

Tesina de grado para la obtención del título en Licenciado
en Ciencias Biológicas, Opción Ecología.

Efecto del tamaño corporal en la diversidad de presas de los Pinnípedos

Estudiante: Bach. Carla Rivera

Orientador: Dr. Matías Arim

Sección Zoología de Vertebrados
Departamento de Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias
Universidad de la República

Tribunal: Dr. Daniel Naya
Dra. Diana Szteren

Mayo 2011

Índice

Resumen	03
Introducción	04
Modelo de Estudio	06
Hipótesis	07
Predicciones	07
Objetivo General	08
Objetivos Específicos	08
Materiales y Métodos	08
Búsqueda Bibliográfica	08
Confección de la Base de Datos	08
Análisis de Datos	10
Resultados	11
Tabla 1	12
Figura 1	13
Tabla 2	13
Figura 2	14
Figura 3	15
Figura 4	16
Figura 5	17
Figura 6	18
Discusión	18
Agradecimientos	22
Bibliografía	23
Anexos	26
Anexo 1	26
Anexo 2	30
Anexo 3	31

Resumen

El tamaño corporal es un atributo relacionado con la estructura y función de los organismos en los ecosistemas. La mayoría de los individuos en una red trófica interactúan en base a sus tamaños corporales. La viabilidad de grandes depredadores dentro de un ecosistema depende de sus demandas energéticas y de la obtención, a través de la red trófica, de los recursos para suplirlas. En este sentido, la diversidad de presas determina por tres mecanismos diferentes la cantidad de recursos que pueden ser obtenidos: inclusión de más fuentes energéticas (e.g. detritos y productores), la inclusión de más vías hacia cada fuente y la obtención de recursos alóctonos. Los Pinnípedos son depredadores tope que presentan un amplio rango de tamaños corporales y para los cuales existe profusa información publicada sobre su ecología trófica. Este contexto hace del grupo un excepcional modelo para analizar la asociación entre diversidad de presas consumidas y tamaño corporal del depredador. Congruentemente, este trabajo analiza la relación entre la riqueza de presas y el tamaño en Pinnípedos. Se realizaron regresiones múltiples entre la riqueza de presas o presencia de distintos ítems tróficos (e.g. peces, cefalópodos, crustáceos, moluscos) en función de la masa, el número de muestras a partir de las cuales la dieta fue inferida y la metodología utilizada (fecas vs. contenidos estomacales). En términos generales, la diversidad de presas totales aumentó con el tamaño corporal del consumidor y el número de muestras analizadas, siendo mayor en los estudios de contenido estomacal que en los estudios basados en fecas. Existe un consumo incremental de ítems a lo largo del gradiente de tamaños corporales y una tendencia a aumentar la riqueza de presas en cada uno de estos. Esto se asociaría con la necesidad de sustentar el incremento en la demanda energética al aumentar el tamaño corporal. Este estudio pretende contribuir al conocimiento de la biología de los Pinnípedos y su función en los ecosistemas, y también a la consolidación de la teoría de redes tróficas.

Introducción

Actualmente muchos ecosistemas naturales se encuentran alterados de manera creciente por distintas actividades de origen antrópico, lo que repercute en la estructura de sus redes tróficas (Layman *et al.* 2005, Arim *et al.* 2010). Dichas redes pueden ser alteradas tanto por la eliminación o introducción de especies, como por variaciones en la estructura de interacciones tróficas debidas a cambios en la dieta de los consumidores (Elton 1927; Estes *et al.* 1998; Layman *et al.* 2005). Entender patrones generales de la estructura de las tramas trófica puede, entonces, sumar al entendimiento y predicción de los efectos de las actividades humanas sobre los ecosistemas.

El tamaño corporal es una característica de los organismos que se relaciona con distintas variables, desde la escala de los propios organismos hasta escalas ecosistémicas (e.g. Brown *et al.* 2004; Layman *et al.* 2005; Marquet *et al.* 2005; Woodward *et al.* 2005; Arim *et al.* 2007, Arim *et al.* 2010). De esta forma, el tamaño corporal provee información en distintos niveles jerárquicos sobre las respuestas a las perturbaciones humanas (Brown *et al.* 2004). Por ejemplo, los altos requerimientos energéticos de los organismos de gran tamaño (McNab 2002), se puede traducir en bajas densidades poblacionales (Damuth 1981). Esto determina, a su vez, la necesidad de grandes áreas de acción para satisfacer sus altas demandas energéticas (Burness *et al.* 2001). Progresivamente, los estudios sobre la estructura trófica de las comunidades han incorporado al tamaño corporal como determinante de las interacciones tróficas y su funcionamiento en general (Carbone & Gittleman 2002; Sinclair *et al.* 2003; Layman *et al.* 2005; Bukovinszky *et al.* 2008; Arim *et al.* 2010). Más aun, recientemente en el marco de la Teoría Metabólica de la Ecología, se ha relacionado al tamaño corporal con los patrones de historias de vida y roles ecológicos, así como las propiedades emergentes de la estructura y dinámica en los distintos niveles de organización biológica (Brown *et al.* 2004).

Charles Elton, en 1927 planteó la existencia de una relación entre el tamaño corporal y la estructura y función de una red trófica, hecho que es ampliamente aceptado en nuestros días (Woodward *et al.* 2005; Rooney *et al.* 2008; Arim *et al.* 2010). Desde entonces, descifrar los mecanismos que llevan a un depredador a elegir determinadas presas y su efecto en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas ha sido un tema central en ecología (Petchey *et al.* 2008; Berlow *et al.* 2008). Dentro de una red trófica los organismos se encuentran estructurados por su tamaño corporal desde los productores primarios hasta los depredadores tope (Layman *et al.* 2005; Woodward *et al.* 2005). Esto es así porque el tamaño corporal del depredador determina el tamaño corporal de las presas que puede consumir (Elton 1927). Por este motivo se da un patrón de

“anidamiento jerárquico”, en el cual la dieta de un depredador de tamaño pequeño es un subconjunto de la dieta de un depredador de tamaño más grande (Woodward *et al.* 2005; e.g. Woodward & Hildrew 2002, Sinclair *et al.* 2003). Estas limitaciones dadas por el tamaño corporal en los organismos, son sugeridas como fuerzas subyacentes en los principales modelos que dan cuenta de la estructura topológica en las redes tróficas (Williams & Martinez 2000, Williams & Martinez 2008). En este sentido, los modelos que consideran la “jerarquía de consumo” logran una reproducción exitosa de muchos de los complejos patrones topológicos de las redes alimenticias reales (Woodward *et al.* 2005).

La jerarquía en el tamaño corporal de depredadores y presas es también considerada como uno de los principales determinantes del largo de las “cadenas” tróficas (Layman *et al.* 2005). Esto implica que la posición trófica de los depredadores, estaría aumentando a medida que aumenta su tamaño corporal (Woodward *et al.* 2005). No obstante, a medida que aumenta el largo de las cadenas tróficas la transmisión de materia y energía desde los niveles basales a los niveles superiores es cada vez menos eficiente (Lindeman 1942). A su vez, dado que las demandas energéticas de los organismos aumentan con el tamaño corporal (Brown *et al.* 2004), la ineficiencia en la transmisión de energía a lo largo de la “cadena trófica” podría dificultar la ubicación de especies de gran tamaño en posiciones tróficas altas (Arim *et al.* 2007). Esta limitación energética, junto a la limitación morfológica arriba mencionada, podría determinar un patrón en forma de joroba, en donde los organismos de menor tamaño estarían restringidos a las posiciones tróficas bajas por una restricción morfológica al consumo (“gape limitation”), mientras que los organismos de mayor tamaño también estarían restringidos a posiciones tróficas bajas, pero en este caso por limitaciones energéticas (Arim *et al.* 2007). Son entonces los organismos de tamaño intermedio, los cuales lograrían las posiciones tróficas más elevadas dentro de una red ecológica (Arim *et al.* 2007). Sin embargo, si se aumenta la cantidad de recursos disponibles en un determinado sistema –e.g., si en una red se pueden incorporar fuentes energéticas externas a la misma (alóctonas), si con el tamaño corporal se aumenta el número de caminos a una fuente de recursos o si existe flujo de energía desde fuentes basales alternativas– podrían ser viables depredadores de tamaños grandes en altas posiciones tróficas (Arim *et al.* 2007, 2010). De esta forma, la ocurrencia de depredadores con determinados tamaños corporales en determinados niveles tróficos dependería del balance entre los requerimientos energéticos y la disponibilidad de recursos en el medio (Arim *et al.* 2007, 2010). Debe resaltarse que estos mecanismos que aumentan la disponibilidad de recursos están directamente asociados a cambios en la diversidad de la dieta de los depredadores (Arim *et al.* 2010) y que el aumento en la diversidad de presas con el tamaño corporal se encuentra bien reportada para distintas redes tróficas (Cohen *et al.* 1993, 2003).

Los mamíferos, como grupo taxonómico, son frecuentemente utilizados en estudios de macroecología (Brown 1995; Brown *et al.* 2004; Carbone & Gittleman 2002; Carbone *et al.* 2005; Carbone *et al.* 2007). El tamaño corporal es una característica fácil de medir y por tanto existen grandes bases de datos disponibles (Marquet & Taper 1998). En mamíferos son varios los patrones que se asocian con el tamaño corporal, a distintas escalas ecológicas. Por ejemplo, atributos a nivel de los organismos, como ser el área de acción (Burness *et al.* 2001), la tasa metabólica (McNab 2002; Brown *et al.* 2004), la producción de biomasa de todo el individuo (Brown *et al.* 2004), la tasa de ingestión y producción secundaria (Woodward *et al.* 2005), se asocian positivamente con el tamaño corporal. Mientras que la tasa metabólica por unidad de masa disminuye con la masa total del organismo (Brown *et al.* 2004). A nivel poblacional, se observa que la tasa de crecimiento intrínseca y la abundancia en un mismo nivel y entre niveles tróficos poseen una relación negativa con el tamaño corporal (Brown *et al.* 2004). A nivel comunitario y ecosistémico, se sabe que el tamaño corporal determina la tasa de recambio de nutrientes (Brown *et al.* 2004) y la relación productividad:biomasa (Rooney *et al.* 2008). A su vez cuanto mayor es el tamaño corporal de las presas menor número de depredadores las pueden consumir (Sinclair *et al.* 2003). De igual maneaa, es de importancia destacar otras relaciones que son relevantes para el marco teórico establecido y el modelo de estudio seleccionado. Por ejemplo, la distancia recorrida diaria (Garland 1983) y el consumo de energía diario (Carbone *et al.* 2007) se relacionan positivamente con el tamaño de mamíferos terrestres carnívoros. En mamíferos marinos la tasa de ingestión de biomasa y de energía en relación al tamaño corporal es positiva y no difiere de la reportada para mamíferos terrestres (Innes *et al.* 1987). Como puede observarse son varios los atributos dependientes del tamaño corporal que están relacionados con el comportamiento de forrajeo y por tanto, este debería asociarse con el tamaño corporal de los mamíferos marinos.

Modelo de estudio

El conocer la dieta de los depredadores tope, permite comprender el funcionamiento de los organismos dentro de un ecosistema. Los Pinnípedos suelen ser depredadores tope de los ecosistemas que integran, influyendo en dichos ecosistemas de varias maneras: impactando en las poblaciones de presas, interactuando con las pesquerías, compitiendo con otras especies y eventualmente siendo recursos para el hombre (Bowen 1997). Comprender el papel de un grupo biológico en la comunidad a la que pertenecen es importante desde el punto de vista de la conservación (Harwood 2001) y la realización de planes de manejo (Holfman & Bonner 1985).

Actualmente se consideran alrededor de 35 especies en todo el mundo (Jefferson *et al.* 1993), existiendo evidencia que demuestra un único origen común para el grupo (Sato *et al.* 2006). Por otro lado, los Pinnípedos son depredadores que poseen un amplio rango de tamaños corporales: desde 21 Kg. en las hembras de *Arctocephalus galapaguensis* hasta más de 3000 Kg. en machos *Mirounga leonina* (Jefferson *et al.* 1993) Este rango de tamaños involucra una importante variación en la demanda energética, las posibles restricciones morfológicas al consumo y, más en general, en los principales atributos ecológicos. Sumado a esto, la biología de los mamíferos marinos hace que existan patrones adicionales asociados al tamaño corporal que pueden impactar su inserción en las redes tróficas (Bowen *et al.* 2009). Por ejemplo, la adaptación de estos organismos al medio acuático determina que el comportamiento de forrajeo de los mismos esté fuertemente relacionado al comportamiento de buceo, en donde el tamaño corporal juega un papel importante (Brischoux *et al.* 2008). En este sentido, estudios realizados en vertebrados endotermos muestran que un aumento en el tamaño corporal se relaciona positivamente con la duración y la profundidad de los buceos (Schreer & Kovacs 1997; Brischoux *et al.* 2008). Por tanto, es esperable que distintas variables que determinan la estrategia de forrajeo, tales como el acceso a distintas presas, la duración de los viajes de forrajeo entre las área de descanso o cría y los lugares de consumo, estén particularmente asociadas al tamaño corporal para este grupo de organismos.

Hipótesis

Dada la restricción morfológica al consumo de presas grandes, los pinnípedos de pequeños tamaño se alimentan solamente de presas de pequeño tamaño. Los pinnípedos de tamaño intermedio pueden consumir presas de una mayor variedad de tamaños al no estar restringidos morfológicamente y al no poseer restricciones energéticas pueden incorporar presas de altos niveles tróficos. Finalmente, los pinnípedos de grandes tamaños corporales no están sometidos a restricciones morfológicas por lo que pueden consumir presas de todos los tamaños, pero las restricciones energéticas determinan que puedan existir sólo si son capaces de incorporar recursos provenientes de múltiples fuentes e incorporar presas de diversos niveles tróficos.

Predicción

Al aumentar el tamaño corporal de los depredadores se incrementa la diversidad de presas consumidas, el rango de niveles tróficos que involucran, los grupos tróficos considerados y las fuentes de energía involucradas.

Objetivo General

Analizar la relación entre la diversidad de presas y el tamaño corporal de los Pinnípedos.

Objetivos Específicos

1. Generar una base de datos incluyendo patrones de consumo reportados para Pinnípedos en un amplio gradiente de tamaños corporales.
2. Evaluar la asociación entre riqueza de presas, grupos tróficos consumidos y el tamaño corporal.

Materiales y Métodos

Búsqueda Bibliográfica

El presente estudio se basa en la recolección de información sobre la dieta de distintas especies de Pinnípedos a partir de publicaciones (ver Anexo I). La búsqueda de artículos se realizó en el Portal Timbó (www.timbo.org.uy), Google Académico (www.scholar.google.com) y la base “ISI Web of Knowledge” de la Thompson Reuters. En todos los casos, el criterio de búsqueda utilizado se basó en las palabras claves: diet, pinnipeds, foraging, trophic ecology, consum*. alguna de estas palabras y la especie de Pinnípedo deberían estar presentes al menos en el título o el resumen. Además, la base de datos fue complementada con publicaciones arbitradas obtenidas por otros medios. Para ser considerados los artículos debieron describir a bajo nivel taxonómico las presas consumidas sin importar el tipo de metodología que el investigador hubiera utilizado, la cual fue registrada como información adicional.

Confección de la Base de Datos

Con los artículos que cumplieron con un nivel básico de información se procedió al armado de una base de datos registrando los siguientes elementos: la especie de Pinnípedos (ver Anexo II), el número de muestras colectadas con presas identificables, el número de muestras totales, la duración del estudio en meses, la metodología utilizada (análisis de fecas o de contenido estomacal), los ítems presa consumidos, el sexo y la edad de los individuos estudiados

y la ubicación geográfica del sitio de estudio. Esta última variable fue registrada como las coordenadas geográficas presentadas en el artículo o estimándolas a partir de la localización del área de estudio en el GoogleMaps (maps.google.com). Si el estudio identificaba diferencias significativas en la dieta entre localidades, estas fueron ingresadas como dos entradas diferentes en la base de datos.

Dado que se observaron diferencias en la presentación de los datos entre estudios fue necesario homogeneizar la información para la base de datos. Para esto se utilizaron los mismos criterios de extracción de los datos en todos los artículos, detallados a continuación. Las muestras colectadas se registraron como muestras totales y muestras con restos. Cuando esta información no era especificada se consideró que todas las muestras contenían presas. Cuando se presentaba un porcentaje de presas con restos se realizó la estimación correspondiente para obtener el número de muestras. La duración del estudio se calculó como el total de meses en que fueron realizadas colectas. Cuando se mencionaba sólo la estación del año sin nombrar los meses específicos se contabilizaban tres meses. Sólo se consideraron los estudios basados en análisis de fecas o contenidos estomacales. En aquellos casos en que un mismo estudio brindara una lista de especies diferente para cada metodología utilizada, se procedía a separar la riqueza de presas consumidas según la metodología, aún cuando no existieran diferencias significativas entre ambas. Algunos estudios que utilizaron como metodología el análisis de vómitos o regurgitaciones fueron considerados como estudios de análisis de contenido estomacal, por presentar características similares a una muestra de ese tipo en relación a la digestión de las presas. Los grupos tróficos se clasificaron en los siguientes ítems presa: “aves y mamíferos”, cefalópodos, cnidarios, condrictios, crustáceos, equinodermos, moluscos (sin cefalópodos), otros invertebrados, peces (incluidas lampreas) y “urocordados y hemicordados”. La riqueza de presas fue estimada como el número total de especies reportadas en la dieta. Los ítems que no pudieron ser identificados no se contabilizaron para este fin. Si en los artículos no se alcanzaba una identificación al nivel de especie o género con respecto a una presa, pero se mencionaba el grupo zoológico al que pertenecía, ese ítem se tomaba como si fuera una especie una única vez.

El sexo y la edad de los Pinnípedos se registraron cuando estuvieron disponibles. No obstante, la mayoría de los estudios hacen referencia a la dieta de individuos adultos. Las categorías etáreas presentadas fueron: hembras y machos adultos, hembras y machos sub-adultos, juveniles y crías. Si el estudio reportaba las presas consumidas por distintas edades del depredador, las distintas edades eran analizadas como si fueran estudios diferentes, sin importar si existían diferencias significativas o no en la dieta. Por otro lado, si en el estudio se mencionaba

que individuos de distintas edades utilizaban los mismos ambientes, se asumía que la dieta representaba a los individuos adultos. Esto se fundamenta por la dominancia de los adultos en las colonias mixtas. El sexo fue reportado en pocos casos debido a que los estudios de fecas suelen estar limitados en este sentido. En estos casos se asumió que la dieta representaba a adultos de ambos sexos. Si el estudio planteaba la existencia de diferencias significativas en el consumo de presas entre sexos y presentaba la información de forma discriminada, cada sexo se incluía como un ingreso diferente en la base de datos. Los pesos de ambos sexos y de las distintas edades fueron consultados en la “Guía de Identificación de Especies” de la FAO sobre los Mamíferos Marinos del Mundo (Jefferson *et al.* 1993). Se registraron tres tamaños corporales diferentes, peso mínimo, promedio y máximo. En el caso de que la Guía no tuviera registrado un rango de pesos, fue considerado el mismo valor para los tres pesos. En tres estudios fue necesario utilizar el peso brindado en el artículo por no encontrarse en la guía. Cuando no se podía determinar el sexo o el estudio mencionaba que la dieta era de individuos adultos, se registraba como peso mínimo el de las hembras, como peso máximo el de los machos y como promedio el de ambos.

Análisis de Datos

El análisis de los datos fue realizado con el software libre R (Team 2007). El abordaje estadístico intentó dar cuenta de los determinantes de la variación en la diversidad de presas entre las especies de Pinnípedos. Para esto se realizaron regresiones múltiples considerando a la riqueza de especies presas o la ocurrencia de un ítem particular como variable dependiente y un conjunto de variables, que consideran tanto mecanismos biológicos como efectos metodológicos, como variables independientes. La masa representó el determinante biológico de interés en este estudio y fue transformada logarítmicamente debido a su relación no-lineal con la diversidad de presas. Por otro lado, el número de muestras con presas y la metodología utilizada (fecas vs. estómago) fueron incluidos como variables metodológicas que podrían afectar a la riqueza de presas observada en cada especie. Dado que algunas especies estuvieron representadas por más de un estudio, los datos fueron ponderados por el inverso del número de estudios que representaban a dichas especie. Para analizar la riqueza de especies se emplearon regresiones lineales múltiples, mientras que para evaluar la ocurrencia de cada uno de los ítems presa se utilizaron regresiones logísticas. En este caso se confeccionó una matriz de presencia/ausencia en base a la matriz original, en donde los valores de cero y uno indicaban que el ítem no era o era consumido respectivamente.

Para visualizar gráficamente la asociación entre cada una de las variables consideradas y la riqueza de presas se utilizaron los residuos de regresiones que incluían a todas las variables menos la que se quería visualizar. Es importante remarcar que estos análisis fueron exclusivamente realizados para lograr una visualización de los patrones de asociación, sin utilizar los residuos para estimar ninguna significancia o asociación estadística.

Resultados

En la revisión de estudios de dieta se logró una muy buena representación de los tamaños corporales de las distintas especies de Pinnípedos. En este sentido, en la Figura 1 se muestra la distribución de tamaños corporales de todas las especies y los tamaños corporales para los cuales se obtuvieron datos de dieta. Al comparar ambos histogramas se puede visualizar que los mismos presentan un similar rango de valores (abarcando tres órdenes de magnitud) y también distribuciones similares, con una alta frecuencia de tamaños intermedios.

Los ajustes de las regresiones múltiples para cada ítem presa y para la riqueza total de presas se muestran en la Tabla 1. La riqueza total de presas consumidas aumentó lineal y significativamente con el logaritmo de la masa y con el logaritmo del número de muestras. Además, dicha variable fue dependiente de la metodología empleada, siendo mayor en los estudios de análisis estomacal que en los estudios de fecas. El 65% de la variabilidad en la riqueza total de presas fue explicado por este modelo multivariado (Figura 2).

A nivel de los ítems individuales, todos presentaron modelos significativos a excepción de los urocordados y hemicordados. De los diez ítems presa analizados, seis mostraron valores significativos para la variable masa, ocho para el número de muestras y cinco para la metodología (Tabla 1). Sin embargo, las variables que se asociaron significativamente a la diversidad de presas variaron entre ítems. La riqueza de aves y mamíferos, condrictios, moluscos y otros invertebrados presentaron valores significativos para las tres variables analizadas, con altas varianzas explicadas por la regresión, 55%, 61%, 91% y 69% respectivamente (Tabla 1, Figuras 3, 4 y 5). En todos estos casos la riqueza de especies presa se incrementó con el tamaño corporal y fue mayor en los estudios de contenidos estomacales que en análisis de fecas (Tabla 1, Figuras 3 y 5). La riqueza se incrementó también con el número de muestras, salvo en los condrictios en donde se observó una suave tendencia negativa entre estas dos variables (Tabla 1, Figura 4).

Tabla 1: Valores de la regresión múltiple ponderada para cada ítem de presa y para la riqueza total de presas, Estadístico de Fisher (F), p-valor: probabilidades asociadas a los parámetros de la regresión; masa: Log M, n° muestras: Log N, metodología: estudios basados en fecas versus estómagos; (*) p < 0,01; (**) p < 0,001; (***) p < 0,0001, # Para este ítem no existe valor por ser todas las metodologías iguales.

Ítem de Presa	estadístico-F	p-valor Modelo	R ²	p-valor		
				masa	n° muestras	metodología
Aves y Mamíferos	F _{3,19} = 7,61	1,54E-03	0,55	0,01199*	0,0067**	0,0089**
Cefalópodos	F _{3,76} = 8,70	4,92E-05	0,26	0,1966	0,0008***	7,85e-05***
Cnidarios	F _{2,1} = 505,7	0,0314	0,99	0,208	0,0417*	#
Condriictios	F _{3,12} = 6,44	0,0076	0,62	0,0037**	0,0240*	0,0453*
Crustáceos	F _{3,51} = 10,24	2,19E-05	0,38	7,57e-05***	0,0240*	0,0948
Equinodermos	F _{3,4} = 15,45	0,0115	0,92	0,0320*	0,5614	0,339
Moluscos	F _{3,19} = 67,43	2,58E-10	0,91	9,84e-09***	5,72e-05***	1,92e-05***
Otros Invertebrados	F _{3,18} = 13,61	7,04E-05	0,69	0,001***	0,006**	0,002**
Peces	F _{3,86} = 19,77	7,78E-10	0,41	0,8616	4,13e-11***	0,9281
Urocordados y Hemicordados	F _{3,3} = 1,317	0,4131	0,57	0,805	0,477	0,633
Riqueza Total	F_{3,93} = 59,08	2,20E-16	0,66	9,77e-10***	2e-16***	2,10e-06***

Por otro lado, los cefalópodos fue el único ítem que mostró diferencias significativas en la riqueza con las variables número de muestras y metodología, mientras que los crustáceos lo hicieron para las variables masa y número de muestras (Tabla 1, Figuras 3-5). Todos los estudios de dieta que reportaron cnidarios fueron basados en estómagos. La riqueza en los equinodermos únicamente se asoció significativamente con la masa de los Pinnípedos (Tabla1, Figura 3). Finalmente, los urocordados y hemicordados no mostraron asociaciones significativas para ninguna de las variables analizadas (Tabla 1, Figuras 3-5).

La regresión logística presentó valores significativos para los ítems, crustáceos, cnidarios, moluscos, equinodermos, otros invertebrados y urocordados y hemicordados (Tabla 2, Figura 6). Aves, mamíferos y condriictios no presentaron valores significativos para la regresión logística (Tabla 2, Figura 6). Los ítems más comunes y representativos en la dieta de los Pinnípedos, a saber los peces y los cefalópodos, ocurrieron a altas frecuencias a partir de bajos tamaños corporales; por tanto, la incidencia de estos dos ítems no se correlacionó significativamente con el tamaño corporal (Tabla 2, Figura 6). Finalmente, los cnidarios, los equinodermos, y los urocordados y hemicordados se observaron únicamente en la dieta de los pinnípedos de tamaños corporales grandes, lo que determinó una asociación positiva entre su incidencia en la dieta y el tamaño corporal (Tabla 2, Figura 6).

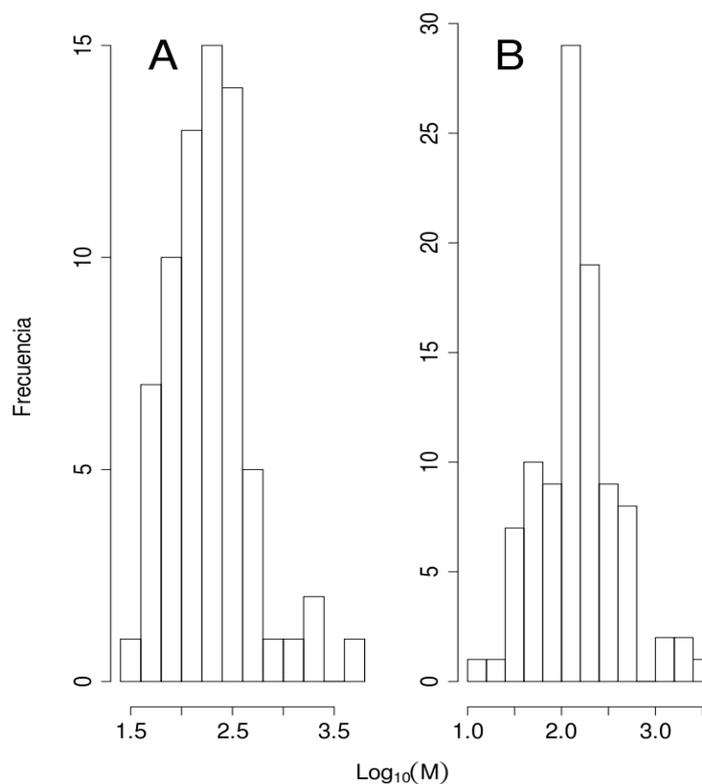


Figura 1: Distribución de la frecuencia de tamaños corporales promedio. (A) Todas las especies de Pinnípedos, separado por sexo (N = 35). (B) Todos los Pinnípedos considerados en este estudio, utilizando el criterio descrito en la metodología (N = 98). Notar que para una misma especie puede existir más de un tamaño corporal debido a las características del estudio considerado (e.g. diferentes sexos o inclusión de juveniles).

Tabla 2. Valores de razones de probabilidad (Odds Ratios) para los distintos ítems presas estimados a partir de regresiones logísticas, b: valor estimado de pendiente, odss ratio: $\exp^{(b)}$; (*) $p < 0,01$; (**) $p < 0,001$; (***) $p < 0,0001$.

Ítem de presa	b	Odss Ratio
Aves y Mamíferos	0,49	1,65
Cefalópodos	1,28	3,59
Cnidarios	3,23 **	25,23
Condriictios	1,19	3,28
Crustáceos	0,99	2,68
Equinodermos	2,03 *	7,62
Moluscos	1,37 *	3,92
Otros Invertebrados	1,23 *	3,44
Peces	0,45	1,55
Urocordados y Hemicordados	2,70 **	14,88

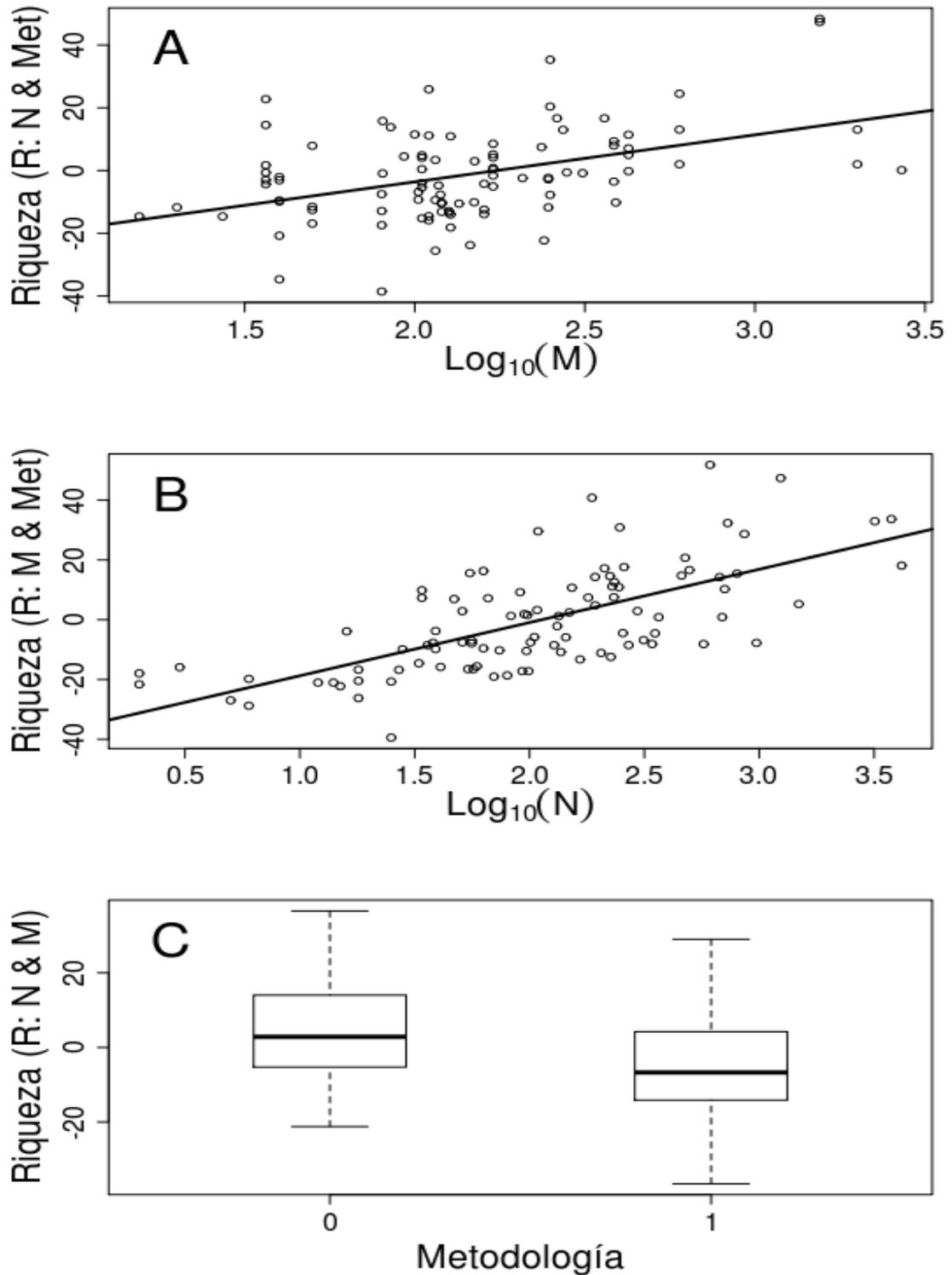


Figura 2: Asociación entre Riqueza de presas y Tamaño Corporal (A), Número de Muestras (B), y Metodología de estudio (C); (0) Estómagos; (1) Fecas. Cada gráfico presenta en el eje de las ordenadas los residuos de una regresión múltiple que no incluyó a la variable de interés. Residuos de una regresión entre riqueza y número de muestras y metodología R: N & Met; Residuos de una regresión entre riqueza y tamaño corporal y metodología R: M & Met; Residuos de una regresión entre riqueza y número de muestras y tamaño corporal R: N & M.

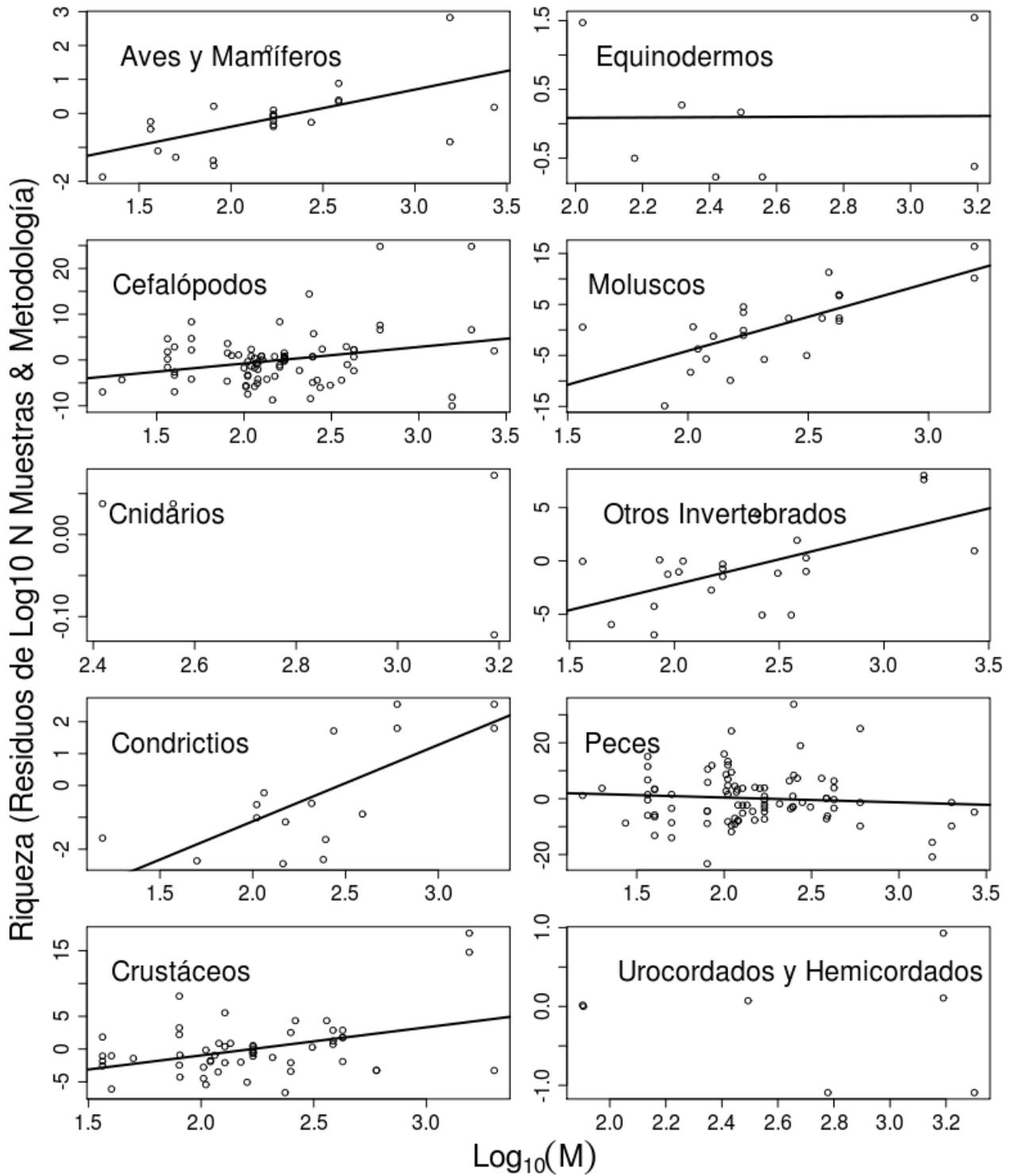


Figura 3: Asociación entre la Riqueza de Presas y el Tamaño Corporal para los distintos ítems de presa, provenientes de los residuos entre número de muestras y metodología.

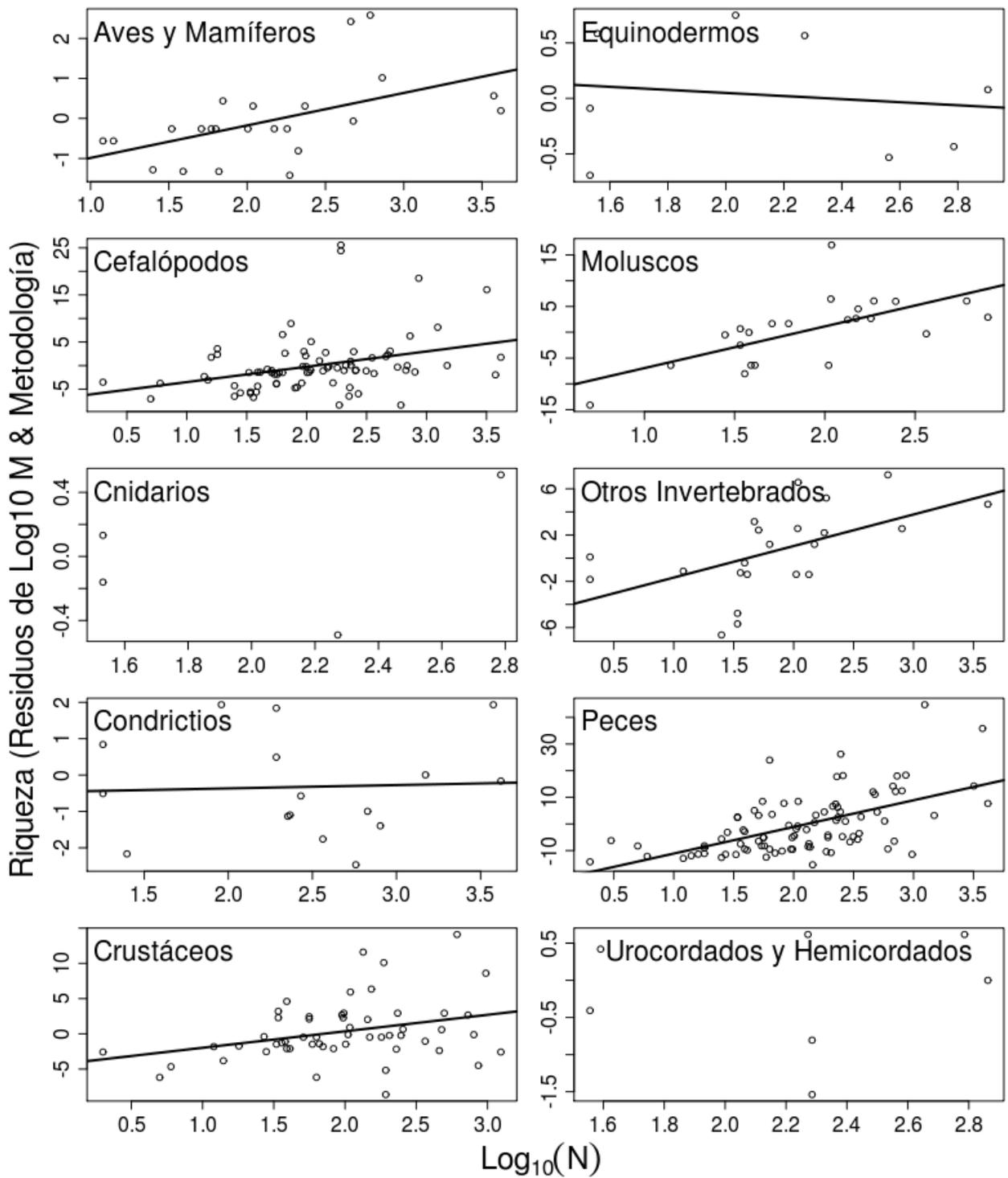


Figura 4: Asociación entre la Riqueza de Presas y el Número de Muestras para los distintos ítems de presa, provenientes de los residuos entre masa y metodología.

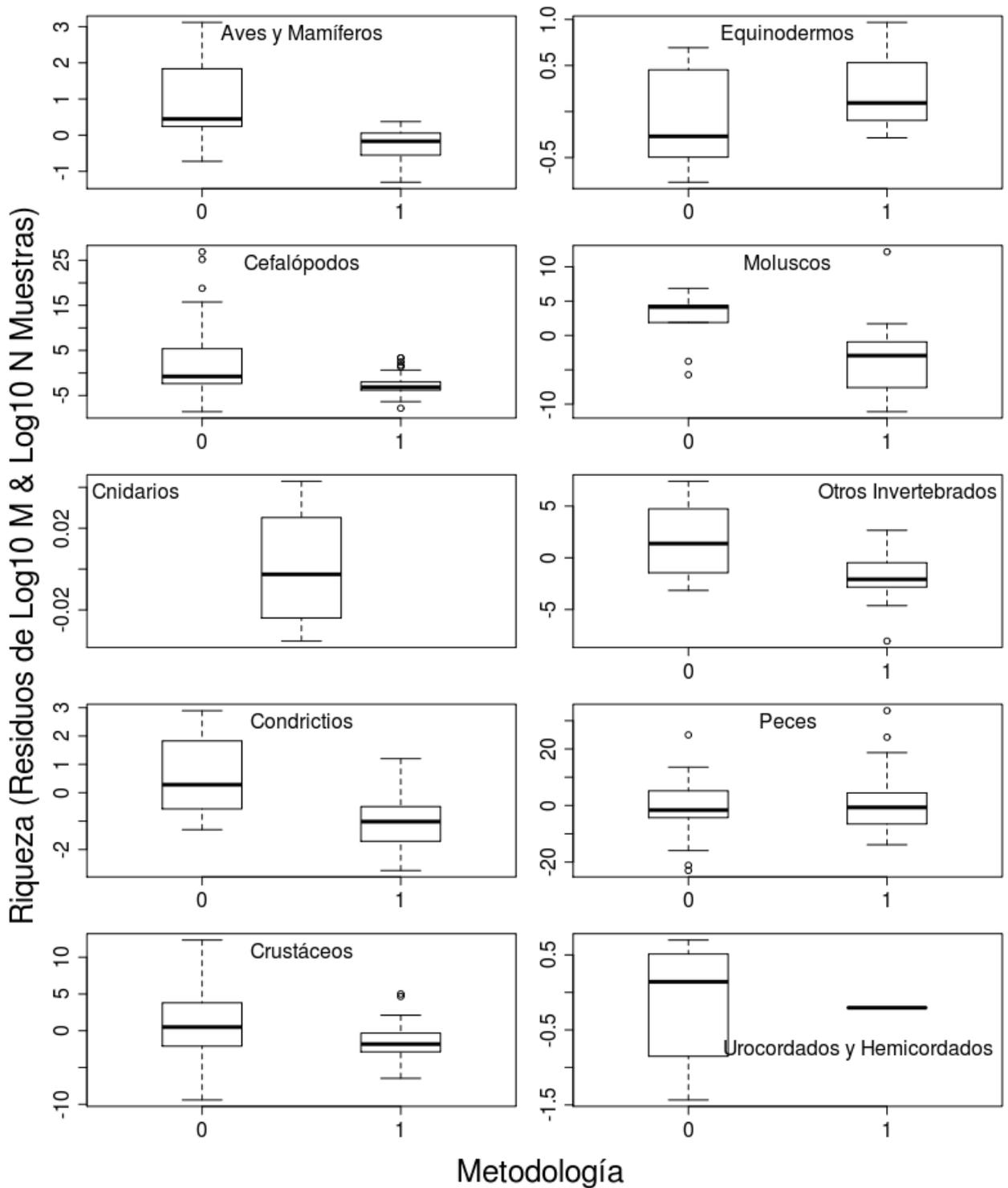


Figura 5: Boxplot indicando el efecto de la Metodología de muestreo en la Riqueza de Presas estimada, provenientes de los residuos entre masa y número de muestras. (0) Estómagos; (1) Fecas.

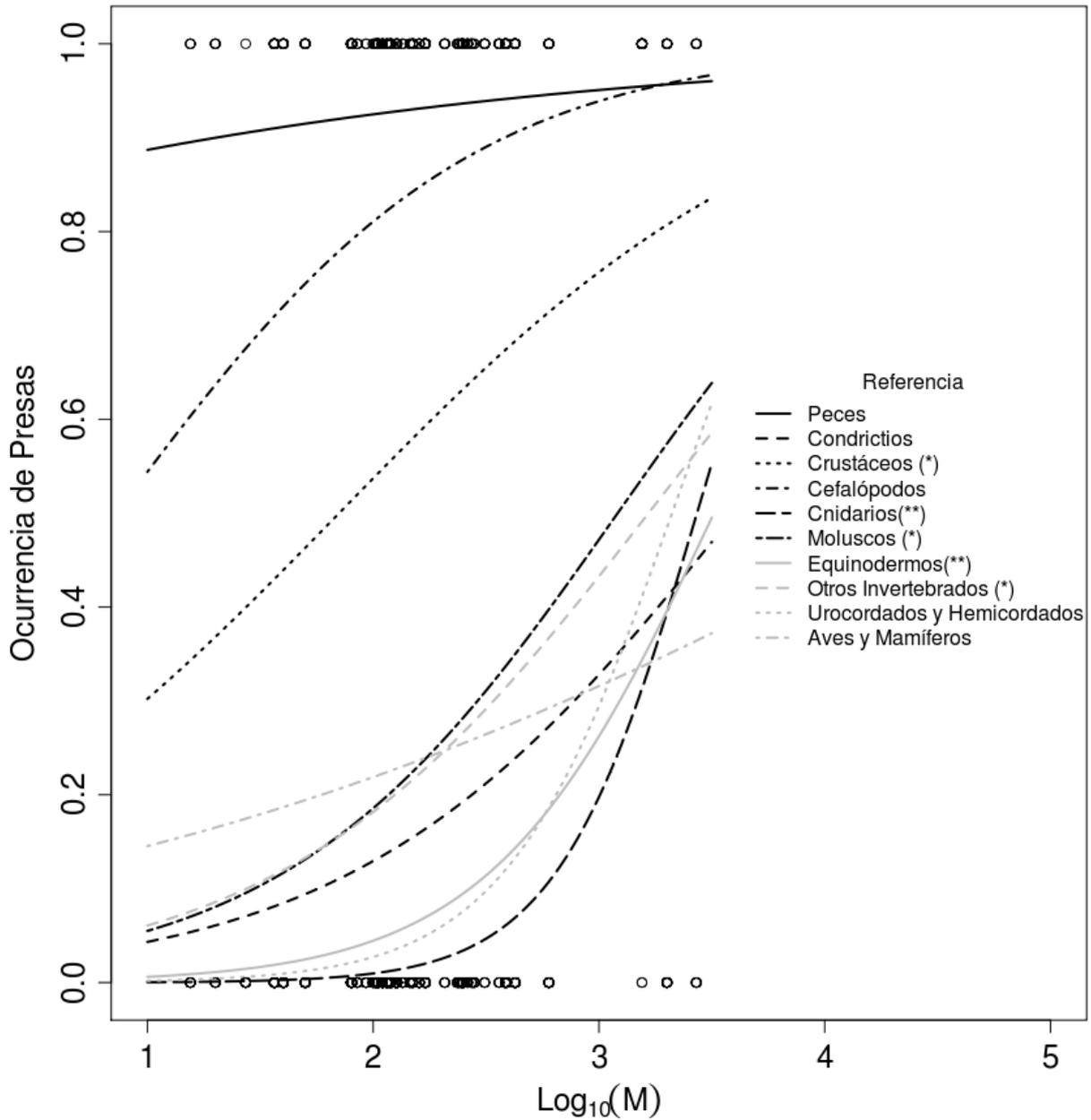


Figura 6: Regresiones Logísticas para la ocurrencia de los ítems de presa en función del tamaño corporal de los Pinnípedos. Los valores de las regresiones para cada ítem se encuentran en la Tabla 2; (*) $p < 0.01$; (**) $p < 0.001$; (***) $p < 0.0001$.

Discusión

La identificación y el entendimiento de los patrones ecológicos requieren de teorías robustas así como del apoyo de datos empíricos (Berryman 1999). Existen buenas razones

teóricas y evidencias empíricas que sugieren un aumento en la diversidad de presas con el tamaño corporal del depredador (Layman *et al.* 2005; Brose *et al.* 2006; Arim *et al.* 2007; Arim *et al.* 2010). No obstante, los estudios que han abordado este tema se han centrado en el análisis de comunidades locales (Cohen *et al.* 2003; Arim *et al.* 2010) o en grandes bases de datos obtenidas a partir de redes tróficas (Cohen *et al.* 1993; Brose *et al.* 2006). El presente estudio capitaliza la alta definición típicamente alcanzada en los análisis de dieta de Pinnípedos y la amplia gama de especies para las cuales se ha reportado su ecología trófica. Este camino, intermedio a los anteriores, sugiere un aumento sistemático en la riqueza de presas y en los grupos tróficos consumidos, al aumentar el tamaño corporal de las especies involucradas (Figuras 2 y 3).

En el gradiente de tamaños corporales de los Pinnípedos, las especies hacen un uso diferencial de los ítems presa pudiéndose reconocer tres categorías de presas en este contexto: aquellas que son consumidas por todas las clases de tamaño, aquellas que aumentan su incidencia con el tamaño y aquellas que sólo son consumidas por los grandes depredadores. La primera categoría está compuesta por peces, cefalópodos y crustáceos, los cuales son los principales ítems consumidos por los Pinnípedos (Bowen *et al.* 2009). Entre estos, sólo la riqueza de crustáceos se relacionó significativamente con el tamaño corporal (Figura 3 y Tabla 1). La segunda categoría involucra aves y mamíferos, condriactos, moluscos y otros invertebrados, los cuales son presas de menor incidencia en la dieta, pero que están representadas por un amplio espectro de tamaños corporales. Los pequeños Pinnípedos consumen en frecuencias moderadas moluscos y otros invertebrados, a parte de las presas principales, y escasamente aves y mamíferos (e.g. Lawson *et al.* 1998; Lea *et al.* 2002; Porras-Peters *et al.* 2007), mientras que los pinnípedos de tamaños intermedios depredan en todos los grupos tróficos (e.g. Casaux *et al.* 1997; Casaux *et al.* 2003; Page *et al.* 2005). A su vez, los depredadores de gran tamaño si bien consumen aves y mamíferos, estos ítems no llegan a ser representativos de su dieta por su baja frecuencia (e.g. Sheffield & Grebmeier 2009; Green & Williams 1986). Finalmente, el tercer grupo lo forman presas de menor incidencia como los cnidarios, equinodermos, urocordados y hemicordados. Como ya se ha mencionado, estos ítems son esencialmente consumidos por depredadores de gran tamaño.

De acuerdo a la predicción de la hipótesis de partida, los resultados obtenidos indican que los grupos tróficos consumidos pueden relacionarse cualitativamente con el tamaño corporal de las distintas especies de Pinnípedos. En este sentido, las especies de pequeño tamaño, representados mayormente por los Fócidos, consumen principalmente presas en los niveles tróficos bajos. Las especies de tamaño intermedio consumen presas que ocupan los niveles tróficos más altos y a medida que el tamaño corporal sigue aumentando se observa una

incorporación de presas de niveles tróficos menores. Congruentemente *Odobenus rosmarus*, una de las especies de mayor tamaño corporal consume todos los ítems tróficos considerados (Sheffield & Grebmeier 2009), presentando incluso estrategias de forrajeo orientadas al consumo de organismos bentónicos (Riedman 1990).

Los organismos de gran tamaño presentan altas tasas metabólicas acompañados de grandes requerimientos energéticos (McNab 2002, Brown *et al.* 2004). Suplir estas demandas suele depender del consumo de una alta diversidad de presas (Sherwood *et al.* 2002; Layman *et al.* 2005; Arim *et al.* 2007). Así mismo, el consumo de presas asociadas a niveles tróficos bajos por parte de los grandes Pinnípedos sería congruente con las restricciones energéticas que experimentan (Arim *et al.* 2007). Si bien, la tendencia general es de un aumento en la posición trófica con el tamaño corporal (Woodward *et al.* 2005), los grandes depredadores podrían incluir recursos más abundantes, en bajas posiciones tróficas para satisfacer sus altas demandas (Arim *et al.* 2007; e.g. Dehh *et al.* 2006, Sheffield & Grebmeier 2009). Por último, el consumo de aves y/o mamíferos por los Pinnípedos de gran tamaño les podría permitir incorporar fuentes de origen alóctono, ampliando así su base de sustento energético (Arim *et al.* 2007, Arim *et al.* 2010). En conjunto, al aumentar el tamaño corporal de los Pinnípedos estos aumentan su diversidad de presas, el rango de ítems y niveles tróficos consumidos y eventualmente acceden a recursos alóctonos, un conjunto de cambios que serían esenciales para satisfacer el incremento en sus demandas energéticas (Arim *et al.* 2007, Arim *et al.* 2010).

Más allá del patrón general arriba descrito, es posible que existan otras estrategias que permitan la existencia de depredadores de gran tamaño corporal. La comparación de la dieta de la foca cangrejera (*Lobodon carcinophagus*) y de la foca leopardo (*Hydrunga leptonyx*) representan un ejemplo interesante al respecto. Ambas especies están filogenéticamente emparentadas, presentan tamaños corporales similares y son habitantes del mismo ambiente (Riedman 1990). No obstante, *L. carcinophagus* presenta una dieta muy especializada en unos pocos recursos muy abundantes y de bajas posiciones tróficas (Bengtson 2009), mientras que *H. leptonyx* consume una gran diversidad de presas, incluyendo aves y mamíferos de altas posiciones tróficas y también presas en bajas posiciones tróficas (Rogers 2009).

Buena parte de la variación en las diversidades tróficas reportadas puede originarse por la metodología empleada y la cantidad de muestras tomadas (Arim & Naya 2003; Trites & Joy 2005). Esta variabilidad fue considerada en el abordaje estadístico logrando dar cuenta de su efecto en los patrones observados. Sin embargo, existen otras fuentes de variación que pudieron influir en los

resultados obtenidos. La ausencia de datos para algunas especies, siete de 35, podría afectar los resultados de concentrarse ciertos rangos de tamaño corporal. Sin embargo, este no fue el caso existiendo una muy buena concordancia entre la distribución de tamaños de las especies incluidas en la base de datos y la distribución para todas las especies de mamíferos (Figura 1). El ecosistema de estudio, la generalización de la dieta para cada especie a partir de uno o pocos artículos, diferencias en las estrategias de muestreo entre investigadores y otros factores no explicitados por los autores implican variaciones en la diversidad reportada que no fueron considerados en este análisis. Así mismo, atributos demográficos como la edad, sexo y condición reproductiva y factores como la estación del año, abundancia de competidores y depredadores, también pueden afectar el comportamiento de forrajeo de los individuos (Bowen *et al.* 2009; Boyd 2009). Si bien estos factores suelen asociarse con el tamaño corporal (Lafferty *et al.* 2006), también involucran otras fuentes de variación no especificadas. No obstante, el patrón observado es detectado a pesar de estas variaciones sugiriendo que se trata de tendencias robustas, en los gradientes de tamaño corporal considerados.

La metodología de análisis de dieta afecta a la diversidad esperada de presas. Los estudios basados en el análisis del contenido estomacal presentaron mayores valores de riqueza de presas y de muchos grupos taxonómicos consumidos (Figura 5 y Tabla 1). Esta diferencia estaría determinada por la mayor digestión alcanzada en las fecas y por la menor proporción que cada feca representa de cada evento de consumo (Arim & Naya 2003). Esto afecta principalmente a las presas con pocas o nulas partes duras como los cnidarios (Figura 5), los cuales fueron detectados únicamente en los estómagos (e.g. Finley & Evans 1983; Sheffield & Grebmeier 2009). La ausencia de grandes diferencias en la estimación de diversidad de peces (Figura 6 y Tabla 1), se asociaría con la presencia de partes duras, con bajo desgaste y consumidas en grandes cantidades por los Pinnípedos (Arim & Naya 2003). En este sentido, cabe mencionar que en las últimas décadas han ocurrido cambios sociales que promueven el uso de metodologías no invasivas, sugiriéndose el uso del análisis fecal (y otras técnicas más recientes como el análisis de isótopos o ácidos grasos) sobre el uso del análisis de contenidos estomacales. El presente estudio demuestra que dicho cambio metodológico puede afectar nuestra percepción de la ecología trófica del grupo y sus tendencias temporales.

Este estudio aporta información básica sobre la biología de los Pinnípedos y su papel en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Actualmente, es ampliamente reconocida la importancia de analizar atributos biológicos en amplios rangos de tamaños corporales, explorando la existencia de tendencias sistemáticas o cambios abruptos (Carbone *et al.* 1999;

Carbone & Gittleman 2002; Sinclair *et al.* 2003; Brown *et al.* 2004). La mayoría de los grupos biológicos carecen de una amplia representación de estudios de casos para las especies que los componen, los Pinnípedos son una excepción. No obstante, trabajos de síntesis como el aquí presentado, son raros a pesar del importante número de estudios disponibles (Lavigne 1982; Pauly *et al.* 1998). Los mamíferos marinos son organismos visibles, carismáticos e identificados como importantes depredadores en sus ecosistemas (Yodzis 2001; Bowen *et al.* 2009). A pesar de esto, es limitado lo que se conoce sobre los cambios sistemáticos en sus atributos biológicos e inserción en las redes tróficas al cambiar el tamaño corporal de las especies; este estudio intenta ser una contribución en esta línea.

Agradecimientos

La realización de este trabajo fue posible gracias a la ayuda de mucha gente que de alguna manera contribuyó para que saliera adelante. Quisiera agradecer especialmente a los integrantes del tribunal, la Dra. Diana Szteren y el Dr. Daniel Naya por las correcciones que realizaron al manuscrito y por sus aportes y críticas al trabajo en general, las cuales fueron muy valiosas para mí. Además quisiera agradecerles a ellos también y a la Msc. Valentina Franco Trecu por haber compartido parte de su bibliografía para que pudiera realizar el trabajo. A mi orientador el Dr. Matías Arim, cuyas enseñanzas fueron más allá de intentar que comprendiera el marco teórico y la pregunta que me debía plantear, sus consejos fueron más allá de lo estrictamente académico y de lo que se puede encontrar en un libro. Gracias Mato! Gracias a todos los integrantes del Jolgory-Lab por todas las idas y vueltas, los consejos, las salidas, y fundamentalmente por aceptarme y permitirme ser parte de esta familia! A mis amigos, los de la vida no facultativos, los facultativos y a todos los compañeros que me acompañaron en este camino. Gracias a todos por escucharme hablar sobre el tamaño corporal y no quejarse por más de que estuviera atomizando, me re aguantaron! A mi familia, por todo el apoyo incondicional que me brindaron todos estos años. Nada de esto hubiera sido posible sin no hubieran estado ellos. Por ultimo quiero agradecerle a mi “nerd de confianza” Juan Manuel Barreneche, por toda su paciencia para enseñarme a usar el R, el aguante durante toda esta etapa final de la carrera y el cariño que me da.

Bibliografia

- Arim, M., & D. E Naya. (2003) Pinniped diets inferred from scats: analysis of biases in prey occurrence. *Canadian Journal of Zoology*. 81, 67–73.
- Arim M., Bozinovic F. & Marquet P.A. (2007) On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*. 116, 1524-1530.
- Arim M., Abades S., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P.A. (2010) Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*. 119, 147-153.
- Bengtson J. L. (2009) Crabeater Seal *Lobodon carcinophaga* en Encyclopedia of Marine Mammals. Second Edition. Editado por Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M. Elseiver. pp 325-326.
- Berlow E. L., Brose U. & Martinez N. D. (2008) The “Goldilocks factor” in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105: 11, 4079–4080.
- Berryman A.A. (1999) *Principles of Population Dynamics and Their Application*. Stanley Thornes, Cheltenham, U.K.
- Bowen, W. D. (1997) Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 158, 267–74.
- Bowen W. D., Beck C. A. & Austin D. A. (2009) Pinnipeds Ecology en Encyclopedia of Marine Mammals. Second Edition. Editado por Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M. Elseiver. pp 868-873.
- Boyd, I. L. (2009) Pinniped Life History en Encyclopedia of Marine Mammals. Second Edition. Editado por Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M. Elseiver. pp 868-873.
- Brischoux F., Bonnet X., Cook T. R., & Shine R. (2008) Allometry of diving capacities: ectothermy vs. endothermy. *Journal of Evolutionary Biology*. 21, 324-329.
- Brose U., Jonsson T., Berlow E.L., Warren P., Banasek-Richter C., Bersier L.F., Blanchard J.L., Brey T., Carpenter S.R., Blandenier M.F.C., Cushing L., Dawah H.A., Dell T., Edwards F., Harper-Smith S., Jacob U., Ledger M.E., Martinez N.D., Memmott J., Mintenbeck K., Pinnegar J.K., Rall B.C., Rayner T.S., Reuman D.C., Ruess L., Ulrich W., Williams R.J., Woodward G. & Cohen J.E. (2006) Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*. 87, 2411-2417.
- Brown J. H. (1995) Macroecology. *The University of Chicago Press*. Chicago, Londres. 269 pp.
- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M., & West G. B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85:7, 1771–1789.
- Bukovinszky T., van Veen F. J., Jongema Y. & Dicke M. (2008) Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science*. 319: 5864, 804.
- Burness G. P., Diamond J. & Flannery T. (2001) Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 98: 25, 14518–14523.
- Carbone C., Mace G.M., Roberts S.C. & Macdonald D.W. (1999) Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*. 402, 286-288.
- Carbone, C. & Gittleman J. L. (2002) A Common Rule for the Scaling of Carnivore Density. *Science* 295: 2273-2276.
- Carbone C., Cowlishaw G., Isaac N. J. & Rowcliffe J. M. (2005) How far do animals go? Determinants of day range in mammals. *The American Naturalist*. 165: 2, 290- 297.
- Carbone, C., Teacher A., & Rowcliffe J. M. (2007) The Costs of Carnivory. *PLoS Biology*. 5: 2, 01-06.
- Casaux R., Baroni A., & Carlini A. (1997) The diet of the Weddell seal *Leptonychotes weddelli* at Harmony Point, South Shetland Islands. *Polar Biology*. 18, 371–375.

- Casaux R., Baroni A. & Ramon A. (2003) Diet of antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*. 26, 49–54.
- Cohen J.E., Pimm S.L., Yodzis P. & Saldaña J. (1993) Body size of animal predator and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*. 62, 67-78.
- Cohen J.E., Jonsson T. & Carpenter S.R. (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 100, 1781-1786.
- Damuth, J. (1981) Population density and body size in mammals. *Nature*. 290, 699-700.
- Dehn L. A., Sheffield G. G., Follmann E. H., Duffy L. K., Thomas D. L. & O'Hara T. M. (2006) Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis. *Polar Biology*. 30, 167-181.
- Elton C. (1927) Animal ecology. *Sidgenick and Jackson*. London.
- Estes J. A., Tinker M. T., Williams T. M. & Doak D. F. (1998) Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*. 282: 5388: 473–476.
- Finley K. J. & Evans C. R. (1983) Summer diet of the Bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian High Arctic. *Arctic*. 36: 1, 82–89.
- Garland, T. 1983. Scaling the Ecological Cost of Transport to Body Mass in Terrestrial Mammals. *The American Naturalist* 121, no. 4: 571–587.
- Green K. & Williams R. (1986) Observations on Food Remains in Faeces of Elephant, Leopard and Crabeater Seals. *Polar Biology*. 6, 43-45.
- Harwood J. (2001) Marine mammals and their environment in the twenty-first century. *Journal of Mammalogy*. 82: 3, 630–640.
- Hofman R. J. & Bonner W. N. (1985) Conservation and protection of marine mammals: past, present and future. *Marine Mammal Science*. 1: 2, 109–127.
- Innes S., Lavigne D. M., Earle W. M. & Kovacs K. M. (1987) Feeding Rates of Seals and Whales. *Journal of Animal Ecology*. 56: 1, 115–130.
- Jefferson T. A., Leatherwood S. & Webber M. A. (1993) FAO species identification guide. Marine mammals of the world. Rome, pp 320.
- Lafferty K.D, Dobson A.P. & Kuris A.M. (2006) Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. 30, 11211-11216.
- Lavigne, D. M. (1982) Similarity in energy budgets of animal populations. *Journal of Animal Ecology*. 51, 195–206.
- Lawson J. W., Anderson J. T., Dalley E. L. & Stenson G. B. (1998) Selective foraging by harp seals *Phoca groenlandica* in nearshore and offshore waters of Newfoundland, 1993 and 1994. *Marine Ecology Progress Series*. 163, 1-10.
- Layman, C. A., K. O. Winemiller, D. A. Arrington, y D. B. Jepsen. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology* 86, no. 9: 2530–2535.
- Lea M. A, Cherel Y., Guinet C. & Nichols P. D. (2002) Antarctic fur seals foraging in the Polar Frontal Zone: inter-annual shifts in diet as shown from fecal and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*. 245, 281–297.
- Lindeman R. L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 23: 4, 399–417.
- McNab, B. K. 2002. The physiological ecology of vertebrates. *Cornell University*. Press.
- Marquet P. A. & Taper M. L. (1998) On size and area: patterns of mammalian body size extremes across

landmasses. *Evolutionary Ecology*. 12, 127–139.

- Marquet P. A., Quiñones R. A., Abades S. R., Labra F., Tognelli M., Arim M. & Rivadeneira M. (2005) Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*. 208: 9, 1749–1769.
- Page B., McKenzie J. & Goldsworthy S. D. (2005) Dietary resource partitioning among sympatric New Zealand and Australian fur seals. *Marine Ecology Progress Series*. 293, 283–302.
- Pauly D., Trites A. W., Capuli E. & Christensen V. (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*. 55, 467.
- Petchey O. L., Beckerman A. P., Riede J. O. & Warren P. H. (2008) Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105: 11, 4191–4196.
- Porras-Peters H., Aurióles-Gamboa D., Cruz-Escalona V. H. & Koch P. L. (2008) Trophic level and overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*. 24: 3, 554-576.
- Riedman M. (1990) The Pinnipeds. Seals, Sea lions, and Walruses. *University of California Press*. Berkeley. Los Angeles. Oxford. pp 50-83.
- Rogers T. L. (2009) Leopard Seal *Hydrunga leptonyx* en Encyclopedia of Marine Mammals. Second Edition. Editado por Perrin, W. F., Würsig, B. & Thewissen, J. G. M. Elseiver. pp 708-709.
- Rooney N., McCann K. S. & Moore J. C. (2008) A landscape theory for food web architecture. *Ecology letters*. 11, 867–881.
- Sato J. J., Wolsan M., Suzuki H., Hosoda T., Yamaguchi Y., Hiyama K., Kobayashi M. & Minami S. (2006) Evidence from nuclear DNA sequences sheds light on the phylogenetic relationship of Pinnipedia: single origin with affinity to Musteloidea. *Zoological Science*. 23, 125-146.
- Schreer J. F., & Kovacs K. M. (1997) Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 75, 339–358.
- Sheffield, G. & J. M. Grebmeier. (2009) Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*): Differential prey digestion and diet. *Marine Mammal Science*. 25: 4, 761-777.
- Sherwood G.D., Kovacs J., Hontela A. & Rasmussen J.B. (2002) Simplified food webs lead to energetic bottlenecks in polluted lakes. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*. 59, 1-5.
- Sinclair A. R. E., Mduma S. & Brashares J. S. (2003) Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*. 425, 288–290.
- Team R.D.C. (2007) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Trites A.W. & Joy R. (2005) Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? *Journal of Mammalogy*. 86, 704-712.
- Williams R. J., & Martinez N. D. (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature*. 404, 180-183.
- Williams R. J. & Martinez N. D. (2008) Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology*. 77, 512–519.
- Woodward G. & Hildrew A. G. (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*. 71, 1063–1074.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J. M., Olesen J. M., Valido A. & Warren P. H. (2005) Body size in ecological networks. *Trends in Ecology & Evolution*. 20: 7, 402-409.
- Yodzis P. (2001) Must top predators be culled for the sake of fisheries? *Trends In Ecology & Evolution*. 16, 78-84.

Anexo I: Artículos considerados en la base de datos discriminados por especies.

Arctocephalus australis

- Naya D., Arim M. & Vargas R. 2002. Diet Of South American Fur Seals (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. *Marine Mammal Science*. 18: (3) 734-745.
- Szteren D., Naya D & Arim M. 2004. Overlap Between Pinniped Summer Diet and Artisanal Fishery Catches in Uruguay. *The Latin American Journal of Aquatic Mammals*. 3: (2) 119-125.

Arctocephalus forsteri

3. Fea N. I, Harcourt R. & Lalas C. 1999. Seasonal variation in the diet of New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*) at Otago Peninsula, New Zealand. *Wild Life Research*. 26: 147-160.
4. Harcourt R. G., Bradshaw C. J. A, Dickson K. & Davis L. S. 2002 . Foraging ecology of a generalist predator, the female New Zealand fur seal. *Marine Ecology Progress Series*. 227: 11-24.
5. Carey P. W. 1992. Fish Prey Species of the New Zeland Fur Seal (*Arctocephalus forsteri*, Lesson) New Zealand. *Journal of Ecology*. 16:(1) 41-46.
6. Page P., McKenzie J. & Goldsworthy S. D. 2005. Dietary resource partitioning among sympatric New Zealand and Australian fur seals. *Marine Ecology Progress Series*. 293: 283-302.

Arctocephalus galapagoensis

- Dellinger T. & Trillmich F. 1999. Fish prey of the sympatric Galápagos fur seals and sea lions: seasonal variation and niche separation. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1204-1216.

Arctocephalus gazella

- Klages N. T. W. & Bester M. N. 1998. Fish prey of fur seals *Arctocephalus* spp. at subantarctic Marion Island. *Marine Biology*. 131: 559-566.
- Lea M. A., Cherel Y., Guinet C. & Nichols P. D. 2002. Antarctic fur seals foraging in the Polar Frontal Zone: inter-annual shifts in diet as shown from fecal and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*. 245:281-297.
- Guinet G., Dubroca L., Lea M. A., Goldsworthy S., Cherel S., Duhamel G., Bonadonna F. & Donnay J. P. 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: a scale-dependent approach using geographic information systems. *Marine Ecology Progress Series*. 219 : 251-264.
- Daneri G.A., Piatkowski U., Coria N. R. & Carlini A. R. 1999. Predation on cephalopods by Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, at two localities of the Scotia Arc, Antarctica. *Polar Biology*. 21: 59-63.
- Reid K. & Arnould J. P Y. 1996. The diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* during the breeding season at South Georgia. *Polar Biology*. 16: 105-114.
- Osman L. P., Hucke-Gaete R., Moreno C. A. & Torres D. 2004. Feeding ecology of Antarctic fur seals at Cape Shirreff, South Shetlands, Antarctica. *Polar Biology*. 27: 92-98.
- Casaux R., Baroni A. & Ramon A. 2003. Diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*. 26: 49-54.
- Casaux R., Baroni A. & Carlini A. 1998. The diet of the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at Harmony Point, Nelson Island, South Shetland Islands. *Polar Biology*. 20 : 424-428.
- Casaux R., Baroni A., Arrighetti F., Ramon A. & Carlini A. 2003. Geographical variation in the diet of the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella*. *Polar Biology*. 26: 753-758.
- Robinson S. A., Goldsworthy S. G., van de Hoff J. & Hindell M. A. 2002. The foraging ecology of two sympatric fur seal species, *Arctocephalus gazella* and *Arctocephalus tropicalis* at Macquarie Island during the austral summer. *Marine and Freshwater Research*. 53: 1071-1082.

Arctocephalus philippii

- Ochoa Acuña H. & Francis J. M. 1995. Spring and summer prey of the Juan Fernandez fur seal, *Arctocephalus philippii* . *Canadian Journal of Zoology*. 73: 1444-1452.

Arctocephalus pusillus

- P., McKenzie J. & Goldsworthy S. D. 2005. Dietary resource partitioning among sympatric New Zealand and Australian fur seals. *Marine Biology*. 293: 283-302.
- Hume F., Hindell M. A., Pemberton D. & Gales R. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of a high trophic level predator, the Australian fur seal (*Arctocephalus pusillus doriferus*). *Marine Biology*. 144: 407-415.

Arctocephalus townsendi

- Camacho F. 2004. Estructura alimentaria y posición trófica de dos especies de Otáridos *Zalophus*

californianus y *Arctocephalus townsendi*, en las Islas San Benito, B. C. México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. República de México. 1-94.

Arctocephalus tropicalis

- Robinson S. A., Goldworthy S. G., van de Hoff J. & Hindell M. A. 2002. The foraging ecology of two sympatric fur seal species, *Arctocephalus gazella* and *Arctocephalus tropicalis* at Macquarie Island during the austral summer. *Marine and Freshwater Research*. 53: 1071-1082.
- Klages N. T. W. & Bester M. N. 1998. Fish prey of fur seals *Arctocephalus* spp. at subantarctic Marion Island. *Marine Biology*. 131: 559-566.
- Beauflet G., Dubroca L., Guinet C., Cherel Y., Dabin W., Gagne C. & Hindell M. 2004. Foraging ecology of subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* breeding on Amsterdam Island: seasonal changes in relation to maternal characteristics and pup growth. *Marine Ecology Progress Series*. 273: 211-225.

Callorhinus ursinus

- Yonezaki S., Kiyota M. & Baba N. 2008. Decadal changes in the diet of northern fur seal (*Callorhinus ursinus*) migrating off the Pacific coast of northeastern Japan. *Fisheries Oceanography*. 17: (3) 231-238.
- Mori J., Kubodera T. & Baba N. 2001. Squid in the diet of northern fur seal, *Callorhinus ursinus* caught in the western and central North Pacific Ocean. *Fisheries Research*. 52: 91-97.
- Zeppelin T. K. & Ream R. R. 2006. Foraging habitats based on the diet of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) on the Pribilof Islands, Alaska. *Journal of Zoology*. 270: 565-576.

Eumetopias jubatus

- Sinclair E. H. & Zeppelin T. K. Seasonal and Spatial Differences in Diet in the Western Stock of Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*). 42.

Otaria flavescens

- Szteren D., Naya D. & Arim M. 2004. Overlap Between Pinniped Summer Diet and Artisanal Fishery Catches in Uruguay. *The Latin American Journal of Aquatic Mammals*. 3: (2) 119-125.
- Naya D., Vargas R. & Arim M. 2000. Análisis preliminar de la dieta del León Marino del Sur (*Otaria flavescens*) en Isla de Lobos, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*. 12: 14-21.
- George-Nascimento M., Bustamante R. & Oyarzun C. 1985. Feeding ecology of the South American sea lion *Otaria flavescens*: food contents and food selectivity. *Marine Ecology Progress Series*. 21: 135-143.

Zalophus californianus

- Dellinger T. & Trillmich F. 1999. Fish prey of the sympatric Galápagos fur seals and sea lions: seasonal variation and niche separation. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1204-1216.
- García-Rodríguez F. J. & Aurióles-Gamboa D. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Fishery Bulletin*. 102: 47-62.
- Camacho F. 2004. Estructura alimentaria y posición trófica de dos especies de Otáridos *Zalophus californianus* y *Arctocephalus townsendi*, en las Islas San Benito, B. C. México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. República de México. 1-94.
- Weise M. J. & Harvey J. T. 2008. Temporal variability in ocean climate and California sea lion diet and biomass consumption: implications for fisheries management. *Marine Ecology Progress Series*. 373: 157-172.
- Porras-Peters H., Aurióles-Gamboa D., Cruz-Escalona V. H. & Koch P. L. (2008) Trophic level and overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*. 24: 3, 554-576.

Zalophus wollebaeki

- Paez D. 2008. Diversificación de dietas en tres colonias de lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki*, evaluada con análisis de excretas e isótopos estables de C y N. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. República de México. 1-115.
- Salazar S. K. 2005. Variación temporal y espacial del espectro trófico del lobo marino de Galápagos (*Zalophus wollebaeki*). Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. República de México. 1-113.

Odobenus rosmarus

- Sheffield G. & Grebmeier J. M. 2009. Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*): Differential prey digestion and diet. *Marine Mammal Science*. 25: (4) 761-777.

Hydrurga leptonyx

- Hall-Aspland S. A. & Rogers T. L. 2004. Summer diet of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Eastern Antarctica. *Polar Biology*. 27: 729-734.
- Casaux R., Baroni A., Ramón A., Carlini A., Bertolin M. & DiPrinzio C. Y. 2009. Diet of the Leopard Seal *Hydrurga leptonyx* at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 32: 307-310.
- Green K. and Williams R. 1986 Observations on Food Remains in Faeces of Elephant, Leopard and Crabeater Seals. *Polar Biology*. 6: 43-45.

Leptonychotes weddellii

- Casaux R., Baroni A. & Ramon A. 2006. The diet of the Weddell Seal *Leptonychotes weddellii* at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*. 29: 257-262.
- Casaux R., Baroni A. & Carlini A. 1997. The diet of the Weddell seal *Leptonychotes weddellii* at Harmony Point, South Shetland Islands. *Polar Biology*. 18: 371-375.
- Lake S., Burton H. & van den Hoff J. 2003. Regional, temporal and fine-scale spatial variation in Weddell seal diet at four coastal locations in east Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*. 254: 293-305.

Lobodon carcinophagus

- Martensson E., Nordøy S. & Blix A. S. 1994. Digestibility of krill (*Euphausia superba* and *Thysanoessa* sp.) in minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) and crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*). *British Journal of Nutrition*. 72: 713-716.
- Green K. and Williams R. 1986. Observations on Food Remains in Faeces of Elephant, Leopard and Crabeater Seals. *Polar Biology*. 6: 43-45.

Mirounga angustirostris

- Antonelis G. A., Lowry M. S., Fiscus C. H., Stewart B. S. & DeLong R. L. Diet of the Northern elephant seal. *ELEVEN*. 211-223.
- Condit R. & Le Boeuf B. J. 1984. Feeding habits and feeding grounds of the Northern elephant seal. *Journal of Mammalogy*. 65: (2) 281-290.

Mirounga leonina

- C. J. A., Hindell M. A., Best N. J., Phillips K.L., Wilson G. & Nichols P. D. 2003. You are what you eat: describing the foraging ecology of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) using blubber fatty acids. *The Royal Society*. 270: 1283-1292.
- Green K. and Williams R. 1986. Observations on Food Remains in Faeces of Elephant, Leopard and Crabeater Seals. *Polar Biology*. 6: 43-45.

Monachus schauinslandi

- Goodman-Lowe G. D. 1998. Diet of the Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*) from the Northwestern Hawaiian islands during 1991 to 1994. *Marine Biology*. 132: 535-546.

Monachus monachus

- Salman A., Bilecenoglu M., Güçlüsoy H. 2001. Stomach contents of two Mediterranean monk seal (*Monachus monachus*) from the Aegean Sea, Turkey. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* . 81: 719-720.

Erignathus barbatus

- Dehn L. A. Sheffield G. G., Follmann E. H., Duffy L. K., Thomas D. L. & O'Hara T. M. 2007. Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis. *Polar Biology*. 30: 167-181.
- Finley K. J. & Evans C. R. 1983. Summer diet of bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian high Arctic. *Arctic*. 36: (1) 82-89.

Halichoerus grypus

- Beck C. A., Iverson S. J., Bowen W. D. & Blanchard W. 2007. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behaviour and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis. *Journal of Animal*. 76: 490-502.
- Bowen W. D. & Harrison G. D. 1994. Offshore diet of grey seals *Halichoerus grypus* near Sable Island, Canada. *Marine Ecology Progress Series*. 112: 1-12.

Phoca fasciata

- Frost K. & Lowry L. 1980. Feeding of ribbon seals (*Phoca fasciata*) in the Bering Sea in spring. *Canadian Journal of Zoology*. 58: 1601-1607.

Phoca groenlandica

- Wathne J. A., Haug T. & Lydersen C. 2000. Prey preference and niche overlap of ringed seals *Phoca hispida* and harp seals *P. groenlandica* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 194: 233-239.
- Lindstrøm U., Harbits A., Haug T. & Nilssen K. T. 1998. Do harp seals *Phoca groenlandica* exhibit particular prey preferences? *Journal of Marine Science*. 55: 941-953.
- Lawso J. W., Anderson J. T., Dalley E. L. & Stenson G. B. 1998. Selective foraging by harp seals *Phoca groenlandica* in nearshore and offshore waters of Newfoundland, 1993 and 1994. *Marine Ecology Progress Series*. 163: 1-110.
- Lydersen C., Angantyr L. A., Wiig Ø. & Øritsland T. 1991. Feeding habits of Northeast Atlantic Harp Seals (*Phoca groenlandica*) along the summer ice edge of the Barents Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48: 2180-2183.

Phoca hispida

- Weslawski J. M., Ryg M., Smith T. G. & Oritsland N. A. 1994. Diet of Ringed Seals (*Phoca hispida*) in a Fjord of West Svalbard. *Arctic*. 47: (2) 109-114.
- Wathne J. A., Haug T. & Lydersen C. 2000. Prey preference and niche overlap of ringed seals *Phoca hispida* and harp seals *P. groenlandica* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 194: 233-239.
- Dehn L. A. Sheffield G. G., Follmann E. H., Duffy L. K., Thomas D. L. & O'Hara T. M. 2007. Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis. *Polar Biology*. 30: 167-181.
- Lowry L. F., Frost K. J. & Burnes J. J. 1980. Variability in the diet of ringed seal, *Phoca hispida*, in Alaska. 2254-2261.

Phoca largha

- L. A. Sheffield G. G., Follmann E. H., Duffy L. K., Thomas D. L. & O'Hara T. M. 2007. Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis. *Polar Biology*. 30: 167-181.
- Wada K., Hamanaka T., Nakaoka T. & Tanahashi K. 1992. Food and feeding habits of Kuril and Larga seals in southeastern Hokkaido. *Mammalia*. 56: (4) 555-566.

Phoca vitulina

- Browne P., Laake J. L. & DeLong R. L. 2002. Improving pinniped diet analyses through identification of multiple skeletal structures in fecal samples. *Fisherie Bulletin*. 100: 423-433.
- Hall A. J., Watkins J. & Hammond P. S. 1998. Seasonal variation in the diet of harbour seals in the south-western North Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 170: 269-281.
- Andersen S. M., Lydersen C., Grahl-Nielsen O. & Kovacs K. M. 2004. Autumn diet of harbour seals (*Phoca vitulina*) at Prins Karls Forland, Svalbard, assessed via scat. *Canadian Journal of Zoology*. 82: 1230-1245.
- Orr A. J., Banks A. S., Mellman S., Huber H. R. & DeLong R. L. 2004. Examination of the foraging habits of Pacific harbor seal (*Phoca vitulina richardsi*) to describe their use of the Umpqua River, Oregon, and their predation on salmonids. *Fisherie Bulletin*. 102: 108-117.
- Herreman J. K., Blundell G. M. & Ben-David M. 2009. Evidence of bottom-up control of diet driven by top-down processes in a declining harbor seal *Phoca vitulina richardsi* population. *Marine Ecology Progress Series*. 374: 287-300.
- Wada K., Hamanaka T., Nakaoka T. & Tanahashi K. 1992. Food and feeding habits of Kuril and Larga seals in southeastern Hokkaido. *Mammalia*. 56: (4) 555-566.

Anexo II: Ítems de presas consumidos por cada una de las especies analizadas.

Especies	Aves y Mamíferos	Cefalópodos	Cnidarios	Conductivos	Crustáceos	Equinodermos	Moluscos	Otros Invertebrados	Peces	Urocordados y Hemicordados
<i>Arctocephalus australis</i>		x							x	
<i>Arctocephalus forsteri</i>	x	x		x	x				x	
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>									x	
<i>Arctocephalus gazella</i>	x	x			x		x	x	x	
<i>Arctocephalus philippii</i>		x							x	
<i>Arctocephalus pusillus</i>	x	x			x				x	x
<i>Arctocephalus townsendi</i>		x			x				x	
<i>Arctocephalus tropicalis</i>		x			x				x	
<i>Callorhinus ursinus</i>	x	x		x				x	x	
<i>Eumetopias jubatus</i>	x	x		x					x	
<i>Otaria flavescens</i>		x		x					x	
<i>Zalophus californianus</i>		x		x	x		x		x	
<i>Zalophus wollebaeki</i>		x		x	x	x	x	x	x	
<i>Odobenus rosmarus</i>	x	x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Hydrurga leptonyx</i>	x	x			x		x	x	x	
<i>Leptonychotes weddellii</i>		x			x		x	x	x	
<i>Lobodon carcinophagus</i>					x			x	x	
<i>Mirounga angustirostris</i>		x		x	x				x	x
<i>Mirounga leonina</i>	x	x			x			x	x	
<i>Monachus monachus</i>		x						x		
<i>Monachus schauinslandi</i>		x			x				x	
<i>Erignathus barbatus</i>		x	x		x	x	x	x	x	x
<i>Halichoerus grypus</i>		x		x	x	x	x		x	
<i>Phoca fasciata</i>		x			x		x		x	
<i>Phoca groenlandica</i>		x			x		x		x	
<i>Phoca hispida</i>	x	x			x		x	x	x	x
<i>Phoca largha</i>		x			x		x		x	
<i>Phoca vitulina</i>		x		x	x	x	x	x	x	

Anexo III: Lista de las especies de Pinnípedos analizadas con sus respectivos tamaños corporales separado por sexos. Tomado de la “Guía de Identificación de Especies” de la FAO sobre los Mamíferos Marinos del Mundo (Jefferson *et al* 1993). (+) Especies no analizadas. (#) Peso obtenido del artículo.

	Especies	Peso (Kg.)	
		Hembra	Macho
A r t o c e p h a l i n a e	<i>Arctocephalus australis</i>	45	160
	<i>Arctocephalus forsteri</i>	40	160
	<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	38	64
	<i>Arctocephalus gazella</i>	36.5	170
	<i>Arctocephalus philippii</i>	50	149.5
	<i>Arctocephalus pusillus</i>	80.5	280
	<i>Arctocephalus townsendi</i>	50	165
	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	40	117.5
	<i>Callorhinus ursinus</i>	50	270
	O t a r i n a e	<i>Eumetopias jubatus</i>	273
<i>Neophoca cinerea</i> +		105	300
<i>Otaria flavescens</i>		144	350
<i>Phocartos bookeri</i> +		160	400
<i>Zalophus californianus</i>		110	390
<i>Zalophus wolfebecki</i> #		100	200
	<i>Odobenus rosmarus</i>	1200	1900
M o n a c h i n a e	<i>Hydrurga leptonyx</i>	385	360
	<i>Leptonychotes weddellii</i>	425	425
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	250	250
	<i>Mirounga angustirostris</i>	600	2000
	<i>Mirounga leonina</i>	600	4000
	<i>Monachus monachus</i>	325	325
	<i>Monachus tropicalis</i> +	220	220
	<i>Monachus schauinslandi</i>	272	200
	<i>Ommatophoca rossii</i> +	204	204
P h o c i d a e	<i>Cystophora cristata</i> +	222.5	350
	<i>Erignathus barbatus</i>	361	262
	<i>Halichoerus grypus</i>	145.5	240
	<i>Phoca caspica</i> +	86	86
	<i>Phoca fasciata</i>	119	119
	<i>Phoca groenlandica</i>	120	135
	<i>Phoca hispida</i>	80	80
	<i>Phoca largha</i>	102.5	102.5
	<i>Phoca sibirica</i> +	85	85
	<i>Phoca vitulina</i>	85	110

