



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**  
UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)



**CURE**  
Centro Universitario  
Regional del Este

**MNHN**  
MUSEO NACIONAL DE  
HISTORIA NATURAL

# **Caracterización isotópica en dientes de falsa orca (*Pseudorca crassidens*) en Uruguay: implicancias en la dieta y sus variaciones ontogénicas**



***Lucía Frones Placeres***

***Tesis de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas***

Tutor: Dr. Leandro Bergamino

Co-tutora: MSc. Meica Valdivia

**2022**

## Índice de contenidos

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>3</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>5</b>
<i>Objetivos</i> .....	<b>9</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>10</b>
<i>Área de estudio</i> .....	<b>10</b>
<i>Obtención de muestras y datos</i> .....	<b>11</b>
<i>Colecciones biológicas</i> .....	<b>11</b>
<i>Registro de varamientos</i> .....	<b>12</b>
<i>Selección de dientes para la determinación de edad y análisis isotópicos</i> .....	<b>12</b>
<i>Determinación de edad</i> .....	<b>13</b>
<i>Extracción de muestras para análisis de isotopos estables</i> .....	<b>15</b>
<i>Análisis de datos</i> .....	<b>17</b>
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>19</b>
<i>Estimación de edad y caracterización de individuos muestreados</i> .....	<b>19</b>
<i>Análisis de variaciones isotópicas entre ecotipos</i> .....	<b>20</b>
<i>Variaciones ontogénicas de <math>\delta^{15}\text{N}</math> y <math>\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}</math></i> .....	<b>22</b>
<i>Variaciones isotópicas entre sexos</i> .....	<b>24</b>
<i>Variaciones ontogénicas entre los nichos isotópicos</i> .....	<b>24</b>
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>27</b>
<i>Variaciones isotópicas intraespecíficas: áreas de alimentación y comportamiento alimentario</i> .....	<b>28</b>
<i>Variaciones isotópicas ontogénicas</i> .....	<b>29</b>
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>33</b>
<b>PERSPECTIVAS</b> .....	<b>34</b>
<b>BIBLOGRAFÍA</b> .....	<b>35</b>
<b>ANEXO</b> .....	<b>43</b>

## AGRADECIMIENTOS:

---

A Mei y Lea, por estar en cada corrección, análisis de datos, y procesamiento de muestras, por la disponibilidad, consejos y acompañarme en todas las etapas de la realización de esta tesis, infinitas gracias.

A Silvina y Paula por las correcciones y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al MNHN por abrirme las puertas y permitirme trabajar con los ejemplares de la colección, y todos los integrantes de la institución, por la buena onda. A la Colección de Zoología de Facultad de Ciencias, a Pablo Echegaray del Museo del Mar, a Roberto Cyjón, y Leandro Borba, por la foto de portada. A DINARA y Facultad de Ciencias, por prestarme las instalaciones para el procesamiento de las muestras.

A Mei, Emi, Mai, Ari, Joaco, Diegui, por la ayuda en la colecta de muestras de las falsas orcas

A mi amiga Noe, inseparable de la escuela, liceo y ahora carrera, por todas las horas de estudios, viajes juntas, y por sostenernos una a la otra.

A Mai, Joaco, Tebi, Diegui, Pao, grandes amigos, por todo lo compartido durante estos años, su apoyo fue incondicional. Y a la gran cantidad de compañeros y amigos de la facultad que hicieron de este camino más lindo.

A mis amigos y amigas de la vida, Gonchy, Lucas, Valery, Maru, Dario, Mati, Mica, Vale B, y a la pequeña Juli, por estar en las buenas y en las no tantas desde tiempos inmemorables. A mis pibas Cami, Bel y Noe, por cada vinito de jueves, que son terapia. A Cami, Vale, y al pequeño Teo por todo lo compartido. Y a mis hermanas de la vida Poke, Jhoa y el pequeño Salva, y a todos los tíos de corazón por acompañarme desde siempre.

A mi amiguito Lauti, por sembrar curiosidad constante y esperarme en las tardes para salir a buscar bichitos

A Eco, por acompañarme en este último tiempo y hacerlo más lindo todo.

A mi familia, pilares fundamentales en este proceso. A mi madre por siempre creer en mí, no permitirme bajar los brazos y acompañarme siempre; a mi padre, por apoyarme y esperarme con un mate en las tardes, y a mi hermana, por escucharme y darme los mejores abrazos cuando las cosas no salían bien pero también en los momentos más felices.

A Soña, mi fiel compañera, por encontrarnos una noche fría de mí primer receso de exámenes y acompañarme cada mañana, tarde y noche de estudio hasta finalizar esta tesis.

Finalmente le agradezco a la UdelaR, por permitirme culminar mi Licenciatura de manera gratuita.

La falsa orca (*Pseudorca crassidens*), es una especie de cetáceo odontoceto que habita aguas uruguayas. El estudio de comportamiento alimentario y cambios en la dieta a nivel ontogénico es un paso fundamental para el entendimiento del rol ecológico de esta especie en las redes tróficas marinas en Uruguay y así poder comprender factores que pueden afectar su dinámica poblacional. Esta investigación caracterizó el patrón isotópico en dentina de dientes de *P. crassidens* con el objetivo de tener una primera aproximación sobre los cambios dietarios individuales a lo largo de la vida de *P. crassidens* en la costa uruguaya. Los grupos de capas de crecimiento de dentina son metabólicamente inertes, y brindan información dietaria individual con una resolución aproximadamente anual. En este trabajo se analizaron 20 ejemplares colectados entre los años 1999 y 2020 en la costa uruguaya. Se determinó la edad de los individuos mediante el conteo de grupos de capas de crecimiento de dentina (*Growth Layer Groups* o GLG). Posteriormente, se extrajeron muestras de colágeno para el análisis de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Se realizó un análisis de CLUSTER, para agrupar a los individuos con base en sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Se clasificó a las GLGs en tres clases de edad: lactante, juvenil y adulto; y se realizó análisis de varianza (ANOVA) de una vía y la prueba HSD Tukey para determinar diferencias de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre las clases de edad para cada uno de los ecotipos de la especie. Los resultados confirman la presencia de los dos ecotipos evidenciando áreas de alimentación diferentes; el ecotipo nerítico y el ecotipo oceánico, con valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  menores que el ecotipo nerítico. Los valores altos de  $\delta^{15}\text{N}$  correspondiente a la etapa lactante en ambos ecotipos fueron consistentes con el enriquecimiento trófico resultado de la ingesta de leche materna. Luego, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  disminuyeron hacia la etapa juvenil consistente con el período de destete y suplemento de presas sólidas. En cuanto a los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  (valores de  $\delta^{13}\text{C}$  corregidos por el efecto Suess), éstos fueron estables en las diferentes edades para ambos ecotipos, por lo que se sugiere fidelidad de sitio de alimentación. El mayor grado de solapamiento trófico se encontró entre juveniles y adultos tanto para el grupo oceánico como para el nerítico, sugiriendo que ambas clases de edad comparten hábitat y/o presas consumidas. Los resultados sugieren que el ecotipo nerítico presentaría una dieta ictiófaga y generalista caracterizada por un nicho isotópico más amplio, mientras que el ecotipo oceánico presentaría una dieta teutófaga y especialista con un nicho isotópico más estrecho. Los resultados de este trabajo confirmaron la ocurrencia de dos ecotipos de *P. crassidens* para la costa uruguaya, isotópicamente distinguibles y que reflejan la variación espacial de sus presas entre los tipos de hábitat.

## INTRODUCCIÓN

---

Los mamíferos marinos son especies claves en las redes tróficas marinas por ser depredadores tope y consumidores de casi todos los niveles, repercutiendo en la estructura y función de los ecosistemas que integran (Bowen, 1997; Boyd et al., 2006). Aportar información sobre la ecología trófica de las especies y en qué medida diferentes condiciones generan cambios a nivel intrínseco (i.e. ontogénico) es crucial para conocer su rol ecológico, estrategias alimenticias para la supervivencia y así contribuir a la toma de decisiones sobre el manejo y conservación de los ecosistemas acuáticos oceánicos (Owen et al., 2011).

Actualmente se conocen 76 especies de cetáceos odontocetos en el mundo, de los cuales la Familia Delphinidae es la más numerosa en cuanto a especies, albergando 37 (Würsig et al., 2018, Society for Marine Mammalogy, 2021). En particular, la falsa orca (*Pseudorca crassidens*) es una especie de cetáceo odontoceto que se distribuye en aguas tropicales y subtropicales; alrededor de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Stacey et al., 1994), encontrándose entre los 50° N y los 50° S de latitud (Baird, 2018). *P. crassidens* tiene una dieta ictiófaga y teutófaga (Baird, 2018; Dougnac et al., 2017), consumiendo presas de tamaño variable (Ricciardelli, 2011). Para la región del Océano Atlántico Sudoccidental (ASO), Pinedo & Rosas (1989) determinaron cómo principales presas las especies costeras corvina blanca (*Micropogonias furnieri*) y corvina negra (*Pogonias cromis*). Además, el calamar volador (*Martialia hyadesi*), el calamar argentino (*Illex argentinus*), el calamar volador de neón (*Ommastrephes bartramii*) y la merluza de cola (*Macrurus magellanicus*), especies oceánicas o de plataforma, forman parte de la dieta de la especie (Andrade et al., 2001; Koen Alonso et al., 1999). Se han documentado a *P. crassidens* en asociaciones no agresivas con otras especies de cetáceos, como la tonina (*Tursiops truncatus*) y el delfín de dientes rugosos (*Steno bredanensis*, Zaeschmar et al., 2013). De manera singular y poco común se han registrado eventos de depredación hacia pequeños cetáceos, como un juvenil de ballena

jorobada (*Megaptera novaeangliae*; Dougnac et al., 2017; Riccialdelli, 2011) y delfines heridos liberados en redes de cerco en pesquerías, así como la persecución a cachalotes (*Physeter macrocephalus*) para alimentarse de calamares que estos regurgitan (Baird, 2018).

En Uruguay, *P. crassidens* ha sido registrada mediante eventos de depredación sobre la captura en pesquerías de palangre, registrados más allá del quiebre de la plataforma continental, distribución que estaría asociada a la convergencia Subtropical (Passadore et al., 2015). Sin embargo, también existen registros de avistajes desde la costa (González & Martínez-Lanfranco, 2012, Leandro Borba *comm. pers.*). Análisis isotópicos de carbono y nitrógeno en la región Atlántico Sudoccidental demuestran para los individuos de *P. crassidens* una distribución bimodal sugiriendo la existencia de dos grupos con niveles tróficos y/o hábitat de alimentación diferentes (Botta et al., 2012; Días, 2016; Valdivia, 2021). Un grupo de individuos presentó valores isotópicos que sugieren hábitos tróficos costeros y otro grupo presentó valores que sugieren hábitos tróficos oceánicos (Botta et al., 2012). De esta manera se ha sugerido la existencia de dos posible ecotipos uno costero y otro oceánico; término que es entendido como la existencia de variaciones en una especie en función del ambiente con variaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales reflejado en diferencias genéticas (Turesson, 1922). Por otro lado, Riccialdelli & Goodall (2015) sugieren que individuos adultos podrían estar alimentándose a profundidades mayores y/o de presas más grandes, en comparación con los juveniles. Asimismo, el sexo también puede influir en el tipo de dieta y llevar a una partición de recursos o selección de presas (Andrade et al., 2001), dado que los machos son más robustos que las hembras (Ferreira et al., 2013); y estas, a su vez, ocasionalmente están acompañadas de sus crías, por lo cual su capacidad de buceo se ve limitada (Noren et al., 2002). No obstante, no hay información que contemple los cambios en la dieta de *P. crassidens* a nivel individual en toda su distribución, incluyendo ambos ecotipos; en parte debido a la dificultad que conlleva trabajar en estos ambientes, limitando el entendimiento del rol ecológico de esta especie en las redes tróficas marinas.

Estudiar los hábitos tróficos en mamíferos marinos resulta difícil en su hábitat natural, principalmente en cetáceos. Pocos son los casos que se han podido documentar mediante la observación directa debido a que resulta logísticamente dificultoso y costoso de realizar (Owen et al., 2011; Trites & Spitz, 2017). Con el fin de estudiar hábitos alimentarios se utilizan herramientas como el análisis de estructuras resistentes a la digestión encontrados en fecas, regurgitación, pero principalmente en contenidos estomacales de individuos varados o capturados incidentalmente en redes de pesca (Iverson et al., 2004). Si bien estos estudios tradicionales aportan información relevante sobre la alimentación al ofrecer una buena resolución taxonómica (Trites & Spitz, 2017), pueden presentar grandes limitaciones (Iverson et al., 2004). Los resultados obtenidos por métodos tradicionales reflejan lo consumido por el animal recientemente y no a lo largo de su vida, por ejemplo, en el caso de los análisis de contenido estomacal, pueden llegar a sobre o sub estimar presas de menor o mayor digestibilidad, respectivamente (Layman et al., 2007; Trites & Spitz, 2017). Por otra parte, el análisis de contenido estomacal presenta una posibilidad de sesgo en el caso estudios de animales varados, dado que posiblemente sean individuos enfermos, que no se alimentaron o pudieron haberse alimentado de presas que no son las usuales, y en zonas que no son las habituales (Ricciardelli, 2011; Pierce et al., 2004).

Alternativamente, el análisis de isótopos estables en distintos tejidos (piel, hueso, músculo, sangre, hígado, dientes, etc.) ha surgido como una herramienta complementaria y relevante para evaluar el comportamiento trófico al permitir integrar este tipo de información en el tiempo (Fry, 2006; Rubenstein & Hobson, 2004). El método se basa en que la composición isotópica en los tejidos de los organismos está determinada principalmente por la composición isotópica de su dieta y un factor de enriquecimiento en los isótopos más pesados el cual es predecible (Crawford et al., 2008; Newsome et al., 2010). Hasta el presente los isótopos estables más utilizados en estudios ecológicos han sido carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ), e hidrógeno ( $\delta^2\text{H}$ , Crawford et al., 2008). Los tejidos reflejan los valores de isótopos estables

asimilados durante el momento en que se sintetizaron y, por lo tanto, tejidos con diferentes tasas de renovación representan la información dietaria en un amplio rango de ventanas temporales incluyendo días (plasma e hígado), meses (músculo) y años (hueso, dientes; Bearhop et al., 2004). Además de la dieta, otros factores pueden influenciar los valores isotópicos en tejidos de animales. Las diferencias isotópicas geográficas en productores primarios se reflejarán en depredadores topos (Rubenstein & Hobson, 2004). Los estudios en fitoplancton y zooplancton han mostrado valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  mayores hacia áreas costeras más productivas que en áreas oceánicas/pelágicas, así como valores isotópicos mayores en áreas templadas en comparación con áreas de altas latitudes (Michener & Kaufman, 2007; Troina et al., 2020). En este sentido la existencia de los gradientes isotópicos latitudinales y asociados a la distancia a la costa ha permitido investigar preferencias de hábitats alimenticios en varias especies de mamíferos marinos (e.g. Artecona et al., 2019; Franco-Trecu et al., 2012; Newsome et al., 2009).

Los odontocetos presentan una dentición monofiodóntica y de crecimiento prolongado a lo largo de la vida del animal. Durante el crecimiento la dentina y el cemento se depositan en una serie de capas denominadas GLGs (Grupos de Capas de Crecimiento o *Growth Layer Groups*, Perrin & Myrick, 1980). Las GLGs son utilizadas para determinar la edad de los odontocetos, dado que el patrón de crecimiento de la dentina es anual y, consecuentemente, el número de GLGs en los dientes equivale aproximadamente al número de años del individuo en muchas de las especies estudiadas (Hohn, 1980). Las GLGs se observan como pares de bandas opacas y traslúcidas alternadas y que se repiten de manera cíclica en cortes histológicos (Evans et al., 2011; Hohn et al., 1980). Asimismo, los dientes representan una fuente de información importante para intentar caracterizar la dieta a lo largo de la vida de un individuo dado que es un tejido que no tiene tasa de recambio (Knoff et al., 2008; Walker & Macko, 1999). Una vez depositada la capa orgánica (colágeno) y la capa mineral (hidroxiapatita) de la dentina, estas no son re-metabolizadas y, consecuentemente, la

composición isotópica de las GLGs se conserva de manera permanente y cronológica en el diente (Knoff et al., 2008; Walker & Macko 1999). Los valores isotópicos en tejidos metabólicamente inertes en dientes reflejan la condición en que los mismos fueron sintetizados (Mendes et al., 2007; Newsome et al., 2009).

Este trabajo pretende caracterizar los patrones isotópicos en dentina de dientes de falsas orcas, como una primera aproximación al conocimiento sobre la variación ontogénica del comportamiento alimentario de *P. crassidens* en aguas uruguayas, dado que hasta el momento no existe información sobre los cambios dietarios individuales a lo largo de la vida en esta especie en el Uruguay.

## **Objetivos**

### *Objetivo general*

Investigar la variación ontogénica en aspectos tróficos de *P. crassidens* en Uruguay

### *Objetivos específicos:*

- 1. Determinar la edad de los individuos de *P. crassidens* a partir del conteo de los grupos de capas de crecimiento en dientes.
- 2. Describir perfiles isotópicos en dientes para cada espécimen y evaluar si existen diferencias entre las clases de edades definidas para los ecotipos oceánico y nerítico.
- 3. Describir y comparar los nichos isotópicos entre clases de edades en *P. crassidens* en los dos ecotipos encontrados en nuestra región.

### ***Área de estudio***

Los ejemplares del presente estudio provinieron de la zona costera uruguaya, desde Pajas Blancas, Montevideo hasta La Esmeralda, Rocha (Figura 1). La mayor parte de la zona costera se encuentra sobre el Río de la Plata y el resto sobre el Océano Atlántico Sudoccidental (Trimble et al., 2010). El estuario del Río de la Plata, tiene una longitud aproximada de 250 km y es una de las cuencas más importantes de América del Sur. Caracterizado por presentar descargas de agua dulce de sus principales tributarios los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay (Defeo et al., 2009), así como una conexión permanente de agua marina de la plataforma marítima, generando un sistema de fuertes gradientes turbidíticos y salinos (Trimble et al., 2010). La plataforma marítima uruguaya presenta una particular hidrografía; este sistema está dominado por la confluencia de dos corrientes marinas con propiedades termohalinas contrastantes (Framiñan & Brown, 1996; Ortega & Martinez, 2007). El sistema de Convergencia Subtropical Atlántica está conformado por la Corriente de Malvinas (Falklands) y la Corriente de Brasil, y es uno de los fenómenos oceanográficos más importantes del Océano Atlántico Sudoccidental. El encuentro se produce aproximadamente en los 38° S; donde la Corriente de Malvinas fluye hacia el norte sobre el talud continental transportando aguas frías subpolares, y confluye con la Corriente de Brasil que se mueve en dirección sur y que transporta aguas cálidas subtropicales (Schmid & Garzoli, 2009). Esta circulación de corrientes en la plataforma uruguaya es muy variable tanto a escala temporal como interanual, predominando aguas subantárticas durante el invierno austral y aguas tropicales durante el verano austral (Ortega & Martinez, 2007).

## Obtención de muestras y datos

### Colecciones biológicas

Las piezas dentarias analizadas provienen de 20 ejemplares varados entre los años 1999 y 2020 a lo largo de la franja costera uruguaya que comprende los departamentos de Montevideo, Canelones, Maldonado y Rocha (Figura 1). Estas piezas dentarias fueron obtenidas de cráneos conservados en diferentes colecciones nacionales: la colección de Mamíferos del Museo Nacional de Historia Natural, el Museo del Mar de Punta del Este, la colección de Zoología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias y un ejemplar que conserva un coleccionista privado. Los datos asociados que se relevaron para este estudio fueron la fecha de colecta, localidad, sexo, largo total estándar, nombre del colector y observaciones generales.



**Figura 1.** Mapa del área de colecta de ejemplares de *Pseudorca crassidens* en Uruguay. La franja coloreada en azul indica el rango de la zona costera donde ocurrieron los varamientos de los individuos analizados en este trabajo.

### *Registro de varamientos*

Para la recolección de datos y muestras *in situ*, se acudió al lugar donde ocurrieron los varamientos; en primer lugar se tomaron todas las medidas corporales posibles y se realizó el registro fotográfico (ANEXO). Se recopilaron datos de la localidad exacta donde ocurrió el varamiento (coordenadas geográficas), fecha, hora, sexo y estado de descomposición del animal. Adicionalmente se registró cualquier tipo de marca o laceración que pudieran presentar externamente, así como también la presencia de parásitos externos (ectoparásitos). Se contabilizó la cantidad de dientes presentes en la mandíbula inferior en sus lados izquierdo y derecho así como también ambos lados del maxilar. Se midieron y registraron distintas medidas corporales siguiendo el protocolo de Norris (1961). Posteriormente se colectó el cráneo, y se preparó para el proceso de maceración, limpieza e ingreso a la colección biológica del Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay.

### *Selección de dientes para la determinación de edad y análisis isotópicos*

Para el análisis de edad y caracterización isotópica se seleccionó un único diente de cada ejemplar, dando preferencia a aquellos ubicados en la zona media de la mandíbula inferior por ser de mayor tamaño y eligiendo el diente más recto y menos desgastado posible. En aquellos ejemplares, en los cuales los dientes de la mandíbula inferior se encontraban muy desgastados, se optó por seleccionar dientes de la mitad del maxilar superior que estuvieran en mejores condiciones, más rectos, y menos desgastados (Evans et al., 2011). Luego de extraídos, los dientes fueron lavados con agua y cepillados de forma tal de eliminar restos de componentes orgánicos que pudiera contener el ejemplar producto del proceso de maceración del esqueleto. Posteriormente se secaron a temperatura ambiente, se etiquetaron con el código correspondiente a cada ejemplar y se almacenaron en bolsas plásticas individuales.



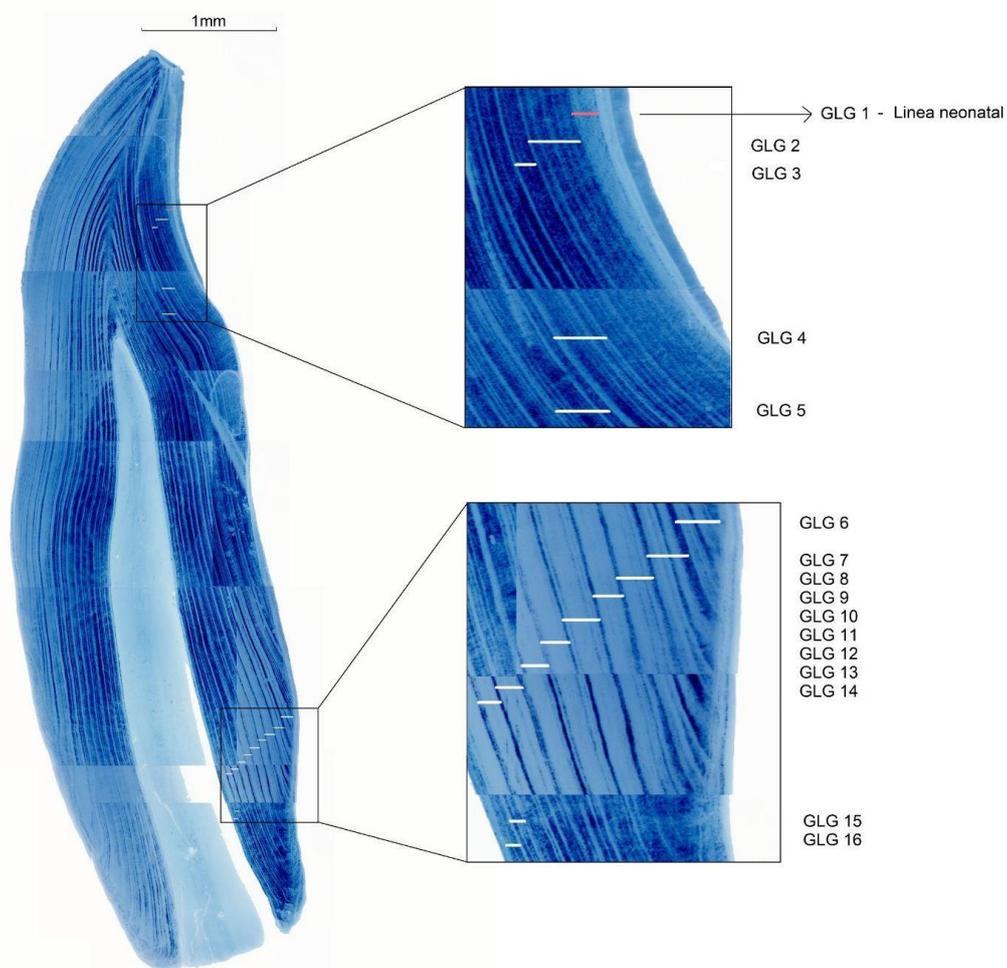
**Figura 2.** Cráneo de ejemplar de falsa orca (*Pseudorca crassidens*, MNHN 7218), en la izquierda se indica el sitio de extracción del diente; a la derecha el diente extraído.

### *Determinación de edad*

Para la determinación de la edad se realizó un corte en el eje lingual bucal longitudinal (Pierce & Kajimura, 1980) a cada pieza dentaria, mediante una sierra de baja velocidad con una hoja de diamante (Buehler IsoMet. Low Speed saw). De este modo, quedó el diente fraccionado en dos piezas simétricas, y solo una de ellas se utilizó tanto para la determinación de edad como para la extracción de colágeno de los GLGs de la dentina. Para eliminar las marcas que haya dejado la sierra, las mitades seleccionadas fueron lijadas con lijas de agua de distinta graduación.

La mitad seleccionada para la determinación de edad se grabó con ácido fórmico al 15% (Evans et al., 2011). Se colocó la mitad del diente con la superficie que fue cortada boca abajo sobre una placa de Petri y se cubrió con la solución de ácido fórmico durante 30 min. (Evans et al., 2011). Posteriormente se enjuagaron con agua destilada y se dejaron secar a temperatura ambiente, dado que el diente debe secarse por completo antes de que pueda revisarse ya que las GLGs no se distinguirán fácilmente hasta que estén (Evans et al., 2011).

Luego de terminado el grabado con ácido se tomaron fotografías con una lupa de alta resolución conectada a una cámara digital Nikon SMZ 745T. Posteriormente se editaron las fotografías y se obtuvo una imagen completa de cada mitad de pieza dentaria de los ejemplares (Figura 3). Para lograr la determinación de edad se procedió a identificar y contar las GLGs (Kasuya & Brownell, 1979) comenzando desde la línea neonatal (capa más gruesa) hacia la cavidad pulpar del diente (última GLG depositada), visualizando la imagen ampliada en un monitor, bajo lupa, procediendo con la marcación de cada GLGs en la imagen. Para cada individuo la edad fue determinada por cuatro lectores independientes y se llegó a consenso en la lectura.



**Figura 3.** Grupo de capas de crecimiento (GLGs) en la dentina de un individuo de *Pseudorca crassidens*, (MNHN 6940). En el cuadro superior derecho se indica en color rosa la línea neonatal y en blanco las posteriores GLGs, datando una edad de 16 años para este ejemplar.

### *Extracción de muestras para análisis de isótopos estables*

Para la extracción de colágeno se utilizó la misma mitad seleccionada del diente que para la determinación de edad. La muestra de dentina se tomó utilizando un mini taladro de 300 micras (Mini Torno Dremel 4000) realizando perforaciones con una profundidad inferior a 500 micras a lo largo de cada capa de crecimiento (Días, 2016; Figura 4). Para todos los ejemplares se extrajeron muestras de la 1º GLG (N = 20), abarcando la etapa lactante. En los ejemplares en los que la edad lo permitía se extrajeron muestras de la 6º GLG (N = 17), correspondiente a la etapa juvenil, la 15º GLG (N = 5) y la 21º GLG (N= 1), abarcando la etapa adulta, y por último, una muestra de la última GLG (N = 15).

Esta clasificación se basó en el trabajo realizado por Ferreira et al. (2013), donde se analizaron muestras de tejido proveniente de 211 individuos de *P. crassidens* de Japón y Sudáfrica y se determinó la madurez sexual en machos y hembras. En las hembras osciló entre los 8 y 10,5 años de edad en ambas poblaciones, donde al menos la mitad eran maduras a los 9 años; mientras que la madurez sexual de los machos de Japón fue de entre 10 y 18 años de edad. Por otro lado el trabajo realizado por Dias, 2016 con individuos de *P. crassidens*, determinó que el periodo de amamantamiento dura de 3 a 5 años de edad. De esta forma, los individuos lactantes en este estudio, están representados con valores isotópicos antes de la tercera GLG (Clark & Odell, 1999; Dias, 2016); los individuos juveniles, con aquellos valores isotópicos entre la tercera y octava GLGs, representando la etapa en que los individuos comienzan a alimentarse independientemente (Ferreira et al., 2013); y la clase adulta representada por valores  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  a partir de la octava hasta las últimas GLGs (Ferreira et al., 2013).

En los dos ejemplares más longevos, se extrajeron más muestras, muestreando cada dos GLGs a partir de la primera GLG, evitando la contaminación con las GLGs contiguas. También se extrajo una muestra general de cada ejemplar, realizando perforaciones en todo el ancho

del diente, abarcando todas las GLGs. Durante el proceso de extracción de muestras de cada capa se colectó aproximadamente 30 mg del polvo y se colocó en tubos Eppendorf. Entre cada una de las perforaciones y posterior a la colecta del material resultante, con un inflador eléctrico se eliminó todo resto de polvo, y se limpió la broca para reducir la contaminación entre el material de una capa y la siguiente. Posteriormente se utilizó una balanza de precisión para pesar 1 mg de dentina de cada submuestra de cada ejemplar y se colocó en cápsulas de estaño (Figura 4). Las cápsulas se enviaron al laboratorio UC Davis Stable Isotope Facility (Estados Unidos) para la medición de valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  por espectrometría isotópica de masas.

Las proporciones de isótopos estables de la muestra en relación a aquellas presentes en material con el estándar de isótopos se expresan como delta ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) en partes por mil (‰):

$$\delta = [R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}} - 1] \times 1000$$

Donde  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{estándar}}$  son las proporciones de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  o  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  en la muestra y el estándar respectivamente (DeNiro & Epstein, 1981).

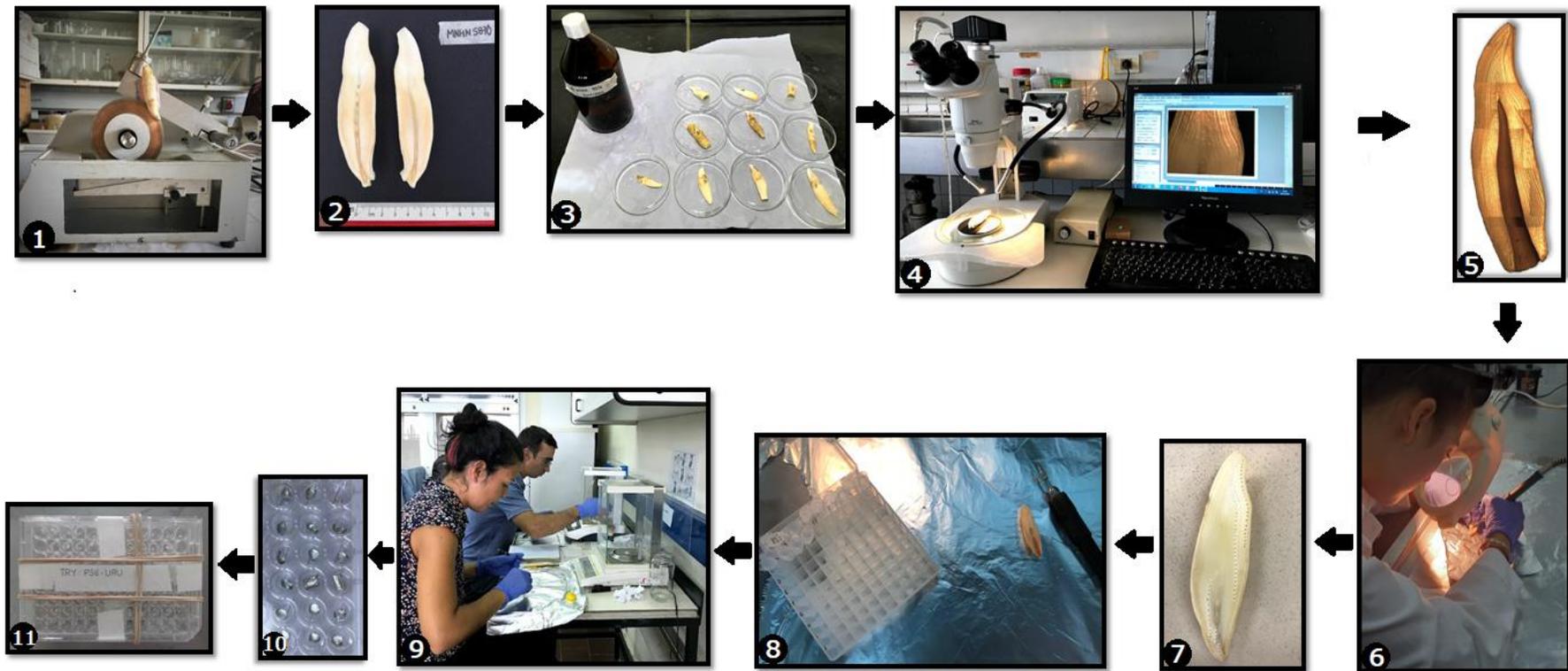
Teniendo en cuenta que las muestras dentarias colectadas abarcan un periodo de tiempo prolongado, fue necesario considerar los cambios  $\delta^{13}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  atmosférico por la quema de combustible fósil (Efecto Suess) que alternarían los valores encontrados en la muestra de ejemplares colectados a partir del año 1960. Se utilizó el factor de corrección de 0,022 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  por cada año transcurrido (Indermühle et al., 1999), tomando como referencia el año de colecta del individuo más reciente. Si bien no hubo diferencias significativas, entre los valores con y sin corrección, se utilizaron estos últimos ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$ ) para este análisis.

## **Análisis de datos**

Un análisis de agrupamiento (CLUSTER) fue utilizado para agrupar los individuos respecto a los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en ecotipos oceánico y nerítico y así verificar los patrones isotópicos a lo largo del desarrollo en *P. crassidens* en cada grupo por separado. El análisis agrupa los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los individuos en grupos de acuerdo al grado de similitud que tengan usando el algoritmo PAM (Partition around Medoids; Kaufman & Rousseeuw, 1990) y que minimicen la suma de las disimilitudes de todos los grupos. Para este análisis se utilizaron los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de todas las muestras. Se implementó el índice de promedio del ancho de silueta medio para determinar el número óptimo de agrupamientos (grupos  $k$ , Rousseeuw, 1987), que considera un buen ajuste cuando los valores de silueta medio son mayores a 0,7 y cercanos a 1, representando una estructura sólida; mientras que los valores entre 0,51 y 0,7 describen una estructura razonable a los grupos (Kaufman & Rousseeuw, 1990).

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía, y luego análisis de comparaciones pareadas a posteriori a través de prueba HSD Tukey, para determinar si existen diferencias en  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre las clases de edad, para cada ecotipo de la especie.

Para cada clase de edad se estimaron valores de amplitud de nicho trófico usando los datos de isótopos estables a través del cálculo de las áreas de elipses isotópicas. Para esto se utilizó el paquete de R SIBER (Jackson et al., 2011) estimando las áreas de elipses isotópicas corregidas para el pequeño número de muestras (SEAc). Se consideraron las áreas de nicho centrales con el 40% de los datos, permitiendo de esta manera la comparación entre los grupos. Estas métricas dan cuenta del grado de diversidad trófica (área total de las elipses en el biplot de isótopos de C y N), y la diversidad de fuentes basales (rango de  $\delta^{13}\text{C}$ ). Además, se calcularon los porcentajes de solapamiento entre las elipses de las clases de edades para ambos ecotipos, donde se utilizó el paquete de R nicheROVER (Swanson et. al., 2015).



**Figura 4.** Proceso de preparación de las piezas dentarias para la determinación de edad y extracción de muestras para análisis de isótopos estables en dientes de *Pseudorca crassidens*. 1) corte del diente con sierra Buehler IsoMet. Low Speed saw; 2) dos piezas simétricas de diente; 3) grabado con ácido fórmico al 15%; 4) Toma de fotografías con Nikon SMZ 745T; 5) fotografía ampliada; 6) extracción de muestra de dentina mediante mini taladro de 300 micras (Mini Torno Dremel 4000); 7) Puntos de extracción de la muestra; 8) colecta de material en tubos Eppendorf; 9) pesado en balanza de precisión 1 mg de colágeno de cada submuestra de cada ejemplar; 10) encapsulado de muestras en cápsulas de estaño; 11) muestras encapsuladas para ser enviadas al laboratorio de análisis de isótopos estables.

## RESULTADOS

### ***Estimación de edades y caracterización de individuos analizados***

Se analizaron 20 individuos (proporción de sexos: hembras= 4, machos= 4, indeterminado= 12). El rango de edad estimado entre los especímenes analizados fue de 2 a 23 años (Tabla 1). Se identificaron a los ejemplares según la edad estimada en tres clases; 2 individuos lactantes, 3 juveniles y 15 adultos. Entre las hembras se estimaron edades entre 9 y 21 años. En los machos se estimaron edades entre 9 y 23 años. El número de muestras de dentina obtenidas para cada ejemplar fue variable, pero en total se obtuvieron 86 muestras de GLGs de la dentina, que fueron clasificadas según la clase de edad para cada ecotipo.

**Tabla 1.** Datos de los individuos de *Pseudorca crassidens* recolectados en la franja costera uruguaya entre 1999 y 2020. Año de recolección (varamiento) de los ejemplares, sexo (Macho, Hembra y NA= Sin identificar), edad estimada final, número de muestras de dentina obtenidas por cada diente, clase de edad del individuo (lactante, juvenil y adulto) y localidad.

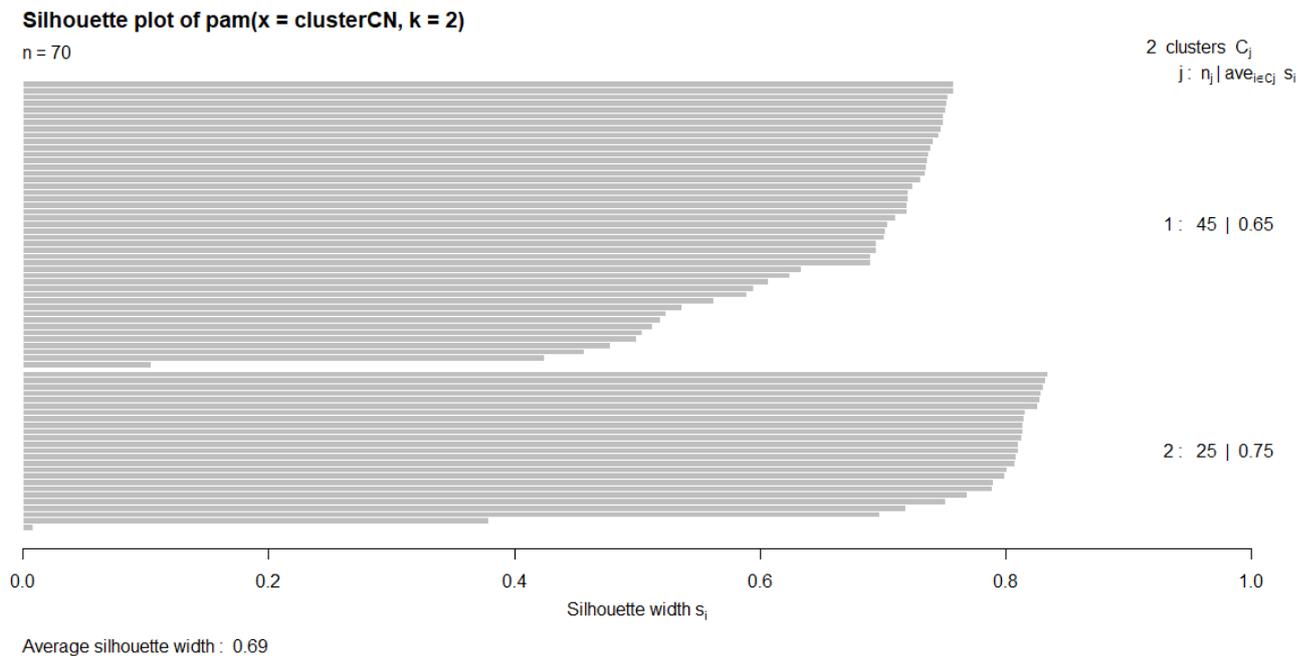
<b>Muestra</b>	<b>Año de recolecta</b>	<b>Sexo</b>	<b>Edad estimada</b>	<b>Nº de muestras</b>	<b>Clase de edad</b>	<b>Localidad</b>
MDM 71	1999	NA	14	4	Adulto	NA
MDM 79	1999	NA	6	2	Juvenil	Maldonado
MNHN 5870	1999	Hembra	12	5	Adulto	Jaureguiberry, Canelones
ZVCM 1813	1999	Macho	23	13	Adulto	Punta Colorada, Maldonado
MDM 9	1999	NA	4	1	Juvenil	Jaureguiberry, Canelones
MDM 19	1999	NA	2	1	Lactante	Canelones
MDM 17	1999	NA	16	3	Adulto	NA
MDM 18	1999	NA	23	5	Adulto	NA

ZVCM 2233	2001	NA	23	12	Adulto	Solyamar, Canelones
MDM 15	2003	NA	6	2	Juvenil	Maldonado
MNHN 6164	2007	NA	10	4	Adulto	Tío Tom, Maldonado
MNHN 6778	2008	Macho	9	4	Adulto	Villa Biarritz, Canelones
MNHN 6455	2008	Macho	16	4	Adulto	Santa Isabel, Rocha
MNHN 7218	2008	Macho	20	5	Adulto	Guazubirá Viejo, Canelones
MNHN 6940	2009	Hembra	16	4	Adulto	Santa Lucía del Este, Canelones
LP 2013	2013	NA	10	3	Adulto	La Paloma, Rocha
MNHN 8127	2014	Hembra	9	2	Adulto	San Luis, Canelones
MNHN 8260	2014	NA	15	4	Adulto	Pajas Blancas, Montevideo
MNHN 8210	2019	NA	18	4	Adulto	Costa Bonita, Rocha
PDD 2020	2020	Hembra	21	4	Adulto	La Esmeralda, Rocha

### ***Análisis de las variaciones isotópicas entre ecotipos***

El análisis de CLUSTER, dividió a las muestras en dos grupos con un ancho medio de silueta de 0,69 (Figura 5). En este análisis se tomaron como valor de la muestra el contenido de todas las GLGs (excepto las muestras GLGs generales). El primer grupo con 45 muestras y un ancho medio de silueta de 0,65 y un segundo grupo con 25 muestras y un ancho medio de silueta de 0,75. Cada una de las muestras pertenecientes a cada individuo se agruparon en uno solo grupo, de manera tal que ninguno de los individuos tuvo de muestras en ambos grupos. El grupo 1 al que se denominó nerítico, presentó rangos de valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  entre

-15,1‰ y -10,9‰ con un promedio de -12,3‰, y para  $\delta^{15}\text{N}$  un rango desde 15,9‰ hasta 20,1‰ con un promedio de 18,3‰ (Tabla 2). El grupo 2, llamado oceánico, presentó rangos de valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  entre -14,9‰ y -12,5‰ con un promedio entre -13,7‰ y para  $\delta^{15}\text{N}$  un rango de valores entre 12,8‰ y 15,5‰ y un promedio de 13,7‰ (Tabla 2). Los resultados de ANOVA, mostraron que los valores isotópicos en  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$ , para el ecotipo nerítico fueron significativamente mayores que los valores en el ecotipo oceánico ( $\delta^{15}\text{N}$  ANOVA,  $F_{1,84} = 671,7$ ,  $p < 0,05$ ;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  ANOVA,  $F_{1,84} = 55,4$ ,  $p < 0,05$ , Tabla 2). Por esta razón los dos clusters fueron considerados como grupos separados en los análisis siguientes incluyendo análisis de edades y nichos isotópicos.



**Figura 5.** Gráfico de silueta para el análisis de CLUSTER con 70 muestras (excluyendo las muestras generales de GLGs) de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  para *Pseudorca crassidens* en Uruguay.

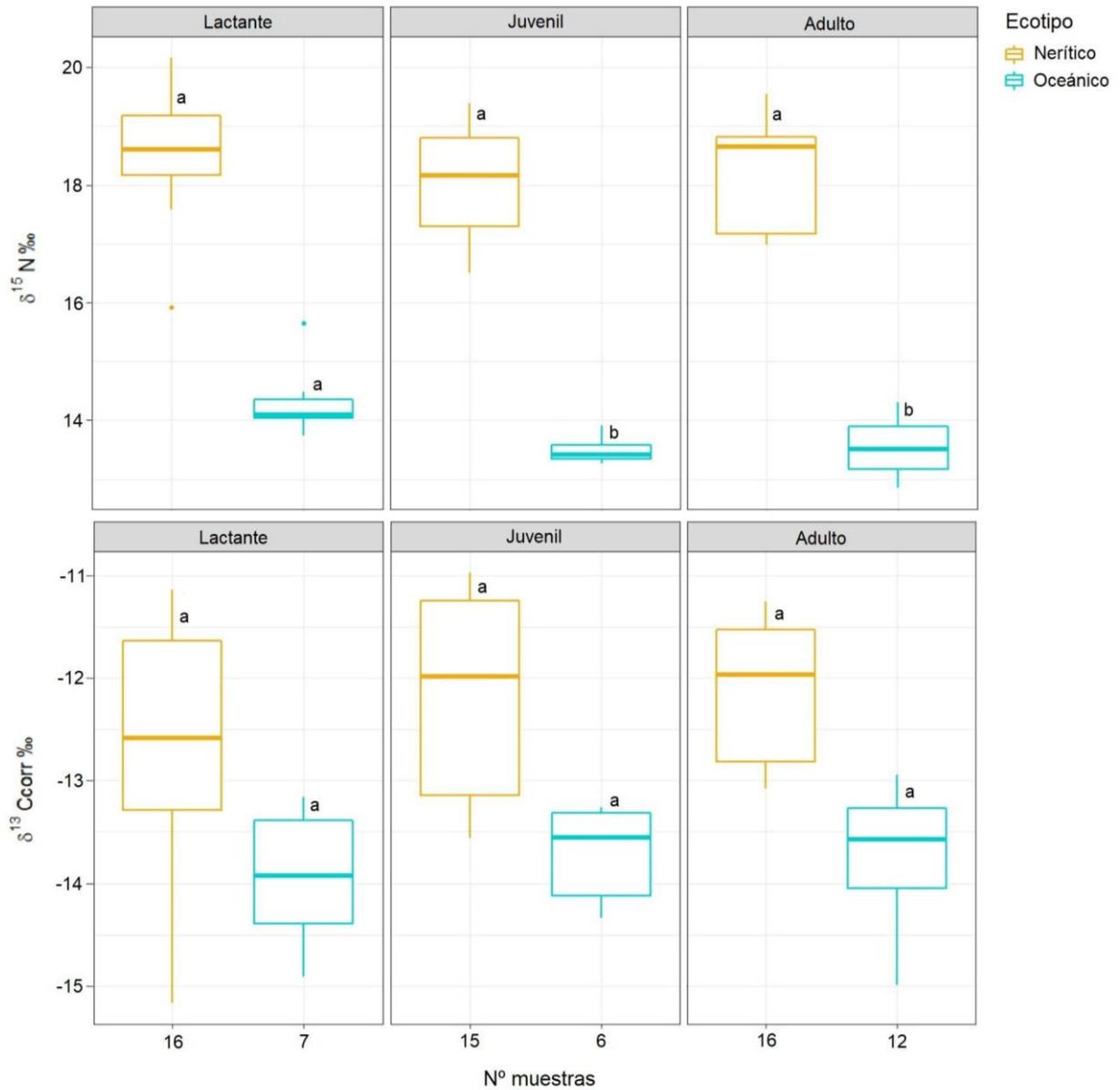
**Tabla 2.** Número de individuos, rango de edad y media de los valores isotópicos con desvío estándar (sd), para  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) y  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) en ecotipos nerítico y oceánico de *Pseudorca crassidens* en Uruguay.

<b>Ecotipo</b> <b>(año colecta)</b>	<b>Nº indiv.</b> <b>(rango edad)</b>	<b><math>\delta^{15}\text{N}</math>(‰)</b> <b>Media <math>\pm</math> sd</b> <b>(rango‰)</b>	<b><math>\delta^{13}\text{C}</math>corr(‰)</b> <b>Media <math>\pm</math> sd</b> <b>(rango‰)</b>
<b>NERÍTICO</b> <b>(1999 a 2020)</b>	14 (6 a 23)	18,3 $\pm$ 0,9 (15,9 y 20,1)	-12,3 $\pm$ 0,9 (-15,1 y -10,9)
<b>OCEÁNICO</b> <b>(1999)</b>	6 (2 a 23)	13,7 $\pm$ 0,5 (12,8 y 15,5)	-13,7 $\pm$ 0,6 (-14,9 y -12,5)

### **Variaciones ontogénicas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ corr**

Se encontraron diferencias significativas entre las clases de edades en los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  para el ecotipo oceánico pero no para el ecotipo nerítico (ANOVA oceánico:  $F_{2,22} = 6,7$ ;  $p < 0,05$ ; ANOVA nerítico:  $F_{2,44} = 1,2$ ;  $p = 0,31$ ; Figura 6). Los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  en ambos ecotipos disminuyeron desde la etapa lactante (rango  $\delta^{15}\text{N}$  nerítico: 20,1 a 15,9‰; rango  $\delta^{15}\text{N}$  oceánico: 15,6 a 14,0‰, Figura 6); hacia la etapa juvenil (rango  $\delta^{15}\text{N}$  nerítico: 19,3 a 13,2 ‰; rango  $\delta^{15}\text{N}$  oceánico: 13,9 a 13,2‰) y luego aumentaron mínimamente en la etapa adulta (rango  $\delta^{15}\text{N}$  nerítico: 19,5 a 16,9‰; rango  $\delta^{15}\text{N}$  oceánico: 14,3 hasta 13,0‰; Figura 6).

En cuanto a los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ corr en cada ecotipo, se observó un aumento desde la etapa lactante hacia la etapa juvenil y luego los valores isotópicos disminuyeron para el grupo nerítico y se mantuvieron estables para el grupo oceánico. Pero no se encontraron diferencias significativas entre las clases de edades para ambos ecotipos (ANOVA oceánico:  $F_{2,22} = 0,40$ ;  $p = 0,67$ ; ANOVA nerítico:  $F_{2,44} = 0,60$ ;  $p = 0,55$ , Figura 6).



**Figura 6.** Boxplot de valores de  $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$  (superior) y  $\delta^{13}\text{Ccorr}\text{‰}$  (inferior) para individuos adultos, juveniles y lactantes de *Pseudorca crassidens* para los ecotipos nerítico (amarillo) y oceánico (azul) en Uruguay. Los números en el eje de las abscisas indican el número de muestras. La línea media dentro de cada boxplot, representa la mediana de los valores (50%), por debajo de esa línea se encuentra el cuartil inferior representado por el 25% de los datos, y por encima de esa línea el cuartil superior con el 75% de los datos. El extremo de cada línea vertical de cada boxplot representa los valores máximos y mínimos. Aquellos valores atípicos están representados por un punto que se aleja del diagrama boxplot con letras diferentes (a, b) son estadísticamente diferentes (ANOVA,  $P < 0,05$ ).

### ***Variación isotópica entre sexos***

Para este análisis de comparación de los valores isotópicos entre sexos solo se tomó en cuenta el ecotipo nerítico (hembras= 3, machos= 3), dado que el ecotipo oceánico presentó únicamente dos individuos con sexo identificado (hembra= 1, macho= 1). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para el ecotipo nerítico en machos fueron significativamente mayores (rango de 15,9 hasta 20,1‰) que los valores en hembras con un rango de 16,9 a 18,7‰ (ANOVA,  $F_{2,55} = 5,23$ ,  $P = 0,008$ ). Para los juveniles, los valores isotópicos disminuyeron (excepto en MNHN 6455, que aumentaron) tanto para machos como para hembras. Para los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  en el ecotipo nerítico no hubo diferencias significativas entre sexos (ANOVA,  $F_{2,55} = 0,65$ ,  $P = 0,52$ ). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  para machos tuvieron un rango de -13,1 a -11,1‰ mientras que para las hembras fue de -13,3 hasta -11,1‰.

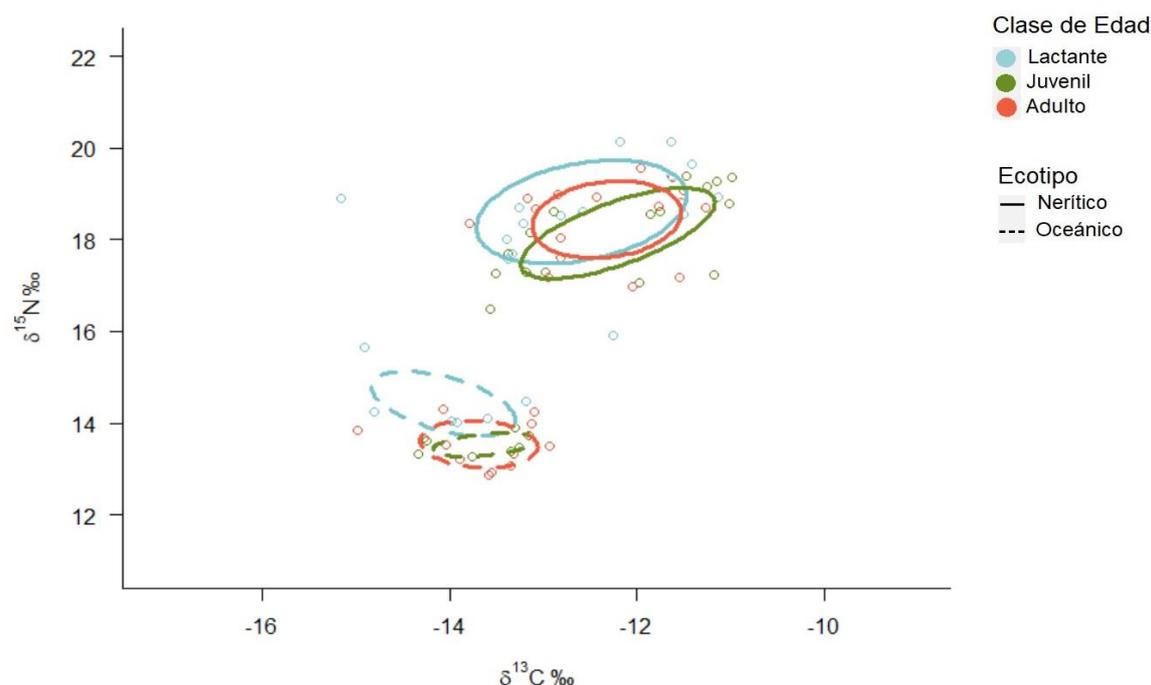
Para el ecotipo oceánico sólo se obtuvo un individuo hembra (MNHN 5870) y otro individuo macho (ZVCM 1813). Ambos se comportaron de manera similar isotópicamente con los mayores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  hacia la etapa lactante (GLG 1) 14,4 ‰ la hembra y 14,1‰ el macho.

### ***Variaciones ontogénicas de los nichos isotópicos***

Los nichos isotópicos para el ecotipo oceánico y nerítico considerando todas las clases de edad ocuparon distintos espacios isotópicos en el biplot, sin solapamiento entre ellos (Figura 7). Asimismo, el ecotipo nerítico ocupó un área de nicho isotópico más amplia que el ecotipo oceánico. Dentro de cada ecotipo se observaron diferentes tamaños de elipses isotópicas y grados de solapamiento entre las clases de edad. La clase lactante fue la que presentó mayores rangos de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}\text{‰}$  y  $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ , y área de nicho isotópico más amplio que para juveniles y adultos, tanto para el ecotipo nerítico ( $\text{SEAc} = 3,7 \text{‰}^2$ ) como para el ecotipo oceánico ( $\text{SEAc} = 1,4 \text{‰}^2$ ). En el ecotipo nerítico, los juveniles presentaron un área de nicho

isotópico mayor que los adultos ( $SEAc = 2,3 \text{ ‰}^2$  y  $SEAc = 2,0 \text{ ‰}^2$ , respectivamente); mientras que en el ecotipo oceánico los juveniles presentaron un área de la elipse menor que los adultos ( $SEAc = 0,4 \text{ ‰}^2$  y  $SEAc = 0,9 \text{ ‰}^2$ , respectivamente; Figura 7; Tabla 3).

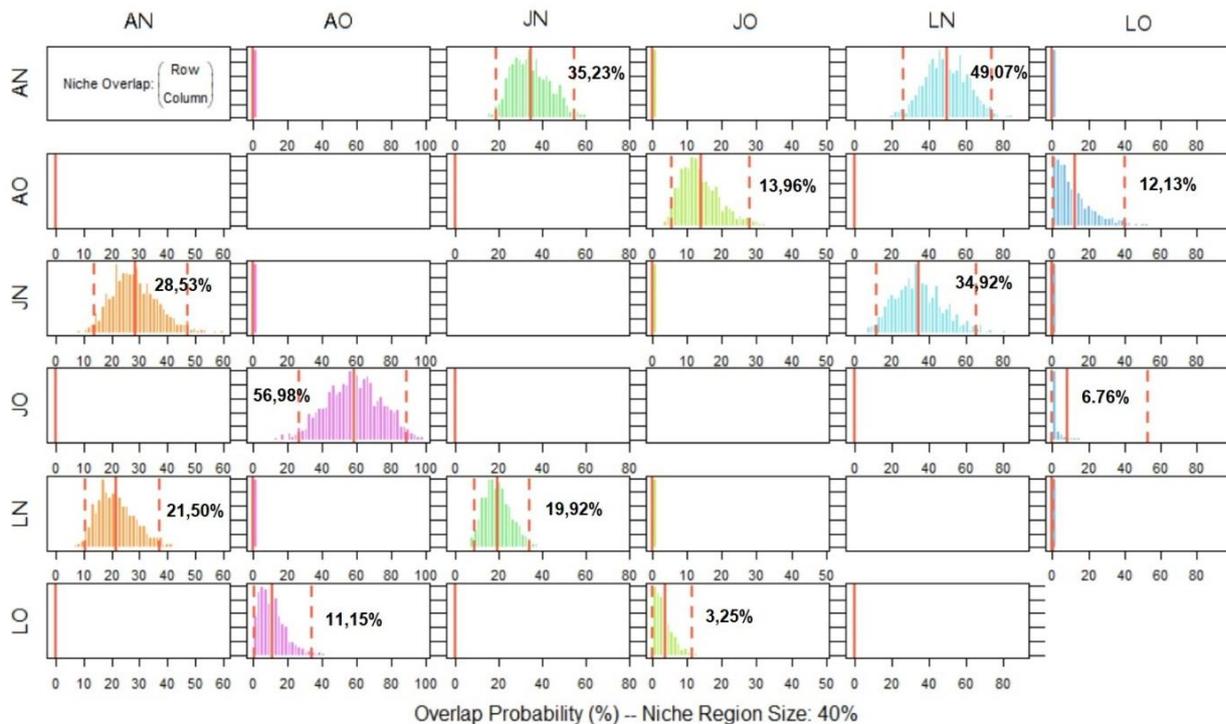
En el grupo nerítico se encontró un mayor grado de superposición entre clases de edades que en el grupo oceánico (Figura 8). Los adultos del ecotipo nerítico, mostraron una probabilidad intermedia de superponerse al nicho trófico de los lactantes neríticos (49,07%) y con una probabilidad aún menor de solaparse en el nicho trófico con juveniles neríticos (35,23%). En el grupo de individuos oceánico, los adultos presentaron una baja probabilidad de superposición con el nicho trófico isotópico de los lactantes oceánicos (12,13%) y juveniles oceánicos (13,96%). Los juveniles del ecotipo oceánico presentaron una probabilidad de superposición del nicho isotópico de los adultos oceánicos del 56,98%, mientras que en los lactantes oceánicos fue mucho menor 6,76% (Figura 8).



**Figura 7.** Área del nicho trófico isotópico (calculado en base a las elipses estándar con el paquete de R SIBER) para *Pseudorca crassidens* en Uruguay, incluyendo el 40% de los datos ( $\text{‰}^2$ ). Para ambos ecotipos, nerítico (líneas enteras) y oceánico (líneas punteadas). En las tres clases de edad: lactante (azul), juvenil (verde) y adulto (naranja).

**Tabla 3.** Área de las elipses isotópicas ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}\text{‰}$  y  $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$  en dentina,  $\text{‰}^2$ ) para *Pseudorca crassidens* para tres clases de edades: lactante, juveniles y adultos de ecotipos nerítico y oceánico en Uruguay. Valores de área total (TA), área de elipse estándar (SEA) y área de la elipse corregida (SEAc) para el 40% de los datos.

	<b>NERÍTICO</b>			<b>OCEÁNICO</b>		
	<b>Lactante</b>	<b>Juvenil</b>	<b>Adulto</b>	<b>Lactante</b>	<b>Juvenil</b>	<b>Adultos</b>
<b>TA (<math>\text{‰}^2</math>)</b>	8.8	4.6	4.2	1.4	0.4	1.7
<b>SEA (<math>\text{‰}^2</math>)</b>	3.4	2.1	1.8	1.1	0.3	0.9
<b>SEAc (<math>\text{‰}^2</math>)</b>	3.7	2.3	2	1.4	0.4	0.9



**Figura 8.** Distribución probabilística de la superposición del nicho (%) entre clases de edades: adulto (A), juvenil (J) y lactante (L), en *Pseudorca crassidens* para los ecotipos nerítico (N) y oceánico (O) en Uruguay. Para una región de nicho isotópico de 40% (probabilidad de que las áreas que se muestran en filas se superpongan con las que se muestran en columnas). Las medias y los intervalos creíbles de 40% se muestran en color rojo.

Los análisis isotópicos en capas de dentina realizados en este trabajo en individuos de *P. crassidens* permitieron generar un registro ontogénico por primera vez en cetáceos que ocurren en Uruguay. Este trabajo permitió reafirmar, por un lado, la existencia de dos grupos de *P. crassidens* isotópicamente diferenciables (Valdivia, 2021), sugiriendo un uso de hábitat diferencial y/o una dieta compuesta por diferentes especies. Además, este trabajo investigó aspectos de variación trófica a lo largo de la ontogenia, mostrando una escasa variación en nichos tróficos isotópicos entre las clases de edad en ambos ecotipos sugiriendo que el uso de hábitat desde el punto de vista trófico permanece relativamente constante en el tiempo de vida de los animales.

Los valores isotópicos que se registraron en este estudio coinciden con los rangos ya reportados para la especie en Brasil, Argentina y Uruguay (Dias, 2016; Riccialdelli, 2011; Valdivia, 2021), permitiéndonos realizar robustas descripciones y conclusiones ecológicas. Además, la metodología empleada en este trabajo valida un procedimiento general para el análisis isotópico en muestras de dentina que hasta el momento no se había realizado en Uruguay, el cual incluyó la determinación de edad y luego la extracción de material de dentina por perforaciones sin generar alteraciones en las señales isotópicas. De esta forma, el estudio de dientes en individuos ofrece una herramienta válida y confiable para el estudio de las variaciones en el uso de hábitat a nivel individual por medio del análisis de isótopos estables.

## **Variaciones isotópicas intra-específicas: áreas de alimentación y comportamiento alimenticio**

El análisis de agrupamiento en base a los valores isotópicos logró diferenciar dos grupos ecológicos de *P. crassidens* que habitan aguas uruguayas: un grupo oceánico y un grupo nerítico, con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  mayores en el ecotipo nerítico respecto al oceánico. Estos valores isotópicos son el reflejo de los productores primarios dominantes en cada zona con valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  que aumentan hacia zonas productivas costeras (Michener & Kaufman 2007; Newsome et al., 2009). Estos resultados son consistentes con lo realizado por Valdivia (2021), donde se analizó colágeno en hueso en 17 de los 20 individuos de *P. crassidens* utilizados en este trabajo, mostrando un ecotipo oceánico y otro nerítico, con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  mayores en el ecotipo nerítico, verificando que estos patrones se mantienen a lo largo de la vida del animal. Asimismo, la presencia de dos poblaciones incluyendo una población costera y otra población pelágica ha sido reportada por otros trabajos en otras especies de odontocetos (Bigg, 1982; Hayano et al., 2004; Kasuya et al., 1988). El término ecotipo es entendido como la existencia de variaciones en una especie en función del ambiente, estas variaciones pueden ser morfológicas, fisiológicas y comportamentales y se reflejan en diferencias genéticas (Turesson, 1922). Características únicas que hayan en un sitio, incluyendo la productividad primaria y corrientes oceánicas son factores que podrían favorecer la separación de grupos en una población (Martien et al., 2014; 2019). Asimismo, la fidelidad de sitio y la migración limitada, podrían restringir el flujo de haplotipos entre las poblaciones, tal como ha sido reportado para la especie *P. crassidens* en islas de Hawái (Martien et al., 2019).

Los análisis de las elipses isotópicas revelaron que el grupo nerítico presentó un área de nicho isotópico mayor que el ecotipo oceánico. Esta evidencia isotópica sugiere que cada

ecotipo está alimentándose en diferentes hábitats y/o de presas diferenciadas isotópicamente. Estudios anteriores realizados por Pinedo y Rosas (1989), analizaron contenido estomacal en *P. crassidens* y registraron como ítems presas a la corvina blanca (*M. furnieri*) y la corvina negra (*P. cromis*). Por otro lado, Passadore et al., (2015) registraron la depredación por parte de *P. crassidens* sobre la captura de pesca de altura en buques que operan en aguas uruguayas, dentro de las especies objetivo de esta pesca se encuentran el pez espada (*Xiphias gladius*) y atunes (*Thunnus obesus*, *T. albacares*, *T. alalunga*). Además, Baird et. al (2008b) registraron 17 eventos de depredación de *P. crassidens* hacia la dorada (*Coryphaena hippurus*), en islas de Hawaii, especie de pez marino presente en Uruguay. Asimismo, Andrade et al., (2001) y Koen Alonso et al. (1999), identificaron como ítems presas de *P. crassidens* varias especies de calamares (*M. hyadesi*, *I. argentinus*, *O. bartramii*, *Todarodes filippova*, *Moroteuthis ingens*), y en menor medida merluza de cola (*Macruronus magellanicus*). Los trabajos anteriormente mencionados que utilizan como metodología análisis de contenido estomacal y observaciones directas son consistente con nuestros resultados sugiriendo que *P. crassidens* es una especie depredadora que ocupa diferentes hábitats y depreda sobre diferentes niveles tróficos. Por un lado, los individuos que posiblemente pertenezcan al ecotipo nerítico presentan un nicho isotópico amplio, presentan una alimentación generalista y oportunista con una dieta ictiófaga; y por otro lado el ecotipo oceánico con una dieta de hábitos oceánicos teutófaga y especialista, con nicho trófico isotópico más acotado que el grupo nerítico.

### **Variaciones isotópicas ontogénicas**

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  revelaron una tendencia de valores altos hacia la etapa lactante de *P. crassidens* que luego disminuye significativamente en juveniles. Este patrón es congruente

con trabajos anteriores realizados en otros cetáceos incluyendo *Orcinus orca* (Newsome et al., 2009), *Delphinapterus leucas* (Matthews & Ferguson, 2015) *Grampus griseus* (Evancitas et al., 2017), *T. t. gephyreus* y *T. t. truncatus* (Pereira et al., 2020). La etapa lactante en *P. crassidens* corresponde a los primeros 3 años de vida (Dias, 2016), donde los individuos son amamantados por su madre resultando en un enriquecimiento de  $^{15}\text{N}$  (i.e altos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ ) que se asocia a contenidos de proteínas y lípidos de la leche; lo que sugiere que el lactante se alimentaría de un “nivel trófico más alto” que su madre (Newsome et al., 2009). Los valores más bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  aparecen en la etapa juvenil, lo que se podría explicar debido a que durante esta etapa aparece un cambio nutricional significativo hacia una dieta basada en la ingesta de presas y el destete gradual (Dias 2016; Newsome et al., 2009). Estos resultados de variaciones de  $\delta^{15}\text{N}$  en dentina en *P. crassidens* coinciden con los encontrados por Dias (2016), donde se identificó el destete en un periodo de 3 a 5 años y una disminución isotópica desde la etapa de lactante hacia la etapa juvenil, sugiriendo una dependencia en la leche materna mínima y un suplemento de presas sólidas para las costas del sur de Brasil. A pesar de no detectarse diferencias significativas en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para el ecotipo nerítico, los valores isotópicos en lactantes fueron mayores que en los juveniles. Sin embargo, el ejemplar MNHN 6455 presentó valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en la etapa lactante más bajos (15,9‰) en relación a la clase juvenil (17,2‰) y a la clase adulta (17,1‰). Esto podría deberse a que su madre podría haber pasado por estrés durante el amamantamiento, lo que condujo a una disminución en la producción de leche o incluso la interrupción de la lactancia (Curry, 1999), lo que se vio reflejado en los valores bajos de  $\delta^{15}\text{N}$ . Asimismo, la falta de cambios ontogénicos en la posición trófica entre la etapa juvenil y adulta sustenta la idea de que esta especie ocupa un lugar estable en la estructura trófica del sistema.

En relación a los valores isotópicos de carbono, en este trabajo se observaron valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$  en dentina estables entre las diferentes edades (lactantes, juveniles y adultos) para ambos ecotipos. Esto sugiere que existe algún grado de fidelidad al sitio de alimentación.

Estudios anteriores utilizando distintas metodologías como marcaje satelital, estudios genéticos y fotoidentificación han podido documentar fidelidad de sitio en individuos de *P. crassidens* en Hawaii, Costa Rica y Nueva Zelanda (Baird et al., 2008b; 2010; Chivers et al., 2007; Sánchez-Robledo et al., 2020; Zaeschmar et al., 2013). Es sabido que *P. crassidens* es una especie altamente sociable (Baird, 2018); la tendencia a sufrir varamientos masivos y la caza cooperativa entre los individuos, son indicativos de los fuertes lazos sociales (Baird et al., 2008a).

Los resultados obtenidos de la comparación de los valores isotópicos entre sexos, no reveló diferencias significativas en el ecotipo nerítico para  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}$ . En cuanto a las diferencias significativas que se revelaron en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre sexos podrían explicarse por el valor notoriamente mayor de  $\delta^{15}\text{N}$  de un ejemplar macho en comparación con el resto. Estudios anteriores analizaron variaciones isotópicas en muestras óseas de *P. crassidens* y no encontraron diferencias significativas entre machos y hembras adultos de esta especie en la costa austral de Argentina (Ricciardelli & Goodall, 2015), y el Estrecho de Magallanes en Chile (Haro et al., 2018), sugiriendo roles tróficos similares. En el presente estudio, debido a un reducido número de individuos sexados y por lo tanto muestras tomadas, consideramos que estudios futuros deberían abarcar un mayor número de individuos sexados, con el fin de realizar una comparación más íntegra.

En cuanto a las variaciones ontogénicas de los nichos tróficos y solapamientos, en ambos ecotipos, la clase lactante presentó áreas de nicho más amplias en comparación con juveniles y adultos. Esta amplitud de nicho trófico en lactantes podría explicarse por una mayor variabilidad en la dieta de la madre. Durante el período de cría, la capacidad de buceo de la madre se ve limitada al no poder sumergirse en busca de presas específicas, dado que se encuentra acompañada de su cría (Noren et al., 2002, Ricciardelli & Goodall, 2015), por lo que la madre podría desarrollar una estrategia más oportunista. Asimismo, los juveniles del

ecotipo nerítico presentaron un área de nicho isotópico mayor que los adultos. La capacidad de buceo de los juveniles recién destetados podría influir en el comportamiento alimentario (Noren et al., 2002), lo cual podría explicar el aumento de su espacio isotópico con mayores niveles de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}\text{‰}$  respecto a los adultos.

El mayor grado de solapamiento de los nichos tróficos se dio entre juveniles y adultos tanto en el ecotipo nerítico como en el oceánico. Esto podría sugerir que tanto juveniles como adultos comparten el mismo hábitat y/o presas consumidas en cada uno de los ecotipos. Este comportamiento podría explicarse por una cierta permanencia en la zona de alimentación y una asociación madre-cría prolongada en el tiempo, lo que favorece el aprendizaje de las tácticas de alimentación de la cría (Pereira et al., 2020). Para *P. crassidens* el intercambio de alimento entre individuos ha sido observado en varias ocasiones (Baird et al., 2008b), este comportamiento es necesario para que los juveniles aprendan estrategias de caza que les asegure la supervivencia y el éxito reproductivo futuro.

## CONCLUSIONES

---

Los resultados de este trabajo permitieron mostrar por primera vez un procedimiento de análisis isotópico a nivel ontogénico en dientes de cetáceos en Uruguay. En este sentido, este trabajo permitió brindar nuevos conocimientos para una especie poco estudiada, *Pseudorca crassidens*.

- Los resultados de este trabajo confirmaron la ocurrencia de dos ecotipos de *P. crassidens* para la costa uruguaya, isotópicamente distinguibles y que reflejan la variación espacial de sus presas entre los tipos de hábitat: el ecotipo nerítico, caracterizado por valores altos  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{Ccorr}\%$  y el ecotipo oceánico con valores isotópicos menores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{Ccorr}\%$ .
- El ecotipo nerítico se caracterizó por una mayor amplitud de nicho trófico isotópico, y podría explicarse con una dieta probablemente ictiófaga, más generalista que consume un mayor rango de especies presas. En cambio el ecotipo oceánico con una menor amplitud de nicho trófico isotópico, podría explicarse por una dieta más especialista y posiblemente teutófaga, alimentándose de un bajo número de especies presas.
- Se identificaron variaciones isotópicas ontogénicas. Los valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  disminuyen desde la etapa lactante hacia la etapa juvenil, detectando el efecto de la lactancia en los valores isotópicos de la dentina; mientras que permanecen estables entre la etapa juvenil y adulta.

- Se sugiere una alta fidelidad de sitio de alimentación para los individuos de *P. crassidens*, en aguas uruguayas, reflejado en los valores estables de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{corr}}\text{‰}$  entre las clases de edad.
- Los resultados de este trabajo confirman que los análisis de isótopos estables en dientes pueden ser usados de forma confiable para identificar áreas de alimentación y comportamiento alimentario en cetáceos.

## PERSPECTIVAS

---

La realización de este trabajo de Tesis abre nuevas interrogantes sobre aspectos de ecología trófica en *P. crassidens* y sobre su estructura poblacional. Estudios futuros deberían profundizar con más detalle variaciones entre sexos en términos tróficos, lo cual no fue abordado en esta Tesis. Asimismo, análisis isotópicos en las presas que depreda *P. crassidens* permitirán responder interrogantes sobre ítems dietarios y su importancia relativa complementando de esta manera los resultados de este trabajo. Por otro lado, estudios futuros que consideren individuos con una escala temporal mayor, principalmente en el ecotipo oceánico consolidarían nuestros resultados, evaluando cambios en la ecología trófica de esta especie incluyendo hábitat y niveles tróficos.

## BIBLOGRAFÍA

---

- 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 Biología*, 61, pp: 55-61.
- 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), pp: 136-144.
- Baird, R. W., Gorgone, A. M., McSweeney, D. J., Webster, D. L., Salden, D. R., Deakos, M. H., Ligon, A. D., Barlow J., & Mahaffy, S. D. (2008a). False killer whales (*Pseudorca crassidens*) around the main Hawaiian Islands: Long- term site fidelity, inter- island movements, and association patterns. *Marine Mammal Science*, 24(3), pp: 591-612
- Baird, R. W., Schorr, G. S., Webster, D. L., McSweeney, D. J., Hanson, M. B., & Andrews, R. D. (2008b). Movements of satellite-tagged false killer whales around the main Hawaiian Islands. Pacific Scientific Review Group, pp: 1-15.
- 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, pp: 107-121.
- Baird, R. W. (2018). False Killer Whale, *Pseudorca crassidens*. Encyclopedia of Marine Mammals, Third Edition, pp: 347- 348.
- 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), pp: 1007-1012.
- Bergamino, L., Schuerch, M., Tudurí, A., Carretero, S., & García-Rodríguez, F. (2017). Linking patterns of freshwater discharge and sources of organic matter within the Río de la Plata estuary and adjacent marshes. *Marine and Freshwater Research*, 68(9), pp: 1704-1715.
- Bigg, M. (1982). An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Report of the International Whaling Commission*, 32(65), pp: 655-666.

- 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), pp: 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), pp: 70-77.
- Bowen W. D. (1997). Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*. Vol 158, pp: 267-274.
- Boyd I. L., Wanless S., & Camphuysen C. J. (2006). Cap 1: Introduction. Top predator in marine ecosystem: their role in monitoring and management. 12, pp: 1- 10
- Chivers, S. J., Baird, R. W., Martien, K. M., Taylor, B. L., Archer, E., Gorgone, A. M., Hancock, B. L., Hedrick, N. M., Matilla, D., McSweeney, D. J., Oleson, E. M., Palmer, C. L., Pease, V., Robertson, K. M., Robbins, Salinas, J. C., Schorr, G. S., Schultz, M., Thieleking, J. L., & Webste, D. L. (2010). Evidence of genetic differentiation for Hawaii insular false killer whales (*Pseudorca crassidens*). *CASCADIA RESEARCH COLLECTIVE OLYMPIA WA*, pp: 1-44.
- Clark, T. S., & Odell, D. K. (1999). Nursing behavior in captive false killer whales (*Pseudorca crassidens*). *Aquatic Mammals*, 25.3, pp: 183-191.
- 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), pp:212-219.
- Crawford, K., Mcdonald, R. A., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*. 38(1), pp: 87-107.
- Curry, B. E. (1999). Stress in mammals: the potential influence of fishery-induced stress on dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. NOAA-TM-N M FS-SWFSC-260
- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Álava, A., Gómez, J., Martínez, C., Lazoya, J. P., & Celentano, E. (2009). Hacia un manejo ecosistémico de pesquerías. Áreas marinas protegidas en Uruguay. Cap 2: Caracterización ecológica y socioeconómica de la zona costera. Facultad de Ciencias-DINARA, Montevideo.

- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotope in animals. *Geochimica and Cosmochimica* 45. pp: 341-351.
- Dias, L. (2016). Variação Ontogenética na Ecologia Trófica e uso de Habitat da Falsa- Orca *Pseudorca crassidens*, no Atlântico Sul Ocidental. Teses de grado, Oceanólogo. Universidade Federal do Rio Grande, Brasil.
- Dougnac, C., Pino, N., Verardi, G., & Silva, G. (2017). Ficha de antecedentes de la especie *Pseudorca crassidens*. 13º Proceso de Clasificación de Especies (2016 - 2017). Recuperado de: [https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2019/10/Pseudorca\\_crassidens\\_FIN\\_13RCE.pdf](https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2019/10/Pseudorca_crassidens_FIN_13RCE.pdf)
- Evans, K., Kemper, E., McKenzie, J., & McIntosh, R. (2011). Age Determination of marine mammals using tooth structure. Marine Mammal Ageing Facility South Australian Museum, South Australia.
- Evacitas, F. C., Kao, W. Y., Worthy, G. A., & Chou, L. S. (2017). Annual variability in dentin  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  reveal sex differences in weaning age and feeding habits in Risso's dolphins (*Grampus griseus*). *Marine Mammal Science*, 33(3), pp: 748-770.
- Ferreira, I. M., Kasuya, T., Marsh, H., & Best, P. B. (2013). False killer whales (*Pseudorca crassidens*) from Japan and South Africa: Differences in growth and reproduction. *Marine Mammals Science* 30(1), pp: 64-84
- 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), pp: 514-521.
- Framiñan, M. B., & Brown, O. B. (1996). Study of the Río de la Plata turbidity front, Part 1: spatial and temporal distribution. *Continental Shelf Research*, 16(10), pp: 1259–1282.
- Fry, B. (2006). Stable isotope ecology 521. Springer, New York.
- González E. M. & Martínez-Lanfranco, J. A. (2012). Mamíferos del Uruguay: Guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre & MNHN. Montevideo, pp: 244-245.

- Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M., & Amano, M. (2004). Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoological Science*, 21(9), pp: 989-999.
- Hohn, A. A. (1980). Age determination and age related factors in the teeth of western North Atlantic bottlenose dolphins. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 32, pp: 39-66.
- Haro, D., Riccialdelli, L., Blank, O., Matus, R., & Sabat, P. (2019). Estimating the isotopic niche of males and females of false killer whales (*Pseudorca crassidens*) from Magellan Strait, Chile. *Marine Mammal Science*, 35(3), pp: 1070-1082.
- Indermühle, A., Stocker, T. F., Joos, F., Fischer, H., Smith, H. J., Wahlen, M., Deck, B., Mastroianni, D., Tschumi, J., Blunier, T., Meyer, R., & Stauffer, B. (1999). Holocene carbon-cycle dynamics based on CO<sub>2</sub> trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Macmillan Magazines Ltd NATURE*, 398, pp: 121-126
- Iverson, S. J., Field, C., Bowen, W. D., & Blanchard, W. (2004). Quantitative fatty acid signature analysis: a new method of estimating predator diets. *Ecological Monographs* 72, pp: 211-235
- Jackson, A. L., Inger, A., Parnell, C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER- Stable Isotope Bayesian Ellipses. *Journal of Animal Ecology* 80, pp: 595-602
- Kasuya, T. & Brownell, L. R. JR. (1979). Age determination, reproduction, and growth of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 31, pp: 45-67
- Kasuya, T., Miyashita, T., & Kasamatsu, F. (1988). Segregation of two forms of short-finned pilot whales off the Pacific coast of Japan. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 39, pp: 77-90.
- Kaufman, L., & Rousseeuw, P. J. (1990). Finding Groups in Data: An Introduction To Cluster Analysis. Cap 2: Partitioning Around Medoids (Program PAM). John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, pp: 88.
- Knoff, A., Hohn, A., & Macko, S. (2008). Ontogenetic diet changes in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) reflected through stable isotopes. *Marine Mammals Science*, 24(1), pp: 128-137.

- Koen Alonso, M., Pedraza, S. N., Schiavini, A. C. M., Goodall, R. N. P., & Crespo, E. A. (1999). Stomach contents of False Killer Whale (*Pseudorca crassidens*) stranded on the coasts of the Strait of Magellan, Tierra del Fuego. *Marine Mammals Science*, 15(3), pp: 712-724
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology* 88, pp: 42-48
- Martien, K. K., Chivers, S. J., Baird, R. W., Archer, F. I., Gorgone, A. M., Hancock-Hanser, B. L., Mattila, D., McSweeney, D. J., Oleson, E. M., Palmer, C., Pease, V. L., Robertson, K. M., Schorr, G. S., Schultz, M. B., Webster, D. L., & Taylor, B. L. (2014). Nuclear and mitochondrial patterns of population structure in North Pacific false killer whales (*Pseudorca crassidens*). *Journal of Heredity*, 105(5), pp: 611-626.
- Martien, K. K., Taylor, B. L., Chivers, S. J., Mahaffy, S. D., Gorgone, A. M., & Baird, R. W. (2019). Fidelity to natal social groups and mating within and between social groups in an endangered false killer whale population. *Endangered Species Research*, 40, pp: 219-230.
- Matthews, C. J., & Ferguson, S. H. (2015). Weaning age variation in beluga whales (*Delphinapterus leucas*). *Journal of Mammalogy*, 96(2), pp: 425-437.
- Mendes, S., Newton, J., Reid, R. J., Frantzis, A., & Pierce, G. J. (2007). Stable isotope profiles in sperm whale teeth: variations between areas and sexes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(2), pp: 621-627.
- Michener, R. H., & Kaufman L. (2007). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: An update. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, ed. R.H. Michener and K. Lajtha, 2nd ed., pp: 239–282.
- 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, pp: 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), pp: 509-572.

- Noren, S. R., Lacave, G., Wells, R. S., & Williams, T. M. (2002). The development of blood oxygen stores in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): implications for diving capacity. *Journal of Zoology*, 258(1), pp: 105-113.
- Norris, K. S. (1961). Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. The Committee on Marine Mammals American Society of Mammalogists. *Committee on Marine Mammals Journal of Mammalogy Cetacean* 42 (4), pp: 471-476
- Ortega, L. & Martínez, A. (2007). Multiannual and Seasonal Variability of Water Masses and Fronts over the Uruguayan Shelf. *Journal of Coastal Research* 23(3), pp: 618-629
- Owen, K., Charlton-Robb, K., & Thompson, R. (2011). Resolving the Tropic Relations of Cryptic Species: An Examples Using Stable Isotope Analysis of Dolphin Teeth. PLoS ONE 6(2): e16457. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016457>
- 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 Advance Access*, pp: 1-14.
- 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, pp: 941-955
- Perrin, W. F., & Myrick, A. C. (1980). Age determination of toothed whales and sirenians. *International Whaling Commission* (Nº 3).
- Pierce, K. V., & Kajimura, H. (1980). Acid etching and highlighting for defining growth layers in cetacean teeth. *Rep. Int. Whal. Commn (special issue)* 3, pp: 99-103.
- Pierce, G. J., Santos, M. B., Learmonth, J. A., Mente, E., & Stowasser, G. (2004). Methods for dietary studies on marine mammals. In investigating the roles of cetaceans in marine ecosystems. The Mediterranean Science Commission, CIESM Workshop Monographs 25, pp: 29-36
- Pinedo, M. C., & Rosas, F. C. W. (1989). "Novas ocorrências de *Pseudorca crassidens* (Cetacea: Delphinidae) para o Atlântico Sul Ocidental, com observações sobre medidas cranianas e alimentação." *Atlântica* 11.1

- Riccialdelli L. (2011). Ecología Trófica de Cetáceos Subantárticos utilizando el Análisis de Isótopos Estables. Tesis de Doctorado en Ciencias Naturales. Universidad De La Plata, Argentina.
- Riccialdelli, L., & Goodall, R. N. P. (2015). Intra-specific trophic variation in false killer whales (*Pseudorca crassidens*) from the southwestern South Atlantic Ocean through stable isotopes analysis. *Mammalian Biology*.
- Rousseeuw, P. J. (1987). Silhouettes: a graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *Journal of Computational and Applied Mathematics* 20, pp: 53-65.
- Rubenstein, D. R., & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(5), pp: 256-263.
- Schmid, C., & Garzoli, S. L. (2009). New observations of the spreading and variability of the Antarctic Intermediate Water in the Atlantic. *Journal of Marine Research* 67, pp: 815-843.
- Sánchez-Robledo, E., Oviedo, L., Herra-Miranda, D., Pacheco-Polanco, J. D., Goodman, S., & Guzman, H. M. (2020). The abundance of false killer whale, *Pseudorca crassidens* (Cetartiodactyla: Delphinidae) in coastal waters of Golfo Dulce and Osa Peninsula, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(2), pp: 580-589.
- Society for Marine Mammalogy (2021). *Pseudorca crassidens* (False Killer Whale). Recuperado de: <https://marinemammalscience.org/facts/pseudorca-crassidens/>
- Stacey, P. J., Baird, R. W., & Leatherwood, S. (1994). *Pseudorca crassidens*. *The American Society of Mammalogist*, 456, pp: 1-6.
- 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), pp: 318–324
- Trimble, M., Ríos, M., Passadore, C., Szephegyi, M., Nin, M., García Olaso, F., Fagúndez, C., & Laporta, P. (2010). Ecosistemas costeros uruguayos: una guía para su conocimiento. Cap 1: Características Físicas. *Editorial Imprenta Monteverde, Montevideo, Uruguay*.

- Trites, A. W., & Spits, J. (2017). Diet. *Encyclopedia of Marine Mammals*, Third Edition, pp: 255- 258.
- Troina, G. C., Dehairs, F., Botta, S., Di Tullio, J. C., Elskens, M., & Secchi, E. R. (2020). Zooplankton-based  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  isoscapes from the outer continental shelf and slope in the subtropical western South Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 159, 103235.
- Turesson, G. (1922). The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3(1), pp: 100-113
- Valdivia M. (2021). Relaciones tróficas y uso de hábitat entre especies de la comunidad de cetáceos odontocetos de Uruguay. Tesis Magister, área: Biología sub-área: Ecología y Evolución. Universidad de la República, Uruguay.
- Walker, J. L., & Macko, S. A. (1999). Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratios of teeth. *Marine Mammals Science*, 15(2), pp: 314-334
- Würsig, B., Thewissen, J. G. M., & Kovacs, K. M. (2018). Marine Mammals Species. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Third Edition, pp: xxix - xxxi
- Zaeschmar, J. R., Visser, I. N., Ferti, D., Dwyer, S. L., Meissner A. M., Halliday, J., Berghan, J., Donnelly, D., & Stockin, K. A. (2013). Occurrence of false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and their association with common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off northeastern New Zealand. *Marine Mammal Science*, 30(2), pp: 594 - 608.

---

*Varamientos de falsas orcas (Pseudorca crassidens) en Uruguay*

**Tabla 4.** Datos de los individuos de *Pseudorca crassidens* recolectados en la franja costera uruguaya entre 2020 y 2022. Fecha de recolección (varamiento), sexo (Macho y Hembra), clase de edad del individuo (lactante, juvenil y adulto), largo total (cm) y localidad. El individuo catalogado como PDD2020 fue el último considerado para este estudio. \*Individuos que vararon luego de realizado este estudio.

Individuo	Fecha	Sexo	Clase de edad	LT	Localidad
<b>PDD2020</b>	20/02/2020	Hembra	Adulto	387	La Esmeralda, Rocha
*	10/08/2021	Macho	Adulto	515	La Colorada, Montevideo
*	18/12/2021	Hembra	Juvenil	297	El Caracol, Maldonado
*	19/06/2022	Hembra	Lactante	206	Playa Bahía, La Paloma, Rocha



**Figura 9.** Individuos de *Pseudorca crassidens* recolectados en la franja costera uruguaya entre 2020 y 2022. Arriba izquierda, ejemplar de La Esmeralda; arriba derecha, ejemplar de La Colorada; abajo izquierda, ejemplar de El Caracol; y abajo derecha ejemplar de Playa Bahía, La Paloma.

