

Efectos de los individuos en el nicho trófico poblacional: aportes metodológicos y empíricos

Lic. Federico Hernán Garrido de León

Tesis de Maestría

Área Biología – Subárea: Ecología y Evolución

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Montevideo, Uruguay

Noviembre de 2022

Efectos de los individuos en el nicho trófico poblacional: aportes metodológicos y empíricos

Lic. Federico Hernán Garrido de León

Tesis de Maestría presentada al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas (PEDECIBA), Facultad de Ciencias de la Universidad de la República (UDELAR), como parte de los requisitos necesarios para la obtención del título de Magíster en Ciencias Biológicas.

Directora de tesis:

Dra. Valentina Franco-Trecu

Codirector de tesis:

Dr. Daniel E. Naya

INTEGRANTES DEL TRIBUNAL

Dr. Pablo Inchausti

Dr. Iván González

Dra. Sabrina Clavijo

Montevideo, Uruguay

Noviembre de 2022

RESUMEN

El nicho trófico de una población es influenciado por la diversidad trófica que presentan los individuos que la componen. Los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ brindan información sobre la diversidad de origen y la posición trófica de los recursos, respectivamente, y pueden ser utilizados para estimar la amplitud de nicho isotópico poblacional (*Total Niche Width* – TNW), la cual representa el nicho trófico. En esta tesis se abordan diversos aspectos relacionados con los efectos de la variación intra- e inter-individual en el TNW. Si bien existe una enorme cantidad de trabajos que se centran en estimar el TNW y compararlo entre diferentes poblaciones, no hay un consenso claro sobre la importancia de capturar la variación interindividual (número de individuos muestreados) e intraindividual (repeticiones por individuo) necesaria para realizar estimaciones confiables del TNW. En este sentido, el primer capítulo representa un aporte metodológico, donde, por medio de poblaciones simuladas con diferentes grados de especialización trófica individual (*Individual Trophic Specialization* - ITS), se evaluó el efecto de una asignación diferencial de las muestras (más individuos vs. más repeticiones) en la estimación del TNW. Se observó que las estimaciones del TNW presentaron un menor sesgo (media y varianza) al considerar un mayor número de individuos que muestras por individuo, para todo el gradiente de ITS, tanto en poblaciones simuladas como naturales. Por tanto, se recomienda priorizar el número de individuos muestreados en lugar de más réplicas por individuo para realizar estimaciones más precisas de TNW, independiente del grado de ITS poblacional. En el segundo capítulo, considerando la existencia de diversidad trófica intra-poblacional y utilizando datos isotópicos de vibrisas de otáridos, se evaluó el impacto diferencial de los atributos del nicho isotópico individual en el TNW. Encontramos que, un reducido número de individuos presentan un impacto diferencial en el TNW, mientras que la mayoría de los individuos poseen bajo o moderado impacto. La exclusión de individuos con nicho amplio y/o alejado del centroide poblacional tuvo el mayor impacto en el TNW, expandiéndolo hasta un 20% o contrayéndolo hasta un 6%, siendo considerados individuos clave. Esto

resalta la importancia de evaluar los atributos de los nichos individuales a la hora de comprender las variaciones e impacto en el TNW. Así, en esta tesis se destaca la importancia de la variación inter-individual, realizando aportes metodológicos y empíricos.

Tabla de contenido

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 Presentación y estructura de la tesis	1
1.2 Ecología trófica	2
1.3 Nicho trófico y especialización trófica individual	3
1.4 Ecología Isotópica	4
1.5 Pinnípedos: otáridos como modelo de estudio	5
2. CAPÍTULO 1: Tamaño muestral, nicho isotópico y especialización trófica individual: un aporte metodológico	7
2.1 Introducción	9
2.2 Objetivos e hipótesis	11
2.3 Metodología	12
2.4 Resultados	17
2.5 Discusión	21
3. CAPÍTULO 2: Heterogeneidad en la contribución individual al nicho trófico poblacional	25
3.1 Introducción	27
3.2 Objetivos e hipótesis	30
3.3 Metodología	31
3.4 Resultados	36
3.5 Discusión	39
4. CONCLUSIONES GENERALES	47
5. REFERENCIAS	49
6. MATERIAL SUPLEMENTARIO	62

AGRADECIMIENTOS

Una tesis no tiene muchos lugares para informalidad, entonces ese permitido me lo voy a dar acá para que *el agradecer* sea cálido, humano y sin tanta necesidad de objetividad.

Gracias infinitas a mi tutora Valentina, por confiar en mí en momentos donde ni yo podía hacerlo. Tus palabras de aliento fueron claves en muchas situaciones de dudas y eso va más allá de lo académico, es sobre la calidad humana, algo que en el ambiente científico muchas veces las personas pierden en el camino. Gracias por el trato horizontal y compartir alegrías y risas entre espacios de discusión y formación. No me alcanzan las gracias: gracias por la exigencia, por siempre hacer una pregunta que me dejaba pensando, por buscar que diera lo mejor en todo lo que hice, me propuse y sigo haciendo. Todo esto hizo que la maestría fuera un espacio de formación agradable y fructífero en lo académico y personal. Sos una gran profesional, pero lo que más importa, sos grande de corazón.

Gracias Daniel por tus consejos y por la formación que me proporcionaste, por tus comentarios y las críticas pertinentes para evitar el conformismo científico y buscar que sea un mejor profesional. Sin dudas, tu rol fue muy importante para la calidad de esta tesis y de mi formación.

Gracias Raul por recibirme en tu laboratorio, por el apoyo y por sumergirte con nosotros en la locura de hacer el segundo capítulo de esta tesis en tan poco tiempo. Gracias por no perder la alegría al llegar al laboratorio y siempre traer algo rico para que los análisis de elipses fueran más divertidos jaja. Nuevamente, gracias por estar atento e incluirme en el grupo del laboratorio. Sin dudas, esto fue fundamental para el éxito del trabajo que realizamos en el corto período de tiempo. Gracias por expandir mi visión sobre la ecología desde un lugar conceptual y metodológico. Gracias a todos los del LEVIn: Nicole, Isa, João, Raquel, Julia, Igor, Jasmim y a personas extra lab que conocí y compartimos lindos momentos: Rílary y Mabel.

Un especial agradecimiento a mi mamá, que siempre me apoyó y creyó en mí. Por esforzarte tanto y darnos la mejor educación que pudiste. Con mucha garra sacaste adelante la nueva y primera generación de universitarios y *bachillers* de la familia – tus hijos -, que no es poca cosa cuando se viene de abajo. Que nunca se nos olvide desde donde venimos :) Gracias por escucharme, por el abrazo y el aliento en los momentos que más lo precisé. Gracias por tus comidas familiares, tus recetas que, aunque te pedimos el paso a paso nunca podemos reproducir jaja, pero que sin duda fueron una caricia al alma cada domingo luego de muchas clases y cansancio mental

acumulado semanalmente. Esta tesis, en gran parte, te la dedico a vos. Gracias por darme alas para volar, te amo ma. Gracias Marto, Vale y Ale por estar presentes y la constante ayuda. Gracias Ale por el apoyo y por participar y bancarme en muchos momentos lindos y no tan lindos a lo largo de mi vida. Gracias a mis hermanos por compartir tantos domingos de pastas de la Irisarri en flia. y un laaargo rato de sobremesa mientras discutimos de música o de nuestros planes de crear un diccionario con todas las palabras que mamá inventó y el mundo precisa conocer jaja. Los quiero.

Gracias Nikis por tanto. Por ser mi compañero, amigo, y por estar presente compartiendo los momentos donde alcancé grandes conquistas en mi vida. Gracias por darme para adelante y aconsejarme. Gracias por tantas noches que me bancaste mientras estudiaba o escribía esta tesis. Gracias por ayudarme con los scripts y por los consejos sobre versiones que leías de esta tesis. Gracias por el cariño cuando estaba desanimado. Por más momentos lindos, chin chin. Te amo.

Gracias a la santa trinidad de las Lucías. Gracias Lu Rabinovich por la buena onda, el apoyo y las conversaciones al solcito hablando portugués. Tu contención y stickers fueron esenciales jaja. Gracias Lu Sosa por compartir momentos claves de lo académico y la vida, porque tener personas con las cuales podemos abrirnos y ser comprendidos en nuestros procesos, miedos y desafíos es importante y vos supiste hacerlo. Gracias Lu Farías por las risas, la preocupación con el otro y la alegría de siempre durante las clases y afuera de ellas :)

Muchas gracias al tribunal, el Dr. Pablo Inchausti, Dr. Iván González y la Dra. Sabrina Clavijo, por las sugerencias y comentarios realizados, que sin duda, promovieron y promoverán una mejoría sustancial en la calidad de esta tesis.

Agradezco a las fuentes de financiación de mis estudios de Maestría. A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la beca de formación de posgrado otorgada durante el período 2020-2022 y a la Comisión Académica de Posgrado (CAP) por la beca de finalización de Maestría durante el presente año.

1.1 Presentación y estructura de la tesis

Esta tesis, a lo largo de sus dos capítulos, aborda aspectos relacionados con la diversidad trófica intra- e inter-individual y la amplitud de nicho trófico poblacional. Si bien son temáticas que frecuentemente están presentes en diversas investigaciones, no se han concentrado esfuerzos en generar consensos sobre aspectos metodológicos o las limitaciones de ciertos enfoques. Concretamente, no está claro cuál es el efecto de aumentar el número de individuos (variación interindividual) vs. el número de muestras por individuo (variación intraindividual), en la confiabilidad de las estimaciones de TNW. En este sentido, en el primer capítulo, buscando hacer un aporte metodológico, y utilizando poblaciones simuladas con diferentes grados de ITS, se evaluó el efecto de la asignación diferencial de muestras en las estimaciones de amplitud de nicho isotópico. Por otro lado, en un contexto trófico, la existencia de individuos especialistas o generalistas en una población ha sido reportada en múltiples ocasiones, pero la existencia de posibles impactos diferenciales de estos individuos en el TNW aún no ha sido explorada. Así, en el capítulo 2, utilizando datos isotópicos de vibrisas de lobos y leones marinos sudamericanos, se evaluó el impacto diferencial de los atributos de los nichos isotópicos individuales en el TNW.

A continuación, debido a que ambos capítulos abordan objetivos pertenecientes a una temática global, se presentará una introducción general, donde se expone el marco teórico sobre ecología trófica, especialización individual y el modelo de estudio. A seguir, se presentarán los dos capítulos que forman el núcleo principal de esta tesis, y por último, se expondrá una sección de conclusiones generales relacionadas a los efectos de los individuos en el TNW.

1.2 Ecología trófica

La ecología trófica estudia los aspectos relacionados a la alimentación y el comportamiento de forrajeo como actividad clave en la relación de los organismos con su ambiente y las interacciones interindividuales (Davies et al., 2012). Las decisiones individuales de forrajeo determinan cuándo, cómo y dónde los individuos consumen recursos para obtener energía. Esto tiene un rol importante en las interacciones ecológicas, ya que puede afectar desde la eficacia biológica de los individuos y las dinámicas poblacionales, hasta las funciones ecosistémicas (Garvey & Whiles, 2016; Majdi et al., 2018).

El desarrollo de la teoría de forrajeo óptimo colaboró con el crecimiento exponencial de publicaciones sobre comportamiento trófico como área de estudio a partir de la segunda mitad del S. XX (Emlen, 1966); MacArthur & Pianka, 1966; Perry & Pianka, 1997) hasta la actualidad (Pyke, 2019). Su cometido principal es comprender qué factores afectan las decisiones individuales en el uso de recursos, asumiendo que las mismas siguen principios de optimización –maximización en la tasa de obtención de energía y/o minimización en los tiempos de búsqueda y consumo–, e impactan en la eficacia biológica de los individuos (Pyke, 2019).

Los aportes realizados por la teoría de forrajeo óptimo se han enfocado principalmente en comprender las decisiones tomadas por los individuos sobre cuáles recursos consumir (Correa & Winemiller, 2014; Houston et al., 2011; Jensen et al., 2012; MacArthur & Pianka, 1966; Tinker et al., 2012) y las áreas que seleccionan para consumir y utilizar estos recursos (Barrette et al., 2010; Katz et al., 2013; Krebs et al., 1974; Lima et al., 2003; Watanabe et al., 2014), considerando su relación con factores como competencia, depredación, variabilidad ambiental o calidad del parche. Para responder estas preguntas, se han propuesto modelos matemáticos como el modelo de explotación de parches (Charnov, 1976) o el modelo de distribución libre ideal (Fretwell, 1972). Estos modelos realizan predicciones sobre el comportamiento trófico de los consumidores asumiendo que los individuos de una población toman decisiones similares y presentan un comportamiento que tiende al óptimo. Sin embargo, en las últimas décadas, ha sido ampliamente

reportada la existencia de variación trófica interindividual en las poblaciones, así como sus implicaciones ecológicas y evolutivas (Bolnick et al., 2003; Estes et al., 2003), cuestionando la clásica visión sobre la equivalencia ecológica entre los individuos de una población.

1.3 Nicho trófico y especialización trófica individual

Existen diferentes conceptos y acepciones acerca del nicho ecológico (Chase & Leibold, 2009). Específicamente, en lo que refiere a la ecología trófica, MacArthur & Levins (1967) propusieron el concepto de nicho como un constructo que representa el uso relativo de los recursos por los individuos de una población (i.e. *resource-utilization niche*), el cual permite evaluar la amplitud de nicho poblacional y la sobreposición trófica entre poblaciones (i.e. similitud limitante). De esta forma, el nicho trófico puede ser definido como el conjunto de dimensiones del nicho ecológico relacionadas a los diferentes aspectos del comportamiento trófico (e.g áreas, tiempos, tamaño o tipo de recursos).

Los patrones individuales de consumo de recursos afectan la amplitud del nicho trófico poblacional (Sjödin et al., 2018). Por ejemplo, el nicho de una población puede expandirse debido al aumento de las variaciones tróficas interindividuales (Bolnick et al., 2007; Maldonado et al., 2017) o cuando los individuos se tornan más generalistas con respecto a los recursos consumidos (Bolnick et al., 2010). En tal sentido, poblaciones generalistas pueden estar compuestas por individuos generalistas, los cuales consumen gran parte de los recursos presentes a nivel poblacional, o ser la sumatoria de individuos especialistas, que consumen un rango acotado de recursos con relación al total de la población (Roughgarden, 1972; van Valen, 1965). Este último caso, donde el nicho de los individuos ocupa un espacio reducido del nicho poblacional, se conoce como especialización trófica individual (*Individual Trophic Specialization* - ITS), una fuente de variación intrapoblacional de los hábitos tróficos no atribuible al sexo, edad o clases morfológicas discretas (Bolnick et al., 2003).

La ITS es un tema que ha adquirido gran relevancia en la investigación en las últimas dos décadas, ya que afecta las interacciones intra- e inter-

específicas pudiendo determinar diversos procesos ecológicos y evolutivos a nivel poblacional y comunitario (Bolnick et al., 2003; Newsome et al., 2009). A este respecto, se ha demostrado que la ITS afecta la estabilidad demográfica poblacional (Kendall & Fox, 2002), la capacidad de resiliencia (Barabás & D'Andrea, 2016) y estabilidad poblacional y comunitaria ante disturbios (Forsman & Wennersten, 2016). Además, puede afectar el número de interacciones tróficas de una especie, el grado de sobreposición trófica y la intensidad de la competencia intra- e inter-específica (Bolnick et al. 2010). La ITS es estimada considerando los dos componentes de varianza que definen la amplitud del nicho poblacional (*Total Niche Width* -TNW), la variación intra-individual (*Within Individual component*- WIC) e inter-individual (*Between Individual component*- BIC). El WIC refiere a la amplitud media de los recursos utilizados por los individuos a través del tiempo, y el BIC a la variación media en el consumo de recursos entre los individuos de una población, siendo el TNW la suma de ambos (van Valen, 1965). El grado de ITS de una población se obtiene a partir del cociente BIC/TNW, con una especialización máxima cuando el índice toma valores cercanos a 1 y mínima cuando el cociente tiende a 0 (Bolnick et al., 2002).

1.4 Ecología Isotópica

Los isótopos estables son átomos de un mismo elemento que difieren en su peso atómico (Hoefs & Hoefs, 1997) y no presentan decaimiento radioactivo. La conservación de su identidad química a lo largo del tiempo los convierte en trazadores apropiados de los procesos fisicoquímicos que ocurren naturalmente (Fry, 2006). Como los componentes macromoleculares (e.g. isótopos estables de H, C, N, O) de los recursos consumidos por los consumidores son utilizados para la posterior síntesis tisular, la técnica de análisis de isótopos estables (*Stable Isotope Analysis* – SIA) se basa en que la firma isotópica del tejido del consumidor refleja la composición isotópica de sus presas (DeNiro & Epstein, 1981). Si bien métodos tradicionales como el análisis de contenido estomacal y fecas permiten obtener información trófica de los individuos con una alta resolución taxonómica, estos poseen sesgos y limitaciones asociados a la representación de la dieta de los individuos en una escala temporal pequeña (Dalerum & Angerbjörn, 2005). En este sentido, el

SIA es una técnica que permite obtener información cuantitativa a múltiples escalas temporales sobre diferentes dimensiones scenopóéticas y bionómicas del nicho ecológico (Newsome, 2007). Así, debido a integrar una ventana temporal más larga en comparación con técnicas tradicionales, SIA disminuye la sobrestimación de ITS y permite inferir la consistencia temporal en la dieta individual-poblacional (Araújo et al., 2007; Dalerum & Angerbjörn, 2005). Específicamente, al utilizar los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se puede obtener información sobre la diversidad de origen y la posición trófica de los recursos, respectivamente (Newsome et al., 2007). De esta forma es posible realizar una aproximación al nicho trófico a través de la amplitud de nicho isotópico poblacional (a partir de aquí TNW) en un δ -espacio bidimensional, comúnmente denominado nicho isotópico, utilizando los valores isotópicos de C y N.

En los últimos veinte años, la importancia de SIA en la ecología trófica se refleja en el aumento exponencial del número de publicaciones que utilizan isótopos estables para evaluar los hábitos tróficos, presentando más de 400 artículos publicados anualmente. SIA ha sido ampliamente utilizado para el estudio de los hábitos tróficos, la reconstrucción de la dieta de individuos y poblacionales, la estimación del nicho trófico o el análisis de la estructura de redes tróficas (Boecklen, 2011). Además, también se ha utilizado para evaluar adaptaciones fisiológicas en diferentes *taxa* (Reitsema, 2013), migraciones (Queirós et al., 2019) o la presencia de contaminación ambiental debido al potencial como bioindicador de los isótopos estables (Fry & Allen, 2003).

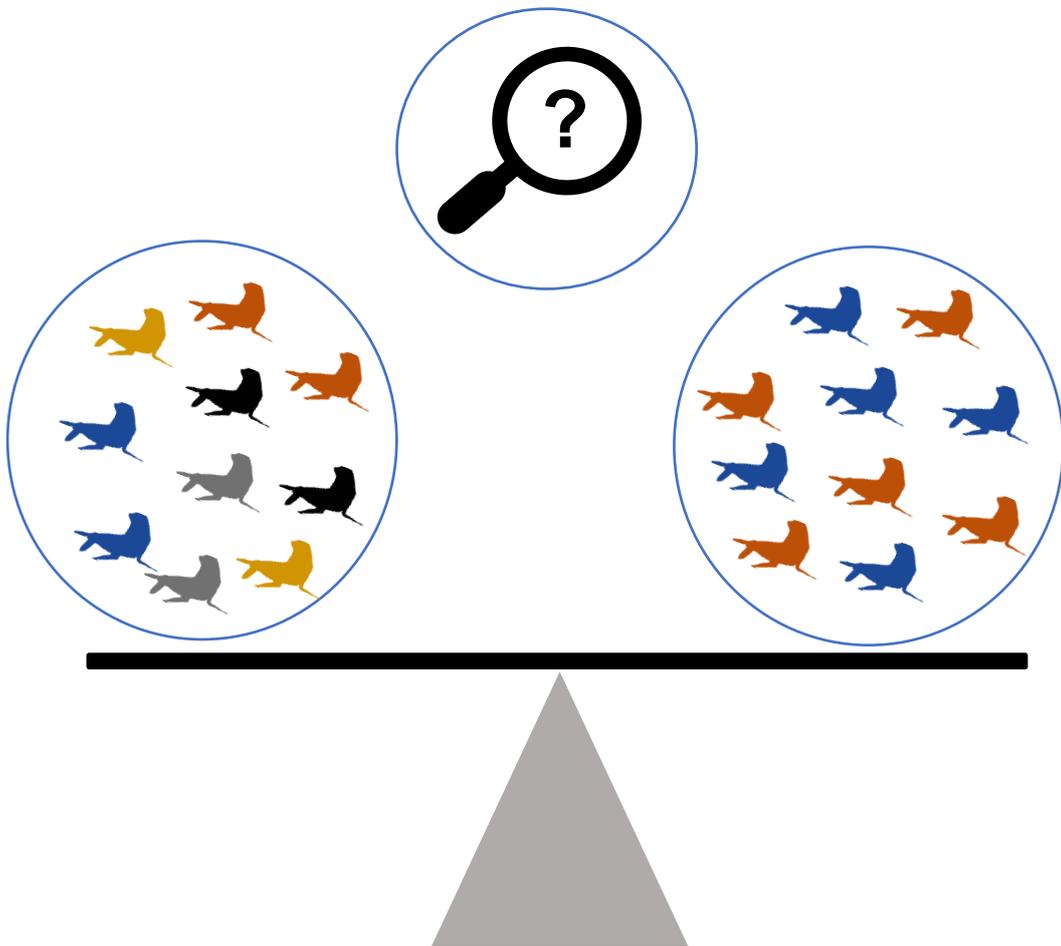
1.5 Pinnípedos: otáridos como modelo de estudio

Los pinnípedos (i.e. lobos y leones marinos) son un modelo de estudio apropiado para evaluar aspectos relacionados a las variaciones del nicho trófico poblacional y su grado de especialización individual. Esto se debe a que son depredadores-tope con hábitos generalistas a nivel poblacional, consumiendo una alta diversidad de presas como peces, cefalópodos y crustáceos (Arim & Naya, 2003; Franco-Trecu et al., 2013; Kernaléguen et al. 2015; Naya et al., 2002; Riverón et al. 2021). Generalmente, forman grandes colonias y viven en simpatría, lo que podría resultar en altos niveles de

competencia intra y/o interespecífica, promoviendo diferencias en su grado de ITS (Kernaléguen et al., 2015). A este respecto, se han reportado diferencias en los grados de ITS para diversas poblaciones de pinnípedos (Cárdenas-Alayza et al. 2022; de Lima et al., 2022; Franco-Trecu et al., 2022; Kernaléguen et al. 2015; Riverón et al., 2021), lo cual puede promover diferencias en el TNW entre poblaciones.

Las especies de otáridos presentan un marcado dimorfismo sexual debido al mayor tamaño de los machos en comparación a las hembras, conllevando a la exploración de diferentes ambientes (i.e variación en la oportunidad ecológica) debido a las diferencias en los requerimientos energéticos relacionados al tamaño (de Lima et al., 2022; Drago et al., 2009). Las hembras son responsables por el cuidado parental, alternando viajes de alimentación y periodos en tierra para la cría de sus cachorros, lo cual suele restringir su área de forrajeo. Los machos, luego de defender sus territorios durante la temporada reproductiva, se mueven libremente a áreas diferentes y distantes de la costa, sin participar en el cuidado parental (Bonner, 1984; Vaz-Ferreira, 1982). En particular, han sido reportadas diferencias en los nichos isotópicos entre sexos con relación a las áreas de forrajeo y los recursos consumidos, donde los machos suelen explorar áreas más profundas y alejadas de la costa y consumir recursos de mayor posición trófica que las hembras (Cherel et al., 2007; Franco-Trecu et al., 2014; Kernaléguen et al., 2012).

Tamaño muestral, nicho isotópico y especialización trófica individual: un aporte metodológico



RESUMEN

Los isótopos estables han permitido evaluar aspectos de la ecología trófica como la amplitud de nicho isotópico poblacional (TNW), resultante de los componentes de varianza intraindividual e interindividual - WIC y BIC -. A su vez, el cociente BIC/TNW refleja el grado de especialización trófica individual (ITS) o grado de diversificación de los hábitos tróficos entre los individuos de una población. Muchos estudios utilizan valores secuenciales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tejidos de crecimiento continuo (e.g. vibrisas), con valores repetidos por individuo para estimar el TNW. Nuestro objetivo fue evaluar el efecto de dos escenarios de asignación de muestras (número de individuos vs. número de réplicas por individuo) en las estimaciones de TNW, en poblaciones con diferente grado de ITS. Los valores isotópicos para las diferentes poblaciones (30 individuos, 40 porciones) se generaron por simulaciones, con diferente valor medio y desvío estándar por estrategia. Para diferentes números de muestras totales (ej: 50), se seleccionó al azar (1000 veces) un escenario priorizando el número de individuos (Escenario interindividual: 10 individuos, 5 porciones) y otro priorizando el número de porciones (Escenario intraindividual: 5 individuos, 10 porciones). Para cada tamaño muestral se estimó el TNW por medio de *GLMMs* para ambos escenarios, así como para la poblacional real, la cual incluye todos los datos (TNW real de la población). Se modeló la diferencia entre cada combinación con el valor de TNW real, para la media (exactitud) y la varianza (precisión), incluyendo como variables explicativas el escenario (interindividual o intraindividual) e ITS. La exactitud en TNW siempre fue menor en el escenario intraindividual, disminuyendo aún más a medida que el ITS incrementa ($p < 0.004$). Igualmente, el escenario intraindividual tuvo una menor precisión en la estimación de TNW ($p < 0.005$). Concluimos que, independientemente de la ITS poblacional, las estimaciones de TNW son más exactas y precisas utilizando mayor cantidad de individuos que porciones (escenario interindividual). Este es un aporte metodológico para estudios sobre ecología isotópica con valores repetidos por individuos.

Palabras claves: Isótopos estables, nicho trófico, tamaño muestral, TNW

2.1 Introducción

La amplitud de nicho isotópico poblacional es afectada por la diversidad isotópica de los recursos consumidos por todos los individuos de la población y puede presentar variaciones importantes en función del grado de especialización trófica individual (van Valen, 1965; Roughgarden, 1972). En poblaciones con individuos especialistas, el TNW es principalmente afectado por la diversificación de los hábitos alimenticios entre individuos (BIC), mientras que en poblaciones donde los individuos son generalistas -poblaciones generalistas con individuos generalistas- la varianza intraindividual (WIC) tiene mayor importancia relativa ya que ocupa una gran proporción del TNW en comparación con el BIC (Bolnick et al., 2003).

El estudio de los hábitos tróficos en animales de vida libre utilizando el análisis de isótopos estables permite responder preguntas asociadas al TNW y la especialización trófica individual (Botta et al., 2018; de Lima et al., 2019; Franco-Trecu et al., 2014; Kernaléguen et al., 2015; Rosas-Hernández et al., 2019). Considerando que los valores isotópicos reflejan la dieta durante el período en el cual el tejido fue sintetizado es posible integrar la información trófica de los individuos a diferentes escalas temporales (Martínez Del Rio et al., 2009; Post, 2002). Tejidos con alta tasa de recambio reflejan la dieta de períodos temporales cortos (ej. suero, hígado), mientras que tejidos con tasas de recambio menor reflejarán la dieta asimilada desde meses hasta años (músculo, pelo, hueso) (Dalerum & Angerbjörn, 2005). Además, los tejidos metabólicamente inertes de crecimiento continuo (ej. plumas, bigotes, dientes), son depositados en intervalos discretos con una firma isotópica que refleja la dieta en el momento de su síntesis (Bowen et al., 2005).

El TNW puede ser calculado como la suma de la variación media interindividual (BIC) y la variación media intraindividual (WIC) de la población. Específicamente, para estimar el WIC es necesario contar con medidas repetidas por individuo. Estas pueden ser obtenidas muestreando un mismo tejido en los mismos individuos a lo largo del tiempo, distintos tejidos con diferentes tasas de recambio por individuo u obteniendo múltiples porciones de tejidos inertes de crecimiento continuo para cada individuo (Dalerum &

Angerbjörn, 2005; Martínez Del Rio et al., 2009; Zanden et al., 2015). En el caso de los otáridos es muy frecuente que se utilicen las vibrisas, las cuales son cortadas en porciones de 2,5 o 3 mm (Cherel et al., 2009; Vales et al., 2015; Walters et al., 2014). Dado que las vibrisas miden aproximadamente entre 40 mm y 195 mm (Franco-Trecu et al., 2022), se obtiene una gran cantidad de réplicas por individuo, limitando en muchas ocasiones el número de individuos analizados, lo cual encarece los análisis realizados. Por ejemplo, en estudios que estiman el TNW utilizando isótopos estables, el número de individuos analizados suele ser < 20 (e.g. Franco-Trecu et al., 2022).

La teoría general de muestreo ha planteado la importante cuestión sobre cuál es el esfuerzo muestral suficiente para obtener estimaciones con poder estadístico optimizando los recursos disponibles (Muller et al. 2007; Gotelli et al. 2008; Guo et al. 2013). En estudios donde existen componentes de variación entre unidades y dentro de cada unidad (e.g. individuos, bloques experimentales) es importante determinar cómo deben ser distribuidas las muestras entre los dos componentes para obtener estimaciones confiables. La estimación de TNW es una aproximación a un parámetro poblacional real, por lo que siempre presentará un sesgo asociado el cual se busca reducir, ya que impactará directamente en la exactitud y precisión de las estimaciones (Matich et al., 2021). Generalmente, en grandes mamíferos no es posible muestrear toda o gran parte de la población, y además, se busca reducir el impacto y estrés generado sobre los individuos. Asimismo, la cantidad de muestras procesadas y analizadas está limitada por los recursos económicos disponibles. Sin embargo, aún no existen consensos en estudios sobre hábitos tróficos acerca del número de individuos (aquí denominado escenario interindividual) y número de réplicas por individuo (aquí denominado escenario intraindividual) necesarios para estimar el TNW con el menor sesgo posible. A la fecha, los estudios utilizan un gran número de réplicas por individuo, generalmente > 30 (Franco-Trecu et al., 2022), pero orientaciones metodológicas sobre cómo efectuar la asignación de muestras pueden evidenciar la posibilidad de incrementar el número de individuos analizados en detrimento de un menor detalle individual analizando menos réplicas por individuo.

2.2 Objetivos e hipótesis

Objetivo

Evaluar el efecto de dos escenarios de asignación de muestras (interindividual *versus* intraindividual) sobre la estimación de TNW, considerando el efecto del grado de ITS en (a) poblaciones simuladas y posteriormente con (b) datos empíricos en poblaciones naturales.

Hipótesis

El TNW es resultado de la suma de BIC y WIC (Roughgarden, 1972). El WIC se estima a partir de la varianza individual, por tanto, su valor es afectado por la cantidad de medidas que se tiene para cada individuo y el BIC estima la varianza entre individuos, siendo afectado por la cantidad de individuos muestreados. Al trabajar con datos isotópicos de porciones de tejidos inertes, se generan dos escenarios posibles en cuanto a la asignación de las muestras: priorizar el número de individuos (escenario interindividual) o el número de muestras (e.g. porciones de vibrisas) por individuo (escenario intraindividual). En este contexto, se plantean las siguientes hipótesis:

- (i) En las poblaciones compuestas por individuos especialistas extremos (Figura 1A), dado que los individuos presentan rangos isotópicos acotados y segregados entre sí (TNW es influenciado principalmente por BIC), el escenario interindividual realiza estimaciones más exactas (media) y precisas (varianza) de TNW, ya que permitiría capturar una mayor diversidad de tácticas alimenticias en la población.
- (ii) En las poblaciones de individuos con grados intermedios de especialización (Figura 1B y 1C), el escenario interindividual realiza estimaciones más exactas y precisas de TNW, ya que la inclusión de nuevos individuos permite capturar valores isotópicos alejados de las zonas de mayor solapamiento entre individuos.
- (iii) En las poblaciones compuestas por individuos generalistas extremos (Figura 1D), dado que todos los individuos tienen un rango isotópico muy amplio y similar entre sí, no hay un efecto de los escenarios en la exactitud

y precisión de las estimaciones de TNW, porque cada individuo ya contiene gran parte de la variación isotópica a nivel poblacional.

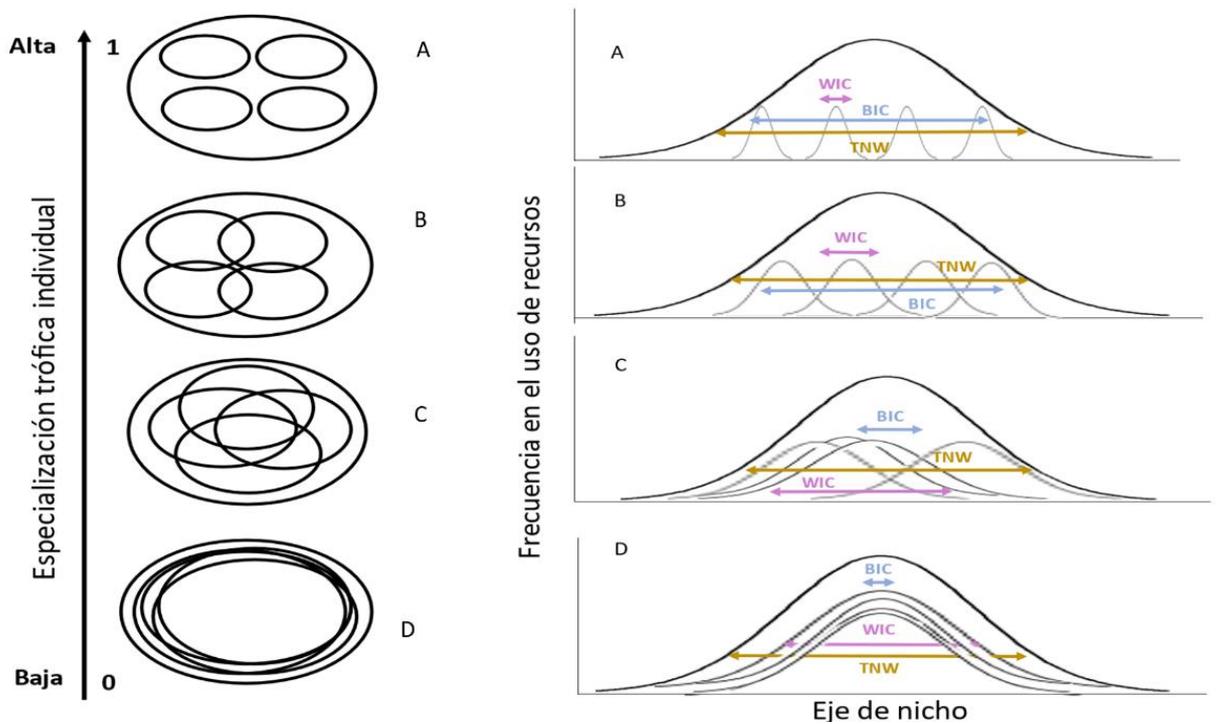


Figura 1. Representación de poblaciones generalistas que varían en el grado de especialización a nivel individual: (A) Individuos especialistas extremos, donde el componente de varianza interindividual (BIC) determina en mayor parte el TNW. (B) Individuos especialistas intermedios con una predominancia de BIC como componente importante del TNW. (C) Individuos generalistas intermedios, en la cual el componente de varianza intraindividual (WIC) determina en mayor parte el TNW. (D) Individuos generalistas extremos, con un TNW determinado casi totalmente por el WIC. En el panel de la izquierda se representa el TNW como la elipse de mayor tamaño, que contiene las elipses que representan a los nichos individuales. En el panel de la derecha se representa el TNW unidimensionalmente (curva negra) y los nichos individuales (curvas pequeñas) así como la importancia relativa de WIC y BIC en cada población.

2.3 Metodología

Generación de poblaciones por medio de simulaciones

Fueron simulados valores isotópicos de C y N a partir de una distribución normal, la cual varió en su media y desvío estándar en función de los individuos y poblaciones consideradas, representando diferentes estrategias de consumo de

los individuos (Figura 2). Se simularon cuatro poblaciones con diferentes grados de especialización trófica individual: especialistas extremos (EE), especialistas intermedios (EI), generalistas intermedios (GI) y generalistas extremos (GE) (Figura 2). Cada población contó con 40 individuos, y cada uno de ellos con 30 valores isotópicos sin autocorrelación temporal. El rango, la media y desvío estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las diferentes estrategias, así como el número de porciones, se basaron en valores empíricos de poblaciones naturales (de Lima et al., 2019; Franco-Trecu et al., 2014; Rosas-Hernández et al., 2019).

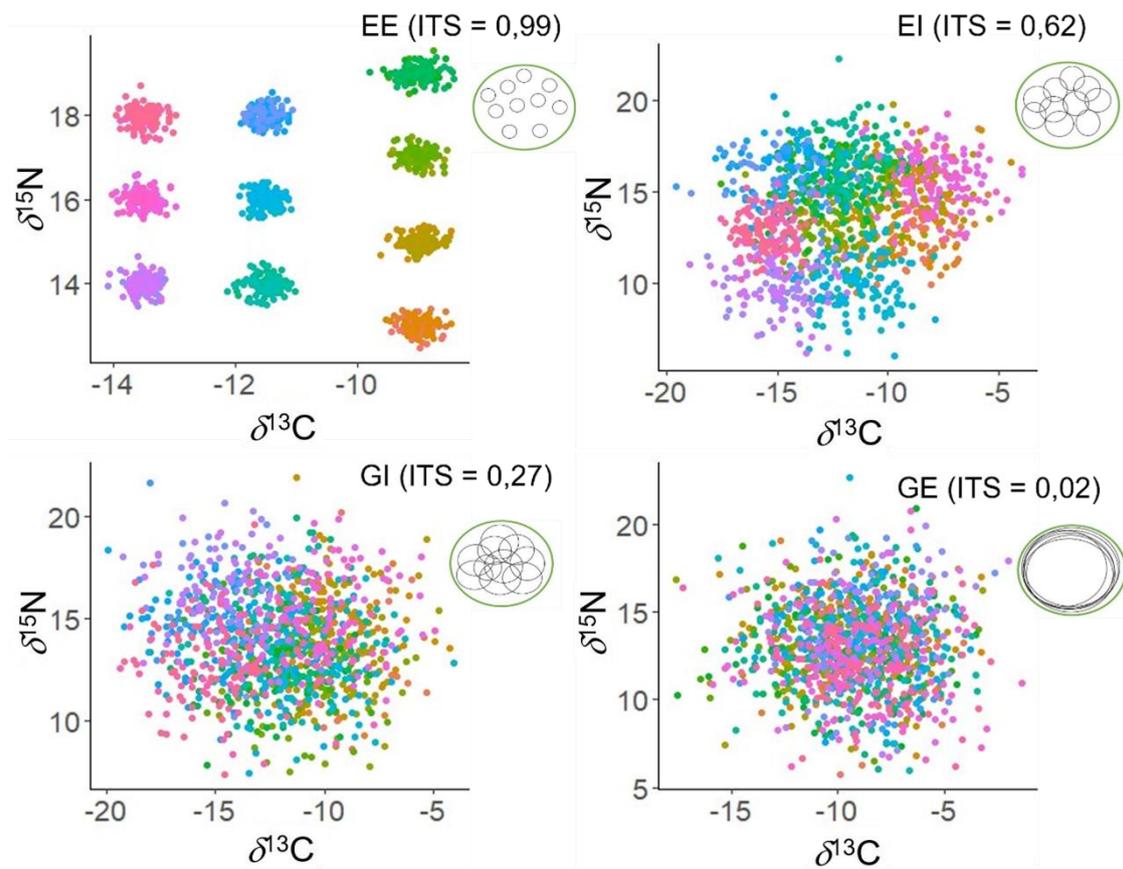


Figura 2. Biplots $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ con datos isotópicos simulados para cuatro poblaciones que difieren en su grado de ITS. Cada población posee diez estrategias, las cuales difieren en su media y desvío estándar, determinando diferentes grados de ITS. EE: Especialistas Extremos (SD = 0,2); EI: Especialistas Intermedios (SD = 1); GI: Generalistas Intermedios (SD = 2,5); GE: Generalistas Extremos (SD = 2,5). Cada color en el biplot representa una estrategia incluyendo 4 individuos (10 estrategias \times 4 individuos: 40 individuos por población, con un total de 30 porciones cada uno).

Diseño de muestreo

A partir de seis tamaños de muestra total diferentes: 50, 75, 100, 150, 200 y 300 (Tabla 1), se muestrearon de forma aleatoria y sin reemplazo, valores isotópicos simulados para las cuatro poblaciones. El número total de muestras se asignó de forma diferente. En el escenario interindividual se priorizó el número de individuos (e.g. n=50, 10 individuos con 5 porciones), mientras que en el escenario intraindividual se priorizó el número de porciones (e.g. n=50, 5 individuos con 10 porciones) (Tabla 1). Las porciones para cada individuo fueron muestreadas al azar para disminuir la posibilidad de obtener muestras con porciones consecutivas en el mismo individuo.

Tabla 1. Para cada una de las seis categorías de tamaño muestral (50, 75, 100, 150, 200, 300) se realizó una asignación diferencial de las muestras: un escenario donde se priorizó el número de individuos (interindividual) y un escenario donde se priorizó el número de porciones (intraindividual). La población total contiene todos los individuos (i) y porciones (p) simulados para cada población.

Escenario	Tamaño muestral						
	50	75	100	150	200	300	1200
Interindividual	10i5p	15i5p	20i5p	15i10p	20i10p	20i15p	
Intraindividual	5i10p	5i15p	5p20i	10i15p	10i20p	15i20p	
Población total	-	-	-	-	-	-	40i30p

Análisis de datos

Por medio de un abordaje multidimensional, considerando $\delta^{15}\text{N}$ como variable respuesta, $\delta^{13}\text{C}$ como variable explicativa y la identidad de los individuos como factor aleatorio (Ingram et al., 2018), se estimaron los componentes de varianza WIC y BIC para cada tamaño muestral y escenario, con modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) del paquete *MCMglmm* (Hadfield, 2010). La utilización de esta metodología no tiene por finalidad evaluar la variable respuesta en función de variables explicativas, sino que su objetivo es obtener las matrices de varianza y covarianza de BIC y WIC utilizando dos dimensiones del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de forma simultánea. Para combinación de individuos y porciones se obtuvieron 1000 valores simulados de WIC y BIC, y a partir de la suma de ambos se estimaron 1000 valores de TNW, siendo posible obtener la media y varianza de TNW para cada combinación. El proceso iterativo fue repetido 1000 veces, resultando en 1000 valores de media y varianza de

TNW. Además, se estimó el valor de TNW “real” y la ITS para cada población a partir del total de datos simulados para cada población. Para calcular la ITS se consideró el cociente BIC/TNW, tomando valores entre 0 y 1, siendo máxima cuando vale 1 y mínima cuando el cociente es 0 (Bolnick et al., 2002).

Para evaluar la exactitud y precisión, en ambos escenarios, a partir de los 1000 valores se calculó la media y la varianza de TNW para cada tamaño de muestra. Luego, se calcularon las diferencias entre los valores absolutos de la media “real” y la media de cada estimación, así como de la varianza “real” y la varianza de cada estimación. La exactitud y precisión de las estimaciones fueron evaluadas a través de modelos lineales generalizados (GLMs), con la diferencia de la media o la varianza de TNW como variable respuesta y los escenarios, la ITS y la interacción entre ambas, como variables explicativas. Todos los análisis fueron realizados en el software R (R Core Team, 2020).

Datos empíricos de poblaciones naturales

Para poner a prueba empíricamente los análisis realizados con datos simulados, se compilaron estudios publicados con valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de porciones de vibrisas en pinnípedos. A partir de la información encontrada, se seleccionaron poblaciones simpátricas de *Arctocephalus gazella*, siendo un modelo de estudio adecuado ya que se han reportado diferencias en el grado de ITS debido a la disponibilidad de recursos y la intensidad de competencia inter- e intra-específica (Kernaléguen et al., 2015). Se obtuvieron datos de 10 hembras de la isla *Crozet* (46°220S, 51°400E) (Kernaléguen et al., 2015) - disponible en el repositorio DRYAD (<https://datadryad.org/>) - y dos poblaciones de hembras de la misma especie (*Cape Shirreff* - 62°28'S, 60°48'W, N = 21; *Bird Island* - 54°00'S, 38°02'W), N= 8) - disponibles en (https://data.aad.gov.au/metadata/records/ASAC_2940). El ITS fue calculado para cada población como BIC/TNW, presentando un amplio gradiente, desde 0,12 para *Crozet*, 0,29 para *Cape Shirreff* hasta 0,64 para *Bird Island*. Se analizaron diferentes poblaciones de la misma especie para evitar incluir el efecto de la especie en los modelos.

Las estimaciones de BIC, WIC y TNW, así como la evaluación de su exactitud y precisión fueron realizadas de acuerdo con los procedimientos

descritos previamente para las poblaciones simuladas. Debido al menor tamaño muestral en comparación con las poblaciones simuladas y la heterogeneidad en el número de porciones por individuo, para cada población compilada se evaluaron diferentes categorías de tamaño muestral y combinaciones (Tabla 2).

La distribución de la variable respuesta para los diferentes modelos analizados fue evaluada y seleccionada por criterio de información de Akaike (AIC) (Tabla S1), presentando el mejor ajuste para distribución log-normal. Para seleccionar los modelos, se comparó el modelo global (efectos simples e interacciones) con todos los modelos simplificados (modelos con efectos simples o menor número de interacciones), utilizando AIC ($\Delta AIC > 2$) (Crawley, 2012). En aquellos casos donde $\Delta AIC < 2$, fue seleccionado el modelo con el menor número de términos (mayor parsimonia).

Tabla 2. Para cada población se obtuvieron diferentes tamaños de muestra total (Tamaño muestral) y para cada uno de ellos se muestrearon más individuos con menos porciones vs. menos individuos con más porciones (Interindividual vs. Intraindividual), considerando el número total de individuos (i) y porciones (p) (Pob total), para las poblaciones de *A. gazella*. El ITS es estimado como BIC/TNW.

Población	Tamaño muestral	Interindividual vs. Intraindividual	Pob total (i x p)
Crozet (ITS 0,12)	12; 18; 24; 28; 32; 36; 40; 54; 60	4i3p-3i4p; 6i3p-3i6p; 8i3p-3i8p; 6i4p- 4i6p; 7i4p-4i7p; 8i4p-4i8p; 9i4p-4i9p; 8i5p-5i8p; 9i6p-6i9p; 10i6p-6i10p	275
Cape Shirreff (ITS 0,29)	24; 28; 40; 50; 60; 75; 98; 120; 150	8i3p-3i8p; 7i4p-4i7p; 10i4p-4i10p; 10i5p- 5i10p; 12i5p-5i12p; 15i5p-5i15p; 14i7p- 7i14p; 15i8p-8i15p; 15i10p-10i15p;	678
Bird Island (ITS 0,64)	15; 18; 24; 28; 32; 35; 40; 48	5i3p-3i5p; 6i3p-3i6p; 8i3p-3i8p; 7i4p- 4i7p; 8i4p-4i8p; 7i5p-5i7p; 8i5p-5i8p; 8i6p-6i8p;	105

2.4 Resultados

Poblaciones simuladas

A excepción de la población de Generalistas Extremos, para un mismo tamaño muestral, las estimaciones del valor medio y varianza de TNW para el escenario interindividual siempre fueron menores que el escenario intraindividual (Tabla 3). Esta diferencia en la media y varianza estimada entre escenarios disminuye gradualmente al aumentar el tamaño muestral total (Tabla 3; Figura 3).

En las poblaciones generalistas se observaron tres casos donde las estimaciones de varianza fueron idénticas para ambos escenarios, correspondientes a tamaños de muestra 200 y 300 (Tabla 3). La población EE presentó el mayor rango de variación de las estimaciones de TNW al considerar todos los tamaños de muestras, con valores de 0,08 a 18,1 (media = 4,6) (Figura 3.A), mientras que el menor rango de variación fue obtenido para la población GE, con valores de 3,6 a 10,7 de TNW (media = 6,4) (Figura 3.D). A excepción de la población GE, la dispersión de las estimaciones de TNW para el escenario intraindividual disminuye considerablemente a partir de 100 muestras (Tabla 3; Figura 3.A, 3.B y 3.C).

De forma general, las estimaciones de TNW tuvieron mayor exactitud y precisión respecto al TNW real para el escenario interindividual (Tabla 4; Figura 4). El modelo seleccionado para explicar la exactitud en las estimaciones de TNW (diferencia de la media de TNW estimada con el TNW real) incluyó una interacción significativa entre ITS y el escenario (Tabla 4; $p = 0,04$; Tabla S2; Figura 4. A), con una disminución de la exactitud para el escenario intraindividual a medida que el grado de ITS aumenta. Con respecto a la precisión (diferencia de la varianza estimada de TNW con la varianza del TNW real), el escenario interindividual realizó estimaciones más precisas de TNW (Tabla 4; $p = 0,01$; Tabla S3-S4; Figura 4. B), disminuyendo, para ambos escenarios, a medida que el ITS aumenta.

Tabla 3. Valores de media (\bar{x}) y varianza (S^2) de TNW para diferentes tamaños de muestra obtenidos y escenarios de asignación de muestras (interindividual (Inter) vs. intraindividual (Intra)) a partir de las 4 poblaciones simuladas. La \bar{x} y S^2 real de cada población (Poblacional) fue estimada a partir de los 1200 valores.

Poblaciones	Especialistas extremos				Especialistas intermedios				Generalistas intermedios				Generalistas extremos			
	\bar{x}		S^2		\bar{x}		S^2		\bar{x}		S^2		\bar{x}		S^2	
Tamaño muestral/ Escenario	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra	Inter	Intra
50	4,6	7,7	2,0	14,8	9,7	12,5	7,8	40,2	5,9	6,9	1,8	6,1	6,7	6,6	1,9	2,4
75	4,2	7,7	0,7	13,2	8,8	13,6	3,2	36,6	5,9	7,4	1,1	4,4	6,6	6,6	1,2	1,3
100	4,1	7,4	0,3	11,7	8,2	12,9	1,6	42,9	5,8	7,5	0,6	3,9	6,5	6,3	0,8	1,1
150	4,3	4,9	0,6	1,9	8,3	9,4	1,7	5,2	6,1	6,2	0,5	0,6	6,5	6,4	0,6	0,5
200	4,1	4,7	0,3	1,7	8,1	9,2	1,0	5,1	6,0	6,1	0,3	0,6	6,5	6,3	0,5	0,5
300	4,1	4,3	0,3	0,7	8,5	8,6	1,1	2,0	5,9	5,9	0,2	0,2	6,4	6,3	0,2	0,2
Poblacional	3,9		0,9		7,9		2,2		5,7		0,2		6,4		0,06	

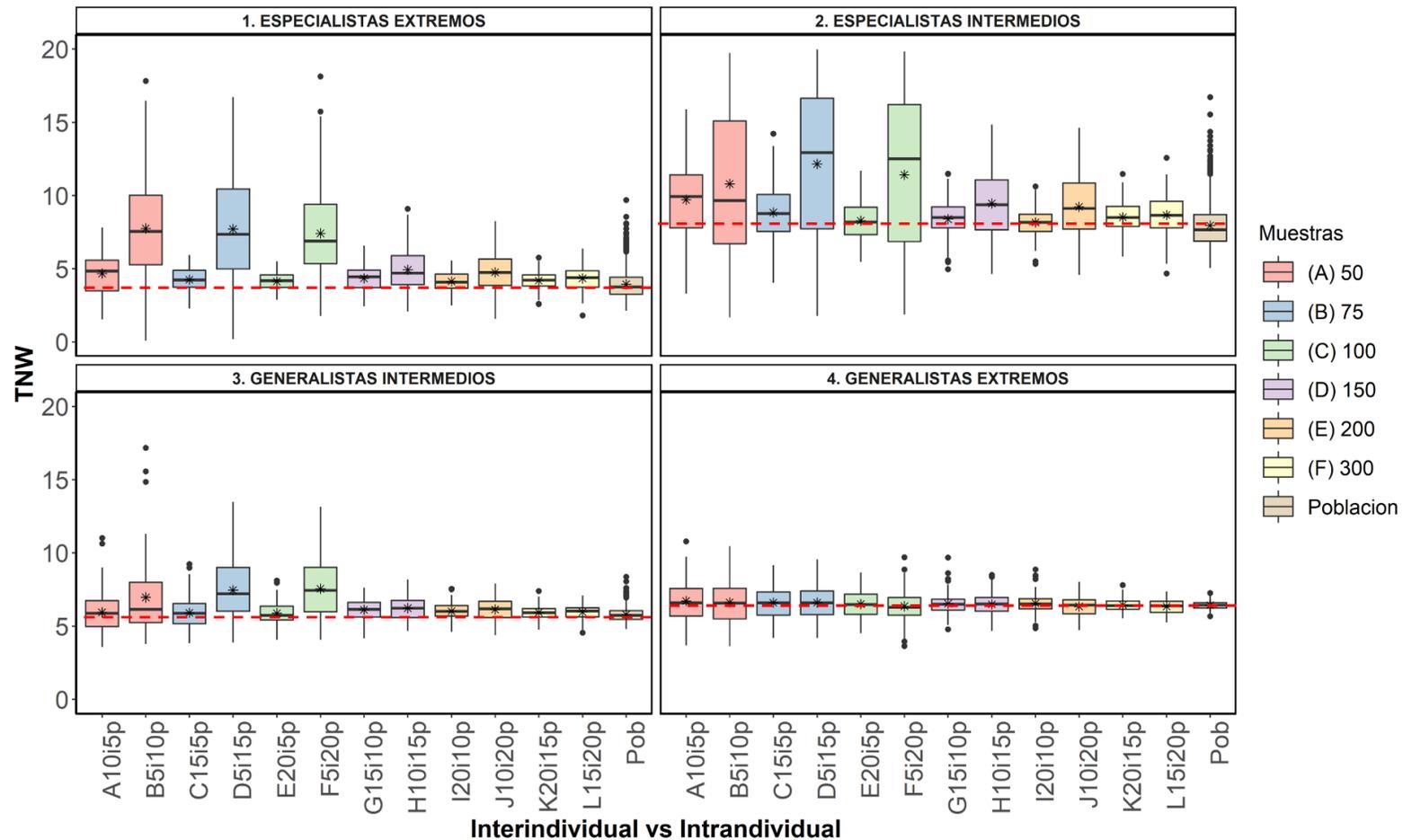


Figura 3. Amplitud de nicho isotópico poblacional (TNW) estimada para el escenario interindividual (e.g. “A10i5p”: 10 individuos cada uno con 5 porciones) y escenario intraindividual (“B5i10p”: 5 individuos cada uno con 10 porciones), con diferentes tamaños de muestras (diferentes colores) para las cuatro poblaciones simuladas. La media de TNW para cada combinación es representada por *. Línea punteada roja indica media poblacional de TNW.

Poblaciones naturales

Fueron analizadas 1058 porciones de vibrisa de *A. gazella*, con una media de 27 porciones por individuo para la población de Crozet, 32 para Cape Shirreff y 14 porciones para Bird Island. Cape Shirreff y Crozet presentaron las mayores medias (rango) para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, con valores de -20,2 (-15,5 a -24,2) y 10,64 (9,08 a 11,68), respectivamente. Bird Island presentó una media de -19,9 (-17,81 a -21,28) para $\delta^{13}\text{C}$ y 9,31 (6,6 a 17,3) para $\delta^{15}\text{N}$, siendo la población con los mayores rangos de variación para ambos isótopos.

Las estimaciones de TNW fueron más exactas y precisas al considerar el escenario interindividual (Tabla 4; Figura 4.C y 4.D). Además, se registró una interacción entre la ITS y los escenarios de asignación (Tabla 4; Tabla S7), de forma tal que a medida que aumenta el grado de ITS, el escenario intraindividual produjo estimaciones cada vez menos precisas en comparación con el escenario interindividual (Figura 4.D). La exactitud de las estimaciones disminuye en las poblaciones a medida que aumenta el ITS (Figura 4.C; Tabla 4; Tabla S5-S6).

Tabla 4. Modelos seleccionados por criterio AIC y/o parsimonia para evaluar el efecto del escenario de asignación de muestras y el grado de especialización trófica individual (ITS) en la exactitud (TNW) y precisión (VAR) de las estimaciones de TNW. * denota $p < 0,05$ (p-valores e intervalos de confianza (IC) para cada estimado son mostrados en S2, S4, S6 y S7).

Poblaciones	Modelo	Intercepto	Intraindividual		ITS
			x ITS	Escenario Intraindividual	
Simuladas	log (TNW) ~ Escenario × ITS	-2,20*	1,42*	0,41	1,43*
	log (VAR) ~ Escenario + ITS	-1,26*	-	1,21*	1,27*
Empíricas	log (TNW) ~ Escenario + ITS	-6,11*	-	1,30*	8,24*
	log (VAR) ~ Escenario × ITS	-7,20*	5,19*	0,56	12,72*

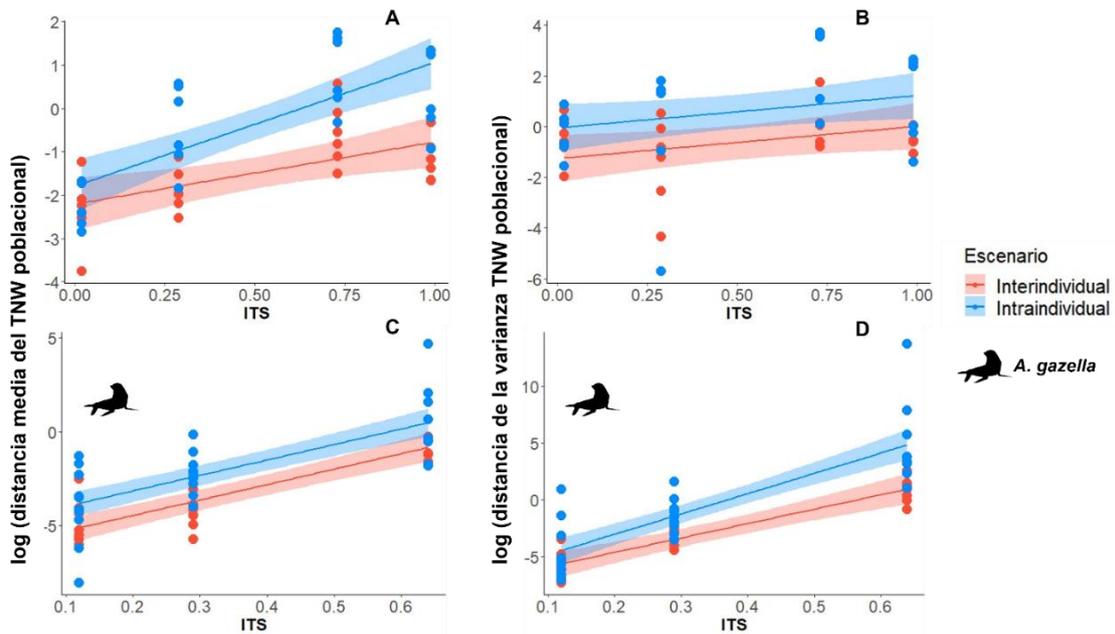


Figura 4. Exactitud (distancia media del TNW real – A) y precisión (distancia de la varianza de TNW real - B) de las estimaciones de TNW en función del grado de ITS y escenarios de asignación de muestra (interindividual vs. intraindividual) para las poblaciones simuladas EE, EI, GI, GE y para las poblaciones de *A. gazella* (exactitud – C; precisión – D) de las localidades Crozet, Cape Shirreff y Bird Island.

2.5 Discusión

Aunque se han demostrado los efectos de la variación interindividual en el TNW, aún no ha sido explorado cómo realizar la distribución del esfuerzo muestral para obtener estimaciones confiables de TNW. Este capítulo mostró que las estimaciones de TNW, para todo el gradiente de ITS analizado, tuvieron mayor exactitud y precisión en el escenario interindividual, tanto con datos simulados como empíricos. En las poblaciones simuladas, la exactitud disminuye para el escenario intraindividual a medida que incrementa la ITS. En poblaciones naturales, la misma relación entre escenario intraindividual e ITS fue encontrada para la precisión. A pesar de contar con un bajo número de poblaciones naturales para la realización de los análisis, el patrón es similar al encontrado en las poblaciones simuladas, demostrando la consistencia de los resultados.

Aquí se demostró que la asignación de un mayor número de individuos permite obtener estimaciones de TNW con menor sesgo y que al aumentar el ITS, si son asignadas más porciones, las estimaciones se alejan cada vez más del valor de TNW real. En la misma dirección, estudios que utilizan diseños

experimentales de medidas repetidas en las áreas de ecología, psicología o medicina recomiendan considerar un mayor número de bloques o individuos en detrimento de un menor número de medidas por bloque o individuos (Arend y Shafer, 2019; Kain et al. 2015). En estudios comportamentales (i.e. la estimación de la repetitividad al igual que la ITS considera la varianza inter- e intra-individual (Dall et al., 2004; Sih et al., 2004)) se ha identificado que en escenarios de mayor varianza interindividual se recomienda aumentar el número de individuos (Wolak et al., 2012). El aumento del grado de ITS poblacional está asociado con el aumento de la variación entre los individuos (van Valen, 1965) y por consiguiente, en poblaciones con mayor ITS es necesario muestrear más individuos para representar este aumento del BIC, ganando poca exactitud en las estimaciones si se prioriza el escenario intraindividual.

Varios estudios que utilizan isótopos estables para estimar el TNW o ITS han priorizado el muestreo a nivel intraindividual, pero con un bajo número de individuos (Kernaléguen et al., 2015; Rosas-Hernández et al., 2019; Zenteno et al., 2015). En algunos casos, se han analizado una menor cantidad de medidas repetidas por individuo para disminuir la autocorrelación entre las mismas (de Lima et al., 2019; Franco-Trecu et al., 2014). Además, se ha reportado que considerar menos de 10 individuos con 15 réplicas cada uno aumenta el error de muestreo en las estimaciones de ITS (Smith et al., 2015). Sin embargo, este estudio no analizó el sesgo de las estimaciones en el TNW ni fue evaluado cómo deben asignarse las muestras disponibles. Los resultados aquí presentados muestran que, a partir de 150 muestras, las diferencias en exactitud y precisión entre escenarios se reducen notoriamente. Por ejemplo, estimaciones menos sesgadas de TNW pueden ser obtenidas analizando entre 10 a 15 individuos con 15 y 10 medidas repetidas por individuo, respectivamente, lo cual está de acuerdo con los resultados obtenidos según Smith et al. (2015).

Los resultados observados, tanto para las poblaciones simuladas como naturales, apoyan las hipótesis propuestas y demuestran un patrón global. No obstante, los resultados no son idénticos, ya que la interacción entre escenario e ITS se observó para la exactitud en poblaciones simuladas y para la precisión en poblaciones naturales. A la fecha, son escasos los estudios sobre hábitos tróficos que poseen un alto número de individuos con suficiente número de

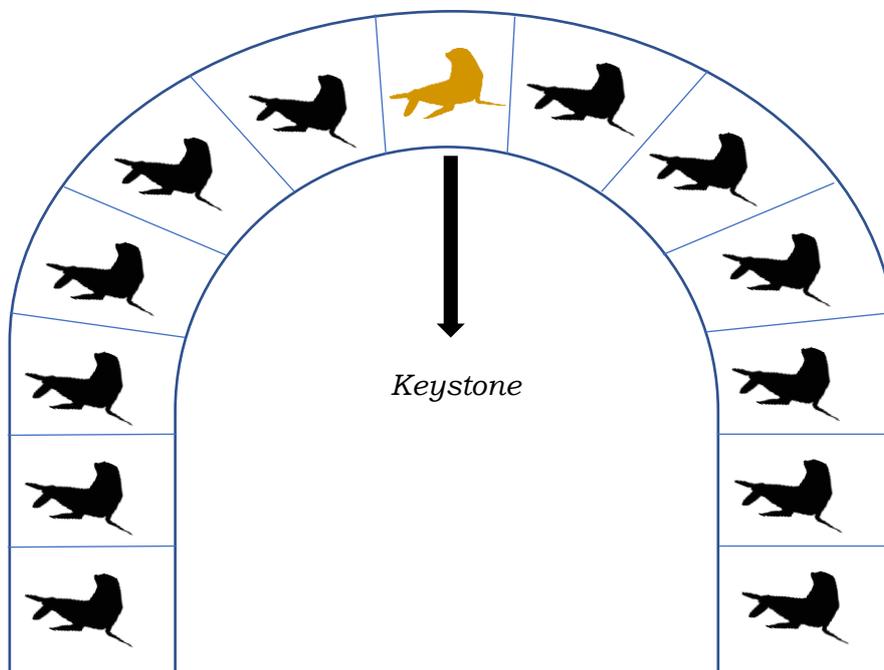
réplicas por individuo (Smith et al., 2015b; Newsome et al., 2015; Walters et al., 2020), y en general los datos isotópicos no se encuentran disponibles en repositorios online para evaluar diferentes hipótesis sobre asignación de muestras. Esto limitó el número de poblaciones encontradas para representar el gradiente de ITS evaluado en este estudio, ya que no se contó con poblaciones de ITS >70.

En general, al momento de realizar un muestreo para estudios de hábitos alimenticios se desconoce *a priori* el grado de especialización trófica de las poblaciones. En este contexto, el patrón global encontrado es relevante ya que muestra que independiente del grado de ITS de las poblaciones a ser analizadas, siempre será mejor considerar más individuos que porciones en las estimaciones de TNW. Además, existen cambios temporales en la ITS debido a variaciones en la dieta de los individuos debido a la oportunidad ecológica, competencia inter e intraespecífica o factores climáticos a lo largo del tiempo (Cárdenas-Alayza et al., 2022; de Lima et al., 2022). Ante esta situación, nuevamente, nuestro aporte metodológico es importante, ya que se continúa aconsejando priorizar individuos en vez de porciones, aunque existan variaciones temporales en el grado de ITS de las poblaciones.

Finalmente, se destaca que la contribución realizada en este capítulo no está limitada a un grupo animal o a un tipo específico de tejido, sino que puede ser aplicada a diferentes estudios donde se utilicen medidas repetidas por individuo para estimar el TNW, ya sea por eventos de captura y recaptura (Manlick et al., 2021), muestreo de un mismo tejido a lo largo del tiempo (Noble et al., 2019) o tejidos con diferentes tasas de recambio (Costa-Pereira et al., 2017). Algunos ejemplos donde estos resultados, en caso de que la variación isotópica sea generada principalmente por aspectos tróficos, pueden ser aplicados refieren a estudios de consistencia trófica temporal en poblaciones de tortugas (Zanden et al., 2010), seguimiento de dieta en elefantes (Cerling et al., 2009) o la especialización individual y su relación con competencia en mamíferos de pequeño porte (Sheppard et al., 2018). Se concluye que, al contar con determinado número de muestras total, se debe prestar atención a cómo serán asignadas esas muestras para obtener estimaciones con el menor sesgo posible. Esto puede tener implicaciones directas en el esfuerzo de

procesamiento de muestras por individuo en laboratorio y la conservación de réplicas para futuros estudios.

Heterogeneidad en la contribución individual al nicho trófico poblacional



RESUMEN

Los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ permiten estimar la amplitud del nicho total (TNW) bidimensionalmente, representando la diversidad isotópica total de los recursos consumidos por los individuos de la población. La varianza interindividual (BIC) incorpora la heterogeneidad entre los individuos, mientras que la varianza intraindividual (WIC) incorpora el rango de recursos de cada individuo. El TNW emerge de la suma de ambos componentes de varianza. El objetivo de este capítulo fue evaluar el impacto de los nichos individuales en el TNW. Fueron utilizados los valores isotópicos de vibrisas de dos especies de pinnípedos, *Otaria flavescens* (n=18) y *Arctocephalus australis* (n=20). El TNW fue estimado por medio de *GLMMs* y el impacto de cada individuo fue calculado como la diferencia entre el TNW al remover el individuo y el TNW con todos los individuos (ΔTNW). Se estimaron tres propiedades del nicho individual: la amplitud (área), la ubicación (central o periférica) y la orientación de nicho, estas dos últimas con relación al nicho poblacional. El ΔTNW de los individuos fue evaluado en función de las propiedades de su nicho con *GLMs*. Encontramos 26 individuos que generan la expansión del TNW y 12 que generan su contracción. Sin embargo, apenas 7 individuos presentaron un impacto desproporcional con relación al resto de los individuos (>5% de cambio). Se encontró que, los individuos de *O. flavescens* con nichos de mayor amplitud y ubicados próximos al centroide poblacional promueven la contracción del TNW mientras que individuos con mayor amplitud y alejados del centroide poblacional promueven la expansión del TNW ($p=0,02$). Para *A. australis*, la ubicación de nicho individual (nicho más próximo o alejado del centroide poblacional) fue un atributo importante que explica el ΔTNW . Se concluye que un bajo número de individuos en las poblaciones de otáridos son los que generan un impacto desproporcional en el TNW, denominados individuos clave.

Palabras claves: variación intra e interindividual; isótopos estables; individuos clave

3.1 Introducción

La existencia de heterogeneidad en los hábitos tróficos entre los individuos dentro de una población, comúnmente denominada especialización trófica individual (ITS), ha sido ampliamente reportada en múltiples *taxa* en los últimos veinte años (Bolnick et al., 2003). Cuando los individuos consumen un rango acotado de recursos comparados a la población son considerados especialistas, mientras que los individuos que consumen gran parte de los recursos que consume la población en su conjunto son generalistas (Bolnick et al., 2003). El nicho trófico de una población es influenciado por la heterogeneidad individual en los hábitos alimenticios, ya que la inclusión de nuevos recursos a la dieta individual afecta al nicho poblacional (Roughgarden, 1972; van Valen, 1965). Por lo tanto, enfocar la atención en los nichos tróficos individuales y en su diversificación es fundamental para comprender las características de los nichos tróficos a nivel poblacional. La variación en la amplitud de nicho poblacional tiene implicaciones ecológicas importantes como la modificación de sobreposición trófica entre especies, la modificación de la intensidad de la competencia interespecífica o la coexistencia de especies en las comunidades (van Valen, 1965; Bolnick et al. 2010; Costa-Pereira & Araújo, 2022).

El TNW puede ser estimado a partir de dos fuentes de variación: la asociada a la diversidad de recursos consumidos por cada individuo (WIC - componente intraindividual) y la asociada a las diferencias en el consumo de recursos entre individuos (BIC - componente interindividual) (van Valen, 1965). Sin embargo, al estimar estos componentes como medias de las amplitudes individuales y las distancias entre los individuos, respectivamente, si existen aportes diferenciales de ciertos individuos al nicho poblacional, no serán detectados o serán diluidos. Considerando la diversidad trófica entre los individuos, ya sea por la diversidad de recursos consumidos como por el uso de recursos raros o exclusivos, es esperable que algunos de ellos tengan un impacto diferencial en el nicho trófico de la población (Figura 1).

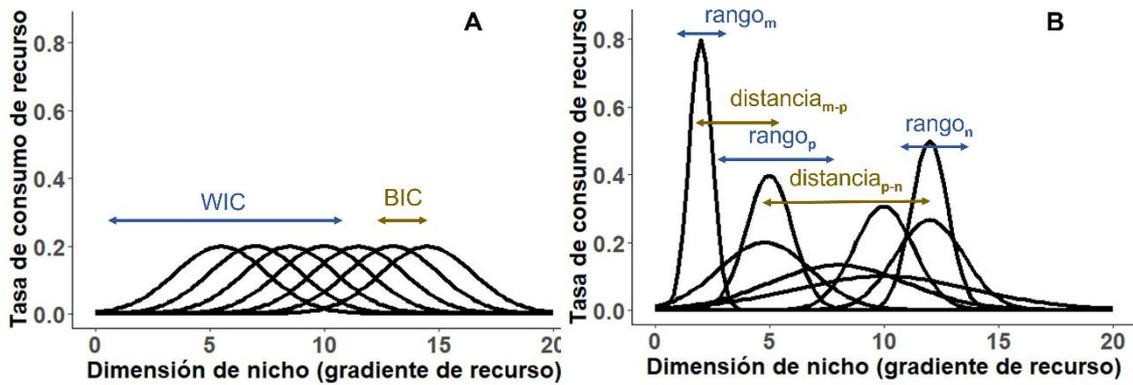


Figura 1. La heterogeneidad presente a nivel intra- e inter-individual produce impactos diferentes de cada individuo en el nicho trófico poblacional. (A) En una visión tradicional, se utiliza una media general de la variación intraindividual (WIC) e interindividual de la dieta (BIC) a nivel poblacional, asumiendo que todos los individuos realizan un aporte similar a la estimación de ambos componentes. (B) Sin embargo, en poblaciones naturales, algunos individuos consumen una mayor diversidad de recursos (rango), considerados generalistas, mientras que otros consumen solamente algunos recursos del total disponible, denominados especialistas. Ante este gradiente de amplitudes de nichos individuales y de distancias entre ellos, es esperable que algunos individuos realicen un aporte diferencial al BIC y WIC, impactando directamente el TNW.

El nicho trófico puede ser representado a través del nicho isotópico en un δ -espacio bidimensional con las firmas isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, brindando información sobre el origen de los recursos y su posición trófica, respectivamente (Newsome et al., 2007). Las elipses estandarizadas son la métrica más utilizada como indicadora del nicho isotópico (Jackson et al., 2011), ya que permiten estimar una serie de atributos, tales como la amplitud del nicho isotópico individual y poblacional (TNW), la ubicación del nicho individual (distancia entre el centroide poblacional e individual) y la orientación del nicho individual (medida como la diferencia entre el ángulo formado por el eje principal de la elipse individual y el eje x, respecto al formado por el nicho poblacional).

La idea de que ciertos individuos tienen impactos diferenciales en patrones observados a nivel poblacional ha sido reportada en estudios comportamentales y epidemiológicos (Arbilly, 2018; Modlmeier et al., 2014). Sin embargo, en los estudios sobre ecología trófica esta idea ha sido muy poco explorada (Start, 2018). El estudio de la existencia y proporción de estos individuos en la población es importante ya que además de promover la expansión o contracción del TNW pueden alterar el grado de ITS y la magnitud de las interacciones ecológicas debido a los cambios en la sobreposición trófica

entre especies. La diversidad isotópica de recursos consumidos por un individuo afecta la amplitud de su nicho y la identidad isotópica de los recursos (e.g., presas raramente consumidas por otros individuos en la periferia del nicho poblacional) afecta su ubicación con relación a la población (Roughgarden, 1972; Pianka, 2011). Además, debido a la naturaleza multidimensional del nicho, la inclusión de dos o más dimensiones permite capturar la orientación de nicho, resultando en una representación más completa sobre la variación interindividual en el consumo de recursos (Ingram et al., 2018; Pianka, 2011). Los individuos pueden tener similar amplitud y ubicación de nicho, pero diferir en su orientación, ya que utilizan diferentes combinaciones de recursos dentro del espacio multidimensional.

La diversidad de recursos consumidos por un individuo afecta la amplitud de su nicho, ya que individuos con hábitos tróficos generalistas presentan una mayor amplitud de nicho que aquellos individuos especialistas (Pianka, 2011). Existen evidencias contrastantes acerca de las consecuencias del grado de especialización de los individuos en su eficacia biológica, ya que ha sido reportado que tanto individuos generalistas como especialistas pueden verse beneficiados (Costa-Pereira et al., 2019; Hooker et al., 2017). Individuos generalistas que poseen nichos isotópicos con mayor amplitud presentan ventajas en su eficacia biológica ante disturbios antrópicos al ser capaces de cambiar rápidamente sus recursos preferidos (Navarro-López et al., 2014). A su vez, en otros casos, individuos especialistas que consumen recursos exclusivos o raros en la población pueden presentar una mayor eficacia biológica debido al menor gasto energético asociados a la captura y digestión de presas (Patrick & Weimerskirch, 2014). Las variaciones en los hábitos alimenticios que generan diferencias en los atributos de los nichos individuales son la materia prima de la selección natural, la cual puede generar variaciones en la eficacia biológica de los individuos dentro de una población (Costa-Pereira et al., 2019; Pagani-Núñez et al., 2015). Esta heterogeneidad interindividual puede tener importantes implicaciones ecológicas ya que puede afectar las estimaciones de TNW y el grado de ITS (Tinker et al., 2008), o la estabilidad y resiliencia de la población ante disturbios (Lomnicki, 1978).

En este capítulo se evalúa el impacto diferencial de los individuos en el TNW, utilizando valores isotópicos de vibrisas (tejido de crecimiento continuo) de dos poblaciones de otáridos simpátricas (*Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*). Para eso, se identificaron los individuos con mayor contribución al TNW y se midieron los atributos del nicho individual que se relacionan y explican la presencia de este impacto diferencial. Se desarrolló un abordaje cuantitativo para calcular el impacto de cada individuo en el TNW al ser removido de la población (Ver Metodología).

3.2 Objetivos e hipótesis

Objetivos

1. Evaluar el impacto diferencial de diversos atributos de los nichos isotópicos individuales en la amplitud de nicho isotópico poblacional (TNW)
2. Evaluar la relación entre la especialización a nivel individual (medida como la amplitud de nicho individual) y la condición corporal de los individuos (como proxy de eficacia biológica).

Hipótesis

1. Los individuos tienen un impacto desproporcional en el TNW de acuerdo con los atributos de sus nichos individuales (Figura 2). Este impacto es mayor cuando el nicho individual (i) tiene una mayor amplitud, (ii) se encuentra más alejado del centroide poblacional y/o (iii) se diferencia más en su ángulo de orientación con respecto al ángulo de orientación del nicho poblacional (Figura 2 A-C). En tal sentido, se espera que, al remover individuos con esos atributos, el TNW se contraiga, debido a la disminución de la variación interindividual e intraindividual.
2. Debido a la dependencia del contexto ecológico (e.g. disponibilidad de recursos, grados de competencia) (Costa-Pereira et al., 2017; Svanbäck & Bolnick, 2007) y la existencia de evidencias contrastantes sobre la relación entre la amplitud de nicho individual y su condición corporal, este capítulo buscará aportar nuevas evidencias empíricas, explorando esta relación sin predicciones específicas.

3.3 Metodología

Modelo de estudio

Se utilizaron como modelo de estudio dos poblaciones simpátricas de pinnípedos, el lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) y el león marino sudamericano (*Otaria flavescens*), que habitan Isla de Lobos (35°01'S, 54°50'W), Uruguay. La región es caracterizada por un intercambio dinámico de aguas dulces y saladas debido a la conjunción del Río de la Plata y el Océano Atlántico, así como la confluencia de las corrientes Brasil-Malvinas. Estos dos factores generan una mayor disponibilidad de nutrientes y una alta productividad en la región (García-Alonso et al., 2019; Ortega & Martínez, 2007).

Las poblaciones de *A. australis* y *O. flavescens* de las costas uruguayas poseen hábitos generalistas, y si bien consumen recursos similares (Franco-Trecu et al., 2013; Naya et al., 2002), se diferencian en sus áreas de alimentación y presas principales (Franco-Trecu et al., 2014; Riet-Sapriza et al., 2013). Las poblaciones estudiadas son un modelo de estudio adecuado para evaluar los objetivos propuestos ya que las mismas están compuestas por individuos que presentan un amplio rango de variación en su amplitud de nicho isotópico individual, y por tanto, se espera que realicen distintos aportes al TNW (Franco-Trecu et al., 2014). Se utilizaron las vibrisas para estimar BIC, WIC y TNW ya que por ser un tejido inerte de crecimiento continuo permiten obtener una información detallada de la dieta de cada individuo en una ventana temporal de 2 a 3 años (McHuron et al., 2019).

Colecta y procesamiento de muestras

Entre 2009 y 2012 se colectaron vibrisas de 18 hembras de *O. flavescens* y 20 hembras de *A. australis*. Los individuos fueron capturados y anestesiados de acuerdo (Katz et al., 2019). Todos los individuos fueron pesados y se tomaron medidas morfométricas (largo, perímetro axilar). De cada individuo se extrajo una vibrisa para el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Los procedimientos realizados fueron aprobados por el comité de ética en

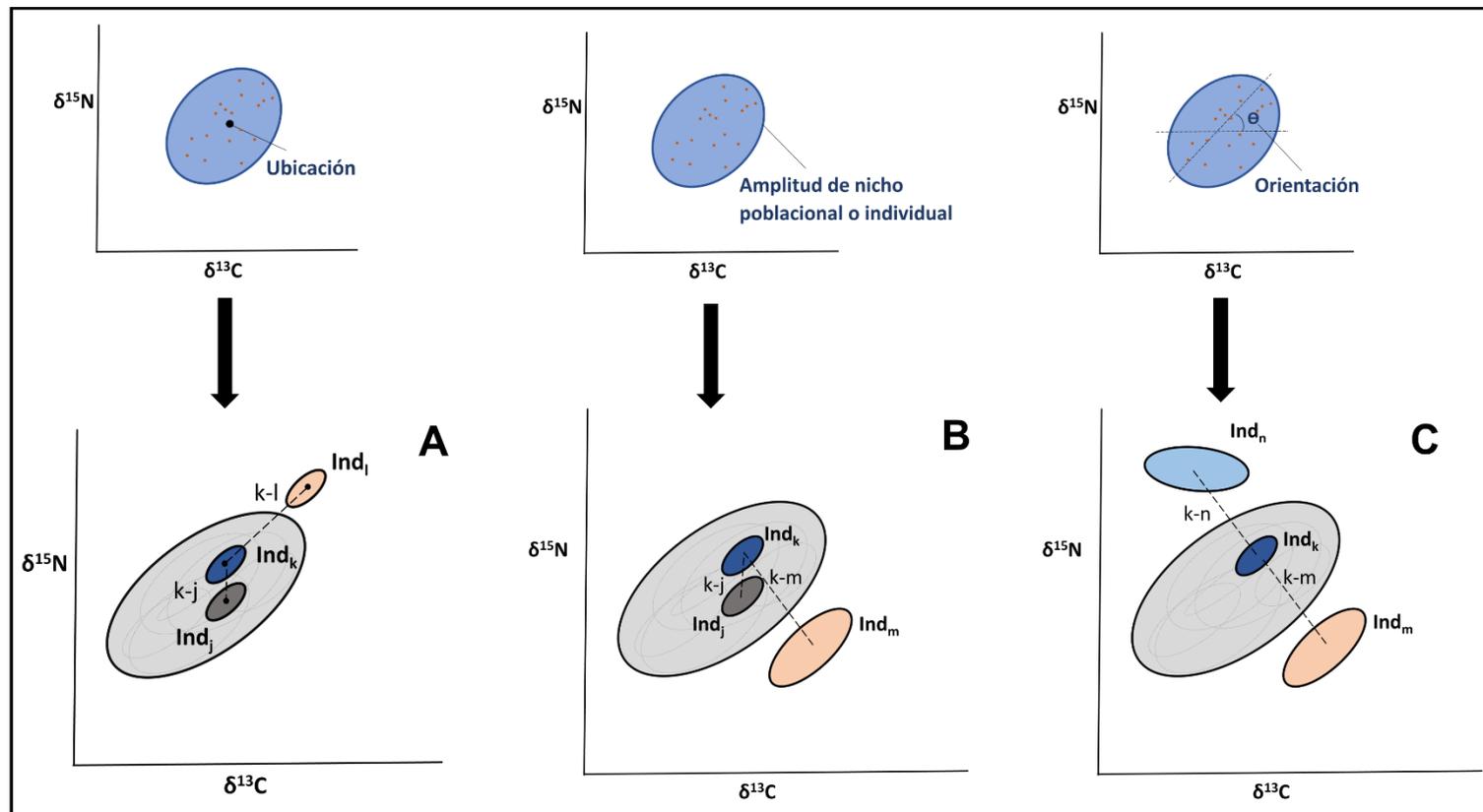


Figura 2. Representación de los atributos de los nichos individuales (amplitud, ubicación y orientación del nicho individual) utilizados en este capítulo para evaluar su impacto en el nicho poblacional (TNW). La amplitud de nicho isotópico poblacional (TNW) se representa como la elipse gris claro en los paneles A, B y C. Elipses azul, gris oscuro, salmón y celeste en los paneles A, B y C representan nichos isotópicos individuales con distintas configuraciones de atributos. En este capítulo las hipótesis son las siguientes: (A) Individuos más alejados del núcleo isotópico (k-j vs. k-l) o (B) con una amplitud mayor (k-j vs. k-m) tienen un impacto desproporcional en el TNW. A su vez, (C) individuos con la mayor diferencia en la orientación de elipse también tendrán un impacto desproporcional en el TNW con relación a los individuos que tienen similar amplitud y ubicación, pero con una orientación de elipse equivalente al nicho poblacional (k-m vs. k-n).

Experimentación Animal de la Universidad de la República de Uruguay (permisos 572/2008 y 1022/2010).

Las vibrisas fueron tratadas de acuerdo a Franco-Trecu et al. (2014). Los análisis de abundancias relativas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron realizados con espectrómetro de masa de flujo continuo en el *Center for stable isotope* de la *University of New México*, Albuquerque, Nuevo México. Los valores isotópicos fueron convertidos a la notación convencional delta (δ) en partes por mil (‰), de acuerdo con la siguiente relación $\delta X = [(R/R_{st}) - 1] \times 1,000$, donde X corresponde a $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$, R es la razón isótopo pesado-liviano de la muestra ($\delta^{15}\text{N}/\delta^{14}\text{N}$ o $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$) y R_{st} es la razón de isótopos standard de referencia, siendo N_2 atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$ y Pee Dee Belemnita para $\delta^{13}\text{C}$.

Análisis de datos

Por medio de un abordaje multidimensional, considerando $\delta^{15}\text{N}$ como variable respuesta, $\delta^{13}\text{C}$ como variable explicativa y la identidad de los individuos como factor aleatorio (Ingram et al., 2018), se estimaron los componentes de varianza WIC y BIC con modelos lineales generalizados mixtos (*GLMMs*) del paquete *MCMglmm* (Hadfield, 2010). La utilización de esta metodología no tiene por finalidad evaluar la variable respuesta en función de variables explicativas, sino que su objetivo es obtener las matrices de varianza y covarianza de BIC y WIC utilizando dos dimensiones del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de forma simultánea. A partir de la suma de BIC y WIC se estimó el TNW. El impacto de cada individuo se cuantificó como la diferencia (ΔTNW) entre el TNW con todos los individuos (TNW_Q) y el TNW al remover el individuo n (con todos sus valores isotópicos) (TNW_{Q-n}). Los valores de ΔTNW fueron generados a partir de los valores de ΔBIC y ΔWIC . Valores positivos de ΔTNW representan individuos que promueven el aumento del TNW_Q al estar presentes en la población, mientras que valores negativos representan individuos que promueven la contracción del TNW_Q (Figura 3).

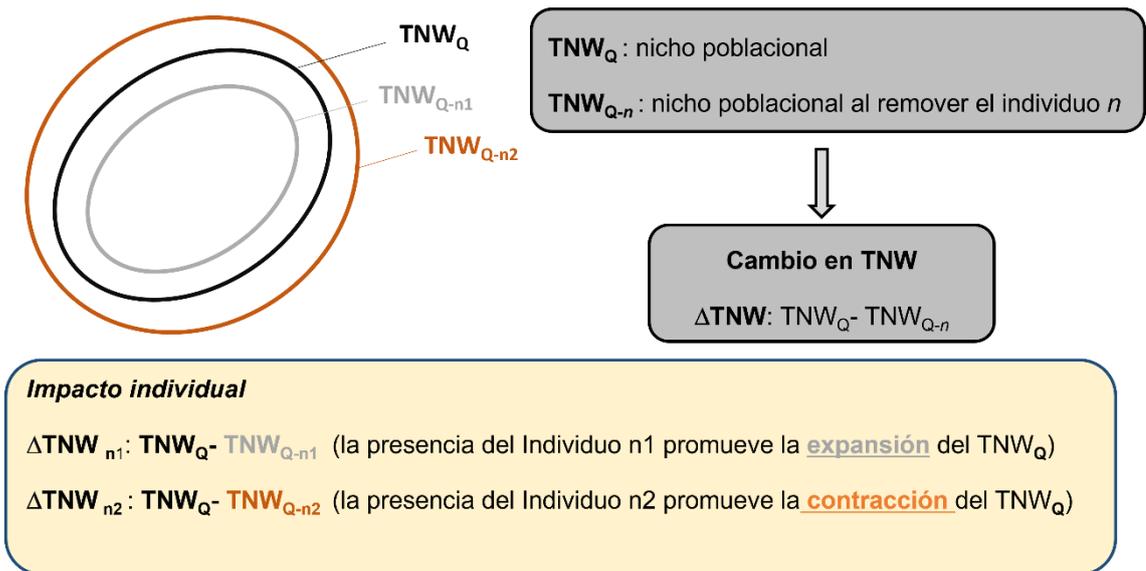


Figura 3. Ejemplificación de los cambios en la amplitud de nicho poblacional provocados por la remoción de individuos en la población: valores positivos de ΔTNW representan individuos que promueven la expansión del nicho poblacional cuando presentes, mientras que valores negativos representan individuos que promueven la contracción del nicho poblacional.

Como el nicho fue modelado en un espacio isotópico bidimensional ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), los nichos individuales y el nicho poblacional fueron representados por elipses estandarizadas abarcando el 95% de los datos. Para esto, fue utilizado el paquete SIBER (Jackson et al., 2011), donde se estiman los intervalos de confianza al 95% de los valores isotópicos de C y N a través de cadenas de Markov Monte Carlo. A partir de las elipses estimadas se calcularon tres atributos de los nichos individuales. La amplitud de nicho de cada individuo fue estimada a través del índice de nicho individual (*Relative Individual Niche Index - RINI*), el cual representa la proporción de área que aporta cada individuo al área total ocupada (TNW) (Sheppard et al., 2018). Para calcular el RINI, se procedió a estimar las elipses individuales, donde la unión del contorno externo de las mismas representa el área total poblacional (aproximación al TNW), utilizando la función *SiberKapow* del paquete SIBER (Jackson et al., 2019). Luego, la razón entre el área de nicho individual y el área total poblacional resulta en un valor de amplitud relativo para cada individuo. La ubicación del nicho individual con respecto al TNW se obtuvo a partir de la distancia euclidiana entre el centroide de la elipse individual y el centroide de la elipse poblacional. Por último, para la orientación, se calculó el ángulo de orientación de cada elipse individual como el

ángulo formado entre el eje mayor de la elipse y el eje X como referencia, utilizando la función *FeatureAxis* del paquete *SpatialVx* en R (Baddeley & Turner, 2014). El mismo procedimiento fue realizado para la elipse poblacional (TNW). Así, la orientación de ángulo de nicho individual relativa fue calculada como la diferencia entre el ángulo de orientación de la elipse individual y la elipse poblacional.

El efecto de los atributos del nicho individual en el nicho poblacional se evaluó mediante modelos lineales. Se evaluó el Δ TNW en función de los atributos previamente detallados: amplitud, ubicación y orientación, así como todos los pares de interacciones dobles entre atributos. El tamaño de muestra del análisis fue 18 para *O. flavescens* y 19 para *A. australis*, donde en cada población los individuos poseen un valor de cambio en el TNW al removerlo de la población asociado a sus atributos de nicho individual. La condición corporal de las hembras fue calculada como los residuales de la regresión entre peso y largo total a través del método de mínimos cuadrados (Peig & Green, 2010). Posteriormente, el efecto de la amplitud de nicho individual (aproximación al grado de especialización de un individuo) sobre la condición corporal de las hembras (como proxy del fitness) se evaluó por medio de modelos lineales. Se obtuvo un valor por individuo, donde cada uno de ellos presentó un valor de condición corporal asociado a la amplitud de su nicho individual. Los análisis fueron realizados para cada población por separado.

Para todos los valores de Δ TNW se le adicionó el valor 0,07, transformando la variable respuesta con la finalidad de eliminar los valores negativos y evaluar su ajuste a diferentes distribuciones de probabilidad. De esta forma, valores positivos se encuentran por encima de 0,07 (expansión del TNW) y negativos por debajo de 0,07 (contracción del TNW). La distribución de la variable respuesta para las dos poblaciones analizadas fue evaluada y seleccionada por criterio de información de Akaike (AIC) (Tabla S10), presentando el mejor ajuste para distribución log-normal. Para todos los modelos lineales se comprobaron los supuestos de normalidad (test *Shapiro-Wilks*) y homogeneidad de varianza (test *Breusch-Pagan*). En todos los casos, se comenzó por el modelo completo, y se fue simplificando paso a paso, eliminando las variables no significativas. Para seleccionar los modelos, se comparó el

modelo global (efectos simples e interacciones) con todos los modelos simplificados (modelos con efectos simples o menor número de interacciones), utilizando AIC ($\Delta AIC > 2$) (Crawley, 2012). En aquellos casos donde $\Delta AIC < 2$, fue seleccionado el modelo con el menor número de términos (mayor parsimonia). Se realizó el análisis de residuales para los modelos seleccionados. Todos los análisis fueron realizados en R (R core team, 2020).

3.4 Resultados

Fueron analizadas 1234 muestras de vibrisas, con una media de 23 porciones por individuo para *O. flavescens* y 15 porciones para *A. australis*. Los valores isotópicos de *A. australis* presentaron un mayor rango de variación (-19.1 a -13.5 para $\delta^{13}C$ y 14 a 20.4 para $\delta^{15}N$) en comparación con *O. flavescens* (-15.9 a -12.2 para $\delta^{13}C$ y 18 a 21.9 para $\delta^{15}N$). Además, los valores medios de $\delta^{13}C$ fueron más bajos para *O. flavescens* (media = -13.3; SD = 0.4) en comparación con *A. australis* (media = -15.2; SD = 0.5), pero lo opuesto ocurrió para la media de $\delta^{15}N$ (media = 17.7; SD = 1.1 para *A. australis*; media = 20.1; SD = 0.4 para *O. flavescens*).

Se observó que 14 individuos de *A. australis* promovieron la contracción del TNW mientras que 6 individuos promovieron su expansión. Para *O. flavescens*, se observaron 12 individuos que promovieron la contracción del TNW y 6 individuos que promovieron su expansión (Figura 4). Los valores de ΔTNW , ΔBIC , ΔWIC para ambas poblaciones son presentados en las tablas S8 y S9 (Material Suplementario). Individuos que promueven la expansión del TNW presentaron mayor media de ΔTNW que los individuos que contraen el TNW en *A. australis* (media = 4,5; SD = 2,9) y *O. flavescens* (media = 7,1; SD = 6,8). Además, estos individuos que promueven el aumento del TNW presentaron mayor rango de variación de ΔTNW , con porcentajes de cambio de 0,6% a 8,5% para *A. australis* y 1,4% a 19,3% para *O. flavescens*. Se observaron cuatro individuos (rankeados de 1 a 4; Figura 4) de *O. flavescens* y cinco de *A. australis* (rankeados de 1 a 5; Figura 4) con ΔTNW mayores al 75% del total de la población.

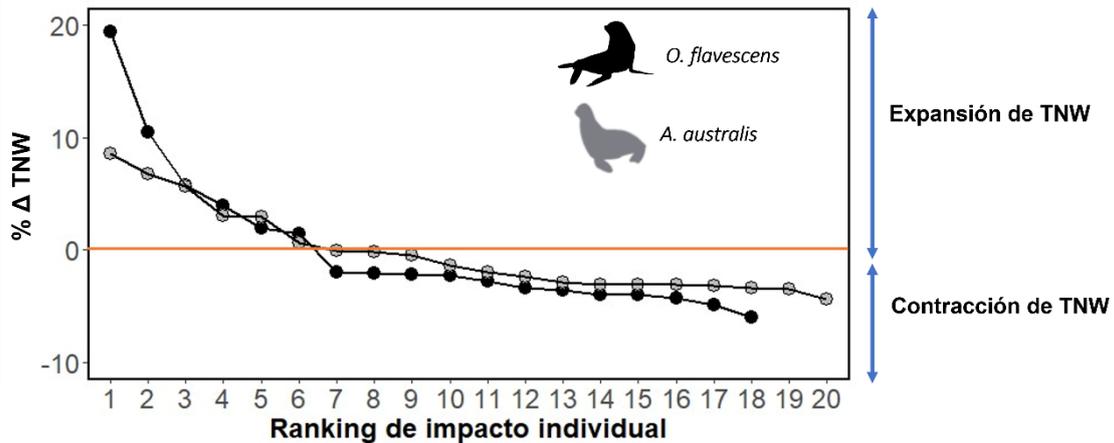


Figura 4. Δ TNW promovido por los individuos de la población (impacto individual) para dos poblaciones de hembras de otáridos. Línea horizontal naranja indica valor 0 de impacto. Valores positivos de Δ TNW indican individuos que promueven la expansión de nicho y valores negativos individuos que promueven la contracción de nicho.

La orientación, amplitud y ubicación del nicho individual, así como la interacción entre las 2 últimas tuvieron un efecto significativo en el Δ TNW para *O. flavescens* (Tabla 1; $R^2 = 0,97$; Tabla S11-S12). Los nichos individuales con mayor amplitud y a su vez ubicados lejos del centroide poblacional provocan el aumento del TNW y aquellos con mayor amplitud, pero ubicados próximos al centroide poblacional provocan la contracción del TNW (Figura 5A). Por otro lado, individuos con una orientación de nicho similar a la del nicho poblacional promueven la expansión del TNW. En cambio, individuos con una orientación de nicho muy diferente de la poblacional promueven la contracción del TNW (Figura 5B). Para *A. australis*, la ubicación del nicho individual tuvo un efecto significativo en el Δ TNW (Tabla 1; $R^2 = 0,51$; Tabla S13-S14). Los individuos con nichos ubicados en la región central del nicho isotópico poblacional contraen el TNW, mientras que los individuos ubicados lejos del centroide poblacional generan el aumento del TNW (Figura 6).

La amplitud de nicho individual, como aproximación al grado de especialización individual, no tuvo un efecto significativo en la condición corporal de las hembras, ni en *A. australis* ($p = 0.2$) ni en *O. flavescens* ($p = 0.5$).

Tabla 1. Modelo seleccionado para cada población. Efectos de la amplitud, ubicación y orientación del nicho individual en el Δ TNW. * denota $p < 0.05$ (p-valores e intervalos de confianza (IC) para cada estimado son mostrados en S12, S14).

Población	Modelo	Intercepto	Amplitud			
			x	Amplitud	Ubicación	Orientación
<i>O. flavescens</i>	$\log(\Delta\text{TNW})$ ~ amplitud x ubicación + orientación	-2,44	5,08	-1,95	-0,52*	-0,00*
<i>A. australis</i>	$\log(\Delta\text{TNW})$ ~ ubicación	-3,26*	-	-	0.70*	-

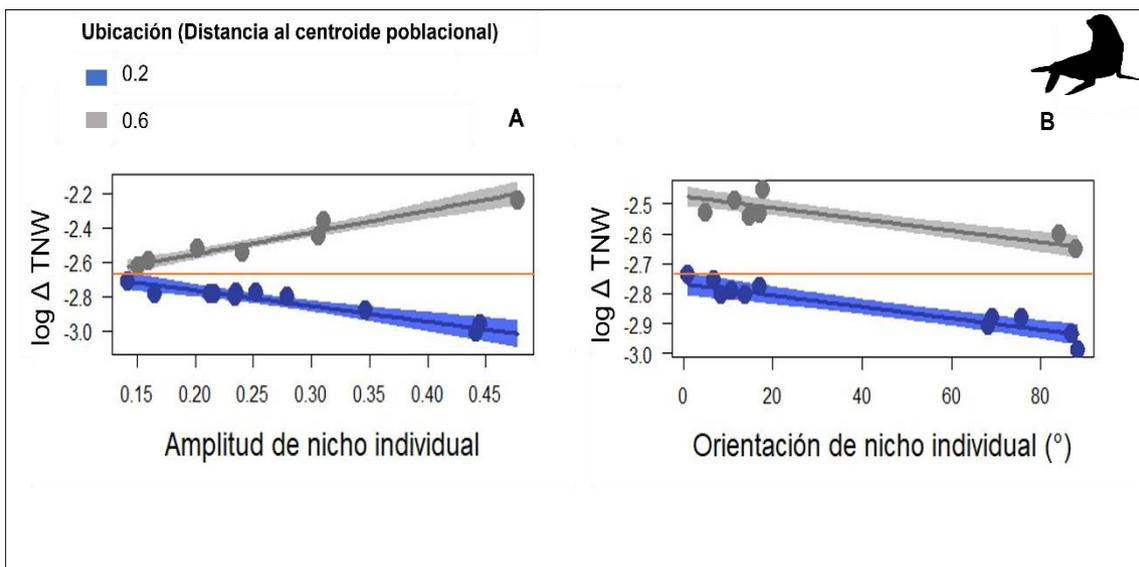


Figura 5. Efectos de la amplitud, ubicación y orientación del nicho individual en el cambio de TNW (Δ TNW) para *O. flavescens*: (A) interacción entre amplitud y ubicación de nicho individual; (B) Efectos de la orientación en función de la ubicación del nicho individual. Línea horizontal naranja indica ausencia de cambio en TNW. Valores por encima de la línea representan aumento de TNW y por debajo contracción del TNW.

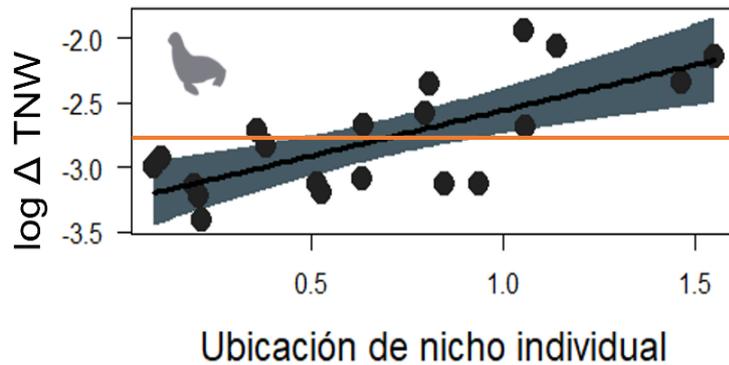


Figura 6. Efectos de la ubicación del nicho individual en el Δ TNW para *A. australis*. Línea horizontal naranja indica ausencia de cambio en TNW. Valores por arriba de esta línea representan aumento de TNW y por debajo contracción del TNW.

3.5 Discusión

Los diversos factores que pueden generar variaciones en el TNW han interesado a los ecólogos desde hace más de cincuenta años (MacArthur & Levins, 1967; Roughgarden, 1972; van Valen, 1965). Sin embargo, estudios sobre ecología trófica aún no han abordado explícitamente cuáles son los impactos de los atributos del nicho individual sobre el nicho poblacional y las interacciones bióticas intra- e inter-poblacional. En este capítulo, se encontró que solamente un bajo número de individuos tienen un impacto desproporcional en el TNW, mientras que la mayoría genera un impacto bajo o redundante. Estos resultados enfatizan la importancia del nivel de organización biológica en el cual debemos poner la lupa, al demostrar la existencia de un efecto diferencial entre los individuos en el TNW. En este sentido, a partir de los resultados aquí presentados se plantea realizar una analogía conceptual con el término especies clave a nivel comunitario y aplicarlo a nivel individual-poblacional. Las especies clave al ser removidas de la comunidad producen cambios desproporcionales en la abundancia de especies, la estructura comunitaria y las funciones ecosistémicas (Brose et al., 2005; Hale & Koprowski, 2018; Jordán, 2009; Paine, 1969). Así, este capítulo realiza una primera propuesta de existencia de individuos clave para el nicho isotópico desde una perspectiva trófica, los cuales

al ser removidos producen un impacto desproporcional en el TNW. Antecedentes han reportado los efectos de estos individuos en diversos procesos poblacionales. Por ejemplo, la remoción de individuos clave disminuye el éxito reproductivo del grupo o pueden adquirir gran parte de los recursos disponibles interfiriendo en las interacciones intraespecíficas cuando están presentes (Barrette & Vandal, 1986; Sih et al., 2012; Watters & Sih, 2005). Junto a las evidencias existentes, los resultados presentados invitan a generar mayor cantidad de evidencia en esta línea para aportar al desarrollo de un marco conceptual que explicita la existencia de individuos clave y su frecuencia en las poblaciones, especialmente para estudios de ecología trófica.

La utilización de isótopos estables para evaluar aspectos tróficos se basa en una premisa principal: la variación isotópica de las porciones de vibrisa analizadas representa la variación trófica de los individuos. Por tanto, es importante el conocimiento biológico del modelo de estudio con relación a las posibles fuentes generadoras de variación isotópica. En tal sentido, para las poblaciones aquí evaluadas se ha reportado que *A. australis* utiliza áreas de alimentación alejadas de la costa mientras que *O. flavescens* suele utilizar áreas próximas de la costa (Franco-Trecu et al. 2012). Esta segregación espacial en las áreas de forrajeo se relaciona con diferencias en las presas consumidas, siendo demostrada una relación entre los valores isotópicos de C y N de los individuos y sus presas (Franco-Trecu et al. 2013). Resultados similares han sido encontrados para estas poblaciones en diferentes ambientes, donde existe segregación isotópica de los recursos y los valores isotópicos de vibrisas reflejan variación trófica. Específicamente, *A. australis* suele consumir presas pelágicas y *O. flavescens* una mayor diversidad de presas, tanto pelágicas cuanto bentónicas, donde en ambos casos, los valores isotópicos de estas poblaciones se corresponden de forma aproximada con los valores isotópicos de las presas (Drago et al. 2015; Franco-Trecu et al. 2013; Vales et al. 2014). Por último, es importante considerar que el cuidado parental en hembras de ambas especies de otáridos restringe las áreas de forrajeo utilizadas (Ponce de León, 2000), disminuyendo la presencia de variación isotópica asociada a la utilización de áreas de forrajeo diferentes. En *A. australis*, la migración de hembras a colonias cercanas (e.g. colonias de Rio Grande do Sul, Brasil) es infrecuente y no hay

diferencias entre los valores isotópicos de las hembras entre las colonias de Uruguay y Brasil (de Lima, 2019). Estos hechos demuestran que es poco probable que la diversidad isotópica presente en las poblaciones evaluadas sea debida a la exploración de ambientes diferentes por parte de los individuos. Este conjunto de evidencias asociadas al modelo de estudio utilizado nos permite afirmar que en este capítulo el nicho isotópico representa una aproximación al nicho trófico de la población.

En relación con los atributos del nicho individual que tuvieron un efecto en el TNW, la ubicación fue el único que presentó efectos significativos y en el mismo sentido en las dos poblaciones evaluadas. Los individuos próximos y alejados del centroide poblacional generaron el mayor impacto en el TNW. Trabajos previos indican que los individuos de *A. australis* poseen hábitos generalistas (Franco-Trecu et al., 2014) consumiendo un amplio rango de recursos, lo cual se refleja en nichos individuales grandes que se superponen entre sí. Por las razones mencionadas, la similitud en amplitud entre los nichos de los individuos en *A. australis* puede explicar la ausencia de efectos de este atributo en el Δ TNW. Sin embargo, ha sido demostrado que, al considerar el grado de especialización unidimensionalmente para $\delta^{15}\text{N}$, algunas hembras de *A. australis* son especialistas (de Lima et al., 2019), indicando que divergen en el consumo de presas de diferentes posiciones tróficas. El consumo de presas con diferentes niveles tróficos genera diferencias en la ubicación del nicho individual dentro del espacio isotópico, explicando la importancia del atributo ubicación en los cambios generados en el TNW para *A. australis*. Por otro lado, para *O. flavescens*, antecedentes han mostrado que existe una baja superposición entre los nichos individuales (Franco-Trecu et al., 2014), lo que evidencia las diferencias en la ubicación de los nichos dentro del espacio isotópico, con individuos más alejados y otros más próximos del centro poblacional. Además, se ha reportado que hembras de *O. flavescens* poseen un grado de especialización intermedio, variando en las presas consumidas y áreas utilizadas (Drago et al., 2015; Franco-Trecu et al., 2014). Esas variaciones promueven diferencias en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los individuos, resultando en diferencias no solo de ubicación, sino que también en amplitud y orientación entre los nichos individuales para *O. flavescens*.

Se encontró que los individuos con nichos ubicados próximos al centroide poblacional reducen el TNW. Si además, los mismos tienen una mayor amplitud de nicho (posición de nicho “generalista” y amplitud de nicho “generalista”), también promoverán la reducción del TNW (Evans et al., 2005). Esto muestra que los individuos clásicamente considerados “redundantes” por consumir los recursos más frecuentes a nivel poblacional son los que mantienen el nicho poblacional empaquetado (Case, 1981). ¿Por qué los individuos con nichos de estas características comprimen el TNW? La teoría de nicho plantea que el TNW puede contraerse por el aumento de individuos que comparten -y consumen en un amplio rango- los recursos más frecuentes a nivel poblacional, resultando en un aumento de la sobreposición entre los nichos individuales (Evans et al., 2005; Karr, 1975; MacArthur, 1965; Pellissier et al., 2018). Dado que el BIC representa la distancia media entre los individuos en el eje de nicho, la presencia de individuos “redundantes” ubicados en la región central del eje de nicho produce una disminución en la media de las distancias interindividuales. Así, los individuos que mantienen el nicho condensado son aquellos que promueven una disminución del componente BIC y consecuentemente, la reducción del TNW.

La relación entre la especialización a nivel individual y la expansión del nicho poblacional ha acumulado diversas evidencias en los últimos quince años (Bolnick et al., 2007; Costa et al., 2008; Hsu et al., 2014; Maldonado et al., 2017). Al respecto, la hipótesis de variación de nicho (HVN) plantea que poblaciones con nichos más amplios poseen mayor especialización trófica individual, donde la expansión del nicho es dada por la diversificación en los hábitos alimenticios entre los individuos (van Valen, 1965). Los datos de Δ TNW, Δ BIC y Δ WIC presentados en el material suplementario (Tabla S8 y S9) muestran que el TNW se expande principalmente debido al aumento del BIC. Aunque este capítulo no tiene como objetivo testear la HVN, los resultados observados están de acuerdo con esta hipótesis y ayudan a explicar el mecanismo por el cual varía el TNW. En ese sentido, es probable que los individuos con nichos alejados del centroide poblacional estén consumiendo recursos raros isotópicamente en la población, promoviendo un aumento de la segregación entre los nichos individuales –BIC e ITS- y consecuentemente el TNW se expande. Sin embargo, nuestros datos también muestran que el TNW no se expande exclusivamente por el aumento

del BIC, sino que también el WIC tiene un papel importante. Esto es explicado por la presencia de individuos que además de estar ubicados en regiones alejadas del centroide poblacional, poseen una amplitud de nicho grande (consumen una alta diversidad de recursos raros isotópicamente), con lo cual, aportan tanto al BIC como al WIC, respectivamente.

El aumento o la disminución del TNW puede relacionarse con cambios en el solapamiento trófico con otras poblaciones de la comunidad, lo cual, si existe limitación por recursos, puede modificar la intensidad de la competencia interespecífica (MacArthur, 1969). Estudios han reportado que existe un bajo solapamiento trófico entre sexos para *A. australis* y *O. flavescens*, probablemente debido al dimorfismo sexual (machos exploran diferentes áreas de forrajeo) y el comportamiento reproductivo (hembras restringen áreas de forrajeo durante el cuidado de las crías) (Baylis et al., 2016; Albernaz et al., 2017; de Lima et al., 2019; Cárdenas-Aylaza et al., 2022). En este contexto, un aumento en la población de hembras generalistas que consumen recursos similares entre sí puede promover la reducción del TNW –nichos de amplitud grande y ubicados próximos al centroide poblacional-. Con base en las hipótesis de reducción de nicho (Klopfer & MacArthur, 1961; MacArthur, 1969), esto podría generar la ausencia total de solapamiento trófico de esta población con otras poblaciones. De todas formas, las variaciones en el TNW no implican necesariamente variaciones en el solapamiento trófico. Costa Pereira et al. (2019) mostraron que el aumento del TNW no genera un aumento de la sobreposición trófica entre especies. En este sentido, se plantea la siguiente hipótesis: individuos clave generalistas que exploran áreas y/o consumen recursos diferentes al resto de la población -nichos con amplitud grande alejados del centroide poblacional- pueden promover el aumento del TNW hacia regiones del espacio isotópico donde no existe solapamiento. La presencia de individuos con este tipo de estrategias de forrajeo puede estar manteniendo la coexistencia con otras poblaciones a la vez que promueven el aumento de la diversidad de recursos de su propia población.

La orientación del nicho individual solo explicó cambios en el TNW para *O. flavescens*. Individuos con orientación similar y alejados del centroide poblacional expanden el TNW mientras que individuos con mayor diferencia de

orientación y próximos al centroide poblacional contraen el TNW. La teoría de forrajeo óptimo plantea que las estrategias de forrajeo son resultado de un compromiso entre factores asociados al individuo (e.g. capacidad de detección, captura, digestión) y factores externos (e.g. probabilidad de encuentro con recursos poco frecuentes y contenido energético de los mismos) (MacArthur & Pianka, 1966). En este contexto, se propone que los individuos con nichos de orientación similar al TNW que consumen recursos raros isotópicamente en la población— ya que están distantes del centroide poblacional— poseen rangos exclusivos de $\delta^{15}\text{N}$. Sin embargo, debido al gasto energético asociado a la especialización en esos recursos, es posible que los individuos tengan menos energía disponible para explorar áreas de forrajeo diferentes, y por tanto, utilizarán las mismas áreas que el resto de la población. Como resultado, presentarán nichos individuales con un rango de $\delta^{13}\text{C}$ similar al rango $\delta^{13}\text{C}$ poblacional. Por otro lado, se plantea la hipótesis de que los nichos individuales con la mayor diferencia en orientación y próximos al centroide poblacional se encuentran consumiendo los recursos isotópicamente más frecuentes de la población. Ha sido reportado que hembras de *O. flavescens* poseen nichos individuales segregados en el espacio isotópico (Franco-Trecu et al., 2014), con lo cual, aunque consumen recursos similares, los individuos podrían estar utilizando diferentes áreas de forrajeo. Así, los nichos individuales pueden tener rangos similares de $\delta^{15}\text{N}$ pero estar diferenciados en $\delta^{13}\text{C}$, resultando en una orientación de nicho diferente aunque se encuentran en el centro del TNW.

En este trabajo, la amplitud de nicho individual, como aproximación al grado de especialización del individuo, no tuvo ninguna relación con su eficacia biológica (utilizando condición corporal como aproximación). Los antecedentes que exploran la relación entre las tácticas tróficas de los individuos (especialistas vs. generalistas) y su eficacia biológica han encontrado resultados contrastantes. En algunos casos son los individuos especialistas y en otros los generalistas los que presentan un mejor desempeño, ya sea en su éxito reproductivo o condición corporal (Costa-Pereira et al., 2019; Kernaléguen et al., 2016; Tinker et al., 2012; vander Zanden et al., 2014; Woo et al., 2008). Con relación a las poblaciones evaluadas, ha sido detectado que los individuos de *A. australis* y *O. flavescens* presentan cambios estacionales en su dieta (Bustos et al., 2012; de Lima et al.,

2022; Suarez et al., 2005), lo cual puede deberse a la variación estacional en la abundancia y disponibilidad de recursos. Como resultado, son generadas variaciones estacionales en la oportunidad ecológica. Los cambios a corto plazo en los hábitos tróficos de un individuo producen cambios en su amplitud de nicho debido a variaciones en los valores isotópicos de sus presas y áreas de forrajeo (Camargo et al., 2021; Fort et al., 2010; Martínez Del Rio et al., 2009). Sin embargo, en muchos casos la utilización de caracteres morfológicos no captura los cambios en el desempeño individual debido a variaciones en su comportamiento de forrajeo (Bolnick & Araújo, 2011; Maldonado et al., 2019; Novak & Tinker, 2015). Así, es probable que las variables morfológicas utilizadas en este estudio para estimar la condición corporal no reflejen las variaciones estacionales en los recursos consumidos por las hembras de ambas especies. Esto es debido a que la escala temporal analizada para cada individuo en este estudio es de dos a tres años, contando con apenas un valor por individuo en relación a su condición corporal. Otra explicación plausible para este resultado se relaciona con las estrategias de forrajeo presentes a nivel poblacional y las presiones selectivas. En este sentido, se ha reportado que en poblaciones de *Mirounga leonina* las estrategias tróficas son heredadas, donde aquellos individuos con mayor fidelidad al sitio de forrajeo presentan una mayor longevidad (Authier et al., 2012). Por tanto, es posible que la selección natural mantenga en la población aquellas estrategias que producen el mejor desempeño de los individuos, donde las diferentes estrategias otorgan ventajas similares (van de Pol et al., 2010). De esta forma, individuos con nichos de amplitudes diferentes no presentarían diferencias en su eficacia biológica, ya que las presiones selectivas estarían contribuyendo para la manutención de la heterogeneidad trófica a nivel poblacional.

Históricamente, la teoría de nicho se ha enfocado en comprender el nicho ecológico a partir de las diversas interacciones bióticas (Araújo et al., 2011; Chase & Leibold, 2003; Levin et al., 2012; Roughgarden, 1972; Svanbäck & Persson, 2004). Sin embargo, estos resultados muestran que también es importante la configuración interna de la población, ya que no todos los individuos tienen el mismo impacto en el TNW, lo cual es explicado por los atributos de sus nichos. Las contribuciones realizadas en este capítulo pretenden

aportar a incorporar una visión integral sobre los determinantes de TNW, contemplando tanto atributos individuales como las interacciones ecológicas en las cuales están involucrados. El uso diferencial de los recursos entre los individuos determina sus nichos y afecta las interacciones individuales, que en suma, definen las interacciones ecológicas a nivel poblacional. Finalmente, el estudio de las conexiones entre la diversidad de atributos de los nichos individuales y la intensidad de las interacciones ecológicas puede auxiliar a comprender los mecanismos que explican los efectos promovidos en el TNW al remover ciertos individuos de la población.

La variación en los hábitos tróficos entre los individuos de una población ha sido ampliamente reportada, así como sus efectos en diversos mecanismos y patrones ecológicos (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003, 2011). Esta tesis se centró en el efecto de los individuos en la estimación y cambio del TNW, desde una perspectiva metodológica (capítulo 1) y conceptual-empírica (capítulo 2). Las principales conclusiones son las siguientes:

i) La consideración de más individuos que porciones (escenario interindividual) genera estimaciones más exactas y precisas de TNW que el escenario intraindividual (menos individuos con más porciones).

ii) Para todo el gradiente de ITS analizado, las estimaciones son más confiables cuando realizadas con el escenario interindividual.

iii) Las estimaciones de media y varianza de TNW se estabilizan a partir de 150 muestras en total en todas las poblaciones, indicando un posible umbral de tamaño de muestra adecuado para obtener estimaciones confiables.

iv) Los resultados aquí obtenidos son útiles para diferentes poblaciones y especies donde se busque estimar el TNW utilizando medidas repetidas por individuo

v) La mayor parte de los individuos de la población genera un bajo impacto en el TNW, mientras que un reducido número de individuos promueven impactos desproporcionales.

vi) Se presenta un paralelo conceptual con la idea de especies clave, denominando los individuos con un impacto desproporcional en el TNW como individuos claves, desde una perspectiva trófica.

vii) Los atributos del nicho isotópico individual explican la expansión y contracción del TNW. Al respecto, la diversidad isotópica de recursos consumidos por un individuo (amplitud, orientación) así como el consumo de recursos isotópicamente raros y/o frecuentes a nivel poblacional (ubicación) explican los cambios en el TNW.

Finalmente, como perspectivas futuras, es interesante la evaluación de umbrales cuantitativos de tamaño muestral necesarios para obtener estimaciones menos sesgadas de TNW, auxiliando en la confiabilidad de las comparaciones realizadas entre grupos, poblaciones y comunidades al utilizar estas métricas. También, la inclusión de un mayor número de poblaciones para obtener un mayor gradiente de ITS, así como la utilización de otros tipos de medidas repetidas por individuo (e.g muestreo de un mismo tejido a lo largo del tiempo en un individuo, muestreo de diferentes tejidos en un mismo individuo) contribuirán para la generalidad y validación del patrón encontrado en el primer capítulo de esta tesis. Con relación al capítulo 2, futuros estudios que desarrollen metodologías cuantitativas para estimar la proporción de individuos clave en las poblaciones permitirá avanzar en la comprensión de las implicaciones de este fenómeno en las interacciones intra e interespecíficas a diferentes escalas y niveles ecológicos. El análisis de un mayor número de poblaciones de diversos *taxa* ayudará a comprender cuáles atributos de los nichos individuales tienen mayor importancia y generalidad a la hora de explicar las variaciones en el TNW. Las perspectivas futuras comentadas podrán auxiliar en el desarrollo de una base teórica sólida sobre los individuos clave y sus implicaciones ecológicas y evolutivas en la ecología trófica.

- Albernaz, T. L., Secchi, E. R., de Oliveira, L. R., & Botta, S. (2017). Ontogenetic and gender-related variation in the isotopic niche within and between three species of fur seals (genus *Arctocephalus*). *Hydrobiologia*, *787*(1), 123–139.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 948–958.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Machado, G., Giaretta, A. A., & dos Reis, S. F. (2007). Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, *152*(4), 643–654. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0687-1>
- Arbilly, M. (2018). High-magnitude innovators as keystone individuals in the evolution of culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *373*(1743). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0053>
- Arend, M. G & Schäfer, T. (2019). Statistical power in two-level models: A tutorial based on Monte Carlo simulation. *Psychological methods*, *24*(1), 1.
- 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. <https://doi.org/10.1139/z02-221>
- Authier, M., Bentaleb, I., Ponchon, A., Martin, C., & Guinet, C. (2012). Foraging fidelity as a recipe for a long life: Foraging strategy and longevity in male southern elephant seals. *PLoS ONE*, *7*(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032026>
- Baddeley, A., & Turner, R. (2014). Package ‘spatstat’. *The Comprehensive R Archive Network* ().
- Barabás, G., & D’Andrea, R. (2016). The effect of intraspecific variation and heritability on community pattern and robustness. *Ecology Letters*, *19*(8), 977–986.
- Barrette, C., & Vandal, D. (1986). Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour*, *97*(1–2), 118–145.
- Barrette, M., Boivin, G., Brodeur, J., & Giraldeau, L.-A. (2010). Travel time affects optimal diets in depleting patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(4), 593–598.
- Baylis, A. M. M., Kowalski, G. J., Voigt, C. C., Orben, R. A., Trillmich, F., Staniland, I. J., & Hoffman, J. I. (2016). Pup vibrissae stable isotopes reveal geographic differences in adult female southern sea lion habitat use during gestation. *PLoS ONE*, *11*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157394>
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*, p 471–472 *Blackwell*. Oxford, United Kingdom.

- Boecklen, W. J. (2011). Use of stable isotopes in foraging ecology and food web analysis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Em Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 26, Issue 4, p. 183–192). <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bolnick, D. I., & Araújo, M. S. (2011). Partitioning the relative fitness effects of diet and trophic morphology in the threespine stickleback. *Evolutionary Ecology Research*, 13(5), 439-459.
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Stutz, W. E., Snowberg, L. K., Lau, O. L., & Pauli, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1689), 1789–1797. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0018>
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(24), 10075-10079.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1–28.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., Svanbäck Reviewed, R., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Em Source: Ecology* (Vol. 83, Issue 10).
- Bonner, W. N. (1984). *Lactation strategies in pinnipeds: problems for a marine mammalian group*.
- Botta, S., Secchi, E. R., Rogers, T. L., Prado, J. H. F., de Lima, R. C., Carlini, P., & Negrete, J. (2018). Isotopic niche overlap and partition among three Antarctic seals from the Western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 149, 240–249. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.11.005>
- Bowen, G. J., Wassenaar, L. I., & Hobson, K. A. (2005). Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia*, 143(3), 337–348. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1813-y>
- Brockmann, H. J. (2001). The evolution of alternative strategies and tactics. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 30, pp. 1-51). Academic Press.

- Brose, U., Berlow, E. L., & Martinez, N. D. (2005). Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters*, 8(12), 1317–1325.
- Bustos, R. L., Daneri, G. A., Volpedo, A. v, Harrington, A., & Varela, E. A. (2012). The diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) at Río Negro, Patagonia, Argentina, during the winter-spring period. *Iheringia. Série Zoologia*, 102, 394–400.
- Camargo, N. F., Reis, G. G., Camargo, A. C. L., Nardoto, G. B., Kneitel, J. M., & Vieira, E. M. (2021). Seasonal isotopic niche of a rodent: High between-individual variation but no changes in individual niche width during the rich-resource period. *Biotropica*, 53(3), 966–975. <https://doi.org/10.1111/btp.12921>
- Campagna, C., Werner, R., Karesh, W., Marín, M. R., Koontz, F., Cook, R., & Koontz, C. (2001). Movements and location at sea of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Journal of Zoology*, 255(2), 205–220.
- Cárdenas-Alayza, S., Adkesson, M. J., Edwards, M. R., Hirons, A. C., Gutiérrez, D., Tremblay, Y., & Franco-Trecu, V. (2022). Sympatric otariids increase trophic segregation in response to warming ocean conditions in Peruvian Humboldt Current System. *PloS One*, 17(8), e0272348.
- Case, T. J. (1981). Niche packing and coevolution in competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 78(8), 5021–5025.
- Cerling, T. E., Wittemyer, G., Ehleringer, J. R., Remien, C. H., & Douglas-Hamilton, I. (2009). History of animals using isotope records (HAIR): a 6-year dietary history of one family of African elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(20), 8093–8100.
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9(2), 129–136.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2009). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., & Vanpe, C. (2007). Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, 76(4), 826–836. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x>
- Cherel, Y., Kernaléguen, L., Richard, P., & Guinet, C. (2009). Whisker isotopic signature depicts migration patterns and multi-year intra- and inter-individual foraging strategies in fur seals. *Biology Letters*, 5(6), 830–832. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0552>
- Correa, S. B., & Winemiller, K. O. (2014). Niche partitioning among frugivorous fishes in response to fluctuating resources in the Amazonian floodplain forest. *Ecology*, 95(1), 210–224.

- Costa, G. C., Mesquita, D. O., Colli, G. R., & Vitt, L. J. (2008). Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist*, *172*(6), 868–877.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., & Ingram, T. (2019). Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1902). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369>
- Costa-Pereira, R., Tavares, L. E. R., de Camargo, P. B., & Araújo, M. S. (2017). Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, *49*(4), 531–538. <https://doi.org/10.1111/btp.12434>
- Costa-Pereira, R., Toscano, B., Souza, F. L., Ingram, T., & Araújo, M. S. (2019). Individual niche trajectories drive fitness variation. *Functional Ecology*, *33*(9), 1734–1745. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13389>
- Costa-Pereira, R., & Araújo, M. S. (2022). Individual Specialization. Reference Module in Life Sciences, Elsevier.
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Dalerum, F., & Angerbjörn, A. (2005). Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, *144*(4), 647–658.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., & McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, *7*(8), 734–739.
- Darimont, C. T., Paquet, P. C., & Reimchen, T. E. (2009). Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *Journal of Animal Ecology*, 126–133.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- de Lima, R. C., Franco-Trecu, V., Carrasco, T. S., Inchausti, P., Secchi, E. R., & Botta, S. (2022). Segregation of diets by sex and individual in South American fur seals. *Aquatic Ecology*, *56*(1), 251–267.
- de Lima, R. C., Franco-Trecu, V., Vales, D. G., Inchausti, P., Secchi, E. R., & Botta, S. (2019). Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals. *Marine Biology*, *166*(3), 1–12.
- 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.
- Drago, M., Crespo, E. A., Aguilar, A., Cardona, L., García, N., Dans, S. L., & Goodall, N. (2009). Historic diet change of the South American sea lion in

- Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 273–286. <https://doi.org/10.3354/meps08017>
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Zenteno, L., Szteren, D., Crespo, E. A., Sapriza, F. G. 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.
- Elliott Smith, E. A., Newsome, S. D., Estes, J. A., & Tinker, M. T. (2015). The cost of reproduction: differential resource specialization in female and male California sea otters. *Oecologia*, 178(1), 17–29.
- Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100(916), 611–617.
- Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T., & Lyon, B. E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 144–155.
- Evans, K. L., Warren, P. H., & Gaston, K. J. (2005). Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Reviews*, 80(1), 1–25.
- Forsman, A., & Wennersten, L. (2016). Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: Evidence from experimental and comparative studies. *Ecography*, 39(7), 630–648.
- Fort, J., Cherel, Y., Harding, A. M. A., Welcker, J., Jakubas, D., Steen, H., Karnovsky, N. J., & Grémillet, D. (2010). Geographic and seasonal variability in the isotopic niche of little auks. *Marine Ecology Progress Series*, 414, 293–302.
- Franco-Trecu, V., Aurióles-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. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2363-9>
- Franco-Trecu, V., Botta, S., de Lima, R. C., Negrete, J., & Naya, D. E. (2022). Testing the niche variation hypothesis in pinnipeds. In *Mammal Review*. John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1111/mam.12297>
- Franco-Trecu, V., Drago, M., Riet-Sapriza, F. G., Parnell, A., Frau, R., & Inchausti, P. (2013). Bias in diet determination: Incorporating traditional methods in Bayesian mixing models. *PLoS ONE*, 8(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080019>
- Franco-Trecu, V., Aurióles-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

- Fretwell, S. D. (1972) *Populations in a Seasonal Environment*. Princeton University Press.
- Friedemann, G., Leshem, Y., Kerem, L., Shacham, B., Bar-Massada, A., McClain, K. M., ... & Izhaki, I. (2016). Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. *Scientific reports*, 6(1), 1-13.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). Springer.
- Fry, B., & Allen, Y. C. (2003). Stable isotopes in zebra mussels as bioindicators of river–watershed linkages. *River Research and Applications*, 19(7), 683–696.
- García-Alonso, J., Lercari, D., & Defeo, O. (2019). Río de la Plata: A Neotropical Estuarine System. In *Coasts and Estuaries: The Future* (p. 45–56). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00003-4>
- Garvey, J. E., & Whiles, M. (2016). *Trophic ecology*. CRC Press.
- Gerardo Herrera, M. L., Korine, C., Fleming, T. H., & Arad, Z. (2008). Dietary implications of intrapopulation variation in nitrogen isotope composition of an old world fruit bat. *Journal of Mammalogy*, 89(5), 1184–1190.
- Hadfield, J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 33, 1–22.
- Hale, S. L., & Koprowski, J. L. (2018). Ecosystem-level effects of keystone species reintroduction: A literature review. *Restoration Ecology*, 26(3), 439–445.
- Hoefs, J., & Hoefs, J. (1997). *Stable isotope geochemistry* (Vol. 201). Springer.
- Hooker, O. E., van Leeuwen, T. E., & Adams, C. E. (2017). The physiological costs of prey switching reinforce foraging specialization. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 605–614.
- Houston, A. I., Higginson, A. D., & McNamara, J. M. (2011). Optimal foraging for multiple nutrients in an unpredictable environment. *Ecology Letters*, 14(11), 1101–1107.
- Hsu, Y., Shaner, P., Chang, C., Ke, L., & Kao, S. (2014). Trophic niche width increases with bill-size variation in a generalist passerine: a test of niche variation hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 83(2), 450–459.
- Ingram, T., Costa-Pereira, R., & Araújo, M. S. (2018). The dimensionality of individual niche variation. *Ecology*, 99(3), 536–549. <https://doi.org/10.1002/ecy.2129>
- Jackson, A., 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.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jackson, A., Parnell, A., & Jackson, M. A. (2019). Package ‘SIBER’. *R Package Version*, 2(4).
- Jensen, K., Mayntz, D., Toft, S., Clissold, F. J., Hunt, J., Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2012). Optimal foraging for specific nutrients in predatory beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1736), 2212–2218.
- Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1733–1741.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0335>
- Kain, M., Bolker, B., & McCoy, M. (2015). A practical guide and power analysis for GLMMs: detecting among treatment variation in random effects. *PeerJ*, 3, e1226.
- Karr, J. R. (1975). Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities. *Ecology and Evolution of Communities*, 258–291.
- Katz, H., Reisfeld, L., & Franco-Trecu, V. (2019). Chemical immobilization protocols in free-ranging South American fur seal (*Arctocephalus australis*) and adult female South American sea lion (*Otaria byronia*). *Marine Mammal Science*, 35(1), 327–335.
- Katz, M. W., Abramsky, Z., Kotler, B. P., Rosenzweig, M. L., Alteshtein, O., & Vasserman, G. (2013). Optimal foraging of little egrets and their prey in a foraging game in a patchy environment. *The American Naturalist*, 181(3), 381–395.
- Kendall, B. E., & Fox, G. A. (2002). Variation among Individuals and Reduced Demographic Stochasticity. *Em Biology* (Vol. 16, Issue 1).
- Kernaléguen, L., Arnould, J. P. Y., Guinet, C., & Cherel, Y. (2015). Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and subantarctic fur seals. *Journal of Animal Ecology*, 84(4), 1081–1091.
- Kernaléguen, L., Cazelles, B., Arnould, J. P. Y., Richard, P., Guinet, C., & Cherel, Y. (2012). Long-term species, sexual and individual variations in foraging strategies of fur seals revealed by stable isotopes in whiskers. *PLoS ONE*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032916>
- Kernaléguen, L., Cherel, Y., Guinet, C., & Arnould, J. P. Y. (2016). Mating success and body condition not related to foraging specializations in male fur seals. *Royal Society Open Science*, 3(7).
<https://doi.org/10.1098/rsos.160143>
- Klopfer, P. H., & MacArthur, R. H. (1961). On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *The American Naturalist*, 95(883), 223-226.

- Krebs, J. R., Ryan, J. C., & Charnov, E. L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 953-1033.
- 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(1), 42–48.
- Levin, S. A., Carpenter, S. R., Godfray, H. C. J., Kinzig, A. P., Loreau, M., Losos, J. B., Walker, B., & Wilcove, D. S. (2012). *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press.
- Lima, S. L., Mitchell, W. A., & Roth II, T. C. (2003). Predators feeding on behaviourally responsive prey: some implications for classical models of optimal diet choice. *Evolutionary Ecology Research*, 5(7), 1083–1102.
- Lomnicki, A. (1978). Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*, 461–475.
- MacArthur, R. H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40(4), 510–533.
- MacArthur, R. H. (1969). Patterns of communities in the tropics. *Em Biol. J. Linn. SOC* (Vol. 1).
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385.
- Majdi, N., Hette-Tronquart, N., Auclair, E., Bec, A., Chouvelon, T., Cognie, B., Danger, M., Decottignies, P., Dessier, A., Desvillettes, C., Dubois, S., Dupuy, C., Fritsch, C., Gaucherel, C., Hedde, M., Jabot, F., Lefebvre, S., Marzloff, M. P., Pey, B., ... Perga, M. E. (2018). There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Em Food Webs* (Vol. 17). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2018.e00100>
- Maldonado, K., Bozinovic, F., Newsome, S. D., & Sabat, P. (2017). Testing the niche variation hypothesis in a community of passerine birds. *Ecology*, 98(4), 903–908. <https://doi.org/10.1002/ecy.1769>
- Maldonado, K., Newsome, S. D., Razeto-Barry, P., Ríos, J. M., Piriz, G., & Sabat, P. (2019). Individual diet specialisation in sparrows is driven by phenotypic plasticity in traits related to trade-offs in animal performance. *Em Ecology Letters* (Vol. 22, Issue 1, p. 128–137). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.13174>
- Manlick, P. J., Maldonado, K., & Newsome, S. D. (2021). Competition shapes individual foraging and survival in a desert rodent ensemble. *Journal of*

- Animal Ecology*, 90(12), 2806–2818. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13583>
- Martínez Del Rio, C., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., & Gonzalez, S. P. (2009). Dietary and isotopic specialization: The isotopic niche of three cinclodes ovenbirds. *Oecologia*, 161(1), 149–159. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1357-2>
- Matich, P., Bizzarro, J. J., & Shipley, O. N. (2021). Are stable isotope ratios suitable for describing niche partitioning and individual specialization? *Ecological Applications*, 31(6). <https://doi.org/10.1002/eap.2392>
- McHuron, E. A., Holser, R. R., & Costa, D. P. (2019). What's in a whisker? Disentangling ecological and physiological isotopic signals. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 33(1), 57–66. <https://doi.org/10.1002/rcm.8312>
- Modlmeier, A. P., Keiser, C. N., Watters, J. v., Sih, A., & Pruitt, J. N. (2014). The keystone individual concept: An ecological and evolutionary overview. *Em Animal Behaviour* (Vol. 89, p. 53–62). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.020>
- Navarro-López, J., Vergara, P., & Fargallo, J. A. (2014). Trophic niche width, offspring condition and immunity in a raptor species. *Oecologia*, 174(4), 1215–1224.
- Naya, D. E., Arim, M., & Vargas, R. (2002). Diet of South American fur seals (*Arctocephalus Australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. *Marine Mammal Science*, 18(3), 734–745. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2002.tb01070.x>
- 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. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Newsome, S. D., Tinker, M. T., Gill, V. A., Hoyt, Z. N., Doroff, A., Nichol, L., & Bodkin, J. L. (2015). The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. *Oecologia*, 178(1), 45–59. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3223-8>
- Newsome, S. D., Tinker, M. T., Monson, D. H., Oftedal, O. T., Ralls, K., Staedler, M. M., Fogel, M. L., & Estes, J. A. (2009). Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Em Ecology* (Vol. 90, Issue 4).
- Noble, J. D., Collins, S. L., Hallmark, A. J., Maldonado, K., Wolf, B. O., & Newsome, S. D. (2019). Foraging strategies of individual silky pocket mice over a boom–bust cycle in a stochastic dryland ecosystem. *Oecologia*, 190(3), 569–578.

- Novak, M., & Tinker, M. T. (2015). Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia*, *178*(1), 61–74. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3213-2>
- Ortega, L., & Martínez, A. (2007). Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *Journal of Coastal Research*, *23*(3), 618–629.
- Pagani-Núñez, E., Valls, M., & Senar, J. C. (2015). Diet specialization in a generalist population: the case of breeding great tits *Parus major* in the Mediterranean area. *Oecologia*, *179*(3), 629–640.
- Paine, R. T. (1969). The *Pisaster*-*Tegula* interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology*, *50*(6), 950–961.
- Parent, C. E., Agashe, D., & Bolnick, D. I. (2014). Intraspecific competition reduces niche width in experimental populations. *Ecology and Evolution*, *4*(20), 3978–3990.
- Patrick, S. C., & Weimerskirch, H. (2014). Consistency pays: sex differences and fitness consequences of behavioural specialization in a wide-ranging seabird. *Biology Letters*, *10*(10), 20140630.
- Peig, J., & Green, A. J. (2010). The paradigm of body condition: A critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology*, *24*(6), 1323–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x>
- Pellissier, V., Barnagaud, J., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç., & Svenning, J. (2018). Niche packing and expansion account for species richness–productivity relationships in global bird assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(5), 604–615.
- Perry, G., & Pianka, E. R. (1997). Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(9), 360–364.
- Pianka, E. R. (2011). *Evolutionary ecology*.
- Ponce de León, A. (2000). Taxonomía, sistemática y sinopsis de la biología y ecología de los pinípedos de Uruguay. Sinopsis de la biología y ecología de las poblaciones de lobos finos y leones marinos de Uruguay. Pautas para su manejo y Administración. Parte I, Biología de las especies, Uruguay, 9-36.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*(3), 703–718.
- Prati, S., Henriksen, E. H., Smalås, A., Knudsen, R., Klemetsen, A., Sánchez-Hernández, J., & Amundsen, P.-A. (2021). The effect of inter- and intraspecific competition on individual and population niche widths: a four-decade study on two interacting salmonids. *Oikos*, *130*(10), 1679–1691.

- Pyke, G. H. (2019). Optimal foraging theory: An introduction. Em *Encyclopedia of Animal Behavior* (p. 111–117). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.01156-0>
- Queirós, J. P., Phillips, R. A., Baeta, A., Abreu, J., & Xavier, J. C. (2019). Habitat, trophic levels and migration patterns of the short-finned squid *Illex argentinus* from stable isotope analysis of beak regions. *Polar Biology*, *42*(12), 2299–2304.
- R Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing.
- Reitsema, L. J. (2013). Beyond diet reconstruction: stable isotope applications to human physiology, health, and nutrition. *American Journal of Human Biology*, *25*(4), 445–456.
- Riet-Sapriza, F. G., Costa, D. P., Franco-Trecu, V., Marín, Y., Chocca, J., González, B., Beathyate, G., Louise Chilvers, B., & Hückstadt, L. A. (2013). Foraging behavior of lactating South American sea lions (*Otaria flavescens*) and spatial-temporal resource overlap with the Uruguayan fisheries. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *88–89*, 106–119. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.09.005>
- Riverón, S., Raoult, V., Baylis, A. M. M., Jones, K. A., Slip, D. J., & Harcourt, R. G. (2021). Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in marine predators. *Oecologia*, *196*(3), 891–904.
- Rosas-Hernández, M. P., Auriolos-Gamboa, D., & Hernández-Camacho, C. J. (2019). Specialized foraging habits of adult female California sea lions *Zalophus californianus*. *Marine Mammal Science*, *35*(4), 1463–1488.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of niche width. *The American Naturalist*, *106*(952), 683–718.
- Sheppard, C. E., Inger, R., McDonald, R. A., Barker, S., Jackson, A. L., Thompson, F. J., Vitikainen, E. I. K., Cant, M. A., & Marshall, H. H. (2018). Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. Em *Ecology Letters* (Vol. 21, Issue 5, p. 665–673). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.12933>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*(7), 372–378.
- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, *15*(3), 278–289.
- Sjödin, H., Ripa, J., & Lundberg, P. (2018). Principles of niche expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1893). <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2603>
- Start, D. (2018). Keystone individuals alter ecological and evolutionary consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, *191*(2), 277–286.

- Suarez, A. A., Sanfelice, D., Cassini, M. H., & Cappozzo, H. L. (2005). Composition and seasonal variation in the diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) from Quequén, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 163–174.
- 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.
- Svanbäck, R., & Persson, L. (2004). Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology*, 973–982.
- Tinker, M., Guimarães, P. R., Novak, M., Marquitti, F. M. D., Bodkin, J. L., Staedler, M., Bentall, G., & Estes, J. A. (2012). Structure and mechanism of diet specialisation: Testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecology Letters*, 15(5), 475–483. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01760.x>
- Tinker, M., Bentall, G., & Estes, J. A. (2008). Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. In *PNAS* (Vol. 105, Issue 2).
- Vales, D. G., Saporiti, F., Cardona, L., De Oliveira, L. R., Dos Santos, R. A., Secchi, E. R., ... & Crespo, E. A. (2014). Intensive fishing has not forced dietary change in the South American fur seal *Arctophoca* (= *Arctocephalus*) *australis* off Río de la Plata and adjoining areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(6), 745-759.
- Vales, D. G., Cardona, L., García, N. A., Zenteno, L., & Crespo, E. A. (2015). Ontogenetic dietary changes in male South American fur seals *Arctocephalus australis* in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series*, 525, 245–260. <https://doi.org/10.3354/meps11214>
- van de Pol, M., Brouwer, L., Ens, B. J., Oosterbeek, K., & Tinbergen, J. M. (2010). Fluctuating selection and the maintenance of individual and sex-specific diet specialization in free-living oystercatchers. *Evolution*, 64(3), 836–851. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00859.x>
- van Valen, L. (1965). Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99(908), 377–390.
- vander Zanden, H. B., Pfaller, J. B., Reich, K. J., Pajuelo, M., Bolten, A. B., Williams, K. L., Frick, M. G., Shamblin, B. M., Nairn, C. J., & Bjorndal, K. A. (2014). Foraging areas differentially affect reproductive output and interpretation of trends in abundance of loggerhead turtles. *Marine Biology*, 161(3), 585–598. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2361-y>
- vander Zanden, M. J., Clayton, M. K., Moody, E. K., Solomon, C. T., & Weidel, B. C. (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: A literature synthesis. *PLoS ONE*, 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182>

- Vaz-Ferreira, R. (1982). *Arctocephalus australis* (Zimmermann), South American fur seal. *Mammals in the Seas*, 4, 497–508.
- Walters, A., Hindell, M., Goebel, M. E., Bester, M. N., Trathan, P. N., Oosthuizen, W. C., & Lea, M. A. (2020). Southern Ocean isoscapes derived from a wide-ranging circumpolar marine predator, the Antarctic fur seal. *Ecological Indicators*, 118. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106694>
- Walters, A., Lea, M. A., van den Hoff, J., Field, I. C., Virtue, P., Sokolov, S., Pinkerton, M. H., & Hindell, M. A. (2014). Spatially explicit estimates of prey consumption reveal a new krill predator in the Southern Ocean. *PLoS ONE*, 9(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086452>
- Watanabe, Y. Y., Ito, M., & Takahashi, A. (2014). Testing optimal foraging theory in a penguin–krill system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1779), 20132376.
- Watters, J. v., & Sih, A. (2005). The mix matters: behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour*, 142(9–10), 1417–1431.
- Wolak, M. E., Fairbairn, D. J., & Paulsen, Y. R. (2012). Guidelines for estimating repeatability. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 129–137.
- Woo, K. J., Elliott, K. H., Davidson, M., Gaston, A. J., & Davoren, G. K. (2008). Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 77(6), 1082–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01429.x>
- Zanden, H. B. V., Bjorndal, K. A., Reich, K. J., & Bolten, A. B. (2010). Individual specialists in a generalist population: Results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters*, 6(5), 711–714. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0124>
- Zenteno, L., Borella, F., Otero, J. G., Piana, E., Belardi, J. B., Borrero, L. A., Saporiti, F., Cardona, L., & Crespo, E. (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. <https://doi.org/10.1017/pab.2015.9>

Tabla S1. Valores de AIC para tres probables distribuciones de probabilidad evaluadas en la variable respuesta, en poblaciones simuladas y empíricas. Valores resaltados indican distribución seleccionada (menor valor de AIC). TNW mean (exactitud) y TNW var (precisión).

Distribución variable respuesta	Poblaciones simuladas		Poblaciones empíricas	
	TNW mean	TNW var	TNW mean	TNW var
Normal	173	353	458	1475
Lognormal	79	193	-37	132
Gamma	91	207	15	-

Tabla S2. Resumen de modelo para evaluar exactitud de las estimaciones de TNW en función del Escenario (Interindividual vs. Intraindividual) e ITS en poblaciones simuladas. Este modelo no fue comparado ya que su interacción es *, no siendo correcta la reducción de sus efectos simples.

Predictors	log(mean.dif)		
	Estimates	CI	p
(Intercept)	-2.21	-2.81 – -1.60	<0.001
Escenario [Intraindividual]	0.41	-0.45 – 1.27	0.340
ITS	1.43	0.47 – 2.40	0.004
Escenario [Intraindividual] * ITS	1.42	0.07 – 2.78	0.040
Observations	48		
R ² / R ² adjusted	0.596 / 0.569		

Tabla S3. Resumen de modelos comparados para evaluar precisión de las estimaciones de TNW en función del Escenario (Interindividual vs. Intraindividual) e ITS en poblaciones simuladas. Se resalta modelo seleccionado por criterio de parsimonia.

Modelos	Intercepto	Intraindividual × ITS	Escenario Intraindividual	ITS	AIC
log (VAR) ~ Escenario + ITS	-1,27*	-	1,21*	1,28*	188,5
log (VAR) ~ Escenario * ITS	-0,82	1,74	0,32	0,40	188,7

Tabla S4. Resumen de modelo seleccionado y mostrado en S3.

<i>Predictors</i>	log(vardif)		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-1.27	-2.20 – -0.34	0.009
Escenario [Intraindividual]	1.21	0.26 – 2.17	0.014
ITS	1.28	0.01 – 2.54	0.049
Observations	48		
R ² / R ² adjusted	0.191 / 0.155		

Tabla S5. Resumen de modelos comparados para evaluar exactitud de las estimaciones de TNW en función del Escenario (Interindividual vs. Intraindividual) e ITS en poblaciones naturales de *A. gazella*. Se resalta modelo seleccionado por criterio de parsimonia.

Modelos	Intercepto	Intraindividual x ITS	Escenario Intraindividual	ITS	AIC
log (MEAN) ~ Escenario * ITS	-6,06*	0,28	1,21	8,10*	203,8
log (MEAN) ~ Escenario + ITS	-6,11*	-	1,31*	8,25*	203,1

Tabla S6. Resumen de modelo seleccionado y mostrado en S5.

<i>Predictors</i>	log(mean.dif)		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-6.11	-6.92 – -5.31	<0.001
Escenario [Intraindividual]	1.31	0.55 – 2.07	0.001
ITS	8.25	6.49 – 10.00	<0.001
Observations	56		
R ² / R ² adjusted	0.655 / 0.642		

Tabla S7. Resumen de modelo para evaluar precisión de las estimaciones de TNW en función del Escenario (Interindividual vs. Intraindividual) e ITS en poblaciones naturales de *A. gazella*. Este modelo no fue comparado ya que su interacción es *, no siendo correcta la reducción de sus efectos simples

<i>Predictors</i>	log(var.dif)		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-7.20	-8.68 – -5.73	< 0.001
Escenario [Intraindividual]	0.56	-1.53 – 2.65	0.592
ITS	12.72	9.08 – 16.37	< 0.001
Escenario [Intraindividual] * ITS	5.20	0.04 – 10.35	0.048
Observations	56		
R ² / R ² adjusted	0.759 / 0.745		

Tabla S8. Valores de cambio en el TNW, BIC y WIC (Δ TNW, Δ BIC, Δ WIC) al remover cada individuo (TNW-n) para *O. flavescens*

ID	TNW-n	Δ TNW	BIC-n	Δ BIC	WIC-n	Δ WIC
OFH114	0,269	-0,009	0,163	-0,014	0,105	0,005
OFH115	0,265	-0,005	0,152	-0,003	0,113	-0,003
OFH116	0,273	-0,013	0,159	-0,010	0,113	-0,003
OFH117	0,267	-0,007	0,156	-0,006	0,111	-0,001
OFH118	0,271	-0,011	0,162	-0,012	0,109	0,001
OFH120	0,265	-0,006	0,157	-0,007	0,109	0,001
OFH121	0,250	0,010	0,139	0,011	0,111	-0,001
OFH122	0,266	-0,006	0,151	-0,001	0,115	-0,005
OFH123	0,270	-0,010	0,155	-0,005	0,115	-0,005
OFH124	0,270	-0,010	0,157	-0,007	0,113	-0,003
OFH125	0,275	-0,016	0,162	-0,012	0,114	-0,003
OFH127	0,256	0,004	0,152	-0,003	0,104	0,006
OFH128	0,269	-0,009	0,157	-0,007	0,112	-0,002
OFH4	0,233	0,027	0,128	0,022	0,105	0,005
OFH5	0,209	0,050	0,103	0,046	0,106	0,004
OFH6	0,255	0,005	0,151	-0,002	0,104	0,006
OFH7	0,265	-0,005	0,157	-0,007	0,109	0,001
OFH8	0,245	0,015	0,134	0,015	0,111	-0,001

Tabla S9, Valores de cambio en el TNW, BIC y WIC (Δ TNW, Δ BIC, Δ WIC) al remover cada individuo (TNW-n) para *A. australis*

ID	TNW-n	Δ TNW	BIC-n	Δ BIC	WIC-n	Δ WIC
AAH167	0,826	0,026	0,313	0,007	0,513	0,020
AAH168	0,827	0,025	0,314	0,005	0,514	0,019
AAH169	0,864	-0,011	0,336	-0,017	0,528	0,005
AAH170	0,869	-0,017	0,337	-0,018	0,532	0,001
AAH172	0,853	-0,001	0,331	-0,012	0,521	0,012
AAH156	0,881	-0,029	0,348	-0,029	0,533	0,000
AAH159	0,804	0,048	0,274	0,046	0,531	0,002
AAH182	0,879	-0,027	0,337	-0,018	0,542	-0,009
AAH184	0,878	-0,026	0,343	-0,024	0,535	-0,002
AAH185	0,795	0,057	0,262	0,057	0,532	0,001
AAH186	0,854	-0,002	0,312	0,007	0,542	-0,009
AAH187	0,872	-0,020	0,332	-0,013	0,540	-0,007
AAH188	0,878	-0,026	0,339	-0,020	0,540	-0,007
AAH189	0,878	-0,026	0,343	-0,024	0,535	-0,002
AAH190	0,877	-0,025	0,337	-0,018	0,540	-0,007
AAH10	0,847	0,005	0,324	-0,005	0,522	0,011
AAH11	0,882	-0,030	0,338	-0,019	0,544	-0,011
AAH13	0,856	-0,004	0,317	0,002	0,539	-0,006
AAH14	0,826	0,026	0,313	0,007	0,513	0,020
AAH9	0,827	0,025	0,314	0,005	0,514	0,019

Tabla S10, Valores de AIC de tres probables distribuciones de probabilidad evaluadas en la variable respuesta para *O. flavescens* y *A. australis*, Valores resaltados indican distribución seleccionada (menor valor de AIC),

Distribución variable respuesta	<i>Otaria flavescens</i>	<i>A. australis</i>
Normal	-93,3	-77,9
Lognormal	-99,2	-85,5
Gamma	-97,4	-83,7

Tabla S11, Resumen de modelos comparados para evaluar el cambio en el TNW en función de los atributos del nicho individual en *O. flavescens*, Se resalta el modelo seleccionado por criterio de AIC,

Modelo	AIC
log(Δ TNW)~amplitud * ubicación * orientación	-60,5
log(Δ TNW)~(ubicación*amplitud)+(ubicación*orientación)+(amplitud*orientación)	-62,4
log(Δ TNW)~(ubicación*amplitud)+(ubicación*orientación)	-62,0
log(ΔTNW)~(ubicación*amplitud)+ orientación	-64,0
log(Δ TNW)~(ubicación*amplitud)	-38,2

Tabla S12, Resumen de modelo seleccionado y mostrado en S11,

<i>Predictors</i>	log(changeTNW)		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	-2.44	-2.59 – -2.30	< 0.001
EuclideanDistance	-0.53	-0.80 – -0.25	0.001
RINI	-1.96	-2.51 – -1.40	< 0.001
Angle transp	-0.00	-0.00 – -0.00	< 0.001
EuclideanDistance * RINI	5.09	3.95 – 6.23	< 0.001
Observations	18		
R ² / R ² adjusted	0.979 / 0.972		

Tabla S13, Resumen de modelos comparados para evaluar el cambio en el TNW en función de los atributos del nicho individual en *A. australis*, Se resalta el modelo seleccionado por criterio de parsimonia,

Modelo	AIC
log(Δ TNW)~amplitud * ubicación * orientación	22,3
log(Δ TNW)~(ubicación*amplitud)+(ubicación*orientación)+(amplitud*orientación)	21,1
log(Δ TNW)~(ubicación*amplitud)+(ubicación*orientación)	19,3
log(Δ TNW)~(ubicación*orientación)+amplitud	17,4
log(Δ TNW)~ubicación+orientación+amplitud	16,2
log(Δ TNW)~ubicación+amplitud	14,4
log(ΔTNW)~ubicación	13,5

Tabla S14, Resumen de modelo seleccionado y mostrado en S13,

log(TNWchange)				
<i>Predictors</i>	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>	
(Intercept)	-3.26	-3.53 – -2.99	< 0.001	
Dist eucli	0.71	0.36 – 1.05	< 0.001	
Observations	20			
R ² / R ² adjusted	0.511 / 0.484			