

Informe final publicable de proyecto

Especialización trófica individual: sus causas y su impacto en el nicho poblacional

Código de proyecto ANII: FCE_1_2019_1_156387

Fecha de cierre de proyecto: 01/09/2022

FRANCO TRECUCU, Valentina (Responsable Técnico - Científico)
NAYA MONTEVERDE, Daniel (Co-Responsable Técnico-Científico)
SEPÚLVEDA, Maritza (Investigador)
CÁRDENAS, Susana (Investigador)
CRESPO, Enrique Alberto (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. FACULTAD DE CIENCIAS (Institución Proponente) \\
INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA, UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE (FURG) \\ FACULTAD DE ARTES, UDELAR \\
FACULTAD DE CIENCIAS SOCIALES, UDELAR \\ UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA \\
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO \\
CENTRO NACIONAL PATAGÓNICO (CENPAT), CENTRO CIENTÍFICO TECNOLÓGICO DEL CONSEJO NACIONAL DE
INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TÉCNICAS (CONICET)

Resumen del proyecto

Conocer la dieta de las especies nativas no solo es relevante para su conservación y manejo, sino que nos permite conocer las relaciones alimenticias que ocurren entre las diferentes especies que forman una comunidad. Existen una gran cantidad de conexiones y cualquier cambio en abundancia o desaparición de alguna de las especies, puede acarrear efectos en cascada a lo largo de toda la comunidad. Además en muchas poblaciones, los individuos consumen diferentes subconjuntos del total de recursos utilizados por la población, lo que se define como especialización trófica individual. Este proyecto aporta conocimiento en esta área de la ecología, ya sea poniendo a prueba y dando soporte empírico a hipótesis previamente planteadas, como realizando aportes metodológicos para futuros estudios en ésta área (por medio de poblaciones simuladas) y finalmente aportando conocimiento sobre la ecología trófica en poblaciones naturales de lobos y leones marinos a lo largo de su distribución en América del Sur. En el área de investigación el aporte se tradujo en la publicación de 3 artículos científicos y 3 más que se están elaborando. En el área de formación de recursos humanos, se formó un estudiante de maestría y una estudiante de grado en Uruguay, y se colaboró con una tesis doctoral en Perú. En el área de extensión y difusión, se propuso y dictó un Espacio de formación integral en Facultad de Ciencias, en el que participaron 28 estudiantes universitarios de más de 8 servicios, de donde surgen de manera co-creada con niñas y niños de una escuela de Malvín Norte, 5 juegos físicos que transmiten conceptos ecológicos, así como información sobre ambientes y especies nativas de nuestro país.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias Biológicas / Ecología / Ecología trófica / especialización individual

Palabras clave: Especialización individual / Análisis de isótopos estables / Amplitud de nicho poblacional /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

Estudiar y comprender la diversificación fenotípica, así como las fuerzas que la generan y la mantienen, es un eje central en Ecología y Evolución. La heterogeneidad del ambiente en general, y de los recursos bióticos en particular, puede afectar las decisiones que toman los organismos, determinando aspectos fisiológicos, de historia de vida y del uso del hábitat, entre otros. En relación al uso de los recursos tróficos, históricamente se consideraba que los individuos de una misma población eran ecológicamente equivalentes [1,2]. No obstante, en muchas poblaciones, los individuos consumen diferentes subconjuntos del total de recursos utilizados por la población, lo que se define como especialización trófica individual (ITS) (Figura 1) [3,4,5]. De acuerdo a la Teoría de Forrajeo Óptimo [6], los individuos prefieren los recursos que les brindan mayor retorno energético, siempre que puedan invertir el tiempo de búsqueda y manipulación de los mismos. La variación fenotípica entre los individuos (debida a causas genéticas o ambientales), puede generar diferentes capacidades para detectar, capturar, manejar o digerir las presas alternativas. De esta forma, los individuos pueden diferir en el ranking de preferencia de recursos, diferenciándose entonces en su dieta. Por otro lado, distintos criterios de optimización pueden generar diferentes dietas óptimas entre los organismos [7]. Mientras algunos individuos minimizan el riesgo de depredación al alimentarse, otros son más audaces y maximizan la ingesta de energía [8]. Además, los diferentes requerimientos fisiológicos (i.e. preñez, lactancia) así como el estatus social de los individuos (dominantes vs subordinados), puede llevar a diferencias en el consumo de recursos [8] y/o afectar la capacidad para obtener los recursos óptimos [9]. Por lo tanto, la especialización individual es posible gracias a la existencia de la variación fenotípica relacionada con aspectos morfológicos, fisiológicos y conductuales.

Consecuentemente, la amplitud de nicho individual (WIC, Figura 1) así como la variación en la dieta entre individuos (BIC, Figura 1), dependen de la variación de los rasgos fenotípicos entre individuos, así como de la diversidad de los recursos disponibles (oportunidad ecológica) y de la abundancia de los mismos (potencial competencia). La diversificación trófica entre los individuos de una población fue propuesta tiempo atrás en la hipótesis de variación de nicho (HVN) [10], y posteriormente apoyada por Roughgarden [11]. La HVN propone la existencia de una correlación positiva entre la amplitud de nicho trófico poblacional (TNW) y el grado de especialización individual. No obstante, fue solo unas décadas atrás que la ITS tomó protagonismo en una diversidad de investigaciones sobre procesos ecológicos. Bolnick et al. [4] realizaron la primera revisión profunda sobre trabajos relacionados con ITS (93 especies animales), observando que la mayoría de los estudios se enfocaba en poner a prueba la hipótesis nula de que los organismos de una población utilizan los mismos recursos, siendo dicha hipótesis generalmente rechazada [4]. Esta revisión estableció un punto de inflexión en la temática, generando un incremento notorio en la cantidad de trabajos cuantitativos destinados a evaluar si los individuos de determinada/s población/es poseían algún grado de ITS [3,29,42]. La evidencia generada ha confirmado que los nichos individuales son a menudo mucho más estrechos que los de las poblaciones a las que pertenecen, respaldando las conclusiones cualitativas de Bolnick et al. [4] en

cuanto a que la ITS es sustancial y común en la naturaleza. Además se ha demostrado que la ITS puede tener importantes consecuencias en la dinámica de las poblaciones, coexistencia de especies e incluso en la estructura y dinámica de las comunidades [12,13].

Los métodos tradicionales para estudiar la dieta basados en el hallazgo de estructuras duras (i.e. fecas, contenido estomacal), presentan sesgos asociados a la degradación y/o retención diferencial de las mismas [ej. 14]. En consecuencia, estos sesgos pueden sub- o sobre- estimar las importancias relativas de los recursos consumidos, obteniéndose una visión distorsionada de la composición real de la dieta poblacional. Además, al reflejar la dieta de unos pocos (últimos) eventos alimenticios, se estima la especialización individual para una ventana temporal pequeña, lo que puede resultar en una sobre-estimación de la ITS. Por todo lo anterior, en las últimas décadas se ha incrementado el uso de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en estudios de ecología trófica de poblaciones silvestres [15,16,17]. Este crecimiento ha sido estimulado por lo práctica, precisa y económica que es la técnica [18,19], la cual se basa en que la composición isotópica del tejido del consumidor es una función de la composición isotópica de las presas que son asimiladas [20] ("somos lo que comemos"), sumado a un factor de enriquecimiento trófico (TEF) [21]. La razón de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) presenta un enriquecimiento (TEF) de entre 3 y 4‰, entre la presa y el depredador, por lo que frecuentemente se utiliza como indicador del nivel trófico [22]. En el caso del carbono ($\delta^{13}\text{C}$), su enriquecimiento es aproximadamente de 1‰ y es utilizado como indicador del origen de la productividad primaria [23]. De esta forma, esta técnica brinda información cuantitativa (i.e. rangos de valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) sobre el uso de recursos tróficos, la cual puede ser utilizada para estimar TNW [3,5,18]. Además, las mediciones repetidas sobre un tejido inerte de crecimiento continuo (e.g., dientes, vibrisas), nos brindan información sobre la dieta de un mismo individuo en diferentes momentos, permitiendo estimar el grado de especialización a nivel individual (ITS) [24].

Amplitud de nicho isotópico a nivel poblacional

Comúnmente, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ se representan de manera bivariada en un plano (bi-plot). El área ocupada por el conjunto de valores individuales en dicho espacio fue propuesta como una estimación de la amplitud de nicho poblacional (TNW) [40,41,42]. Resulta natural pensar que gran dispersión de valores individuales en el espacio isotópico, representaría una mayor diversidad en el consumo de ítems tróficos (TNW). En este contexto, poblaciones que consumen un amplio rango de presas, tendrán una mayor variación de la firma isotópica en sus tejidos, que aquellas que consumen un rango menor [18,43]. Diversas métricas han sido planteadas para estimar la amplitud de nicho isotópico a nivel comunitario [41], poblacional [18] e individual [5,43]. Para ello, resulta extremadamente relevante conocer las firmas isotópicas de los potenciales recursos consumidos, ya que la dispersión de los valores individuales puede ser el resultado de un amplio espectro de recursos utilizados, pero también de cuanto difieren en la composición isotópica dichos recursos. Por tanto, el área ocupada por las firmas isotópicas en el bi-plot $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ puede ser una medida ambigua de la TNW [18].

La ecología isotópica ha crecido notablemente en las últimas décadas, conllevando a un gran desarrollo y perfeccionamiento de distintas aproximaciones analíticas (e.g., paquetes estadísticos). En los últimos años, la TNW isotópica es estimada por medio de las elipses bayesianas (SIBER) [47]. Este método es una versión bayesiana de las métricas de Layman [41] (altamente sensibles a valores extremos), pudiendo incorporar incertidumbres asociadas a tamaños pequeños de muestra, sin ser afectadas por valores extremos [47]. Actualmente, la discusión asociada a la interpretación del nicho isotópico (elipses) como estimador de la TNW, se centra en la necesidad de conocer los recursos consumidos, así como su diversificación isotópica [18]. Sin embargo, a pesar de la cantidad de evidencia que indica que existen diferentes grados de especialización entre individuos (ITS) [4,5,48], el impacto de diferentes patrones de consumo individual en la TNW aún no ha sido considerado. Es decir, si dos poblaciones consumen los mismos recursos, pero los individuos de cada una varían en el patrón de consumo (grado de especialización), la distancia entre los valores isotópicos individuales variará y consecuentemente la TNW. Recientemente, Ingram et al. (2018) propusieron una aproximación multidimensional donde los componentes de varianza (y por tanto TNW, ITS) son estimados por medio de GLMM con cadenas de markov.

Estimaciones de especialización trófica individual

Estudios que utilizan tejidos inertes de crecimiento continuo, como es el caso de las vibrisas en pinnípedos, para la estimación de ITS son ampliamente numerosos. Sin embargo, no se han planteado la posibilidad de una asignación diferencial de las muestras. En otáridos las vibrisas pueden llegar a tener más de 40 porciones, reflejando los hábitos alimenticios de más de 3 años. En muchas ocasiones esta numerosa cantidad de muestras por individuo, limita la cantidad de individuos que pueden ser analizados. De esta forma, se plantea la posibilidad de enfocarnos en dos posibles escenarios, el escenario intra-individual, que prioriza la mayor cantidad de muestras por individuo, así como en inter-individual, que prioriza analizar un mayor número

de individuos, pero con menor detalle (menos porciones). En este sentido, nuestro proyecto pretende aportar evidencia teórica, basada en simulaciones computacionales, sobre cómo diferente asignación de las muestras así como el grado de ITS puede impactar las estimaciones de TNW por medio de isótopos estables.

Determinantes de la especialización trófica individual

Si bien la ITS ha recibido mucha atención en los últimos años [4,48,49], las causas ecológicas que la generan han sido planteadas recientemente [50,51]. Específicamente, se ha propuesto que la variación trófica individual es afectada por la competencia intra- e inter-específica, la oportunidad ecológica ("resources release") y la depredación [50]. Los antecedentes indican que la competencia intra-específica, medida como densidad o abundancia, se correlaciona positivamente con el grado de ITS [52,53,54]. Es decir, si los individuos con diversos fenotipos comparten el mismo recurso preferido (óptimo), una mayor densidad disminuiría su consumo (por competencia intra-específica), provocando que los individuos incorporen diferentes recursos alternativos, aumentando la ITS [50]. Por otro lado, se ha reportado que una mayor riqueza de especies o diversidad filogenética, potenciales indicadores de una mayor competencia inter-específica, resultan en un menor grado de ITS [51,55]. Es decir, en ausencia de un competidor interespecífico, los individuos con diferentes fenotipos tenderían a explotar distintos recursos, aumentando la ITS [49]. Finalmente, la oportunidad ecológica (diversidad de recursos disponibles) se interpreta como lo opuesto a la competencia inter-específica (i.e. liberación competitiva) y, por tanto, a mayor disponibilidad de recursos se espera mayor grado de ITS [56]. El efecto de dichos mecanismos sobre la ITS fue evaluado empíricamente en poblaciones de diferentes comunidades de anfibios [13]. Sorprendentemente, se ha reportado que la ITS puede variar hasta nueve veces entre poblaciones de la misma especie. La densidad de co-específicos fue el predictor más importante del grado de ITS a corto (contenido estomacal) y largo plazo (isótopos estables). Sin embargo, en contraste con las ideas previas, se ha encontrado que dicha interacción puede tanto aumentar como disminuir la ITS. En este sentido, el presente proyecto pretende aportar evidencia empírica sobre el efecto de la competencia intra e inter-específica y de la oportunidad ecológica sobre el grado de ITS en depredadores tope en América del Sur. De esta forma, este proyecto pretende evaluar las predicciones arriba mencionadas combinando una aproximación teórica, basada en simulaciones, con una aproximación empírica, basada en el estudio de dos especies para las que existe un buen entendimiento, tanto de la dieta como de sus tamaños poblacionales. En este sentido, al considerarse distintas poblaciones de ambas especies que co-existen a lo largo de un gradiente ambiental, se podrá evaluar la competencia intra- e inter-específica, así como distintos grados de oportunidad ecológica.

Metodología/Diseño del estudio

Objetivo 1

Pusimos a prueba la HVN en pinnípedos por medio de datos isotópicos longitudinales. Para ello recopilamos estudios que publicaron datos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para segmentos de vibrisas en pinnípedos, para estimar los componentes de varianza intra- e inter-individual, el nicho total poblacional (TNW) e ITS. Obtuvimos datos publicados de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de secciones secuenciales de bigotes de individuos pertenecientes a 14 poblaciones (9 especies). Hasta donde sabemos, este es el primer estudio que evalúa la HVN utilizando datos isotópicos longitudinales.

Debido a que se espera que los individuos de diferentes grupos de edad, sexo o morfología tengan diferentes nichos (4), se estimó el componente de varianza intra-individual (WIC) y el componente de varianza inter-individual (BIC) para cada población-sexo por separado, considerando sólo animales adultos. A partir de estos valores, estimamos el nicho poblacional ($TNW=WIC+BIC$) y el ITS, siguiendo el índice propuesto por Roughgarden (1974) (BIC/TNW). Tanto los componentes de la varianza (WIC y BIC) como el índice ITS se estimaron de dos formas diferentes. Primero, mediante un análisis multidimensional, utilizando un modelo mixto lineal generalizado, sin información previa y 23000 iteraciones, de las cuales 3000 fueron quemadas, considerando como dimensiones $d^{13}C$ y $d^{15}N$ (Ingram et al. 2018). Usamos las medias de la matriz de estructura R como el WIC, y las medias de la matriz de estructura G como el BIC, asumiendo el efecto aleatorio de los individuos (ver Ingram et al. 2018). En segundo lugar, estimamos por separado para $d^{13}C$ y $d^{15}N$, mediante la descomposición de varianzas para cada población y sexo. Evaluamos las diferencias entre sexos en BIC, WIC, TNW e ITS (multidimensional y unidimensional) mediante ANOVA. Para evaluar si las relaciones filogenéticas entre especies afectaron la correlación entre ITS y TNW, también realizamos regresiones filogenéticas de mínimos cuadrados generalizados (Grafen 1989).

Dado que podría surgir una relación positiva entre ITS y TNW debido a efectos de covariación (ya que BIC está comprendido dentro de TNW e ITS), se generó un modelo nulo en el que cada individuo se alimenta aleatoriamente del conjunto de recursos disponibles en su respectivo grupo de población-sexo (Bolnick et al. 2002, 2007). Para ello, seguimos un procedimiento que desacopla la identidad de cada individuo de las columnas con sus valores isotópicos, generando una nueva matriz donde los valores de $d^{15}N$ y $d^{13}C$ de diferentes porciones de bigotes fueron asignados aleatoriamente a cada individuo. Al replicar este procedimiento 1000 veces para cada grupo de población y sexo (remuestreo sin reemplazo), estimamos los valores medios de

WIC, BIC, TNW e ITS (con métodos multidimensionales y unidimensionales). Tanto los análisis convencionales como los filogenéticos se realizaron por separado entre ITS simulados y TNW observados, para evaluar si los ITS observados no eran mayores de lo esperado por casualidad (Zaccarelli et al. 2013). Luego, evaluamos la superposición entre la pendiente del modelo nulo y la pendiente de los datos observados, en función de sus intervalos de confianza del 95 %.

Por otro lado, se simularán las firmas isotópicas de 10.000 individuos pertenecientes a 5 poblaciones que consumen los mismos recursos (i.e., 5 presas), pero presentan diversos patrones de consumo a nivel individual (ver Fig. 3):

- Población especialista con individuos generalistas (A): los organismos consumen los 5 recursos, pero uno de ellos es preferido (alta frecuencia) por todos los individuos.
- Población generalista con individuos generalistas (B): las frecuencias relativas de los 5 recursos serán similares en todos los individuos.
- Poblaciones generalistas con un grado intermedio de ITS (C): cada individuo tendrá una preferencia medianamente marcada por uno de los recursos asignado al azar.
- Población con individuos altamente especializados (D): cada individuo tendrá una preferencia altamente marcada por un recurso al azar.

En todos los casos la suma de las frecuencias para cada individuo será igual a 1. Los muestreos al azar se realizaron con una distribución Dirichlet (generalización multidimensional de la distribución Beta), con valores entre 0-1. Las poblaciones A y C tendrán los mismos parámetros de la distribución Dirichlet, pero en la última el muestreo fue sin reemplazo. A partir de estas importancias relativas se calcularon los valores isotópicos de nitrógeno y carbono del individuo j de la siguiente forma: $d_{15Nj} = TE_{FN} + \sum (f_i * d_{15Ni})$, $d_{13Cj} = TE_{FC} + \sum (f_i * d_{13Ci})$, donde f_i representa la importancia relativa del recurso i , d_{15Ni} y d_{13Ci} sus valores isotópicos, TE_{FN} y TE_{FC} representan el factor de enriquecimiento trófico para el nitrógeno y el carbono, respectivamente, muestreados de una distribución normal. De esta manera se representaron otras fuentes de variación asociadas a los factores de enriquecimiento trófico, no consideradas en el modelo. Las simulaciones se realizaron con el paquete MCMCpack [58] en el software libre R [59]. Se estimará la ITS por el método propuesto por Araujo [3] e Ingram et al. (2018). Esto permitirá evaluar el efecto de la ITS sobre TNW, considerando además la diversidad de recursos consumidos y la diversificación isotópica entre los mismos.

En relación a la evaluación de diferentes escenarios de asignación de muestras y su efecto en el TNW, las simulaciones fueron realizadas con la finalidad de obtener información isotópica de tejidos inertes de crecimiento continuo (e.g. vibrisas, uñas, dientes) de individuos pertenecientes a poblaciones con un gradiente completo de ITS, y poder estimar la variación interindividual e intraindividual al mismo tiempo. Fueron simulados los valores isotópicos de d_{13C} y d_{15N} para 30 réplicas en 40 individuos pertenecientes a poblaciones con diferentes grados de ITS: especialistas extremos (EE), especialistas intermedios (EI), generalistas intermedios (GI) y generalistas extremos (GE) (Figura 1). Cada población incluye 10 estrategias de consumo de recursos, las cuales difieren en su media y desvío estándar (Figura 2). El rango, la media y desvío estándar de d_{13C} y d_{15N} de las diferentes estrategias se basaron en valores empíricos de poblaciones naturales (e.g. Franco-Trecu et al. 2014; de Lima et al. 2019; Rosas-Hernández et al. 2019).

Se consideraron diferentes tamaños de muestra: 50, 75, 100, 150, 200 y 300 (Tabla 1 en anexo Cap 1) para la realización de estudios de acuerdo a los recursos disponibles en diferentes circunstancias. Por tanto, a partir de los valores isotópicos simulados para las cuatro poblaciones, se re-muestrearon aleatoriamente sin reemplazo para cada tamaño muestral. El número de muestras se asignó a los diferentes escenarios: interindividual (priorizando el número) e intraindividual (priorizando el número de porciones). Por ejemplo, para un tamaño de muestra de 50, en el escenario interindividual se muestrean 10 individuos con 5 porciones mientras el escenario intraindividual muestrea 5 individuos con 10 porciones cada uno)

El TNW representa la diversidad total de recursos consumidos por la población y se estima como la suma de los componentes de variación intra e interindividual, $TNW = WIC + BIC$. Ambos componentes de varianza se estimaron para cada tamaño muestral y escenario, por medio de modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con cadenas de Markov Monte Carlo con el paquete MCMglmm (Hadfield, 2010) en el software R (R Core Team, 2013). Fue realizado un abordaje multidimensional según Ingram et al. (2018), ya que las componentes BIC y WIC fueron estimadas según $d_{13C} \sim d_{15N}$ y la identidad de los individuos como factor aleatorio. Para cada tamaño de muestra y escenario, se obtuvieron 1000 valores simulados de WIC y BIC, a partir de los cuales se estimó el TNW 1000 veces. Se estimó la ITS como el cociente BIC/TNW (Rougharden, 1974), tomando valores entre 0 y 1, siendo máxima cuando vale 1 y mínima cuando el cociente es 0 (Bolnick et al. 2003). Además, se estimó el valor de TNW total para cada población (valor "real"), a partir del total de datos simulados para cada población (1200 valores isotópicos). Se evaluó la precisión y el sesgo de las estimaciones de TNW realizadas por cada escenario, se calcularon las diferencias relativas entre los valores absolutos de la distancia entre la media/varianza real poblacional y la media/varianza

de cada estimación para los diferentes escenarios. Las distancias de la media y de varianza en relación a la población total se evaluaron a través de modelos lineales generalizados, con la interacción entre escenarios e ITS como factores fijos.

Poblaciones naturales: Para poner a prueba empíricamente los escenarios propuestos, se compilaron estudios publicados con valores isotópicos de carbono y nitrógeno de porciones de vibrisas en 4 poblaciones de *Arctocephalus gazella* (https://data.aad.gov.au/metadata/records/ASAC_2940). Estas poblaciones fueron recopiladas por representar un gradiente aproximado de ITS, desde 0,12 hasta 0,64.

Objetivo 2

Una de las principales limitaciones para evaluar la ITS, refiere a lograr un muestreo longitudinal sobre los individuos (i.e., tener medidas isotópicas repetidas) [50]. En la mayoría de los casos esto es difícil de realizar y/o costoso desde un punto de vista operativo, ya que implica manipular repetidamente a los mismos individuos. En este sentido, ciertos tejidos crecimiento continuo representan una solución óptima a dicho problema, ya que al almacenar información sobre los hábitos alimenticios para largos periodos de tiempo permiten evaluar la especialización individual a partir de un único evento de muestreo [60,61]. En particular, el análisis de las vibrisas en los pinnípedos permite obtener información sobre la dieta para un período de tiempo que generalmente alcanza hasta dos o tres años [60,61]. De esta forma, al obtener una serie de valores isotópicos de $d^{13}C$ - $d^{15}N$ para cada individuo de la población, esta técnica nos permite caracterizar la contribución individual a la variación del nicho isotópico poblacional [4].

El lobo y el león marino sudamericano se distribuyen a lo largo de las costas de Sudamérica, con colonias reproductivas desde Uruguay hasta Perú. A lo largo de su distribución, ocurren diversos contextos de abundancias de ambas especies en simpatria. En Uruguay, la abundancia de *A. australis* se estima en un orden de magnitud mayor que para *O. flavescens*, mientras que en el sur de Argentina, norte de Chile y Perú la situación es inversa; al Sur de Chile las abundancias de ambas especies son similares. Además, la diversidad de las especies que componen la dieta es marcadamente diferente entre algunas de las poblaciones [25,62]. Este escenario genera una excelente oportunidad para evaluar el rol de la competencia intra- e inter-específica y de la oportunidad ecológica como potenciales causas de la ITS. Las muestras de las diferentes localidades se obtuvieron por medio de la colaboración con investigadores de la región. Se realizó el análisis de isótopos estables de C y N, de entre 10 y 20 vibrisas por localidad y especie. La totalidad de las vibrisas de Uruguay, Perú y Argentina ya habían sido colectadas. Además, 28 vibrisas de Uruguay [29,30], 20 de Perú (Susana Cárdenas, tesis doctoral), 9 de Argentina [36] y 25 de Chile [34] ya han sido analizadas. Se colectaron muestras de 20 hembras de *A. australis* en el sur de Chile (Isla Guafó), pero resta coleccionar las vibrisas de *A. australis* en colonias del Norte que no fue posible. Cada vibrisa se dividió en porciones de ~3mm, obteniéndose entre 30 y 40 fragmentos. Para evitar la autocorrelación temporal, se procesaron fragmentos alternados. Los componentes de varianza intra-individual (WIC) e inter-individual (BIC), así como la varianza isotópica total (TNW) y la ITS (WIC/TNW), se estimaron con el paquete RinSp [63] y por medio de GLMMs (previamente explicados Ingram et al. 2018) en software libre R [59]. Las abundancias de co-específicos y hetero-específicos [37,39,64,65] serán utilizadas como proxies de la competencia intra- e inter-específica respectivamente. Como oportunidad ecológica se utilizarán índices de diversidad de la dieta en las diferentes localidades [25,28,32,34,65,66,67,68,69]. El efecto de la competencia intra, inter-específica y de la oportunidad ecológica, así como sus interacciones sobre el ITS (para C y N por separado) fueron evaluados por medio de modelos lineales generalizados. Finalmente, para cada especie, se evaluará la relación entre el grado de ITS (índice) y la tendencia poblacional, con la intención de evaluar las implicancias de la ITS sobre el éxito poblacional.

Resultados, análisis y discusión

Objetivo 1

En relación a la Hipótesis de variación de nicho, al considerar todos los grupos población-sexo, el rango de valores estimado por el método multidimensional fue 0,22–2,06 para TNW y 0,13–0,76 para ITS. En cuanto a $d^{15}N$, los rangos de análisis unidimensional fueron de 0,69 a 17,29 para TNW y de 0,55 a 0,98 para ITS. No hubo diferencias entre sexos para las estimaciones de WIC, BIC, TNW e ITS obtenidas mediante enfoques multidimensionales y unidimensionales. Los valores de ITS estimados por el método multidimensional aumentaron con TNW a nivel de población y sexo ($p=0.02$). Se encontraron resultados similares para ^{15}N en el análisis unidimensional ($p=0.008$), pero no para ^{13}C ($p=0.87$). Las pendientes del modelo nulo no diferían de cero (análisis multidimensional: $p=0,67$, $d^{15}N$ unidimensional: $p=0,82$ y $d^{13}C$ unidimensional: $p=0,09$). Además, los valores observados de ITS no se incluyeron en el intervalo de confianza del 95% (ver Figuras en Anexo), lo que confirma que la relación positiva entre ITS observados y TNW no fue un artefacto.

En cuanto a las diferencias entre sexos, ITS y TNW no presentaron relación significativa en machos, tanto en el análisis multidimensional como en el unidimensional. Por el contrario, se observó una correlación significativa y positiva entre ITS y

TNW en hembras tanto en el análisis multidimensional, como para d15N en el análisis unidimensional (explicando el 34% y el 45% de la varianza general, respectivamente). Los análisis filogenéticos fueron congruentes con los convencionales, indicando una correlación positiva y significativa entre ITS y TNW, tanto en el análisis multidimensional como para d15N en el análisis unidimensional, para todos los grupos sexo-poblacionales y para hembras.

Nuestros resultados brindan apoyo empírico a la NVH, y muestran que las poblaciones de pinnípedos con nichos tróficos más amplios están compuestas por individuos tróficamente más diversos. Específicamente, el componente trófico del nicho representado por la varianza de los valores de d15N mostró una fuerte correlación positiva con el nivel de ITS, y esto fue particularmente cierto para las hembras. Estos resultados concuerdan con la predicción de Bolnick et al. (2007) que la NVH probablemente sea válido para muchas poblaciones animales. Los análisis unidimensionales indican claramente que, en nuestro caso, existe una relación positiva entre ITS y TNW para valores de d15N. Esto, a su vez, sugiere que la diversificación individual asociada con un TNW más grande está impulsada por la variación en el nivel trófico de las presas, que está relacionado con las especies de presas consumidas o el tamaño de las mismas. La mayoría de los pinnípedos son generalistas, y la diversidad de presas potenciales hace que los individuos puedan divergir en relación con el nivel trófico de las presas que consumen, aumentando el TNW en este eje de nicho (Sánchez-Hernández et al. 2021). La dieta de las especies de otáridos incluye presas de diferentes niveles tróficos, que van desde especies decápodos (camarones, langostas) hasta peces depredadores (ej., pez sable, *Trichiurus lepturus*; Franco-Trecu et al. 2013, Cárdenas-Alayza et al. 2022); incluso se han documentado aves marinas como presas (ej., Machado et al. 2021). Por lo tanto, conocer el origen de la variación entre individuos es importante para comprender la ecología de las poblaciones y comunidades (Bolnick et al. 2003, 2011, Costa-Pereira et al. 2019). Los análisis filogenéticos fueron congruentes con los convencionales, lo que se esperaba ya que ITS varía dinámicamente con las condiciones ambientales (p. ej., disponibilidad de alimentos), así como con los atributos de la población (p. ej., densidad), más que con una inercia filogenética.

En relación a la evaluación de diferentes escenarios de asignación de muestras y su efecto en el TNW, nuestros resultados indican que las diferencias de media de las estimaciones de TNW entre los dos escenarios fue mayor para las poblaciones especialistas: especialistas extremos (EE) presentó una media (SD) de 4,2 (0,8) para el escenario interindividual y 6,1 (2,4) para el escenario intraindividual, mientras que la población especialistas intermedios (EI) fue 8,6 (1,56) y 11,0 (4,1), respectivamente. Las estimaciones de media y varianza en generalistas extremos (GE) presentaron la menor diferencia entre escenarios de todas las poblaciones (escenario interindividual 6,5 (0,8) vs. escenario intraindividual 6,4 (0,9)). La población EE presentó el mayor rango de variación de las estimaciones de TNW, con valores de 0,08 a 18,1 (media = 4,6) (Figura 3.A Anexo Capítulo 1), mientras que el menor rango de variación fue obtenido para la población GE, con valores de 3,6 a 10,7 de TNW (media = 6,4) (Figura 3.D Anexo Capítulo 1). A excepción de la población GE, la dispersión de las estimaciones de TNW para el escenario intraindividual disminuyen considerablemente a partir de 100 muestras (anterior a 100 vs. posterior a 100), con rangos de 0,24 a 1,0 vs. 0,34 a 0,56 en EE, de 1,0 a 5,6 vs. 0,44 a 1,12 en EI y finalmente de 0,91 a 1,65 vs. 0,01 a 0,29 para GI (Figura 3.A, 3.B y 3.C Anexo Capítulo 1).

De forma general, las estimaciones de TNW tuvieron mayor exactitud y precisión con respecto al TNW real para el escenario interindividual (Tabla 3; Figura 4.A y 4.B). El modelo seleccionado para explicar la exactitud en la estimación de TNW (diferencia con estimación poblacional) mostró una interacción significativa entre el índice de ITS y el escenario (Tabla 3; $p = 0,04$), indicando que la estimación fue más exacta en el escenario interindividual para todo el gradiente de ITS y a su vez disminuye en el escenario intraindividual a medida que aumenta ITS (Figura 4.A). Respecto a la precisión en la estimación de TNW, el escenario interindividual realizó estimaciones más precisas con relación a la media de TNW estimada con todos los datos (Figura 4. B, $p = 0,01$), disminuyendo, para ambos escenarios, a medida que el ITS aumenta.

En las poblaciones naturales, las estimaciones de TNW fueron más exactas y precisas al considerar el escenario interindividual. Sin embargo, la ITS y los escenarios de asignación de muestras solo interactuaron para explicar la precisión en las estimaciones de TNW (Tabla 3 Anexo Capítulo 1), donde a medida que aumenta el grado de ITS, el escenario intraindividual produce estimaciones cada vez menos precisas en comparación con el escenario interindividual (Figura 4.D Anexo Capítulo 1). La exactitud de las estimaciones tiende a disminuir en aquellas poblaciones que tienen un mayor grado de especialización (Figura 4.C; Tabla 3 Anexo Capítulo 1).

Aunque se han demostrado los efectos de la variación interindividual en las variaciones de nicho y la especialización, aún no ha sido explorado el tamaño de muestras intra e interindividual necesario para realizar estimaciones confiables del TNW. Nuestros resultados muestran que tanto las poblaciones simuladas como las empíricas para todo el gradiente de especialización, las estimaciones de TNW tuvieron mayor exactitud y precisión con respecto al TNW real para el escenario interindividual. Por lo que recomendamos fuertemente realizar una priorización de las muestras en los individuos de la población para capturar de manera más precisa y exacta el TNW. Se demostró por medio de simulaciones que poblaciones que

consumen los mismos recursos pero que presentan diferentes patrones de consumo individuales (distintos grados de ITS), poseen diferentes TNW. Cuando los individuos son generalistas, el TNW es significativamente menor que en poblaciones donde los individuos presentan algún grado de especialización, a pesar de consumir los mismos recursos.

Objetivo 2

La amplitud del nicho trófico y la especialización individual entre los depredadores marinos a menudo están sujetos a restricciones estacionales. En relación al análisis de datos de poblaciones naturales, en el caso de la población Uruguaya de lobo fino sudamericano, esperábamos que surjan diferencias para las especies con dimorfismo sexual expuestas a distintas oportunidades ecológicas, así como diferencias intrínsecas en las capacidades fisiológicas o los requisitos energéticos. Evaluamos las diferencias estacionales y sexuales en la superposición y el ancho del nicho isotópico y analizamos la variación de alimentación interindividual a lo largo del año del lobo marino sudamericano (*Arctocephalus australis*). Obtuvimos datos de $d^{13}C$ y $d^{15}N$ ordenados cronológicamente de vibrisas de 25 machos y 24 hembras del sur de Brasil y Uruguay. Hubo diferencias significativas entre sexos para ambos isótopos, mostrando los machos valores más altos ($d^{13}C = -14,5 \pm 0,5 \%$; $d^{15}N = 18,9 \pm 1,2 \%$) que las hembras ($d^{13}C = -15,2 \pm 0,5 \%$; $d^{15}N = 17,8 \pm 1,2 \%$), pero no entre estaciones o años. Se encontró una muy pequeña superposición de nicho isotópico entre sexos (1,1–9,5%), con una variación estacional limitada, probablemente como resultado de las diferencias en el consumo de presas y los hábitats de alimentación. En comparación con otras estaciones, las hembras tenían un nicho isotópico más amplio en primavera. Mientras que los machos mostraron estabilidad estacional en el nicho de alimentación, las hembras mostraron una pequeña variación, que es probablemente influenciado por el forrajeo del lugar central, cercanos a las colonias de cría. Ambos sexos tuvieron una variación interindividual considerable en la composición dietética estimada y tuvieron diferentes proporciones de contribución de presas potenciales a nivel de población. Estos hallazgos aportan al conocimiento de la ecología trófica del lobo marino sudamericano, y cómo pueden cambiar estacional y espacialmente sus estrategias de alimentación de acuerdo con sus distintas historias de vida. En última instancia, se refleja en una pequeña partición de nicho y posiblemente en una potencial competencia intraespecífica baja, en el área de ocurrencia más septentrional de la especie en el Atlántico sur occidental (Lima et al. 2021).

Los lobos marinos sudamericanos y los leones marinos, también coexisten a lo largo de las costas de Perú. Recientemente, se han producido eventos de calentamiento de los océanos (2014-2017) que pueden disminuir y empobrecer la biomasa de las presas en el Sistema de la Corriente de Humboldt del Perú. Para las poblaciones de Perú, el análisis se basó en un enfoque a nivel de gremio, y determinar los hábitos tróficos de las comunidades de depredadores es fundamental para medir las interacciones interespecíficas y la respuesta a las fluctuaciones ambientales. En este contexto, nuestro objetivo fue evaluar el efecto de los eventos de calentamiento en la segregación de nichos interespecíficos e intraespecíficos a largo plazo. Recolectamos bigotes de lobo fino (55 hembras y 21 machos) y león marino (14 hembras y 22 machos) en Punta San Juan, Perú. Usamos los valores de $d^{13}C$ y $d^{15}N$ secuenciales de las vibrisas para construir una serie temporal mensual entre 2005-2019. Del mismo período, utilizamos registros de anomalías del nivel del mar para determinar los cambios en las condiciones oceanográficas predominantes mediante un análisis de puntos de cambio. Las áreas de elipse (SIBER) se utilizaron para estimar la amplitud de nicho de los grupos especie-sexo y su superposición. Detectamos un cambio en las condiciones ambientales que marcan dos períodos distintos (P1: enero de 2005—octubre de 2013; P2: noviembre de 2013—diciembre de 2019). La reducción de $d^{15}N$ en todos los grupos durante P2 sugiere valores de referencia empobrecidos con efectos de abajo hacia arriba, un cambio hacia el consumo de presas de nivel trófico más bajo, o ambos. La superposición reducida entre todos los grupos en P2 (más cálido) respalda una comunidad o gremio de depredadores tope más segregado tróficamente, y más redundante durante el P1 (más frío). Las hembras de león marino muestran la mayor variación en respuesta al escenario de calentamiento (P2), reduciendo tanto el área de nicho como los valores medios de $d^{15}N$. La plasticidad para adaptarse a los cambios ambientales y alimentarse de una fuente de alimentos más disponible sin presión de pesca puede ser más ventajoso para las hembras de león marino, aunque con efectos tróficos ascendentes temporales. Esto ayuda a explicar el mayor tamaño de la población de león marino en Perú, en contraste con la población lobo fino más pequeña y en declive (Cárdenas-Alayza et al. 2022).

A nivel de Latinoamérica el análisis indica que la ITS poblacional se incrementa a medida que aumenta la abundancia propia, como proxy de competencia intra-específica, y que a su vez, este incremento es mayor con el aumento de la abundancia de la población simpátrica, como proxy de la competencia interespecífica.

Conclusiones y recomendaciones

1- Como primera conclusión, reportamos soporte empírico a la Hipótesis de Variación de Nicho, que si bien fue propuesta hace más de 50 años, actualmente cuenta con escaso soporte empírico. Reportamos que las poblaciones de pinnípedos que poseen

amplitud de nicho isotópico mayor, están compuestas por individuos con una mayor diversificación trófica. Específicamente, estos resultados se reportan para el enfoque multidimensional, así como para el unidimensional de $\delta^{15}N$, y particularmente cierto para las hembras. De esta forma podemos concluir que existe una segregación trófica en relación a la identidad y nivel trófico de las presas consumidas, pero que no se detecta para las áreas de alimentación. Esto es de esperar en el caso de las hembras que tienen alta fidelidad y dependencia con las colonias de cría, donde sus cachorros esperan en ayuno.

2- Nuestro segundo análisis representa un aporte metodológico importante, no solo para pinnípedos ni para estudios que utilicen vibrisas como tejido de crecimiento continuo, sino que aplica a todas aquellas especies (aves, carnívoros, ballenas), en las que se evalúe la amplitud de nicho total poblacional, asociada a la especialización trófica individual, ya sea con tejidos de crecimiento continuo (ej., dientes, uñas, bigotes, barbas), o con muestreo repetido de un mismo tejido en el tiempo (ej., suero, células sanguíneas). Nuestro aporte recomienda por un lado, no utilizar tamaños muestrales menores a 100 muestras, y por otro lado, priorizar el uso de las muestras en un escenario donde se maximice el número de individuos, frente al detalle a nivel intraindividual, como es el número de porciones en este caso, o de réplicas en general. Es importante destacar que esto fue cierto para todo el gradiente de especialización trófica de las poblaciones, ya que es un dato que en general se desconoce a priori.

3- Demostramos por medio de poblaciones simuladas que la amplitud del nicho isotópico no solo es influenciada por la diversidad de recursos consumidos, sino también por el grado de especialización trófica de los individuos. Esta es una contribución relevante desde el punto de vista de la interpretación de las elipses bayesianas como indicadores del nicho isotópico, sobre todo cuando se realizan comparaciones entre poblaciones.

4- En relación a aportes sobre diversos aspectos de la ecología trófica de poblaciones puntuales de estas especies. Encontramos que en la población Uruguaya de lobo fino existe una considerable variación interindividual, presente en ambos sexos, ya que tuvieron diferentes proporciones de contribución de presas potenciales a nivel de población. La población mostró modificar sus tácticas alimenticias entre estaciones, pero basada en diversificación de los hábitos individuales. Esto posiblemente se deba a un mecanismo para disminuir una potencial competencia intraespecífica, ya que en Uruguay se encuentra una población muy abundante (más de 100mil individuos), siendo probablemente la más importante del Atlántico y de la distribución de la especie.

5- En esta misma línea, para las poblaciones de Perú, se reporta plasticidad en los hábitos alimenticios, asociada a la posibilidad de adaptarse a variaciones ambientales. En el Océano Pacífico periódicamente ocurren eventos de calentamiento que en general disminuyen la biomasa de las presas. Las hembras de león marino mostraron la mayor capacidad de adaptación, utilizando recursos de menor nivel trófico, pero muy abundante y que no se encuentran bajo presión pesquera. Es posible que esta capacidad de adaptación explique la gran abundancia y tendencia positiva de la población peruana de león marino, frente a la declinante de lobo fino, especie sobre la que los cambios ambientales, probablemente, tengan consecuencias negativas.

6- En relación al aporte de evidencia relacionada con las causas ecológicas propuestas por Araujo et al. (2011) para explicar la especialización trófica individual, debido a que hay resultados isotópicos a los que accedimos recientemente, los análisis y resultados son preliminares. A nivel de las poblaciones de lobos y leones marinos de Latinoamérica encontramos que tal como se propone, la especialización trófica individual podría surgir como un mecanismo para disminuir la competencia intraespecífica, por medio de la diversificación de los hábitos alimenticios entre co-específicos.

7- En relación a la difusión del proyecto, la misma se llevó a cabo a través de un Espacio de Formación Integral (EFI) dictado en el primer semestre de 2022. Los EFIs se presentan como estrategias para la promoción de prácticas que favorecen la integración de procesos de investigación, enseñanza y extensión en marcos transdisciplinarios. Algunas de sus características son que ocurra un aprendizaje activo, la participación comunitaria e la presencia de inter o transdisciplina. Como docente responsable del curso (Valentina Franco-Trecu, Departamento Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias), trabajé junto a docentes de la unidad de extensión de la Facultad de Ciencias: Patricia Iribarne, Ismael Ibarra y Laura Bruzzone, del Departamento de Sociología, Facultad de Ciencias Sociales (Daniel Pena), y del Área de los Lenguajes Computarizados, Facultad de Artes (Marcos Giménez y Fernando Acosta). Este EFI pretendió generar espacios de trabajo conjunto y de coordinación de actividades que permitan potenciar los procesos de aprendizaje entre estudiantes universitarios y estudiantes de primaria integrando ciencia, lúdica y arte. También buscó contribuir a una formación de los estudiantes universitarios en extensión en clave interdisciplinaria, contribuyendo a la reflexión y análisis del rol y la relevancia de las actividades de comunicación y enseñanza de las ciencias, en contextos escolares. Participaron 28 inscriptos pertenecientes a más de 8 diferentes servicios. Los mismos fueron divididos en 6 grupos, 3 de ellos trabajan en 3er año con grupos de 10 niños y niñas, y los 3 grupos restantes grupos de aproximadamente 10 niñas y niños de 6to año, ambos niveles pertenecientes a la Escuela N° 268, de Malvín Norte. Cada uno de estos grupos de estudiantes universitarios y escolares generó un juego (en su mayoría) de mesa con contenido ecológico. Los mismos llevan el logo de la UdelAR y de la ANII y fueron obsequiados a la escuela participante. Además una copia de cada uno queda disponible en Facultad de Ciencias, para poder utilizar en diversas

actividades de difusión. Pretendemos tramitar los Creative Commons para que los juegos estén disponibles libres para toda persona que les interese tenerlos, jugarlos y regalarlos (difusión del EFI: <https://www.youtube.com/watch?v=fo6CFENP6AY>).

Resumen de la propuesta: Frente a un contexto de crisis ecológica, se hace necesario, no solo aplicar herramientas que permitan mitigar el impacto humano sobre el planeta, sino apostar a la construcción de nuevos sentidos sobre nuestro habitar en el mundo. El sistema educativo es una plataforma más desde donde impulsar iniciativas y desarrollar procesos que abonen a esta construcción de sensibilidades y saberes. Asimismo, las herramientas lúdicas representan una alternativa a los dispositivos pedagógicos convencionales, habilitando la articulación entre el conocimiento científico, la creatividad y el disfrute. Finalmente, el diseño participativo promueve la construcción de espacios de diálogo y de reconocimiento de la diversidad. Este EFI busca, a través de un proceso participativo, articular herramientas didácticas y lúdicas con conocimientos sobre ecología, a los efectos de construir un proceso de sensibilización y promover que las personas conozcan, conecten y valoren el entorno ambiental, así como las problemáticas que atraviesa y los mecanismos que las generan. La propuesta es de carácter interdisciplinario y participativo, dado que busca la integración de estudiantes de diferentes servicios de la Udelar, y propone desarrollar un proceso de diseño y práctica de juegos entre todos los actores involucrados, especialmente junto a niñas y niños de primaria.

Referencias bibliográficas

1. Colwell RK, Futuyama DJ (1971) *Ecology* 52:567-576.
2. Abrams P (1980) *Ecology* 6:44-49.
3. Araújo MS, et al. (2007) *Oecologia* 152:643-654.
4. Bolnick DI, et al (2003) *Am Nat* 161:1-28.
5. Bolnick DI, et al (2002) *Ecology* 83:2936-2941.
6. Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press.
7. Schoener TW (1971) *Annu Rev Ecol Systemat* 2:369-404.
8. Belovsky GE, Jordan PA (1978) *Theor Pop Biol* 14:76-104.
9. Sol D, et al. (2005) *Ecology* 86:2397-2407.
10. Van Valen L (1965) *Am Nat* 99:377-390.
11. Roughgarden J (1972) *Am Nat* 106:683-718.
12. Barabàs G, D'Andrea R (2016) *Ecol Lett* 19:977-986.
13. Costa-Pereira R, et al. (2018) *J Anim Ecol* 87:1452-1464.
14. Arim M, Naya DE (2003) *Can J Zool* 81:67-73.
15. Crawford K, et al (2008) *Mamm Rev* 38:87-107.
16. Perga M, Gerdeaux D (2005) *Oecologia* 144:598-606.
17. Forero MG, Hobson KA (2003) *Scientia Mar* 67:23-32.
18. Newsome SD, et al. (2007) *Front Ecol Environ* 5:429-436.
19. Layman CA, et al. (2012) *Biol Rev* 87:545-562.
20. Gannes LZ, et al. (1997) *Ecology* 78:1271-1276.
21. Caut S, et al. (2009) *J Appl Ecol* 46:443-453.
22. Post DM (2002) *Ecology* 83:703-718.
23. France RL (1995) *Limnol Oceanogr* 40:1310-1313.
24. Dalerum F, Angerbjörn A (2005) *Oecologia* 144:647-658.
25. Naya DE, et al. (2002) *Mar Mamm Sci* 18:734-745.
26. Franco-Trecu V, et al. (2012) *J Mammal* 93:514-521.
27. Franco-Trecu V, et al. (2017) *J Exp Mar Biol Ecol* 486:230-236.
28. Franco-Trecu V, et al. (2013) *Plos One* 11: e80019
29. Franco-Trecu V, et al. (2014) *Mar Biol* 161:609-618.
30. Lima R, et al. (2019) *Mar Biol* 166:00-00.
31. Naya DE, Franco-Trecu V (2019) *Freshwat Biol* 10.1111/fwb.13316.
32. Koen-Alonso M, et al. (2000) *Fish Bull* 98:250-263.
33. Hückstadt LA, et al. (2016) *J Exp Biol* 219:2320-2330.
34. Munoz L, et al. (2013) *Rev Biol Mar Oceanogr* 48:613-622.
35. Drago M, et al. (2010) *Scientia Mar* 74:589-598.
36. Vales D, et al. (2015) *MEPS* 525:245-260.
37. Crespo EA, et al. (2015) *Mar Mamm Science* 31:866-890.
38. Drago M, et al. (2015) *MEPS* 525:261-272.
39. Franco-Trecu V, et al. (2015) *Mar Mamm Sci* 31:963-978.
40. Cornwell WK, et al. (2006) *Ecology* 87: 1465-1471.
41. Layman CA, et al. (2007) *Ecology* 88:42-48.
42. Layman CA, et al. (2007) *Ecol Lett* 10:937-944.
43. Bearhop S, et al. (2004) *J Anim Ecol* 73:1007-1012.
44. Parnell AC, et al. (2010) *Plos One* 5:e9672.
45. Phillips DL, et al. (2014) *Can J Zool* 92:823-835.
46. Voltaire Y, et al. (2007) *Comp Biochem Physiol* 148A:504-509.
47. Jackson AL, et al. (2011) *J Anim Ecol* 80:595-602.
48. Bolnick DI, et al. (2007) *PNAS* 104:10075-10079.
49. Bolnick DI, et al. (2010) *Proc R Soc* 277B:1789-1797.

50. Araujo MA, et al. (2011) *Ecol Lett* 14:948-958.
51. Costa GC, et al. (2008) *Am Nat* 172:868-877.
52. Svanbäck R, Persson L (2004) *J Anim Ecol* 73:973-982.
53. Svanback R, Bolnick DI (2006) *Proc R Soc* 274B: 839-844.
54. Svanback R, Persson L (2009) *Am Nat* 173:507-516.
55. Knudsen R, et al. (2007) *Evol Ecol Res* 9:1005-1021.
56. Darimont CT, et al. (2009) *J Anim Ecol* 78:126-133.
57. Riet Sapriza FG, et al. (2013) *Deep-Sea Research II* 88-89:106-119.
58. Martin AD, et al. (2011) *J Stat Software* 42:1-21.
59. R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria
60. Hirons AC, et al. (2001) *Oecologia* 129:591-601.
61. Zhao L, Schell D (2004) *MEPS* 281:267-273.
62. Trillmich F, et al. (1986) In: Gentry RL, Kooyman GL (eds). Princeton University Press. pp. 153-167.
63. Zaccarelli N, et al. (2013) *Methods Ecol Evol* 4:1-6.
64. Franco-Trecu V, et al. (2019) *Aquat Mamm* 45:48-55.
65. Sepúlveda M, et al. (2011) *Rev Chil Hist Nat* 84:97-106.
66. Huckstadt LA, et al. (2014) *Mar Mamm Sci* 30:1175-1183.
67. Oliva D, et al. (2012) *Cuantificación poblacional de lobos marinos en las Regiones X -XI y propuesta de escenarios de manejo*. Chile. 156 pp.
68. Venegas C, et al. (2002) *Anales del Instituto de la Patagonia (Serie Ciencias Naturales)* 30: 67-82.
69. Bartheld J, et al. (2006) *Cuantificación poblacional de lobos marinos en el litoral de la I a IV Región*. Chile.

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional. (CC BY-NC-ND)