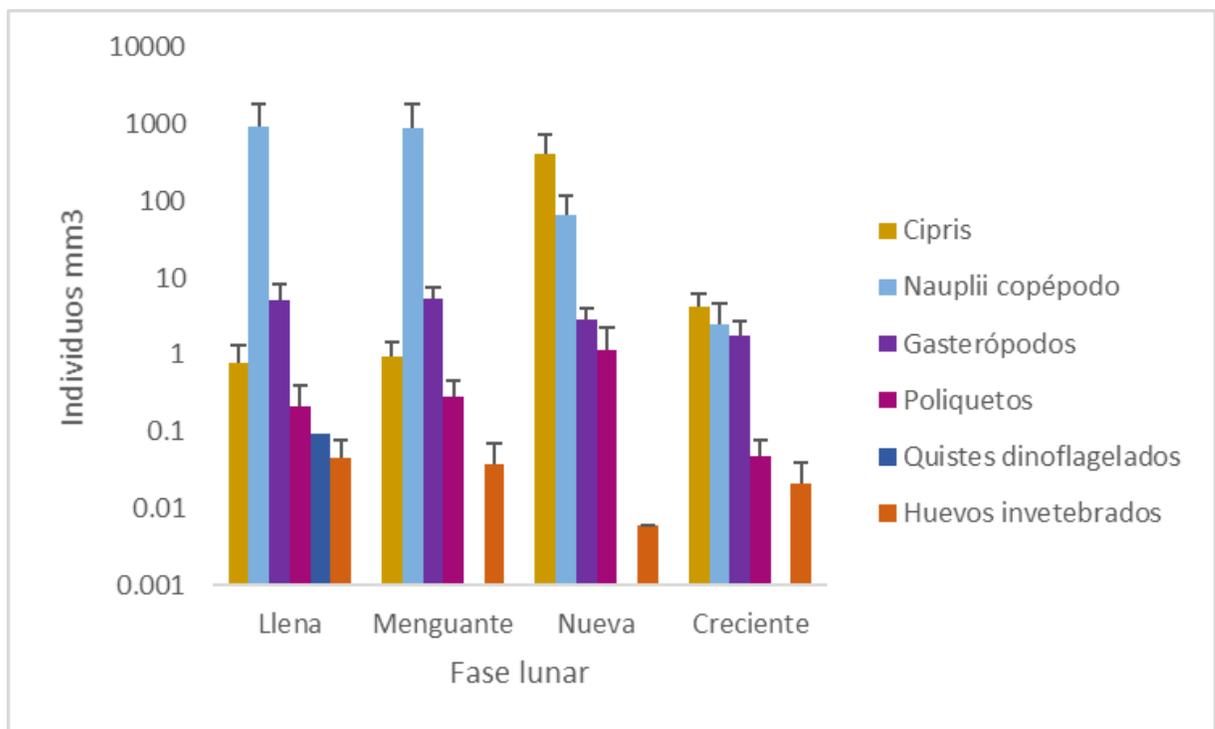


Figura 11. Oferta alimentaria por fase lunar primavera 2016. Eje Y en escala logarítmica.

Selectividad

Para realizar los cálculos de selectividad, se eliminaron los poliquetos debido a que su registro en el contenido estomacal fue presencia/ausencia.

Haciendo uso del índice E* de Vanderploeg & Scavia, se detectó una selectividad positiva hacia las larvas de gasterópodos, quistes de dinoflagelados y huevos de invertebrados (Tabla 12). Aparentemente, la selectividad por larvas de gasterópodos fue mayor en la primavera del 2015; sin embargo, no se realizó ningún test estadístico debido a que este índice no es compatible con la estadística paramétrica (Lechowicz 1982).

Tabla 12. Selectividad en la dieta de *G. marmoratus* con índice E* de Vanderploeg & Scavia por fase lunar. Primavera 2015 y 2016 • indica selectividad positiva por dicha presa (valores positivos). DAM corresponde a desviación absoluta de la mediana.

Primavera 2015										
Fase lunar	Cipris	DAM	Nauplii copépodo	DAM	Gasterópodos	DAM	Quistes dinoflagelados	DAM	Huevos invertebrados	DAM
Llena	-1	0	-0,999	0,001	•0,195	0,269	•0,262	0,255	•0,150	0,092
Menguante	-0,997	0,003	-0,981	0,014	•0,485	0,133	-1	0	-0,189	0,432
Nueva	-1	0	-0,983	0,010	•0,390	0,062	-1	0	•0,110	0,008
Creciente	-1	0	-0,995	0,005	•0,119	0,221	-1	0	0,521	0,098
Primavera 2016										
Llena	-1	0	-0,999	5,7E-05	-0,874	0,096	-0,490	0,255	•0,646	0,018
Menguante	-1	0	-0,999	0	-0,979	0	-1	0	•0,666	0
Nueva	-1	0	-0,999	0,001	•0,271	0,395	-1	0	-1	0
Creciente	-1	0	-0,999	0,001	-0,746	0,135	-1	0	-0,288	0,356

Por otro lado, se graficó el índice alpha de Chesson con el fin de realizar comparaciones estadísticas y visualizar la selectividad de manera clara. Para la primavera

del 2015 se observó una selectividad hacia los quistes de dinoflagelados durante el cuarto creciente y una leve selectividad hacia las larvas de gasterópodos durante el cuarto menguante (Figura 12). Sin embargo, al comparar la selectividad poblacional entre fases lunares, el único ítem presa que mostró diferencia fueron los huevos de invertebrados (larva cipris: $H = 2,193$; $P = 0,4174$; nauplii copépedo: $H = 4,953$; $P = 0,175$; larva gasterópodo: $F = 1,166$; $P = 0,358$; quiste dinoflagelado: $H = 2,427$; $P = 0,371$; huevos de invertebrados; $H = 9,161$; $P = 0,001$). Esta diferencia está marcada por el cuarto creciente (cuarto creciente vs luna llena: $P = 0,003$; cuarto creciente vs cuarto menguante: $P = 0,001$; cuarto creciente vs luna nueva: $P = 0,017$). Durante esta fase lunar, aumenta la selectividad hacia los huevos de invertebrados. En la primavera del 2016 se observa una alta preferencia hacia los huevos de invertebrados durante la luna llena y el cuarto menguante, y una leve selectividad hacia las larvas de gasterópodos durante la luna nueva (Figura 13). Sin embargo, al realizar análisis estadísticos, no se observaron diferencias significativas en ningún ítem presa a lo largo del ciclo lunar (larva cipris: no se encontró en los estómagos; nauplii copépedo: $H = 2,561$; $P = 0,4371$; larva gasterópodo: $H = 4,933$; $P = 0,173$; quiste dinoflagelado: $H = 1,421$; $P = 0,5171$; huevos de invertebrados; $H = 3,129$; $P = 0,3117$).

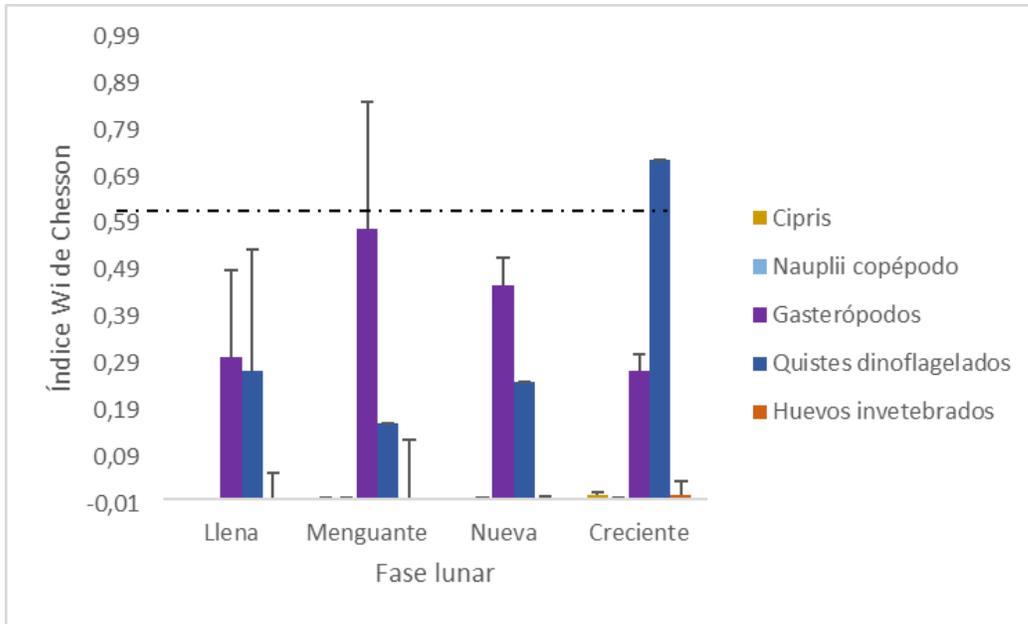


Figura 12. Selectividad por fase lunar. Primavera 2015. Índice alpha de Chesson. La línea punteada indica límite de selectividad. Por encima de la línea punteada se considera preferencia por dicha presa. Por debajo de la línea punteada indica evasión hacia dicha presa.

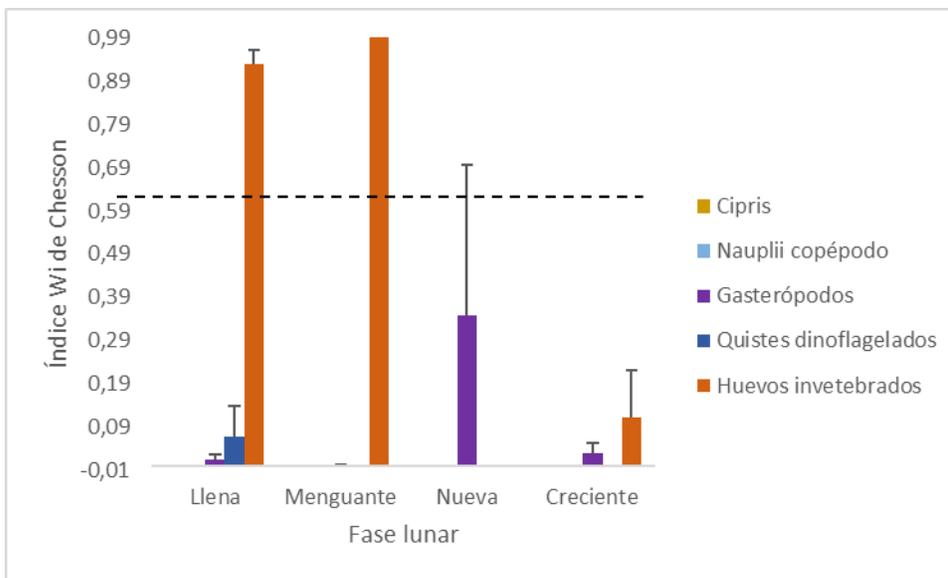


Figura 13. Selectividad por fase lunar. Primavera 2016. Índice alpha de Chesson. La línea punteada indica límite de selectividad. Por encima de la línea punteada se considera preferencia por dicha presa. Por debajo de la línea punteada indica evasión hacia dicha presa.

Comparación con temperatura

El promedio de la temperatura, la desviación estándar y la diferencia de temperatura entre superficie (5 m) y fondo (20 m), como proxy de mezcla vertical por cada fase lunar y muestreo, se pueden observar en la tabla 13. Al analizar los datos, se encontró que la temperatura promedio tiene correlación negativa con el NPPE (Tabla 14 y 15. Figura 14). Es decir, que a medida que la temperatura de la columna de agua aumenta, las larvas de pejesapos consumen menos presas. Así mismo, la DE de la temperatura se correlaciona negativamente con la riqueza de presas en los estómagos (Tabla 14 y 15. Figura 15). Con el aumento en la variabilidad de la temperatura en la columna de agua, los pejesapos ingieren menos especies de presa. Por otro lado, con el resto de variables, no existe ninguna correlación.

Tabla 13. Temperaturas (°C) medias, su desviación estándar, y diferencia de temperatura entre superficie (5 m) y fondo (20 m), como proxy de mezcla vertical, registradas por termistores a 5, 10, 15 y 20 m de profundidad, durante las 24 h del día de muestreo.

Fecha	Fase lunar	Promedio temperatura	Desviación estándar	Delta temperatura
09-28-2015	Llena	12,156	0,671	0,585
10-05-2015	Menguante	13,437	0,393	0,658
10-20-2015	Creciente	13,507	0,483	0,741
10-27-2015	Llena	14,040	0,709	1,367
11-03-2015	Menguante	12,523	0,529	1,096
11-11-2015	Nueva	12,582	0,586	1,125
09-30-2016	Nueva	13,317	1,247	0,480
10-07-2016	Creciente	12,344	0,341	0,435
10-14-2016	Llena	12,069	0,266	0,615
10-21-2016	Menguante	12,960	0,496	1,005
10-28-2016	Nueva	13,958	0,470	0,770
11-07-2016	Creciente	12,477	0,352	0,473
11-14-2016	Llena	12,026	0,389	0,804

Tabla 14. Correlación de Pearson entre variables de temperatura con indicadores de éxito alimentario; número de presas por estómago (NPPE), Volumen total de presas por estómago (VTPE), ancho máximo de presa (AMP) y riqueza de presa en los estómagos (R). P = correlación de Pearson. * valores significativos

	NPPE		VTPG		AMP		R	
	P	Valor p	P	Valor p	P	Valor p	P	Valor p
Temperatura promedio	-0,58854	*0,034347	-0,41367	0,15999	0,071739	0,81584	-0,49436	0,085929
DE Temperatura	-0,43994	0,13249	0,15692	0,60868	0,18687	0,541	-0,59884	*0,030575
Delta temperatura	0,14472	0,63713	-0,41903	0,15409	-0,49505	0,085423	0,040534	0,8954

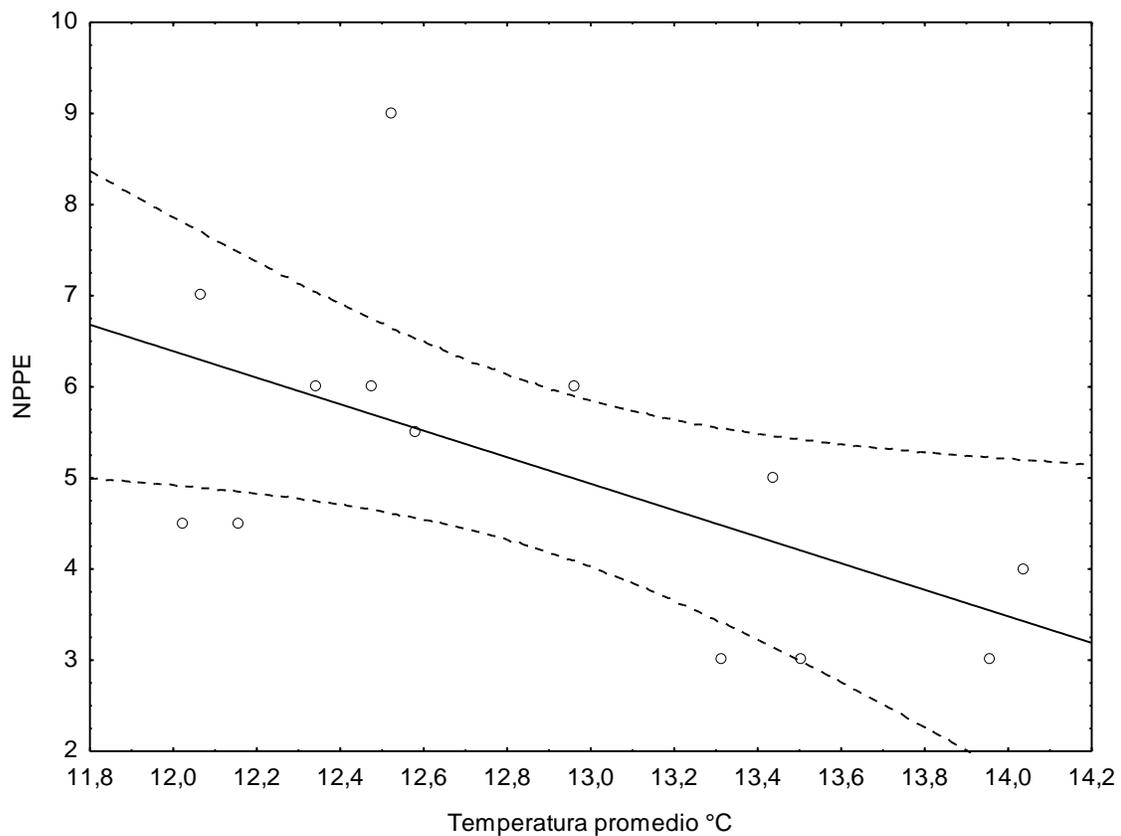


Figura 14. Temperatura promedio °C vs el número de presas por estómago (NPPE). La línea continua corresponde al modelo lineal $Y=23,8485-1,4548 \cdot X$. Las líneas discontinuas corresponden a los grados de confianza 95%.

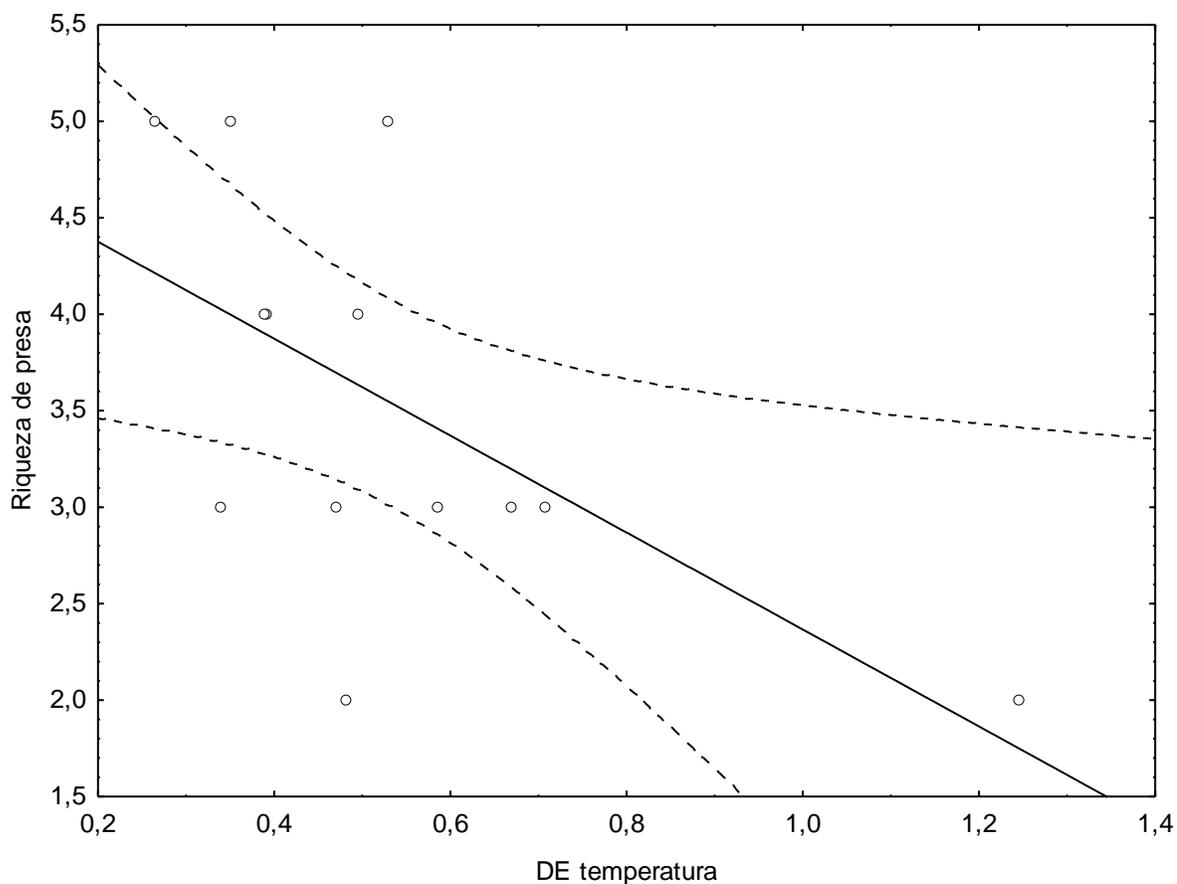


Figura 15. Desviación estándar de la temperatura vs la riqueza de presa en los estómagos. La línea continua corresponde al modelo lineal $Y=4,8784-2,5121*X$. Las líneas discontinuas corresponden a los grados de confianza 95%.

Tabla 15. Resumen de los parámetros de los modelos lineales ajustados entre temperatura y éxito alimentario. Temp prom= temperatura promedio. NPPE = número de presas por estómago. DE temp= desviación estándar de la temperatura. R= riqueza de presa en los estómagos. Ee= error estándar.

Modelo	a	ee	b	ee	R ²	P
Temp prom-NPPE	23,848	7,769	-1,454	0,0602	0,346	0,346
DE temp-R	4,878	0,592	-2,512	1,012	0,358	0,030

DISCUSIÓN

Alimentación de larvas en preflexión de *Gobiexos marmoratus*

La dieta de las larvas en preflexión de *G. marmoratus* es relativamente homogénea. Ésta se compone principalmente de gasterópodos y huevos de invertebrados y presentan selectividad por dichas presas. A lo largo de su ontogenia, *G. marmoratus* mantiene una dieta carnívora. En este estudio se encontró que, durante el estado larval se alimenta principalmente de gasterópodos y huevos de invertebrados. En los estados juvenil y adulto, la dieta está compuesta en gran porcentaje por anfípodos, decápodos y moluscos como *Astrolitorina araucana* y *Tegula atra* (Muñoz & Ojeda 1997; Pardo-Gandarillas *et al* 2004).

Muñoz & Ojeda (1997) describen a *G. marmoratus* como un depredador activo, sugiriendo que persiguen a su presa. Mientras que *Sicyases sanguineus*, una especie simpátrica, es un depredador pasivo, que ramonea sobre macroalgas. Interesantemente los autores Pardo-Gandarillas *et al.* (2004) describieron a *G. marmoratus* como depredador de juveniles de *S. sanguineus*.

Las larvas de *S. sanguineus* en preflexión, son muy similares a las larvas en preflexión de *G. marmoratus* en cuanto a morfología. Estas se diferencian por el número y distribución de pigmentos en la zona cefálica-dorsal de la larva; *S. sanguineus* tiene dos filas de pigmentos mientras *G. marmoratus* solo tiene una (Perez 1981). En esta fase larval, la dieta también es muy similar en general; ambas especies consumen las mismas presas, pero a diferentes importancias relativas. En larvas en preflexión, las presas que dominan en *S. sanguineus* son los nauplii de copépodos y los nauplii de cirripedios, mientras que en *G.*

marmoratus dominan las larvas de gasterópodos y los huevos de invertebrados. A medida que van creciendo, van prefiriendo otro tipo de presas. *S. sanguineus* depreda sobre copépodos y algas, mientras que *G. marmoratus* prefiere los anfípodos, crustáceos y moluscos lo que indicaría que ambas especies no compiten por alimento (Muñoz & Ojeda 1997; Pardo-Gandarillas *et al* 2004; Bernal-Duran 2017).

Otras larvas de peces de Chile central, como los peces epipelágicos *Sardinops sagax*, *Strangomera bentincki*, *Ethmidium maculatum* y *Engraulis ringens* se alimentan principalmente de huevos y nauplii de copépodos (Llanos *et al.* 1996). *G. marmoratus* ingiere nauplii de copépodos, pero no como presa principal. Esto puede deberse a la distribución espacial de las larvas de pejesapo. Las larvas *G. marmoratus* forman parte de ensambles larvales que se distribuyen cerca a la costa, donde la batimetría no supera los 30 m. Sin embargo, los ensambles de las larvas de *S. sagax*, *S. bentincki*, *E. maculatum* y *E. ringens* se sitúan sobre la plataforma continental, donde la batimetría oscila entre 30-60 m (Hernandez-Miranda *et al.* 2003). Esta distribución de los ensambles larvales podría estar limitando la competencia no solo de espacio, si no de alimentación.

Cabe preguntarse entonces, ¿cómo los pejesapos ingieren los gasterópodos? Los pejesapos adultos de *S. sanguineus*, tienen cuatro incisivos largos y cuatro dientes caniniformes más cortos en la mandíbula inferior que introduce debajo de la concha de los gasterópodos adheridos a las rocas. Ejerciendo fuerza los despega del sustrato y los ingiere (Paine & Palmer 1978). Aún no se ha descrito el mecanismo de alimentación de *G. marmoratus*, pero al tener una dieta similar, este mecanismo descrito debería ser similar. Sin embargo, *G. marmoratus* tiene mayor número de dientes que *S. sanguineus* tanto en la mandíbula superior como en la inferior (De Buen 1960). Esto explicaría la descripción de

G. marmoratus como depredador activo (Muñoz & Ojeda 1997) y su capacidad para ingerir presas tan duras y resistentes como las conchas de larvas y adultos de gasterópodos.

Las larvas de peces en general, al no haber desarrollado dientes aún, succionan sus presas (Lauder 1980). Drost *et al.* (1986) calculó la velocidad de ingestión de la presa a la cavidad bucal de una larva de *Cyprinus carpio*, de tamaño similar a las larvas de *G. marmoratus* analizadas en este estudio, y fue de $0,3 \text{ m s}^{-1}$. Por otro lado, un estudio en larvas de gasterópodos (Chan *et al.* 2013) indicó que a medida que las larvas se acercan al asentamiento, disminuyen la velocidad de nado. Teniendo como referencia los estudios mencionado anteriormente, se calculó la velocidad de nado que las larvas de gasterópodos pudieron haber tenido, resultando en $0,00014 \text{ m s}^{-1}$. Esto facilitaría su depredación por parte de las larvas de *G. marmoratus* y explicaría la selectividad hacia esta presa.

Éxito alimentario y efecto de la luminosidad

La combinación de los factores como la luminosidad de la luna, la disponibilidad de presa en el ambiente y las condiciones en la columna de agua, pueden explicar las variaciones temporales en los hábitos de alimentación y la ecología trófica de las larvas de *G. marmoratus* a lo largo del ciclo lunar. En este estudio se encontró que hubo una relación positiva entre la longitud notocordal con el VTPE y el AMP. Por lo tanto, a medida que la larva aumenta su tamaño, ingiere mayor volumen de presas y estas son más anchas. En *S. sanguineus* ocurre lo mismo con el VTPE, lo que sugiere que a medida que las larvas de pejesapos crecen, prefieren presas más grandes, en vez de ingerir mayor cantidad de presas (Bernal-Duran & Landaeta 2017). Por otro lado, no se encontró diferencias significativas en el VTPE a lo largo del ciclo lunar, sugiriendo que este factor

físico no influyó en el volumen de presas que ingieren las larvas. Éstas ingirieron menos cantidad de presas durante el cuarto creciente de la primavera del 2015, y durante la luna nueva de la primavera del 2016, coincidiendo con la disminución de la incidencia alimentaria en ambos años. Esto sugiere que la falta de luminosidad afecta negativamente el éxito alimentario. Aunque podría haber una estrategia de alimentación donde al ingerir menos presas, estas son más grandes. Sin embargo, se sugiere tomar en cuenta más ciclos lunares en posteriores estudios.

Se observó una influencia positiva de la luminosidad de la luna en la dieta de *G. marmoratus*, específicamente, la incidencia alimentaria; no solo durante la luna llena, también durante el cuarto menguante. Last (1978) sugirió que existe un aumento en la alimentación de las larvas de *Merlangius merlangus*, y *Trisopterus luscus* en el este del Canal de la Mancha y en el sur del Mar del Norte durante la luna llena. Así mismo, Farbridge & Leatherland (1987) encontraron que la ingesta de alimento y la tasa de crecimiento en cuanto a la masa corporal del salmón coho, *Oncorhynchus kisutch*, se asocia a un patrón lunar. Por otro lado, las altas abundancias larvales de *G. marmoratus*, *S. sanguineus* y *Sebastes oculatus* encontradas por Diaz-Astudillo *et al.* (2017) durante la luna llena, coincide con la hipótesis planteada por Hernandez-León (2008) y este estudio; sugiriendo que estas larvas sí están subiendo a la superficie para alimentarse durante la luna llena. Sin embargo, la falta de luminosidad de la luna, en el caso de *G. marmoratus*, afecta negativamente el éxito alimentario en aguas templadas. Es probable, a la turbidez causada por los blooms fitoplanctónicos típicos de esta época (Wieters *et. Al* 2003), la poca o nula luminosidad que puede aportar el cuarto creciente o la luna nueva, afectará el paso de luz a través de la columna de agua y, por ende, el éxito en la alimentación.

Probablemente, la oscuridad de la luna nueva redujo la incidencia alimentaria y el número de presas ingeridas, sin embargo, no evitó que las larvas de *G. marmoratus* se alimentaran. Durante la luna nueva, ingirieron presas más grandes, especialmente larvas de gasterópodos. Algunos organismos planctónicos aumentan su actividad reproductiva y de alimentación durante la oscuridad (Gerrish *et al.* 2009) sin embargo, las larvas de gasterópodos nadan hacia la superficie (Manríquez & Castilla, 2011). Aunque la oscuridad traiga limitaciones en cuanto a la detección visual de la presa por parte de las larvas de peces, el aumento en el nado del microzooplancton favorece la interacción depredador-presa (Rothschild & Osborn, 1988; MacKenzie & Kiørboe, 1995).

Por otro lado, Batty *et al.* (1986, 1990) encontró que las larvas del arenque *Clupea harengus* disminuyen la velocidad de nado en la oscuridad, y debido a esto, disminuye la tasa de captura. Así mismo encontró que en la oscuridad, las larvas “filtran” las presas y sólo las ingieren “mordiéndolo” si la presa es grande. Este comportamiento sustenta y explica el decremento en la incidencia alimentaria de las larvas de *G. marmoratus* durante el cuarto creciente y la luna nueva de la primavera del 2015 y 2016, respectivamente. Así mismo, expone como otros peces acuden a la misma estrategia de alimentación cuando la luz es escasa.

La influencia lunar en la alimentación de *G. marmoratus* no fue causada sólo por la iluminación, sino también por las mareas. En la primavera del 2015, las larvas de gasterópodos aumentaron en importancia en el contenido estomacal durante las sicigias, mientras los huevos de invertebrados y nauplii de copépodos aumentaron durante las cuadraturas. Así mismo, en el estuario de Goiana, Brasil, Lima & Barletta (2016)

encontraron que la disponibilidad de presa varía con la luna y la marea, influyendo en la dieta de larvas de engráulidos.

Durante la primavera, el aumento en un rango estrecho (12-14°C) de la temperatura del agua, afectó negativamente el éxito alimentario de las larvas de *G. marmoratus*. En Chile, la primavera se caracteriza por una termoclina marcada a los 10 m, producida por el aumento de la radiación solar (Narváez *et al.* 2004; Díaz-Astudillo *et al.* 2017). Además, los vientos predominantes oeste-suroeste causan surgencia en la región, moviendo el agua a lo largo de la costa en El Quisco, lo que produce un enfriamiento en la columna de agua (Narváez *et al.* 2004). Por lo tanto, el aumento en la temperatura durante la primavera puede producirse debido a una disminución en los vientos que favorecen la surgencia. Cuando la surgencia se ve reducida, hay un aumento en el microzooplancton y en copépodos calanoideos (Peterson *et al.* 1988), los cuales no son presas preferidas por las larvas de *G. marmoratus*, lo que parcialmente podría explicar la disminución en la ingesta de presas en aguas más cálidas.

Finalmente, en oposición a la hipótesis planteada por Hernández-León (2008), la luminosidad de la luna no juega un rol tan importante en aguas templadas como lo es en aguas tropicales. Se esperaba un aumento numérico y volumétrico de las presas, la ingesta de presas más anchas y un aumento en la selectividad durante la luna llena debido a mayor luminosidad. Sin embargo, se encontró que el volumen de presas no es afectado por la forzante lunar, y la falta de luminosidad durante la luna nueva y el cuarto creciente fueron causante de la disminución en el éxito alimentario. En cuanto a la selectividad, sólo se encontró un aumento en la selectividad de huevos de invertebrados durante el cuarto

creciente. Sin embargo, el cálculo de la oferta ambiental puede estar sesgado por el tipo de muestreo y por lo tanto la selectividad en este estudio es sólo una aproximación.

El hecho de haber estudiado sólo larvas en preflexión, puede tener impacto en el rechazo de la hipótesis planteada por Hernández-León (2008), debido a que este autor, sugiere que la luminosidad de la luna es suficiente para causar un aumento en la alimentación sólo en larvas de 10-15 días de edad. En este estudio no se estimó la edad, sin embargo, usando el modelo de crecimiento por Contreras *et al.* (2013), las larvas de *G. marmoratus* en este estudio pudieron haber tenido 0-12 días de edad. Esto sugiere que aún queda por ver el efecto de la forzante lunar en el éxito alimentario de individuos de *G. marmoratus* más grandes.

CONCLUSIONES

- Las larvas en preflexión de *G. marmoratus* se alimentan principalmente de larvas de gasterópodos, quistes de dinoflagelados y huevos de invertebrados.
- Las larvas en preflexión de *G. marmoratus* ingieren presas más grandes a medida que crecen.
- Se rechaza la hipótesis de Hernández-León (2008) que predice que la alimentación en larvas de peces aumenta con la luna llena.
- En este estudio, la falta de luminosidad de la luna causa un efecto negativo en el éxito alimentario.
- Durante la luna nueva y el cuarto creciente, las larvas de *G. marmoratus* ingieren menos presas, pero estas son más anchas, insinuando una posible estrategia de alimentación.
- La temperatura en la columna de agua es un factor que también puede estar afectando el éxito alimentario. Con el aumento de la temperatura, las larvas de *G. marmoratus* ingieren menos presas.

BIBLIOGRAFÍA

- **Batty R S, J H S Blaxter & D A Libby. 1986.** Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark. *Marine Biology* 91: 371-376.
- **Batty R S, J H S Blaxter & J M Richard. 1990.** Light intensity and feeding behavior of herring *Clupea harengus*. *Marine Biology* 107: 383-388.
- **Bécognée P, C Almeida, A Barrera, A Hernández-Guerra & S Hernández-León. 2006.** Annual cycle of clupeiform larvae around Gran Canaria Island, Canary Islands. *Fisheries Oceanography*, 15(4): 293–300.
- **Bernal-Durán V & M Landaeta. 2017.** Feeding variations and shape changes of a temperate reef clingfish during its early ontogeny. *Scientia Marina* 81(2): 205-215.
- **Briggs J. 1955.** A monograph of the clingfishes (order Xenopterygii). Stanford Ichthyological bulletin Vol 6, 224 pp. Natural History Museum of Stanford University, Stanford.
- **Cass-Calay SL. 2003.** The feeding ecology of larval Pacific hake (*Merluccius productus*) in the California Current region: an updated approach using a combined OPCMOCNES to estimate prey biovolume. *Fisheries Oceanography* 12(1): 34-48.
- **Castro L R & M F Landaeta. 2002.** Patrones de distribución y acumulación larval en torno de las islas oceánicas: Islas de Pascua y Salas y Gómez. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 25(1): 131-145.
- **Castro P & M E Huber. 2007.** *Biología Marina*, 512 pp. Mcgraw-hill interamericana, España.

- **Chan K, H Jiang & D Padilla. 2013.** Swimming Speed of Larval Snail Does Not Correlate with Size and Ciliary Beat Frequency. *PLoS ONE* 8 (12): e82764.
- **Clarke T A. 1973.** Some aspects of the ecology of lanternfishes (myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fishery bulletin*, 71: 401-434.
- **Contreras JE, MF Landaeta, G Plaza, FP Ojeda & CA Bustos. 2013.** The contrasting hatching patterns and larval growth of two sympatric clingfishes inferred by otolith microstructure analysis. *Marine and Freshwater Research* 64 (2): 157-167.
- **Cortés E. 1997.** A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726-738.
- **De Buen F. 1960.** Los Peje-sapos (familia Gobiesocidae) en Chile. *Revista de Biología Marina* 10(1-3): 69-82.
- **Díaz-Astudillo M, M Castillo, M Cáceres, G Plaza, & M Landaeta. 2017.** Oceanographic and lunar forcing affects nearshore larval fish assemblages from temperate rocky reefs. *Marine Biology Research* 13 (10): 1015-1026.
- **Drost M R & J G M Boogaart. 1986.** The energetics of feeding strikes in larval carp, *Cyprinus carpio*. *Journal of Fish Biology*, 29(3): 371–379.
- **Farbridge K J & J F Leatherland. 1987.** Lunar cycles of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. II. Scale amino acid uptake, nucleic acids, metabolic reserves and plasma thyroid hormones. *Journal of Experimental Biology* 129: 179-189.

- **Frédérich B, D Adriaens & P Vandewalle. 2008.** Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 92–105.
- **Fishbase. 2013.** 28 Species of Family Gobiesocidae with Genus *Gobiesox* (Clingfishes and singleslits).[en line]
<http://www.fishbase.org/identification/SpeciesList.php?genus=Gobiesox#result>
- **Gerrish G A, J G Morin, T J Rivers & Z Patrawala. 2009.** Darkness as an ecological resource: the role of light in partitioning the nocturnal niche. *Oecologia* 160: 525-536.
- **Gliwicz M Z. 1986.** Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, 320(6064), 746–748.
- **Günther A. 1861.** Catalogue of the fishes in the British museum Vol III, 586 pp. Order of the Trustees, Londres.
- **Hernandez-León S. 2008.** Natural variability of fisheries and lunar illumination: a hypothesis. *Fish and Fisheries* 9: 138–154.
- **Hernández-Miranda E, AT Palma & FP Ojeda. 2003.** Larval fish assemblages in nearshore coastal waters off central Chile: Temporal and spatial patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 1075-1092.
- **Hettler W F Jr, & A J Chester. 1990.** Temporal distribution of ichthyoplankton near Beaufort Inlet, North Carolina. *Marine Ecology Progress Series*, 68:157-168.

- **Hilder P E, J M Cobcroft & S C Battaglione. 2016.** Factors affecting the feeding response of larval southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii* (Castelnau, 1872). *Aquaculture Research*, 48(6): 2752–2766.
- **Kogan M. 2005.** Estudio de la composición específica, abundancia y distribución espacial del microzooplancton (protozoos y micrometazoos) en el estuario del río de La Plata (Argentina-Uruguay). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 186 pp.
- **Landaeta MF, N Suárez-Donoso, C Bustos & F Balbontín. 2011.** Feeding habits of larval *Maurolicus parvipinnis* (Pisces: Sternoptychidae) in Patagonian fjords. *Journal of Plankton Research* 33(12): 1813-1824.
- **Last J M. 1978.** The food of three species of gadoid larvae in the Eastern English Channel and Southern North Sea. *Marine Biology*, 48(4): 377–386.
- **Lauder G. 1980.** The suction feeding mechanism in sun-fishes (Lepomis): an experimental analysis. *Journal of Experimental Biology* 88: 49–72.
- **Lechowicz M. 1982.** The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30.
- **Lima A & M Barletta. 2016.** Lunar influence on prey availability, diet shifts and niche overlap between Engraulidae larvae in tropical mangrove creeks. *Journal of Fish Biology* 89(4): 2133-2152.
- **Llanos A, G Herrera & P Bernal. 1996.** Análisis del tamaño de las presas en la dieta de las larvas de cuatro clupeiformes en un área costera de Chile central. *Scientia Marina* 60(4): 435-442.

- **MacKenzie BR & T Kiørboe. 1995.** Encounter rates and swimming behavior of pause-travel and cruise larval fish predators in calm and turbulent laboratory environments. *Limnology and Oceanography* 40(7): 1278-1289.
- **Mann K H & J R N Lazier. 2006.** Biological-physical interactions in the Ocean. Dynamics of marine ecosystems, third edition, Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- **Manríquez PH & JC Castilla. 2011.** Behavioural traits of competent *Concholepas concholepas* (loco) larvae. *Marine Ecology Progress Series* 430: 207-221.
- **McCully J G. 2007.** Beyond the moon: A conversational, common sense guide to understanding the tides, 285 pp. World Scientific Publishing, Hackensack.
- **Morote E, M P Olivar, A Bozzano, F Villate & I Uriarte. 2011.** Feeding selectivity in larvae of the European hake (*Merluccius merluccius*) in relation to ontogeny and visual capabilities. *Marine Biology*, 158(6): 1349–1361.
- **Moser H. 1996.** Atlas N° 33: The early stages of fishes in the California Current region, 1517 pp. Allen Press, Kansas.
- **Muñoz A A & F P Ojeda. 1997.** *Environmental Biology of Fishes*, 49(4): 471–479.
- **Narváez D, E Poulin, G Leiva, E Hernández, J Castilla & S Navarrete. 2004.** Seasonal and spatial variation of nearshore hydrographic conditions in central Chile. *Continental Shelf Research* 24: 279-292.
- **Naylor E. 2015.** Moonstruck: How lunar cycles affect life, 257 pp. Oxford University press, Reino Unido.

- **Nelson J. 2006.** Fishes of the world fourth edition, 601 pp. John Wiley & Sons, inc, Hoboken.
- **Oliveira C, M T Dinis, F Soares, E Cabrita, P Pousão-Ferreira & F J Sánchez-Vázquez. 2009.** Lunar and daily spawning rhythms of Senegal sole *Solea senegalensis*. Journal of Fish Biology, 75(1): 61–74.
- **Paine R & A Palmer. 1978.** *Sicyases sanguineus*: A unique trophic generalist from the Chilean intertidal zone. Copeia 1: 75-81.
- **Pardo-Gandarillas C, F García & M George-Nascimento. 2004.** La dieta y fauna de endoparásitos del pejesapo *Gobiesox marmoratus* Jenyns, 1842 (Pisces: Gobiesocidae) en el litoral central de Chile están conectadas pero no correlacionadas. Revista Chilena de Historia Natural 77: 627-637.
- **Pérez R. 1981.** Desarrollo embrionario y larval de los pejesapos *Sicyases sanguineus* y *Gobiesox marmoratus* en la bahía del Valparaíso, Chile, con notas sobre su reproducción (Gobiesocidae: pisces). Investigaciones Marinas 9 (1-2): 1-24 pp.
- **Peterson W & S Ausubel. 1984.** Diets and selective feeding by larvae of Atlantic mackerel *Scomber scombrus* on zooplankton. Marine Ecology Progress Series 17: 65-75.
- **Peterson W T, D F Arcos, G B McManus, H Dam, D Bellantoni, T Johnson & P Tiselius. 1988.** The nearshore zone during coastal upwelling: Daily variability and coupling between primary and secondary production off Central Chile. Progress in Oceanography 20(1): 1-40.

- **Quijada P & C Cáceres. 2000.** Patrones de abundancia, composición trófica y distribución espacial del ensamble de peces de la zona centro sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73(4): 739-747.
- **Randall J. 2005.** Reef and shore fishes of the south Pacific, 707 pp. University of Hawai'i Press, Honolulu.
- **Rothschild B J & T R Osborn. 1988.** Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research* 10(3): 465-474.
- **Sassa C & K Kawaguchi. 2005.** Larval feeding habits of *Diaphus theta*, *Protomyctophum thompsoni*, and *Tarletonbeania taylori* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific, 298: 261-276.
- **Sun J & D Liu. 2003.** Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25(11): 1331-1346.
- **Takemura A, M S Rahman & Y J Park. 2010.** External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *Journal of Fish Biology*, 76(1): 7–26.
- **Wieters E A, D M Kaplan, S A Navarrete, A Sotomayor, J Largier, K J Nielsen & F Véliz. 2003.** Alongshore and temporal variability in chlorophyll a concentration in Chilean nearshore waters. *Marine Ecology Progress Series*, 249: 93-105.
- **Zaret T M, & Suffern J S. 1976.** Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography*, 21(6): 804–813.