



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**

UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY

Tesis para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas

**HÁBITOS ALIMENTICIOS Y ESPECIALIZACIÓN  
TRÓFICA EN HEMBRAS ADULTAS DEL LEÓN  
MARINO SUDAMERICANO  
(*Otaria flavescens*)  
EN ISLA ARCE, ARGENTINA**

Lucía Yaffé Peña



Tutora: Valentina Franco-Trecu

Co-tutor: Damián Vales

Montevideo, Uruguay

2022

## **AGRADECIMIENTOS**

A Valentina, por el tiempo dedicado, por su orientación y su apoyo en este proceso.

A Damián, por sus valiosos y fundamentales aportes.

A los compañeros y profesores de Ciencias que me crucé en este camino.

A mis amigas de siempre, por bancarme la cabeza durante todo este recorrido.

A mi familia, y especialmente a mis padres y a mi hermano, por el apoyo incondicional, siempre.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>4</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>6</b>
Especie objeto de estudio .....	9
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>12</b>
<b>HIPÓTESIS</b> .....	<b>13</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>14</b>
Área de estudio .....	14
Colecta de muestras .....	14
Procesamiento de muestras y análisis de isótopos estables.....	15
Análisis de datos .....	15
Composición de la dieta .....	16
Espacio de nicho isotópico.....	18
Especialización trófica individual.....	19
Efectos de la especialización trófica individual en el fitness .....	19
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>21</b>
Composición de la dieta.....	22
Espacio de nicho isotópico .....	24
Especialización trófica individual .....	25
Efecto de la especialización trófica individual en el fitness.....	26
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>29</b>
Composición de la dieta.....	29
Espacio de nicho isotópico y especialización trófica individual .....	31
Efecto de la ITS en el fitness .....	33
Consideraciones finales .....	34
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>35</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>36</b>
<b>ANEXO</b> .....	<b>45</b>

## RESUMEN

Estudiar los hábitos tróficos de las poblaciones y su variación en el tiempo es importante por el efecto que estos tienen en el éxito individual y poblacional. Muchas poblaciones consideradas generalistas están conformadas por individuos que utilizan un subconjunto reducido del total de los recursos utilizados por la población. Esto se conoce como especialización trófica individual (ITS), y refiere a la variación en el uso de recursos entre los individuos de una población. El león marino sudamericano (*Otaria flavescens*) se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de la costa de América del Sur. Estudios sobre su dieta indican que se trata de una especie generalista y oportunista, con diferentes grados de especialización según la ubicación y disponibilidad de presas en el ambiente. El objetivo de este trabajo fue estimar la composición de la dieta y el grado de ITS de las hembras del león marino sudamericano en Isla Arce (Chubut, Argentina), así como su variación en el tiempo analizando 3 años por separado: 2012, 2013 y 2014. Además, se analizó el efecto del aporte de cada hembra al nicho isotópico poblacional en la condición corporal de las hembras y la tasa de crecimiento de las crías (como indicadores del *fitness*). Con este fin, en enero de 2015 se capturaron y marcaron 12 hembras de león marino y sus crías en la colonia de Isla Arce. Las crías fueron pesadas y medidas en el momento de la captura, procedimiento que se repitió aproximadamente 30 días después. De cada hembra se obtuvo una vibrisa, tejido inerte, de crecimiento continuo, que contiene información de los hábitos tróficos por un período de 2 a 3 años. Las vibrisas fueron cortadas en porciones de 3mm (que representan aproximadamente 1 mes) para realizar el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Para cada año se estimó la composición de la dieta mediante modelos de mezcla, a nivel poblacional e individual. También se estimó el grado de ITS y la proporción del nicho poblacional utilizada por cada hembra (índice de nicho individual relativo, RINI), que se utilizó como un proxy de la diversidad de recursos consumidos a nivel individual en relación a la población. Se evaluó el efecto del RINI del año 2014 sobre la condición corporal de las hembras y la tasa de crecimiento de las crías, incluyendo el sexo de éstas como covariable. Durante los 3 años

estudiados las hembras de esta colonia se alimentaron principalmente de presas pelágicas. A nivel poblacional, la presa más consumida varió entre la anchoíta, en los años 1 (2012) y 3 (2014), y el calamarete del sur en el año 2 (2013). A nivel individual, en los 3 años la anchoíta fue la principal presa para la mayoría de las hembras. Al tener un mayor contenido energético que las presas bentónicas, consumir mayormente presas pelágicas podría permitir a las hembras alcanzar el retorno energético necesario para volver antes a la colonia y que las crías permanezcan menos tiempo en ayuno. El grado de especialización trófica individual varió entre años, siendo moderado en los años 1 y 3 y alto en el año 2, lo que probablemente sea el resultado de la diversificación en el consumo de recursos secundarios para minimizar la competencia intraespecífica entre las hembras. Por otra parte, se observó una relación positiva entre el RINI del año 3 y la tasa de crecimiento de las crías macho, sin efecto en las crías hembra. Esto último podría explicarse por los diferentes requerimientos energéticos de las madres según el sexo y tamaño de sus crías, generando variaciones interanuales en la diversidad de recursos consumidos y por tanto en el grado de especialización trófica de las hembras de esta colonia.

Palabras clave: isótopos estables; hábitos tróficos; especialización individual.

## INTRODUCCIÓN

La capacidad de los individuos de una población para obtener recursos del ambiente determina la cantidad de energía disponible para su mantenimiento, crecimiento y reproducción. Por tanto, esto tiene un efecto sobre las tasas de mortalidad y fecundidad, determinando el éxito poblacional (Begon, 2006). Tradicionalmente, en el área de la ecología trófica se consideraba a los individuos de una población como ecológicamente equivalentes, poseedores de las mismas preferencias tróficas (Bolnick et al. 2003). En la actualidad, existe numerosa evidencia que muestra que muchas poblaciones consideradas generalistas en realidad están compuestas por individuos que hacen uso de un subconjunto del total de los recursos utilizados por la población (Bolnick et al. 2002, Bolnick et al. 2003, Araujo et al. 2011). Esto se define como especialización trófica individual (ITS), y refiere a la variación en el uso de recursos entre los individuos de una población por razones no atribuibles al sexo, edad o morfología de los individuos (Bolnick et al. 2003). Por mucho tiempo la ITS no era evaluada o tomada en cuenta porque se consideraba muy poco frecuente en las poblaciones, o que su impacto en los procesos ecológicos no era lo suficientemente relevante como para considerarla en los estudios sobre el tema. Actualmente, existe gran cantidad de evidencia empírica que indica que la ITS es un fenómeno frecuente en las poblaciones naturales, pudiendo afectar sus dinámicas ecológicas y evolutivas (Bolnick et al. 2007).

Las causas ecológicas que se han propuesto para explicar la ITS son la competencia intra e interespecífica, la depredación y la oportunidad ecológica (Araujo et al. 2011). En ambientes donde los recursos son limitados y se desarrolla algún grado de competencia, las distintas estrategias utilizadas para obtener los recursos pueden resultar en diferencias en el éxito de los individuos de una población, ya sea a nivel de comportamiento reproductivo (Kernaléguen et al. 2016), como a nivel de fitness (Cucherousset et al. 2011). Por tanto, la ITS puede tener consecuencias en diversos aspectos del éxito individual, pero son pocos los trabajos que se

enfocan en este tema (Grémillet et al. 2008, Cucherousset et al. 2011, Kernaléguen et al. 2016, Costa Pereira et al. 2019)

Rougharden (1972) propuso un marco cuantitativo en el que define a la amplitud total del nicho de una población (TNW) como la suma del componente de variación intraindividual (WIC), que refiere a la diversidad promedio de recursos usados por un individuo, y el componente de variación interindividual (BIC), que refleja la variación media entre individuos ( $TNW=BIC+WIC$ ). La ITS poblacional se puede cuantificar mediante el uso de diferentes índices (Bolnick 2002), siendo uno de los más extendidos el cociente entre BIC y TNW (Rougharden 1972, 1974). Mientras valores cercanos a 0 reflejan que los individuos son generalistas, valores altos (cercanos a 1) reflejan que los individuos utilizan una porción acotada de los recursos consumidos por la población, siendo especialistas (Rougharden 1972, Bolnick et al. 2003).

Originalmente, los estudios que estimaban la dieta de las poblaciones empleaban métodos tradicionales como el análisis de contenido estomacal (Koen Alonso et al. 2000), heces (Mori et al. 2019) y regurgitaciones (Santos et al. 2012), que suelen permitir obtener información de alta resolución sobre la composición de especies, la longitud del cuerpo y la masa de las presas consumidas (Santos et al. 2012). Sin embargo, estas técnicas poseen sesgos relacionados, en general, con la retención o degradación diferencial de restos duros de las presas como otolitos, picos de calamar, huesos, entre otros, además de depender de que estos se mantengan identificables (Klare et al. 2011). A su vez, para poder estimar el grado de ITS en una población utilizando estas técnicas sería necesario obtener medidas repetidas de algún indicador de la dieta en los mismos individuos, para así estimar el componente intra- e inter-individual. Esta limitante es clara en el caso del contenido estomacal, y plantea una gran dificultad en el caso de las heces, ya que implica poder observar a individuos marcados en el momento exacto de la evacuación.

En las últimas décadas, el estudio de isótopos estables de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) y carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) se presenta como una herramienta común en estudios de ecología trófica, complementaria a los métodos tradicionales mencionados anteriormente. Ha demostrado ser útil especialmente para el estudio de la dieta, el uso de hábitat, movimiento y fisiología de los individuos (Newsome et al. 2010). Esta técnica se basa en que las firmas isotópicas (la relación entre el isótopo pesado y el ligero) de los tejidos de los consumidores reflejan las firmas isotópicas de sus presas. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  son útiles para identificar el origen de la productividad primaria del hábitat de forrajeo, mientras que las firmas de  $\delta^{15}\text{N}$  sirven como indicadores del nivel trófico del consumidor (Newsome et al. 2010, Kernaléguen et al. 2012). Por otro lado, el concepto de nicho isotópico (Newsome et al., 2007) sirve como aproximación para el estudio del nicho ecológico, el cual actualmente es definido como un hipervolumen n-dimensional conformado por un conjunto de puntos donde los ejes representan las variables ambientales (Hutchinson, 1957). Los ejes se dividen en escenopético, referido a la zona bioclimática donde habita y se alimenta el individuo, y bionómico, indicador de los recursos biológicos que son utilizados (Hutchinson, 1978). En el nicho isotópico, el eje escenopético va a estar representado por el  $\delta^{13}\text{C}$  y el eje bionómico por el  $\delta^{15}\text{N}$  (Newsome et al., 2007).

Una de las principales ventajas de la técnica de isótopos estables es que, dependiendo del tejido animal que se utiliza y de su tasa de recambio, brinda información sobre los hábitos tróficos durante periodos que van de días a años (Inger & Bearhop, 2008). La firma isotópica de tejidos metabólicamente inertes refleja la dieta al momento de su formación, por lo que aquellos tejidos de crecimiento continuo (vibrisas, uñas, entre otros) integran información cronológica sobre los hábitos tróficos de los individuos a lo largo de una amplia ventana temporal (Kernaléguen et al. 2012, Franco-Trecu et al. 2014, Rosas Hernández et al. 2019). Este tipo de tejidos son ideales para la evaluación de la especialización trófica individual, ya que nos brindan medidas repetidas, de un mismo tejido, obtenido en un único evento de muestreo (Cherel et al. 2009, Newsome et

al. 2009). Su aplicación ha sido particularmente importante en el estudio de aquellas especies que viven en hábitats que dificultan su observación y/o experimentan grandes movimientos, como son la mayoría de los mamíferos marinos (Newsome et al. 2010).

### Especie objeto de estudio

El león marino sudamericano (*Otaria flavescens*, Shaw 1800, Figura 1) se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de la costa de América del Sur, desde Perú hasta el sur de Brasil, tanto en el Océano Pacífico como en el Atlántico (Vaz Ferreira 1982). Sin embargo, en Brasil no existen colonias reproductivas, sino que hay un movimiento estacional de individuos, principalmente machos, que se desplazan de las colonias reproductivas de Uruguay luego de su periodo de reproducción. En la costa Atlántica, la colonia reproductiva situada más al norte se encuentra en Uruguay mientras que en la costa del Pacífico se encuentra en Perú (Crespo et al. 2021). Entre las décadas de 1920 y 1960 esta especie sufrió una intensa explotación comercial a lo largo de la costa sudamericana, y muchas poblaciones han sido reducidas a menos del 10% de su número original una vez que esta cesó (Crespo et al. 2021). Si bien la mayoría de las poblaciones se están recuperando, en regiones como Argentina la recuperación no comenzó hasta la década de 1990 (Crespo & Pedraza 1991), mientras que la población residente en Uruguay ha descendido en las últimas décadas (Franco-Trecu 2015). Se estima que actualmente la población total global es de al menos 445.000 individuos (Cárdenas-Alayza et al. 2016).



**Figura 1.** Hembras y cría de *Otaria flavescens*. Autor: Gabriel Rojo.

Los estudios de la dieta del león marino sudamericano indican que se trata de una especie generalista y oportunista, que hace uso de una gran diversidad de recursos tróficos que varía según el sexo, la ubicación y la disponibilidad en el ambiente (Koen Alonso et al. 2000, Suárez et al. 2005, Franco-Trecu et al. 2013). Sus presas más comunes son los peces, crustáceos y calamares y la importancia de cada especie en la dieta varía según la región. En el primer estudio sobre su dieta en la Patagonia, mediante el análisis de contenido estomacal, se identificaron 41 especies, siendo las más importantes el pulpo colorado (*Enteroctopus megalocyathus*), el calamar (*Illex argentinus*), la merluza común (*Merluccius hubbsi*), la raneya (*Raneya brasiliensis*) y la anchoíta (*Engraulis anchoita*) (Koen Alonso et al. 2000). Estudios en diferentes colonias del león marino sudamericano han demostrado que los individuos de esta especie son capaces de modificar sus hábitos alimenticios espacial y temporalmente, tanto en el corto plazo (meses; Muñoz et al. 2013, Bustos et al., 2012) como en el largo plazo (años; Muñoz et al. 2013). Esta capacidad de los individuos de modificar su dieta para incluir o excluir ciertos recursos podría permitirles adaptarse rápidamente a cambios drásticos en el ambiente, como la sobreabundancia o casi extinción de determinadas especies presa (Estes et al. 2003).

Los primeros estudios sobre los hábitos alimenticios de esta especie se basaban en análisis de contenido estomacal o heces; y más recientemente se han basado en isótopos estables y ácidos grasos (Muñoz et al. 2013, Franco-Trecu et al. 2014, Grandi et al. 2020, Guerrero et al. 2020). En la población argentina de *Otaria flavescens* se han investigado aspectos relacionados a los hábitos alimenticios de las hembras utilizando la técnica de isótopos estables, pero siempre inferidos a partir de tejidos de sus crías (e.g. Drago et al. 2009, Drago et al. 2010, Grandi et al. 2020). Además, esos trabajos no se han enfocado en evaluar el grado de especialización trófica individual, ni la variación de los hábitos tróficos en el mediano plazo (i.e. 3 años). Dada la importancia que tiene la plasticidad de los hábitos tróficos en el éxito individual, y posteriormente en las dinámicas poblacionales, permitiendo la adaptación frente a cambios ambientales, en el presente trabajo se plantea aportar información sobre las variaciones temporales en los hábitos alimenticios y el grado de especialización trófica de las hembras de una colonia de león marino sudamericano, uno de los mamíferos marinos más abundantes del Atlántico sur.

## OBJETIVOS

### Objetivo general:

Describir los hábitos y especialización alimenticia, su variación en el tiempo y el efecto de la especialización trófica en el *fitness* de hembras adultas del león marino sudamericano (*Otaria flavescens*) en la colonia de Isla Arce, Chubut, Argentina.

### Objetivos específicos:

- Estimar la composición de la dieta asimilada a nivel poblacional e individual, así como su variación interanual.
- Estimar métricas de nicho isotópico y el grado de especialización trófica a nivel poblacional, evaluando su variación entre años.
- Estimar la especialización trófica de cada hembra y su efecto en el *fitness*, utilizando como indicadores su condición corporal y la tasa de crecimiento de sus crías.

## HIPÓTESIS

Al tratarse de una especie generalista (Koen Alonso et al. 2000, Suárez et al. 2005), se hipotetiza que las hembras de *Otaria flavescens* de la colonia en Isla Arce presentan una dieta amplia a nivel poblacional, con una alta diversidad de recursos tróficos. Además, en base a estudios previos sobre la composición de su dieta en la Patagonia (Koen Alonso et al. 2000, Drago et al. 2010), se hipotetiza una dieta compuesta tanto por presas pelágicas como bentónicas.

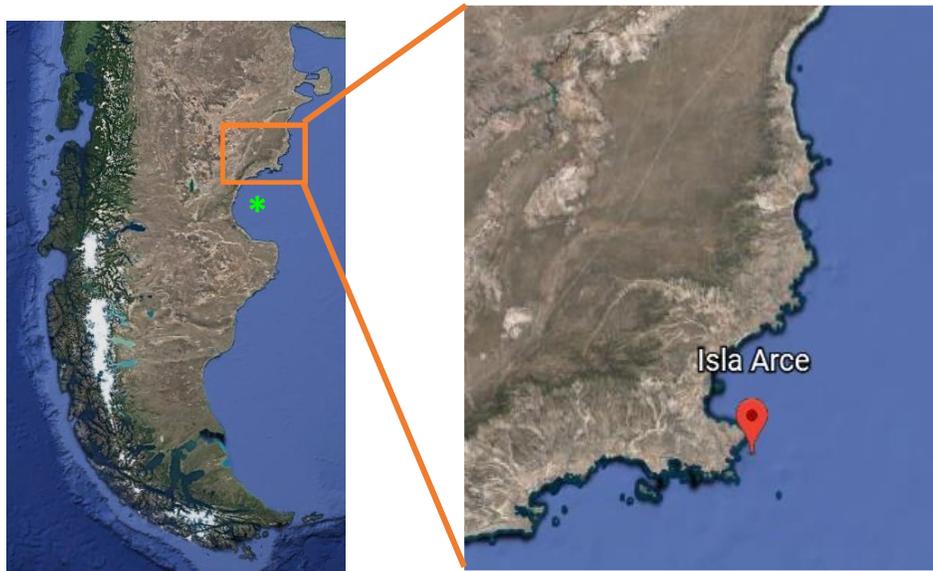
Teniendo en cuenta que en la Patagonia la productividad primaria muestra una alta variación temporal (Rivas et al. 2006) y que *O. flavescens* es una especie capaz de modificar sus hábitos tróficos de acuerdo a la disponibilidad de recursos en el ambiente (Suárez et al. 2005), se hipotetiza una variación en el grado de especialización trófica de las hembras en el tiempo, de manera que en situaciones donde la densidad de recursos es baja, las hembras aumentan su grado de especialización para evitar la competencia intraespecífica (Araujo et al. 2011).

Considerando que en diversas especies de otáridos se ha observado una asignación materna diferencial de recursos a crías macho y hembra (Kraus et al. 2012), al tratarse *Otaria flavescens* de una especie con dimorfismo sexual marcado se hipotetiza que, de encontrarse una relación entre la especialización individual de una hembra y la tasa de crecimiento de su cría, el sexo de esta última tiene una incidencia en la relación encontrada (Piedrahita et al. 2014).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La Isla Arce ( $45^{\circ}00'S$ ,  $65^{\circ}29'O$ ) se encuentra en el Golfo San Jorge, en la costa atlántica de Chubut, Argentina, ubicada a ~9 km de la costa (Figura 2). Cuenta con una superficie de 0,45 km<sup>2</sup> y alberga alrededor de 900 leones marinos (Crespo EA, datos no publicados).



**Figura 2.** Ubicación de Isla Arce, Argentina. \* = Golfo San Jorge (imágenes tomadas de Google Earth).

### Colecta de muestras

Las muestras fueron colectadas en un área reproductiva con un total de 150 individuos de ambos sexos y todas las etapas de desarrollo (cachorro, juvenil, subadulto y adulto). Se capturaron aleatoriamente 12 hembras lactantes y sus crías (4 machos y 8 hembras) durante la segunda y tercera semana de enero del año 2015, cuando las hembras reanudaron la alimentación después del parto. Luego de pesarlas, sexarlas y marcarlas, las crías fueron liberadas a la colonia mientras que las hembras fueron sedadas usando una combinación de midazolam al 5% y dexmedetomidina (Katz et al. 2018) para luego pesarlas, medirlas y extraerles una vibrisa.

Aproximadamente 30 días después del marcado, 10 crías (3 machos y 7 hembras) fueron recapturadas para volver a pesarlas y medirlas (ver Drago et al. 2021).

#### Procesamiento de muestras y análisis de isótopos estables

Las 12 vibrisas fueron lavadas con agua destilada para remover impurezas. Dado que la tasa de crecimiento de las vibrisas es de aproximadamente 0,08 mm/día (Lima et al. 2019), estas fueron cortadas en fragmentos de 3mm, de manera que cada uno integrara aproximadamente 1 mes de información. A continuación, los fragmentos se sumergieron en una solución 1:1 de hexano-acetona para remover lípidos, y luego se cortó y pesó cada uno en una balanza de alta precisión hasta obtener fragmentos de entre 0,8 y 1,2 mg. Las muestras se enviaron al Centro de Isótopos Estables, Universidad de Nuevo México (csi.unm.edu), para determinar las abundancias naturales de carbono y nitrógeno y sus proporciones isotópicas.

Las muestras fueron analizadas en un espectrómetro de masa de flujo continuo para determinar las abundancias de los isótopos de N y C con una precisión analítica de  $\pm 0,2\%$  para el N y de  $0,04\%$  para el C. Las proporciones isotópicas resultantes se expresaron en notación delta ( $\delta$ ) en partes por mil (‰) según la ecuación:  $\delta X = [(R_{muestra}/R_{estandar}) - 1] \times 1000$ ; donde X corresponde a  $^{15}\text{N}$  o  $^{13}\text{C}$ ,  $R_{muestra}$  a la proporción entre el isótopo pesado y el isótopo ligero de la muestra ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) y  $R_{estandar}$  a la proporción entre el isótopo pesado y el isótopo ligero de los estándares de referencia, que son el nitrógeno atmosférico para  $^{15}\text{N}$  y Pee Dee Belemnite (PDB) para  $^{13}\text{C}$ .

#### Análisis de datos

Dado que las vibrisas tuvieron largos mayores a 10 cm permitieron obtener información de los hábitos alimenticios en un período de al menos 3 años: el año 1 (2012), el año 2 (2013) y el año 3 (2014). Por tanto, los análisis relacionados con cambios en un mediano plazo se referirán a

este período. Para el año 1 en lugar de 12 hembras los análisis se realizaron con 10 hembras debido a que las vibrisas de 2 hembras no llegaban a integrar 3 años completos.

### *Composición de la dieta*

Se estimó la composición de la dieta a nivel poblacional e individual para el año 1 (2012), el año 2 (2013) y el año 3 (2014). Para esto, se utilizaron modelos de mezcla que permiten estimar la importancia de las potenciales presas en la dieta, en base a los contenidos isotópicos de los tejidos de los consumidores (hembras adultas de león marino) y de sus presas potenciales (Drago et al. 2009, Vales et al. 2015). Estos modelos requieren conocer los factores de enriquecimiento trófico (TEFs), que son la diferencia entre el valor isotópico del tejido del consumidor y el valor isotópico de la dieta (Caut et al. 2009). La estimación a nivel poblacional se realizó mediante modelos de mezcla en el paquete MixSIAR, que permite incorporar una estructura de dependencia entre los datos de un individuo (Stock et al. 2018), mientras que para el análisis a nivel individual se utilizó el paquete simmr (Parnell et al. 2019). La selección de las potenciales presas para incluir en los modelos de mezcla se realizó en base a Koen Alonso et al. (2000), que estudió la dieta de las hembras de *Otaria flavescens* en Patagonia, mediante el análisis de contenido estomacal. En la tabla 1 se encuentran las presas seleccionadas y su índice de importancia relativa (IRI) de acuerdo al estudio mencionado. Se incluyó al savorín *Seriorella porosa*, un pez pelágico que, si bien no ha sido reportado en los análisis de estómago de las hembras ni en las heces de la costa norte del Golfo San Jorge, puede que tenga alguna relevancia en la dieta, dado que sí se ha encontrado en los estómagos de los machos del área de estudio –aunque con baja frecuencia– (Koen Alonso et al. 2000) y en estómagos de individuos de la especie más al norte (Jarma et al. 2019). Estos datos fueron complementados con resultados de muestras de heces colectadas en Isla Arce, Isla Rasa e Islote Moreno entre 1999 y 2018 (Crespo, E.A. CESIMAR, CONICET Comunicación personal). La idoneidad de las presas seleccionadas para correr los modelos de mezcla se evaluó utilizando polígonos de mezcla

simulados, que incorporan la desviación estándar de las presas y los TEFs utilizados (Smith 2013). El resultado de este análisis representa la probabilidad de que la dieta de un consumidor este adecuadamente representada en el modelo de mezcla propuesto. Si un consumidor queda fuera de este polígono de mezcla simulado, se considera que el modelo es poco robusto para estimar la dieta de este individuo (Smith 2013).

**Tabla 1.** Índice de importancia relativa (%IRI) de las presas reportadas en la dieta de hembras de *O. flavescens* según Koen Alonso et al. (2000). Entre las presas seleccionadas se incluyen especies que tuvieron un bajo IRI, pero que actualmente presentan porcentajes de aparición mayores al 5%. El grupo ecológico que se le asignó a cada especie se muestra entre paréntesis (P=pelágico, B=bentónico, PD=pelágico demersal, BD=bentónico demersal).

<b>Especie Presa</b>	<b>%IRI</b>
<i>Enteroctopus megalocyathus</i> (B)	55
<i>Illex argentinus</i> (PD)	17,5
<i>Merluccius hubbsi</i> (PD)	11,9
<i>Raneya brasiliensis</i> (BD)	6,9
<i>Engraulis anchoita</i> (P)	4,4
<i>Doryteuthis gahi</i> (PD)	1,1
<i>Patagonotothen cornucola</i> (BD)	0,6
<i>Paralichthys isosceles</i> (B)	0,4
<i>Doryteuthis sanpaulensis</i> (PD)	0,1
<i>Pleoticus muelleri</i> (BD)	<0,1
<i>Munida subrugosa</i> (B)	<0,1
<i>Seriorella porosa</i> (PD)	-

Debido a que algunas presas se solapan en su señal isotópica, además de tener un rol ecológico similar, estas fueron agrupadas para correr los modelos de mezcla. En este sentido, *Pleoticus muelleri* y *Munida subrugosa* forman el grupo de “crustáceos decápodos”, mientras *Raneya brasiliensis*, *Patagonotothen cornucola* y *Paralichthys isosceles* el de “peces bentónicos” (Figura

A2). Los TEFs utilizados para el  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\Delta^{13}\text{C}= 3,0\text{‰} \pm 0,5\text{‰}$ ) y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\Delta^{15}\text{N}= 3,6\text{‰} \pm 0,5\text{‰}$ ) fueron determinados para vibrisas de *O. flavescens* en condiciones controladas (Cardona et al. 2017), en tanto que el desvío estándar de 0,5‰ fue fijado arbitrariamente. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software libre R (R Core Team, 2020).

### *Espacio de nicho isotópico*

A partir de los valores isotópicos de las hembras, se calcularon para cada año cuatro métricas de Layman para describir aspectos de los hábitos alimenticios a nivel poblacional (Layman et al. 2007). El rango de  $\delta^{13}\text{C}$  (CR) refiere a la distancia entre el mayor y el menor valor de  $\delta^{13}\text{C}$  y refleja la diversidad de recursos basales, mientras que el rango de  $\delta^{15}\text{N}$  (NR) es la distancia entre el mayor y el menor valor de  $\delta^{15}\text{N}$  y representa la estructura vertical dentro de la red trófica. La distancia media al vecino más cercano (NND) es el promedio de las distancias euclidianas de cada individuo a su vecino más cercano en el espacio isotópico; valores menores de NND reflejan un alto grado de empaquetamiento trófico de los individuos. El desvío estándar de la distancia al vecino más cercano (SDNND) es una medida de la uniformidad del empaquetamiento de los individuos en el espacio delta (i.e, diagrama de dispersión  $\delta^{13}\text{C}$ -  $\delta^{15}\text{N}$ ), que se encuentra menos influenciada por el tamaño de muestra que NND. Bajos valores de SDNND sugieren una distribución más uniforme de los nichos tróficos individuales. Mientras que CR y NR, en este caso, son métricas poblacionales, NND y SDNND también se utilizan para conocer la posición relativa de los individuos entre sí dentro del nicho isotópico (Layman et al. 2007).

Se utilizaron las Elipses Bayesianas de Isótopos Estables en R (SIBER) para estimar el nicho isotópico poblacional. Este método es una reformulación Bayesiana de las métricas de Layman que permite incorporar incertidumbres como sesgos de muestreo y tamaños de muestra pequeños a la estimación del nicho isotópico (Jackson et al. 2011). Se calcularon las elipses

estándar para cada individuo y sus áreas corregidas ( $SEA_c$ ), que, a diferencia de las áreas de elipse estándar (SEA), no subestiman el área en el caso de tamaños de muestra pequeños.

#### *Especialización trófica individual*

Se estimaron ambos componentes de varianza (WIC y BIC), a partir de los cuales se obtuvo el TNW (BIC+WIC) y el índice ITS (BIC/TNW) para el año 1, el año 2 y el año 3 mediante dos abordajes. En primer lugar, se utilizó un enfoque unidimensional, estimando el grado de ITS para  $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$  por separado en el paquete RinSp (Zaccarelli et al. 2013), que realiza un remuestreo Monte Carlo para evaluar la significancia estadística del índice ITS frente a la hipótesis nula de que se trata de individuos generalistas (Zaccarelli et al. 2013). En segundo lugar, se estimó el grado de especialización mediante un análisis multidimensional, utilizando un modelo lineal generalizado mixto donde cada uno de los isótopos ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) constituyó un eje del nicho (Ingram et al. 2018). Se estimaron los componentes de varianza intra (WIC) e interindividual (BIC) mediante el paquete MCMCglmm en el software libre R (R Core Team, 2020), que emplea un análisis bayesiano de cadenas de Markov Monte Carlo, (Ingram et al. 2018), a partir de los cuales luego se calculó la TNW y el índice de ITS de la forma mencionada para el enfoque unidimensional.

#### *Efectos de la especialización trófica individual en el fitness*

Se calculó un índice de nicho individual relativo (RINI, Sheppard et al. 2018) utilizando el paquete SIBER. Para esto, el área de elipse de cada individuo fue expresada como una proporción del área total cubierta cuando se superpusieron las elipses de todos los individuos. Este índice indica que proporción de la diversidad trófica utilizada por el total de la población utiliza un individuo en particular (Sheppard et al. 2018). Por lo tanto, los valores de RINI se pueden utilizar como una estimación del grado de especialización trófica de cada individuo: valores altos indican que el individuo es generalista, ya que utiliza una gran proporción de los recursos consumidos por la

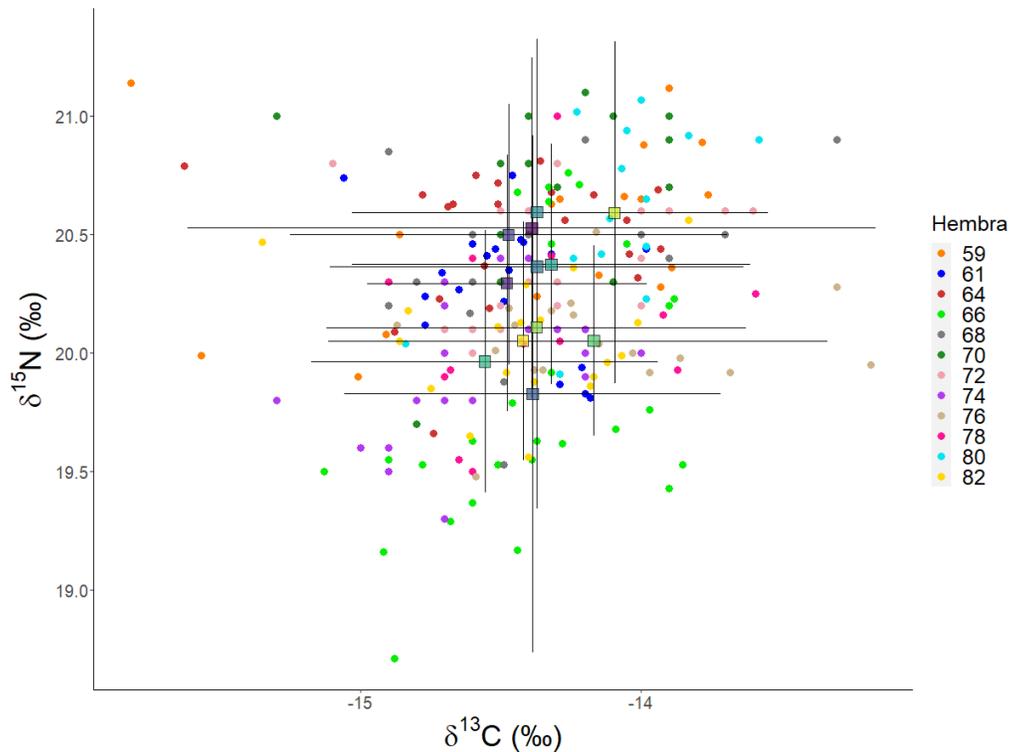
población, mientras que valores bajos indican que el individuo se especializa en una pequeña porción del total utilizado.

Por otro lado, a partir de la regresión entre la masa corporal y el largo total, se estimó la condición corporal de cada una de las hembras como los residuales de dicha regresión. Las tasas de crecimiento de las crías ( $T_c$ ) se obtuvieron a través de la siguiente ecuación:  $T_c = (P_f - P_i) / d$  (Ono & Boness, 1996), donde  $P_f$  es el peso en la última captura,  $P_i$  es el peso en la primera captura y  $d$  es la diferencia de días que separa la primera y última captura. Se realizaron modelos lineales para evaluar el efecto del RINI del año 3 (2014) sobre la condición corporal de las hembras, así como sobre la tasa de crecimiento de sus crías. Por tratarse de especies con dimorfismo sexual marcado, el sexo de las crías se incluyó como covariable en dichos modelos. Se comenzó por el modelo completo, que incluye la interacción entre variables, simplificando por medio de la remoción de las variables no significativas paso a paso. La selección del modelo se realizó utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), seleccionando el modelo con el más bajo AIC. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software libre R (R Core Team, 2020).

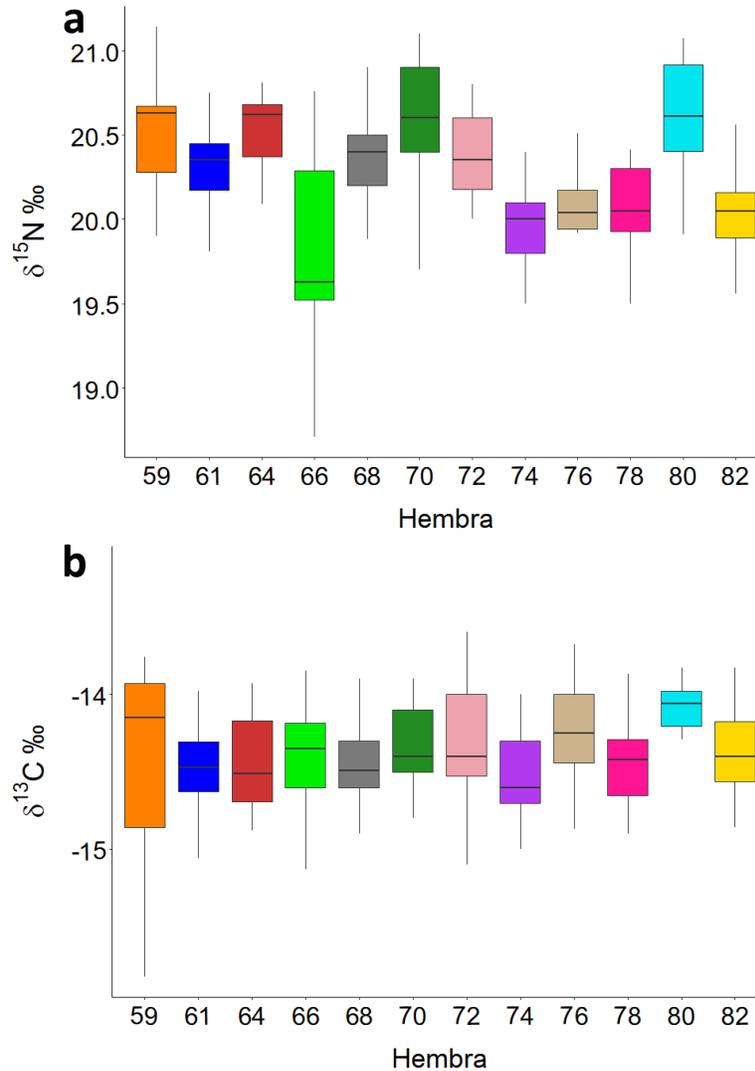
## RESULTADOS

Las 12 vibrisas de hembras adultas de *O. flavescens* (n=239 segmentos) tuvieron un largo promedio de 13,21 cm (SD=2,98). La cantidad mínima de porciones de vibrisa obtenidas fue 27 y la máxima 63. Teniendo en cuenta que cada porción (~3mm) integra aproximadamente un mes, se integró información desde octubre de 2009 hasta diciembre de 2014.

El rango de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fue -15,82 a -13,18 (media= -14,38; SD=0,39), mientras que para el  $\delta^{15}\text{N}$  el rango fue 18,71 a 21,14 (media=20,25; SD=0,43) (Figura 3). El valor promedio de cada hembra osciló entre -14,56 y -14,09 para el  $\delta^{13}\text{C}$  y entre 19,83 y 20,6 para el  $\delta^{15}\text{N}$  (Figura 4).



**Figura 3.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (puntos) obtenidos de las vibrisas de cada hembra de *Otaria flavescens* de la colonia en Isla Arce, Argentina, incluyendo la media (cuadrados) y el desvío estándar (barras de error). Cada color representa a una de las 12 hembras estudiadas.



**Figura 4.** Boxplot de valores isotópicos de (a)  $\delta^{15}\text{N}$  y (b)  $\delta^{13}\text{C}$  para la vibrisa de cada hembra de *Otaria flavescens* de la colonia en Isla Arce, Argentina.

#### Composición de la dieta

A nivel poblacional, en los años 1 y 3 la presa más consumida por las hembras de león marino fue la anchoíta (*Engraulis anchoíta*), contribuyendo 23,4% y 32,2% a la dieta, respectivamente, mientras que en el año 2 fue el calamarete del sur (*Doryteuthis gahi*) con un aporte del 28,5% (Tabla 2). Cuando se estimó la composición de la dieta a nivel individual, la principal presa para la mayor parte de las hembras fue la anchoíta (*E. anchoíta*), sin grandes variaciones entre años

(Tabla 3). En todos los casos, los polígonos de mezcla simulados (Smith et al 2013) indicaron que los modelos de mezcla propuestos son adecuados para estimar la contribución de las presas a la dieta de las hembras (Figura A1).

**Tabla 2.** Importancia relativa media a nivel poblacional de distintas presas en la dieta de 12 hembras de *O. flavescens* en la colonia de Isla Arce, estimada mediante modelos de mezcla. Entre paréntesis se muestra el intervalo de confianza al 95 %.

<b>Presa</b>	<b>Año 1</b>	<b>Año 2</b>	<b>Año 3</b>
<i>Engraulis anchoita</i>	23,4% (0,3-49,8%)	25,5% (4,4-48,4%)	32,2% (6,0-60,4%)
<i>Doryteuthis gahi</i>	17,9% (0,7-42,9%)	28,5% (6,9-52,0%)	21,9% (0,7-49,5%)
<i>Doryteuthis sanpaulensis</i>	11,4% (0,8-30,3%)	9,6% (0,6-27,6%)	5,0% (0,3-17,9%)
Peces bentónicos	4,0% (0,1-13,3%)	4,8% (0,1-14,4%)	2,1% (0,1-7,5%)
<i>Illex argentinus</i>	8,5% (1,4-18,2%)	4,2% (0,1-15,7%)	5,3% (0,1-17,8%)
<i>Merluccius hubbsi</i>	11,5% (0,5-32,5%)	5,3% (0,2-16,9%)	4,5% (0,1-15,3%)
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	3,0% (0,2-9,3%)	2,4% (0,0-8,7%)	1,5% (0,0-5,2%)
Crustáceos decápodos	5,4% (0,1-16,6%)	2,6% (0,1-10,5%)	2,0% (0,0-7,3%)
<i>Seriolella porosa</i>	14,9% (2,4-29,6)	17,0% (5,2-31,1%)	25,5% (11,0-40,5%)

**Tabla 3.** Importancia relativa media de las principales presas en la dieta de cada hembra muestreada de *O. flavescens* en la colonia de Isla Arce, para los años 1 (2012), 2 (2013) y 3 (2014), estimada mediante modelos de mezcla.

Hembra	Principal presa año 1	Principal presa año 2	Principal presa año 3
59	<i>E. anchoíta</i> 17,4%	<i>S. porosa</i> 19,3%	<i>S. porosa</i> 16,2%
61	<i>E. anchoíta</i> 25,0%	<i>E. anchoíta</i> 20,4%	<i>E. anchoíta</i> 19,1%
64	<i>S. porosa</i> 22,1%	<i>E. anchoíta</i> 21,9%	<i>E. anchoíta</i> 19,3%
66	<i>E. anchoíta</i> 17,8%	<i>E. anchoíta</i> 30,0%	<i>E. anchoíta</i> 32,3%
68	<i>E. anchoíta</i> 21,5%	<i>E. anchoíta</i> 22,4%	<i>E. anchoíta</i> 36,4%
70	<i>S. porosa</i> 23,8%	<i>E. anchoíta</i> 28,2%	<i>S. porosa</i> 20,6%
72	<i>S. porosa</i> 15,7%	<i>E. anchoíta</i> 25,4%	<i>E. anchoíta</i> 23,4%
74	<i>E. anchoíta</i> 24,1%	<i>E. anchoíta</i> 32,1%	<i>E. anchoíta</i> 29,4%
76	<i>E. anchoíta</i> 16,4%	<i>E. anchoíta</i> 23,4%	<i>E. anchoíta</i> 30,4%
78	-	<i>E. anchoíta</i> 26,2%	<i>E. anchoíta</i> 27,4%
80	-	<i>S. porosa</i> 21,7%	<i>S. porosa</i> 18,1%
82	<i>E. anchoíta</i> 18,3%	<i>E. anchoíta</i> 25,8%	<i>E. anchoíta</i> 24,2%

#### Espacio de nicho isotópico

El rango de  $\delta^{15}\text{N}$  fue mayor que el rango de  $\delta^{13}\text{C}$  para los años 2 y 3, y menor para el año 1. En el año 2 se reportaron los valores más bajos de la distancia media al vecino más cercano (NND) y su desviación estándar (SDNND). El valor del área de elipse estándar corregida (SEAc) a nivel poblacional fue menor para el año 2 que para los años 1 y 3. A nivel individual, para el año 1 el valor medio de las elipses (SEAc) fue igual a 0,19 (rango=0,06 a 0,57); para el año 2 fue igual a 0,11 (rango=0,02 a 0,26) y para el año 3 el valor medio fue igual a 0,35 (rango=0,14 a 0,65) (Tabla 4).

**Tabla 4.** Métricas de Layman y valores del área de elipse estándar corregida a nivel poblacional (P) e individual (I) para cada año en hembras de *O. flavescens* en la colonia de Isla Arce, Argentina. NND: distancia media al vecino más cercano; SDNND: desvío estándar de la distancia al vecino más cercano; SEAc: área de elipse estándar corregida.

Métricas	Año 1	Año 2	Año 3
Rango $\delta^{15}\text{N}$	0,80	1,31	1,14
Rango $\delta^{13}\text{C}$	0,89	0,76	0,73
NND	0,19	0,13	0,17
SDNND	0,11	0,10	0,12
SEAc (P)	0,41	0,33	0,53
SEAc (I)	0,19	0,11	0,35

#### Especialización trófica individual

En el análisis unidimensional, las estimaciones de ITS por año para cada isótopo ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) variaron entre 0,24 y 0,75 (Tabla 5), mientras que en el análisis multidimensional los valores de ITS para los 3 años analizados variaron entre 0,45 y 0,72 (Tabla 6).

**Tabla 5.** Valores de los componentes de varianza intra- (WIC) e inter-individual (BIC), la amplitud total de nicho (TNW) y la especialización trófica individual unidimensional (ITS) para el  $\delta^{15}\text{N}$  y para el  $\delta^{13}\text{C}$  para cada año, en hembras de *Otaria flavescens* de la colonia de Isla Arce, Argentina. Significancia estadística del índice ITS frente a la hipótesis nula de que se trata de individuos generalistas: \* $p \leq 0,05$ ; \*\*\* $p \leq 0,001$ .

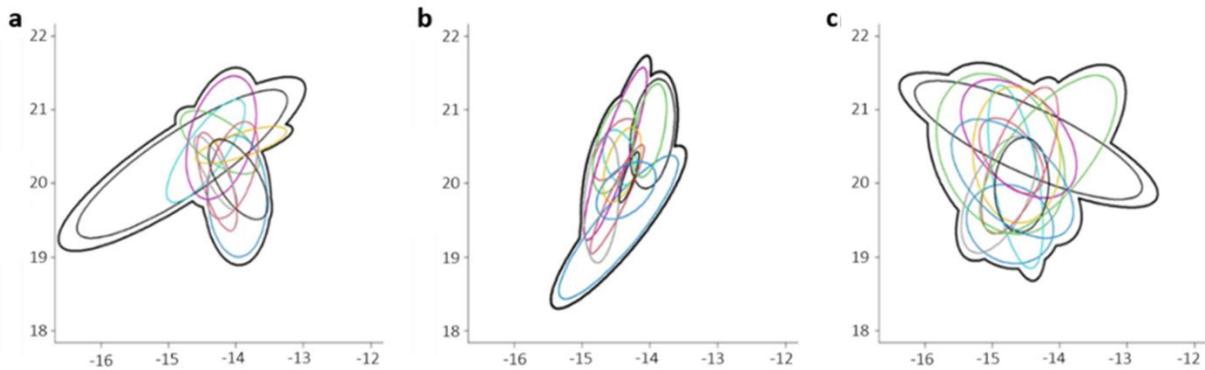
	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
	Año 1	Año 2	Año 3	Año 1	Año 2	Año 3
WIC	0,06	0,02	0,10	0,06	0,05	0,11
BIC	0,07	0,05	0,03	0,07	0,18	0,10
TNW	0,12	0,07	0,13	0,14	0,24	0,21
ITS	0,53***	0,73***	0,24*	0,53***	0,75***	0,49***

**Tabla 6.** Valores por año de los componentes de varianza intra (WIC) e interindividual (BIC), amplitud total de nicho poblacional (TNW) y especialización trófica individual multidimensional (ITS) para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en hembras de *Otaria flavescens* de la colonia de Isla Arce, Argentina, calculados con un intervalo de confianza de 95%.

	<b>Año 1</b>	<b>Año 2</b>	<b>Año 3</b>
<b>WIC</b>	0,07 (0,05-0,11)	0,05 (0,04-0,08)	0,13 (0,09-0,18)
<b>BIC</b>	0,09 (0,02-0,22)	0,13 (0,04-0,28)	0,11 (0,02-0,24)
<b>TNW</b>	0,16 (0,06-0,32)	0,19 (0,08-0,35)	0,24 (0,11-0,42)
<b>ITS</b>	0,55 (0,25-0,67)	0,72 (0,55-0,79)	0,45 (0,20-0,56)

Efecto de la especialización trófica individual en el fitness

El aporte de cada hembra al nicho isotópico poblacional (RINI) varió entre 0,07 y 0,7 (media= 0,24) en el año 1, entre 0,04 y 0,49 (media= 0,21) en el año 2 y entre 0,12 y 0,58 (media= 0,29) en el año 3 (Figura 5).



**Figura 5.** Índice de nicho individual relativo (RINI) para el año 1 (a), el año 2 (b) y el año 3 (c). Las líneas de colores muestran las elipses individuales de las hembras de *O. flavescens* generadas a partir de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , utilizando el 95% de los datos; la línea negra gruesa muestra el área de nicho poblacional estimada.

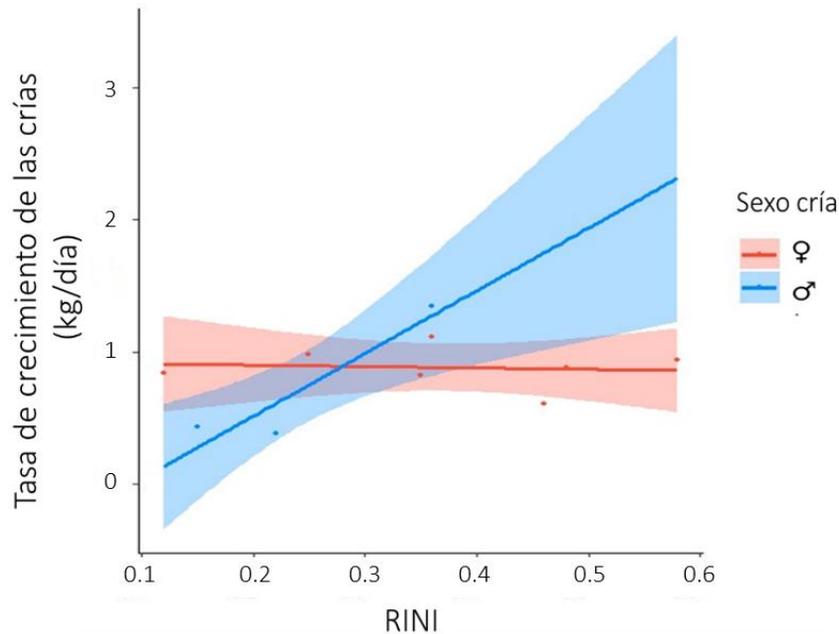
La condición corporal de las hembras varió entre -10,13 y 14,08, mientras que la tasa de crecimiento de las crías varió entre 0,43 y 1,15 kg/día (media=0,83). No se encontró un efecto significativo del RINI del año 3 sobre la condición corporal de las hembras (Tabla 7). Por otra parte, en el caso de los modelos considerados para explicar el efecto del RINI sobre la tasa de crecimiento de las crías (Tc), el modelo con menor AIC indicó que la Tc fue afectada por el aporte al nicho isotópico de sus madres, en interacción con el sexo de la cría (Tabla 8). Mientras que el RINI de las madres no tuvo un impacto significativo en la tasa de crecimiento de las crías hembras, el uso de una mayor área de nicho isotópico (RINI – año 3) incrementó significativamente la tasa de crecimiento de las crías machos (Figura 6).

**Tabla 7.** Modelos corridos para evaluar el efecto del RINI del año 3 de las hembras de león marino sudamericano en Isla Arce sobre su condición corporal (CC). Se muestra el valor del estimado y su valor p entre paréntesis.

<b>Modelo</b>	<b>Intercepto (valor p)</b>	<b>RINI (valor p)</b>	<b>Sexo cría (valor p)</b>	<b>RINI*sexo cría (valor p)</b>	<b>AIC</b>	<b>Error estándar residuales</b>	<b>df</b>
CC ~ RINI*sexo cría	0,797 (0,922)	5,594 (0,794)	-13,824 (0,385)	26,430 (0,650)	89,479	8,129	8
CC ~ RINI +sexo cría	-0,481 (0,947)	9,181 (0,629)	-0,089 (0,716)	-	87,808	7,770	9
CC ~ RINI	-6,315 (0,312)	20,048 (0,273)	-	-	88,086	8,105	10

**Tabla 8.** Modelos corridos para evaluar el efecto del RINI del año 3 de las hembras de león marino sudamericano en Isla Arce sobre la tasa de crecimiento de las crías (Tc). Se muestra el valor del estimado y su valor p entre paréntesis. El primer modelo fue elegido por tener el menor AIC (Criterio de información de Akaike).

Modelo	Intercepto (valor p)	RINI (valor p)	Sexo cría (valor p)	RINI*sexo cría (valor p)	AIC	Error estándar residuales	df
Tc ~ RINI*sexo cría	0,922 (0,004)	-0,105 (0,845)	-1,356 (0,013)	4,849 (0,013)	<b>0,426</b>	0,194	6
Tc ~ RINI + sexo cría	0,6714 (0,067)	0,569 (0,485)	-0,089 (0,716)	-	9,610	0,314	7
Tc ~ RINI	0,604 (0,036)	0,691 (0,329)	-	-	7,813	0,296	8



**Figura 6.** Modelo seleccionado para explicar el efecto del RINI del año 3 de las madres de león marino sudamericano sobre la tasa de crecimiento de las crías, en interacción con el sexo de las mismas.

## DISCUSIÓN

El estudio de los hábitos tróficos es importante por el efecto que estos tienen en el éxito individual y poblacional (Begon 2006). El presente trabajo busca aportar al conocimiento sobre la ecología trófica de uno de los depredadores tope más abundantes en el Atlántico sur en la colonia reproductiva de Isla Arce (Argentina).

### Composición de la dieta

Estudios previos en Patagonia sobre la dieta del león marino sudamericano mediante el análisis de contenido estomacal y heces indicaron que las hembras de esta especie se alimentan principalmente de presas bentónicas y pelágicas demersales (Koen Alonso et al. 2000, Bustos et al. 2014). Por otro lado, mediante el análisis de isótopos estables en tejidos de las crías (como indicadoras de los hábitos tróficos de sus madres), se encontró que las hembras de la colonia de Punta León, a 230 km de Isla Arce, cambian su alimentación de presas pelágicas previo al parto, a presas bentónicas luego del parto. Se ha propuesto que este mecanismo les serviría para reducir la duración del viaje de forrajeo y el tiempo que las crías permanecen desatendidas durante la lactancia temprana (Drago et al. 2010). En base a estos antecedentes, y dado que las vibrisas integran varios años, se esperaba encontrar en este tejido valores isotópicos que reflejaran un consumo de presas tanto pelágicas, como bentónicas. Sin embargo, aquí se reporta que las hembras de león marino sudamericano que se reproducen en Isla Arce se alimentan principalmente de presas pelágicas a lo largo del año. Considerando todas las especies pelágicas utilizadas en los modelos de mezcla, su importancia relativa en la dieta a nivel poblacional es mayor al 85% para los 3 años. Estas diferencias en las estrategias de alimentación de las hembras en distintas colonias probablemente se asocien a diferencias en la disponibilidad de recursos (presencia y abundancia de las potenciales presas), lo que concuerda con diversos estudios que han caracterizado a *Otaria flavescens* como una especie oportunista de amplio espectro, cuyo uso de los recursos tróficos varía espacial y temporalmente (Koen Alonso et al.

2000, Jarma et al. 2019, Suárez et al. 2005, Franco-Trecu et al. 2013, Grandi et al. 2020, Riverón et al. 2021). Es probable que los recursos bentónicos cercanos a la colonia de Isla Arce sean poco abundantes de manera que las hembras tengan que recurrir a los recursos pelágicos. También es posible que, al tener mayor contenido energético que las presas bentónicas (Eder & Lewis 2005, Drago et al. 2010), el consumo de presas pelágicas les permita a las hembras alcanzar el mismo retorno energético en menor cantidad de tiempo. Esto es una ventaja porque las hembras de esta especie realizan viajes periódicos para alimentarse y adquirir recursos y regresan a la colonia cuando alcanzan un retorno energético que les permite alimentar a sus crías, las cuales dependen del éxito de forrajeo de sus madres (Costa 2008). Mientras las hembras se encuentran en el mar, las crías permanecen desatendidas y pueden morir de inanición (Trillmich 1991, Soto et al. 2004), por lo que las hembras deben evitar aumentar la duración de los viajes siempre que sea posible mediante diversas estrategias (Trillmich & Weissing 2006, Costa 2008). Consumir principalmente presas pelágicas podría permitirles a las hembras alcanzar el retorno energético necesario más rápidamente y volver antes a la colonia, de manera que las crías permanezcan menos tiempo en ayuno.

A nivel del consumo individual, no hubo una gran variación entre años en las principales presas. La anchoíta fue el principal recurso para el 70% de las hembras en el año 1, para el 83% en el año 2 y para el 75% en el año 3. En cuanto a los recursos secundarios, los resultados de los modelos de mezcla no permitieron estimar con precisión su aporte a la dieta de las diferentes hembras debido a que los intervalos de confianza en torno a las estimaciones fueron muy amplios y similares entre sí. Si bien los modelos de mezcla pueden ser una gran herramienta para recomponer la dieta de los individuos, a la hora de interpretar resultados es importante tener en cuenta sus limitaciones (Stock et al. 2019). Cuando se trata de consumidores con dietas diversas (alto número de presas potenciales), como es el caso de *Otaria flavescens*, sumado a que muchas de sus presas tienen firmas isotópicas similares, el conjunto de proporciones que

resuelve el modelo de mezcla generalmente posee intervalos de confianza amplios en torno a las estimaciones de las proporciones dietéticas menores (Phillips et al. 2014). En general, cuantos más recursos tróficos hay en la dieta de un animal en un ambiente, es más probable que las presas se solapen en el espacio isotópico, de manera que los estimados de su importancia van a ser menos precisos (Robinson et al. 2017). También es importante tener en cuenta que los modelos de mezcla son sensibles a la elección de los factores de discriminación (TEFs) (Bond & Diamon 2011). Si bien en este trabajo los TEFs utilizados para el  $\delta^{13}\text{C}$  ( $\Delta^{13}\text{C}= 3,0\text{‰}$ ) y para el  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\Delta^{15}\text{N}= 3,6\text{‰}$ ) fueron determinados para vibrisas de *O. flavescens* en condiciones controladas (Cardona et al. 2017), pueden existir variaciones según las condiciones ambientales (cautiverio vs naturaleza) relacionadas con factores fisiológicos, reproductivos y la calidad de la dieta (Vander Zanden et al. 2001, McCutchan et al. 2003, Caut et al. 2009).

#### Espacio de nicho isotópico y especialización trófica individual

El aumento en el rango de  $\delta^{15}\text{N}$  y la disminución en el rango de  $\delta^{13}\text{C}$  reportados para el año 2 (2013) y 3 (2014) con respecto al año 1 (2012) sugieren un aumento de la diversidad de niveles tróficos utilizados por parte de las hembras, y una disminución en la diversidad de hábitats utilizados (i.e. pelágico, bentónico). En el año 2 se observaron los valores más bajos de NND y SDNND, lo que indica que en este año las hembras de la colonia presentaron una mayor redundancia trófica y una distribución más uniforme en el espacio isotópico. A su vez, en concordancia con esto, el área de elipse estándar (SEAc) también fue más pequeña en el año 2, sugiriendo que las hembras ocuparon una menor área de nicho isotópico. Teniendo en cuenta los rangos de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$ , el empaquetamiento trófico y la menor SEAc del año 2 probablemente se asocien con una reducción de la diversidad de fuentes de origen de los recursos consumidos.

Tanto el análisis unidimensional como el multidimensional reflejaron una variación interanual en el grado de especialización trófica (ITS) de las hembras de león marino sudamericano en Isla

Arce: mientras para los años 1 y 3 el grado de ITS fue moderado, para el año 2 fue alto. El análisis multidimensional muestra que, en el año 2, el mayor grado de ITS fue generado por un incremento en la varianza interindividual (mayor BIC) y una disminución en la varianza intraindividual (menor WIC), respecto a los años 1 y 3. Esto es concordante con el análisis unidimensional para el  $\delta^{15}\text{N}$ , donde en el año 2 también se observó un incremento en la amplitud de nicho total (TNW), explicado principalmente por el incremento del BIC, aumentando las diferencias entre individuos.

Si bien considerando las limitaciones ya mencionadas, los modelos de mezcla no permiten detectar diferencias claras en los recursos secundarios, dado que la anchoíta es la principal presa para la mayoría de las hembras, es probable que el grado alto de ITS del año 2 se deba a la diversificación en el uso de los recursos secundarios por parte de las hembras. Cuando se comparte la preferencia por un determinado recurso, su escasez puede llevar a que los individuos incrementen la competencia para acceder al mismo dentro de la población (Ferry-Graham et al. 2002). En este contexto, los individuos incrementan su diversificación consumiendo diferentes recursos secundarios (Araujo et al 2011). El mayor empaquetamiento trófico en el año 2, que probablemente se asocie a una disminución de la diversidad de fuentes de origen de los recursos utilizados, posiblemente sea la causa de una mayor segregación trófica como mecanismo para evitar la competencia y maximizar el éxito de forrajeo de las hembras (Tinker et al. 2008). En la Patagonia, la productividad primaria es altamente variable intra e interanualmente, no solo en cantidad, sino también en el patrón de distribución en el espacio (Rivas et al. 2006, Andreo et al. 2016). En este sentido, los cambios en el grado de ITS observados entre los años estudiados probablemente se deban a cambios temporales en la abundancia y distribución de los recursos tróficos (Svanback et al. 2011, McHuron et al. 2016, Cárdenas-Alayza et al. 2022).

### Efecto de la ITS en el fitness

El índice de nicho individual relativo (RINI) indica que proporción de la diversidad trófica utilizada por el total de la población utiliza un individuo en particular (Sheppard et al. 2018). En el año 2, el RINI de las hembras fue, en promedio, menor que en los años 1 y 3, con un valor de 21%, porcentaje que superaron solamente cuatro de las doce hembras. Esto significa que la mayor parte de las hembras utilizó una porción acotada del total de los recursos utilizados por la población, en concordancia con los resultados de ITS estimados para este año. Al estudiar la relación entre el RINI en el año 3 y la tasa de crecimiento de las crías, se observó que para las hembras que tuvieron crías macho, un mayor RINI incidió de manera positiva en la tasa de crecimiento de sus crías. En el caso de las hembras con crías hembra, el grado de especialización de sus madres no parece afectar su tasa de crecimiento. En muchos mamíferos con dimorfismo sexual marcado, se ha visto que los machos en la edad temprana tienen mayores demandas energéticas que las crías hembra (Clutton-Brock et al. 1985). Crecer mucho implica crecer rápido y/o crecer durante un período de tiempo más prolongado, por lo que una mayor demanda energética puede hacer que las crías macho sean más susceptibles a la escasez de alimento (Le Galliard et al. 2005, Battles 2016). Una de las formas de amortiguar estas diferencias entre machos y hembras es asignar mayor cantidad de recursos a las crías macho, algo que se ha registrado en muchos mamíferos (Hewison and Gaillard 1999, Badescu et al. 2022), incluyendo otáridos como *Zalophus wollebaeki* (Kraus et al. 2012, Piedrahita et al. 2014) y *Zalophus californianus* (Oftedal et al. 1987). En *Otaria flavescens* se observó que el sexo y la masa de las crías son los principales determinantes del comportamiento de forrajeo de las hembras, probablemente relacionado con la mayor masa corporal de las crías macho (Drago et al. 2021). En algunos pinnípedos se ha observado que dietas diversas compuestas por presas con diferentes contenidos de lípidos y proteínas aumentan la ingesta de energía digerible en comparación a dietas especializadas (Goodman-Lowe et al. 1999; Trumble & Castellini 2005). De esta manera, consumir una mayor diversidad trófica podría permitir a las hembras asignar

mayor cantidad de energía a la producción de leche para suplir las demandas energéticas de las crías, lo que se vería reflejado en una mayor tasa de crecimiento (Georges et al. 2001). Así, las crías macho, al tener un mayor requerimiento energético, se verían beneficiadas al aumentar la diversidad trófica de las madres porque supondría un mayor aporte energético permitiendo suplir sus demandas. Probablemente, como tienen menores requerimientos energéticos, todas las hembras con crías hembra logran satisfacer sus demandas sin ser afectadas por el grado de especialización. Es importante remarcar que tanto este resultado como su interpretación deben considerarse con precaución debido al pequeño tamaño de muestra. Si bien en los últimos años muchos trabajos se han enfocado en las causas de la especialización trófica (Araújo et al. 2011), son escasos los estudios en relación a sus consecuencias (Cucherousset et al. 2011, Kernaléguen et al. 2016, Costa Pereira et al. 2019), siendo este uno de los pocos que comienza a evaluarlas. Por esta razón, se propone como perspectiva repetir este análisis con tamaños de muestra más grandes que permitan obtener resultados más precisos.

### Consideraciones finales

Si bien los análisis de sensibilidad realizados avalaron estadísticamente los resultados de los modelos de mezcla propuestos para estimar la composición de la dieta de las hembras analizadas (Figura A1, Smith et al. 2013), estos no permitieron determinar con claridad la contribución de los recursos secundarios debido a las limitaciones mencionadas anteriormente. La inclusión de información previa sobre la dieta de los individuos a analizar obtenida mediante otros métodos, como el análisis de heces o contenido estomacal, puede ayudar a obtener resultados más precisos (Moore & Semmens 2008, Robinson 2017), aunque se debe tener en cuenta que en muchos casos información previa sesgada puede trasladar el sesgo a los modelos de mezcla (Franco-Trecu et al. 2013).

La metodología utilizada permitió conocer diferentes aspectos de los hábitos tróficos de individuos de una especie que experimenta grandes movimientos y vive en hábitats que dificultan

su observación. Por medio del análisis isotópico de un tejido de crecimiento continuo, se obtuvo información para varios años y permitió compararlos. Poder responder esto utilizando métodos tradicionales implicaría grandes muestreos y mucho trabajo de laboratorio para la identificación de especies presa. Por otro lado, otras metodologías modernas como la telemetría satelital conllevan costos mucho mayores. Sin embargo, la sinergia entre diferentes metodologías siempre es lo que más información aporta, por lo que el estudio de las variaciones temporales en los hábitos alimenticios idealmente debería realizarse integrando los métodos tradicionales con el análisis isotópico, datos satelitales sobre el movimiento de los individuos e información sobre las condiciones ambientales locales durante el periodo de interés.

## **CONCLUSIONES**

- Las hembras de león marino sudamericano de la colonia de Isla Arce se alimentan principalmente de presas pelágicas. A nivel poblacional, la presa más consumida varió entre la anchoíta (años 1 y 3) y el calamarete del sur (año 2). A nivel individual, en los 3 años la anchoíta fue la principal presa para la mayoría de las hembras.
- El grado de especialización trófica individual varió entre años, siendo moderado en los años 1 y 3 y alto en el año 2. Además, en el año 2 las hembras presentaron una menor área de nicho isotópico y un mayor grado de empaquetamiento trófico que en los otros años.
- En el año 2, el RINI de las hembras fue en promedio, menor que en los años 1 y 3. La mayor parte de ellas utilizó una porción acotada del total de los recursos utilizados por la población, en concordancia con los resultados de ITS estimados para este año. A su vez, se observó una relación positiva entre el RINI en el año 3 y la tasa de crecimiento de las crías macho, lo que indica que el uso de una mayor diversidad trófica por parte de las hembras estaría asociado con un mayor crecimiento de las crías macho.

## BIBLIOGRAFÍA

- Andreo, V. C., Dogliotti, A. I., & Tauro, C. B. (2016). Remote Sensing of Phytoplankton Blooms in the Continental Shelf and Shelf-Break of Argentina: Spatio-Temporal Changes and Phenology. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 9(12), 5315–5324. [10.1109/JSTARS.2016.2585142](https://doi.org/10.1109/JSTARS.2016.2585142)
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14(9), 948–958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>
- Bădescu, I., Watts, D. P., Katzenberg, M. A., & Sellen, D. W. (2022). Maternal lactational investment is higher for sons in chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(3). <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03153-1>
- Baylis, A. M. M., Orben, R. A., Arnould, J. P. Y., Peters, K., Knox, T., Costa, D. P., & Staniland, I. J. (2015). Diving deeper into individual foraging specializations of a large marine predator, the southern sea lion. *Oecologia*, 179(4), 1053–1065. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3421-4>
- Battles, H. (2016). The Biologically Vulnerable Boy: Framing Sex Differences in Childhood Infectious Disease Mortality. *Boyhood Studies*, 9. <https://dx.doi.org/10.3167/bhs.2016.09205>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (4th ed.). Wiley-Blackwell.
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. (2002). Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10), 2936–2941. <https://doi.org/10.2307/3072028>
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseley, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American naturalist*, 161(1), 1–28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703743104>
- Bond, A. L., & Diamond, A. W. (2011). Recent Bayesian stable isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications*, 21(4), 1017–1023. <https://doi.org/10.1890/09-2409.1>
- Bustos, R., Daneri, G., Volpedo, A., Harrington, A. & Varela, E. (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. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000400005>
- Bustos, R., Daneri, G., Volpedo, A., Harrington, A., & Varela, EA. (2014). Diet of the South American sea lion *Otaria flavescens* during the summer season at Río Negro, Patagonia, Argentina. *Aquatic Biology*, 20, 235-243. <https://doi.org/10.3354/ab00557>
- Cárdenas-Alayza, S., Crespo, E. & Oliveira, L. (2016). *Otaria byronia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41665A61948292. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41665A61948292.en>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272348>
- Cardona, L., Vales, D., Aguilar, A., Crespo, E & Zenteno, L. (2017). Temporal variability in stable isotope ratios of C and N in the vibrissa of captive and wild adult South American sea lions *Otaria byronia*: More than just diet shifts. *Marine Mammal Science*, 33. <https://doi.org/10.1111/mms.12415>
- Caut, S., Angulo, E. & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.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, 830-832. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0552>
- Clutton-Brock, T., Albon S. & Guinness F. (1985). Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature*, 313, 131–133. <https://doi.org/10.1038/313131a0>.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(3), 726–738. <https://doi.org/10.1139/f96-316>
- Costa D., Kuhn, C. & Weise, M. (2007). Foraging ecology of the California sea lion: Diet, diving behavior, foraging locations, and predation impacts on fisheries resources. *California Sea Grant: Research Completion Reports*, 41 pp. California Sea Grant College Program, University of California, San Diego.
- Costa, D. (2008). A conceptual model of the variation in parental attendance in response to environmental fluctuation: Foraging energetics of lactating sea lions and fur seals. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 17, S44-S52. <https://doi.org/10.1002/aqc.917>

- Costa-Pereira, R., Rudolf, V. H. W., Souza, F. L., & Araújo, M. S. (2018). Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, 87(5), 1452–1464. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12879>
- 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>
- Cucherousset, J., Acou, A., Blanchet, S., Britton, J. R., Beaumont, W. R. C., & Gozlan, R. E. (2011). Fitness consequences of individual specialisation in resource use and trophic morphology in European eels. *Oecologia*, 167(1), 75–84. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1974-4>
- Crespo, E. A., & Pedraza, S. N. (1991). Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo (*Otaria favegens*) en el litoral norpatagónico. *Ecología Austral*, 1(2), 087–095.
- Crespo, E., De Oliveira, L., & Sepúlveda, M. (2021). South American Sea Lion (*Otaria flavescens*, Shaw 1800). In G. Heckel & Y. Schramm (Eds.), *Ecology and conservation of pinnipeds in Latin America*. Springer Nature. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-63177-2\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-030-63177-2_6)
- Drago, M., Cardona, L., Aguilar, A., Crespo, E., Ameghino, S., & García, N. (2009). Diet of lactating South American sea lions, as inferred from stable isotopes, influences pup growth. *Marine Mammal Science*, 26, 309–323. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00321.x>
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E., García, N., Ameghino, S., & Aguilar, A. (2010). Change in the foraging strategy of female South American sea lions (Carnivora: Pinnipedia) after parturition. *Scientia Marina*, 74, 589–598. <https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n3589>
- Drago, M., Cardona, L., Franco-Trecu, V., Riet-Sapriza, F. G., Crespo, E. A., García, N., & Inchausti, P. (2021). Relationship between the female attendance pattern and pup growth rate in the South American sea lion (Carnivora). *Scientia Marina*, 85(2), 81–90. <https://doi.org/10.3989/scimar.05128.008>
- 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>
- Eder, E., & Lewis, M. (2005). Proximate composition and energetic value of demersal and pelagic prey species from the SW Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 43–52. <https://doi.org/10.3354/meps291043>

- Estes, J., Riedman, M., Staedler, M., Tinker, M. & Lyon, B. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 72, 144-155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00690.x>
- Ferry-Graham, L., Bolnick, D. & Wainwright, P. (2002). Using Functional Morphology to Examine the Ecology and Evolution of Specialization. *Integrative and comparative biology*, 42, 265-277. <https://doi.org/10.1093/icb/42.2.265>
- Franco-Trecu, V., Riet-Sapriza, F., Costa, D., Marin, Y., Chocca, J., González, B., Beathyate, G., Chilvers, B. & Hückstädt, L. (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>
- Franco-Trecu, V. (2015). Tácticas comportamentales de forrajeo y apareamiento y dinámica poblacional de dos especies de otáridos simpátricas con tendencias poblacionales contrastantes. Tesis de doctorado. PEDECIBA Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Franco-Trecu, V., Auriolles-Gamboa, D., & Inchausti, P. (2014). Individual trophic specialization 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>
- Georges, J., & Guinet, C. (2001) Prenatal investment in the subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis*. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 601–609. [10.1139/z05-069](https://doi.org/10.1139/z05-069)
- Grandi, M., & Vales, D., Crespo, E., & Loizaga, R. (2020). Variation in trophic resources in female South American sea lions at a small geographic scale. *Marine Mammal Science*, 37, 1-14. <https://doi.org/10.1111/mms.12746>
- Grémillet, D., Pichegru, L., Kuntz, G., Woakes, A. G., Wilkinson, S., Crawford, R. J. M., & Ryan, P. G. (2008). A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1149. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1763>
- Goodman-Lowe, G., Carpenter, J., & Atkinson, S. (1999). Assimilation efficiency of prey in the Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*). *Canadian Journal of Zoology*, 77(4), 653–660. <https://doi.org/10.1139/z98-238>
- Guerrero, A. I., Pavez, G., Santos-Carvalho, M., Rogers, T. L., & Sepúlveda, M. (2020). Foraging behaviour of the south American sea lion (*Otaria byronia*) in two disparate ecosystems assessed through blubber fatty acid analysis. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62178-6>

- Hewison, A. J., & Gaillard, J. M. (1999). Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(6), 229–234. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01592-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01592-x)
- Hutchinson G.E. (1978). An introduction to population biology. *New Haven, CT: Yale University Press*
- Inger, R., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, 150(3), 447–461. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2008.00839.x>
- 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. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jarma, D., Romero, M. A., García, N. A., Svendsen, G., González, R., Dans, S. L., & Crespo, E. A. (2019). Small-scale variation in the diet of the South American Sea lion (*Otaria flavescens*) in northern Patagonia (Argentina). *Regional Studies in Marine Science*, 28, 100592. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100592>
- Katz, H., Reisfeld, L., & Franco-Trecu, V. (2018). 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. <https://doi.org/10.1111/mms.12524>
- 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), e32916. <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), 160143. <https://doi.org/10.1098/rsos.160143>
- Klare, U., Kamler, J. F., & Macdonald, D. W. (2011). A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review*, 41(4), 294–312. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00183.x>
- Kraus, C., Mueller, B., Meise, K., Piedrahita, P., Pörschmann, U., & Trillmich, F. (2012). Mama's boy: Sex differences in juvenile survival in a highly dimorphic large mammal, the Galapagos sea lion. *Oecologia*, 171(4), 893-903. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2469-7>

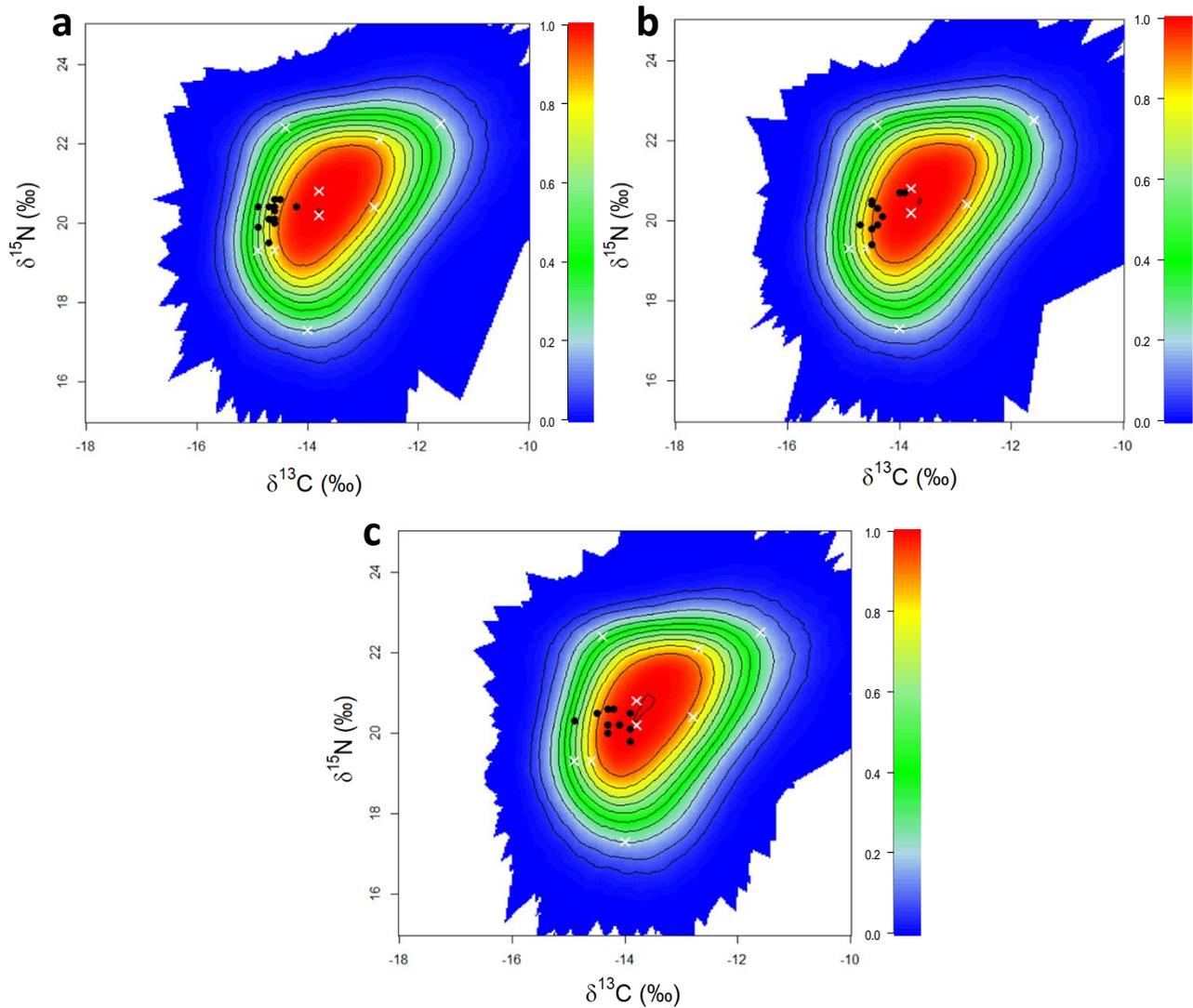
- Koen-Alonso, M., Crespo, E., Pedraza, S., García, N., & Coscarella, M. (2000). Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98, 250-263.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42–48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:csirpf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:csirpf]2.0.co;2)
- Le Galliard, J., Ferriere, R & Clobert, J. (2005). Juvenile growth and survival under dietary restriction: are males and females equal? *Oikos*, 111, 368–376. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.14163.x>
- Lima, R., Franco-Trecu, V., Vales, D., Inchausti, P., Secchi, E. & Botta, S. (2019). Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals. *Marine Biology*, 166, 32. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3480-x>
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C. & McGrath, C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378–390. [10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x)
- Mchuron, E., Robinson, P., Simmons, S., Kuhn, C., Fowler, M., & Costa, D. (2016). Foraging strategies of a generalist marine predator inhabiting a dynamic environment. *Oecologia*, 182, 995–1005. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3732-0>
- Moore, J. & Semmens, B. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 11(5), 470-480. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01163.x>
- Mori, T., Nakata, S., & Izumiyama, S. (2019). Dietary specialization depending on ecological context and sexual differences in Asiatic black bears. *PLoS ONE*, 14(10), e0223911. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223911>
- Muñoz, L., Pavez, G., Quinones, R., Oliva, D., Santos-Carvalho, M., & Sepulveda, M. (2013). Diet plasticity of the South American sea lion in Chile: Stable isotope evidence. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía*, 48, 613-622. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000300017>
- Naya, D. E., Arim, M., & Vargas, R. (2000). Análisis preliminar de la dieta del león marino del sur (*Otaria flavescens*) en Isla de Lobos, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 12, 14-21.
- Newsome, S., Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and The Environment*, 5, 429-436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>

- Newsome, S., Tinker, M., Monson, D., Oftedal, O., Ralls, K., Staedler, M., Fogel, M. & Estes, J. (2009). Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California Sea Otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, 90, 961-74. <https://doi.org/10.1890/07-1812.1>
- Newsome, S. D., Clementz, M. T., & Koch, P. L. (2010). Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*, 26, 509-572 <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00354.x>
- Oftedal, O., Iverson, S. & Boness, D. (1987) Milk energy intakes of suckling California sea lion *Zalophus californianus* pups in relation to sex, growth, and predicted maintenance requirements. *Physiological Zoology*, 60, 560–575. <https://doi.org/10.1086/physzool.60.5.30156130>
- Ono, K. A., & Boness, D. J. (1996). Sexual dimorphism in sea lion pups: Differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38(1), 31-41. <https://doi.org/10.1007/s002650050214>
- Parnell, A.C., Phillips, D.L., Bearhop, S., Semmens, B.X., Ward, E.J., Moore, J.W., Jackson, A.L., Grey, J., Kelly, D.J. and Inger, R. (2013), Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24, 387-399. <https://doi.org/10.1002/env.2221>
- Phillips, D., Inger, R., Bearhop, Stuart., Jackson, A., Moore, J., Parnell, A., Semmens, B., & Ward, E. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92, <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>.
- Piedrahita, P., Meise, K., Werner, C., Krüger, O., & Trillmich, F. (2014). Lazy sons, self-sufficient daughters: are sons more demanding? *Animal Behaviour*, 98, 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.027>
- Riet-Sapirza, F., Costa, D., Franco-Trecu, V., Marin, Y., Chocca, J., González, B., Beathyate, G., Chilvers, B., & Hückstädt, L. (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>
- Robinson, B., Franke, A., & Derocher, A. (2017). Stable isotope mixing models fail to estimate the diet of an avian predator. *The Auk*, 135, 60-70. <https://doi.org/10.1642/AUK-17-143.1>
- Rosas-Hernández, M. P., Aurióles-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. <https://doi.org/10.1111/mms.12603>
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*, 106(952), 683–718.

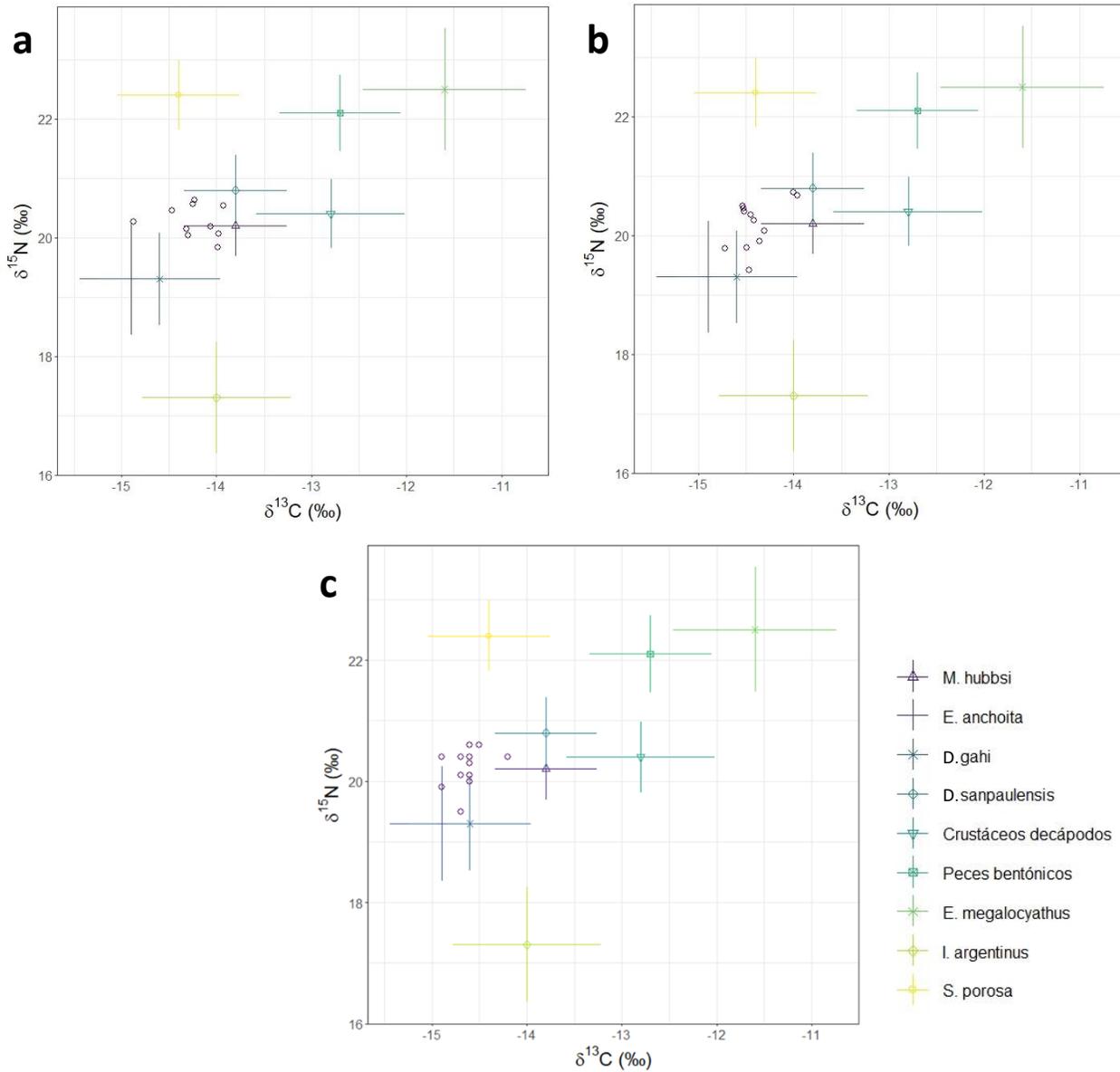
- Rivas, A. L., Dogliotti, A. I., & Gagliardini, D. A. (2006). Seasonal variability in satellite-measured surface chlorophyll in the patagonian shelf. *Continental Shelf Research*, 26(6), 703-720. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2006.01.013>
- Riverón, S., Raoult, V., Baylis, A., Jones, K., Slip, D., & Harcourt, R. (2021). Pelagic and benthic ecosystems drive differences in population and individual specializations in marine predators. *Oecologia*, 196, 891-904. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04974-z>
- Santos, M., Juárez, A., Rombolá, E., García, M., Coria, N., & Doncaster, C. (2012). Overrepresentation of bird prey in pellets of South Polar Skuas. *Journal of Ornithology*, 153, 979–983 (2012). <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0840-4>
- 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. *Ecology Letters*, 21(5), 665–673. <https://doi.org/10.1111/ele.12933>
- Smith, J. A., Mazumder, D., Suthers, I. M., & Taylor, M. D. (2013). To fit or not to fit: evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(7), 612-618. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12048>
- Soto, K., Trites, A., & Arias-Schreiber, M. (2004). The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru. *Journal of Zoology*, 264, 419 - 428. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005965>
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096. <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>
- Svanbäck, R., Rydberg, C., Leonardsson, K., & Englund, G. (2010). Diet specialization in a fluctuating population of *Saduria entomon*: A consequence of resource or forager densities? *Oikos*, 120(6), 848-854. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18945.x>
- Suárez, A., Sanfelice, D., Cassini, M. & Cappozzo, H. (2005). Composition and seasonal variation in the diet of the south american sea lion (*Otaria flavescens*) from Quequen, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 4(2), 163-174. <https://doi.org/10.5597/lajam00079>
- Tinker, M. T., Bentall, G., & Estes, J. A. (2008). Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(2), 560-565. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709263105>
- Trillmich, F., Ono, K., Costa, D., DeLong, R., Feldkamp, S., Francis, J., Gentry, R., Heath, C., LeBoeuf, B. & Majluf, P. (1991). The Effects of El Niño on Pinniped Populations in the Eastern Pacific. In F. Trillmich & K. Ono (Eds.), *Effects of El Niño on Pinnipeds* (pp. 247–270). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-76398-4\\_27](https://doi.org/10.1007/978-3-642-76398-4_27)

- Trillmich, F., & Weissing F. (2006). Lactation patterns of pinnipeds are not explained by optimization of maternal energy delivery rates. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0150-4>
- Trumble, S. & Castellini, M. (2005). Diet mixing in an aquatic carnivore, the harbour seal. *Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie – Canadian Journal of Zoology*, 83, 851-859. <https://doi.org/10.1139/z05-069>
- 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>
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. (2001) Variation in delta N-15 and delta C-13 trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46, 2061–2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>
- Vaz-Ferreira, R. (1982) *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), South American sea lion. *Mammals in the seas, vol IV: small cetaceans, seals, sirenians and otters*, pp. 477–495. FAO Fish Ser 5
- Violante, R., Paterlini, C., Marcolini, S., Costa, I., Cavallotto, J., Laprida, C., Dragani, W., Chaporí, N., Watanabe, S., Totah, V., Rovere, E., & Osterrieth, M. (2014). Chapter 6 The Argentine continental shelf: morphology, sediments, processes and evolution since the Last Glacial Maximum. <https://doi.org/10.1144/M41.6>
- Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., & Mancinelli, G. (2013). RInSp: An R package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(11), 1018-1023. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12079>

## ANEXO



**Figura A1.** Polígonos de mezcla simulados para evaluar la idoneidad de los modelos de mezcla utilizados (paquete simmr) para estimar la composición de la dieta de las 12 hembras de *Otaria flavescens* en Isla Arce, en el año 2012 (a), 2013 (b) y 2014 (c). Se muestran las posiciones de los consumidores (puntos negros) y los valores isotópicos promedio de las presas (cruces blancas). Los contornos ilustran las probabilidades dentro de la región de mezcla al 5 % (el contorno más exterior) y cada intervalo del 10 %. En todos los casos la inspección de la distribución indica que todos los consumidores están ubicados dentro del umbral del contorno del 5% (el contorno más externo), por lo que se pueden utilizar los modelos de mezcla propuestos (Smith 2013).



**Figura A2.** Biplot de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para el año 2012 (a), 2013 (b) y 2014 (c) con las firmas isotópicas de las vibrisas de 12 hembras de *O. flavescens* de la colonia en Isla Arce, Argentina (círculos violetas), y de las potenciales especies/grupos presa que fueron seleccionados para analizar la composición de la dieta asimilada mediante modelos de mezcla. Se representa la media de cada especie/grupo presa con un color y símbolo diferente y su desvío estándar con barras de error.