



RELACIONES TRÓFICAS Y USO DE HÁBITAT ENTRE CETÁCEOS ODONTOCETOS DE URUGUAY

Lic. Meica Valdivia Cabana

Tesis para optar al Título de Magíster
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Área: Biología Sub-área: Ecología y Evolución

Tutor: Dr. Leandro Bergamino

Co-Tutores:

Dr. Luciano Valenzuela | Dr. Diego Rodríguez

CONTENIDO

CONTENIDO	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
Generalidades sobre redes tróficas y nicho ecológico.....	5
Ecología trófica isotópica	7
Importancia del rol trófico de los mamíferos marinos	9
Antecedentes en ecología trófica en cetáceos de Uruguay y justificación del estudio.....	10
Ecología de las especies incluidas en este estudio.....	12
Hipótesis general.....	16
Objetivo general.....	17
Objetivos específicos.....	17
MATERIALES Y METODOS.....	18
Área de estudio	18
Obtención de muestras y datos	19
Preparación y análisis de muestras para isótopos estables.....	21
Análisis de datos isotópicos	23
RESULTADOS	25
Variación intraespecífica de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ni $\delta^{13}\text{C}$	25
Variación interespecífica en valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$	29
Área de nicho trófico isotópico	32
Solapamiento en nichos tróficos isotópicos.....	35
DISCUSIÓN.....	37
Relaciones tróficas y áreas de alimentación	38
Nicho trófico isotópico y solapamientos entre especies	45
CONCLUSIONES GENERALES	53
ANEXO I - Protocolo de procesamiento de muestras	54
ANEXO II - Datos isotópicos de la región.....	56
ANEXO III – Registro fotográfico de <i>Pseudorca crassidens</i>	57
BIBLIOGRAFIA	58

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a todas las personas e instituciones que estuvieron involucradas en mi posgrado y que de diferentes maneras participaron en el proceso e hicieron que fuera posible realizar esta tesis.

A mis tutores Leandro, Luciano y Diego, por su guía a lo largo del posgrado y sus grandes aportes en el trabajo de tesis. Especialmente gracias enormes Leandro y Luciano por apoyo constante en cada etapa.

Al tribunal por sus valiosos aportes en varios aspectos de toda la tesis, especialmente metodológicos y de discusión que mejoraron enormemente este manuscrito.

A Verónica Berriel (Laboratorio de Suelos de Facultad de Agronomía) por hacerme un lugar en su laboratorio para procesar mis muestras pero más aun por acompañarme en todo el proceso con mucha calidez.

A la Comisión Sectorial de Investigación Científica por los fondos otorgados por el proyecto Iniciación a la Investigación y al programa de PEDECIBA.

Al todo el equipo del Museo Nacional de Historia Natural, gracias especiales bancar la descomposición de mis bichos en el viejo y querido “pueridero”. Gracias especialmente a la banda Miguelete Sabi, Seba y Wash por compartir un lindo ambiente de trabajo y bancarme en los momentos que necesité para realizar esta tesis.

A Washington Jones por aceptarme para hacer una pasantía, que me ayudo a pensar cosas diferentes, que si bien no se ven plasmadas en la tesis, seguro tendrán sus frutos próximamente.

A Lucia y Emilia, gracias por la ayuda en las colectas y limpieza bichos en el museo, tareas en la que pocos se animan.

A toda mi familia, a mis padres, hermanos y abuela, por su cariño y apoyo. Por estar pendientes de lo que hago sin entender del todo bien lo que hago. A mis sobrinos Juanma, Roci y Alina por toda la alegría y el amor que me dan y por bancarse que “la madrin” no esté por estar trabajando en la tesis.

A mis amig@s: Flor, Enana, Euge y los sobris del corazón, Vale, Ileana, Sabina, Feli, Marian, Anita, Dai, Flor, Joaco y Andrés. Gracias a todos por acompañar con mucho amor en todas las etapas, las felices, las de crisis y por ayudar hasta revisando manuscritos y editando imágenes en photoshop.

Gracias a Raul Maneyro (Colección Zoología de Vertebrados de Facultad de Ciencias), Pablo Etchegaray (Museo del mar de punta del este) y Paula Laporta (Colección Yaqu Pacha) por permitirme muestrear los cráneos de sus colecciones.

Anita Rohrdanz y su mamá por recibirme en Maldonado cuando necesité tomar muestras del al museo del mar. A Susana castro y Juan José Marizcurrena (Laboratorio de Bioquímica de Facultad de Ciencias) por permitirme usar el liofilizador. A Leandro Borba por compartir sus experiencias y fotos.

A las colecciones nacionales por conservar los ejemplares usados en esta tesis y a todas las personas que contribuyeron históricamente colectando animales varados.

RESUMEN

Los mamíferos marinos tienen un rol clave como depredadores tope en los ecosistemas y desempeñan un papel importante en la estructura y dinámica de sus comunidades. Es escasa la información que se tiene sobre aspectos tróficos de cetáceos en Uruguay por lo que es necesario avanzar en la comprensión de la ecología trófica de los grandes mamíferos que habitan en las aguas del Uruguay. Esta información es cada vez más trascendente a la luz de los cambios antropogénicos, tanto históricos como actuales. Se evaluó la similitud en el uso de recurso trófico y uso de hábitat de alimentación entre especies del suborden Odontoceti (Cetartiodactyla) que ocurren en Uruguay a lo largo del tiempo (periodo 1947-2018). La similitud en la dieta o en el sitio de alimentación fue evidenciada a través de análisis isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tejido óseo. Las especies analizadas fueron delfín común (*Delphinus delphis*), delfín de Fraser (*Lagenodelphis hosei*), falsa orca (*Pseudorca crassidens*), marsopa espinosa (*Phocoena spinipinnis*) y tonina (*Tursiops truncatus gephyreus*). Se realizó un análisis de clúster para observar agrupaciones de especies, a través de la aproximación bayesiana del paquete SIAR se calculó la amplitud del área de nicho trófico isotópico y se utilizó nicheROVER para calcular los solapamientos entre nichos. Los resultados sugieren que las especies hacen uso de una gran diversidad de recursos, evidenciado por el amplio rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ (entre 11.5‰ y 20.8‰) y $\delta^{13}\text{C}$ (entre -15.7‰ y -11‰). Los datos indican la presencia de dos ecotipos (costero y oceánico) de falsa orca, diferentes en hábitos tróficos o que se alimentan en ambientes diferentes. Las especies se distribuyen en un gradiente isotópico, donde la tonina, la falsa orca ecotipo 1 y la marsopa espinosa con valores isotópicos más elevados utilizan el ambiente costero y ocupan las posiciones tróficas más altas relativas al resto. En el otro extremo el delfín de Fraser y la falsa orca ecotipo 2 con valores isotópicos menores utilizan el ambiente oceánico y ocupan posiciones tróficas bajas. Las áreas de nicho sugieren que tonina podría tener un hábito trófico más generalista respecto a las demás especies mientras que el delfín común y la falsa orca ecotipo 2 tiene un hábito más especialista que el resto. Los resultados sugieren la existencia de cierto grado de partición de recursos en la comunidad. Los solapamientos de nicho isotópico encontrados sugieren que la tonina comparte recursos con el delfín común y la falsa orca ecotipo 1, y que la falsa orca ecotipo 2 comparte en algún grado el uso de recursos con el delfín de Fraser y la marsopa espinosa no presenta grado de solapamiento con ninguna especie. En este trabajo logra caracterizar isotópicamente a las especies y los resultados apoyan la hipótesis planteada de que la coexistencia de estas especies esta mediada por mecanismos de equiparación y estabilización de nicho. Se sugiere que existe cierto grado de partición de recursos entre algunas especies mientras otras presentan similitud en su nicho trófico isotópico. Este trabajo proporciona información de base acerca del hábito trófico y las preferencias de hábitat para alimentación en especies de cetáceos odontocetos que habitan aguas de Uruguay, en la mayoría de las especies analizadas esta es información que se conoce por primera vez en la región.

INTRODUCCIÓN

Generalidades sobre redes tróficas y nicho ecológico

Comprender y describir la estructura de las redes tróficas es central en ecología (Havens, 1992). La teoría de redes ecológicas proporciona un marco para integrar la dinámica de las poblaciones, estructura y estabilidad de las comunidades, interacciones entre especies, biodiversidad y productividad de los ecosistemas (Link *et al.*, 2005). Entender la ecología trófica de las especies y en qué medida diferentes condiciones ambientales generan cambios específicos es esencial para dilucidar la naturaleza adaptativa de los sistemas ecológicos complejos, además puede tener un impacto en la capacidad de conservación (Owen *et al.*, 2011; Yeakel *et al.*, 2016). En este sentido el concepto de nicho ecológico ha jugado un rol importante en el avance del entendimiento sobre cómo las especies utilizan y compiten por los recursos (Chase & Leibold 2003; McGill *et al.*, 2006; Chesson 2000; 2020). La teoría de nicho permite comprender cómo los organismos interactúan con su entorno y cómo esa interacción influye en su adecuación, es decir el éxito en reproducción y supervivencia (Kearney, 2006).

El nicho ecológico de una especie se entiende como el espacio multidimensional cuyos ejes comprenden las condiciones ambientales y los recursos que limitan su adecuación, así como, el impacto de la especie en las distintas condiciones ambientales (Hutchinson, 1957; Chase & Leibold, 2003). A pesar de esta definición clara, caracterizar el nicho ecológico de una especie es inherentemente complejo (Chase & Leibold, 2003). En parte, porque de forma clásica el nicho ecológico se ha abarcado a través de dos conceptos principales, el Grinelliano y el Eltoniano. Ambos incluyen gran cantidad de variables y características relacionadas con las especies y con el ambiente (Leibold, 1995). El primero puede definirse por variables no interactivas y condiciones ambientales a gran escala, mientras que el nicho Eltoniano se basa en las interacciones bióticas y la dinámica de consumidores y recursos principalmente a escala local (Soberón, 2007). El nicho Eltoniano, también denominado nicho funcional o trófico, representa una descripción más fina del rol de una especie en la comunidad, comenzando por su nivel trófico (Leibold, 1995). Si bien existen avances en la descripción del nicho trófico (*e.g.* Bearhop *et al.*, 2004; Jackson *et al.*, 2011) algunos aspectos permanecen en gran medida inexplorados (Olalla-Tarraga *et al.*, 2016), por ejemplo, cómo es que especies emparentadas tienden a mantener rasgos ancestrales en rasgos de nicho (Olalla-Tarraga *et al.*, 2016), el rol de los propios organismos en la modificación de su hábitat aumentando así su adecuación y la

expansión de nichos a través de interacciones positivas entre especies simpátricas (Sales *et al.*, 2021).

Las especies de una comunidad natural determinada interactúan unas con otras especies y comprender estas interacciones interespecíficas es central en ecología (Chase & Leibold, 2003). La persistencia de la diversidad en un área implica la coexistencia en el espacio de especies ecológicamente similares (Chesson, 2000) por lo que analizar los mecanismos de coexistencia permite comprender los patrones de diversidad observados en la naturaleza. Actualmente se conoce que las teorías ecológicas de nichos y neutrales explican los procesos que controlan las dinámicas comunitarias. A través de mecanismos de estabilización la coexistencia estable puede darse en un contexto en que las especies se diferencian de las demás en forma significativa, en la que mecanismos basados en nichos (*e.g.* repartición de recursos) causan que los efectos intraespecíficos sean más negativos que los interespecíficos (Chesson, 2000; Adler *et al.*, 2007). El modelo neutral es un caso en donde los mecanismos de estabilización están ausentes y las especies tienen una condición de adecuación relativa al ambiente equivalente (Adler *et al.*, 2007). Los mecanismos de equiparación contribuyen a la coexistencia estable generando una reducción en las diferencias en adecuación entre especies y anulan los efectos de los mecanismos de estabilización (Chesson, 2000). Esto implica que la equiparación sola puede llevar lentamente a una exclusión competitiva, pero en presencia de mecanismos estabilizadores pueden permitir la convivencia.

El solapamiento de nichos tróficos como estimación de la cantidad de recursos compartidos (Bearhop *et al.*, 2004) es otro elemento clave en los estudios sobre estructura de la comunidad y coexistencia de especies (Geange *et al.*, 2011). El solapamiento entre especies puede indicar si se encontrarán en un mismo lugar, dado por el grado de similitud en el rango de condiciones ambientales y recursos que utilizan (Mouillot *et al.*, 2005). Los mecanismos de especialización dietaria también han sido reconocidos como un componente importante en la dinámica de las redes tróficas con implicancias en procesos evolutivos (Bolnick *et al.*, 2003; Araujo *et al.*, 2011). La especialización ecológica permite la repartición más fina de recursos entre especies y es reconocida como un factor importante en la coexistencia de las mismas (Mason *et al.*, 2008; Pigot *et al.*, 2016; Harmackova *et al.*, 2019). Una población especialista está compuesta por individuos que utilizan un rango estrecho de recursos con poca o ninguna variación entre los individuos mientras que los generalistas utilizan un amplio rango de recursos (McPeck 1996; Polito *et al.*, 2015). Poblaciones de especies aparentemente generalistas están compuestas de hecho por individuos generalistas o especialistas (Bolnick *et al.*, 2002; Bearhop *et al.*, 2004). El

compromiso especialista-generalista por sí solo no garantiza la coexistencia y la disponibilidad de recursos también debe ser tenida en cuenta (Chase & Leibold, 2003).

Ecología trófica isotópica

Estudiar los hábitos tróficos de mamíferos marinos en la naturaleza es difícil, principalmente debido a la logística que requiere el estudio de estas especies. Los métodos más tradicionalmente usados son la observación directa, el análisis de los restos de alimentos presentes en contenidos obtenidos de estómagos e intestinos de los animales vivos, varados o capturados incidentalmente, así como vómito o fecas de animales vivos (Pierce & Boyle, 1991). Los estudios a partir de animales varados o capturados incidentalmente presentan el problema de reflejar lo ingerido recientemente o por animales enfermos y/o estresados (Barros & Clarke, 2009). Los análisis de contenidos estomacales o de fecas, pueden presentar el sesgo de sub-representar presas que no contienen partes duras o cuyas partes duras no son ingeridas (Pierce *et al.*, 2004; Arim & Naya 2003). El análisis de isótopos estables en los últimos 40 años se ha desarrollado como un complemento a las técnicas convencionales antes mencionadas (Crawford *et al.*, 2008), ya que proporcionan información integrada en el tiempo que refleja los alimentos asimilados y no sólo los ingeridos (Hobson *et al.*, 1996). Los isótopos son átomos con el mismo número de protones y electrones, pero con diferente número de neutrones. Se definen por ser energéticamente estables y no se descomponen, es decir no son radiactivos (Sulzman, 2007). Los isótopos estables del mismo elemento son químicamente equivalentes, sin embargo, por poseer diferencias en la masa atómica su comportamiento en reacciones químicas y físicas es diferente, lo que lleva a que existan variaciones en las proporciones de isótopos pesados (de mayor peso atómico) a livianos (de menor peso atómico) en compuestos orgánicos (Ben-David & Flaherty, 2012).

La composición isotópica en el tejido de un organismo refleja entonces la relación de isótopos pesados y livianos de los sustratos de su dieta de una manera predecible. Esta relación está influenciada también por las distribuciones de valores isotópicos de las presas en el espacio así como el tiempo durante el cual los organismos integran la dieta a sus tejidos (Bearhop *et al.*, 2004; Yeakel *et al.*, 2016). Dicha composición isotópica refleja también el factor de discriminación (Bearhop *et al.*, 2002; Crawford *et al.*, 2008; Ben-David & Flaherty, 2012), que se define como la diferencia en la composición isotópica entre un organismo y su dieta debido a los procesos fisiológicos de asimilación de sustratos y descarte de productos (Martínez del Río *et al.*, 2009; Ben-David & Flaherty, 2012). Es por esto que la variación natural en las proporciones de isótopos estables es utilizada como una herramienta para estimar dieta,

posición trófica, determinar la longitud de la cadena trófica y el flujo de energía a través de los ecosistemas (Casey & Post 2011). Hasta el presente los isótopos estables más utilizados en estudios ecológicos han sido el carbono, el nitrógeno y el hidrógeno (Crawford *et al.*, 2008).

La relación entre isótopos pesado y liviano de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, expresado como $\delta^{15}\text{N}$) muestra un aumento en los tejidos de un organismo respecto a su dieta, debido principalmente al fraccionamiento por procesos de desaminación y transaminación (Gannes *et al.*, 1998). El factor de discriminación para ^{15}N se encuentra cercano a 3.4 ‰ (Post, 2002), sin embargo, se ha determinado que es afectado por varios factores (*e.g.* temperatura ambiental estado nutricional, calidad de la dieta, etc) y puede oscilar entre 3.1 y 5.4 ‰ (Barnes *et al.*, 2007). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son comúnmente utilizados para determinar la posición trófica de los organismos (De Niro & Epstein 1981; Post, 2002). En cambio, la relación entre isótopos pesado y liviano de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, expresado como $\delta^{13}\text{C}$) varía muy poco a través de la trama trófica (Post, 2002). Se estima que el factor de fraccionamiento de ^{13}C puede oscilar entre +0.3 ‰ y +1.3 ‰ (McCutchan *et al.*, 2003). Esta transferencia semi-conservadora de composiciones isotópicas de carbono desde la dieta al animal puede ser útil para identificar fuentes basales que sustentan diferentes redes tróficas en los sistemas (Michener & Kaufman, 2007). La variabilidad espacial en $\delta^{13}\text{C}$ en la base de la red trófica en ambientes acuáticos está dada principalmente por los parámetros temperatura y concentración de CO_2 que influyen en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del carbono inorgánico disuelto (MacMahon *et al.*, 2013). Los parámetros biológicos como la morfología de las especies, el tamaño y la tasa de crecimiento del fitoplancton también pueden influir en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en la línea de base (Michener & Kaufman 2007; Casey & Post, 2011). Así mismo, diferentes fuentes de materia orgánica producen variaciones en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, llevando a que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ sean menores en zonas marinas pelágicas y mayores en zonas costeras y dulceacuícolas (Hobson, 1993) y consecuentemente el uso de isótopos estable permite realizar inferencias sobre el hábitat que ocupa una determinada especie.

El gráfico de $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ representa un espacio isotópico que es comparable al espacio n-dimensional que define el nicho de requerimiento de una especie, ya que la composición química está directamente influenciada por lo que consume y por el hábitat en el que vive la especie (Newsome *et al.*, 2007). Es por esto que los análisis de isótopos estables representan una medida para estimar la amplitud de nicho ecológico conocido como “nicho isotópico”. La variación en la incorporación isotópica en los tejidos permite una caracterización de la variación intra e interindividual del nicho isotópico de la especie y de esta manera permite investigar el grado de especialización (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Aunque el

nicho isotópico y el trófico no son exactamente lo mismo, están altamente correlacionados y puede considerarse un descriptor clave de los ejes del hipervolumen de Hutchinson (Jackson *et al.*, 2011). Por ejemplo, el análisis de la composición isotópica ha sido utilizado exitosamente para evaluar la dinámica trófica y el grado de especialización dietaria en individuos, incluyendo mamíferos marinos (Newsome *et al.*, 2009, Vander Zanden *et al.*, 2010; Franco-Trecu *et al.*, 2014). En este contexto, la descripción del nicho isotópico provee información para el entendimiento del rol trófico que cumple una determinada especie.

El tiempo representado por una muestra isotópica depende del modo de crecimiento y del tiempo de renovación de cada tejido, reflejan los valores asimilados durante el momento en que se sintetizaron; por lo tanto, tejidos con diferentes tasas de renovación integran la información dietaria de diferentes períodos temporales, desde días (*e.g.* plasma e hígado), meses (*e.g.* músculo) hasta años (*e.g.* pelo, dientes y hueso; Bearhop *et al.*, 2004). Además, si el animal es móvil, los tejidos integran información en diferentes escalas espaciales (Bearhop *et al.*, 2002). Para interpretar los cambios temporales en la firma isotópica de los tejidos del consumidor a medida que cambia la composición de la dieta, se deben conocer bien las tasas de renovación de esos tejidos (Bosley *et al.*, 2002). Además, un marco temporal apropiado es de importancia crítica para identificar la superposición de nichos (Kernaleguen *et al.*, 2016).

Importancia del rol trófico de los mamíferos marinos

Los mamíferos marinos son reconocidos como depredadores tope de los ecosistemas, en el que juegan un papel importante las comunidades (Pauly *et al.*, 1998; Estes *et al.*, 1998; Yodzis, 2001). El impacto de los depredadores tope en la dinámica y la estructura de los ecosistemas ha sido demostrado y documentado en todo el mundo (Estes *et al.*, 2011). Los mamíferos marinos son especies centinelas, reflejan variaciones ecológicas a grandes escalas espaciales y temporales, ofrecen información tanto de arriba como de abajo de las redes tróficas marinas (Moore, 2008). Esto se debe a que los mamíferos marinos se encuentran involucrados en al menos dos de los procesos generales más importantes que estructuran ecosistemas marinos. Estos son: la regulación por parte de los productores primarios o del aporte de nutrientes limitados (“bottom-up”) y la regulación de los componentes inferiores en la red trófica por parte de los depredadores tope (“bottom-down”; Cury *et al.*, 2003). Cambios significativos en la densidad poblacional y la composición de especies pueden suceder como producto de la remoción de depredadores dominantes (*e.g.* Paine, 1969; Schmitz & Suttle, 2001; Finke & Denno, 2005; Heithaus *et al.*, 2007). Por ejemplo, reducciones poblacionales drásticas pueden causar cambios importantes en la posición trófica de otras especies, incluso desencadenar

extinciones a través de la red trófica (Harwood, 2001). Estos efectos ejercidos por depredadores de niveles tróficos altos se han identificado en muchas regiones geográficas y en casi todos los ecosistemas oceánicos (Baum & Worm, 2009). Comprender el rol trófico de los mamíferos marinos permite evaluar el impacto de su depredación en las poblaciones de presas y la estructura de la comunidad, así como el impacto de las variaciones de las presas en la dinámica poblacional de los mamíferos marinos (Bowen, 1997). Esta información es cada vez más trascendente a la luz de los cambios antropogénicos, tanto históricos como actuales (Kiszka *et al.*, 2015).

Antecedentes en ecología trófica en cetáceos de Uruguay y justificación del estudio

En el Hemisferio Sur, la mayor diversidad de cetáceos se encuentra en el Océano Atlántico, donde al menos 57 especies tienen registros confirmados (Do Amaral *et al.*, 2018). En general los ecosistemas marinos y de agua dulce de América del Sur presentan una alta diversidad de mamíferos acuáticos (Bastida *et al.*, 2007; Crespo, 2009). En esta zona, además se ha encontrado que existen altos grados de endemismo, aparentemente asociados con áreas altamente productivas sujetas a fuertes gradientes ambientales (Schipper *et al.*, 2008). En particular en Uruguay se han registrado un total de 40 especies de mamíferos marinos, de las cuales 32 pertenecen al orden Cetartiodactyla (González & Martínez-Lanfranco, 2012). Estas, a su vez se dividen entre los subórdenes Odontoceti (22 spp) y Mysticeti (10 spp). Un total de 18 de estas especies de mamíferos marinos son consideradas prioritarias para la conservación en Uruguay de acuerdo con el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (González *et al.*, 2013). Esto indica que estas especies poseen problemas de conservación, son endémicas de la región o son especies singulares del punto de vista sistemático o ecológico, por lo que merecen una atención particular y deben ser priorizadas (Clavijo *et al.*, 2013). Sin embargo, se conoce relativamente poco sobre la biología y ecología de los cetáceos que habitan nuestras aguas, siendo muy pocas las especies que se han estudiado en extenso. La ocurrencia de especies proviene históricamente del registro de varamientos (Del Bene *et al.*, 2006) y en muchas ocasiones ha sido de modo oportunista que se ha obtenido información adicional sobre su biología. Entre los cetáceos más comunes y emblemáticos, se destacan la ballena franca austral (*Eubalaena australis*), la franciscana (*Pontoporia blainvillei*), la tonina (*Tursiops truncatus*) y la orca (Mones *et al.*, 2003).

En el Atlántico sudoccidental la ecología trófica de las especies del orden Odontoceti ha sido bien estudiado en algunos casos, tradicionalmente en base a análisis de restos duros en el

contenido estomacal (e.g. Di Benedetto *et al.*, 2001; Melo *et al.*, 2010; Romero *et al.*, 2012). En dichos estudios se ha identificado la dieta de algunas especies como tonina (*Tursiops truncatus*), delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*), delfín de Risso (*Grampus griseus*), delfín común (*Delphinus delphis*), calderón (*Globicephala melas*), delfín de Fraser (*Lagenodelphis hosei*) y delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*), que se alimentan tanto de peces (e.g. *Merluccius hubbsi*, *Merluccius australis*, *Engraulis anchoíta*, *Cynoscion guatucupa*, y *Porichthys porosissimus*) como de cefalópodos (*Ilex argentinus*, *Doryteuthis plei* y *Doryteuthis sanpaulensis*; Di Benedetto *et al.*, 2001; Moreno *et al.*, 2003; Olson, 2009; Melo *et al.*, 2010; Riccialdelli *et al.*, 2012; Romero *et al.*, 2012). En los últimos años se han desarrollado estudios basados en isótopos estables para caracterizar la ecología trófica de cetáceos odontocetos en la región. Los trabajos que han examinado variaciones intra-poblacionales en el nicho trófico isotópico de ciertas especies, lo han hecho por ejemplo en franciscana, delfín oscuro, delfín común y calderón (e.g. Baptista *et al.*, 2016; Hardt *et al.*, 2013; Loizaga de Castro *et al.*, 2016a; Loizaga de Castro *et al.* 2016b; Paso-Viola *et al.*, 2017; Becker *et al.*, 2021). A nivel comunitario existen trabajos que han analizado relaciones entre varias especies de odontocetos simpátricos que ocurren en Argentina (Ricciardelli *et al.* 2010) y Brasil (Botta *et al.*, 2011; Bisi *et al.*, 2013). En los mencionados trabajos se ha identificado que existe un gradiente costa-oceano en el uso de hábitat de alimentación de las especies, donde especies como tonina, falsa orca (*Pseudorca crassidens*) y orca, se encuentran en los niveles tróficos más altos y utilizan ambientes costeros. Mientras que otras especies como por ejemplo delfín de Fraser, delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata*) y delfín de Risso, pertenecen a niveles tróficos relativamente más bajos y ocupan el ambiente oceánico desde un punto de vista trófico.

En Uruguay debido a la extensión del mar territorial y las dificultades que conllevan el estudio de los mamíferos marinos, mucha de la información referente a la ecología y biología de los cetáceos se ha obtenido a través del relevamiento de varamientos y/o capturas incidentales. Los estudios sobre ecología trófica en Uruguay han sido siempre oportunistas, a través del análisis de ejemplares provenientes de capturas incidentales y/o varamientos; y extremadamente escasos, se han revisado y analizando el contenido estomacal por ejemplo de franciscana y marsopa espinosa (Brownell & Praderi, 1984; Praderi, 1971). Más recientemente se han realizado algunas investigaciones basadas en ecología isotópica de odontocetos (Artecona *et al.*, 2019; Drago *et al.*, 2018; 2020) pero aún se mantienen escasos y a pesar de la diversidad de cetáceos que ocurren en aguas uruguayas los trabajos existentes se han centrado únicamente en franciscana. Dada la falta de este tipo de información para el país, es crucial estudiar los aspectos de ecología trófica de estos depredadores tope, así como ampliar

la información sobre los mecanismos que permiten la coexistencia de estas especies y analizar los resultados en el contexto de la información regional disponible.

Ecología de las especies incluidas en este estudio

Se detalla a continuación la información destacada sobre distribución geográfica, hábitos tróficos y morfología de las especies consideradas en la tesis, así como las consideraciones taxonómicas que se identificaron relevantes.

Delfín común - *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758

La taxonomía de este género no se encuentra resuelta aún, ha sufrido numerosas revisiones con al menos 30 especies nominales descritas (Hershkovitz, 1966). Estudios morfológicos y genéticos han revalidado varias especies en el género a lo largo del tiempo, entre ellas *D. delphis*, *D. bairdii* y *D. capensis* (Banks & Brownell, 1969; Heyning & Perrin, 1994). A nivel regional (Tavares *et al.*, 2009) y local (Juri *et al.*, 2012) se ha propuesto la presencia de *D. delphis* (delfín común de pico corto) y *D. capensis* (delfín común de pico largo) sensu Heyning & Perrin (1994). Estudios genéticos indican que en algunas regiones el morfotipo de pico largo es un carácter convergente inducido por factores ecológicos (Cunha *et al.*, 2015). Ejemplares de *D. capensis* se han encontrado más emparentados con ejemplares de *D. delphis* que con conspecíficos de otras regiones (Natoli *et al.*, 2006). Por lo que, necesitando una revisión más global, se sugiere que las diferentes formas del género se consideren provisoriamente como subespecies de *Delphinus delphis* (Rosel *et al.*, 2020). A lo largo de esta tesis se tratará al delfín común que habita nuestras aguas como una única especie, *Delphinus delphis*.

El delfín común es un delfín de talla mediana, alcanza una longitud total en la adultez que varía aproximadamente entre 150 a 225 cm (Perrin *et al.*, 2018). Las poblaciones del género *Delphinus* se distribuyen en aguas de todo el mundo (Jefferson *et al.*, 1993), ocupando una amplia variedad de hábitats, incluidas regiones oceánicas, aguas sobre la plataforma continental, a lo largo del quiebre y la pendiente de la plataforma continental y sobre la topografía submarina prominente (Jefferson *et al.*, 2009). Los trabajos con isótopos estables también caracterizan a la especie como de plataforma continental (Botta *et al.*, 2012; Drago *et al.*, 2020). Ocupa áreas con temperaturas superficiales relativamente bajas y zonas de surgencia (upwelling) al menos estacional. En el Atlántico Sudoccidental la especie se ha registrado a partir de los 20°S de latitud (Tavares *et al.*, 2009, Jefferson *et al.*, 2009) y el punto más al sur de su distribución normal parece estar cercano a los 44° S de latitud (Loizaga de Castro *et al.*, 2020). En esta región se ha identificado que la especie está asociada con la

convergencia subtropical, prefiriendo aguas con alta productividad primaria (Tavares *et al.*, 2009). A partir de una revisión de la biogeografía del género *Delphinus* para el Atlántico Sudoccidental, Tavares *et al.* (2009) proponen tres stocks: uno ubicado en el norte de Brasil (Estado de Pará≈0-1º S) y otros dos que abarcan desde el sureste de Brasil (Rio de Janeiro≈22ºS) hasta el centro de Argentina (Patagonia≈42ºS). Hasta el presente, no se han realizado estimaciones de tamaño poblacional en la región. Si bien pueden existir variaciones en los taxones de las especies dominantes, la dieta de la especie se caracteriza por contener especies abundantes de hábito pelágico, pequeños peces pelágicos y cefalópodos (Pusineri *et al.*, 2007). Existe evidencia además, que la dieta de la especie varía según la estación, la región y de acuerdo a la abundancia de las presas (Perrin *et al.*, 2015). No existen estudios locales sobre la dieta de esta especie. A nivel regional se determinó por análisis de isótopos estables que la especie se alimenta de presas pelágicas tanto en la costa como mar adentro (Loizaga de Castro *et al.*, 2016a), siendo los principales ítems registrados en la dieta: *Engraulis anchoíta*, *Merluccius hubbsi* y *Dorytheuthis sanpaulensis* (Romero *et al.*, 2012; Loizaga de Castro *et al.*, 2016a).

Delfín de Fraser – *Lagenodelphis hosei* Fraser 1956

El delfín de Fraser presenta un cuerpo robusto, de talla mediana, donde los machos y las hembras alcanzan un largo total de aproximadamente 2.5 m (González *et al.*, 2012). Es una especie típicamente tropical, ampliamente distribuida entre 30°N y 30°S, cuya distribución puede extenderse a aguas subtropicales (Dolar, 2018). En el Atlántico Sudoccidental se ha registrado en aguas templadas del sur de Brasil y Uruguay (Laporta *et al.* 2002) y en Argentina su presencia es un hecho ocasional (existen registros en las provincias de Buenos Aires y Chubut; Loizaga de Castro *et al.*, 2019). Las características de los registros de la especie sugieren que en el Atlántico Sudoccidental se encuentra en densidades relativamente bajas y puede presentar una distribución discontinua (Moreno *et al.*, 2003). Los registros de la especie en Argentina, Uruguay y Sur de Brasil se concentran en la región de convergencia subtropical en aguas templadas (35 ° -30 ° S) y parece estar asociada a fenómenos oceanográficos (*e.g.* El Niño, Moreno *et al.*, 2003).

Esta es una especie típicamente oceánica, excepto en lugares donde existen aguas profundas cercanas a la costa (Jefferson *et al.*, 2015). Los registros de avistajes en aguas costeras sobre la plataforma continental son raros con excepción de algunas áreas donde las tasas de avistamiento son relativamente altas (como las Antillas Menores y Filipinas). Hay pocas estimaciones de abundancia disponibles (Kiszka & Braulik, 2018). Los análisis de isótopos

estables de carbono y oxígeno indican también un hábito oceánico de esta especie (Botta *et al.*, 2012; Bisi *et al.*, 2013; Drago *et al.*, 2020). Se conoce que se alimenta de peces mesopelágicos y calamares (Dolar, 2018). En el sur de Brasil las principales presas encontradas en su dieta fueron *Urophycis brasiliensis*, *Cynoscion guatucua*, *Porichthys porosissimus*, *Trichiurus lepturus*, *Argonauta nodosa*, *Dorytheuthis sanpaulensis* y camarones (Penneidae, Moreno *et al.*, 2003).

Falsa orca – *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846)

La falsa orca es una especie de delfín de gran tamaño y cuerpo robusto que alcanza un largo total de 5.5 m en machos y 4.5 m en hembras (Bastida *et al.*, 2007). Se distribuye en aguas tropicales, subtropicales y templadas de todo el mundo (Stacey *et al.* 1994). Ocurre en aguas oceánicas profundas, así como sobre la plataforma continental y pueden moverse hacia aguas poco profundas ocasionalmente (Jefferson *et al.*, 2015). En el Atlántico Sudoccidental se ha registrado desde Brasil hasta el Estrecho de Magallanes, Islas Malvinas (Falkland) y el Canal de Beagle (Ricciardelli *et al.*, 2015). En Uruguay es una especie común entre los 300 y 800 km desde la costa, distribución que estaría asociada a la convergencia Subtropical (Passadore, 2010), sin embargo, existen registros de avistaje desde la costa (González *et al.*, 2012). Hasta el momento no se han realizado estudios sobre la abundancia poblacional de esta especie en el Atlántico Sudoccidental (Taylor *et al.*, 2008). En general su alimentación se basa en grandes peces pelágicos y calamares (Baird, 2018); más específicamente en la región se han identificado como parte de la dieta especies costeras; Corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) y Corvina negra (*Pogonias cromis*) (Pinedo & Rosas, 1989) y de plataforma/oceánicas: Calamares (*Martialia hyadesi*, *Ilex argentinus* y *Ommastrephes bartramii*) y Merluza de cola (*Macruronus magellanicus*; Alonso Koen *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2001). Isotópicamente, se han identificado individuos de esta especie pertenecientes a niveles tróficos y/o hábitats divergentes (Botta *et al.*, 2012), lo que permitió definir dos ecotipos, uno con valores de $\delta^{13}\text{C}$ indicando hábito costero y valores de $\delta^{15}\text{N}$ que indican niveles tróficos altos, y otro ecotipo con valores que sugieren niveles tróficos bajos y alimentación en regiones oceánicas.

Tonina – *Tursiops truncatus gephyreus*, Lahille, 1908

Las especies del género *Tursiops* muestran una marcada variación geográfica tanto a nivel morfológico como genético (Natoli *et al.*, 2004), lo que ha llevado a la descripción de más de 20 especies nominales para el género (Hershkovitz, 1966). En el Atlántico sudoccidental dos ecotipos (costero y oceánico) han sido reconocidos en base a diferencias en caracteres craneanos (Barreto 2000, Costa *et al.*, 2016, Wickert *et al.*, 2016), morfología externa (Simões-

Lopes *et al.*, 2019) y diferenciación genética (Fruet *et al.*, 2017). Estas diferencias llevaron a proponer que los ecotipos sean considerados al menos subespecies diferentes (Costa *et al.*, 2016), reconociéndose actualmente las subespecies *T. truncatus truncatus* y *T. truncatus gephyreus*. La subespecie *T. truncatus gephyreus* posee una distribución restringida posiblemente relacionada con características oceanográficas (Costa *et al.*, 2016) y ocurre preferiblemente en áreas costeras de baja profundidad (Di Tullio *et al.*, 2016). En contraposición a la subespecie *T. truncatus truncatus* se distribuye más ampliamente en el atlántico sudoccidental y es observada principalmente en aguas abiertas más profundas, aunque se registra ocasionalmente cerca de la costa (Simoes-Lopes *et al.*, 2019). En base a varamientos en las costas de Uruguay ambos ecotipos han sido reportados (Wickert *et al.*, 2016), sin embargo hasta el momento se identificó que *T. truncatus gephyreus* es más frecuentemente registrado por su hábito costero. En este estudio se incluyeron únicamente ejemplares de la subespecie *T. truncatus gephyreus* debido a su representatividad en las colecciones científicas que fueron consultadas.

Esta especie de tamaño medio y cuerpo robusto puede alcanzar largos corporales de unos 2.5 m unos 3.8 m, lo que varía geográficamente (Mead & Potter 1990; Wells & Scott, 2018). Los registros de *T. t. gephyreus* se concentran mayormente desde el sureste y sur de Brasil (27°S) hasta el centro de Argentina (43°S, Fruet *et al.*, 2017). A lo largo de su distribución *T. t. gephyreus* presenta bajos niveles de variabilidad genética (Costa *et al.*, 2020) y los individuos que ocurren en aguas uruguayas componen una sub-población cuya distribución incluye el sur de Brasil y se encuentra aislada genéticamente de la sub-población del sur de Argentina (Fruet *et al.*, 2014; Vermuelen *et al.*, 2019). Existe evidencia de que la abundancia de *T. truncatus gephyreus* en al menos algunos sitios está disminuyendo, lo que ha generado una discontinuidad en su área de distribución, posiblemente debido a la captura incidental en pesquerías y otros factores desconocidos (Vermuelen *et al.*, 2019). Los datos indican una disminución en los avistajes en el norte de Argentina, especialmente en la provincia de Buenos Aires, donde la especie parece haber desaparecido por completo (Vermuelen *et al.*, 2017), en Uruguay esta especie era frecuentemente observada en la costa del Río de la Plata y se ha reportado que los avistamientos han disminuido (Lázaro & Praderi, 2002; Laporta *et al.*, 2016). Actualmente es en la costa atlántica uruguaya donde existen una mayor frecuencia de avistajes, el tamaño poblacional de la especie fue estimado en 63 individuos (95% CI = 54–74), lo que indica que se trata de una población pequeña, vulnerable a remociones no naturales (Laporta, 2009; Laporta *et al.*, 2016). En la región existen pocos estudios sobre dieta en base a contenido estomacal de esta especie, pero se ha identificado que consume principalmente

especies de peces como corvina rubia (*Micropogonias furnieri*), córvalo (*Paralichthys brasiliensis*), pez sable (*Trichiurus lepturus*) y burriqueta (*Menticirrhus* sp.; Secchi *et al.*, 2016; Milmann *et al.*, 2016). Análisis de isótopos estables en el sur de Brasil indican que presentan valores altos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y que se alimenta principalmente de corvina rubia y en menor proporción de otras especies demersales (e.g. *Cynoscion guatucupa*, *Macrodon atricauda*, *Menticirrhus* sp. y *Paralichthys brasiliensis*; Botta *et al.*, 2013; Campos-Rangel *et al.*, 2021), reflejando sus hábitos de alimentación costeros y depredador tope.

Marsopa Espinosa – *Phocoena spinipinnis* Burmeister, 1865

La marsopa espinosa o marsopa de Burmeister perteneciente a la familia Phocoenidae es un odontoceto de pequeño tamaño y cuerpo robusto, que alcanza un largo total máximo de 1.8 m a 2 m (Brownell & Praderi, 1984). Esta especie es endémica de América del Sur, su distribución se extiende desde Santa Catarina (28°S, Brasil; Simoes-Lopez & Ximénez, 1989) hasta Paita (05°S, Perú; Reyes & Van Waerebeek, 1995), siendo continua a lo largo de todo el rango (Goodall *et al.*, 1995; Molina-Schiller *et al.*, 2005; Dellabianca *et al.*, 2019). Si bien ha sido descrita como una especie muy costera (Brownell & Praderi, 1984) se sabe a través de capturas incidentales que también puede encontrarse a unas 25 mn (50 km aproximadamente) desde la costa y a 60 m de profundidad (Corcuera *et al.*, 1994). No existen estimaciones de abundancia de la especie para el país ni para la región. Este amplio uso de ambientes ha sido confirmado por estudio de isótopos estables, en los que se identificó que ocupa la plataforma continental (Ricciardelli, 2010; Drago *et al.*, 2020). Se ha propuesto que el hábitat de la marsopa espinosa en el Atlántico está asociado con la convergencia subtropical y cuando se producen intrusiones de aguas más frías y menos salinas hacia el norte, puede moverse hacia el norte, alcanzando latitudes bajas (Molina-Schiller *et al.*, 2005). Se conoce muy poco de la dieta de la marsopa espinosa, se sabe que está compuesta por peces (*Engraulis anchoita* y *Merluccius* sp.) así como de especies de calamares (Read, 2018).

Hipótesis general

Se plantea como hipótesis en este trabajo que la coexistencia de las especies de cetáceos odontocetos de la costa uruguaya está mediada por mecanismos de equiparación y estabilización de nicho. Entre algunas especies sucederá diferenciación y entre otras similitudes de nichos isotópicos. Esto implica que en algunas especies ecológicamente similares es posible que ocurran mecanismos de competencia por el recurso y en otras existan mecanismos de repartición de recursos que permiten la coexistencia. Las similitudes o

diferencias en la dieta o en el sitio de alimentación podrán ser evidenciadas a través de diferencias en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los individuos de las diferentes especies.

En base a la biología de las especies consideradas para este estudio, los antecedentes en la región y la hipótesis planteada, se predice que:

- Dado que existen diferencias en la composición de la dieta y en los tamaños corporales de las especies, a través de mecanismos de estabilización y equiparación algunas especies se diferencian y otras son similares en su posición trófica. La tonina y falsa orca ocupan posiciones tróficas más altas y similares, mientras que el delfín común, delfín de Fraser y marsopa espinosa ocupan posiciones tróficas más bajas y similares.
- En base a las preferencias de hábitat conocido de las especies, a través de mecanismos de estabilización y equiparación algunas especies presentan diferencias en su preferencia de uso de hábitat para alimentación mientras otras hacen uso similar del hábitat. Existe una segregación espacial, donde especies como tonina, falsa orca y marsopa espinosa se alimentan en el ambiente costero y especies como delfín común y delfín de Fraser se alimentan en la zona nerítica- oceánica.
- Debido a mecanismos de estabilización existen especies generalistas, con gran amplitud del nicho trófico (*e.g.* tonina) y especies de hábito especialista que presentan una amplitud de nicho trófico más reducido (*e.g.* delfín de Fraser) la coexistencia en la comunidad.

Objetivo general

- El objetivo general de este trabajo es evaluar similitud en el uso de recurso trófico y uso de hábitat de alimentación entre especies del suborden Odontoceti (Cetartiodactyla) que ocurren en Uruguay a lo largo del tiempo (periodo 1947-2018). Las especies incluidas en este análisis son: delfín común, delfín de Fraser, falsa orca, tonina y marsopa espinosa, pertenecientes a las familias Delphinidae y Phocoenidae del Suborden Odontoceti.

Objetivos específicos

- Determinar si existen diferencias en los valores de isótopos de carbono y nitrógeno en el tejido óseo de las especies analizadas.

- Determinar el área de nicho trófico isotópico ocupada por cada una de las especies y analizar cuantitativamente el grado de solapamiento del nicho trófico isotópico entre ellas.
- Determinar si existen diferencias espaciales en las áreas de alimentación que utilizan las especies y si existe un gradiente espacial en el uso de hábitat para la alimentación.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El área de estudio comprende toda el área de costa uruguaya (Fig. 1). De acuerdo a Acha & Lo Nostro (2002), teniendo en cuenta características oceanográficas junto a información biológica, la región se puede dividir en los ambientes: ambiente de agua dulce (<2 unidades de salinidad); ambiente estuarino (2-25 unidades de salinidad); ambiente costero (>25 unidades de salinidad y profundidades <50 m), ambiente de la plataforma continental (50-220 m de profundidad) y ambiente de quiebre de plataforma continental (220-2300 m de profundidad).

El estuario del Río de la Plata ubicado entre los 34°00'-36°10' S y los 55°00'-58°10' W, tiene aproximadamente 250 km de largo, cubre un área de alrededor de 38.800 km² y está formada por el caudal de los ríos Uruguay y Paraná-Paraguay (López-Laborde, 1997). Se encuentra dividido en cuatro regiones: interna, intermedia, externa y oceánica (Boschi, 1988). Dichas regiones presentan distinta morfología y dinámica, el límite de intrusión marina es en la Barra del Indio (de Punta Piedras, Argentina a Montevideo, Uruguay) y delimita la región intermedia y externa. La región intermedia presenta un régimen fluvial y está ocupado casi enteramente por agua dulce, mientras que la región externa presenta un régimen mixto donde el agua dulce interactúa con agua marina de la plataforma continental (Framiñan *et al.*, 1999). El límite exterior del Río de la Plata se ha fijado entre Punta Rasa (Argentina) Punta del Este (Uruguay). La plataforma continental uruguaya se caracteriza por la presencia de masas de agua con propiedades termohalinas contrastantes y con un alto grado de variación anual y estacional (Ortega & Martínez, 2007). La Convergencia Subtropical (CST) es uno de los fenómenos oceanográficos más relevantes del Océano Atlántico Sudoccidental. Dentro de su franja de influencia, localizada entre las latitudes 35°S y 40°S, ocurre el encuentro de aguas frías

subantárticas provenientes de la Corriente de Malvinas con aguas cálidas subtropicales aportadas por la Corriente de Brasil (Gordon, 1989; Seeliger *et al.*, 1997). Durante el invierno austral la CST se mueve hacia latitudes bajas en dirección norte y durante el verano austral este proceso se invierte, y la CST se desplaza hacia el sur alcanzando latitudes más altas (Wainer *et al.*, 2000).

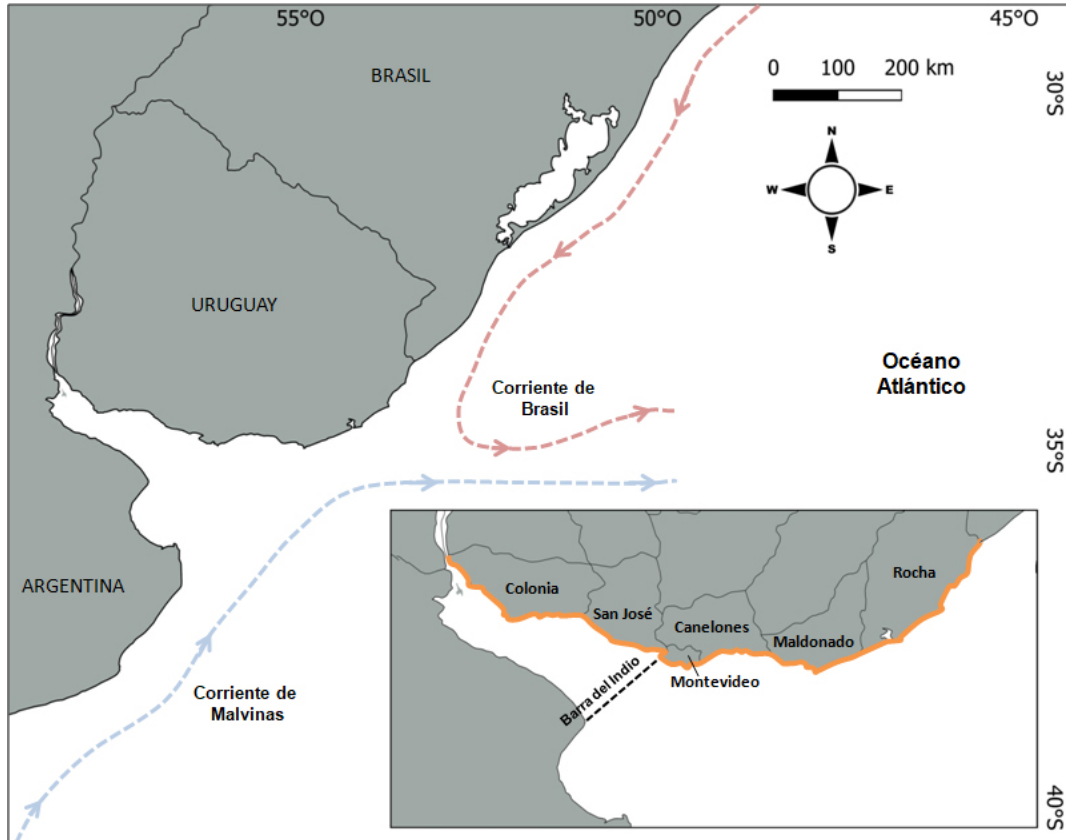


Figura 1. Área de estudio, en naranja se indica la franja de costa en la cual ocurrieron los varamientos y capturas incidentales de los ejemplares analizados en este trabajo.

Obtención de muestras y datos

Los especímenes estudiados pertenecen a colecciones nacionales públicas y privadas. Las colecciones consultadas fueron: el Laboratorio de Mamíferos Marinos del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), la Colección de Zoología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (ZVCM), Museo del Mar de Punta del Este (MMPE) y la colección personal de la asociación

civil Yagu Pacha Uruguay. De cada ejemplar se registraron los datos de localidad, coordenadas geográficas, fecha, colector y datos biológicos. La identificación de los especímenes a nivel específico encontrada en los catálogos de colección fue corroborada y en caso de no estar disponible determinada a mediante la comparación de características diagnósticas (González & Martínez-Lanfranco, 2012). Los ejemplares muestreados representan eventos de varamientos simples, varamientos masivos o capturas incidentales, colectados en diferentes localidades a lo largo de la costa de Uruguay entre los años 1947 y 2018, totalizando 103 muestras de tejido óseo.

Se ha reportado que crías lactantes de mamíferos presentan un enriquecimiento significativo en los valores de ^{15}N y un empobrecimiento en valores de ^{13}C respecto a su madre (e.g. Jenkins *et al.* 2001, Niño-Torres *et al.* 2006, Newsome *et al.*, 2009; Valenzuela *et al.*, 2010). En la selección de ejemplares para este estudio se excluyeron ejemplares neonatos o craneos con alto grado de desarticulación en los que se puede inferir alto grado de inmadurez física. Con el fin de evitar sesgos asociados con la edad en los análisis la longitud condilobasal del cráneo de cada espécimen fue usada, y así considerar solo especímenes de tamaño corporal similar dentro de cada especie. Una muestra de aproximadamente 100 mg de tejido óseo fue tomada de cada ejemplar, siempre en la región de la fosa periótica ventral del basicráneo (Fig. 2), exceptuando la muestra del ejemplar MNHN 6105 de *Pseudorca crassidens*, del cual se conservan huesos pélvicos únicamente. La elección del tejido óseo para este trabajo se debe a que poseen una baja tasa de renovación y permiten obtener información dietaria que refleja la integración de varios años de vida (Hobson & Clark, 1992). En hueso los isótopos estables integran de cinco a diez años de información sobre la alimentación de los individuos (Newsome *et al.*, 2010), lo que además permite utilizar ejemplares colectados en diferentes años en el análisis.



Figura 2. Vista del basicráneo de un ejemplar de delfín común (*Delphinus delphis*) indicando sitio de extracción de la muestra.

Preparación y análisis de muestras para isótopos estables

Partiendo de la muestra de 100 mg de tejido óseo de cada espécimen se siguió el protocolo desarrollado para la extracción de colágeno (Anexo 1). Primeramente, se limpió la superficie de cada trozo de forma manual con agua destilada. Debido a que los lípidos son moléculas empobrecidas en $\delta^{13}\text{C}$, pueden ser un sesgo para el análisis isotópico, por lo que se realizó la extracción de lípidos mediante el remojo de la muestra en una mezcla de 2:1 de cloroformo y metanol (Folch *et al.*, 1957; Bligh & Dyer, 1959). La muestra permaneció en la solución por 24 horas en un agitador a temperatura ambiente. Luego se extrajo la muestra y se realizaron tres lavados con agua destilada y se dejó secando para eliminar completamente los solventes. Posteriormente se realizó la desmineralización del tejido. Para esto se colocó la muestra en remojo en una solución de HCl (0.6 M) en un agitador a temperatura ambiente entre dos y cuatro días, dependiendo del proceso de desmineralización de cada muestra (Ambrose, 1990). Seguido se realizó la gelatinización de la muestra, mediante hidrólisis lenta se solubilizó el colágeno (Ambrose, 1993). Se colocó la muestra en una solución levemente ácida de HCl (0.01 M; pH = 2-3) en tubos cerrados colocados en estufa a 80°C/100°C durante 20h/10h. Luego este proceso las muestras fueron filtradas con una membrana Durapore (0.45 μm ; 25 mm), posteriormente congeladas y liofilizadas, obteniendo así el colágeno. Se encapsuló 1 mg de

colágeno de cada ejemplar en cápsulas de estaño y se enviaron para medición de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por espectrómetro de masas de razones isotópicas (IRMS) en el laboratorio Center of Stable Isotopes de la Universidad de Nuevo México (Estados Unidos).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ representan las diferencias relativas en la relación de isótopos estables en una muestra para los elementos de C y N respectivamente (Bond & Hobson, 2012). Estas diferencias relativas se miden con respecto a un estándar internacional común ($R_{\text{estándar}}$) y se expresan en la notación delta (δ) como partes por mil (‰) de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\delta^{\text{H}}\text{X} = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] * 1000$$

Donde X indica el elemento, H es la masa del isótopo pesado y R es la relación del isótopo pesado respecto al ligero para el elemento X. Los estándares internacionales son Vienna-Pee DeeBelemnite (V-PDB) para el $\delta^{13}\text{C}$, y nitrógeno atmosférico N_2 para el $\delta^{15}\text{N}$. En el laboratorio donde se midieron las muestras se ejecutaron tres estándares internos, al principio, a intervalos entre muestras y al final de las sesiones analíticas. La precisión analítica calculada a partir de los estándares es de ± 0.1 ‰ (desviación estándar de 1s) tanto para $\delta^{15}\text{N}$ como para $\delta^{13}\text{C}$. Los análisis se normalizaron a los estándares del laboratorio que se calibraron contra IAEA N1, IAEA N2 y USGS 43 para $\delta^{15}\text{N}$ y NBS 21, NBS 22 y USGS 24 para $\delta^{13}\text{C}$.

Se obtuvo una planilla con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, el porcentaje de elemento que contiene la muestra y la relación C/N de cada muestra. Como una forma de evaluar la calidad de los datos respecto a la extracción de lípidos se examinó la relación C/N de cada muestra. Un rango de valores entre 2.8 y 3.0 en la relación C/N indica colágeno inalterado (De Niro, 1985; Newsome *et al.*, 2010).

A partir de la industrialización (iniciada a fines de siglo XVIII) ocurrió la disminución en la relación de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en el dióxido de carbono atmosférico como producto de la quema de combustible fósil, fenómeno conocido como efecto Suess (Keeling *et al.*, 1979). Por lo que para poder comparar ejemplares colectados en diferentes épocas los valores de $\delta^{13}\text{C}$ debieron ser corregidos de acuerdo con las tasas de cambio determinadas por Indermühle *et al.* (1999).

Para ejemplares colectados antes de 1958 se usó el factor de corrección de 0.05 ‰ y para ejemplares colectados entre 1960 y 2018 el factor de corrección de 0.022 ‰ por cada año transcurrido. A partir de 1958, las mediciones de concentración de CO_2 atmosférico se comenzaron a hacer de forma directa y precisa, para años previos se realizan de forma fiable mediante el análisis del aire encerrado en hielo polar (Indermühle *et al.*, 1999).

La corrección se realizó en referencia al año 2018, el cálculo de $\delta^{13}\text{C}$ corregido se calculó de acuerdo con las ecuaciones a y b según el año de colecta de los ejemplares. Todos los análisis fueron realizados con los valores corregidos por el efecto Suess.

$$\text{a) } \delta^{13}\text{C}_{\text{corregido}} = [(\delta^{13}\text{C} - \text{Número de años desde año hasta 1960}) \times 0.05 \text{ ‰}]$$

$$\text{b) } \delta^{13}\text{C}_{\text{corregido}} = [(\delta^{13}\text{C} - \text{Número de años desde año hasta 2018}) \times 0.022 \text{ ‰}]$$

Análisis de datos isotópicos

Para todos los análisis se utilizó el programa R y el programa Rstudio como interfase (R Development Core Team, 2011). Primeramente, se realizó una inspección general a los datos a través de la construcción de biplots de $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ e histogramas para toda la comunidad de odontocetos y por especie. Para testear la normalidad de los datos y la homogeneidad de varianza se realizaron los test de Shapiro-Wilks y Levene respectivamente. Se calculó la media y el desvío estándar de ambos elementos para cada especie. Dado que a partir de los biplots e histogramas por especie se detectaron tendencias a agrupaciones en los datos de falsa orca, marsopa espinosa, y tonina, se realizaron test de ANOVA para evaluar la significancia de las diferencias observadas en los grupos. Este tipo de test presenta mayor robustez ya que no asume condiciones de normalidad. Adicionalmente se realizaron los boxplots por especie para las variables isotópicas considerando máximos, mínimos, promedios y desvíos estándar.

Con el objetivo de evaluar si existen diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las especies analizadas se realizó un Análisis de covarianza (ANCOVA), en donde las variables de respuesta en el modelo lineal fueron los valores de isótopos (variable cuantitativa continua) y la variable explicativa fue la especie a la que pertenecen (variable categórica). Como covariable explicativa se utilizó el año de colecta de los ejemplares (variable cuantitativa continua), para considerar el efecto sobre la variable explicativa. La posible interacción de las variables explicativas fue evaluada planteando primeramente los modelos con interacción. Debido a que la interacción no presentó significancia estadística se utilizó el modelo simplificado.

Se realizó un análisis de clúster para observar cómo se agrupan las especies analizadas según la medida de similitud obtenida en base a las variables isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Para esto se utilizó el método de Ward y distancias euclidianas. Para la estimación de métricas tróficas incluyendo

nicho isotópico de cada especie se utilizó la aproximación bayesiana del paquete SIAR (SIBER: Stable isotopes Bayesian Ellipses in R) del programa R (Jackson *et al.*, 2011). Esta aproximación SIBER permite calcular la amplitud del área de la elipse (SEA por sus siglas en inglés) formada por los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en un biplot, que es equivalente a la desviación estándar y representa el nicho isotópico de los consumidores. Las métricas relacionadas con el nicho trófico isotópico son altamente sensibles al número de observaciones, aumentando a medida que aumenta el tamaño de la muestra (Syvaranta *et al.*, 2013). El método bayesiano permite obtener valores de SEA corregidas (SEAc) por la incertidumbre asociada con el tamaño de la muestra, una medida más robusta de amplitud de nicho isotópico (Jackson *et al.*, 2011).

A partir de la década de los 80 las especies de peces tradicionalmente explotadas (*e.g.* *Micropogonias furnieri*, *Merluccius hubbsi* y *Cynoscion guatucupa*) presentaron una tendencia decreciente en las capturas y en su rendimiento, así como signos de sobreexplotación (Defeo *et al.*, 2011). Al mismo tiempo, debido a la sobreexplotación de los stocks tradicionales se desarrollan nuevas pesquerías basadas en stocks vírgenes de especies sub-explotadas o capturadas incidentalmente. La sobre-explotación de los recursos tradicionales fue evidente desde principios de 1990 en adelante y persiste hasta el día de hoy (Defeo *et al.*, 2011). En base a esta información se definieron dos periodos de tiempo con el objetivo de evaluar si los cambios en los recursos pesqueros han tenido un impacto en el nicho trófico de las especies analizadas. Se calcularon las áreas de elipse bayesiana estándar (SEAc) para todas las especies para el período histórico (años= 1947-1999) y el período actual (años= 2000-2018). Se utilizó nicheROVER del programa R (Swanson *et al.*, 2015) para estimar la región de nicho (RN, medida de nicho trófico isotópico), y a partir de eso calcular la superposición de nichos entre especies como la probabilidad de que un individuo de la especie A se encuentre en el RN de la especie B.

RESULTADOS

Variación intraespecífica de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ni $\delta^{13}\text{C}$

En la Tabla 1 se resumen todos los datos asociados a los ejemplares analizados por especie. Se obtuvieron los valores de isótopos estables de carbono y nitrógeno de un total de 103 ejemplares de cetáceos correspondientes a cuatro especies de delfínidos (Fam. Delphinidae) y una especie de marsopa (Fam. Phocoenidae, Tabla 2). Los valores de la relación C/N de las muestras en cada especie variaron entre 2.7 y 3.3, encontrándose dentro del rango de valores que indican una correcta extracción de lípidos y preservación general del colágeno obtenido. El test de Shapiro-Wilks ($\delta^{13}\text{C}$: $W=0.97$, $p=0.07$; $\delta^{15}\text{N}$: $W=0.98$, $p\text{-value}=0.2$) y Levene ($\delta^{13}\text{C}$: $F=1.1$, $p=0.3$; $\delta^{15}\text{N}$: $F=1.5$, $p\text{-value}=0.17$) aplicado a la muestra total no rechaza la normalidad en la distribución de los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, y homogeneidad de varianza ($p>0.05$).

Tabla 3. Datos asociados a los ejemplares analizados por especie. N= tamaño muestral, LT= Largo corporal total, LCB= Largo condilobasal.

Nombre común	Nombre científico	N	Sexo (N)	Años rango	LT rango (cm)	LCB rango (mm)
Delfín común	<i>Delphinus delphis</i>	10	Hembra= 3	1970-2018	190-339 (N=3)	407-488 (N=10)
			Macho= 0			
			Indet= 7			
Delfín de Fraser	<i>Lagenodelphis hosei</i>	29	Hembra= 8	1991-2009	223-228 (N=3)	309-445 (N= 25)
			Macho= 2			
			Indet= 19			
Falsa orca	<i>Pseudorca crassidens</i>	25	Hembra= 3	1970-2016	220-515 (N=10)	580-675 (N= 16)
			Macho= 7			
			Indet= 15			
Marsopa espinosa	<i>Phocoena spinnipinis</i>	13	Hembra= 2	1968-2018	130-199 (N=7)	265-291 (N=9)
			Macho= 3			
			Indet= 8			
Tonina	<i>Tursiops truncatus</i> <i>gephyreus</i>	26	Hembra= 0	1947-2017	300-532 (N=9)	464-602 (N=25)
			Macho= 7			
			Indet= 19			

Tabla 2. Valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (‰) con sus correspondientes desvíos estándar para las especies analizadas (Media $\pm$ SD) valores mínimos (Min.) y máximo (Máx.) y número de individuos analizado (N). Los valores de falsa orca (*Pseudorca crassidens*) se presentan para todos los individuos en general y los dos ecotipos identificados.

Nombre científico	Media $\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD}$	Min/Max	Media $\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD}$	Min/Max	C/N	N
<i>Delphinus delphis</i>	16.2 $\pm$ 0.6	15.1/17.2	-12.9 $\pm$ 0.4	-13.9/-12.4	2.7/2.8	10
<i>Lagenodelphis hosei</i>	14.7 $\pm$ 1.0	12.7/16.5	-14.0 $\pm$ 0.6	-15.7/-13.2	2.7/2.9	29
<i>Pseudorca crassidens</i> (general)	15.9 $\pm$ 1.9	13.3/18.8	-12.8 $\pm$ 0.9	-14.6/-11.5	2.7/3.2	25
<i>Pseudorca crassidens</i> Ecotipo 1	17.6 $\pm$ 0.8	15.7/18.8	-12.4 $\pm$ 0.7	-14.6/-11.5	2.7/2.9	18
<i>Pseudorca crassidens</i> Ecotipo 2	13.7 $\pm$ 0.5	13.3/14.6	-13.9 $\pm$ 0.4	-14.4/-13.3	2.7/3.2	7
<i>Phocoena spinipinnis</i>	19.6 $\pm$ 0.7	18.1/20.4	-12.4 $\pm$ 0.9	-14.2/-11.3	2.7/2.9	13
<i>Tursiops truncatus</i> <i>gephyreus</i>	17.3 $\pm$ 1.8	11.5/20.8	-12.3 $\pm$ 0.8	-14.3/-11.0	2.7/3.1	26

Se analizaron un total de 10 ejemplares de delfín común, los cuales fueron colectados entre los años 1970 y 2018. Los individuos de esta especie ocupan un rango de valores acotado en $\delta^{15}\text{N}$ que van de 15.1‰ a 17.2‰ y en $\delta^{13}\text{C}$ presentaron valores entre -13.9‰ y -12.4‰ (Figura 3A).

Se obtuvieron datos de 29 ejemplares de delfín de Fraser, colectados entre el año 1991 y 2009 (Figura 3B). La mayoría de estos ejemplares presentaron la particularidad de pertenecer a una serie de varamientos masivos ocurridos en los años 1991 (N=3), 1997 (N=6), 2001 (N=14), 2009 (N=3). En esta especie los individuos presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ en un rango amplio de entre 12.7‰ y 16.5‰ (diferencia de más de 3‰ entre valores extremos), mientras que en $\delta^{13}\text{C}$ se encontraron en un rango mucho más acotado -14.1‰ y -13.5‰.

Un total de 25 ejemplares de falsa orca fueron analizados, colectados entre los años 1970 y 2016. Los ejemplares ocuparon un rango de valores amplio de $\delta^{15}\text{N}$ y de $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 4A), con valores de 13.3‰ a 18.8‰ y -14.6‰ a -11.5‰ respectivamente. Se observaron que los individuos se separan en dos grupos con diferencias en base a sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, aunque el ejemplar MNHN 6109 no siguió esta tendencia. Estos dos grupos con valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ distintos presentaron diferencias significativas estadísticamente (Figura 4B, ANOVA test, $\delta^{15}\text{N}$ p-value= 1.83e-12, $\delta^{13}\text{C}$ p-value= 0.0001). Dado este resultado y los antecedentes en la región antes mencionados (Botta *et al.*, 2012), estos dos grupos fueron considerados en los análisis como independientes. Se define al Ecotipo 1 compuesto de individuos con valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, y el Ecotipo 2 compuesto por individuos con valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$.

Se obtuvieron datos de 27 ejemplares de tonina colectados entre los años 1947 y 2017 (Figura 4D). En esta especie el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ se encontró entre 11.5‰ y 20.8‰. En el biplot se observó que la mayoría de los individuos analizados se mantienen dentro de un rango de valores que abarca 2‰ aproximadamente a lo largo del tiempo. Se destacan los ejemplares MDM 19 y YP-Uy 5 que presentan valores de $\delta^{15}\text{N}$ mucho más bajos en comparación con el resto de los ejemplares. El rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ que ocuparon los individuos fue muy amplio, entre -14.3‰ y -11‰ (diferencia > 4‰ entre individuos). Visualmente se observó que individuos del período histórico presentaron señales de $\delta^{13}\text{C}$ bajas e individuos del período reciente presentaron señales de $\delta^{13}\text{C}$ altas. El test de ANOVA indicó que la especie presenta diferencias significativas entre períodos en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA test, p-value = 0.02), mientras que en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ no son significativas (ANOVA test, p-value = 0.09).

De la especie marsopa espinosa se analizaron 13 ejemplares colectados entre los años 1968 y 2018 (Figura 3C). Los valores isotópicos obtenidos muestran que la especie respecto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presenta un rango acotado, con valores entre 18.1‰ y 20‰. Los individuos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ amplios, de entre -14.2‰ y -11.3‰. Al igual que en la tonina se observó que individuos del período histórico presentaron señales de $\delta^{13}\text{C}$ enriquecida respecto a individuos del período reciente. El test de ANOVA indicó que la especie presenta diferencias significativas entre períodos en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA test, p-value = 5.9e-06). Mientras que no presenta diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre períodos (ANOVA test, p-value = 0.6).

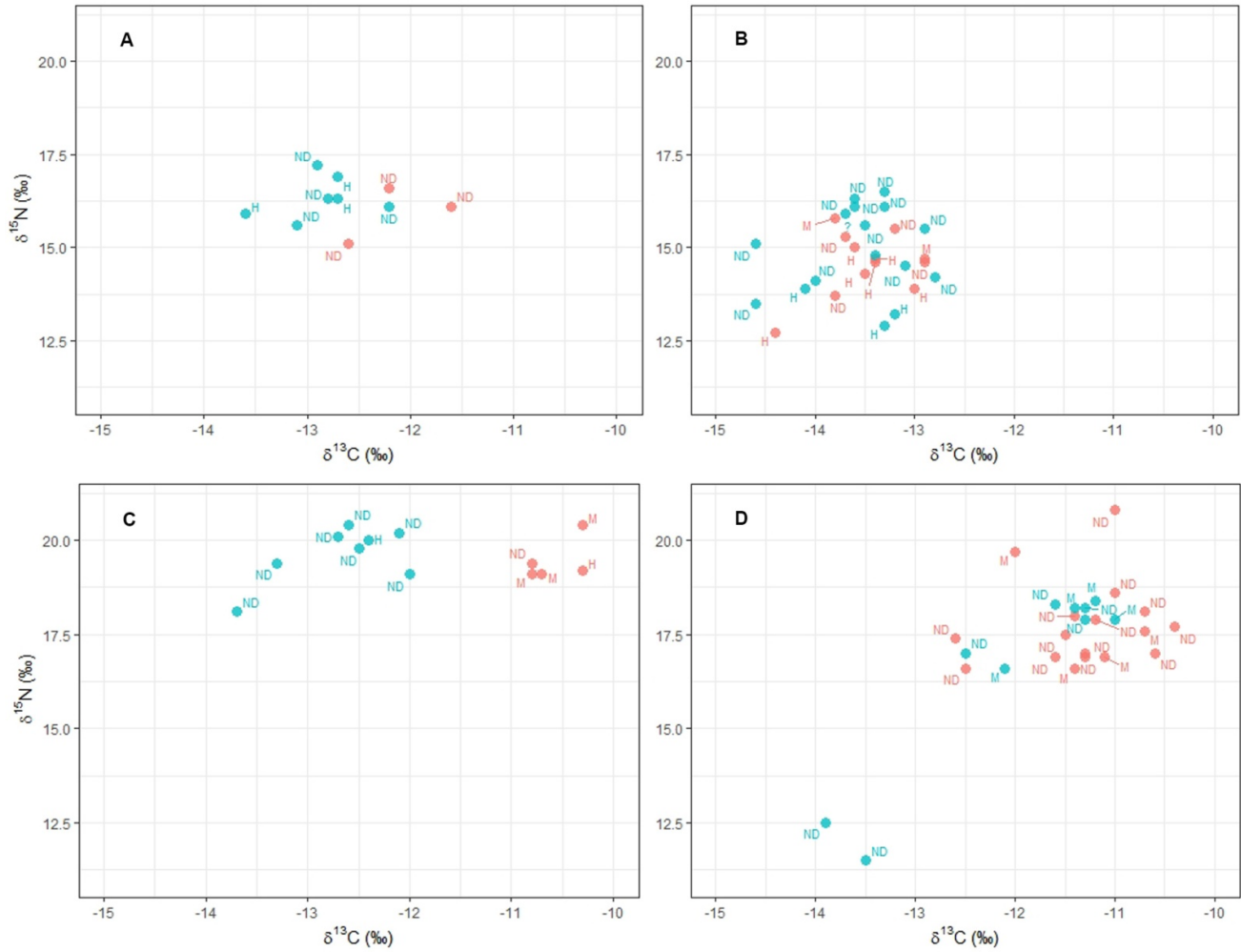


Fig. 3. Biplot de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ (corregidos por el Efecto Suess) de los individuos de las especies *Delphinus delphis* (A), *Lagenodelphis hosei* (B), *Phocoena spinipinnis* (C) y *Tursiops truncatus gephyreus* (D). En colores se indica el periodo temporal, periodo histórico (rojo) y periodo actual (celeste), las etiquetas indican el sexo de los individuos, hembra (H), macho (M) e indeterminado (ND).

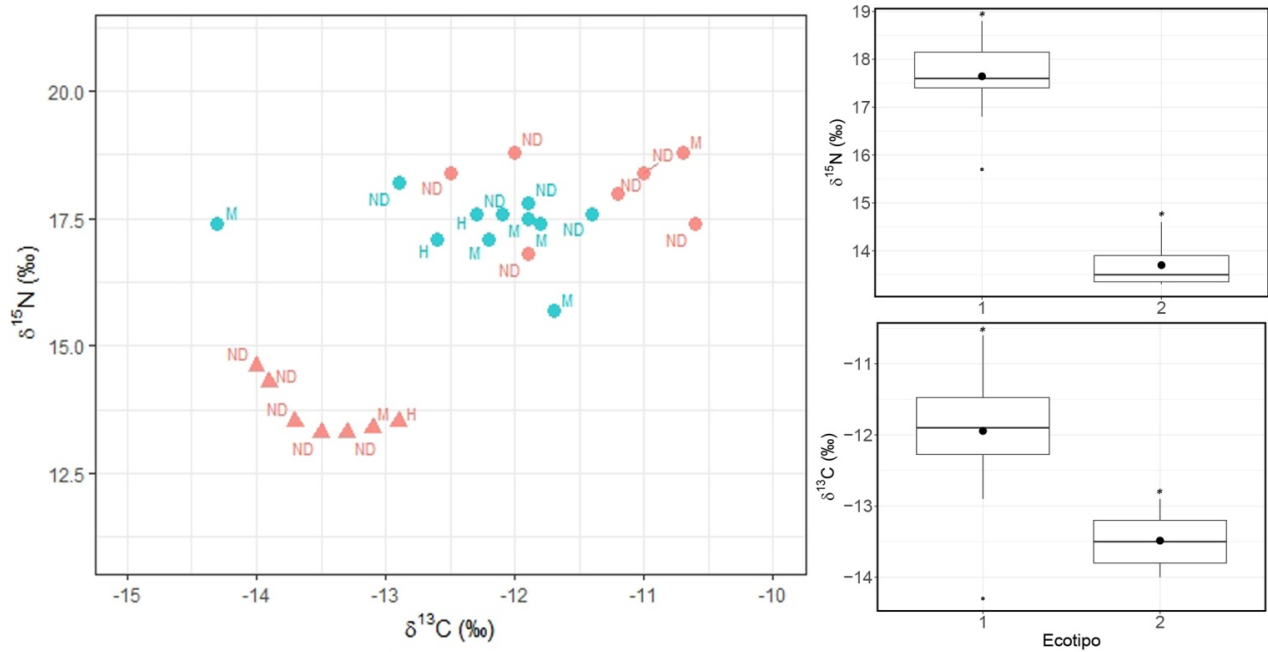


Fig. 4. A) Biplot de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ (corregidos por el Efecto Suess) de los individuos de *Pseudorca crassidens* diferenciados en los dos ecotipos identificados. En colores se indica el periodo temporal, periodo histórico (rojo) y periodo actual (celeste), las etiquetas indican el sexo de los individuos, hembra (H), macho (M) e indeterminado (ND). B) Boxplot por ecotipo para $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$.

Variación interespecífica en valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

En el biplot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ es posible ver las relaciones entre especies en el espacio isotópico (Figura 5). Respecto a los valores medios de $\delta^{15}\text{N}$, falsa orca Ecotipo 1, marsopa espinosa y tonina presentaron los valores más altos respecto al resto de las especies, mientras que delfín de Fraser y falsa orca Ecotipo 2 presentaron los valores más bajos y delfín común presentó valores intermedios con estos dos grupos. Las especies falsa orca Ecotipo 1, marsopa espinosa y tonina presentaron los valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$, mientras que delfín de Fraser y falsa orca Ecotipo 2 presentaron los valores más bajos y en $\delta^{13}\text{C}$ el delfín común también presentó valores intermedios entre los dos grupos antes mencionados. Los ejemplares de tonina y delfín de Fraser presentaron la mayor variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{SD} > 1.0$) y marsopa espinosa fue la especie que presentó mayor variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($\text{SD} \sim 1.0$).

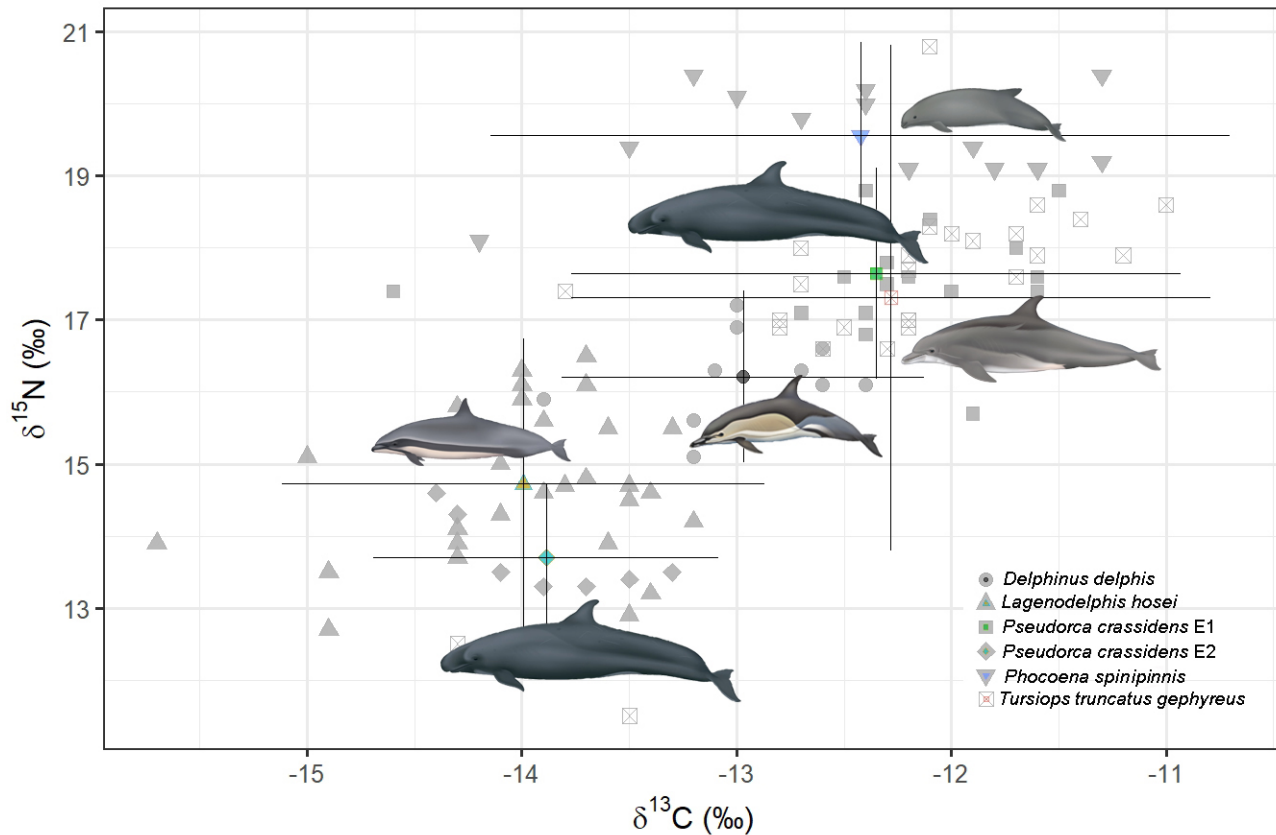


Fig. 5. Biplot de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ de los individuos de las especies analizadas (símbolos en color gris), con la media por especie de los valores isotópicos (símbolos en color) y su correspondiente desvío estándar (barras).

En el análisis de covarianza, se determinó que las especies analizadas presentaron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (ANCOVA: $F_{22.34}=40.39$; $R^2= 0.69$, $p<0.001$) y $\delta^{13}\text{C}$ (ANCOVA: $F_{40.39}=22.34$; $R^2= 0.55$, $p<0.001$). A través de la prueba de comparación de Tukey (Figura 6) se identificó que las siguientes especies presentaron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, delfín común respecto a delfín de Fraser, falsa orca ecotipo 2 y marsopa espinosa y delfín de Fraser respecto a falsa orca ecotipo 1, marsopa espinosa y tonina. La prueba de comparación de Tukey indica que respecto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ las especies que presentaron diferencias significativas fueron: falsa orca ecotipo 2 respecto a falsa orca ecotipo 1, marsopa espinosa y tonina, delfín de Fraser respecto a delfín común, falsa orca ecotipo 1, marsopa espinosa y tonina, falsa orca ecotipo 1 también presentó diferencias significativas respecto a delfín común.

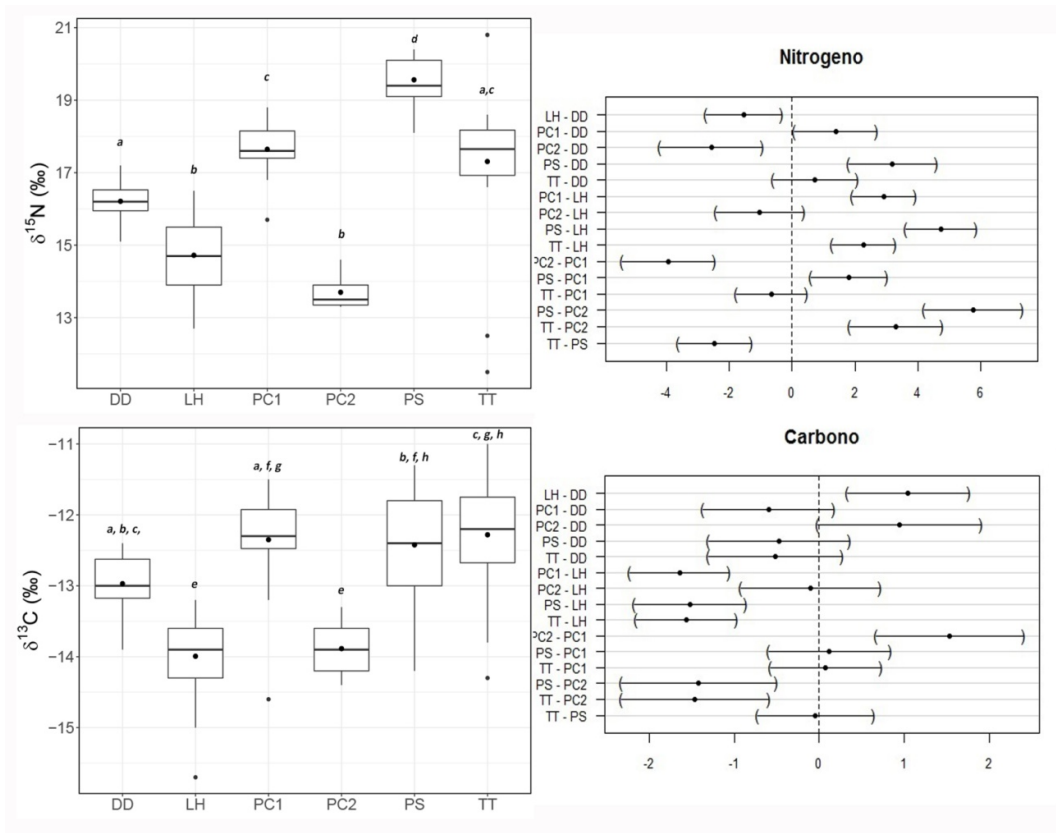


Fig. 6. Boxplot de medias de las especies analizadas. Resultados grafico del test de multi-comparación de Tukey. DD: *Delphinus delphis*, LH: *Lagenodelphis hosei*, PC1 y PC2: *Pseudorca crassidens* Ecotipo 1 y Ecotipo 2, PS: *Phocoena spinipinnis* y TT: *Tursiops truncatus* *gephyreus*.

A partir del análisis de Cluster aglomerativo (método de Ward) se identificaron 3 clusters o grupos conformados por las especies de odontocetos basado en sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 7). De acuerdo con las distancias observadas entre links de clusters, los cluster 1 y 2 presentan menos diferencias entre ellos que con el cluster 3. Los tres grupos encontrados de acuerdo a los valores de las relaciones isotópicas, agrupa a las especies de la siguiente manera: 1° cluster compuesto por la tonina, la falsa orca ecotipo 1 y la marsopa espinosa, el 2° cluster compuesto solo por el delfín común y el 3° cluster agrupa a las especies delfín de Fraser y falsa orca ecotipo 2.

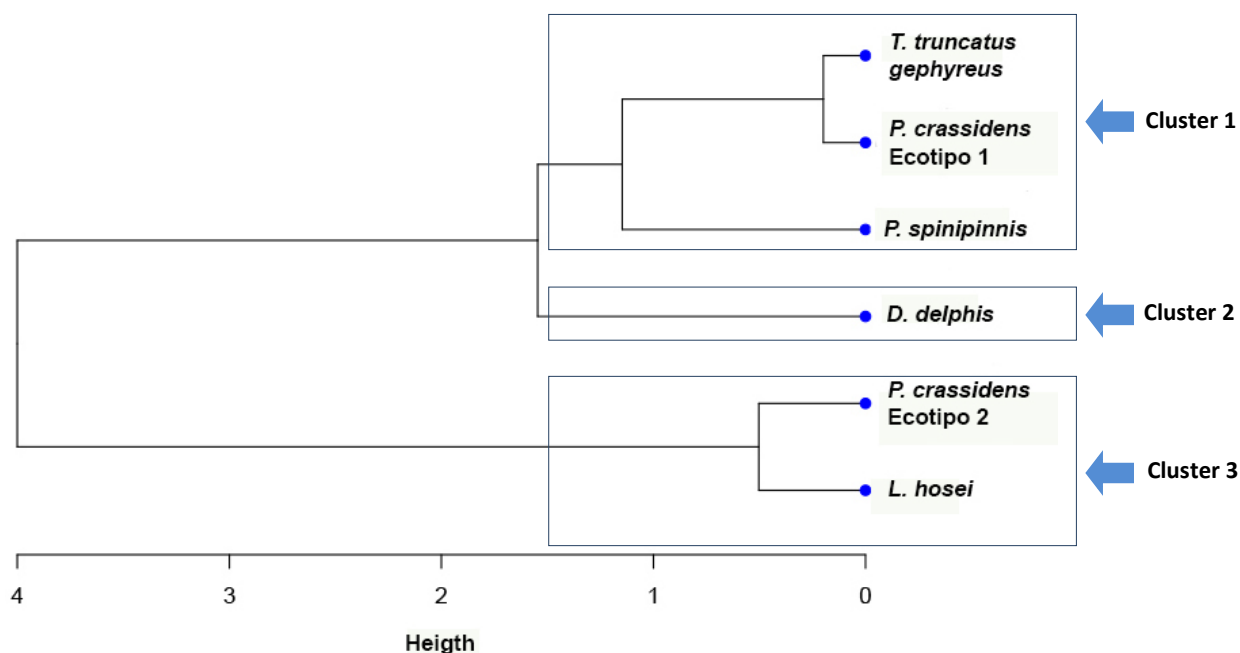


Fig. 7. Análisis de cluster (Método de Ward, utilizando distancias euclidianas) para la especies de cetáceos analizadas, en el eje horizontal Height representa la medida de distancia entre las especies.

Área de nicho trófico isotópico

Se encontró que las especies consideradas en general ocupan nichos tróficos isotópicos de diferentes tamaños y posiciones, pero existen grados de solapamiento entre algunas especies. Se obtuvo el nicho trófico isotópico de cada especie representado como las elipses bayesianas estándar corregidas por el tamaño muestral (Figura 8A y 8B). Las elipses calculadas con dos criterios de intervalo de probabilidad resultaron en elipses que capturan el 40 % (Fig. 8A) y el 90 % (Fig. 8B) de los datos de los individuos por especie a lo largo de todo el periodo temporal analizado. Se identificó que en ambos escenarios de intervalo de probabilidad las especies ocupan un amplio rango de valores del espacio isotópico. Cuantificando las áreas de elipse bayesiana estándar para cada especie (Fig. 9) se obtuvo que el delfín común y la falsa orca ecotipo 2 fueron las que presentaron áreas de nicho trófico isotópico más acotadas ($SEAc=0.88\text{‰}^2$ y $SEAc=0.53\text{‰}^2$ respectivamente); mientras que la tonina presentó el área de nicho más amplia ($SEAc=3.21\text{‰}^2$) y el delfín de Fraser, la falsa orca Ecotipo 1 y la marsopa espinosa presentaron áreas de nicho amplias pero menores que la tonina (1.88‰^2 , 1.81‰^2 y 1.95‰^2).

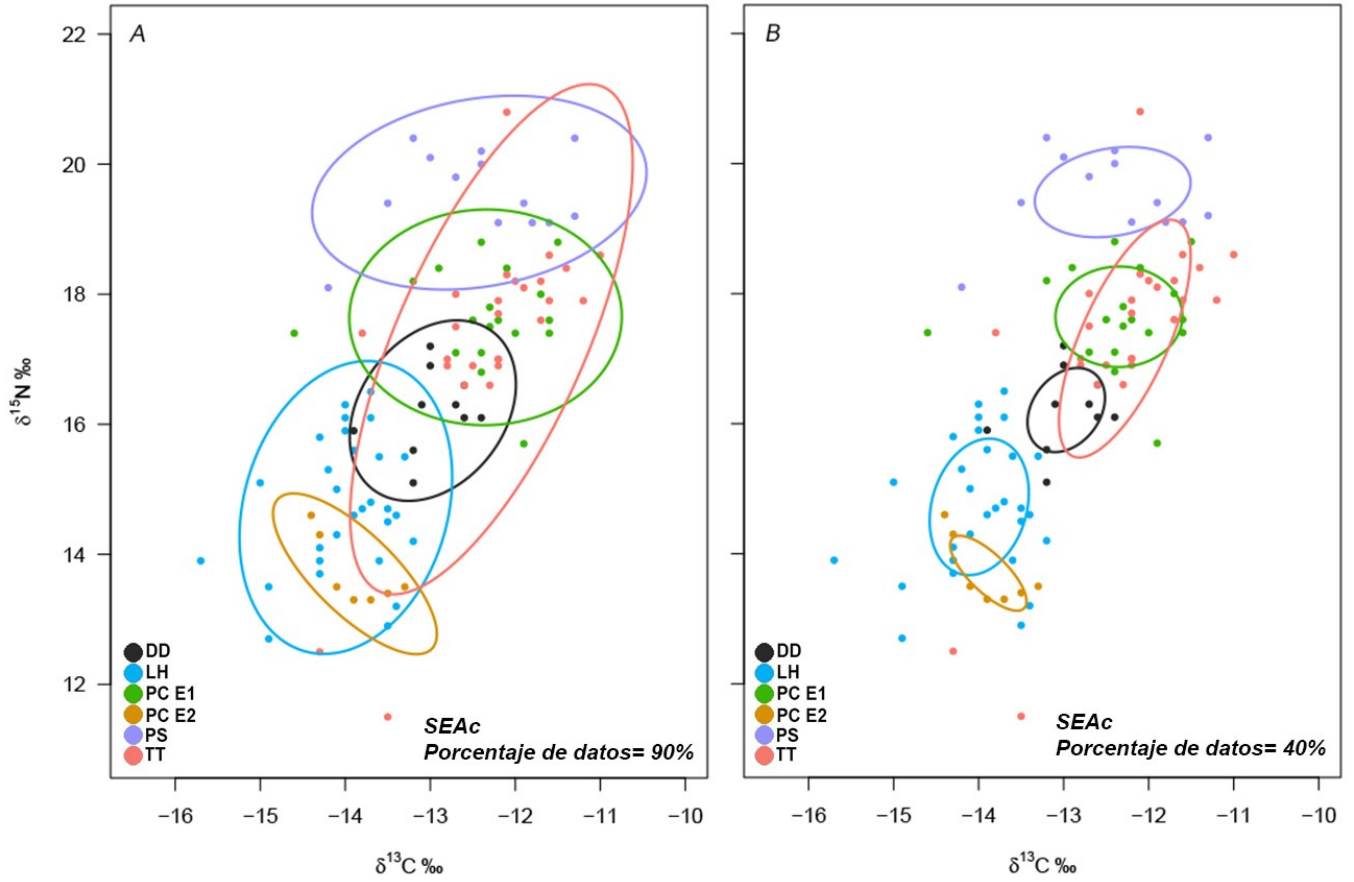


Fig. 8. Elipses bayesianas estándar calculadas en función de los valores isotópicos y con corrección por tamaño muestral pequeño (SEAc). **A)** Elipse estándar calculada de forma que contiene un 90 % de los datos. **B)** Elipse estándar calculada de forma que contiene un 40 % de los datos. DD: *Delphinus delphis*, LH: *Lagenodelphis hosei*, PC1: *Pseudorca crassidens* ecotipo 1, PC2: *Pseudorca crassidens* ecotipo 2, PS: *Phocoena spinipinnis*, TT: *Tursiops truncatus* *gephyreus*.

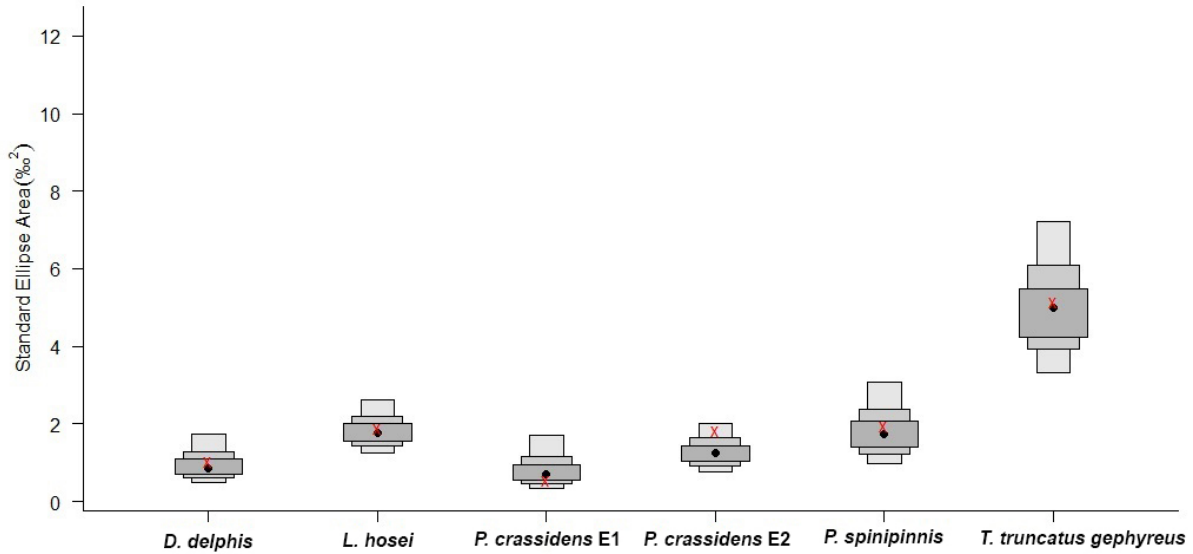


Fig. 9. Medida y variación de las áreas de elipse bayesiana estándar para cada especie: círculos negros representan la moda de SEA y las casillas indican intervalos de credibilidad del 50 %, 75 % y 95 % desde gris oscuro a gris más claro respectivamente.

Las áreas de elipse bayesiana estándar (SEAc) calculadas por separado para los periodos temporales histórico (años= 1947-1999) y actual (años= 2000-2018), muestran una disminución en el espacio isotópico ocupado por las elipses de las especies en el periodo actual respecto al histórico (Figura 10 A y B). Los valores de las SEAc (Tabla 3) de cada especie muestran que en las áreas de nicho del delfín común, del delfín de Fraser, la falsa orca ecotipo 1 y la tonina ocurrió un aumento en el área de elipse del periodo histórico respecto al periodo actual mientras que en el caso de la marsopa espinosa ocurrió una reducción en el área de elipse en el tiempo. Esta comparación no fue posible en la falsa orca Ecotipo 2 por ausencia de ejemplares colectados en el periodo actual.

Tabla 3. Área de las elipses bayesianas estándar calculadas con corrección por tamaño muestral pequeño (SEAc) para las especies analizadas en ambos periodos de tiempo, histórico y actual.

	<i>D.delphinus</i>	<i>L. hosei</i>	<i>P. crassiden E1</i>	<i>P. crassidens E2</i>	<i>P. spinipinnis</i>	<i>T. t.gephyreus</i>
SEAc histórico (‰ ²)	0.54	1.14	1.44	0.53	3.08	1.75
SEAc actual (‰ ²)	0.94	2.55	1.73	-	0.81	4.67

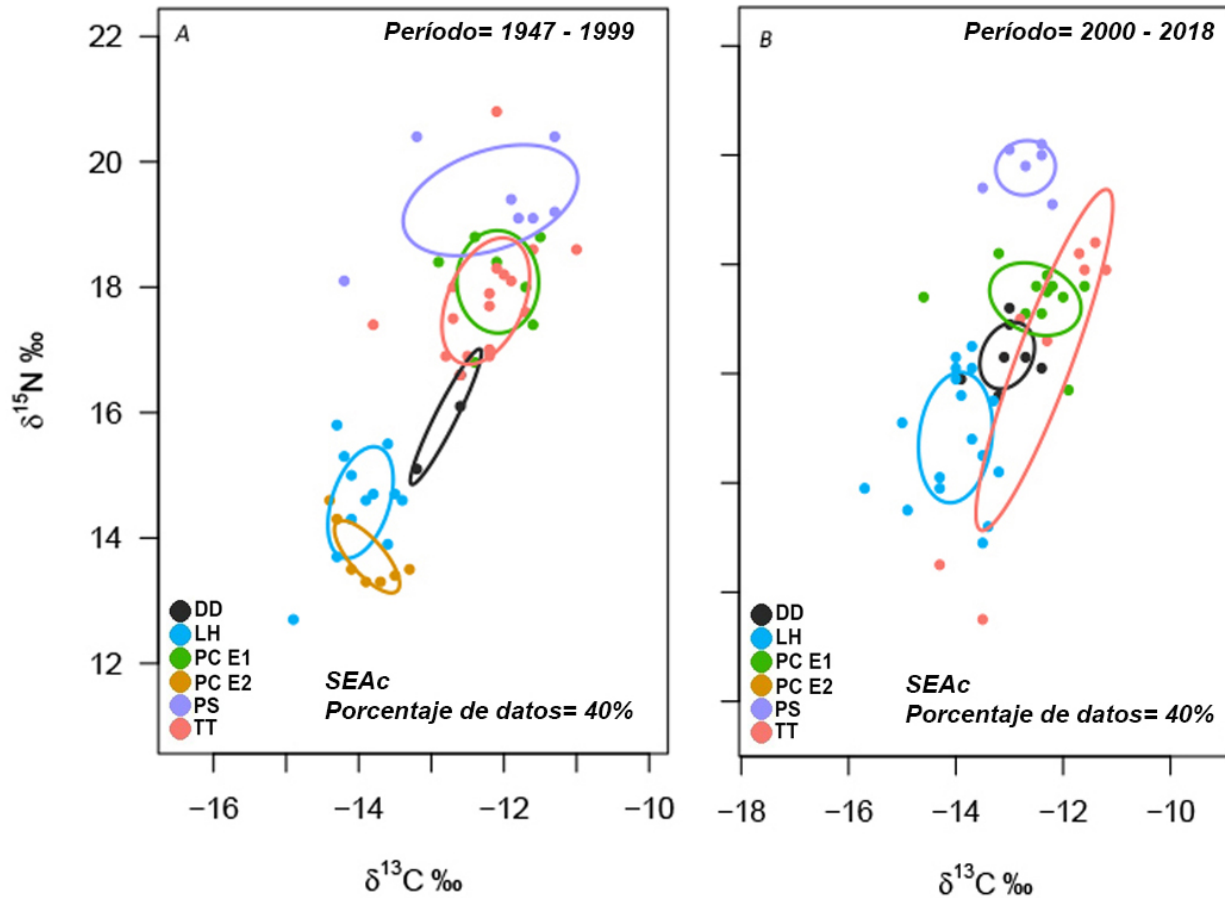


Fig. 10. Elipses bayesianas estándar calculadas a partir de los valores isotópicos y con corrección por tamaño muestral pequeño (SEAc) para los dos periodos de tiempo definidos, periodo histórico (A, 1947-1999) y actual (B, 2000-2018). DD: *Delphinus delphis*, LH: *Lagenodelphis hosei*, PC1: *Pseudorca crassidens* ecotipo 1, PC2: *Pseudorca crassidens* ecotipo 2, PS: *Phocoena spinipinnis*, TT: *Tursiops truncatus gephyreus*.

Solapamiento en nichos tróficos isotópicos

Cuando las elipses se calcularon capturando el 40% de los datos de los individuos, se encontró que las SEAc de la tonina se solapa con la del delfín común y la falsa orca Ecotipo 1; la SEAc del delfín de Fraser se solapa con la de la falsa orca ecotipo 2 y la SEAc de la marsopa espinosa no se solapa con la de ninguna otra especie. Mientras que cuando las elipses se calcularon capturando el 90% de los datos, las especies presentaron un mayor grado de solapamiento en sus elipses. Se encontró que la elipse del delfín común se solapa con todas las especies menos con la elipse de la falsa orca Ecotipo 2; el delfín de Fraser se solapa con la tonina, el delfín

común y la falsa orca Ecotipo 2; la tonina, el delfín común, la marsopa espinosa y la falsa orca ecotipo 1 se solapan en el espacio isotópico.

Se identificó que existen diferentes grados de superposición trófica entre varias de las especies de odontocetos analizadas (Figura 11). Se obtuvo un alto grado de solapamiento del delfín común sobre la tonina (95.87%), de la falsa orca ecotipo 1 sobre la tonina (87.64%) y de la falsa orca ecotipo 2 sobre el delfín de Fraser (91.03%). En algunos casos los efectos del solapamiento trófico no fueron recíprocos. El solapamiento trófico de la tonina sobre el delfín común fue de apenas 32.97%. De igual manera el solapamiento trófico del delfín de Fraser sobre la falsa orca ecotipo 2 fue de un porcentaje bajo de 26.59%. El solapamiento de la tonina sobre el nicho de la falsa orca ecotipo 1 también fue relativamente bajo (59.73%).

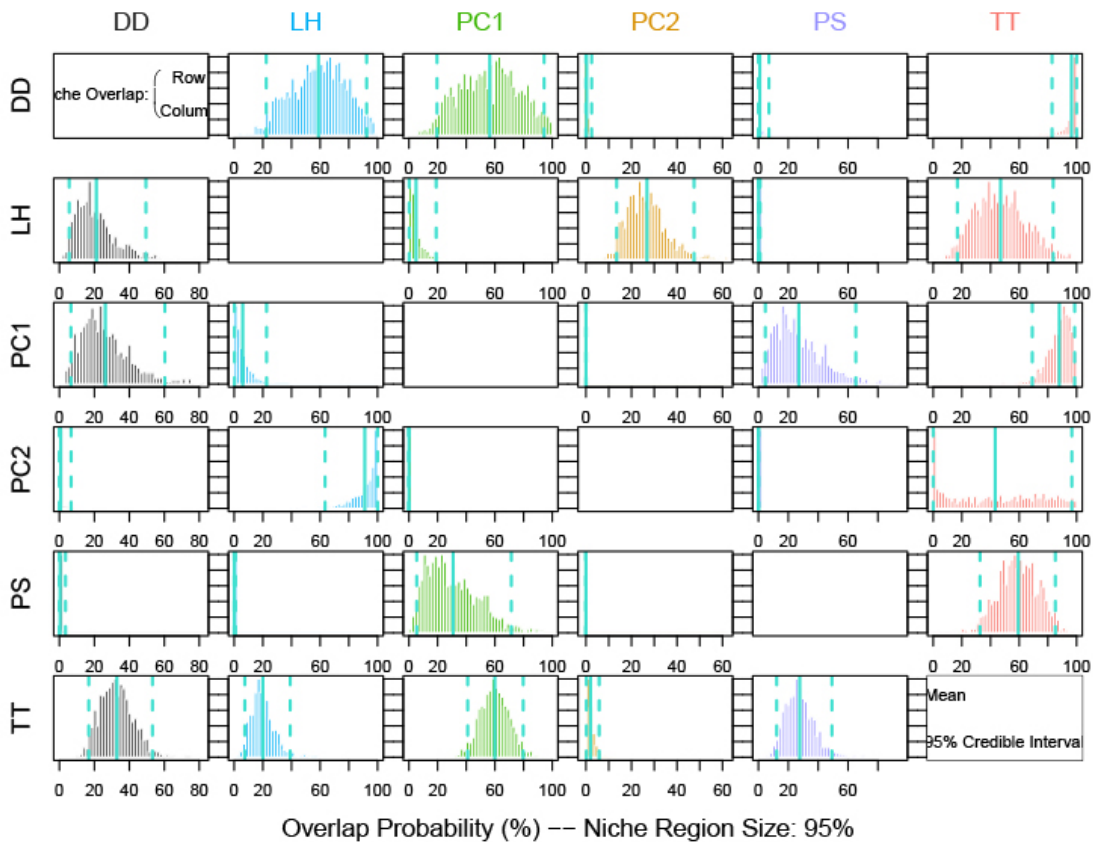


Fig. 11. Distribuciones posteriores de la probabilidad de solapamiento de nicho isotópico (%), la probabilidad de las especies representadas en filas se superponen a las representadas en columnas. La media de las distribuciones posteriores y los intervalos de credibilidad del 95% se muestran en líneas celestes (completo y punteado respectivamente). DD: *Delphinus delphis*, LH: *Lagenodelphis hosei*, PC1: *Pseudorca crassidens* Ecotipo 1, PC2: *Pseudorca crassidens* Ecotipo 2, PS: *Phocoena spinipinnis*, TT: *Tursiops truncatus gephyreus*.

DISCUSIÓN

El estudio de las relaciones tróficas en mamíferos marinos es un componente importante para poder comprender las dinámicas de las comunidades en la plataforma uruguaya y poder predecir los potenciales efectos de cambios en los ecosistemas marinos uruguayos. Hasta el momento son escasos los trabajos que describen a nivel comunitario las relaciones tróficas de mamíferos marinos en aguas uruguayas, así como el grado de conectividad entre ellos y que además se aborden a una escala temporal amplia en el análisis (*e.g.* Drago *et al.*, 2018; 2020). En este trabajo fue posible caracterizar el uso de hábitat de alimentación y los niveles tróficos relativos de cinco especies de cetáceos odontocetos que ocurren en Uruguay a través de los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos a partir de muestras de hueso y cubriendo un período de más de 60 años (1947 hasta 2018). Existen dificultades logísticas para la colecta y obtención de muestras y datos en este tipo de especies. Sin embargo, gracias al acervo de las colecciones científicas y los datos asociados a los ejemplares, fue posible reunir un tamaño muestral suficiente que permitió realizar los análisis para varias especies y en una escala temporal amplia. Por haber analizado tejido óseo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ representan una ventana temporal que integra entre los últimos cinco y diez años de vida de los individuos (Hobson & Clark, 1992), en relación a esto los resultados obtenidos reflejan de forma sólida la información sobre sitios de alimentación y los componentes de individuos en su etapa adulta.

En este trabajo se caracterizó isotópicamente a las siguientes especies de odontocetos que habitan en aguas de Uruguay: delfín común, delfín de Fraser, falsa orca, tonina y marsopa espinosa. Los resultados apoyan la hipótesis planteada de que la coexistencia de estas especies esta mediada por mecanismos de equiparación y estabilización de nicho. Algunas especies presentan características ecológicas y hábitos tróficos similares, evidenciado a través de nichos tróficos isotópicos similares. Mientras otras especies presentan diferencias en las características antes mencionadas, evidenciado por presentar nichos isotópicos diferentes. En conjunto los resultados permitieron caracterizar a las especies analizadas y se identificaron diferentes grupos de acuerdo a su posición trófica y hábitat de alimentación.

Los resultados obtenidos mostraron un amplio rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ (entre 11.5‰ y 20.8‰) y $\delta^{13}\text{C}$ (entre -15.7‰ y -11‰) en las especies analizadas, lo que sugiere que las especies hacen uso de una gran diversidad de recursos y evidencia que hacen uso tanto de ambientes costeros como oceánicos para la obtención de presas. Las diferencias entre y dentro de las regiones oceánicas en el ciclo de nutrientes en la base de la cadena trófica

producen gradientes geográficos en la composición de isótopos de carbono y nitrógeno (Graham *et al.*, 2010). En el Atlántico Sudoccidental se ha observado una disminución significativa en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de materia orgánica particulada, desde áreas costeras hacia áreas oceánicas (variación longitudinal; Lara *et al.*, 2010). Esto ha sido evidenciado también en el área de estudio de este trabajo, Franco-Trecu *et al.*, (2012) identifican un empobrecimiento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ hacia áreas oceánicas. Las proporciones de los isótopos estables de nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ proporcionan información sobre la posición trófica (Owen *et al.*, 2011). Las diferencias en las señales isotópicas de la línea de base generan variaciones entre valores bruto de $\delta^{15}\text{N}$ de los predadores (Casey & Post, 2011). Se ha encontrado que existen cambios en el tiempo en la señal isotópica la línea de base en la costa uruguaya (a través del análisis del consumidor primario, *Mytilus edulis*; Drago *et al.*, 2017). Sin embargo, los factores de corrección propuestos son bajos y los autores indican que el cálculo de los factores de corrección presenta sesgos. En estos análisis se decidió no incorporar los factores de corrección para no introducir más variación en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ debido a los sesgos que presentan dichos factores. Debido a que no se estimaron niveles tróficos y que los análisis fueron a nivel comunitario, esto no impidió la comparación entre especies analizadas. El rango de valores isotópicos que se identificó en este trabajo estuvo contemplado dentro del gran rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ detectado en el Río de la Plata y la plataforma continental adyacente (Botto *et al.*, 2011; Troina *et al.*, 2020). Además, los resultados obtenidos en estas especies son congruentes con resultados de otros trabajos en cetáceos odontocetos del Atlántico Sudoccidental (resumen de datos disponible en Anexo II) que reflejan que también hacen uso de un amplio rango de recursos.

Relaciones tróficas y áreas de alimentación

De acuerdo a los valores isotópicos se observó que las especies analizadas se distribuyen en un gradiente en el isoespacio. Este gradiente también sugiere un gradiente en la distribución en el espacio geográfico y en las posiciones tróficas ocupadas. La presencia de gradientes espaciales relacionados con el comportamiento trófico ha sido encontrado también en otras comunidades de cetáceos en el Atlántico Sudoccidental (*e.g.* Ricciardelli *et al.* 2010; Botta *et al.* 2012; Bisi *et al.* 2013). En las que se observó un gradiente continuo en el que las especies costeras tuvieron los valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, mientras que las especies oceánicas tuvieron los valores más bajos.

Los grupos enriquecidos en ^{13}C y ^{15}N sugieren que la tonina, la falsa orca ecotipo 1 y la marsopa espinosa obtienen la fuente de materia orgánica del ambiente costero. Por lo que son

las especies que ocupan las posiciones tróficas más altas relativas al resto ya que presentan valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente. Esto es consistente con antecedentes con análisis de isótopos estables, en base a la dieta y el uso de hábitat tanto de la tonina como de la falsa orca (Pinedo & Rosas, 1989, Alonso Koen *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2001; Laporta, 2009; Passadore, 2010; Botta *et al.*, 2012; 2013; Campos-Rangel *et al.*, 2021). El hábito trófico costero sugerido por los datos concuerda con la información publicada de la marsopa espinosa (Concuera *et al.*, 1994), sin embargo no era un resultado esperable que fuera la especie que se encuentra entre las posiciones tróficas más altas de la comunidad analizada. En el otro extremo del gradiente isotópico el delfín de Fraser y la falsa orca Ecotipo 1 presentan valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que sugieren que obtienen los recursos alimenticios principalmente del ambiente oceánico y que ocupan posiciones tróficas bajas relativas al resto de las especies. Este resultado es consistente con lo que se conoce de la biología del delfín de Fraser sin embargo en la falsa orca este hábito trófico fue diferente a los esperado. La dieta de la falsa orca reportada hasta el momento para la región indica que se alimenta de peces bentopelágicos y demersales y calamares (Pinedo & Rosas, 1989; Andrade *et al.*, 2001; Alonso-Koen *et al.* 1999), por lo que se esperaba obtener valores de $\delta^{15}\text{N}$ que indicaran una posición trófica alta. El delfín común presenta valores que sugieren ocupa posiciones tróficas intermedias y hace uso de área de alimentación en zonas pelágicas de la plataforma continental y quiebre de plataforma respecto a las demás especies, consistente con lo que se sabe de su alimentación y uso de hábitat (Romero *et al.*, 2012).

Los valores relativamente más altos de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en la tonina son consistentes con el hábito costero conocido para la subespecie en la región (Barreto, 1999 Costa *et al.*, 2016; Wickert *et al.*, 2016; Pereira *et al.*, 2020). El resultado obtenido es consistente también con el uso de hábitat inferido a través de $\delta^{18}\text{O}$ para la subespecie en Uruguay (Drago *et al.*, 2020). A pesar de la falta de estudios sistemáticos e históricos, se sugiere que el área de distribución de la tonina en la costa uruguaya se está reduciendo (Laporta *et al.*, 2016). La principal área de ocurrencia actualmente es la costa del Departamento de Rocha, especialmente en La Coronilla/Cerro Verde y Cabo Polonio donde tienen preferencia por los primeros 500 m de la costa (Laporta, 2009). En Uruguay no se han realizado estudios de contenido estomacal para esta especie, pero trabajos en la región y de isótopos estables determinan que se alimenta principalmente de especies demersales y demersales-pelágicas costeras como por ejemplo *Micropogonias furnieri*, *Paralichthys brasiliensis*, *Menticirrhus* sp. y *Trichiurus* (Secchi *et al.*, 2016; Botta *et al.*, 2012; Bisi *et al.*, 2013; Baptista *et al.*, 2016; Campos-Rangel *et al.*, 2021).

Esto va en concordancia con la posición trófica alta y el área de alimentación inferida a través de los valores isótopos estables este estudio.

Los resultados indicaron la presencia de dos ecotipos de individuos de falsa orca (costero y oceánico) con diferencias en los hábitos tróficos y/o en el ambiente donde se alimentan. Los valores isotópicos sugieren que un grupo se alimenta de presas de alto nivel trófico en el ambiente costero, mientras otro se alimenta de presas de nivel trófico relativamente más bajo en la zona oceánica. Los valores de cada ecotipo son consistentes con los reportados por Botta *et al.*, (2012) para el sur de Brasil y este estudio confirma dicho patrón con un mayor tamaño de muestral y lo extiende en su distribución. La presencia de ecotipos no fue observado en otras localidades de la región como Rio de Janeiro (Brasil) y Tierra del fuego (Argentina; Bisi *et al.*, 2013; Ricciardelli, 2010; Ricciardelli *et al.*, 2015). Interesantemente en estas localidades antes mencionadas la especie presentó valores intermedios a los dos ecotipos detectados para el sur de Brasil y Uruguay. Esto podría explicarse por la falta de segregación espacial y dietaria en individuos de otras regiones. Por otro lado, podría suceder que alguno de los dos ecotipos esté más representado que el otro y esto no haya sido detectado aún. Esto último es quizás lo más probable ya que Bisi *et al.* (2013) analizan únicamente dos especímenes, un tamaño muestral insuficiente para detectar un patrón como el mencionado y Ricciardelli, (2010) analiza especímenes provenientes de un único varamiento masivo. En este sentido es recomendable aumentar el esfuerzo de muestreo así como implementar otro tipo de herramientas (*e.g.* genética, avistajes) que permitan describir/caracterizar la estructura de la o las poblaciones de falsa orca del Atlántico Sudoccidental y determinar la presencia o no de este tipo de ecotipos a lo largo de su distribución.

En Uruguay la falsa orca se ha registrado a través de capturas incidentales en el ambiente oceánico más allá del quiebre de la plataforma continental, distribución que estaría asociada a la convergencia Subtropical (Passadore, 2010). El hábito costero de la especie es menos conocido en nuestro país, sin embargo se han registrado avistajes desde la costa de Rocha (González & Martínez-Lanfranco, 2012). Al menos cuatro avistajes han sido registrados fotográficamente en la localidad de La Paloma (Rocha), uno a una distancia aproximada de una milla náutica desde la costa y otros tres a distancias de entre 200 y 400 metros desde la costa (Anexo III, Leandro Borba *comm. pers.*). Estos registros fueron en el mes de setiembre y se trataba de grupo de entre 20 y 30 individuos aproximadamente (Leandro Borba *comm. pers.*). A través del análisis de $\delta^{18}\text{O}$ se sugiere que la especie en nuestras aguas se distribuye en la plataforma continental (Drago *et al.*, 2020), el número de individuos analizado por Drago *et al.*

(2020) fue menor al analizado en este trabajo y es posible que no pudieran detectar los dos ecotipos encontrando costero y oceánico. Si bien la información sobre uso de hábitat de la falsa orca en Uruguay es escasa, se ha registrado tanto en el ambiente costero como en el ambiente oceánico de la plataforma continental lo cual es consistente con lo que sugieren los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos. Los estudios sobre dieta identifican especies de peces costeros; corvina rubia y corvina negra (Pinedo & Rosas, 1989) y también varias especies de peces y calamares de plataforma y oceánicas: *Martialia hyadesi*, *Ilex argentinus*, *Ommastrephes bartramii* y *Macrurus magellanicus* (Alonso Koen *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2001). Las interacciones del tipo captura incidental, depredación en captura y carnada con pesquerías de palangre se han reportado en el Océano Atlántico para la especie (Hernandez-Milian *et al.*, 2008; Ramos-Cardelle & Mejuto, 2008). Passadore *et al.* (2015) sugieren que en aguas uruguayas la especie consume tanto la captura como la carnada. Las principales especies objetivo de la pesca de palangre pelágico en Uruguay son los atunes (*Thunnus obesus*, *T. albacares* y *T. alalunga*), el pez espada (*Xiphias gladius*) y los tiburones (*e.g.* *Prionace glauca*). Aunque limitada, esta información apoya los dos comportamientos tróficos identificados en este trabajo para la falsa orca a través de los valores de $\delta^{15}\text{N}$. Las diferencias en el comportamiento de forrajeo en los individuos de falsa orca ha sido detectadas a través de isótopos estables en tejidos con baja tasa de renovación (hueso y diente) fueron encontradas en individuos en el sur de Brasil y en Uruguay (Botta *et al.*, 2012). Esto indica que la segregación observada se mantiene al menos durante un periodo considerable de la adultez de los individuos analizados y permite plantear la interrogante de si podría estar sucediendo una estructuración poblacional al menos en estas dos zonas pero también en otras zonas del Atlántico sudoccidental. Esto ha sido observado en la especie en otras áreas de su distribución. Por ejemplo en aguas de Hawái, a través de estudios de foto-identificación, de telemetría satelital y de análisis genéticos, se han reconocido tres poblaciones o stocks de falsa orca con rangos parcialmente superpuestos (Chivers *et al.* 2007; Baird *et al.*, 2010). Dos de las poblaciones presentan una distribución está asociada a las islas de Hawái (Isla principal e isla del noroeste) y la tercer población presenta una de distribución oceánica pelágica (Carretta *et al.* 2010). En este sentido, es necesario incrementar estudios que permitan describir con mayor precisión el uso de hábitat y la estructura genética (*e.g.* registro de avistajes a bordo de embarcaciones, estudios de genética) de la especie en nuestra región. Esto es de suma importancia a la hora de implementar acciones para la conservación de esta especie, que se conoce enfrenta grandes amenazas como la contaminación por metales pesados (Cáceres-Saez *et al.*, 2019).

El delfín de Fraser presentó los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ respecto a las demás especies analizadas, lo que sugiere que se alimenta en el ambiente oceánico. Esto es consistente con la información que se conoce al respecto del uso de hábitat, en general se considera una especie típicamente oceánica (Jefferson *et al.*, 2015). En el sur de Brasil y en Uruguay se caracterizó como oceánica a través del análisis de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{18}\text{O}$ respectivamente (Botta *et al.*, 2012; Drago *et al.*, 2020). En todo su rango de distribución la especie presenta una fuerte afinidad por aguas profundas (entre 700 m y 3500 m de profundidad) y se puede explicar por el tipo de presa que consumen (Dolar, 2018). El posicionamiento en los niveles tróficos más bajos inferido a través de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en este trabajo es consistente la dieta de la especie que se caracteriza por especies mesopelágicas, crustáceos y cefalópodos (Dolar *et al.*, 2003). En Brasil, contrariamente, fueron encontradas presas costeras demersales en contenidos estomacales pero los autores sugieren como una posible explicación que los individuos buscaban alimento en aguas costeras antes de quedar varados (Moreno *et al.*, 2003). En el sur de Brasil los datos de $\delta^{15}\text{N}$ también sugieren que se encuentra entre las especies con posiciones tróficas más bajas de la comunidad (Botta *et al.*, 2012; Bisi *et al.*, 2013).

Los individuos analizados de delfín de Fraser pertenecen al menos a cuatro varamientos masivos ocurridos en las siguientes fechas: del 8 al 27 de marzo de 1991; agosto-noviembre de 1997; 15 al 22 de noviembre de 2001 y el 16 de agosto de 2009. En cada grupo de varamiento masivo se observó un gran rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ y de $\delta^{13}\text{C}$ entre los individuos. Esto podría deberse a que los individuos se alimenten en diferentes zonas y/o que la preferencia de dieta varíe dentro de un mismo grupo de individuos. Los mamíferos marinos presentan un alto grado de variabilidad y flexibilidad en su alimentación, que puede deberse a la edad, el sexo, la condición corporal, el tamaño del grupo, la disponibilidad de presas y las características ambientales (Heithaus *et al.*, 2015). Cuando los recursos son limitados, el sistema es menos productivo o menos predecible, pueden ocurrir procesos de división del hábitat y/o recursos dentro de una población (Kiszka *et al.*, 2012). A través de análisis de contenido estomacal y de isótopos estables se ha evidenciado plasticidad dietaria en varias especies de cetáceos odontocetos inducida por la disponibilidad de presas (*e.g.* Spitz *et al.*, 2006; Kiszka *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2013; Caputo *et al.*, 2021). A través del análisis de las presas encontradas en contenidos estomacales de delfines de Fraser se sugiere que presenta un amplio rango de alimentación en la columna de agua, desde cerca de la superficie hasta posiblemente unos 600 m de profundidad (Dolar *et al.*, 2003). Esto indica que la especie presenta cierto grado de plasticidad dietaria que es lo que podrían estar evidenciando los resultados obtenidos en este

trabajo. Más estudios complementarios son necesarios en esta especie a los efectos de comprender con mayor detalle el hábito trófico que presenta la especie en nuestras aguas.

Los ejemplares de delfín común en este estudio presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ intermedios respecto a las demás especies. Dichos valores son consistentes con el hábito de esta especie prefiere aguas oceánicas de las plataformas continentales y a lo largo del quiebre de plataforma continental (Jefferson *et al.*, 2009). En base a estudios de isotopos estables Loizaga de Castro *et al.* (2016a) sugieren que la especie se alimenta tanto en ambiente costero como oceánico. La distribución de esta especie en el Atlántico Sudoccidental está asociada con zonas con alta productividad primaria como lo es la zona de la convergencia subtropical (Tavares *et al.*, 2006). Esto es consistente con el uso de hábitat de plataforma continental de la especie inferido a través de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en este trabajo. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ intermedios respecto a las demás especies de cetáceos son consistentes con una dieta basada en peces pelágicos de pequeño tamaño y juveniles así como calamares (Drago *et al.*, 2015; *Engraulis anchoíta*, *Merluccius hubbsi* y *Doryteuthis sanpaulensis*). Esto es consistente con la dieta que se ha reportado para la especie en la región (Romero *et al.*, 2012; Loizaga de Castro *et al.*, 2016a). En trabajos de isótopos estables donde incluyen a la especie se encontró que ocupa una posición trófica intermedia en la comunidad de odontocetos como se reporta en este trabajo (Botta *et al.*, 2012; Bisi *et al.*, 2013).

La marsopa espinosa presentó valores de $\delta^{13}\text{C}$ que coinciden con lo que se sabe del uso de hábitat de la especie, se trata de una especie costera que habita la plataforma continental (Concuera, 1991). Estudios de isotopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{O}$ en Argentina y Uruguay indican el mismo uso de hábitat (Ricciardelli, 2010; Drago *et al.*, 2020). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ sugieren que es la especie con mayor nivel trófico relativo al grupo de especies analizadas. La posición trófica inferida a través de $\delta^{15}\text{N}$ en esta especie es mayor al esperado dado su tamaño corporal y dieta. El tamaño de un depredador determina el tamaño máximo de presa que puede consumir, ya que existen restricciones morfológicas para el consumo de presas en organismos más pequeños (Segura *et al.*, 2015; McCurry *et al.*, 2017). La información de isotopos estables indica que la marsopa espinosa presenta una dieta mixta demersal-pelagica (Ricciardelli, 2010). Los escasos estudios sobre contenido estomacal en la región indican que la marsopa espinosa puede alimentarse de especies de peces pelágicas, bentopelagicas y demersales y calamares por ejemplo *M. hubbsi*, *C. guatucupa*, *M. magellanicus*, *E. anchoíta* y *Spratus fueguensis*, *Odontesthes* sp. y *D. sanpaulensis* (Brownell & Praderi, 1976; Pinedo, 1989; Corcuera *et al.*, 1991; Goodall *et al.*, 1995; Garcia-Godos *et al.*, 2007). No existen estudios que

reporten las tallas sobre las cuales depreda la marsopa espinosa, y aunque algunas de las presas citadas en su dieta pertenecen a niveles tróficos altos, es muy posible que se alimente de presas de al menos igual tamaño que la tonina. Se ha determinado que las especies de peces pelágicos pequeños están empobrecidos en $\delta^{15}\text{N}$ respecto a peces pelágicos medianos y respecto a peces demersales de una misma región (Drago *et al.*, 2015). Es por esto que en base a la dieta conocida para la marsopa espinosa y su limitante morfológica para la selección de presas no era esperable que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ superaran por ejemplo los de la tonina. La tonina como se menciono anteriormente presenta una dieta marcadamente demersal y puede alcanzar un tamaño corporal de hasta 3.8 m (Secchi *et al.*, 2016; Milmann *et al.*, 2016; Campos-Rangel *et al.*, 2021). Con los datos de este trabajo no es posible determinar como es que la marsopa presenta valores de $\delta^{15}\text{N}$ más enriquecidos que la tonina, aún teniendo una dieta con especies pelágicas y por restricciones morfológicas, posiblemente de menor tamaño que las presas consumidas por la tonina.

Como se mencionó anteriormente, la composición más detallada de la dieta de la marsopa espinosa para Uruguay no es conocida, pero una posible explicación es que su dieta esté basada en una proporción más grande de especies demersales y/o bentopelágicas que la de la tonina. En este caso, por las diferencias en valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre especies pelágicas y demersales, que una de las especies tenga mayor proporción de especies demersales en su dieta generaría que sus tejidos presenten valores enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ respecto a la otra especie. Esto resalta la necesidad de más estudios que identifiquen las principales presas consumidas por estas especies y determinen la proporción con la que se alimentan de dichas presas (*e.g.* contenido estomacal e isótopos estables). Otra posible explicación es que el enriquecimiento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ se deba al aporte por parte de aguas residuales. Los valores de nitrógeno pueden variar por ecosistema, debido a la disponibilidad de nutrientes y el crecimiento microbiano (Troina *et al.*, 2020). En la zona interna del Río de la Plata se ha registrado un enriquecimiento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en materia orgánica particulada respecto a la zona externa, se sugiere se debe a nutrientes de origen antropogénicos (aguas residuales) que pueden afectar los valores de nitrógeno y que posiblemente provengan de las ciudades Montevideo y Buenos Aires (Botto *et al.*, 2011). Como en casi todas las especies analizadas se desconoce exactamente el área de distribución de la marsopa espinosa en nuestro país, pero respecto a las demás especies analizadas es una de las especies que más habita en localidades con alta urbanización (Montevideo y Canelones; González & Martínez-Lanfranco, 2012). Antecedentes de valores de $\delta^{15}\text{N}$ para la marsopa espinosa en la región solo se encuentran

para el sur de Argentina (Ricciardelli *et al.*, 2010), donde se obtuvo que se encuentra entre las especies con posición trófica relativa más alta de la comunidad.

Nicho trófico isotópico y solapamientos entre especies

Un gran número de factores generan variación en las señales isotópicas relacionados principalmente con propiedades de los organismos, los recursos y el medio ambiente (Boecklen *et al.*, 2011). Empíricamente se ha demostrado que la variación de origen no dietario es relativamente pequeña y que las áreas de elipses estándar (SEA) son buenas indicadoras de la variación en la dieta (Jhonston *et al.*, 2015). La varianza de isótopos estables en los tejidos de organismos permite distinguir entre poblaciones especialistas y generalistas (Bearhop *et al.*, 2004). Sin embargo, las diferencias en el espacio isotópico pueden deberse no sólo a un amplio espectro de recursos utilizados, sino también a diferencias en la composición isotópica de los recursos (Matthwes & Mazunmder 2004; Newsome *et al.*, 2007). Las áreas isotópicas reducidas, es decir con baja varianza, reflejan poblaciones especialistas en comparación con las poblaciones generalistas (Fink *et al.*, 2012). Mientras que áreas isotópicas amplias, es decir una gran variabilidad en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, pueden tener fuentes de origen diferentes (Bearshop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Por un lado, que los individuos presenten plasticidad trófica, depreden sobre una gran variedad de presas con diferencias en sus firmas isotópicas, es decir que presenten un habito trófico generalista (Svanbäck & Bolnick, 2007). Por otro lado, los nichos isotópicos amplios también pueden suceder bajo un escenario de especies especialistas con poca variedad en las características de las presas pero con variabilidad espacial en el forrajeo (Flaherty & Ben David, 2009).

El cálculo de las áreas de elipses estándar (SEAc) permitió inferir los diferentes requerimientos tróficos de cada especie en base a sus nichos isotópicos. Los resultados sugieren la existencia de cierto grado de partición de recursos en la comunidad de cetáceos odontocetos en Uruguay. El cálculo de las elipses de nicho trófico isotópico de acuerdo a los valores de intervalo de probabilidad (90% y 40%) afectó el tamaño absoluto de las elipses pero no el tamaño relativo entre elipses. Las áreas de elipse estándar calculadas sugieren que la tonina es la especie con mayor amplitud de nicho isotópico, indicando que podría tener un habito trófico más bien generalista en comparación con el resto. Las especies delfín común y falsa orca ecotipo 2 presentaron las SEAc más pequeñas de la comunidad y además similares entre ellas, lo que sugiere que presentan un nicho trófico isotópico acotado, indicando un habito trófico más especialista respecto a las otras especies estudiadas. Las amplitudes de nicho intermedias

de la falsa orca Ecotipo 1, la marsopa espinosa y el delfín de Fraser no permite realizar inferencias respecto a si son generalistas o especialistas en sus hábitos tróficos.

La tonina se ha definido por su hábito trófico como generalista, con cierto grado de plasticidad espacial y temporal en los hábitos de alimentación de acuerdo a la disponibilidad de presas (Secchi *et al.*, 2016). Una proporción importante de los individuos foto-identificados en Uruguay realizan movimientos estacionales hacia aguas adyacentes a la Lagoa dos Patos (Rio Grande do Sul, Brasil) asociados a la alimentación, por ocurrir fuera de la época reproductiva y por individuos de todas las clases de edad y sexo (Laporta, 2009; Laporta *et al.*, 2016). Esto es consistente con la amplitud de nicho isotópico encontrado en este estudio, donde la variación en la señal isotópica de la tonina podría estar reflejando la variación en la señal isotópica de las presas consumidas debido a los movimientos espaciales que realiza.

El nicho isotópico reducido y de hábito más especialista del delfín común respecto al resto de las especies, inferido a través de un SEAc es consistente con que la especie se alimenta en general en el espectro pelágico, prefiriendo presas de tamaño mediano. En el Atlántico Norte esta especie se alimenta de un conjunto de presas taxonómicamente distintos, pero mantiene un perfil de presas similares: pequeñas especies agregadas disponibles en la capa epipelágica (Pusineri *et al.*, 2007). Los autores encontraron que las especies dominantes pueden pertenecer a muchos taxones diferentes dependiendo de las regiones y hábitats, pero comparten la característica de ser especies pelágicas que forman grandes cardúmenes. Si se alimenta siempre de diferentes especies pero similares en tamaño y distribución espacial, van a tener valores isotópicos similares, resultando en un área de nicho isotópico reducido cuando la dieta es variada. Este resultado presenta un interés ecológico relacionado con lo taxonómico. Varias especies se han separado por diferencias morfológicas, ecológicas y genéticas pero aún permanece en discusión la presencia de morfotipos o ecotipos en algunas regiones de la distribución del género *Delphinus*. En el este de África se reconocieron dos formas con diferencias en tamaños craneales que además presentan diferencias en hábitos de forrajeo establecido a través de isotopos estables (Pinela *et al.*, 2011). A nivel global y esta region está pendiente una mejor revisión taxonómica de la especie conjugando varias aproximaciones. Los resultados encontrados aquí aportan a esta discusión en el aspecto ecológico trófico de al menos los individuos que ocurren en aguas uruguayas y se puede sugerir que no presentan diferencias en sus hábitos alimenticios.

Existen escasos, casi nulos, antecedentes sobre el hábito trófico de la falsa orca, la marsopa y el delfín de Fraser que permitan contrastar con los nichos de tamaño intermedios observado para

estas especies en este estudio. Lo publicado indica que en el caso del delfín de Fraser, se alimenta selectivamente de presas grandes que habitan en aguas profundas (Dolar, 2018) y estudios sobre amplitud dietaria identificaron que presenta nicho trófico intermedio respecto a dos especies de delfínidos similares (Wang *et al.*, 2011). La falsa orca se encontró que presentan una variación isotópica relativamente baja sugiriendo que puede ser un especialista (Ricciardelli *et al.*, 2010). Por último la marsopa espinosa presenta una dieta mixta con valores intermedios entre grupos presa costeros y de plataforma/talud. Considerando que no existe información disponible acerca de la ecología de la falsa orca, la marsopa espinosa o el delfín de Fraser es necesario realizar más estudios, por ejemplo de análisis contenidos estomacales o de análisis isotópicos combinando tejidos con diferentes tasas de renovación.

Las áreas de nicho isotópico (SEAc) graficadas para los periodos temporales histórico y actual evidenciaron que los nichos tróficos isotópicos de las especies analizadas cambiaron en el tiempo. Los valores muestran que en el delfín común, el delfín de Fraser, la falsa orca ecotipo 1 y la tonina sucedió un aumento en el área de nicho trófico isotópico en el tiempo, mientras que en el caso de la marsopa sucedió una reducción en el área de nicho isotópico en el tiempo. No fue posible realizar esta comparación para la falsa orca ecotipo 2 por ausencia de ejemplares colectados en el periodo actual.

Estos cambios en el tiempo en la amplitud de nicho de las especies podrían deberse a que las especies experimentaron cambios en su sitio de alimentación o las presas que componen su dieta en el tiempo. Los mamíferos marinos requieren niveles relativamente altos y predecibles de disponibilidad de presas para un forrajeo efectivo (Harwood, 2001). En regiones templadas, los cambios ambientales posiblemente se reflejen en cambios en la abundancia y distribución de las presas con posibles efectos en cascada a lo largo de la cadena trófica (Evans & Bjorge, 2013). Un ejemplo de esto en el estuario del Río de la Plata es el cambio drástico evidenciado en el nicho trófico isotópico en franciscana a través del tiempo, debido a la sobrepesca de peces demersales y concomitante aumento en la abundancia relativa de las clases de especies de menor tamaño de sciénidos (Drago *et al.*, 2018). Por otro lado, las dinámicas poblacionales dentro de una especie o entre especies también pueden tener efectos en la amplitud de nicho en el tiempo. La liberación ecológica de los competidores puede conducir a la expansión del nicho de una especie (Bolnick *et al.*, 2010). Existe también evidencia que confirma que la competencia impulsa la diversificación en el uso de recursos dentro de las poblaciones naturales (Svanback & Bolnick 2007). En el Atlántico Sudoccidental se observó que en especies de pinnípedos simpátricos, la liberación de competencia intraespecífica causó en una de las

especies un cambio hacia la depredación sobre presas más grandes y de mayor nivel trófico (Saporiti *et al.*, 2012; Zenteno *et al.*, 2015).

En la tonina se evidenció un cambio significativo en el uso de hábitat entre periodos de tiempo inferido a través de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y en el área de nicho isotópico. Esto es consistente con los resultados de uso de hábitat obtenidos a través de $\delta^{13}\text{C}$ en tejido oseo de ejemplares de Uruguay (Campos-Rangel *et al.*, 2021). Estos resultados concuerdan con el cambio en distribución a través del tiempo que ha experimentado la especie. El cambio en los valores isotópicos hacia valores isotópicos de carbono más altos en el periodo actual respecto al histórico puede estar relacionado con una reducción reciente en el uso de las aguas estuarinas como zona de alimentación (Campos-Rangel *et al.*, 2021). A pesar de la falta de estudios sistemáticos a una escala temporal extensa, se sugiere que a nivel local el área de distribución de la tonina en la costa uruguaya se está reduciendo (Laporta *et al.*, 2016), ya que hace 40 años era posible observarla con frecuencia en la costa del Río de la Plata (Lázaro & Praderi, 2000; Laporta *et al.*, 2016). Actualmente la principal zona de ocurrencia es la costa de Rocha (especialmente las localidades de La Coronilla/Cerro Verde y Cabo Polonio; Laporta, 2009; Laporta *et al.*, 2016). La tonina es una especie que se alimenta de forma oportunistas y presenta cierta plasticidad en su dieta, alimentandose de las presas más disponibles (Secchi *et al.*, 2016). Dicha plasticidad se pone en evidencia con los desplazamientos estacionales que realizan las toninas hacia otras áreas que donde los recursos parecen ser más abundantes respecto a Uruguay (Lagoa dos Patos, Brasil; Laporta, 2009; Laporta *et al.*, 2016).

La disminución de la presencia de toninas en la costa estuarina de Uruguay podría estar relacionada con la sobrepesca y / o degradación del hábitat (Laporta *et al.*, 2016). Como se mencionó anteriormente se conoce que la especie tiene una dieta demersal y bentopelágica (Campos-Rangel *et al.*, 2021). Los principales recursos pesqueros demersales (*e.g.* *Micropogonias furnieri*, *Merluccius hubbsi* y *Cynoscion guatucupa*) experimentan una sobre-explotación y que se hizo evidente de 1990 en adelante a través de la disminución en las capturas (Defeo *et al.*, 2011). Esto podría explicar el aumento en el área de nicho isotópico encontrado en este trabajo. Es posible que haya sucedido una expansión en el nicho debido a los movimientos estacionales que realiza la especie en respuesta a cambios en la abundancia de presas que ha ocurrido en el área. Contrariamente Campos-Rangel *et al.*, (2021) encuentran que la especie sufre una reducción en el área de nicho isotópico. Estos autores analizan los mismos ejemplares de colecciones nacionales que se utilizaron en este trabajo, por lo que se hipotetiza que es posible que la diferencia en el cambio en el área de nicho se deba a dos

ejemplares no incluidos en el trabajo de Campos-Rangel *et al.*, (2021), que poseen valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respecto a los demás (especímenes MDM 19 y YP-UY5).

En la marsopa espinosa se observó una contracción en su área de nicho trófico isotópico y presento cambios significativos en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre periodos. Se observaron valores bajos en el período actual respecto al histórico, sugiriendo un cambio en el tiempo en el uso de hábitat hacia aguas más oceánicas. Se conoce que la especie hace uso de la zona costera y del ambiente de plataforma continental (Corcuera *et al.*, 1991; Ricciardelli, 2010; Drago *et al.*, 2020). Si bien en nuestra costa ha sido registrada a través de varamientos en todos los departamentos (Gonzalez *et al.*, 2013), se desconoce su uso de hábitat con detalle y si su distribución es uniforme en nuestra costa o presenta áreas de mayor concentración. La disminución en las capturas de los principales recursos pesqueros demersales antes mencionado podría ser la causa de los cambios observados. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ se mantuvieron sin diferencias entre períodos, lo que sugiere que los cambios en el nicho no están relacionados con cambios en la dieta sino en el uso de hábitat para alimentarse. Al igual que como ha sido observado para la tonina en Uruguay (Laporta, 2009; Laporta *et al.*, 2016; Campos-Rangel *et al.*, 2021) es posible que ante cambios en la disponibilidad de presas se hayan producido cambios en el área que ocupa la especie en la costa y plataforma.

Es interesante comparar los resultados obtenidos para la marsopa espinosa en este trabajo con los publicados para la franciscana, ya que se trata de dos especies de cetáceos pequeños cuya distribución se solapan parcialmente. A través del análisis de isotopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tejido óseo de ejemplares de colecciones se identifico que la franciscana presenta actualmente valores medios de cercanos a los de la marsopa espinosa (Drago *et al.*, 2018; $\delta^{13}\text{C} = -16.0\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 20.8\text{‰}$). A partir de la década de 1970 los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la franciscana aumentaron (Drago *et al.*, 2018), los autores sugieren que es consecuencia de cambios en su dieta debido a los efectos de la pesca de arrastre sobre la población de sciénidos. A pesar de que los sciénidos forman parte de la dieta de la marsopa espinosa no se observaron cambios en el tiempo en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en este trabajo. Estos resultados denotan la necesidad de mayor información para caracterizar el hábito trófico de la marsopa espinosa en aguas uruguayas. Esto es importante para analizar dicha información en relación al estado de las poblaciones de presas principales y en relación al hábito trófico de especies similares, como la franciscana. En este sentido es necesaria información sobre su dieta a través del análisis de contenido estomacal de animales varados y sobre uso de hábitat a través del registro de avistajes. En las restantes especies no es posible realizar especulaciones sobre posibles causas del aumento en el área de nicho isotópico en el tiempo, en el caso de del delfín compun porque el tamaño muestral en el

periodo histórico es muy bajo, siendo posiblemente la razón por la que se registro un aumento en el periodo actual.

Swanson *et al.* (2015) utilizando la aproximación Niche Rover definen la superposición de nicho de la especie A sobre la especie B como la probabilidad de que un individuo de la especie A se encuentre en el nicho de B. Los solapamientos en las regiones de nichos isotópico entre las especies, indica una posible coincidencia en el uso de áreas de alimentación y/o en las preferencias de presas. Valores mayores a 0.6 indican una superposición dietaria significativa (Layman & Allgeier, 2012). Los resultados respecto a los solapamientos de nicho sugieren que si observamos a nivel comunitario, existe un alto grado de segregación espacial y trófica de las especies que ocurren en el estuario Río de la Plata, la plataforma continental adyacente y el ambiente oceánico más allá del quiebre de la plataforma. Los resultados apuntan a que es posible que algunas especies compartan los recursos tróficos. Los grados de solapamientos de nicho isotópico encontrados sugieren que la tonina comparte recursos con el delfín común y la falsa orca ecotipo 1, también surgieron que la falsa orca ecotipo 2 comparte en algún grado el uso de recursos con el delfín de Fraser. En base a estos resultados la marsopa espinosa no presentaría ningún grado de solapamiento con ninguna especie.

El alto grado de solapamiento entre el delfín común y la tonina resulta interesante ya que por lo que se conoce estas dos especies habitan ambientes diferentes y parecen no compartir preferencias en la dieta. La tonina se alimenta principalmente de especies demersales (Secchi *et al.*, 2012; Milmann *et al.*, 2016) mientras que el delfín común de especies mesopelágicas (Romero *et al.*, 2012; Loizaga de Castro *et al.* 2016a). La presencia de especies bentopelágicas han sido reportado en la dieta de la tonina (*e.g. Cynoscion guatucupa*, Milmann *et al.*, 2016), esto posiblemente explique la alta probabilidad encontrada de que un individuo de delfín común se halle en el rango de nicho isotópico de *Tursiops*. En el caso de la falsa orca ecotipo 1 y la tonina, la información que se tiene sobre su dieta es la posible explicación al alto grado de solapamiento en regiones de nicho isotópico. Puntualmente, se ha identificado a través de contenido estomacal que la falsa orca puede alimentarse de especies demersales costeras (Pinedo & Rosas, 1989) ítems dietarios compartidos con la tonina. Adicionalmente estas dos especies han sido registradas juntas interactuando en la costa (Leandro Borba *comm. pers*). El hábito trófico oceánico y teutófago de la falsa orca es un poco más conocido (*Martialia hyadesi*, *Ilex argentinus*, *Ommastrephes bartramii* y *Macrurus magellanicus*, Alonso Koen *et al.*, 1999; Andrade *et al.*, 2001). Se conoce poco sobre los ítems dietarios más frecuentes del delfín de Fraser pero se encuentra entre ellos el calamarete (*Loligo sanpaulensis*, Moreno *et al.*, 2003) y se reconoce al delfín de Fraser como una especie típicamente oceánica. En este

sentido el solapamiento de la falsa orca Ecotipo 2 sobre la región de nicho isotópico del delfín de Fraser tiene sentido y confirma el hábito oceánico de la primera.

Los resultados indicaron también que algunas especies ocupan posiciones tróficas y se alimentan en áreas diferentes a las demás. Se encontró una repartición en el uso del recurso entre el grupos que incluye a la falsa orca ecotipo 2 y al delfín de Fraser respecto a al delfín común, la tonina y la falsa orca ecotipo 1. Esto es consistente con la información que se conoce sobre preferencia de hábitat de las especies, el primer grupo compuesto mayormente de especies oceánicas de niveles tróficos bajos y el segundo compuesto mayormente de especies costeras posicionadas en niveles tróficos más altos. Además todas las especies anteriores presentaron solapamiento relativamente bajo casi nulo con la marsopa espinosa. Esto podría no ser del todo real ya que como se mencionó anteriormente los valores de esta especie podrían estar también influenciados por factores antropogénicos. En conclusión estos resultados podrían ser evidencia de que en la comunidad de cetáceos odontocetos analizada existen mecanismos de repartición de recurso y diferenciación de nicho que podrían explicar la coexistencia de estas especies, a través de minimizar la competencia interespecífica (Pianka, 1947; 2011; Chesson, 2000; Chase & Leibold, 2003).

Los resultados del análisis de cluster apoyan los resultados obtenidos analizando la posición de las elipses (SEAc) y los solapamientos de nicho. Se identificaron tres clusters que sugieren que algunas especies presentan similitudes en áreas de alimentación y posición trófica inferida por similitud en valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. El primer cluster sugiere que la tonina, la falsa orca ecotipo 1 y la marsopa espinosa presentan similitudes y concordantemente dos de estas tres especies presentaron alto grado de solapamiento. El segundo cluster contiene únicamente al delfín común, por un lado es razonable ya que esta especie presentó valores intermedios respecto a todas las demás especies sin embargo presentó un solapamiento alto con la tonina. El último cluster agrupa como similares a falsa orca Ecotipo 2 y delfín de Fraser, consistente con el alto grado de solapamiento que presentan estas dos especies en su nicho trófico isotópico.

La cuantificación de nichos y superposiciones de nichos es importante para evaluar la partición de recursos tróficos entre especies y comprender escenarios de potencial competencia interespecífica. Es necesario tener en mente que solamente con los datos obtenidos en este trabajo no es posible determinar si estas especies coexisten temporalmente o si comparten fuentes alimenticias (por ejemplo recordemos que la tonina realiza movimientos estacionales al sur de Brasil). En todos estos casos de solapamientos de nicho isotópico, para poder confirmar o descartar el uso compartido de recursos y potencial competencia es necesario

conocer más las preferencias alimenticias de las especies. Esto requiere por ejemplo de estudios incluyan identificación de contenidos estomacales, uso de isótopos estables complementarios (*e.g.* azufre), aplicación de modelos de mezcla de isótopos estables para determinar la contribución de las especies presa en la dieta, además de estudios de distribución y abundancia en base a avistajes de cetáceos en la región.

CONCLUSIONES GENERALES

- Este trabajo permitió obtener información importante acerca del hábito trófico y las preferencias de hábitat para alimentación en especies de cetáceos odontocetos que habitan nuestras costas. En la mayoría de las especies analizadas esta es información que se conoce por primera vez.
- Se caracterizó isotópicamente a las especies analizadas y los datos sugieren que hacen uso de una gran diversidad de recursos. Se observó que se distribuyen de forma no homogénea en el isoespacio, formando un gradiente desde especies costeras de posición trófica alta a especies oceánicas de posiciones tróficas bajas.
- Se identificó la presencia de dos ecotipos (costero y nerítico-oceánico) de falsa orca diferentes en hábitos tróficos y/o que se alimentan en ambientes diferentes. Se sugiere que un grupo se alimentaría de presas de alto nivel trófico en el ambiente costero, mientras otro de presas de nivel trófico relativamente más bajo en la zona nerítica-oceánica.
- Por otro lado, se demostró la existencia de repartición de recursos entre algunas especies, por ejemplo falsa orca ecotipo 2 y delfín de Fraser respecto a delfín común, tonina y falsa orca ecotipo 1.
- Se identificó un alto grado de solapamiento de nichos isotópicos, que sugieren que la tonina comparte recursos con el delfín común y la falsa orca ecotipo 1, también surgieron que la falsa orca ecotipo 2 comparte en algún grado el uso de recursos con el delfín de Fraser.
- Más estudios son necesarios que permitan profundizar en su ecológica trófica de estas especies. Conocer más sobre estas especies es vital para poder tomar medidas de conservación adecuadas. Son necesarios por ejemplo análisis de contenidos estomacales, otros isótopos estables complementarios (*e.g.* oxígeno, azufre), estudios de distribución y abundancia de especies en base a avistajes y datos isotópicos de las potenciales presas de estos depredadores.

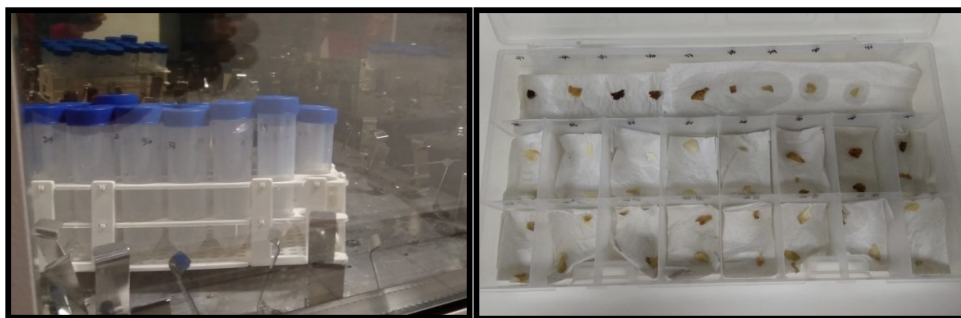
ANEXO I - Protocolo de procesamiento de muestras

Protocolo para la extracción de colágeno en tejido óseo

La extracción de colágeno a partir de tejido óseo de cetáceos se realizó utilizando trozos de hueso enteros. Previo al inicio del protocolo los huesos deben ser lavados con agua para eliminar sedimentos u otros materiales que la muestra pueda contener. Pesar la muestra original de tejido óseo (50mg aproximadamente) y registrar en planilla el valor, asociado a los datos del ejemplar.

Extracción de lípidos

Se realizará la extracción de lípidos mediante remojado de la muestra en una mezcla que contenga 20 ml de cloroformo y 10 ml de metanol. Se coloca la muestra en la solución en tubo falcón de 15 ml y se coloca tapado en agitador durante 24 horas, realizar procedimiento a temperatura ambiente. Posteriormente se extrae la muestra de la solución, se realizan tres lavados exhaustivos con agua destilada y se deja secar al aire libre para que cualquier remanente de solvente se evapore.



Extracción de colágeno

Colocar la muestra en tubos falcón de 15ml y agregar una solución de HCl (0.6 M. La muestra se deja reposar a temperatura ambiente durante un periodo de entre 2 y 4 días (tubo con parafilm perforado de forma que permita un poco de intercambio de gases). El tiempo de desmineralización puede variar según la muestra. Para comprobar que la desmineralización

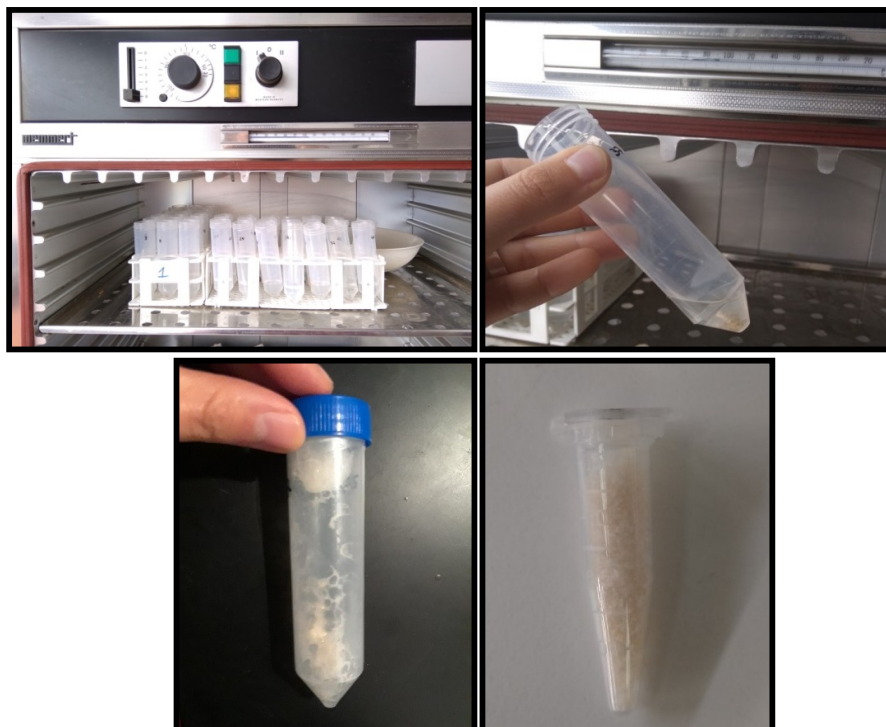
sucedio, extraer el trozo de nuestra y con pinzas comprobar cuan flexible esta la muestra, si sigue rigida, se recambia la solucion acida y se vuelve a repetir el procedimiento. Luego de desmineralizadas se extraen las muestras y se enjuagan con agua destilada tres veces.



Gelatinización del colágeno

Luego se realiza una hidrólisis lenta en agua caliente débilmente ácida para solubilizar el colágeno remanente en el tejido. Para este procedimiento colocar la muestra en HCl 0.01 M (pH = 2-3) en tubos cerrados y dejarlos en estufa a 80-100 ° C durante 20-10 horas.

Luego de que la muestra queda en estado gelatinoso deben ser filtradas con una membrana Durapore (0.45 μ m, 25 mm), posteriormente congeladas y liofilizadas obteniendo así el colágeno. Se encapsuló 1 mg de colágeno de cada ejemplar en capsulas de estaño y se enviaron para medición de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por espectrómetro de masas de razones isotópicas (IRMS).



ANEXO II - Datos isotópicos de la región

Se resumen los datos de isótopos estables de la región para las especies analizadas en este trabajo, los cuales incluyen datos extraídos de trabajos publicados.

País	Localidad	Especie	N	Tejido	Carbono	Min/Max	Nitrógeno	Min/Max	Referencia
BR	RJ	<i>Tursiops truncatus</i>	7	Musculo	-15.5 ± 0.5	-16.1/-14.6	14.9 ± 1.7	11.6/16.7	Bisi <i>et al.</i> , 2013
		<i>Pseudorca crassidens</i>	2	Musculo	-14.5 ± 0.3	-14.8/-14.3	15.3 ± 0.9	14.7/15.9	
		<i>Delphinus sp.</i>	2	Musculo	-15.6 ± 0.6	-16.1/-15.2	12.3 ± 0.4	12.0/12.6	
		<i>Lagenodelphis hosei</i>	10	Musculo	-16.5 ± 0.3	-17.2/-16.0	12.6 ± 1.0	10.0/13.8	
BR	RJ	<i>Tursiops truncatus</i>	10	Musculo		-15.2/-15.9		15.9 / 16.7	Baptista <i>et al.</i> , 2016
BR	SC	<i>Tursiops truncatus gephyreus</i>	18	Hueso	- 12.7± 0.7	-	15.5± 1.6	-	Texeira <i>et al.</i> , 2020
		<i>Tursiops truncatus gephyreus</i>	15	Diente	-12.7	- 14.5/-11.1	14.7	12.3/16.6	
BR	RGS/SC	<i>Delphinus delphis</i>	39	Piel	- 15.6 ± 0.9		15.6 ± 1.4		Troina <i>et al.</i> , 2020
BR	RGS/SC	<i>Delphinus delphis</i>	15		- 15.8 ± 0.3		14.7 ± 1.4		
BR	RGS	<i>Tursiops sp.</i>	24	Diente	-10.6 + 0.51	-12.0/-9.5	17.6 +0.93	15.5/19.3	Botta <i>et al.</i> , 2012
		<i>Delphinus delphis</i>	4	Diente	-11.7 + 0.32	-12.1/-11.4	16.6 +0.59	15.7/17.1	
		<i>Pseudorca crassidens (FKW A)</i>	2	Diente	-12.0 +1.65	-13.1/-10.8	19.2 +0.25	19.0/19.4	
		<i>Pseudorca crassidens (FKW B)</i>	6	Diente	-12.2 +0.20	-12.5/-11.9	11.2 +0.62	10.6/12.3	
		<i>Lagenodelphis hosei</i>	1		-12.8	-	14.9	-	
BR	RGS	<i>Tursiops truncatus</i> 1970s	5	Diente	-11.2 ± 0.6		18.0 ± 1.0 18.2 ±		Secchi <i>et al.</i> , 2016
		<i>Tursiops truncatus</i> 1980s	20	Diente	-11.1 ± 0.6		1.1		
		<i>Tursiops truncatus</i> 1990s	9	Diente	-11.0 ± 0.7		19.0 ± 0.8		
		<i>Tursiops truncatus</i> 2000s	40	Diente	-11.0 ± 0.5		17.9 ± 0.8		
		<i>Tursiops truncatus</i> 2010s	13	Diente	-11.2 ± 0.7		18.2 ± 0.7		
UY		<i>Tursiops truncatus gephyreus</i>	26		-12.3±0.8	-14.3/-11.0	17.3±1.8	11.5/20.8	Presente trabajo
		<i>Phocoenas pinnipinis</i>	13		-12.4±0.9	-14.2/-11.3	19.6±0.7	18.1/20.4	Presente trabajo
		<i>Delphinus delphis</i>	10		-12.9± 0.4	-13.9/-12.4	16.2±0.6	15.1/17.2	Presente trabajo
		<i>Pseudorca crassidens</i> Ecotipo 1	18		-12.4±0.7	-14.6/-11.5	17.6±0.8	15.7/18.8	Presente trabajo
		<i>Pseudorca crassidens</i> Ecotipo 2	7		-13.9±0.4	-14.4/-13.3	13.7±0.5	13.3/14.6	Presente trabajo
		<i>Lagenodelphis hosei</i>	29		-14.0±0.6	-15.7/-13.2	14.7±1.0	12.7/16.5	Presente trabajo
ARG	TF	<i>Pseudorca crassidens</i>	27	Hueso	-12.8 ± 0.4		13.1 ± 0.7		Ricciardelli <i>et al.</i> , 2010
		<i>Phocoena spinnipinis</i>	7	Hueso	-13.0 ± 1.0		17.9 ± 0.7		

ANEXO III – Registro fotográfico de *Pseudorca crassidens*

Registro fotográfico de falsa orca (*Pseudorca crassidens*) en el departamento de Rocha a menos de 1 milla náutica desde la costa. Fotografías de Leandro Borba.



BIBLIOGRAFIA

- Acha, M., & Lo Nostro, S. (2002). Biology of the Populations. GEF-PNUD RLA/99/G31.
- Adler, P. B., HilleRis Lambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10(2), 95-104.
- Ambrose, S. H. (1990). Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of archaeological science*, 17(4), 431-451.
- Ambrose, S. H. (1993). Isotopic analysis of paleodiet: methodological and interpretive considerations. *Investigations of ancient human tissue: Chemical analysis in anthropology*, 59-130.
- Arim, M., & Naya, D. E. (2003). Pinniped diets inferred from scats: analysis of biases in prey occurrence. *Canadian Journal of Zoology*, 81(1), 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(9), 1524-1530.
- Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119(1), 147-153.
- Arim, M., Borthagaray, A. I., & Giacomini, H. C. (2016). Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(4), 685-692.
- Alonso, M. K., Pedraza, S. N., Schiavini, A. C., Goodall, R. N. P., & Crespo, E. A. (1999). Stomach contents of false killer whales (*Pseudorca crassidens*) stranded on the coasts of the Strait of Magellan, Tierra del Fuego. *Marine Mammal Science*, 15(3), 712-724.
- Andrade, A. L. V., Pinedo, M. C., & Barreto, A. S. (2001). Gastrointestinal parasites and prey items from a mass stranding of false killer whales, *Pseudorca crassidens*, in Rio Grande do Sul, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 61, 55-61.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology letters*, 14(9), 948-958.

- Artecona, F., De María, M., Bergamino, L., & Szteren, D. (2019). A historical perspective of niche differentiation between two top predators in the Uruguayan coastal area. *Wildlife Research*, 46(2), 136-144.
- Baird, R. W. 2018. False Killer Whale. En Perrin, W. F., Mallette, S. D., & Brownell Jr, R. L. (2018). Minke whales: *Balaenoptera acutorostrata* and *B. bonaerensis*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 608-613). Academic Press.
- Baird, R. W., Schorr, G. S., Webster, D. L., McSweeney, D. J., Hanson, M. B., & Andrews, R. D. (2010). Movements and habitat use of satellite-tagged false killer whales around the main Hawaiian Islands. *Endangered Species Research*, 10, 107-121.
- Banks, R. C., & Brownell, R. L. (1969). Taxonomy of the common dolphins of the eastern Pacific Ocean. *Journal of Mammalogy*, 50(2), 262-271.
- Bastida R., Rodríguez D., Secchi E. & da Silva V. 2007. Mamíferos Acuáticos de Sudamérica y Antártida. 1ª edición. Buenos Aires. Vázquez Mazzini. 366 pp.
- Baptista, G., Kehrig, H. A., Di Benedetto, A. P. M., Hauser-Davis, R. A., Almeida, M. G., Rezende, C. E., Siciliano, S., De Moura, J. F. & Moreira, I. (2016). Mercury, selenium and stable isotopes in four small cetaceans from the Southeastern Brazilian coast: influence of feeding strategy. *Environmental Pollution*, 218, 1298-1307.
- Baum, J. K., & Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of animal ecology*, 78(4), 699-714.
- Barnes, C., Sweeting, C. J., Jennings, S., Barry, J. T., & Polunin, N. V. (2007). Effect of temperature and ration size on carbon and nitrogen stable isotope trophic fractionation. *Functional Ecology*, 21(2), 356-362.
- Barreto, A.S. (2000) Variação craniana e genética de *Tursiops truncatus* (Delphinidae, Cetacea) na costa Atlântica da América do Sul. Tesis de Doctorado. Fundação Universidade do Rio Grande. Rio Grande. 123 pp.
- Barros, N. B., & Clarke, M. R. (2009). Diet. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 311-316). Academic Press.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C., & Furness, R. W. (2002). Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and biochemical zoology*, 75(5), 451-458.

- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & MacLeod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*, 73(5), 1007-1012.
- Ben-David, M., & Flaherty, E. A. (2012). Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of mammalogy*, 93(2), 312-328.
- Bisi, T. L., Dorneles, P. R., Lailson-Brito, J., Lepoint, G., Azevedo, A. D. F., Flach, L., Malm, O. & Das, K. (2013). Trophic relationships and habitat preferences of delphinids from the southeastern Brazilian coast determined by carbon and nitrogen stable isotope composition. *PLoS One*, 8(12), e82205.
- Bligh, E. G., & Dyer, W. J. (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian journal of biochemistry and physiology*, 37(8), 911-917.
- Brownell Jr., R. L. y R. Praderi. 1984. *Phocoena spinipinnis*. *Mammalian Species*, 217:1-4.
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., & James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 42, 411-440.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10), 2936-2941.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28.
- Bond, A. L., & Hobson, K. A. (2012). Reporting stable-isotope ratios in ecology: recommended terminology, guidelines and best practices. *Waterbirds*, 35(2), 324-331.
- Boschi, E. E. 1988. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nac. Auton. México*, 15(2): 159-182
- Bosley, K. L., Witting, D. A., Chambers, R. C., & Wainright, S. C. (2002). Estimating turnover rates of carbon and nitrogen in recently metamorphosed winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* with stable isotopes. *Marine ecology progress series*, 236, 233-240.
- Botta, S., Hohn, A. A., Macko, S. A., & Secchi, E. R. (2012). Isotopic variation in delphinids from the subtropical western South Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1689-1698.

- Botto, F., Gaitán, E., Mianzan, H., Acha, M., Giberto, D., Schiariti, A., & Iribarne, O. (2011). Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: an evaluation using stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(1), 70-77.
- Bowen, W. D. (1997). Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 158, 267-274.
- Cáceres-Saez, I., Haro, D., Blank, O., Aguayo-Lobo, A., Dougnac, C., Arredondo, Capozzo, L. H & Guevara, S. R. (2019). Stranded false killer whales, *Pseudorca crassidens*, in Southern South America reveal potentially dangerous silver concentrations. *Marine pollution bulletin*, 145, 325-333.
- Campos-Rangel, A., Bastida, R., Fruet, P., Laporta, P., Cappozzo, H. L., Valdivia, M., Vermeule, E. & Botta, S. (2021). Historic foraging ecology of the endangered Lahille's bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus gephyreus*) inferred by stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 258, 107393.
- Carretta, J. V., K. A. Forney, M. S. Lowry, *et al.* 2010. U.S. Pacific marine mammal stock assessments: 2009. NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC-453. 336 pp.
- Casey, M. M., & Post, D. M. (2011). The problem of isotopic baseline: reconstructing the diet and trophic position of fossil animals. *Earth-Science Reviews*, 106(1-2), 131-148.
- Chase, J.M. and Leibold, M.A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Chivers, S. J., Baird, R. W., McSweeney, D. J., Webster, D. L., Hedrick, N. M., & Salinas, J. C. (2007). Genetic variation and evidence for population structure in eastern North Pacific false killer whales (*Pseudorca crassidens*). *Canadian Journal of Zoology*, 85(7), 783-794.
- Clavijo, C., Scarabino, F., & Uruguay, I. (2013). Moluscos continentales. Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. *Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Montevideo, Museo Nacional de Historia Natural, 73-90.
- Crawford, K., McDonald, R. A., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 38(1), 87-107.

- Costa, A. P. B., Loch, C., & Simões-Lopes, P. C. (2016). Variations and anomalies in the vertebral column of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from southern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 11(1-2), 212-219.
- Crespo, E. A. (2009). South American aquatic mammals. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 1071-1076). Academic Press.
- Cunha, H. A., de Castro, R. L., Secchi, E. R., Crespo, E. A., Lailson-Brito, J., Azevedo, A. F., ... & Solé-Cava, A. M. (2015). Molecular and morphological differentiation of common dolphins (*Delphinus* sp.) in the Southwestern Atlantic: testing the two species hypothesis in sympatry. *PloS one*, 10(11), e0140251.
- Connor, R. C., Smolker, R., & Bejder, L. (2006). Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops aduncus*. *Animal Behaviour*, 72(6), 1371-1378.
- Corcuera, J. (1991). *Marsopa espinosa Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865). Estado de Conservación de los Mamíferos Marinos del Atlántico Sudoccidental. Informes y estudios del programa de Mares Regionales del PNUMA, 250.
- Corcuera, J., Monzón, F., Crespo, E. A., Aguilar, A., & Raga, J. A. (1994). Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires Province, Argentina). *Reports of the International Whaling Commission*, 15, 283-290.
- Dellabianca, Natalia A.; Mandiola, Agustina; Denuncio, Pablo E. (2019). *Phocoena spinipinnis*. En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- DeNiro, M. J. (1985). Postmortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. *nature*, 317(6040), 806-809.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- Defeo, O., McLachlan, A., Schoeman, D. S., Schlacher, T. A., Dugan, J., Jones, A., ... & Scapini, F. (2009). Threats to sandy beach ecosystems: a review. *Estuarine, coastal and shelf science*, 81(1), 1-12.

- Defeo, O., Puig, P., Horta, S., & de Alava, A. (2011). Coastal fisheries of Uruguay. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper (FAO). Del Bene *et al.*, 2006
- Di Benedetto, A. P. M. (2003). Interactions between gillnet fisheries and small cetaceans in northern Rio de Janeiro, Brazil: 2001-2002. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 79-86.
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Zenteno, L., Szteren, D., Crespo, E. A., Sapriza, F. R., de Oliveira, L., Machado, R., Inchausti, P. & Cardona, L. (2015). Sexual foraging segregation in South American sea lions increases during the pre-breeding period in the Río de la Plata plume. *Marine Ecology Progress Series*, 525, 261-272.
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Segura, A. M., Valdivia, M., González, E. M., Aguilar, A., & Cardona, L. (2018). Mouth gape determines the response of marine top predators to long-term fishery-induced changes in food web structure. *Scientific reports*, 8(1), 1-12.
- Drago, M., Valdivia, M., Bragg, D., González, E. M., Aguilar, A., & Cardona, L. (2020). Stable oxygen isotopes reveal habitat use by marine mammals in the Río de la Plata estuary and adjoining Atlantic Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 238, 106708.
- Do Amaral, K. B., Amaral, A. R., Fordyce, R. E., & Moreno, I. B. (2018). Historical biogeography of delphininae dolphins and related taxa (Artiodactyla: Delphinidae). *Journal of Mammalian Evolution*, 25(2), 241-259.
- Dolar, M.L.L. 2018. Fraser's dolphin *Lagenodelphis hosei*. In: B. Würsig, J.G.M. Thewissen and K.M. Kovacs (eds), *Encyclopedia of Marine Mammals* (Third Edition), pp. 392-395. Academic Press.
- Dolar, M. L. L., Walker, W. A., Kooyman, G. L. and Perrin, W. F. 2003. Comparative feeding ecology of spinner dolphins (*Stenella longirostris*) and Fraser's dolphins (*Lagenodelphis hosei*) in the Sulu Sea. *Marine Mammal Science* 19(1): 1-19.
- 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.
- Evans, W. E., & Awbrey, F. T. (1988). Natural history aspects of marine mammal echolocation: feeding strategies and habitat. In *Animal Sonar* (pp. 521-534). Springer, Boston, MA.
- Evans, P. G., & Bjørge, A. (2013). Impacts of climate change on marine mammals. *Marine Climate Change Impacts Partnership (MCCIP) Science Review*, 2013, 134-148.

- Fink, P., Reichwaldt, E. S., Harrod, C., & Rossberg, A. G. (2012). Determining trophic niche width: an experimental test of the stable isotope approach. *Oikos*, 121(12), 1985-1994.
- Flaherty, E. A., & Ben-David, M. (2010). Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos*, 119(9), 1409-1416.
- Framiñan, M. B., Etala, M. P., Acha, E. M., Guerrero, R. A., Lasta, C. A., & Brown, O. B. (1999). Physical characteristics and processes of the Río de la Plata estuary. In *Estuaries of South America* (pp. 161-194). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Franco-Trecu, V., Auriolles-Gamboa, D., Arim, M., & Lima, M. (2012). Prepartum and postpartum trophic segregation between sympatrically breeding female *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 514-521.
- Franco-Trecu, V., Auriolles-Gamboa, D., & Inchausti, P. (2014). Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Marine Biology*, 161(3), 609-618.
- Franco-Trecu, V., Drago, M., Katz, H., Machín, E., & Marín, Y. (2017). With the noose around the neck: Marine debris entangling otariid species. *Environmental Pollution*, 220, 985-989.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). New York: Springer.
- Fruet, P. F., Secchi, E. R., Di Tullio, J. C., Simões-Lopes, P. C., Daura-Jorge, F., Costa, A. P., Vermeulen, E., Flores, P. A. C., Genoves, R. C., Laporta, P., Beheregaray, L. B. & Möller, L. M. (2017). Genetic divergence between two phenotypically distinct bottlenose dolphin ecotypes suggests separate evolutionary trajectories. *Ecology and Evolution*, 7(21), 9131-9143.
- Folch, J., Lees, M., & Stanley, G. S. (1957). A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of biological chemistry*, 226(1), 497-509.
- Gannes, L. Z., Del Rio, C. M., & Koch, P. (1998). Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative biochemistry and physiology Part A: Molecular & integrative physiology*, 119(3), 725-737.
- García-Godos, I., Van Waerebeek, K., Reyes, J. C., Alfaro-Shigueto, J., & Arias-Schreiber, M. (2007). Prey occurrence in the stomach contents of four small cetacean species in Peru. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 171-183.

Geange, S. W., Pledger, S., Burns, K. C., & Shima, J. S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 175-184.

Goodall, R. N. P., Würsig, B., Würsig, M., Harris, G., & Norris, K. S. (1995). Sightings of Burmeister's porpoise, *Phocoena spinipinnis*, off southern South America.(SC/42/SM56). REPORTS-INTERNATIONAL WHALING COMMISSION SPECIAL ISSUES, 16, 297-316.

Goodall, R. N. P., Marchesi, M. C., Pimper, L. E., Dellabianca, N., Benegas, L. G., Torres, M. A., & Riccialdelli, L. (2011). Southernmost records of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Polar Biology*, 34(7), 1085-1090.

Gordon, A.L. 1989. Brazil-Malvinas Confluence 1984. *Deep-Sea Research*. 36:3:359-384.

González, E.M. & Martínez-Lanfranco, J.A. 2012. Mamíferos de Uruguay. Guía de Campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. Montevideo.

González E.M., Martínez-Lanfranco, J.A., Juri, E., Rodales, A.L., Botto, G. & Soutullo, A. 2013. Mamíferos. Pp. 175-207. En: Soutullo A, C. Clavijo & J. A. Martínez-Lanfranco (eds.). *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. SNAP/DINAMA/MVOTMA Y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.

Graham, B. S., Koch, P. L., Newsome, S. D., McMahon, K. W., & Aurioles, D. (2010). Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In *Isoscapes* (pp. 299-318). Springer, Dordrecht.

Hardt, F. A. S., Cremer, M. J., Tonello, A. J., Bellante, A., Buffa, G., Buscaino, G., Mazzola, S., Barreto, A. S., Martinelli, L. A., & Zuppi, G. M. (2013). Use of carbon and nitrogen stable isotopes to study the feeding ecology of small coastal cetacean populations in southern Brazil. *Biota Neotropica*, 13, 90-98.

Harmáčková, L., Remešová, E., & Remeš, V. (2019). Specialization and niche overlap across spatial scales: Revealing ecological factors shaping species richness and coexistence in Australian songbirds. *Journal of Animal Ecology*, 88(11), 1766-1776.

Harwood, J. (2001). Marine mammals and their environment in the twenty-first century. *Journal of Mammalogy*, 82(3), 630-640.

Havens, K. (1992). Scale and structure in natural food webs. *Science*, 257(5073), 1107-1109.

Hernandez-Milian, G., Goetz, S., Varela-Dopico, C., Rodriguez-Gutierrez, J., Romón-Olea, J., Fuertes-Gamundi, J. R., Ulloa-Alonso, E., Tregenza, N. J. C., Smerdon, A., Monserrat, G. O.,

- Tato, V., Wang, J., Santos, B., López, A., Lago, R., Portela, J. M., & Pierce, G. J. (2008). Results of a short study of interactions of cetaceans and longline fisheries in Atlantic waters: environmental correlates of catches and depredation events. In *Essential Fish Habitat Mapping in the Mediterranean* (pp. 251-268). Springer, Dordrecht.
- Hershkovitz, P. (1966). Catalog of living whales. *Bulletin of the United States National Museum*.
- Heyning, J. E., & Perrin, W. F. (1994). Two forms of common dolphins (genus *Delphinus*) from the eastern north Pacific: evidence for two species. *Contr Sci (Los Angeles)*, 430, 1-35.
- Hobson, K. A. (1993). Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology-Progress Series*, 95, 7-7.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *The Condor*, 94(1), 181-188.
- Hobson, K. A., & Wassenaar, L. I. (1996). Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia*, 109(1), 142-148.
- Hutchinson, G. E. (1957). *A Treatise on Limnology, Volume 1. Geography, physics and chemistry* Author: George Evelyn Hutchinson Publication Date: 19.
- Indermühle, A., Stocker, T. F., Joos, F., Fischer, H., Smith, H. J., Wahlen, M., Deck, B., Tschumi, J., Blunier, T., Meyer, R., & Stauffer, B. (1999). Holocene carbon-cycle dynamics based on CO_2 trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Nature*, 398(6723), 121-126.
- Jefferson, T. A., Wilson, D. E., & Mittermeier, R. A. (2014). Family Phocoenidae (Porpoises). *Handbook of Mammals of the World*. Lynx Edicions, Spain, 528-545.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Jefferson, T. A., Leatherwood, S., & Webber, M. A. (1993). *Marine mammals of the world. Food & Agriculture Org.*.
- Jefferson, T. A., Fertl, D., Bolaños-Jiménez, J., & Zerbini, A. N. (2009). Distribution of common dolphins (*Delphinus* spp.) in the western Atlantic Ocean: a critical re-examination. *Marine Biology*, 156(6), 1109-1124.

Jenkins, S. G., Partridge, S. T., Stephenson, T. R., Farley, S. D., & Robbins, C. T. (2001). Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring. *Oecologia*, 129(3), 336-341.

Johnston, T. A., Ehrman, A. D., Montgomery, J. J., & Swanson, H. K. (2021). Dietary and non-dietary contributions to among-individual variation in carbon and nitrogen isotopic composition of lake trout. *Ecological Indicators*, 123, 107349.

Juri, E., Valdivia, M., & Le Bas, A. (2012). Presence of *Delphinus capensis* and *Delphinus delphis* (Cetacea: Delphinidae) in Uruguay. *Marine Biodiversity Records*, 5.

Keeling, C. D. (1979). The Suess effect: ^{13}C - ^{14}C interrelations. *Environment International*, 2(4-6), 229-300.

Kearney, M. (2006). Habitat, environment and niche: what are we modelling?. *Oikos*, 115(1), 186-191.

Kernaléguen, L., Dorville, N., Ierodiconou, D., Hoskins, A. J., Baylis, A. M., Hindell, M. A., ... & Arnould, J. P. (2016). From video recordings to whisker stable isotopes: a critical evaluation of timescale in assessing individual foraging specialisation in Australian fur seals. *Oecologia*, 180(3), 657-670.

Kiszka, J. & Braulik, G. 2018. *Lagenodelphis hosei*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T11140A50360282.

<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018> 2.RLTS.T11140A50360282.en. Downloaded on 29 January 2021.

Kiszka, J., Simon-Bouhet, B., Gastebois, C., Pusineri, C., & Ridoux, V. (2012). Habitat partitioning and fine scale population structure among insular bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in a tropical lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 416, 176-184.

Kiszka, J. J., Heithaus, M. R., & Wirsing, A. J. (2015). Behavioural drivers of the ecological roles and importance of marine mammals. *Marine Ecology Progress Series*, 523, 267-281.

Laporta, P. 2009. Abundancia, distribución e uso de habitat do boto (*Tursiops truncatus*) em Cabo Polonio e La Coronilla (Rocha, Uruguay). MSc. thesis. Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande.

Laporta P., Praderi, R., Le Bas, A. & EA Crespo. 2002. Presencia del delfín de Fraser *Lagenodelphis hosei* en costas del Atlántico Suroccidental. X Reunión de Trabajo de

Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur y IV Congreso de la Sociedad Latinoamericana de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur, Valdivia, Chile, 14-19 octubre, p. 97.

Laporta, P., Martins, C. C., Lodi, L., Domit, C., Vermeulen, E., & Di Tullio, J. C. (2016). Report of the working group on habitat use of *Tursiops truncatus* in the Southwest Atlantic Ocean. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 11(1-2), 47-61.

Lara, R. J., Alder, V., Franzosi, C. A., & Kattner, G. (2010). Characteristics of suspended particulate organic matter in the southwestern Atlantic: influence of temperature, nutrient and phytoplankton features on the stable isotope signature. *Journal of Marine Systems*, 79(1-2), 199-209.

Layman, C. A., & Allgeier, J. E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 131-141.

Lázaro, M. & Praderi, R. (2000) Problems and status of species in Uruguay. Pages 8–9 in Huckle-Gaete, R. (Ed.) Review of the conservation status of small cetaceans in southern South America. UNEP/CMS Secretariat Bonn Alemania.

Leibold, M. A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5), 1371-1382.

Link, J. S., Stockhausen, W. T., & Methratta, E. T. (2005). Food-web theory in marine ecosystems. *Aquatic food webs: an ecosystem approach*. Oxford University Press, Oxford, 98-114.

Loizaga De Castro, R., Saporiti, F., Vales, D. G., García, N. A., Cardona, L., & Crespo, E. A. (2016). What are you eating? A stable isotope insight into the trophic ecology of short-beaked common dolphins in the Southwestern Atlantic Ocean. *Mammalian Biology*, 81(6), 571-578.

Loizaga De Castro, R., Saporiti, F., Vales, D. G., García, N. A., Cardona, L., & Crespo, E. A. (2016). Feeding ecology of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus*: evidence from stable isotopes. *Journal of Mammalogy*, 97(1), 310-320.

Loizaga de Castro, Rocío; Degradi, Mariana; Denuncio, Pablo E.; García, Néstor A. (2019). *Lagenodelphis hosei*. En: SAYDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de

Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.

Loizaga de Castro, R., Durante, C. A., & Degradi, M. (2020). Lejos de casa: nuevo registro para delfines comunes de pico corto, *Delphinus delphis* (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), en Bahía Camarones, Patagonia, República Argentina.

López Laborde, J. (1997). Marco geomorfológico y geológico del Río de la Plata. The Río de la Plata: an environmental overview. An EcoPlata project background report. Dalhousie University, Halifax, Nova Scotia, Canada.

Martínez del Río, C., Wolf, N., Carleton, S. A., & Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84(1), 91-111.

Mason, N. W., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., & Argillier, C. (2008). Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 285-296.

Mones, A., J. González, R. Praderi & M. Clara. 2003. Diversidad de la biota uruguaya. Mammalia. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*, (2ª serie) 10 (4) :1-27. Montevideo.

McCurry, M. R., Evans, A. R., Fitzgerald, E. M., Adams, J. W., Clausen, P. D., & McHenry, C. R. (2017). The remarkable convergence of skull shape in crocodilians and toothed whales. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1850), 20162348.

McMahon, K. W., Hamady, L. L., & Thorrold, S. R. (2013). A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnology and oceanography*, 58(2), 697-714.

McPeck, M. A. (1996). Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. *The American Naturalist*, 148, S124-S138.

Mead, J. & Potter, C. (1990) Natural history of bottlenose dolphins along the Central Atlantic coast of the United States. In: S. Leatherwood & R. Reeves (ed.) *The Bottlenose Dolphin*. pp. 165–195. Academic Press, Inc, San Deigo, CA.

Melo, C. L. C., Santos, R. A., Bassoi, M., Araújo, A. C., Lailson-Brito, J., Dorneles, P. R., & Azevedo, A. F. 2010. Feeding habits of delphinids (Mammalia: Cetacea) from Rio de Janeiro

state, Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 90(08): 1509-1515.

Michener, R. H., & Kaufman, L. (2007). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, 238-282.

Milmann, L., Danilewicz, D., Machado, R., Santos, R. A. D., & Ott, P. H. (2016). Feeding ecology of the common bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in southern Brazil: analyzing its prey and the potential overlap with fisheries. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64, 415-422.

McCutchan Jr, J. H., Lewis Jr, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390.

Molina-Schiller, D., Rosales, S. A., & Freitas, T. R. O. (2005). Oceanographic conditions off coastal South America in relation to the distribution of Burmeister's porpoise, *Phocoena spinipinnis*. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 141-156.

Moreno, I. B., Danilewicz, D., Borges-Martins, M., Ott, P. H., Caon, G., & Oliveira, L. R. 2003. Fraser's dolphin (*Lagenodelphis hosei* Fraser, 1956) in southern Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*. 2(1): 39-46.

Mouillot, D., Stubbs, W., Faure, M., Dumay, O., Tomasini, J. A., Wilson, J. B., & Do Chi, T. (2005). Niche overlap estimates based on quantitative functional traits: a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, 145(3), 345-353.

Moore, S. E. (2008). Marine mammals as ecosystem sentinels. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 534-540.

McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.

Natoli, A., Cañadas, A., Peddemors, V. M., Aguilar, A., Vaquero, C., Fernandez-Piqueras, P., & Hoelzel, A. R. (2006). Phylogeography and alpha taxonomy of the common dolphin (*Delphinus* sp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 19(3), 943-954.

Natoli, A., Peddemors, V. M., & Rus Hoelzel, A. (2004). Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of evolutionary biology*, 17(2), 363-375.

- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Newsome, S.D., Etnier, M.A., Monson, D.H., Fogel, M.L. 2009. Retrospective characterization of ontogenetic shifts in killer whale diets via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis of teeth. *Marine Ecology Progress Series*. 374:229–242
- Newsome, S. D., Clementz, M. T., & Koch, P. L. 2010. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*. 26(3): 509-572.
- Niño-Torres, C. A., Gallo-Reynoso, J. P., Galván-Magaña, F., Escobar-Briones, E., & Macko, S. A. (2006). Isotopic analysis of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ “a feeding tale” in teeth of the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Marine Mammal Science*, 22(4), 831-846.
- Olalla-Tárraga, M. Á., González-Suárez, M., Bernardo-Madrid, R., Revilla, E., & Villalobos, F. (2017). Contrasting evidence of phylogenetic trophic niche conservatism in mammals worldwide. *Journal of Biogeography*, 44(1), 99-110.
- Olavarría C., Acevedo J., Heike I. Vester H.I., Zamorano-Abramson J., Viddi F.A., Gibbons J., Newcombe E., Capella J., Hoelzel A.R., Flores M., Huckle-Gaete R., and Torres-Flórez J.P. 2010. Southernmost Distribution of Common Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Eastern South Pacific. *Aquatic Mammals*, 36(3), 288–293.
- Olson, P. A. (2009). Pilot Whales: *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 847-852). Academic Press.
- Ortega, L. & Martinez, A. 2007. Multianual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan Shelf. *Journal of Coastal Research*. 23:618-629.
- Owen, K., Charlton-Robb, K., & Thompson, R. (2011). Resolving the trophic relations of cryptic species: An example using stable isotope analysis of dolphin teeth. *PLoS One*, 6(2), e16457.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 71(5): 2141-2145.
- Pianka, E. R. (2011). *Evolutionary ecology*. Eric R. Pianka.
- Pigot, A. L., Trisos, C. H., & Tobias, J. A. (2016). Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20152013.

- Paine, R. T. (1969). The *Pisaster*-*Tegula* interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology*, 50(6), 950-961.
- Pauly, D. (1998). Tropical fishes: patterns and propensities. *Journal of fish Biology*, 53, 1-17.
- Paso-Viola, M. N., Riccialdelli, L., Negri, M. F., Panebianco, M. V., Panarello, H. O., & Cappozzo, H. L. (2017). Intra-specific isotope variations of franciscana dolphin *Pontoporia blainvillei* regarding biological parameters and distinct environment. *Mammalian Biology*, 85(1), 47-54.
- Passadore, C. 2010. Interacciones de mamíferos marinos con la pesquería de palangre pelágico de superficie en el océano Atlántico sudoccidental. Tesis de Maestría en Ecología, Facultad de Ciencia, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 102p.
- Passadore, C., Domingo, A., & Secchi, E. R. (2015). Depredation by killer whale (*Orcinus orca*) and false killer whale (*Pseudorca crassidens*) on the catch of the Uruguayan pelagic longline fishery in Southwestern Atlantic Ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 72(5), 1653-1666.
- Pereira, L. B., Botta, S., Teixeira, C. R., Fruet, P., Simões-Lopes, P. C., & Daura-Jorge, F. G. (2020). Feeding ecology of two subspecies of bottlenose dolphin: a tooth tale. *Aquatic Ecology*, 54(4), 941-955.
- Perrin, W.F. 2018. Pantropical spotted dolphin *Stenella attenuata*. In: B. Wursig, J.G.M. Thewissen & K.M. Kovacs (eds), *Encyclopedia of Marine Mammals Third Edition*, pp. 676-678. Academic Press.
- Pierce, G. J., & Boyle, P. R. (1991). A review of methods for diet analysis in piscivorous marine mammals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev*, 29, 409-486.
- Pierce, G. J., Santos, M. B., & Cervino, S. (2007). Assessing sources of variation underlying estimates of cetacean diet composition: a simulation study on analysis of harbour porpoise diet in Scottish (UK) waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(1), 213-221.
- Pinela, A. M., Borrell, A., & Aguilar, A. (2011). Common dolphin morphotypes: Niche segregation or taxonomy?. *Journal of Zoology*, 284(4), 239-247.
- Polito, M. J., Trivelpiece, W. Z., Patterson, W. P., Karnovsky, N. J., Reiss, C. S., & Emslie, S. D. (2015). Contrasting specialist and generalist patterns facilitate foraging niche partitioning in sympatric populations of *Pygoscelis* penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 519, 221-237.

Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83(3), 703-718.

Praderi, R. (1971). Contribucion al conocimiento del genero " Phocoena (Cetacea, Phocoenidae)". Museo Argentino de Ciencias Naturales" Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigacion de las Ciencias Naturales.

Pusineri, C., Magnin, V., Meynier, L., Spitz, J., Hassani, S., & Ridoux, V. (2007). Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic Northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Marine Mammal Science*, 23(1), 30-47.

Ramos-Cartelle, A., & Mejuto, J. (2008). Interaction of the false killer whale (*Pseudorca crassidens*) and depredation on the swordfish catches of the Spanish surface longline fleet in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. Report, International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Collective Volume of Scientific Papers (SCRS/2007/025), 62(6), 1721-1783.

RStudio (2012). RStudio: Integrated development environment for R (Version 0.98.1103). Boston, MA. <http://www.rstudio.org/>

Read, A. J. (2018). Porpoises, overview. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 770-772). Academic Press.

Reyes, J. C., & Van Waerebeek, K. (1995). Aspects of the biology of Burmeister's porpoise from Peru. *Rep. Int. Whal. Commn (Special Issue, 16)*, 349-364.

Riccialdelli, L., Newsome, S. D., Fogel, M. L., & Goodall, R. N. P. 2010. Isotopic assessment of prey and habitat preferences of a cetacean community in the southwestern South Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 418: 235-248.

Riccialdelli, L., Newsome, S. D., Prosser Goodall, R. N., Fogel, M., & Bastida, R. O. (2012). Insight into niche separation of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) in the southwestern South Atlantic via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values.

Riccialdelli, L., & Goodall, N. (2015). Intra-specific trophic variation in false killer whales (*Pseudorca crassidens*) from the southwestern South Atlantic Ocean through stable isotopes analysis. *Mammalian Biology*, 80(4), 298-302.

Romero, M. A., Dans, S. L., García, N., Svendsen, G. M., González, R., & Crespo, E. A. 2012. Feeding habits of two sympatric dolphin species off North Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*. 28(2): 364-377.

Rosel, P. E., Archer, F. I., Baker, C. S., & Boness, D. J. (2020). List of marine mammal species and subspecies. Committee on Taxonomy, The Society for Marine Mammalogy. See <https://marinemammalscience.org/science-and-publications/list-marine-mammal-speciessubspecies/>

Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D. G., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E. A. & Cardona, L. (2015). Latitudinal changes in the structure of marine food webs in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 538, 23-34.

Schipper, J., Chanson, J.S., Chiozza, F., Cox, N.A., Hoffmann, M., Katariya, V., Lamoreux, J., Rodrigues, A.s.L., Stuart, S.N., Temple, H.J., Baillie, J., Boitani, L., Lacher Jr., T.E., Mittermeier, R.A., Smith, A.T., Absolon, D., Aguiar, J.M., Amori, G., Bakkour, N., Baldi, R., Berridge, R.J., Bielby, J., Black, P.A., Blanc, J.J., Brooks, T.M., Burton, J.A., Butynski, T.M., Catullo, G., Chapman, R., Cokeliss, Z., Collen, B., Conroy, J., Cooke, J.G., da Fonseca, G.A.B., Derocher, A.E., Dublin, H.T., Duckworth, J.W., Emmons, Emslie, R.H., Festa-Bianchet, M., Foster, M., Foster, S., Garshelis, D.L., Gates, C., Gimenez-Dixon, M., Gonzalez, S., Gonzalez-Maya, J.F., Good, T.C., Hammerson, G., Hammond, P.S., Happold, D., Happold, M., Hare, J., Harris, R.B., Hawkins, C.E., Haywood, M., Heaney, L.R., Hedges, S., Helgen, K.M., Hilton-Taylor, C., Hussain, S.A., Ishii, N., Jefferson, T.A., Jenkins, R.K.B., Johnston, C.H., Keith, M., Kingdon, J., Knox, D.H., Kovacs, K.M., Langhammer, P., Leus, C., Lewison, R., Lichtenstein, G., Lowry, L.F., Macavoy, Z., Mace, G.M., Mallon, D.P., Masi, M., McKnight, M.W., Medellín, R.A., Medici, P., Mills, G., Moehlman, P.D., Molur, S., Mora, M., Nowell, K., Oates, J.F., Olech, W., Oliver, W.R. L., Oprea, M., Patterson, B.D., Perrin, W.P., Polidoro, B.A., Pollock, C., Powel, A., Protas, Y., Racey, P., Ragle, J., Ramani, P., Rathbun, G., Reeves, R.R., Reilly, S.P., Reynolds III, J.E., Rondinini, C., Rosell-Ambal, R.G., Rulli, M., Rylands, A.B., Savini, S., Schank, C.J., Sechrest, W., Self-Sullivan, C., Shoemaker, A., SilleroZubiri, C., De Silva, N., Smith, D.E., Srinivasulu, C., Stephenson, P.J., van Strien, N., Talukdar, B.K., Taylor, B.L., Timmins, R., Tirira, D.G., Tognelli, M.F., Tsytulina, K., Veiga, L.M., Vié, J.-C., Williamson, E.A., Wyatt, S.A., Xie, Y., Young, B.E., 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* 322, 225–230.

Seeliger U., Odebrecht C. and Castello J.P. (1997). Subtropical convergence environments—the coast and sea in the south-western Atlantic. Berlin: Springer-Verlag.

- Secchi, E. R., Botta, S., Wiegand, M. M., Lopez, L. A., Fruet, P. F., Genoves, R. C., & Di Tullio, J. C. (2017). Long-term and gender-related variation in the feeding ecology of common bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary and the adjacent marine coast in the western South Atlantic. *Marine Biology Research*, 13(1), 121-134.
- Segura, A. M., Franco-Trecu, V., Franco-Fraguas, P., & Arim, M. (2015). Gape and energy limitation determine a humped relationship between trophic position and body size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72(2), 198-205.
- Simões-Lopes, P. C., & Ximenez, A. (1989). *Phocoena spinipinnis* Burmeister, 1865, na costa sul do Brasil (Cetacea-Phocoenidae). *Biotemas*, 2(1), 83-89.
- Simões-Lopes, P. C., Daura-Jorge, F. G., Lodi, L., Bezamat, C., Costa, A. P., & Wedekin, L. L. (2019). Bottlenose dolphin ecotypes of the western South Atlantic: the puzzle of habitats, coloration patterns and dorsal fin shapes. *Aquatic Biology*, 28, 101-111.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Stacey, P. J., Baird, R. W., & Leatherwood, S. (1994). *Pseudorca crassidens*. *Mamm. Species*. 456: 1-6.
- Sulzman, E. W. (2007). Stable isotope chemistry and measurement: a primer. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, 1-21.
- Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 839-844.
- Swanson, H. K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A. D., Johnson, J. D., & Reist, J. D. (2015). A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2), 318-324.
- Tavares M., Moreno I.B., Siciliano S., Rodríguez D., Santos M.C. de O. and Fabián M.E. (2010) Biogeography of common dolphins (genus *Delphinus*) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Mammal Review* 40, 40–64.
- Taylor, B.L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S.M., Ford, J., Mead, J.G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P. & Pitman, R.L. 2008. *Physeter macrocephalus*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>.

- Troina, G. C., Botta, S., Dehairs, F., Di Tullio, J. C., Elskens, M., & Secchi, E. R. (2020). Skin $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ reveal spatial and temporal patterns of habitat and resource use by free-ranging odontocetes from the southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 167(12), 1-19.
- Valenzuela, L. O., Sironi, M., & Rowntree, V. J. (2010). Interannual Variation in the Stable Isotope Differences Between Mothers and Their Calves in Southern Right Whales (*Eubalaena australis*). *Aquatic Mammals*, 36(2).
- Vander Zanden, H., Bjørndal, K., Reich, K., Bolten, A. 2010. Individual specialists in a generalist population: results from a long term stable isotope series. *Biology Letters*. 6:711–714
- Vermeulen, E., Balbiano, A., Belenguer, F., Colombil, D., Failla, M., Intrieri, E., & Bräger, S. (2017). Site-fidelity and movement patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in central Argentina: essential information for effective conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(1), 282-292.
- Vermeulen, E., Fruet, P., Borges De Camargo Costa, A., Coscarella, M., & Laporta, P. (2019). *Tursiops truncatus* ssp. *gephyreus*, Lahille's bottlenose dolphin. IUCN Red List of Threatened Species, 2019.
- Wainer, I.; Gent, P. & G. Goni. 2000. Annual cycle of the Brazil-Malvinas confluence region in the National Center for Atmospheric Research Climate System Model. *Journal of Geophysical Research*. 105:26167-26177. Wang *et al.*, 2014
- Wells, R. S., & Scott, M. D. (1999). Bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (montagu, 1821). *Handbook of marine mammals: the second book of dolphins and porpoises*, 6, 137-182.
- Wells, R. S., & Scott, M. D. (2018). Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 118-125). Academic Press.
- Wickert, J. C., von Eye, S. M., Oliveira, L. R., & Moreno, I. B. (2016). Revalidation of *Tursiops gephyreus* Lahille, 1908 (Cetartiodactyla: Delphinidae) from the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 97(6), 1728-1737.
- Yeakel, J. D., Bhat, U., Elliott Smith, E. A., & Newsome, S. D. (2016). Exploring the isotopic niche: Isotopic variance, physiological incorporation, and the temporal dynamics of foraging. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 1.
- Zenteno, L., Borella, F., Gómez Otero, J., Piana, E., Belardi, J.B., Borrero, L.A., Saporiti, F., Cardona L. & Crespo E.A. (2015). Shifting niches of marine predators due to human

exploitation: the diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) since the late Holocene as a case study. *Paleobiology* 41(3): 387- 401.