

Evaluación de la respuesta denso-dependiente en lobos marinos comunes como consecuencia de cambios ocurridos en el ecosistema marino patagónico



Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

Tesis presentada para optar al título de Doctora en Biología

**Ailin Sosa Drouville**

**Directora: Dra. María Florencia Grandi**

**Codirector: Dr. Enrique Alberto Crespo**

Evaluación de la respuesta denso-dependiente en lobos marinos comunes como consecuencia de cambios ocurridos en el ecosistema marino patagónico



**Ailin Sosa Drouville**

Alumna

**Dra. María Florencia Grandi**

Directora

**Dr. Enrique Alberto Crespo**

Codirector

*Para Isabella, Kaley y Gastón*

# Índice

<b>ÍNDICE</b> .....	<b>I</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	<b>III</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>V</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>IX</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	<b>1</b>
<i>Objetivo general</i> .....	10
<i>Objetivos específicos</i> .....	10
<i>Hipótesis y predicciones</i> .....	11
<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>12</b>
<b>¿CAMBIOS EN EL TAMAÑO DEL CRÁNEO DE <i>O. FLAVESCENS</i> REFLEJAN CAMBIOS EN LA DENSIDAD POBLACIONAL?</b> .....	<b>12</b>
INTRODUCCIÓN .....	13
<i>Objetivo general</i> .....	15
<i>Objetivos específicos</i> .....	15
METODOLOGÍA .....	16
<i>Colección de ejemplares y área de estudio</i> .....	16
<i>Muestra</i> .....	19
<i>Morfometría geométrica y morfología del cráneo</i> .....	20
<i>Análisis estadísticos</i> .....	21
Análisis de las tasas de crecimiento poblacional .....	21
Diferencias entre períodos (Explotación vs Post-explotación) .....	21
Diferencias entre sexos (período Post-explotación).....	24
Diferencias de tamaño entre décadas de nacimiento (período Post-explotación) .....	24
RESULTADOS.....	25
Tasas de crecimiento poblacional .....	25
Diferencias entre períodos (Explotación vs Post-explotación) .....	25
Diferencias entre sexos (período Post-explotación).....	26
Diferencias de tamaño entre las décadas de nacimiento (período Post-explotación) .....	27
DISCUSIÓN .....	29
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>33</b>
<b>CAMBIOS EN EL TAMAÑO DE LOS DIENTES DE <i>OTARIA FLAVESCENS</i>: ¿UN INDICADOR DE EFECTOS DENSO-DEPENDIENTES?</b> .....	<b>33</b>
INTRODUCCIÓN .....	34
<i>Objetivo general</i> .....	36
<i>Objetivos específicos</i> .....	36
METODOLOGÍA .....	37
<i>Muestra</i> .....	37
<i>Preparación de dientes</i> .....	38
<i>Toma de datos</i> .....	38
<i>Análisis de los datos</i> .....	39
RESULTADOS.....	41
DISCUSIÓN .....	45

<b>CAPÍTULO 3.....</b>	<b>48</b>
<b>PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE OTARIA FLAVESCENS EN DISTINTOS PERÍODOS DE TIEMPO .....</b>	<b>48</b>
INTRODUCCIÓN .....	49
<i>Objetivo general.....</i>	51
<i>Objetivos específicos .....</i>	51
METODOLOGÍA .....	52
<i>Muestra y procesamiento .....</i>	52
<i>Análisis de gónadas.....</i>	53
Hembras .....	53
Machos .....	55
<i>Análisis de la edad media de madurez sexual (EMS) .....</i>	57
Hembras .....	57
Machos .....	58
<i>Análisis de fecundidad y preñez .....</i>	58
RESULTADOS.....	60
<i>Edad de madurez sexual (EMS).....</i>	60
<i>Fecundidad y preñez .....</i>	63
DISCUSIÓN .....	65
<b>CAPÍTULO 4.....</b>	<b>68</b>
<b>ANÁLISIS COMPARATIVO DE LOS HÁBITOS ALIMENTICIOS DE OTARIA FLAVESCENS ENTRE PERÍODOS DE TIEMPO.....</b>	<b>68</b>
INTRODUCCIÓN .....	69
<i>Objetivo general.....</i>	71
<i>Objetivos específicos .....</i>	71
METODOLOGÍA .....	72
<i>Muestra.....</i>	72
Preparación y análisis de la muestra .....	72
<i>Análisis de datos .....</i>	73
Índices tradicionales.....	73
Análisis de tallas consumidas .....	75
Extracción de la biomasa desembarcada en los puertos argentinos de merluza, calamar común, calamar patagónico, langostino y anchoíta .....	75
Análisis de la estrategia alimentaria.....	75
RESULTADOS.....	77
Índices tradicionales (Machos).....	79
Índices tradicionales (Hembras) .....	84
Tallas consumidas .....	90
Extracción de la biomasa desembarcada en los puertos argentinos de merluza, calamar común, calamar patagónico, langostino y anchoíta. ....	92
Estrategia alimentaria .....	95
DISCUSIÓN .....	99
<b>CONSIDERACIONES FINALES .....</b>	<b>106</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>108</b>
<b>ANEXO .....</b>	<b>128</b>

# Agradecimientos

Se pudo llevar a cabo esta tesis doctoral gracias a la colaboración y participación de muchas personas e instituciones que no quiero dejar de brindarles mi más profundo agradecimiento.

Inicialmente, quisiera agradecer al Centro Nacional Patagónico, por brindarme un confortable ambiente de trabajo y a las siguientes instituciones por el financiamiento recibido para los trabajos de campo y de laboratorio, (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2019-2407 y PICT 2015-2063), Proyecto Explorer Club y a la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco.

A los guarda faunas de península Valdés por su predisposición y colaboración en las campañas realizadas, siempre estuvieron dispuestos a darnos una mano y a recibirnos con mucha hospitalidad. Especialmente a Rafael Lorenzo quien participó activamente de todas las campañas.

En las campañas también tuve la suerte de recibir la colaboración de Raulo, Ariadna, Eduardo y Julieta pertenecientes al grupo de arqueólogos y arqueólogas del Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus) quienes nos brindaron su ayuda y nos enseñaron el manejo del material biológico histórico.

Quiero agradecerles también a las personas que conforma el Laboratorio de Mamíferos Marinos del CESIMAR por su ayuda y colaboración constante en diversas actividades. En especial a Néstor García por la paciencia que me tuvo en las prácticas de laboratorio.

También quería agradecerles a mis compañeras, compañeros y amig@s de la oficina por tantas charlas, debates, risas y mates compartidos en estos años, realmente siempre me sentí feliz de compartir con tanta gente linda (Santi, Luqui, Mari, Cin, Juan Cruz, Juan, Cata y Flor).

Al fotógrafo del CCT-CONICET-CENPAT, Darío podestá por fotografiar los cráneos de la época de la explotación.

A Carolina Paschetta del Instituto Patagónico de Ciencias Sociales y Humanas (IPCSH-CENPAT), por su tiempo y dedicación en enseñarme el mundo de la morfometría geométrica.

A mis directores (Flor y Kike) por su infinita paciencia y predisposición en enseñarme y guiarme en esta maravillosa carrera, por acompañarme en las campañas y mostrarme como se le puede tenerle cariño a un bicho podrido.

A Flor, mi directora, por su constante apoyo y comprensión en momentos difíciles de la vida, gracias!!!

A mi mamá, a mi papá y a mis hermanas (Aye y Mai) por ayudarme cada vez que los necesité y estar siempre presente pase lo que pase.

Le quiero agradecer profundamente a mi compañero de vida, de aventuras y de crianza. Gracias por cederme tus horas de trabajo y cuidar de lo más importante que tenemos en esta vida (NUESTRAS HIJAS). Gracias por ayudarme cada vez que lo necesite y gracias porque siempre estuviste acompañándome en todas. Gracias por todo amor!!!

Y mi agradecimiento final está dedicado a dos seres que la vida me regalo, mis hijas, Isabella y Kaley, gracias por enseñarme todos los días cuales son las cosas más importantes de la vida.

## Resumen

Los mamíferos marinos han sido explotados masivamente durante siglos, causando grandes cambios en su abundancia poblacional. Particularmente, los pinnípedos han constituido una importante fuente de recursos para el hombre. La explotación de estos mamíferos, proporcionó al hombre alimento y abrigo, así como también calor, luz, combustible y material óseo para la confección de diversos elementos. Las poblaciones del lobo marino común\*, *Otaria flavescens*, han sido intensamente explotadas durante los siglos XIX y XX para comercializar su grasa y su piel a lo largo de todo el litoral de América del Sur, generando grandes cambios en su abundancia y afectando la estructura y dinámica poblacional. Particularmente, el *stock* de Patagonia Argentina, se redujo drásticamente de 440.000 individuos estimados en el período previo a la explotación a tan sólo 20.000 individuos al finalizar la misma, generando una reducción de más del 90% de su abundancia original. Al finalizar la explotación en 1962, la población alcanzó su mínimo de abundancia, luego comenzó a recuperarse lentamente y actualmente se encuentra en crecimiento y expansión poblacional, sin embargo su abundancia representa tan sólo un 40% del tamaño poblacional original. Los abruptos cambios en su abundancia poblacional, proporcionaron un escenario ideal para poder poner a prueba distintas respuestas denso-dependientes que pueden producirse en poblaciones *k*-estrategas, como los pinnípedos. El objetivo general de esta tesis es evaluar la respuesta de la denso-dependencia sobre diversos aspectos de la biología del lobo marino común, tales como el crecimiento somático, parámetros reproductivos y su dieta, como consecuencia de los cambios ocurridos en el ecosistema marino patagónico en los últimos 100 años.

Se analizó si los cambios de abundancia registrados por *O. flavescens*, tuvieron algún efecto en la forma y el tamaño del cráneo. Para esto se utilizaron técnicas de morfometría geométrica sobre 145 individuos (68 ♂ - 77 ♀) de Patagonia Argentina. Los cráneos fueron clasificados por sexo, período de tiempo (Explotación, Post-explotación) y décadas de nacimiento (1960, 1970, 1980, 1990 y 2000). En cada cráneo se digitalizaron 35 *landmarks* en el plano sagital y el lado derecho del cráneo. Los resultados indicaron que existieron diferencias en el tamaño de los cráneos discriminados por período de tiempo, siendo los cráneos de la época de la explotación más pequeños que los cráneos de la época de post-explotación. A su vez, en los individuos actuales se observó una disminución del tamaño del cráneo durante las últimas 2 décadas analizadas tanto en hembras como en machos, coincidiendo con el aumento en la abundancia poblacional. Por otro lado, no se observaron diferencias significativas en la forma de los cráneos entre períodos de tiempo. Estos resultados sugieren la existencia de una respuesta denso-dependiente en el crecimiento somático de *O. flavescens* de Patagonia Argentina.

\*La especie en estudio, *Otaria flavescens* presenta distintos nombres comunes, algunos de ellos son: lobo marino común, lobo marino de un pelo, lobo sudamericano, lobo chusco, león marino sudamericano, etc. En la presente tesis utilizaremos como nombre común: lobo marino común.

Los dientes brindan información sobre el ciclo de vida del individuo y son una poderosa herramienta para visualizar cambios a nivel poblacional vinculados con procesos denso-dependientes. En el caso de los pinnípedos sus dientes se utilizan para estimar la edad de los individuos a partir del conteo de grupos de capas de crecimiento en la dentina (*GLG*, del inglés *Growth Layer Group*). Por lo tanto, se analizó la existencia de cambios en el tamaño del diente y en los anchos de *GLGs* en caninos de *O. flavescens*, relacionados a los cambios de abundancia poblacional observados en los últimos 100 años. Se analizaron 76 individuos machos de Patagonia, clasificados en dos períodos de tiempo (Explotación, Post-explotación). Se realizaron cortes longitudinales del canino superior y se determinó la edad y se midió el ancho de cada *GLG* en el hemi-diente resultante. Los resultados indicaron que los individuos del período de Explotación presentan anchos de bandas más pequeños en comparación con los individuos del período de Post-explotación, y que el tamaño del diente es menor en los individuos del período de Explotación (tanto en el largo como en el ancho). A su vez, se determinó una correlación positiva entre el largo corporal y el largo del diente en individuos del período de Post-explotación, lo que sugiere que el crecimiento del diente es un buen indicador del crecimiento corporal. Por lo tanto, estos resultados indicarían que el crecimiento somático de los individuos se vio afectado por la denso-dependencia y que los dientes son un excelente indicador de estos cambios.

La estimación de parámetros poblacionales es esencial para poder evaluar poblaciones de mamíferos marinos en el tiempo. Algunos parámetros vitales, como la edad media de madurez sexual (*EMS*) y la fecundidad, pueden verse modificados por cambios en la densidad poblacional de la especie. Es por ello que se evaluaron los parámetros vitales (como *EMS* y la fecundidad) del lobo marino común como respuesta denso-dependiente a los cambios de abundancia poblacional. Se analizaron 150 individuos (62 ♂ y 88 ♀) de Patagonia. Se clasificó a los individuos por sexo (M-H) y por períodos de tiempo (período 1 - período 2). Los individuos del período 1 fueron aquellos que nacieron entre 1970 y 1990, cuando la abundancia poblacional del lobo marino común era baja, y los del período 2 corresponden a los individuos que nacieron en las décadas del 2000 y 2010, donde se observó una mayor abundancia poblacional. A través de la inspección macro y microscópica de los órganos reproductores se estimó el estado de madurez sexual. Se determinó la *EMS* para ambos sexos y la fecundidad para las hembras en ambos períodos de tiempo. Los resultados indicaron que no hubo cambios en la *EMS* entre períodos de tiempo tanto en hembras como en machos. Con respecto a la fecundidad, tampoco se encontraron diferencias entre los períodos de tiempo. Estos resultados sugieren que los parámetros reproductivos analizados no habrían sufrido cambios en el transcurso del tiempo, demostrando que no habría efectos denso-dependientes sobre estos parámetros.

Por último, se analizó la dieta y los hábitos alimenticios de *O. flavescens* desde 1981 hasta la actualidad. Se analizaron 187 estómagos (84 ♂ y 103 ♀) de Patagonia. Los

individuos fueron clasificados por sexo (M-H) y por período de tiempo (1980, 1990, 2000 y 2010). Mediante análisis del contenido estomacal se identificaron y cuantificaron las presas encontradas. A su vez, se realizaron análisis de la biomasa desembarcada en los puertos argentinos de las principales presas de *O. flavescens* que presentan importancia comercial para la pesquería (merluza -*Merluccius hubbsi*, calamar común - *Illex argentinus*, calamar patagónico - *Loligo gahi*, langostino - *Pleoticus muelleri* y anchoíta - *Engraulis anchoita*). Los resultados revelaron diferencias en la dieta entre ambos sexos. La dieta de los machos no presentó cambios marcados en el transcurso del tiempo. En las 4 décadas analizadas, el grupo ecológico predominante fue el demersal-pelágico y existió un predominio por el consumo de peces, luego de moluscos y por último de crustáceos. Se encontró que en las 4 décadas, la principal presa consumida fue la merluza. En cuanto a las hembras, se observó que hubo cambios en la dieta en el transcurso del tiempo. En la década de 1980 se observó que el grupo ecológico predominante fue el bentónico y sus principales presas fueron los moluscos y los peces bentónicos. En la década de 1990 se observó un aumento en el consumo de presas demersal-pelágicas y una disminución en el consumo de presas bentónicas, en comparación con la década de 1980. En la década del 2000 y 2010 se observó que siguió disminuyendo el consumo de presas bentónicas y aumentó el consumo de presas demersal-pelágicas y demersal-bentónicas, siendo la principal presa la merluza. En cuanto a las presas consumidas por los machos, no se encontraron diferencias significativas entre los períodos de tiempo y las tallas consumidas de merluza, calamar común, calamar patagónico y anchoíta. La única especie que presentó diferencias significativas fue el langostino, que fue consumido en tallas más grandes en el último período. Las especies de calamares fueron consumidas en las mismas tallas que extrae la pesquería, y la merluza, el langostino y la anchoíta fueron consumidas en tallas menores a las que captura la pesquería. En las presas consumidas por las hembras, no se encontraron diferencias significativas entre los períodos de tiempo y las tallas consumidas de merluza, calamar común, langostino y calamar patagónico. La única especie que presentó diferencias significativas fue la anchoíta en algunos períodos. Las tallas del calamar común y el calamar patagónico consumidos por las hembras coincidió con las capturadas por la pesquería pero solo en los últimos dos períodos. Mientras que las otras especies blanco (merluza, langostino y anchoíta) y el calamar patagónico en los primeros dos períodos, fueron consumidas en tallas menores a las que captura la pesquería. Con respecto a la estrategia alimenticia, se observó que tanto machos como hembras, en las cuatro décadas analizadas, presentan características típicas de un predador generalista y oportunista. Bajo este contexto, podemos concluir que existió un efecto de la densidad-dependencia en la dieta de las hembras de *O. flavescens* en el transcurso del tiempo y que el lobo marino común tiene la plasticidad de ajustar sus preferencias dietéticas en base a los cambios en el ecosistema.

Se logró cumplir con los objetivos propuestos y se pudieron poner a prueba las hipótesis planteadas. Los resultados hallados evidenciaron respuestas densidad-

dependientes en el crecimiento somático, el crecimiento de los dientes y en la dieta, de *O. flavescens* de Patagonia, Argentina. El presente estudio, proporciona información relevante para comprender procesos ecológicos a largo plazo que se producen en poblaciones silvestres, así como también nos permite poder analizar las consecuencias que genera la explotación desmedida de los recursos naturales.

# Abstract

Marine mammals have been extensively exploited for centuries, causing great changes in their population abundance. In particular, pinnipeds have constituted an important source of resources for man. The exploitation of these mammals provided food and cover, as well as heat, light, fuel and bone material for manufacturing of various elements. Populations of South American sea lion (SALS), *Otaria flavescens*, have been intensively exploited during the 19th and 20th centuries along the entire coast of South America to sell their leather and oil, generating great changes in their abundance and affecting the structure and population dynamics. Particularly, the *stock* of Patagonia Argentina was severely reduced from an estimated 440,000 individuals in the period prior to exploitation to only 20,000 individuals at the end of exploitation, generating a reduction of more than 90% of its original abundance. At the end of exploitation in 1962, the population reached its minimum abundance, then it began to recover slowly and is currently growing and expanding. However, its abundance represents only 40% of the original population size. The abrupt changes in its population abundance provided an ideal scenario to test different density-dependent responses that can occur in *K*-strategist populations, such as pinnipeds. The general objective of this thesis is to evaluate the response of density-dependence on various aspects of the biology of SALS, such as somatic growth, reproductive parameters and diet, as a consequence of the changes that occurred in the Patagonian marine ecosystem in the last 100 years.

It was analyzed if the abundance changes suffered by SALS had any effect on the shape and size of the skull. For this, geometric morphometric techniques were used on 145 individuals (68 ♂ - 77 ♀) from Patagonia Argentina. The skulls were classified by sex, time period (exploitation, post-exploitation) and decades of birth (1960, 1970, 1980, 1990 and 2000). In each skull, 35 landmarks were digitized in the sagittal plane and the right side of the skull. The results indicated that there were differences in the size of the skulls discriminated by period of time, with the skulls from the exploitation period being smaller than the skulls from the post-exploitation period. In turn, in the current individuals, a decrease in the size of the skull was observed during the last 2 decades analyzed, coinciding with the increase in population abundance in females and males. On the other hand, no significant differences in the shape of the skulls were observed between time periods. These results suggest the existence of a density-dependent response in the somatic growth of *O. flavescens* from Patagonia Argentina.

Teeth provide information about the individual's life cycle and are a powerful tool to visualize changes at population level linked to density-dependent processes. In the case of pinnipeds, their teeth are used to estimate the age of individuals from the dentine Growth Layer Group (GLG) count. Therefore, the existence of changes in the size of the tooth and in the widths of GLGs in SALS canines was analyzed related to the changes in population abundance suffered in the last 100 years. 76 male individuals from Patagonia were analyzed, classified into two time periods (Exploitation, Post-exploitation). Half teeth

of the upper canine were prepared, age was determined, and the width of each GLG was measured. The results indicated that individuals from the Exploitation period have smaller GLGs widths compared to individuals from the Post-exploitation period, and that the tooth size is smaller in individuals from the Exploitation period (both in length and in width). In turn, a positive correlation was determined between body length and tooth length in individuals from the Post-exploitation period, suggesting that tooth growth is a good indicator of body growth. Therefore, these results would indicate that the somatic growth of individuals was affected by density-dependence and that teeth are an excellent indicator of these changes.

The estimation of population parameters is essential to be able to evaluate populations of marine mammals over time. Some vital parameters, such as the average age of sexual maturity (*ASM*) and fecundity, can be modified by changes in the population density of the species. That is why the vital parameters (such as *ASM* and fecundity) of SALS were evaluated as a density-dependent response to changes in population abundance. 150 individuals (62 ♂ and 88 ♀) from Patagonia were analyzed. Individuals were classified by sex (M-H) and time periods (period 1 - period 2). The individuals from period 1 were those that were born between 1970 and 1990, when the population abundance of SALS was low, and those from period 2 correspond to the individuals that were born in the 2000s and 2010s, where a greater abundance was observed. Sexual maturity was estimated through macroscopic and microscopic inspection of the reproductive organs. *ASM* was determined for both sexes and fecundity for females in both periods of time. The results indicated that there were no changes in *ASM* between time periods in both males and females. Regarding fertility, it was not possible to determine if there were changes over time due to the low sample size. These results suggest that at least the *ASM* would not have suffered changes over time, demonstrating that there would be no density-dependent effects on this life history parameter.

The diet and food habits of *O. flavescens* from 1981 to the present were analyzed. 187 stomachs (84 ♂ and 103 ♀) from Patagonia were analyzed. The individuals were classified by sex (M-H) and by time period (1980, 1990, 2000 and 2010). Through stomach content analysis, the prey found were identified and quantified. At the same time, landed biomass of the main prey of *O. flavescens* that are commercially important for the fishery (hake, common squid, Patagonian squid, shrimp and anchovy) were analyzed. The results revealed differences in the diet between both sexes. The diet of the males did not show marked changes over time. In the 4 decades analyzed, the predominant ecological group was the demersal-pelagic and there was a predominance for the consumption of fish, then molluscs and finally crustaceans. It was found that in the 4 decades the main prey consumed was hake. Regarding the females, it was observed that there were changes in the diet over time. In the 1980s it was observed that the predominant ecological group was benthic and its main prey was mollusks and benthic fish. An increase in demersal-pelagic prey consumption and a decrease in benthic prey consumption was observed in the 1990s, compared to the 1980s. In the 2000s and 2010s, benthic prey consumption continued to decline and increased consumption of demersal-pelagic and demersal-

benthic prey, the main prey being hake. Regarding males, no significant differences were found of prey consumed between the time periods and prey size consumed of hake, common squid, Patagonian squid and anchovy. Only shrimp presented significant differences, being consumed in larger sizes in the last period. The squid species were consumed in the same sizes as the fishery, and hake, shrimp and anchovy were consumed in smaller sizes than those captured by the fishery. About females, no significant differences of prey consumed were found between time periods and prey sizes consumed of hake, common squid, shrimp and Patagonian squid. Only anchovy presented significant differences in some periods. Common squid and Patagonian squid in the last two periods were consumed in similar sizes caught by the fishery. While the other target species (hake, shrimp and anchovy) and the Patagonian squid in the first two periods, were consumed in smaller sizes than those caught by the fishery. Concerning feeding strategy, it was observed that both males and females, in the four decades analyzed, present typical characteristics of a generalist and opportunistic predator. In this context, it can be concluded that there was a density-dependence effect on the diet of *O. flavescens* females over time and that the SASL has the plasticity to adjust its dietary preferences based on ecosystem changes.

Finally, proposed objectives were met, and proposed hypotheses could be answered. The results found evidenced density-dependent responses in somatic growth, tooth growth and diet, of *O. flavescens* from Patagonia, Argentina. This study provides relevant information to understand long-term ecological processes that occur in wild populations, as well as allows us to analyze the consequences generated by the excessive exploitation of natural resources.

## Introducción general

La denso-dependencia es un mecanismo que ocurre en especies *k*-estrategas y se observa o se mide cuando la abundancia poblacional está cercana a su capacidad de carga (i. e. capacidad de carga (*k*): número de individuos que alcanza una población en un determinado sitio y tiempo, en el que la población está limitada por factores externos, como el alimento y/o el espacio; (McLaren & Smith 1985; Begon *et al.* 1986; Dhondt 1988); Fig. 1). Los parámetros denso-dependientes son la esencia del crecimiento logístico, en el cual el tamaño poblacional se estabiliza en un nivel máximo limitado por los recursos alimenticios y de espacio (i. e. abundancia poblacional = *k*). El crecimiento poblacional de una especie sigue un modelo logístico cuando la disponibilidad de recursos es limitante, cuando la tasa de natalidad y mortalidad son dependientes de la densidad y cuando la tasa *per cápita* de crecimiento poblacional disminuye con la densidad (Fig. 1). En los grandes mamíferos y otros *k*-estrategas, los cambios en las tasas vitales causados por denso-dependencia se evidencian a niveles cercanos a la capacidad de carga; estos cambios ocurren drásticamente y se pueden observar en un período de tiempo relativamente corto (Fowler 1981; Lima 1995) (Fig. 1c). La regulación denso-dependiente puede generar grandes cambios en una población, como ser: cambios en la edad media de madurez sexual, la fecundidad, la supervivencia, la mortalidad, la natalidad, el éxito reproductivo, el crecimiento somático, la biomasa, el uso del hábitat, la exposición a los depredadores, el comportamiento, mayor susceptibilidad a las enfermedades, entre otros (Begon *et al.* 1986; Fowler 1987, 1990). El término “dependencia de la densidad”, se refiere a cualquier factor que cambie en respuesta al tamaño de la población (Fowler 1981).

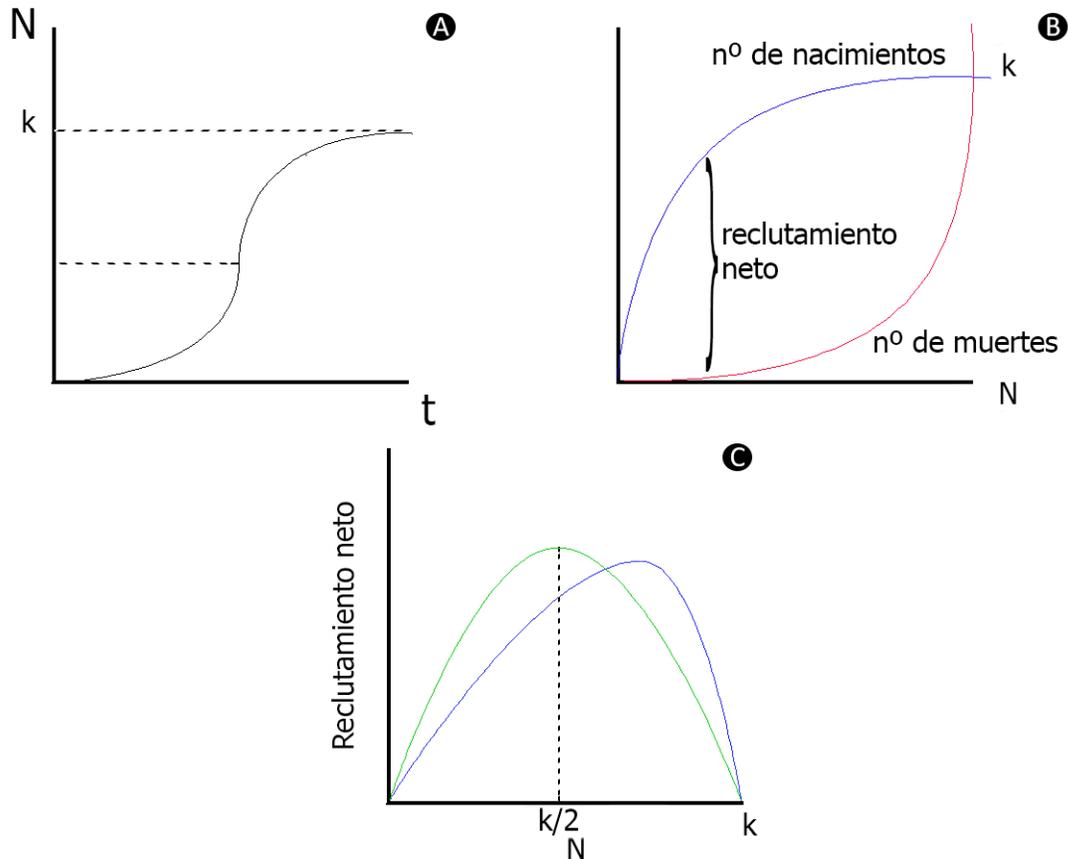


Figura 1: (A) Crecimiento de una población en función del tiempo bajo la influencia de la denso-dependencia. (B) Efectos denso-dependientes sobre el número de muertes y el número de nacimientos, reclutamiento neto:  $dN/dt = \text{número de nacimientos} - \text{número de muertes}$ . (C) Efecto denso-dependiente de la competencia intraespecífica sobre el reclutamiento neto ( $dN/dt$ ), curva simétrica (verde), curva asimétrica (azul) que representa a los grandes mamíferos (Begon *et al.* 1986).  $N$ : número de individuos;  $t$ : tiempo;  $K$ : capacidad de carga.

Existen diversos factores que afectan el crecimiento y la recuperación de las poblaciones (e. g. disponibilidad de recursos alimenticios y espaciales, tiempo de búsqueda de alimento, cambio climático, interacción con pesquerías, enfermedades, etc), y muchos de ellos operan de forma denso-dependiente, afectando el tamaño poblacional (Fowler 1987).

La abundancia de las poblaciones silvestres fluctúa a lo largo del tiempo, y sus trayectorias pueden verse afectadas por interacción con el hombre. Las catástrofes, como las alteraciones humanas del ambiente, tienen la capacidad de causar reducciones importantes en el tamaño poblacional en períodos cortos de tiempo y son un factor importante en el cálculo del riesgo de extinción (Lande 1993). Durante siglos, los mamíferos marinos han sido explotados masivamente, causando grandes cambios en su

abundancia poblacional. Particularmente, los pinnípedos han constituido desde épocas remotas, una importante fuente de recursos para el hombre. La explotación local de estos mamíferos proporcionó al hombre alimento y abrigo, así como también grasa que utilizaban como luz, calor o combustible y material óseo para la confección de diversos elementos (Bonner 1986). A partir del siglo XVIII, cambia el tipo de explotación, de una explotación meramente de subsistencia a una explotación comercial a gran escala, realizada por exploradores europeos durante el siglo XVIII, XIX y XX en varias partes del mundo (Bonner 1982; Vaz Ferreira 1982). Debido a esto, varias de las poblaciones han sido reducidas a tamaños tan pequeños que se creyeron extintas o cercanas a la extinción a fines del siglo XIX y durante el siglo XX (Bonner 1982; Gerber & Hilborn 2001), mientras que varias poblaciones al cesar su explotación se han recuperado a lo largo de los años, mostrando evidencia de algún tipo de regulación denso-dependiente (Scheffer 1955; Fowler 1990; Etnier 2004; Hanson *et al.* 2009).

El lobo marino común, *Otaria flavescens* (Fig. 2), es una de las especies que ha sido explotada a lo largo de la costa de Argentina de manera local por pobladores costeros (Crespo 1988). Los pobladores utilizaban la carne como alimento y el cuero para abrigarse del frío y confeccionar artículos de talabartería, como arneses y riendas. Posteriormente, durante el siglo XX, esta especie fue intensamente explotada a lo largo de todo el litoral de América del Sur, con el fin de comercializar su grasa y su piel (Crespo & Pedraza 1991; Páez 2006; Crespo *et al.* 2021). Las respuestas a este cambio fueron distintas dependiendo del área geográfica. Algunos *stocks* han comenzado a recuperarse, como los de las Islas Malvinas y Patagonia Argentina, correspondientes a la población del océano Atlántico (Thompson *et al.* 2005; Oliveira & Majluf 2012; Contreras Von Meyer *et al.* 2014; Crespo *et al.* 2021), otros se mantuvieron estables por varias décadas y hace unos años mostraron un leve incremento poblacional, como el *stock* de Chile, correspondiente a la población del océano Pacífico (Sepúlveda *et al.* 2011; Sepúlveda *et al.* 2021; Hammond *et al.* 2021) y otros se encuentran en declinación, como el *stock* de Uruguay, correspondiente a la población del océano Atlántico (Venegas *et al.* 2001; Páez 2006; Franco-Trecu *et al.* 2015)<sup>1</sup>.

El *stock* del lobo marino común de Patagonia Argentina, experimentó una drástica reducción en su tamaño poblacional en un tiempo relativamente corto y luego comenzó a recuperarse lentamente después de finalizar la explotación comercial (Fig. 3) (Godoy 1963; Crespo & Pedraza 1991; Reyes *et al.* 1999; Romero *et al.* 2017; Crespo *et al.* 2021). En la Patagonia Argentina, la explotación comercial de *O. flavescens* comenzó en 1917 y finalizó en 1962 (Fig. 3); casi medio millón de lobos fueron cazados en ese período de tiempo (Godoy 1963). Esta actividad fue realizada por pobladores locales con permisos nacionales (Godoy 1963; Crespo 1988; Crespo & Pedraza 1991). Entre 1946 y 1949 se realizó un relevamiento de la población (Carrara 1952) y en 1953 se reguló la caza del lobo

---

<sup>1</sup>En base a análisis genéticos, se definieron dos poblaciones diferentes. La población del lobo marino común del Océano Atlántico y la población del Océano Pacífico. Dentro de estas poblaciones, existen diferentes *stocks* poblacionales (Oliveira *et al.* 2017).

marino común (Decreto 15501/53) (Godoy 1963), hasta que en el año 1974 la especie quedó definitivamente protegida por el decreto nacional de la Ley 1216. Este decreto es una extensión del decreto 125.258 que prohibió la caza de cetáceos en toda la Argentina. Específicamente en Península Valdés la caza comercial finalizó en 1953 (Campagna & Capozzo 1986). Actualmente los lobos marinos en particular, y los mamíferos marinos en general, son utilizados como recurso turístico en Argentina.



Figura 2: Macho, hembra y cría de *Otaria flavescens*.

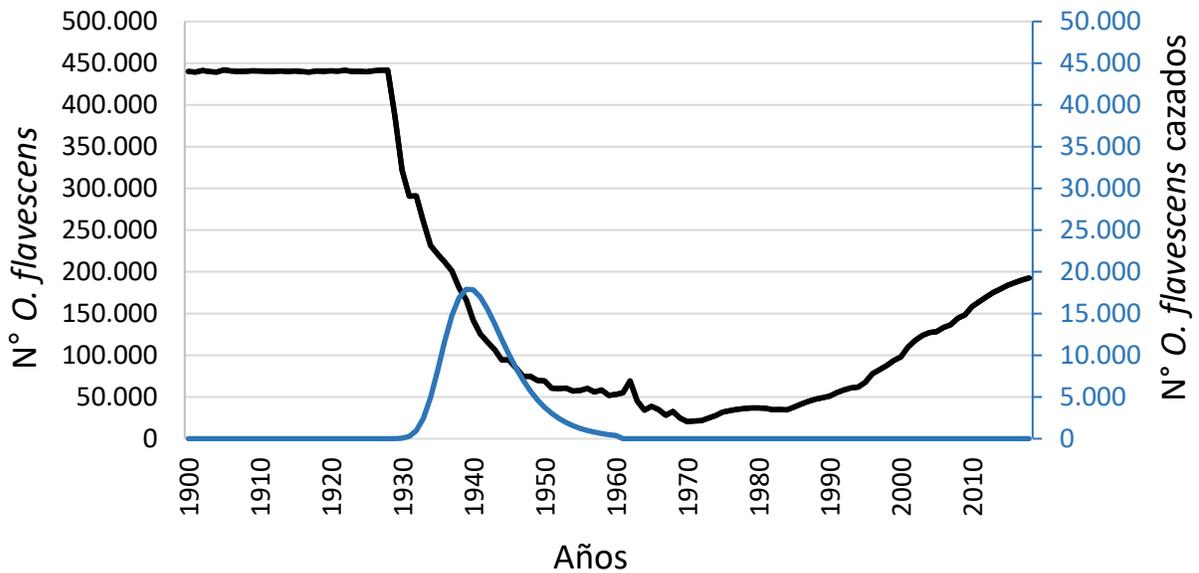


Figura 3: Abundancia del lobo marino común (-) y N° de individuos muertos por la explotación comercial (-) en el norte y centro de Patagonia, Argentina. Gráfico extraído de Romero *et al.* (2017) y modificado.

La matanza de los lobos en Argentina, se realizaba de manera muy rudimentaria: se agrupaban en la playa y se mataban los animales con un garrote en la cabeza (Fig. 4). Luego se les extraía la piel junto con la capa de grasa subcutánea (Fig. 5). La piel se colocaba sobre caballetes para poder separarla de la grasa y posteriormente, se lavaba el cuero con agua marina y se almacenaban con sal para su conservación. La grasa se colocaba en un gran recipiente de hierro que estaba conectado a la caldera donde se producía el vapor de agua, el cual pasaba por una tubería hasta llegar al recipiente que contenía la grasa (Figs. 5 y 6). Mediante el vapor de agua, se derretía la grasa que era convertida en aceite, extrayendo de 5 a 9 litros por animal y se almacenaban en barriles de chapa (Fig. 5). El aceite era utilizado en la industria de la tenería para el curtido de cuero vacuno y se utilizaba como lubricante y combustible (López Arregui & González Regalado 1940; Carrara 1952; Bastida 1963; Campagna & Capozzo 1986; Crespo & Pedraza 1991). El resto del animal era desechado en la costa, formando pilas de animales muertos. La piel de los cachorros era utilizada en artículos de peletería y marroquinería y la de los adultos era utilizada en artículos de talabartería (riendas, arneses, valijas, etc.) (Campagna & Capozzo 1986). El cuero y el aceite eran enviados a Buenos Aires, desde el puerto de Punta Pirámides, Península Valdés (Fig. 1.1). Se explotaron apostaderos de las provincias de Buenos Aires (Isla Trinidad y Banco Culebra), Río Negro (Punta Bermeja), Chubut (Punta Ninfas, Punta Norte, Punta Buenos Aires, Punta Delgada, Punta Ninfas, Isla Escondida, Isla Rasa, Isla Tova y Punta Lobería), Santa Cruz (Bahía del Fondo, Lobería Oso Marino y Monte León), Tierra del Fuego (Bahía Thetis, Punta Arenas e Isla de los Estados) e Islas Malvinas

(Godoy 1963). Las agrupaciones de Península Valdés y Tierra del Fuego fueron las más explotadas en Argentina (Campagna & Capozzo 1986).

El *stock* del centro y norte de Patagonia se redujo drásticamente de 440.000 individuos estimados en el período previo a la explotación a tan sólo 20.000 individuos al finalizar la explotación, generando una disminución de más del 90% de su abundancia poblacional original (Romero *et al.* 2017). Al finalizar la explotación en 1962, este *stock* alcanzó su mínimo de abundancia y luego comenzó a recuperarse lentamente (Dans *et al.* 2004; Romero *et al.* 2017) (Fig. 3). Ajustando un modelo matemático de crecimiento poblacional, Romero y colaboradores (2017), observaron que la población de *O. flavescens* tuvo una relación no-lineal con la densidad en su recuperación, asumiendo un proceso de “hacinamiento” o un proceso denso-dependiente compensatorio que afecta la tasa de crecimiento poblacional a altas densidades.



Figura 4: Imágenes de la matanza de lobos marinos comunes en la costa de Península Valdés. Fuente: Familia Machinea.

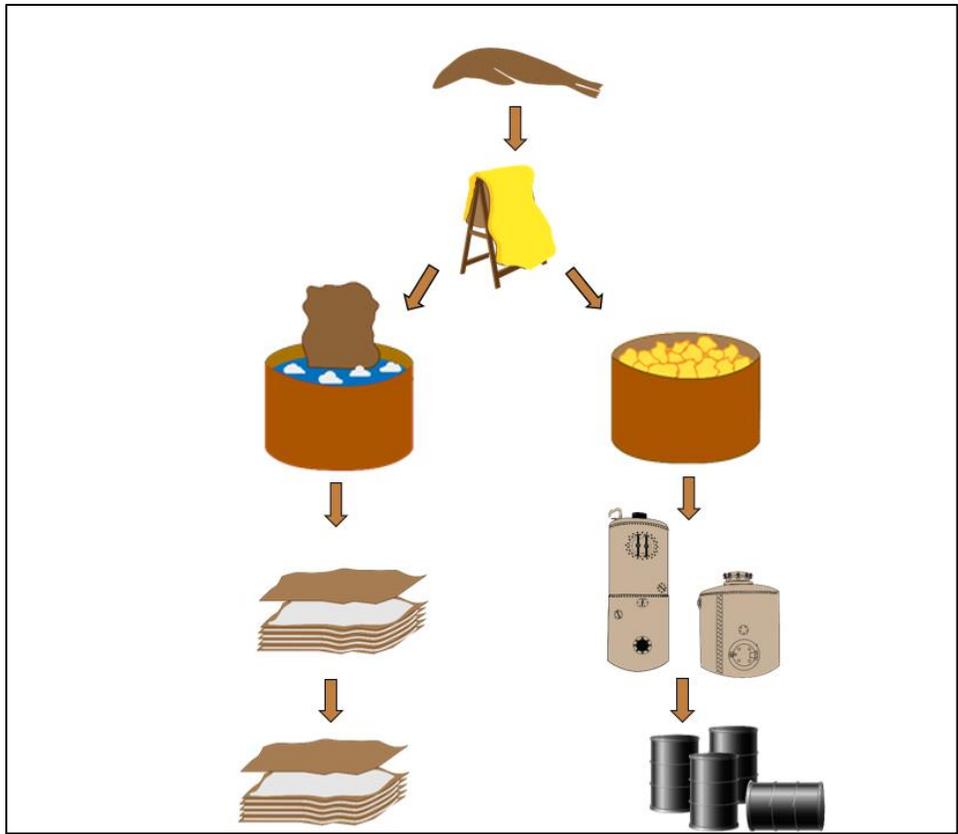


Figura 5: Representación esquemática de la extracción del cuero y la grasa del lobo marino común. Fuente: Víctor Fratto.



Figura 6: Restos de calderas de hierro localizadas en Punta Norte, Península Valdés.

Los grandes cambios de abundancia sufridos por los lobos marinos comunes en el último siglo, fueron acompañados por el incremento de otras actividades humanas extractivas, como el desarrollo de las pesquerías industriales (Crespo *et al.* 1997; Dans *et al.* 2003). En el Mar Argentino se incrementó considerablemente dicha actividad desde 1970 dirigida principalmente a la merluza, *Merluccius hubbsi*, y al langostino, *Pleoticus muelleri*, (Bertolotti *et al.* 2001), siendo los años 90 donde ocurrió la mayor extracción de biomasa desembarcada (Sánchez *et al.* 2012), y causando en los años 2000 la declinación de varios *stocks* de merluza debido a una sobre-explotación (Cordo 2004).

A pesar del conocido efecto que las pesquerías pueden causar en la población de una especie blanco (Dulvy *et al.* 2000; Benson & Trites 2002), el conocimiento de las consecuencias que pueden producir sobre otras especies del ecosistema marino es escaso. Es muy probable que el ecosistema marino luego de sufrir el efecto de la pesca se modifique, mostrando como respuestas cambios en la estructura trófica de la comunidad (incluyendo cambios en los niveles de abundancia) y cambios en parámetros poblacionales de la especie blanco, así como también de especies de niveles tróficos superiores e inferiores a la especie blanco (Gislason *et al.* 2000). Por otro lado, los predadores de altos niveles tróficos pueden regular la dinámica de sus especies presa, por lo tanto el conocimiento de cómo los predadores utilizan el recurso alimenticio permite evaluar indirectamente el estado de dichas especies presa y de cómo se estructura la comunidad explotada (Koen Alonso 1999).

En particular, el ecosistema marino patagónico sufrió a lo largo del tiempo una reorganización (Koen-Alonso & Yodzis 2005) que fue acompañado los grandes cambios de abundancia registrados por los lobos marinos comunes, y el agotamiento de los *stocks* de merluza debido al desarrollo pesquero (Dans *et al.* 2003). Esta reorganización también incluyó el aumento de otros predadores, como el pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus* (Schiavini *et al.* 2005) y el elefante marino del sur, *Mirounga leonina* (Lewis *et al.* 1998), el aumento de otras presas, como el calamar, *Illex argentinus* y la anchoíta, *Engraulis anchoíta* (Koen-Alonso & Yodzis 2005), y cambios a lo largo del tiempo en la dieta de algunos predadores, como la raya hocicuda de cola corta, *Zearaja brevicaudata*, debido a la disminución de las presas principales (Howarth *et al.* 2014).

Todos estos cambios en el ecosistema marino patagónico podrían haber actuado también como una limitante en la recuperación actual de los mamíferos marinos. Tal es el caso del elefante marino del sur (Ferrari *et al.* 2013) y la ballena franca austral (*Eubalaena australis*) (Crespo *et al.* 2015; Romero *et al.* 2022) en Península Valdés. Lo mismo es esperable para el *stock* de lobos marinos comunes, es decir, que su recuperación esté sufriendo algún efecto denso-dependiente regulatorio. Estudios isotópicos en huesos craneales de esta especie señalaron un cambio en la dieta a lo largo del tiempo, mostrando que recientemente hubo un aumento en el consumo *per cápita* de presas pelágicas por parte de los lobos, asociado al aumento en la abundancia poblacional, y

relacionado a un aumento de la competencia intra-específica en áreas de presas bentónicas (Drago *et al.* 2009). La competencia inter-específica, generada por la poca disponibilidad de presas por el desarrollo de las industrias pesqueras y por el aumento en la densidad de predadores, puede generar un efecto denso-dependiente regulatorio afectando también el crecimiento somático de los predadores. Drago y colaboradores (2010a) encontraron que el crecimiento somático de *O. flavescens* pudo estar regulado por factores denso-dependientes durante la recuperación poblacional.

En poblaciones naturales es muy difícil realizar estudios para poner a prueba la denso-dependencia, ya que la mayoría de los mamíferos marinos son logísticamente difíciles de estudiar y se necesitan varios años de recolección de datos (Hixon & Webster 2002). El stock del lobo marino común de Patagonia Argentina cuenta con ciertas características que lo hacen óptimo para poder poner a prueba la existencia de la denso-dependencia. La importancia comercial que tuvo en el pasado, ocasionó importantes cambios en su abundancia poblacional en el transcurso del tiempo. Paralelamente existieron cambios que se generaron en el ecosistema marino patagónico (i. e. cambios en los recursos marinos producto de la sobrepesca, cambios en la abundancia de otras especies marinas y aumento de la abundancia poblacional de otros predadores de alto nivel trófico). Adicionalmente, esta especie cuenta con más de 40 años de recolección de datos (monitoreo de abundancia y colecta de ejemplares varados) por el Laboratorio de Mamíferos Marinos del CESIMAR-CCT-CONICET-CENPAT. Por lo tanto, los estudios que se pueden realizar en esta población, que actualmente se encuentra en recuperación, pueden ser esenciales para poder entender diversos procesos denso-dependientes en poblaciones silvestres.

Teniendo en cuenta el contexto y los antecedentes mencionados, se plantean los siguientes objetivos:

#### Objetivo general

El objetivo general de la presente tesis es evaluar los efectos de la denso-dependencia sobre diversos aspectos de la biología del lobo marino común (tales como el crecimiento somático, parámetros reproductivos y su dieta) como consecuencia de los cambios ocurridos en el ecosistema marino patagónico en los últimos 100 años.

#### Objetivos específicos

- 1) Evaluar el tipo y dirección del cambio morfológico producido en los cráneos del lobo marino común a lo largo del tiempo y relacionarlo con variables asociadas al cambio observado en el ecosistema marino.

2) Evaluar posibles cambios morfológicos en los caninos superiores de machos de *Otaria flavescens*, relacionados a los cambios de abundancia poblacional registrados en los últimos 100 años.

3) Evaluar posibles cambios en los parámetros vitales (como la edad media de madurez sexual y la fecundidad) del lobo marino común como respuesta denso-dependiente a los cambios de abundancia poblacional a lo largo del tiempo.

4) Evaluar los cambios en la disponibilidad de presas debidos al desarrollo de la actividad pesquera y a los cambios en la comunidad trófica marina, tomando como indicador los posibles cambios en la dieta del lobo marino común a lo largo del tiempo.

Puesto de manifiesto la problemática general y particular, se proponen las siguientes hipótesis y sus predicciones para este estudio:

#### Hipótesis y predicciones

1) Hipótesis: La morfología craneal del lobo marino común habría variado a lo largo del tiempo como consecuencia de los cambios en la abundancia poblacional regulada por denso-dependencia. Predicción: los cráneos del período de Explotación serán más pequeños que los del período de Post-explotación. Al mismo tiempo, habrá una disminución en el tamaño de los cráneos en el transcurso del tiempo a medida que la abundancia poblacional aumente.

2) Hipótesis: El tamaño de los dientes y el ancho de las capas de crecimiento en la dentina habrían variado a lo largo del tiempo como consecuencia de los efectos de la denso-dependencia. Predicción: Los dientes de los individuos de la época de la Explotación son más pequeños y el ancho de las capas de dentina más angostas, que los del período de Post-explotación.

3) Hipótesis: Algunos parámetros vitales habrían cambiado en las últimas décadas como respuesta al aumento poblacional, influidos por denso-dependencia. Predicción: la edad media de madurez sexual será mayor y la fecundidad disminuirá a lo largo del tiempo a medida que la abundancia poblacional aumente.

4) Hipótesis: La abundancia de las especies presa del lobo marino común habrían cambiado como consecuencia de las pesquerías, viéndose reflejado en un cambio en la dieta del lobo marino común. Predicción: habrá una disminución en la proporción de especies blanco de la pesquería (merluza, calamar y langostino) consumidas por el lobo marino en el transcurso del tiempo.

# Capítulo 1

¿Cambios en el tamaño del cráneo de *O. flavescens* reflejan cambios en la densidad poblacional?

## Introducción

En el pasado, los pinnípedos fueron cazados por el hombre en diferentes partes del mundo (Bonner 1982). Como consecuencia de esta actividad, las poblaciones respondieron de distintas maneras y en algunos casos mostraron evidencias de regulación denso-dependiente (Scheffer 1955; Bowen *et al.* 1981; Fowler 1990).

Particularmente en los pinnípedos, existen evidencias de cambios en los parámetros vitales y en el crecimiento corporal relacionados a cambios en la densidad poblacional. Por ejemplo en el lobo fino del Norte, *Callorhinus ursinus*, hay evidencia de una disminución en el tamaño corporal en relación con un aumento en el tamaño poblacional (Scheffer 1955; Etnier 2004). En los lobos finos antárticos, *Arctocephalus gazella*, de las Islas Georgias del Sur, la mortalidad de crías fue mayor en las colonias de alta densidad que en las de baja densidad (Doidge *et al.* 1984). Las principales causas de muerte (inanición y lesión craneal) fueron más frecuentes en sitios de alta densidad (Doidge *et al.* 1984). La causa por inanición se debió a la falla en la formación del vínculo madre-cría, generalmente ocasionado por la perturbación producida por los machos reproductores. En algunas temporadas, la desnutrición de las crías mayores a un año, puede estar influenciada por la disminución en la disponibilidad de alimento, además las enfermedades infecciosas y el ahogamiento juegan un papel importante en la mortalidad de crías (Doidge *et al.* 1984). También se evidenciaron cambios en parámetros vitales en la población de focas arpa, *Pagophilus groenlandicus*, del Atlántico noroccidental producto de la intensa explotación comercial. En el elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, de Península Valdés, una reducción en la supervivencia y el reclutamiento se correlacionó con el aumento del tamaño poblacional (Ferrari *et al.* 2013). Por otro lado, la tasa de crecimiento de la población de focas de Weddell, *Leptonychotes weddellii*, en la Antártida disminuyó al aumentar el tamaño de la población, lo que indica una clara evidencia de respuestas denso-dependientes (Rotella *et al.* 2009).

Como se mencionó anteriormente, el *stock* del lobo marino común *Otaria flavescens* de Patagonia Argentina, fue intensamente explotado para comercializar su grasa y su piel (Godoy 1963; Crespo & Pedraza 1991). Como consecuencia, experimentó una drástica reducción en su tamaño poblacional en un tiempo relativamente corto y al finalizar la explotación, comenzó a recuperarse lentamente (Fig. 2) (Godoy 1963; Crespo & Pedraza 1991; Reyes *et al.* 1999; Romero *et al.* 2017; Crespo 2022).

Paralelamente a la recuperación de *O. flavescens* al finalizar la explotación, comenzó a incrementarse la pesca industrial en el Mar Argentino en la década de 1970, generando un gran impacto durante la década de 1990 (Crespo *et al.* 1994a, 1997; Bezzi & Dato 1995; Aubone 2000). Afectando mayoritariamente a las principales presas del lobo marino común (merluza, langostino y calamar) (Ver mayor detalle en la Introducción

general y en el Capítulo 4). Todos estos cambios llevaron a una reorganización del ecosistema marino patagónico.

Los factores limitantes como el espacio y la alimentación, generan hacinamiento y competencia intra e inter-específica, afectando el crecimiento somático y el crecimiento poblacional de las especies (Scheffer 1955). Los cambios en el tamaño del cuerpo podrían ser un indicador de la abundancia de presas y pueden ayudar a comprender las condiciones experimentadas por los lobos marinos. El tamaño corporal de los mamíferos marinos adultos se correlaciona positivamente con la disponibilidad de alimento antes de la pubertad (Scheffer 1955). En el lobo marino común existe una correlación lineal entre la longitud cóndilo-basal y la longitud corporal estándar para ambos sexos (Rosas *et al.* 1993). Adicionalmente, existe evidencia de que las crías de *O. flavescens* crecen más lentamente en colonias más grandes que en las más pequeñas, quizás debido a una menor disponibilidad de alimento *per cápita* para las hembras adultas durante el período de lactancia (Drago *et al.* 2011). En otáridos, la tasa de crecimiento de las crías está influenciada por los hábitos alimenticios de las madres (i.e. la duración de los viajes de alimentación de la madre y la calidad de los recursos consumidos) (Drago *et al.* 2011; Franco-Trecu *et al.* 2015). Otra causa que genera una menor tasa de crecimiento de las crías en colonias más densas, es el estrés generado por el acoso intra-específico más intenso en colonias más abundantes (Cassini & Fernández-Juricic 2003). A pesar de esto, una cantidad moderada de hacinamiento es beneficiosa y probablemente esencial tanto para el crecimiento máximo de los individuos como para las tasas reproductivas (Scheffer 1955). Sin embargo, el hacinamiento prolongado afecta a la población, resultando en generaciones más susceptibles a enfermedades, reduciendo la fertilidad y afectando las condiciones óptimas de los individuos (Scheffer 1955).

En este contexto de cambios que sufrió el ecosistema marino patagónico, el *stock* del lobo marino común de Patagonia brinda una gran oportunidad para probar la existencia de efectos denso-dependientes. Utilizando técnicas de morfometría tradicional se han detectado cambios en el crecimiento somático del lobo marino común, relacionados con cambios en la abundancia poblacional (Drago *et al.* 2010a). Sin embargo, técnicas más recientes como la morfometría geométrica demostraron ser una poderosa herramienta para estudiar la forma y el tamaño en una amplia variedad de organismos, especialmente en estudios cefalométricos (Bookstein 1991; Rohlf & Marcus 1993). A diferencia de la morfometría tradicional, la morfometría geométrica permite estudiar cambios de forma en estructuras complejas. Esta técnica permite separar los componentes de forma y de tamaño (Rohlf & Marcus 1993) y generar representaciones gráficas del objeto en estudio (Adams *et al.* 2004). Esto permite visualizar la posible variación en la forma del objeto en estudio (Zelditch *et al.* 2012).

**Objetivo general**

Evaluar si existen cambios en el crecimiento somático de *O. flavescens* que podrían estar relacionados con los cambios de abundancia poblacional observados en los últimos cien años utilizando técnicas de morfometría geométrica tridimensional.

**Objetivos específicos**

1) Calcular las tasas de crecimiento poblacional de *O. flavescens* de Patagonia Argentina en cada período de tiempo.

2) Analizar la existencia de cambios en el tamaño y la forma del cráneo de *O. flavescens* como consecuencia de cambios producidos en el tamaño poblacional a lo largo del tiempo empleando técnicas de morfometría geométrica.

## Metodología

### Colección de ejemplares y área de estudio

Se realizó una entrevista personal a Miguel Machinea, hijo de Don José Machinea, dueño y administrador de las 4 factorías de explotación lobera localizadas en la provincia Chubut. Miguel mencionó parte de la historia de la explotación de lobos en la región y nombró los sitios en donde actualmente se encuentran los restos de osamentas. Con esta información se realizaron dos campañas a Punta Buenos Aires y Punta Norte en Península Valdés (Fig. 1.1) en donde se realizaron trabajos de exploración y recuperación del material biológico histórico enterrado e incrustado en los acantilados, médanos y playas de la zona. Las campañas se realizaron en colaboración con el grupo de arqueólogos del Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus, CCT-CONICET-CENPAT), quienes presentan experiencia en la recuperación de material biológico histórico. La factoría de P. Norte operó de 1917 a 1953 y fue donde se registró la mayor cantidad de individuos faenados de la región (M. Machinea com. pers.); por lo tanto el osario de P. Norte tiene una antigüedad de entre 69 y 105 años. En este sitio se recuperaron cráneos de machos y hembras de *Otaria flavescens* de la época de la explotación (Fig. 1.2). Los loberos realizaban la matanza y el faenado del animal en la playa y desechaban los huesos en el mismo sitio. Al transcurrir los años se generó un estrato de huesos de *O. flavescens* en el acantilado de P. Norte que fue descubierto poco a poco por el mar (Fig. 1.2). En Punta Buenos Aires, no se hallaron cráneos completos de la época de la explotación, sólo se pudieron recolectar restos desperdigados en una zona cercana a donde estaba localizada la caldera.

Los individuos actuales, fueron recolectados muertos en la costa o capturados incidentalmente por pesquerías industriales desde la década de 1970 a la actualidad (2018) en el área de estudio. La misma abarca la zona costera desde P. Bermeja (41°09'S, 63°09'O), hasta Isla Quintano (45°14'S, 66°42'O) Patagonia Argentina (Fig. 1.1).

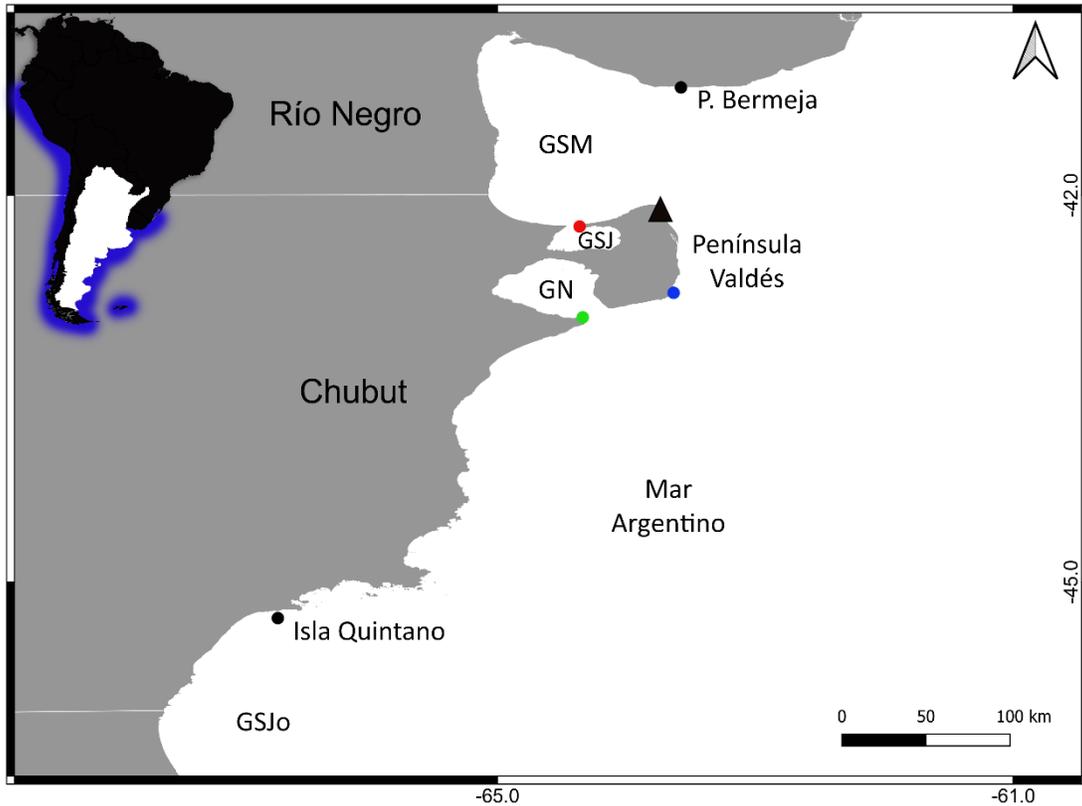


Figura 1.1: Área de estudio en Patagonia, Argentina. Los extremos del área de estudio son Punta Bermeja en Río Negro e Isla Quintano en Chubut. Sitios de las factorías que operaron en Chubut (▲) Punta Norte, (●) Punta Buenos Aires, (●) Punta Delgada, y (●) Punta Ninfas. El área de distribución de *O. flavescens* está demarcada en azul en el mapa ubicado en el extremo superior izquierdo de la imagen, desde el sur de Brasil (23°S) hasta el norte de Perú (4°S). GN: Golfo Nuevo, GSJ: Golfo San José, GSM: Golfo San Matías, GSJo: Golfo San Jorge.



Figura 1.2: Arriba: perfil del acantilado de Punta Norte-Península Valdés, donde se puede visualizar un estrato de osamentas de la época de la explotación. Abajo: Cráneos extraídos del estrato del acantilado en perfecto estado de conservación y con la mayoría de las piezas dentarias.

## Muestra

Se analizaron un total de 145 cráneos de lobo marino común (68 machos y 77 hembras) del área de estudio (Fig. 1.1, Tabla A1). Los mismos fueron depositados en la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos del Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR) (CCT-CONICET-CENPAT).

Para los análisis, se seleccionaron sólo los individuos adultos de ambos sexos (i. e. mayores de 6 años; Grandi *et al.* (2010)) para evitar posibles variaciones debidas a la ontogenia. La edad de cada individuo se determinó contando los grupos de capas de crecimiento (*GLG*) en la dentina de los dientes caninos superiores (Crespo *et al.* 1994b), para mayor detalle ir al capítulo 2. Los individuos se clasificaron por sexo, por período de tiempo (período de Explotación y período Post-explotación) y por década de nacimiento (1960, 1970, 1980, 1990 y 2000) (Tabla A1). Se escogió esta separación temporal para relacionar las décadas de nacimiento con la abundancia y tendencia poblacional de ese momento (Fig. 3). Los cráneos del osario pertenecen al período de Explotación, cuando la abundancia poblacional fue la más alta registrada. Como se mencionó anteriormente, los cráneos del período de Post-explotación fueron colectados desde 1970 hasta el 2018 y luego de estimar la edad de cada individuo se calculó el año de nacimiento y se le asignó la década en la que nació, desde la década de 1960 hasta la década del 2000 (esto se hizo únicamente para los individuos del período Post-explotación).

De los 145 cráneos analizados, 19 (17 machos y 2 hembras) se recolectaron en el osario de Punta Norte (42° 04'S, 63° 45'O), Península Valdés, Argentina, y se asignaron al período de Explotación (1917–1953; Tabla A1). Debido a la técnica empleada para matar a los lobos marinos (un fuerte golpe en la nariz o en la parte superior de la cabeza con un pico de hierro y/o palo de madera), los cráneos de las hembras del osario estaban muy deteriorados, por lo que no pudieron incluirse en el análisis (Fig. 1.3). Por otro lado, el período Post-explotación, correspondiente al período posterior al cese de esta actividad (1980-2018), cuenta con 51 machos y 75 hembras. Estos cráneos se clasificaron en décadas de nacimiento siguiendo el proceso de recuperación poblacional: durante la década de 1960 la población estuvo en sus límites más bajos, luego en la década de 1970 y 1980 la población seguía recuperándose pero permanecía en valores poblacionales muy bajos y en las décadas de 1990 y 2000 se registraron valores que duplicaban la abundancia poblacional de décadas pasadas (Romero *et al.* (2017); Fig. 3).



Figura 1.3: Arriba: cráneo de un macho de *Otaria flavescens* de la época de la explotación donde se puede visualizar el orificio en el hueso parietal, generado por el pico de hierro con el que los mataban. Abajo: cráneo de una hembra de *O. flavescens* de la época de la explotación desarticulado y roto, producto del impacto recibido en la cabeza.

#### Morfometría geométrica y morfología del cráneo

Para evaluar la forma y el tamaño del cráneo se utilizaron técnicas de morfometría geométrica. Por cada cráneo, se digitalizaron 35 *landmarks* en 3 dimensiones mediante un digitalizador MicroscribeG2 (Immersion Corp), en el plano sagital y del lado derecho del

cráneo (Tabla 1.1, Fig. 1.4). Los *landmarks* elegidos fueron seleccionados con el fin de lograr una representación de la forma del cráneo.

Para obtener las variables morfológicas, forma y tamaño, los efectos de rotación, traslación y escala fueron eliminadas, usando el análisis generalizado de Procrustes (GPA) (Rohlf & Slice 1990; Goodall 1991). La información del tamaño está contenida en una única variable llamada *centroid size* (CS), que es la raíz cuadrada de las distancias cuadradas sumadas de cada *landmark* desde el centroide de la configuración del punto de referencia. La información de forma queda contenida en las coordenadas ajustadas. El GPA calcula una configuración consenso (forma media) basada en las coordenadas de *landmarks* de todos los individuos (Bookstein 1991).

## Análisis estadísticos

### *Análisis de las tasas de crecimiento poblacional*

Desde la década de 1970 el personal del Laboratorio de Mamíferos Marinos realiza sistemáticamente censos poblacionales del norte y centro de Patagonia (Crespo 1988; Crespo & Pedraza 1991; Dans *et al.* 2004; Grandi *et al.* 2009, 2020a). Gracias a esta extensa base de datos de censos se pudo desarrollar un modelo bayesiano no-lineal denso-dependiente para explicar la trayectoria poblacional del *stock* de *O. flavescens* de Patagonia (Romero *et al.* 2017). Con las estimaciones de Romero *et al.* (2017) se calcularon las tasas de crecimiento poblacional de *O. flavescens*, mediante regresiones lineales por décadas, y se obtuvo la pendiente ( $r$ ) para cada período de tiempo del 70' a la actualidad.

### *Diferencias entre períodos (Explotación vs Post-explotación)*

Para explorar la existencia de alometría (i. e. diferencias en la forma asociadas con diferencias en el tamaño) se realizó una regresión múltiple ponderada por períodos de las coordenadas de Procrustes sobre el CS en los individuos machos de ambos períodos. Donde el CS (variable de tamaño) es la variable independiente y la coordenada de Procrustes (variable de forma) son las variables dependientes. Si la regresión es significativa, los residuos de la regresión van a ser las nuevas variables de forma, libres del efecto de tamaño.

Tabla 1.1. Número, definición y posición de los *landmarks* utilizados. Ver Figura 1.4 para el detalle en la posición de cada *landmark*.

N° Lmk	Definición	Posición
1	Punto entre el Segundo y el tercer incisivo superior	Dorsal
2	Punta rostral: porción media más anterior del hueso nasal	Dorsal
3	Punto sagital donde el parietal comienza a ensancharse	Dorsal
4	Punto sagital entre occipital y parietal	Dorsal
5	Punto superior en el borde del foramen magnum	Dorsal
6	Punto inferior en el borde del foramen magnum	Ventral
7	Punto más posterior en la curva del cóndilo occipital	Ventral
8	Punto más posterior de la cresta nugal	Dorsal
9	Punto más posterior de la mastoides	Ventral
10	Punto más ventral del mastoides	Ventral
11	Punto más anterior de la mastoides	Ventral
12	Canal auditivo: punto más interno del canal auditivo	Ventral
13	Punto más posterior de la bulla timpánica y la sutura basioccipital	Ventral
14	Punto más anterior de la bulla timpánica y la sutura basioccipital	Ventral
15	Punto medio del lado interior de la fosa glenoidea	Ventral
16	Punto medio de la cara posterior de la fosa glenoidea	Ventral
17	Punto medio del lado externo de la fosa glenoidea	Ventral
18	Punto medio de la cara anterior de la fosa glenoidea	Ventral
19	Punto más anterior entre la sutura del yugal y el maxilar	Dorsal
20	Proceso pre-orbital: punto sobre la curva del proceso	Dorsal
21	Sutura más externa entre el maxilar y el frontal	Dorsal
22	Punta del proceso supra-orbital: punto sobre la curva del proceso	Dorsal
23	Sutura más anterior entre la sutura del pre-maxilar y el maxilar	Dorsal
24	Punto medio ventral entre el segundo y el tercer incisivo superior	Ventral
25	Punto medio ventral entre el pre-maxilar y el maxilar	Ventral
26	Punto más posterior de los palatinos	Ventral
27	Punto medio posterior del basiesfenoides	Ventral
28	Punto más interno sobre la curva del 4to alveolo superior post-canino	Ventral
29	Punto más interno sobre la curva del 2do alveolo superior post-canino	Ventral
30	Punto más interno sobre la curva del alveolo del canino superior	Ventral
31	Punto más interno sobre la curva del alveolo del pre-canino superior	Ventral
32	Punto más externo sobre la curva del alveolo del pre-canino superior	Dorsal
33	Punto más externo sobre la curva del alveolo del canino superior	Ventral
34	Punto más externo sobre la curva del 2do alveolo del post-canino superior	Ventral
35	Punto más externo sobre la curva del 4to alveolo del post-canino superior	Ventral

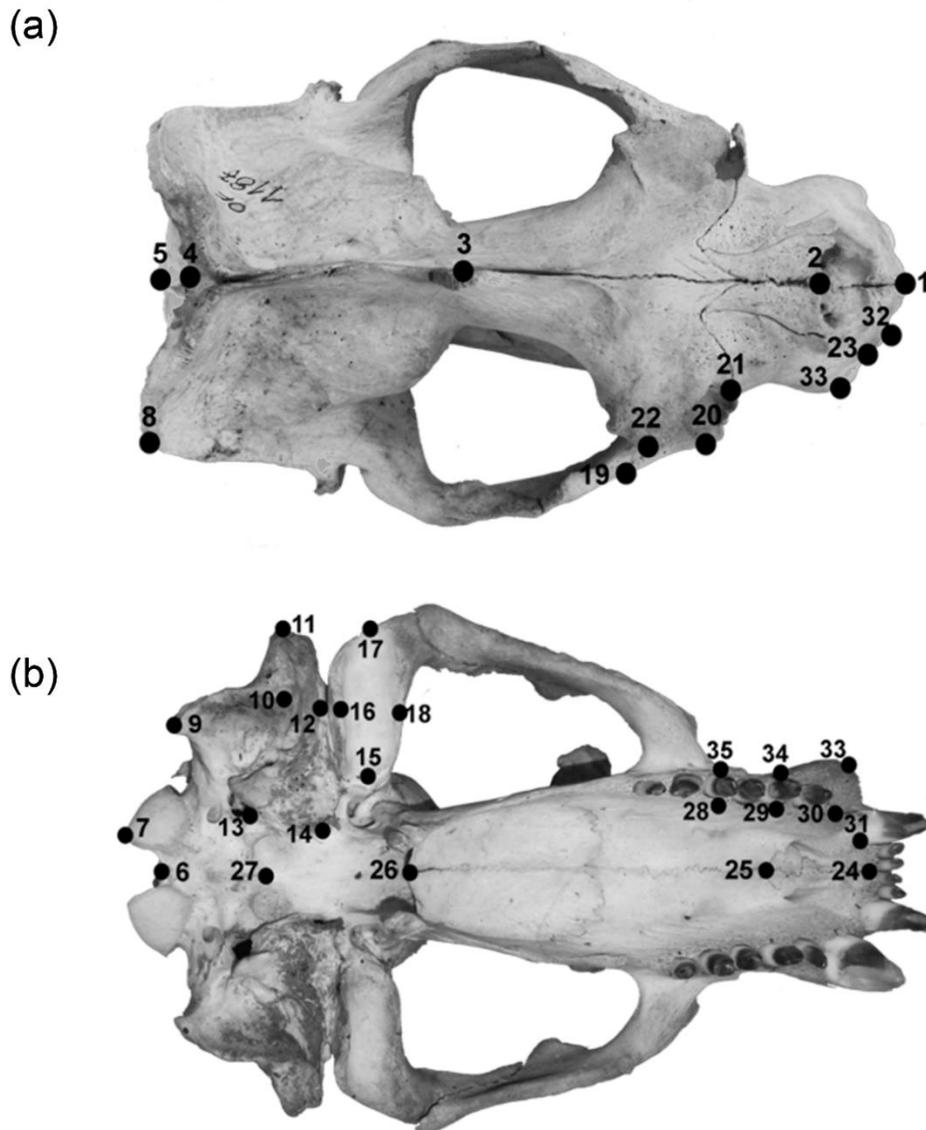


Figura 1.4: vista Dorsal (a) y ventral (b) del cráneo de un macho de *Otaria flavescens* mostrando la localización de los *landmarks* utilizados (los números corresponden con la descripción en la Tabla 1.1).

Como las herramientas de morfometría geométrica presentan gran cantidad de variables, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) sobre los residuos de la regresión múltiple y se seleccionaron los primeros 18 componentes principales (PCs) usando el criterio de Kaiser–Guttman (Guttman 1954; Jackson 1993). Se realizó un análisis discriminante utilizando los PCs seleccionados para evaluar las diferencias de forma entre los períodos de tiempo. Además, se realizó un análisis de *t-Student* para analizar cambios en el tamaño (CS) entre períodos de tiempo.

### *Diferencias entre sexos (período Post-explotación)*

Para explorar la existencia de alometría en machos y hembras del período de Post-explotación, se realizó una regresión múltiple ponderada por sexo, de las coordenadas de Procrustes sobre el CS. Adicionalmente, un análisis de PCA sobre los residuos de la regresión fue realizado para observar la distribución de los todos los individuos. Luego, fue realizado un análisis discriminante para evaluar posibles diferencias de forma. Una vez más, empleamos el criterio de Kaiser–Guttman para la selección de PCs (Guttman 1954; Jackson 1993) y 19 PCs fueron utilizados en los análisis. Por otro lado, un análisis de *t-Student* fue realizado para evaluar posibles diferencias en el tamaño (CS) entre sexos del período de post-explotación. La normalidad y la homocedasticidad de la variable de tamaño (CS) fueron testeados mediante el test de Shapiro–Wilks y Levene's, respectivamente. El análisis discriminante y el *t-Student* indican un pronunciado dimorfismo sexual en individuos adultos, por lo tanto el resto de los análisis se realizaron con los sexos separados.

### *Diferencias de tamaño entre décadas de nacimiento (período Post-explotación)*

Para estudiar cómo cambia el tamaño (CS) en relación a las décadas de nacimiento para cada sexo, se realizó un ANOVA sobre los especímenes del período post-explotación (51 machos, 75 hembras), seguido de comparaciones múltiples (LSD Fisher test).

En todos los casos, el GPA, la regresión múltiple y el PCA fueron realizados usando el MorphoJ 1.06d (Klingenberg 2011) y el análisis discriminante, *t-Student*, ANOVA y las comparaciones múltiples fueron realizados utilizando el software libre R v 3.4.3 (R Core Team 2017) con el paquete “Morpho” v2.6 (Schlager 2017) y “Stats” v3.6.0 (R Core Team 2017).

## Resultados

### *Tasas de crecimiento poblacional*

A partir de la década del 70, unos años posteriores al finalizar la explotación, las tasas de crecimiento poblacional fueron positivas y altas, registrándose la mayor tasa de crecimiento en la década de 1990. Luego, a partir de la década del 2000 se evidenció una disminución en las tasas de crecimiento poblacional, dando indicios de una regulación denso-dependiente, cercana a la estabilización poblacional (Fig. 1.5). En la Figura 1.5 se puede observar la curva de abundancia estimada para *Otaria flavescens* en el centro y norte de Patagonia (Romero *et al.* 2017) con las tasas de crecimiento poblacional ( $r$ ) calculadas por períodos de tiempo.

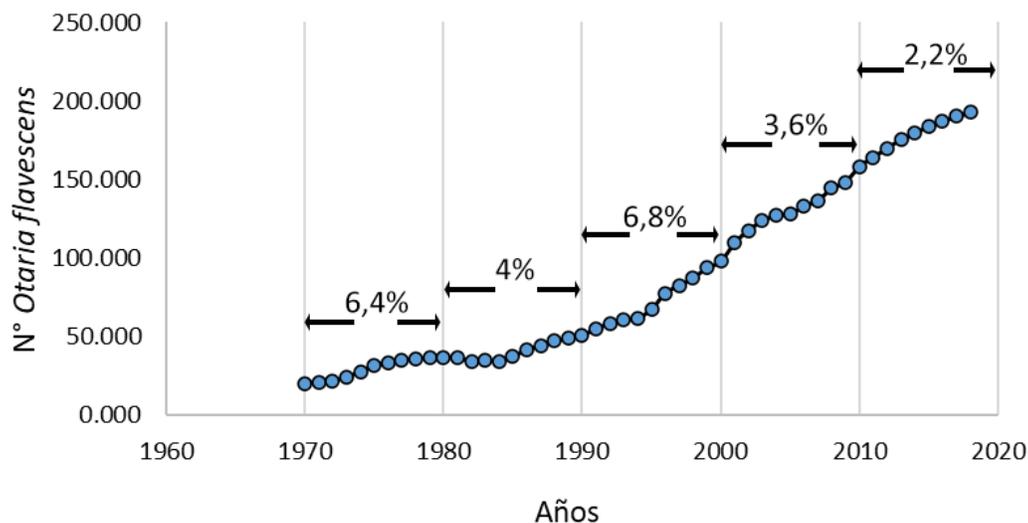


Figura 1.5: Abundancia estimada de *Otaria flavescens* en el centro y norte de Patagonia (Romero *et al.* 2017) con las respectivas tasas de crecimiento poblacional ( $r$ ) calculadas para los períodos de tiempo.

### *Diferencias entre períodos (Explotación vs Post-explotación)*

Los machos de ambos períodos de tiempo presentaron efectos alométricos significativos (regresión múltiple,  $p < 0,0001$ ), con una varianza explicada por tamaño del 13,84%. El análisis discriminante no encontró diferencias significativas en la forma de los cráneos entre períodos de tiempo ( $F = 1,68$ ;  $df = 20,47$ ;  $p = 0,07$ ). Sin embargo, los machos del período de explotación fueron más pequeños que los del período de post-explotación ( $t = -3,96$ ;  $df = 23,04$ ;  $p = 0,0006$ ; Fig. 1.6) evidenciado en el CS del análisis de *t-Student* realizado.

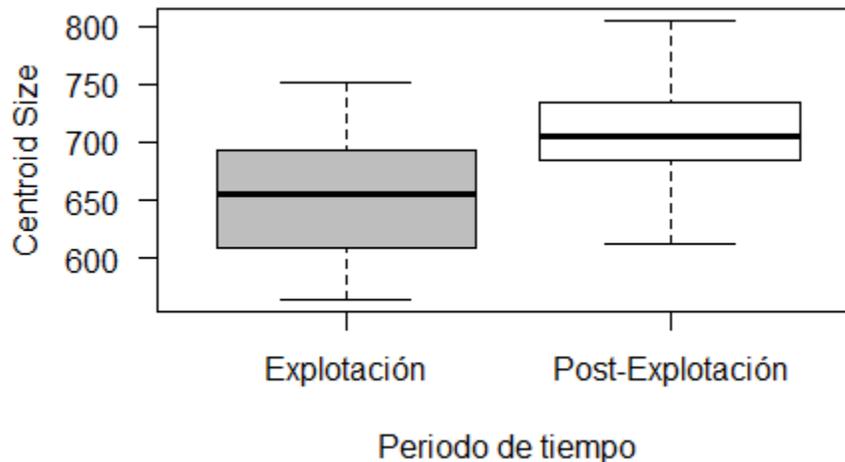


Figura 1.6: Tamaño (*centroid size*) del cráneo de machos de *Otaria flavescens* en los dos periodos de tiempo. Gris: período de Explotación, blanco: período Post-explotación.

#### *Diferencias entre sexos (período Post-explotación)*

Para los especímenes de ambos sexos del período de Post-explotación, el análisis de regresión múltiple fue significativo ( $p < 0,0001$ ), con una varianza explicada del 9,04%. Esto quiere decir que el 9,04% de la variación de forma está asociada con el tamaño. Es por esto, que el resto de los análisis se realizaron sobre los residuos de la regresión que están libres del efecto alométrico.

Del análisis de PCA, el primer componente principal (PC1) explica el 14,20% y el segundo (PC2) el 8,21% del total de la variabilidad observada (Fig. 1.7a). El gráfico de PCA muestra diferencias de forma entre machos y hembras del período de Post-explotación a lo largo del primer eje principal. Las hembras se distribuyeron entre los valores negativos del PC1 (Fig. 1.7a) y los machos se distribuyeron entre los valores positivos del PC1 (Fig. 1.7a). En relación a las diferencias de forma entre sexos, los cráneos de los machos presentan el neuro-cráneo más comprimido, esta diferencia se puede observar en los *wireframe* (Fig. 1.7b y c). La región rostral (*Lmk*: 1, 32, 33 y 34) de los machos fue más ancha en comparación con los cráneos de las hembras (Fig. 1.7b). Se observó que la cresta nugal y la cresta mastoidea (*Lmk*: 9, 10 y 11) fueron más ancha y más robusta en machos que en hembras. Adicionalmente, la fosa glenoidea fue más larga y más ancha en machos que en hembras (*Lmk*: 15, 16, 17 y 18) (Fig. 1.7b). Por el contrario, las hembras presentaron cráneos más largos y más delgados (Fig. 1.7b). La dispersión de los individuos observada en el gráfico PCA fue congruente con los resultados del análisis discriminante, que mostró un efecto significativo del sexo (distancia de Mahalanobis: 17,61;  $p < 0,0001$ ). Estos resultados mostraron diferencias significativas en la forma de los cráneos según el sexo. Además, el análisis de *t-Student* indicó que existe dimorfismo sexual en el tamaño del cráneo ( $t = -26,17$ ;  $df = 84,76$ ;  $p = 2,2e^{-16}$ ).

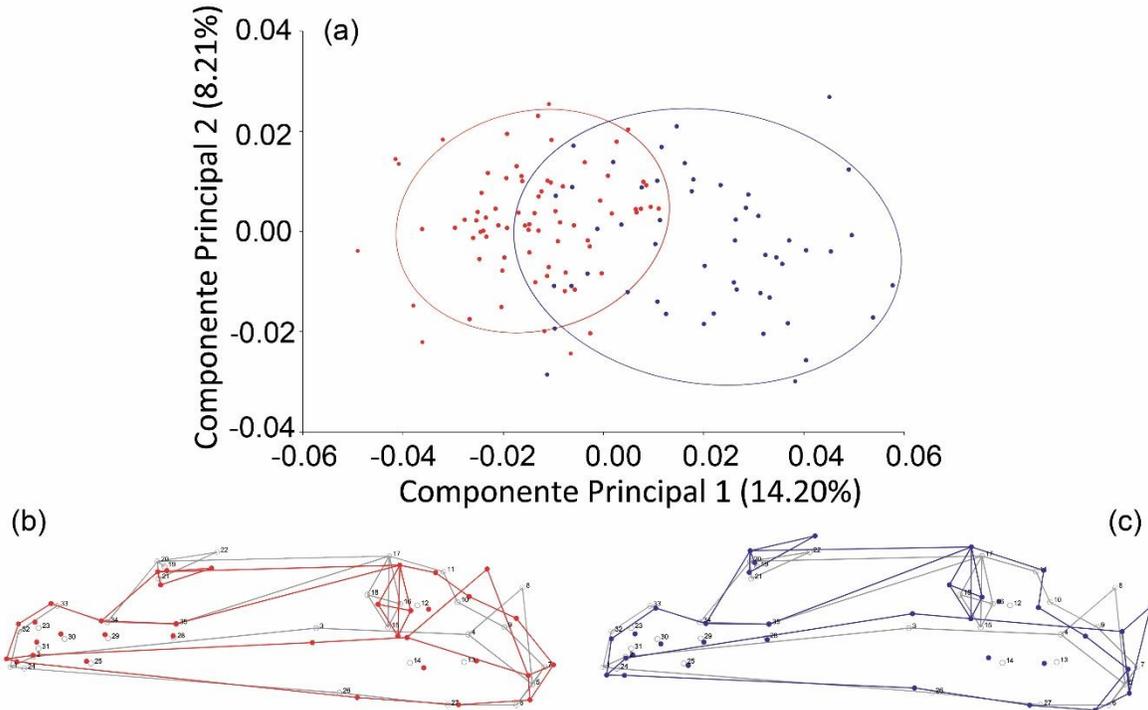


Figura 1.7: (a) Gráfico de los componentes principales (PCA) para diferentes sexos del período de Post-explotación. Rojo= hembras, Azul= machos, (b) y (c) *Wireframe*: representación de la vista dorsal del hemicráneo; la línea gris representa la forma promedio y la línea roja y azul los extremos de forma (diferencias de forma magnificado  $\times 4$ ), mostrando los cambios de forma para hembras y para machos respectivamente. Se incluyen los números de los *landmarks* seleccionados.

#### *Diferencias de tamaño entre las décadas de nacimiento (período Post-explotación)*

Los machos y las hembras del período Post-explotación mostraron diferencias significativas en el tamaño del cráneo (CS) entre las décadas de nacimiento (machos:  $F = 5,51$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,02$ ; hembras:  $F = 9,53$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,002$ ).

Los machos de la década de 1970 no mostraron diferencias significativas cuando se los comparó con los de las décadas de 1980, 1990 y 2000 (Fig. 1.8a). Sin embargo, los machos de las décadas de 1990 y 2000 mostraron tamaños de cráneo similares siendo significativamente más pequeños que los individuos de la década de 1980. Por otro lado, las hembras de las décadas de 1960, 1970 y 1980 mostraron tamaños de cráneo similares entre ellas, pero significativamente más grandes que los cráneos de las décadas de 1990 y 2000 (Fig. 1.8b).

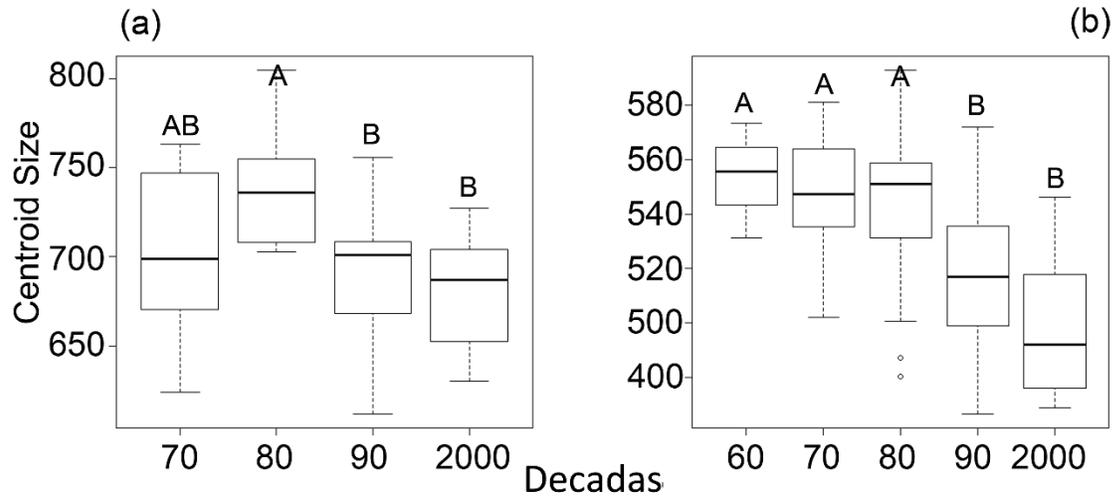


Figura 1.8: Boxplot del tamaño (Centroid Size) de los cráneos machos (a) y hembras (b) del período de Post-explotación separado por décadas de nacimiento. Las diferentes letras indican diferencias estadísticas significativas entre décadas (post hoc de LSD,  $p < 0,05$ ).

## Discusión

Se encontraron cambios en las tasas de crecimiento poblacional ( $r$ ) calculadas por períodos de tiempo. En la década del 70 la tasa de incremento poblacional fue positiva y alta, este resultado era de esperar ya que al cesar la explotación aumentó la cantidad de individuos en una misma área. Luego, se registraron fluctuaciones en las tasas de crecimiento en las década del 80 y el 90 y a partir de la década del 2000 se observó que comenzó a disminuir la tasa de incremento poblacional, dando indicios de una regulación denso-dependiente, cercana a la estabilización poblacional. En poblaciones que sufrieron explotación comercial las tasas de incremento poblacional pueden variar considerablemente ya que no todas responden de la misma manera. Tal es el caso del *Stock* de *O. flavescens* de Uruguay en el cual su población se redujo a tal punto que se produjeron alteraciones poblacionales similares a los efectos Allee y sus tasas de incremento poblacional siguen declinando (Franco-Trecu *et al.* 2015). Existen registros en otras poblaciones de pinnípedos en los que se registraron tasas similares a las encontradas en el presente estudio. La población del elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) en la década del 70 presentó una tasa de incremento poblacional similar a la calculada para la misma época en el *stock* de *O. flavescens* de Patagonia norte y centro y al transcurir el tiempo, su tasa fue disminuyendo producto de respuestas denso-dependientes (Ferrari *et al.* 2013). En el caso de la población de *O. flavescens* de Chile, la tasa de incremento poblacional se mantuvo estable por varias décadas y en los últimos años comenzó a recuperarse a tasas similares a las calculadas en el presente capítulo (Sepulveda *et al.* 2021).

Los resultados sugieren la existencia de respuestas denso-dependientes en el crecimiento somático del *stock* de *O. flavescens* de Patagonia Argentina. Se observó que los individuos del período de Explotación fueron más pequeños que los individuos del período de Post-explotación. En los años anteriores al comienzo de la explotación comercial, la abundancia poblacional era aproximadamente un 60% más que la abundancia actual (Romero *et al.* 2017), lo que probablemente resultó en más individuos en una misma área y mayor competencia intra e inter-específica por el alimento y los sitios de reproducción.

Al finalizar la explotación comercial, el *stock* de *O. flavescens* había disminuido en más del 90% de su abundancia original, por lo tanto, es probable que existiera una mayor disponibilidad de recursos y una menor competencia intra-específica. Una vez finalizada la explotación, el *stock* mostró indicios de una recuperación en la década del 70, se mantuvo estable desde 1983 a 1989 (i. e.  $r = 0$ ; Crespo & Pedraza 1991) y luego comenzó a recuperarse lentamente a partir del 90 (Crespo & Pedraza 1991; Reyes *et al.* 1999; Romero *et al.* 2017). Los resultados del presente capítulo indican que el tamaño del cráneo fue mayor cuando el *stock* alcanzó su mínimo de abundancia y se redujo nuevamente de forma gradual a medida que el *stock* fue aumentando su abundancia. Este

tipo de diferencias se esperaría encontrar en modelos de crecimiento poblacional dependientes de la densidad (Etnier 2004). Se ha observado en varios trabajos que la disminución de las poblaciones de pinnípedos suelen dar como resultado respuestas dependientes de la densidad que conducen a una menor competencia intra-específica (Scheffer 1955; Bowen *et al.* 1981; Fowler 1990; Trites & Bigg 1992; Etnier 2004). Estas respuestas se pueden observar en diferentes parámetros, como cambios en la mortalidad, edad media de madurez sexual, tamaño corporal y fertilidad, entre otros.

En especímenes del período Post-explotación, encontramos una disminución del tamaño del cráneo con el aumento de la abundancia poblacional en ambos sexos. Este patrón fue más claro en las hembras que en los machos. Esto puede explicarse por las limitaciones en la alimentación que presentan las hembras adultas dado que se alimentan principalmente de especies costeras, mientras que los machos se alimentan principalmente de especies demersal-pelágicas (Ver mayor detalle en el capítulo 4). Además, las hembras adultas alternan su tiempo, entre búsqueda de alimento en el mar y el cuidado de sus crías en tierra (Hamilton 1934, 1939; Campagna 1985; Dhondt 1988). Por el contrario, los machos adultos ayunan durante 40 días aproximadamente durante la temporada reproductiva y el resto del año están libres de restricciones para ir a alimentarse al mar. Las diferencias en la dieta entre sexos se asocian con diferentes usos del hábitat, lo que sugiere comportamientos alimenticios diferenciales (Koen Alonso *et al.* 2000). Por lo tanto, es probable que el aumento de la abundancia poblacional genere un aumento en el consumo de presas cercanas a las colonias y aumente la competencia intra-específica (Ashmole 1963; Drago *et al.* 2010a, 2011)

Las presiones de selección sexual pueden favorecer el desarrollo de caracteres que aumenten la capacidad física de los machos y acentúen las diferencias entre sexos (Young 1959). De acuerdo con esto, el análisis de *wireframe* mostró que para los machos, los *landmarks* con mayor desplazamiento son los involucrados en las estructuras relacionadas con la mordida y el movimiento del cuello (Fig. 1.7c). El proceso mastoideo y el proceso nucal fueron más anchos y más robustos en los machos que en las hembras. Estas estructuras están asociadas con la musculatura del cuello. A su vez, el paladar es más ancho en los machos que en las hembras, reflejándose en una mayor amplitud rostral. Además, la fosa glenoidea (el lugar donde descansa la mandíbula) fue más larga y ancha en los machos (Fig. 1.7 b y c). La mandíbula es de gran importancia en la lucha durante la competencia sexual (Brunner *et al.* 2004; Cullen *et al.* 2014; Tarnawski 2015). La selección sexual en esta especie favorecerá a los individuos grandes y más competitivos que monopolizan la reproducción (Bartholomew 1970). Además, como los machos no brindan cuidado parental, asignan más energía para el crecimiento y desarrollo de los caracteres sexuales secundarios involucrados en las peleas (i. e. genitales externos, tamaño corporal, tamaño del canino, presencia de melena, etc.). Como consecuencia, los machos presentan un mayor tamaño corporal y un mayor desarrollo de los caninos que las hembras (Plavcan 2001).

Se han encontrado cambios en el crecimiento del cráneo de *O. flavescens* relacionados con cambios en la abundancia poblacional en especímenes de 1998 a 2002 (Drago *et al.* 2010b). Si bien los autores realizaron un extenso estudio, emplearon técnicas de morfometría tradicional que presentan limitaciones para separar los componentes de forma y de tamaño (Rohlf & Marcus 1993). Encontraron diferencias en algunas medidas lineales: ancho y alto (pero no largo) en los cráneos de machos, y largo y ancho (pero no alto) en los cráneos de hembras a lo largo de los años (Drago *et al.* 2010b). Dadas las limitaciones de la metodología, los autores no pudieron detectar si las diferencias halladas en el cráneo fueron causados por diferencias en su forma o diferencias en tamaño. Además, encontraron que en ambos sexos el volumen del cráneo (medido como Factor I del PCA) se mantuvo similar entre los períodos 1960-1980 y 1981-1997, y fue menor en el período de 1998 a 2002 (Drago *et al.* 2010b). En el presente capítulo comparamos períodos de tiempo (Explotación y Post-explotación) y décadas de nacimiento utilizando técnicas de morfometría geométrica, y evidenciamos que las diferencias encontradas en el cráneo se debían únicamente a diferencias de tamaño y no a diferencias de forma. Estos resultados se pudieron obtener ya que, esta técnica permite separar los componentes de forma y tamaño (Rohlf & Marcus 1993). Los individuos del período de Explotación (es decir, cuando la abundancia de la población fue mayor) fueron significativamente más pequeños que los individuos del período de Post-explotación. Luego, dentro del período de Post-explotación, también fue posible observar diferencias en el tamaño del cráneo. Después de que finalizó la explotación (cuando la abundancia era baja y, en consecuencia, la disponibilidad de recursos era alta), el tamaño del cráneo fue mayor y cuando el *stock* comenzó a recuperarse y aumentar su abundancia, el cráneo mostró una reducción en el tamaño.

Dado estas evidencias se podría pensar que existió un cuello de botella genético como producto de la explotación comercial. Si se hubieran cazado en su mayoría individuos grandes y como consecuencia sobrevivieran los individuos más chicos, podría ocurrir un cuello de botella genético que resultara que en las siguientes generaciones la descendencia sea morfológicamente más pequeña. Sin embargo esto no ocurrió, ya que en los registros históricos de la explotación comercial muestran que se mataron individuos de todas las clases de edad, tamaños y de ambos sexos. Adicionalmente, existen antecedentes en los que demostraron que la reducción del tamaño de la población provocada por la caza comercial no dejó una huella detectable de cuello de botella a nivel genético en el *stock* de *Otaria flavescens* de Patagonia (Feijoo *et al.* 2011)

En el *stock* del lobo marino común del centro y norte de Patagonia, existen respuestas denso-dependientes en el tamaño del cráneo. Teniendo en cuenta que la abundancia poblacional actual representa el 40% de los valores previos a la explotación (Romero *et al.* 2017), las diferencias en el tamaño del cráneo observadas en esta especie *K* estratega, podrían ser un indicio de que el *stock* está cerca de su capacidad de carga. En el posible caso de que la población aún estuviera por debajo de la capacidad de carga, el

tamaño del cráneo debería continuar siendo máximo, como lo fue en el período en que la población era mínima (1960-1980). Se encontraron resultados similares en el lobo fino del Norte (*Callorhinus ursinus*), donde el tamaño corporal disminuyó en relación con el aumento de la población y sugirieron que la población se estabilizó en una nueva capacidad de carga (Etnier 2004).

Los estudios de monitoreo a largo plazo en poblaciones silvestres que han atravesado grandes matanzas son muy importantes. Ya que existen cambios que se pueden manifestar en un tiempo relativamente corto, como la denso-dependencia, pero para poder visualizarlo es necesario contar con la información previa recolectada durante varios años consecutivos. Los resultados aquí obtenidos mostraron que utilizando técnicas de morfometría geométrica es posible relacionar el tamaño del cráneo con los niveles poblacionales. Adicionalmente, esta técnica evidenció ser una excelente herramienta para poder observar cambios en material craneal de esta especie. Además, estos resultados permiten evaluar las consecuencias que genera la explotación desmedida de los recursos. El conocimiento de una población es una herramienta fundamental no sólo para la ecología de la especie, sino también para la gestión de la explotación de los recursos de nuestro país.

## Capítulo 2

Cambios en el tamaño de los dientes de *Otaria flavescens*:  
¿un indicador de efectos denso-dependientes?

## Introducción

La determinación de la edad de los individuos es uno de los parámetros más importantes para estudiar la dinámica poblacional de los mamíferos (Scheffer & Myrick 1980; McLaren & Smith 1985). En el pasado, existieron varios métodos que se utilizaban para estimar la edad aproximada de los individuos, como la longitud corporal, el peso del cristalino, las suturas craneales, el desgaste de los dientes y el conteo de cuerpos blancos de ovulación (McLaren & Smith 1985). Sin embargo, ninguna de estas técnicas brindaba información exacta de la edad del individuo (Scheffer & Myrick 1980). Desde la década de 1950, los dientes de los pinnípedos se utilizan para estimar las edades de los individuos a partir del conteo de grupos de capas de crecimiento (*GLG*) que se observan en la dentina y/o en el cemento (Scheffer 1950). Esta técnica es la más utilizada en mamíferos marinos ya que brinda información exacta de la edad cronológica del individuo (Laws 1952, 1953; Scheffer 1955; Crespo 1988).

En poblaciones silvestres, los animales viven en ambientes fluctuantes. Estas fluctuaciones pueden reflejarse en los organismos a través de cambios en sus tasas metabólicas y de crecimiento. Los tejidos duros como los huesos y los dientes registran los cambios producidos en los individuos. En pinnípedos, se asume generalmente que un *GLG* (terminología de Perrin & Myrick (1980)) corresponde a la cantidad de tejido acumulado durante un año de vida. En secciones delgadas observadas con luz transmitida, un *GLG* está integrado por una banda fina y clara, y otra banda ancha y opaca (valle y cresta respectivamente en secciones de hemidientes atacadas con ácido) (Laws 1952, 1953, 1962; Scheffer 1955; Crespo 1988; Crespo *et al.* 1994b). Las bandas opacas corresponden al período de alimentación y las bandas claras se corresponden con la temporada de ayuno, usualmente asociada a la temporada reproductiva (Crespo 1988). El depósito de un *GLG* puede estar alterado por eventos ocurridos en el ciclo de vida del individuo; tales como la preñez, lactancia, destete, ayuno, muda y madurez sexual (Bengtson 1988; Mansfield 1991; Boyd & Roberts 1993), o también pueden modificarse por condiciones climáticas extremas (Dellabianca *et al.* 2012; Wittmann *et al.* 2016; Heredia *et al.* 2021).

Los dientes de los mamíferos en general, y los pinnípedos en particular, presentan un crecimiento continuo a lo largo de su vida, por lo tanto, la historia de vida de los animales se puede reflejar en el patrón de crecimiento de los dientes, y en los cambios en la composición química de cada capa de crecimiento (Boyd & Roberts 1993; Newsome *et al.* 2006, 2007). La dentina de los pinnípedos, como la de otros mamíferos, está compuesta por un 35% de componentes orgánicos y un 65% de componentes inorgánicos. La materia inorgánica está compuesta por hidroxiapatita y pequeñas cantidades de zinc, estroncio, flúor, magnesio, manganeso, plomo, hierro y estaño. La materia orgánica está compuesta por fibras de colágeno y por mucopolisacáridos. La dentina se forma por la actividad de células llamadas odontoblastos, que están localizadas en la pared de la cavidad pulpar, estas células presentan prolongaciones citoplasmáticas llamadas túbulos dentinarios, que conectan la cavidad pulpar con la periferia del diente. Particularmente, la

dentina presenta una alta sensibilidad a los cambios de dieta, y el proceso de mineralización de los *GLGs* depende del aporte de vitaminas y minerales ingeridos con los alimentos (Laws 1962; Selvig & Zander 1962; Klevezal *et al.* 1996). En consecuencia, los mecanismos fisiológicos de mineralización pueden verse afectados por un déficit nutricional que puede conducir a un depósito escaso de alguno de los minerales que forman el *GLG* (Boyd & Roberts 1993; Klevezal *et al.* 1996; Hanson *et al.* 2009; Knox *et al.* 2014; Wittmann *et al.* 2016). Debido a que los *GLGs* se van depositando desde la cavidad pulpar, es importante tener en cuenta, que existe una disminución progresiva en el ancho del *GLG* con la edad del animal, que debe tenerse en cuenta antes de relacionar esta información con la disponibilidad de alimento o el crecimiento (Boyd & Roberts 1993).

Existen varios factores que pueden afectar el crecimiento general de los individuos, así como también el crecimiento de los dientes, tales como disponibilidad de alimento, competencia intra e interespecífica, condiciones climáticas, cambios en el ecosistema, enfermedades, etc. (Klevezal *et al.* 1996). Al mismo tiempo, los cambios en la abundancia poblacional de una especie, posiblemente ocasionen cambios en la dinámica competitiva intra e interespecífica (Croxall 1992; Constable 2006), generando posibles modificaciones en el crecimiento corporal. Por lo tanto, los cambios en el crecimiento de un individuo pueden reflejar cambios ocurridos en la densidad poblacional o cambios ocurridos en el ecosistema marino (Trites & Bigg 1992). En varias especies de pinnípedos se encontraron cambios en las tasas vitales como la mortalidad, la supervivencia y el crecimiento, relacionados con procesos denso-dependientes (Scheffer 1950; Etnier 2004; Hanson *et al.* 2009; Drago *et al.* 2010a; Hall *et al.* 2019). Estos tipos de cambios proporcionan gran información acerca de las condiciones experimentadas por los individuos de una población (Scheffer 1955; Fowler 1990; Etnier 2004). Particularmente, una de las estructuras utilizadas en varios trabajos científicos para determinar la tasa de crecimiento relativa de los individuos son las capas de crecimiento de la dentina y/o el cemento de los dientes, ya que el ancho de cada *GLG* puede estar relacionado con las variaciones en el crecimiento del animal, sirviendo como una medida que puede correlacionarse con la disponibilidad de alimento (Boyd & Roberts 1993, Hanson *et al.* 2009). Por otro lado, es importante mencionar, que en el *stock* del período Post-explotación de *Otaria flavescens* de Patagonia Argentina, se encontraron cambios en los anchos de *GLGs* de las hembras relacionados con la anomalía climática SAM (“Modo Anular del Sur”). Sin embargo, los autores no encontraron una relación entre las anomalías climáticas y los cambios en los anchos de *GLGs* de los machos de la misma especie (Heredia *et al.* 2021).

Dado que la especie sufrió una disminución abrupta de su abundancia poblacional por explotación, y posteriormente se ha ido recuperando en las últimas décadas (ver Capítulo 1 para más detalles, (Crespo & Pedraza 1991; Reyes *et al.* 1999; Romero *et al.* 2017), estos cambios en la abundancia a lo largo del tiempo generan un escenario propicio para poder evaluar posibles cambios relacionados con fenómenos denso-dependientes. Bajo este contexto, en el presente capítulo abordamos el análisis detallado de las capas de crecimiento de los dientes de *O. flavescens* como herramienta para visualizar posibles cambios a nivel poblacional vinculados a procesos denso-dependientes. Es importante

destacar que la recolección de los dientes a través del tiempo y en cantidades suficientes, nos permite realizar este tipo de estudio y discutir sus implicancias. Por lo tanto, el objetivo general de este capítulo es el siguiente:

#### Objetivo general

Analizar la existencia de cambios en los caninos superiores de machos de *Otaria flavescens*, relacionados a los cambios de abundancia poblacional registrados en los últimos 100 años.

#### Objetivos específicos

- 1) Analizar la existencia de posibles cambios ocurridos en las medidas externas de los caninos superiores de los períodos de tiempo analizados (Explotación y Post-explotación).
- 2) Analizar si el tamaño del diente se correlaciona con el tamaño corporal de los individuos.
- 3) Analizar la variación en el ancho de los *GLGs* de los períodos de tiempo.

## Metodología

### Muestra

Se analizaron 85 dientes de machos de *Otaria flavescens* de Patagonia Argentina, pertenecientes a la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos del Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR) (CCT-CONICET-CENPAT), de los cuales 9 dientes fueron eliminados de la muestra por presentar inconvenientes en la determinación de la edad y la medición de las capas de crecimiento, quedando 76 dientes como muestra a analizar (Fig. 2.1, Tabla A2). Los mismos fueron clasificados en dos períodos de tiempo (Explotación y Post-explotación). Los individuos del período Explotación ( $n = 26$ ) corresponden a la época de la explotación (1917-1953), colectados del osario de Punta Norte (Península Valdés, Chubut), y los individuos Post-explotación ( $n = 50$ ) fueron colectados muertos en la costa o capturados incidentalmente por pesquerías en el área de estudio entre 1980 y 2018 (Fig. 1.1). Se seleccionaron únicamente los individuos sub-adultos y adultos (i. e. mayores a 4 años están maduros sexualmente, Grandi *et al.* 2010) para evitar posibles diferencias relacionadas a la ontogenia. Por otro lado, los individuos Post-explotación no pudieron ser separados en décadas de nacimiento como en el Capítulo 1, porque el tamaño muestral de los caninos era considerablemente menor que el tamaño muestral de los cráneos. No se incluyeron las hembras en el análisis de medición de GLGs, ya que se recolectaron únicamente 2 cráneos del osario y los dientes estaban muy deteriorados. Varios dientes, tenían los extremos rotos, motivo por el cual, en el presente capítulo se trabajó únicamente con caninos superiores de machos.

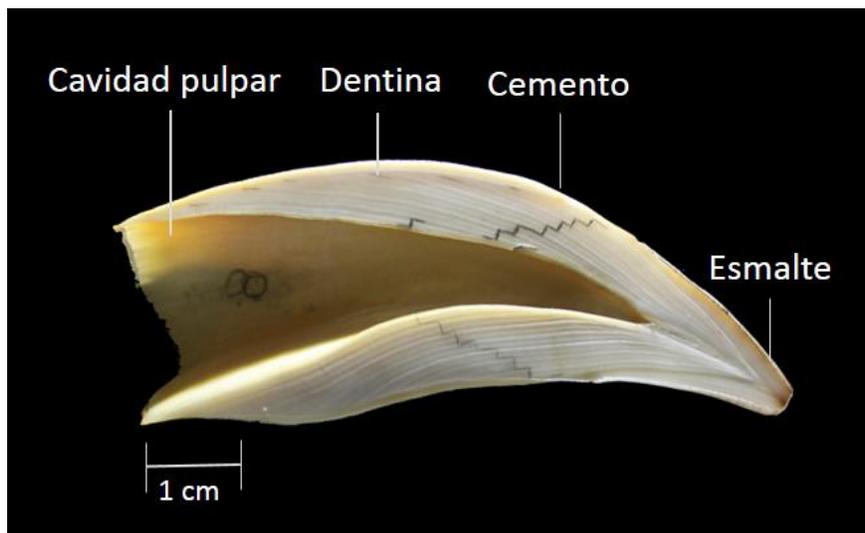


Figura 2.1: Corte longitudinal del diente canino superior de un macho de *Otaria flavescens* en donde se pueden visualizar las partes del diente y las capas de crecimiento de la dentina (GLGs) marcadas en forma escalonada con grafito sobre la cara interna del hemidiente.

### Preparación de dientes

Luego de realizar la extracción del canino superior de cada cráneo, se procedió de la siguiente manera:

- 1) Se cortó el diente por el plano sagital con una sierra de mano.
- 2) Se pulió la cara interna de una de las dos mitades (la que mejor conservada estaba) con una lijadora de plato acondicionada con papel de lija.
- 3) El hemidiente (Fig. 2.1) pulido fue sometido luego a una descalcificación por inmersión en ácido nítrico o fórmico al 5%, en volúmenes equivalentes a 15 o 20 veces el volumen de diente (Bow & Purday 1966; Pierce 1980). El tiempo de permanencia fue entre 15 y 40 hs, dependiendo del tamaño del diente. La superficie fue atacada por el ácido formando valles y crestas.
- 4) Posteriormente se lavó la pieza con agua corriente durante 24 hs y se deshidrató a temperatura ambiente.
- 5) Se pasó un algodón con acetona sobre la superficie pulida con el fin de deshidratarla y obtener un mayor contraste entre los valles y las crestas de la dentina (Fig. 2.1).
- 6) Cada hemidiente fue examinado bajo microscopio estereoscópico y se identificaron y marcaron con un lápiz de punta bien fina cada capa de crecimiento, obteniendo la edad de cada individuo. Los hemidientes fueron examinados por dos observadores diferentes y la edad definitiva fue definida por consenso entre los dos observadores.
- 7) Posteriormente, cada hemidiente se colocó sobre una cama de plastilina y se fotografió con una cámara Cannon Rebel montada en un estativo con un objetivo de 18–55 mm.

### Toma de datos

De cada pieza dentaria se midió el largo (LD) y el diámetro (DD) mediante un calibre digital (Mitutoyo apreciación mínima 0,01 mm), antes de realizar el corte longitudinal del diente. A su vez, se registraron las medidas del largo corporal (Largo estándar, LS) de los individuos del período de Post-explotación mediante una cinta métrica (apreciación mínima 1 mm). Posteriormente, se cortaron longitudinalmente los caninos superiores y se realizó el proceso de descalcificación detallado anteriormente. De las fotografías tomadas, se midió el ancho de cada capa de crecimiento de la dentina depositada en cada año calendario, mediante el software Leica Application Suite V3.4.0. Este software permite a los observadores colocar líneas sobre cada *GLG* y medir el ancho de cada capa de forma precisa teniendo en cuenta la escala. Las medidas se realizaron sobre la superficie pulida del lado más cóncavo del hemidiente (Fig. 2.2), desde la línea neonatal (línea que se forma al momento del nacimiento) hasta la cavidad pulpar en forma escalonada (Fig. 2.1 y 2.2). Como el ancho de cada *GLG* varía a lo largo del diente, las medidas se realizaron en la zona media del diente que es la zona más estable. Las

mediciones de la capa 1, perteneciente a la dentina prenatal fueron excluidas de la muestra ya que presentaban mucha variabilidad.



Figura 2.2: Hemidiente de un macho de *Otaria flavescens* en donde se pueden visualizar las mediciones de cada GLG realizado mediante el software Leica.

#### Análisis de los datos

Para estudiar si existen diferencias en el largo y en el diámetro del diente entre períodos de tiempo, se realizaron dos análisis de *t-Student*.

Por otro lado, para estudiar la relación entre el largo del diente (LD) y el tamaño del individuo (LS) se realizó una correlación lineal y una regresión lineal, con el objetivo de analizar si el tamaño del diente es un buen indicador del tamaño corporal. Esto se realizó únicamente para los individuos Post-explotación ya que no contamos con el dato del largo corporal para los individuos del período de Explotación.

Para evaluar si existen diferencias en el ancho de las capas de crecimiento (AGLG) entre períodos de tiempo, se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos con una distribución de error normal. La variable respuesta fue el ancho de la capa de crecimiento o ancho del GLG (AGLG) y se modeló utilizando 3 variables predictoras: el período como una variable categórica (Explotación y Post-explotación), el n°GLG como una variable continua (que es número de cada capa de crecimiento) y el individuo que fue utilizado como una variable aleatoria. Se utilizó la función *gls* de la librería "MASS" (Venables & Ripley 2002) y la función *lme* implementados en el paquete '*nlme*' V. 3.1-127 (Pinheiro & Bates 2000) en el programa R (R Core Team 2017). El proceso de modelado se realizó siguiendo a Zuur *et al.* (2009) y fue el siguiente:

- 1) Se estableció la estructura de la componente fija
- 2) Se comparó el modelo con la inclusión de la componente aleatoria (individuos)
- 3) Se estableció la existencia o no de auto-correlación temporal
- 4) Se comparó al modelo mixto con la inclusión de dos estructuras de covarianzas auto-correlativas

Se generaron 5 modelos:

El primer modelo se generó poniendo las dos variables exploratorias de forma aditiva, en este modelo las variables no tienen ninguna interacción entre ellas.

- *Modelo 1* <- ancho de GLG ~ N°GLG + período

En el segundo modelo, se relacionaron las variables explicativas de forma multiplicativa y a diferencia del modelo uno, las variables presentan interacción entre ellas.

- *Modelo 2* <- ancho de GLG ~ N°GLG \* período

Para generar el modelo 3, se incorporó al individuo como una componente aleatoria.

- *Modelo 3* <- lme (ancho de GLG ~ N°GLG + período, random = ~ 1 | id)

A su vez, se evaluó la existencia de auto-correlación temporal entre las observaciones realizadas dentro de cada individuo. Por lo tanto, al modelo 3 se le agregó una estructura de auto-correlación temporal, donde además del efecto aleatorio se incluye una auto-correlación de los GLGs dentro de cada individuo, generando así el modelo 4 y se comparó con otro tipo de estructura de auto-correlación (modelo 5). Se probó la existencia de la auto-correlación temporal para analizar si lo que pasa en un GLG condiciona el siguiente GLG.

- *Modelo 4* <- lme (ancho de GLG ~ N°GLG + período, method = "REML", random = ~ 1|id, correlation = corAR1 (form = ~ 1| id/ n°GLG))
- *Modelo 5* <- lme (ancho de GLG ~ N°GLG + período, method="REML", random = ~1|id, na.action=na.omit, correlation = corCompSymm(form = ~ 1|id/ n°GLG))

Finalmente, se seleccionó el modelo que mejor describiera los datos en base al menor valor del Criterio de Información de Akaike corregido (AICc). Se consideró que los modelos que tuvieran un  $\Delta AICc \leq 2$  apoyaron de igual forma los datos (Burnham & Anderson 2004).

## Resultados

Los resultados indicaron que los dientes de los individuos del período de Explotación fueron más cortos ( $t = 3,48$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.3) y más delgados ( $t = 3,75$ ;  $p < 0,001$ ; Fig. 2.3) en comparación con los individuos del período de Post-explotación. A su vez, se encontró una correlación positiva entre el largo corporal y el largo del diente en individuos del período Post-explotación ( $R_{cor} = 0,77$ ;  $n = 50$ ) y una regresión lineal significativa ( $F = 62,90$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 50$ ), lo que sugiere que el crecimiento del diente es un buen indicador del crecimiento corporal (Fig. 2.4).

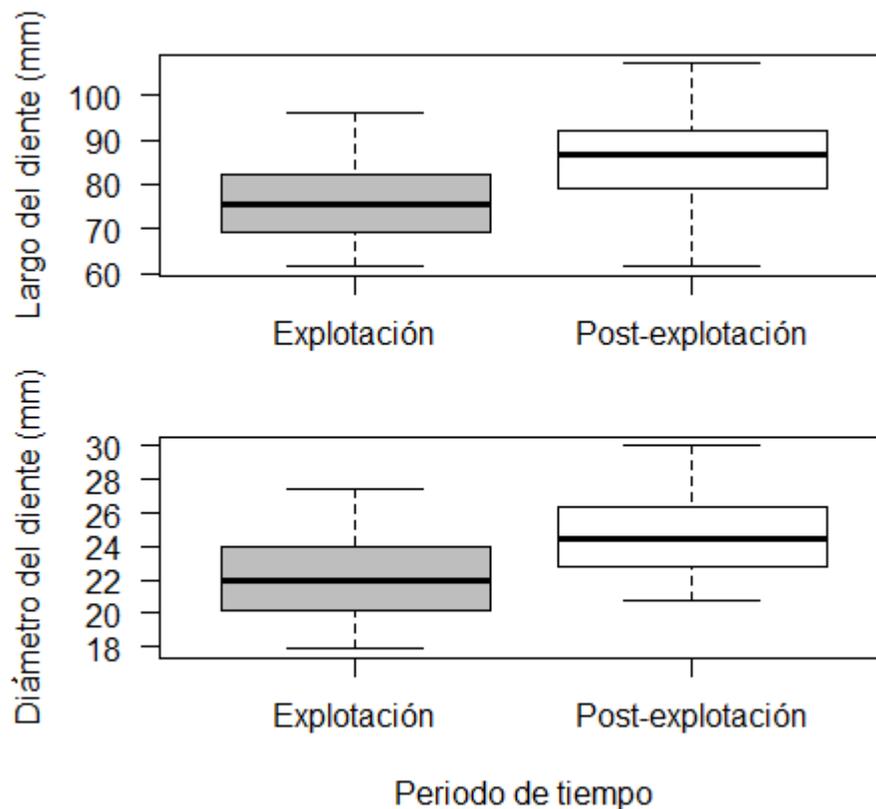


Figura 2.3: (Arriba) Boxplot del largo del diente en función de los períodos de tiempo. (Abajo) Boxplot del diámetro del diente en función de los períodos de tiempo.

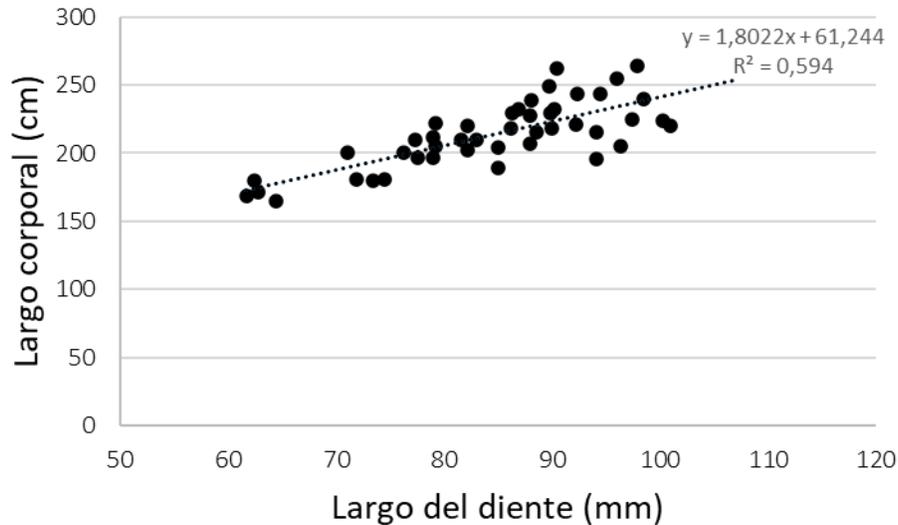


Figura 2.4: Gráfico de dispersión entre el largo corporal y el largo del diente en individuos del período Post-explotación, con su respectiva recta de correlación (línea punteada),  $R_{cor} = 0,77$ .

Las comparaciones entre los modelos estadísticos indicaron que el mejor modelo fue el Modelo 4, que presenta las variables predictoras: ancho de *GLG* (*AGLG*), período de tiempo (Explotación, Post-explotación) y al individuo como una componente aleatoria. Además, cuenta con una estructura de auto-correlación temporal entre las observaciones realizadas dentro de cada individuo de AR1, lo que significa que lo que ocurre en una capa de crecimiento condiciona a la siguiente. El modelo con la adición de la estructura auto-correlativa, tuvo una puntuación de *AIC* de -251,9 (Modelo 4) (Tabla 2.1 y 2.2). El Modelo 4 y el Modelo 5 presentan valores de *AIC* muy similares, con lo cual no existen diferencias significativas entre ambos modelos, pudiéndose usar uno u otro indistintamente. En este trabajo optamos por el Modelo 4 ya que es uno de los modelos más frecuentemente utilizados.

Tabla 2.1: Resumen de los modelos puestos a prueba. Se muestran los valores de *AIC* entre los modelos. (*AGLG*: ancho de *GLG*, *n°GLG*: número de cada capa, período: Explotación-Post-explotación).

<b>ID</b>	<b>Modelo</b>	<b>AIC</b>
M1	AGLG ~ N°GLG + período	-124,19
M2	AGLG ~ N°GLG * período	-118,03
M3	lme (AGLG ~ N°GLG * período, random = ~ 1   id)	-147,89
M4	lme (AGLG ~ N°GLG + período, method = "REML", random = ~1 id, correlation=corAR1(form =~ 1   id/ n°GLG ))	-251,9
M5	lme (AGLG ~ N°GLG * período, method="REML", random = ~1 id, na.action=na.omit, correlation=corCompSymm (form =~1 id/ n°GLG))	-251,04

Tabla 2.2: Estimación de los parámetros del modelo seleccionado (Modelo 4).

	<b>valor</b>	<b>Error estándar</b>	<b>gl</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>intercepto</b>	1,423	0,024	482	58,598	0,000
<b>N°GLG</b>	-0,041	0,003	482	-13,186	0,000
<b>Período</b>	-0,165	0,028	74	-5,904	0,000

Los resultados del modelo lineal generalizado mixto indican que los individuos del período de Explotación presentan anchos de *GLG* más pequeños en comparación con los individuos del período Post-explotación (Fig. 2.5). Todos los efectos son significativos, es decir que cada individuo crece de manera distinta. A su vez, la manera en la que crecieron fue diferente en ambos períodos (Explotación vs Post-explotación). En el gráfico se puede observar la componente fija del modelo (*AGLG*) con su respectivo intervalo de confianza (Fig. 2.5). Se observa la relación lineal que existe para la componente fija del modelo donde puede verse la diferencia tanto en la ordenada al origen (*AGLG*) como en la pendiente. Los individuos del período de Post-explotación presentan *GLGs* más anchos en los años de vida anteriores a la edad de madurez sexual social (8/9 años, ver Capítulo 3) en comparación con los *GLGs* del período de Explotación. Después de los 8 años de edad, se observó, que los intervalos de confianza de ambas rectas se solapan, demostrando que no existen diferencias en el ancho de las capas de crecimiento (Fig. 2.5). Finalmente, ambas rectas llegan al mismo punto en las últimas capas de crecimiento (Fig. 2.5). Por otro lado, se pudo observar que las pendientes de las rectas son diferentes, demostrando que la disminución en el ancho de las capas de crecimiento es más pronunciada en los individuos del período de Post-explotación en comparación con los de la época de la explotación (Fig. 2.5).

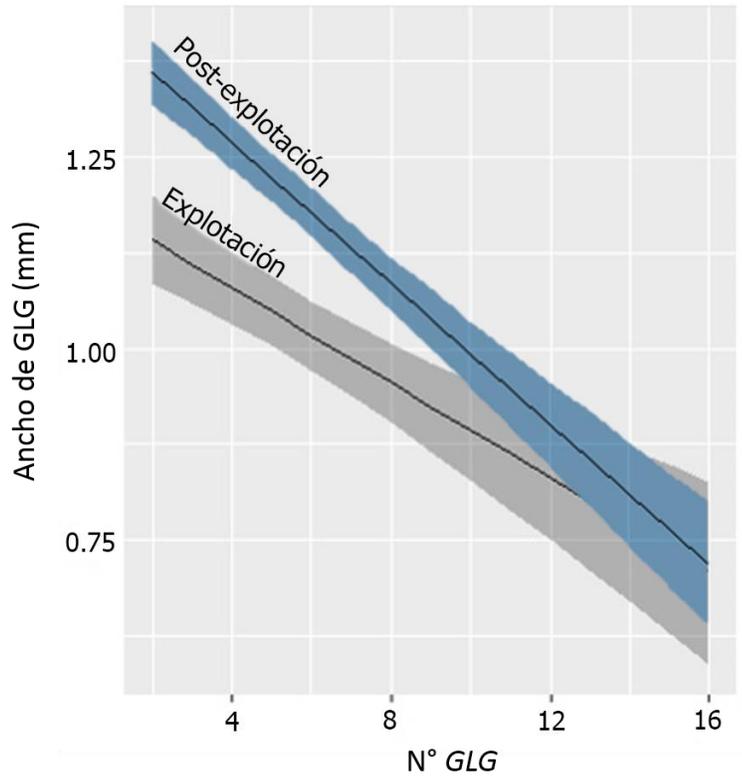


Figura 2.5: Representación de la relación entre la componente fija del modelo (*AGLG*) y el número de *GLG* (con su respectivo intervalo de confianza del 95%), para los dos períodos de tiempo. Azul: Post-explotación, Gris: Explotación.

## Discusión

En el presente capítulo se demostró que el depósito de dentina en los dientes de *O. flavescens* puede brindar información poderosa y relevante de la historia de vida de los individuos y de la población. El crecimiento de los dientes fue un buen indicador del crecimiento corporal de los individuos. Además, se encontró que los dientes del período Explotación, pertenecientes al osario, presentan menor tamaño que los dientes del período de Post-explotación, tanto en el largo total como en el diámetro máximo. Con lo cual, estos resultados indicarían que el crecimiento somático de los individuos cambió en el transcurso del tiempo. A su vez, los resultados indican que la dentina depositada en cada año calendario, fue menor en individuos del período de Explotación en comparación con los individuos de Post-explotación, al menos hasta los 9 años.

La estructura de los dientes ofrece una de las mejores formas para analizar la historia de vida de los individuos. Los caninos superiores de los machos de *O. flavescens*, son dientes grandes y robustos en los que se puede visualizar a simple vista, la mayoría de los GLGs en la dentina. En algunos casos, los dientes se relevaron por dos observadores, para evitar errores en la determinación de cada GLG. Los dientes que se cortaron sagitalmente de manera deficiente y/o los dientes en los que la lectura de cada GLG no fue consensuada entre ambos observadores, fueron eliminados de la muestra. Por otra parte, a algunos dientes pertenecientes al osario, no se les pudo medir el ancho de los primeros GLGs, ya que presentaban signos de degradación del esmalte y de las primeras capas de crecimiento, lo que produjo que esos datos no pudieran ser incorporados.

Los patrones de crecimiento de los pinnípedos reflejan tanto las características propias de la especie como las características ambientales (McLaren & Smith 1985). Las anomalías climáticas pueden tener gran repercusión en el crecimiento somático de los individuos ya que pueden repercutir en la disponibilidad de recursos en el ambiente (Sprogis *et al.* 2018; Heredia *et al.* 2021). Tal es el caso de las hembras de *O. flavescens* de Patagonia Argentina, en las que se encontró que el ancho de los GLGs estaba influenciado por la anomalía climática SAM (Heredia *et al.* 2021). Con respecto a los machos de *O. flavescens*, los autores no encontraron ninguna alteración en el crecimiento asociado a eventos climáticos como el ENSO (El niño-Oscilación del Sur) y el SAM (Modo Anular del Sur) (Heredia *et al.* 2021). Los cambios en la alimentación, al igual que los cambios en la disponibilidad de presas, muchas veces están asociados con la explotación y la pesquería industrial (Crespo *et al.* 1997; Dans *et al.* 2003). En el Mar Argentino, esta actividad aumentó considerablemente desde la década del 70 dirigida principalmente a la merluza (*Merluccius hubbsi*) y al langostino (*Pleoticus muelleri*) (Bertolotti *et al.* 2001), generando en los años 2000 la declinación de varios stocks debido a una sobre-explotación (Cordo 2004). La merluza y el langostino son una de las principales presas en la dieta del lobo marino común (ver capítulo 4), por este motivo, es que la industria pesquera es uno de los

actores más importantes que podrían interferir en la cantidad de presas *per cápita* que consumen los lobos, lo que posiblemente derive en un deficiente desarrollo de los individuos, este tema será profundizado en el Capítulo 4.

Particularmente, uno de los factores con mayor repercusión en el crecimiento de los individuos, son los cambios en la abundancia de la población. Estos cambios, en muchos casos, están vinculados con procesos denso-dependientes. La regulación denso-dependiente puede generar cambios fisiológicos o de comportamiento en los individuos de una población (Fowler 1990). Por lo tanto, es esperable que las diferencias encontradas entre el ancho de las capas y el tamaño de los dientes entre los dos períodos de tiempo analizados estén relacionados a cambios en la abundancia poblacional del lobo marino común, producto de la explotación comercial. En el período previo a la explotación la población del norte y centro de Patagonia se estimó en ~440.000 individuos, un 60% más de la abundancia poblacional actual (Romero *et al.* 2017). Con lo cual, en el período de Explotación, posiblemente existió una mayor competencia intra-específica por los recursos alimenticios debido a la gran abundancia y densidad en las colonias del área de estudio. Al existir una mayor competencia por los recursos alimenticios, es probable que los animales dediquen más tiempo en la búsqueda de alimento y consuman una menor cantidad de presas *per cápita* y/o consuman presas de menor calidad nutricional, reflejándose en un menor crecimiento somático y modificándose los depósitos de dentina en las capas de crecimiento. Los cambios de dieta ocasionados por factores denso-dependientes pueden reflejarse en las condiciones físicas de los individuos y en su crecimiento somático (Trites & Bigg 1992). Los resultados obtenidos son consistentes con los encontrados por Boyd & Roberts (1993), quienes observaron una disminución en el ancho de los anillos de los dientes, relacionado con un aumento en la densidad poblacional de *Arctocephalus gazella* en las Islas Georgias del Sur. Por otro lado, Drago y colaboradores (2011) observaron que las crías de *O. flavescens* crecen más lento en colonias más abundantes que en las colonias más pequeñas, quizás debido a una menor disponibilidad de alimento *per cápita* para las hembras.

En pinnípedos, las habilidades de buceo se adquieren progresivamente a lo largo de su vida. La duración de las inmersiones, la profundidad de inmersión, la distancia a la costa y velocidad de nado, aumentan con la edad del individuo, lo que resulta en marcadas diferencias intra-específicas en los patrones de alimentación (Costa 1991; Horning & Trillmich 1997; Bekkby & Bjørge 2000; Chilvers *et al.* 2005, 2006). Con lo cual, es probable que las crías destetadas, los primeros años de vida se alimenten en zonas aledañas a la colonia y sus viajes de alimentación no sean muy largos. Por lo tanto, si en las zonas de alimentación cercanas a la colonia el alimento es un factor limitante, posiblemente exista un déficit nutricional que quede reflejado en el crecimiento de los dientes. Es importante destacar, que la composición de las capas de crecimiento de los dientes puede verse afectada por un déficit nutricional, lo que conducirá a un escaso depósito de minerales en los GLGs. Posiblemente por esta razón es que se observan

mayores diferencias en los anchos de *GLGs* en los años de vida antes de los 9 años (Fig. 2.5). Con respecto al primer año de vida, si la calidad nutricional de la madre lactante no es óptima, posiblemente se refleje en un menor crecimiento somático de las crías y en un menor ancho de *GLG* en el tiempo que transcurra la lactancia.

El lobo marino común presenta un marcado dimorfismo sexual (Crespo 1984; Riedman 1990) y en el área de estudio hay evidencia de diferencias en sus hábitos alimenticios (Koen Alonso *et al.* 2000; Jarma *et al.* 2019; Grandi *et al.* 2021). Las hembras forrajean en zonas aledañas a las colonias, donde se encuentran sus crías, y los machos realizan viajes de alimentación durante varios días, alejados de las colonias (Koen Alonso *et al.* 2000; Drago *et al.* 2009, 2011; Grandi *et al.* 2021). Por lo tanto, es probable que los cambios ocurridos en el ecosistema hayan afectado de manera diferente a machos y hembras en el transcurso del tiempo. En el presente trabajo no se pudieron incorporar los dientes de las hembras del osario, ya que no presentaban buenas condiciones de preservación. Los dientes del osario corresponden al período de Explotación (1917-1953), con lo cual, cuentan con una antigüedad entre 65 y 101 años. Es importante destacar, que los dientes de las hembras son más cortos y delgados en comparación con los machos, por este motivo, su degradación es mayor.

Específicamente en este estudio, el análisis abarcó más de 100 años de la historia de vida del *stock* del norte y centro de Patagonia. Con lo cual, evidenciamos que las estructuras duras, como lo dientes, son una excelente herramienta para poner a prueba los efectos de la denso-dependencia. Los tejidos duros presentan la característica de degradarse de forma muy lenta, con lo cual, son excelentes objetos de estudio para poder visualizar cambios ocurridos en la vida de un individuo, independientemente de la fecha de muerte. Con el fin de seguir con este tipo de estudios, sería interesante aumentar el tamaño muestral de las hembras del osario, continuando con las campañas de recolección de material osteológico, a fines de realizar una comparación exhaustiva entre sexos y períodos de tiempo.

## Capítulo 3

Parámetros reproductivos de *Otaria flavescens* en distintos períodos de tiempo

## Introducción

Los estudios sobre biología reproductiva brindan información importante sobre la dinámica poblacional de la especie, desde el punto de vista de la ecología poblacional, la fisiología y el comportamiento. La estimación de parámetros poblacionales como la natalidad, la mortalidad, la fecundidad, la edad de madurez sexual, la longevidad, etc., son esenciales para poder evaluar poblaciones de mamíferos marinos en el tiempo. Algunos parámetros vitales como la edad media de madurez sexual (*EMS*) y la fecundidad pueden verse modificados por cambios en la densidad poblacional de la especie. Los parámetros reproductivos se han estudiado durante mucho tiempo por tener una influencia reguladora en las poblaciones de animales que están cerca de su capacidad de carga (Fowler 1990; Scheffer 1955).

La *EMS* puede sufrir modificaciones en el transcurso del tiempo en poblaciones de mamíferos marinos (Gambell 1976; Bengtson & Siniff 1981; Sjare *et al.* 2000). En hembras, está definida como la edad media a la cual se produce la primera ovulación. En el caso de los machos, existen dos tipos de *EMS*: la edad en la cual maduran fisiológicamente (i. e. edad a la cual producen espermatozoides), y la *EMS* social (i. e. edad en la cual inician su actividad reproductiva en las colonias de cría y dejan descendencia) (Grandi *et al.* 2010). Este tipo de cambio posiblemente esté relacionado con cambios en la disponibilidad de alimento y eso repercute en las tasas de crecimiento de los individuos y en el desarrollo sexual de los mismos (Laws 1959). Por lo tanto, la *EMS* puede ser un buen indicador de los recursos disponibles en el ambiente en el transcurso del tiempo (Frie *et al.* 2003). Generalmente se asume que los mamíferos marinos alcanzan la *EMS* a una proporción fija del tamaño corporal final (Laws 1959). Este y otros parámetros reproductivos, han sido estudiados en varias especies de pinnípedos, una de ellas fue en la población del lobo fino del Norte (*Callorhinus ursinus*), en donde analizaron el efecto denso-dependiente sobre los parámetros vitales. Esta población, sufrió explotación comercial a gran escala durante el siglo XX, con el fin de comercializar su materia prima (Fowler 1990). La tasa de preñez, el crecimiento somático y la supervivencia se vieron modificados a medida que cambiaba el tamaño poblacional de la especie (Scheffer 1955; Nagasaki 1961). Particularmente, la *EMS* es uno de los parámetros que ha sido utilizado para comparar el estado de diferentes poblaciones de mamíferos marinos, bajo el supuesto de que poblaciones más densas presentan una *EMS* mayor (Nagasaki 1961; Fowler 1990; Riedman 1990; Trites & York 1993; Lunn *et al.* 1994).

También se registraron cambios en la *EMS* asociados a cambios en la abundancia poblacional, producto de una intensa explotación comercial, en otras especies (Bowen *et al.* 1981). Tal es el caso de la foca arpa del Atlántico noroccidental (*Pagophilus groenlandicus*), cuya densidad poblacional disminuyó en más de un 50% desde 1952 hasta 1979. Durante este período se observó que la *EMS* de las hembras se vio modificada de 6,2 años en 1952 a 4,5 años en 1979, cuando la abundancia poblacional disminuyó considerablemente (Bowen *et al.* 1981). Otra especie en la que se encontraron

modificaciones en la EMS y en la fecundidad fue en las hembras de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) de las Islas Marion. En esta especie, Pistorius y colaboradores (2001), 2008) y McMahon y colaboradores (2009) encontraron que la fecundidad aumentó y la EMS de las hembras disminuyó cuando su abundancia poblacional decayó, posiblemente como una respuesta compensatoria en la declinación poblacional.

Como se mencionó en los Capítulos anteriores, el lobo marino común sufrió explotación comercial a gran escala y su abundancia poblacional disminuyó en más de un 90% en un período de tiempo relativamente corto (60 años) (ver la Introducción general para mayor detalle).

El comportamiento reproductivo de la especie ha sido estudiado en diversos trabajos (Campagna 1985; Campagna & Le Boeuf 1988; Campagna *et al.* 1988, 1992; Grandi *et al.* 2010). Los individuos se reproducen en el verano austral, entre mediados de diciembre y principios de febrero que es cuando se producen las pariciones, con un pico de partos durante la tercer semana de enero (Campagna 1985; Campagna *et al.* 1988). Los machos llegan a las colonias reproductivas y permanecen en el área de cría el mayor tiempo posible hasta que finaliza la temporada reproductiva, atravesando prologados ayunos que varían entre 15 y 60 días (Campagna 1985; Cappozzo 2000). Durante esos períodos de ayuno los machos subsisten asimilando la grasa acumulada, asumiendo que cuanto más tiempo permanezca un macho en el área de cría, mayor será su éxito reproductivo (Cappozzo 2000). Esta especie presenta un marcado dimorfismo sexual y un tipo de reproducción poligínica, donde un macho se aparea con varias hembras. En las áreas de cría existe una gran competencia por las hembras y/o el territorio, produciéndose enfrentamientos entre machos. El éxito en la competencia, dependerá de la fuerza, la resistencia y las habilidades que presenten los machos para defender las hembras y/o el territorio de cría (Vaz Ferreira 1982; Campagna 1985; Campagna & Le Boeuf 1988). En la zona externa del área de cría, se encuentran algunos machos subadultos y adultos solitarios, que desarrollaron estrategias alternativas de reproducción: redadas grupales, de entre 4 y 40 machos, durante las cuales se produce disturbio en los harenes, generando raptos de hembras y cachorros y produciéndose peleas entre machos (Campagna & Le Boeuf 1988; Cappozzo 2000).

Las hembras presentan una preñez de 12 meses (9 meses de gestación y un retraso en la implantación del óvulo fecundado, que puede durar de 3-5 meses) y 6 días después de parir se vuelven a aparear, llegando a tener una cría por año a partir de los 4/5 años de edad (Crespo *et al.* 2007; Grandi *et al.* 2010, 2016a). Una vez realizado el parto, las hembras intentan volver al mar para alimentarse, sin embargo, los machos las retienen para poder copular nuevamente. Luego, las hembras alternan entre viajes de alimentación y períodos de lactancia en la costa. Los viajes de alimentación duran 2,8 días en el mar, seguidos por 2 días de lactancia y cuidado de las crías en tierra (Campagna & Le Boeuf

1988). La lactancia presenta una duración de entre 10 y 12 meses (Hamilton 1934, 1939; Dhondt 1988).

La longevidad de la especie se estimó en 22 años para las hembras y 19 años para los machos y se encontró que las hembras presentan mayor supervivencia en las clases de edad juveniles y adultas en comparación con los machos (Grandi *et al.* 2016b). Particularmente, en los machos se registraron picos de mortalidad entre los 11 y 15 años, que podría asociarse con el esfuerzo reproductivo (Crespo 1988), ya que la selección sexual favorece rasgos morfológicos y comportamentales que le otorgan ventajas reproductivas al individuo (Selander 1965). Sin embargo, esta inversión en dichas características podría generar un aumento en la mortalidad ocasionada por un incremento en la inversión energética en las tasas de crecimiento y en la actividad metabólica, lo que podría generar mayor estrés nutricional y mayor susceptibilidad a enfermedades; por otro lado, las peleas entre ellos también aumentan el riesgo de muerte (Clinton & Le Boeuf 1993). También se registraron picos de mortalidad asociados al desarrollo sexual, en los machos entre los 7 y 8 años y en las hembras entre los 4 y 5 años.

La especie presenta pocos estudios que analizan los parámetros reproductivos en función del tiempo, ya que para esto, es necesario contar con una gran base de datos en el transcurso del tiempo. Consideramos que es esencial analizar los posibles cambios dependientes de la densidad que podrían ocurrir en los parámetros reproductivos de poblaciones explotadas, con el fin de optimizar el manejo de las poblaciones de vida silvestre. Bajo este contexto el objetivo general de este capítulo fue:

#### Objetivo general

Evaluar posibles cambios en los parámetros vitales (como la edad media de madurez sexual y la fecundidad) del lobo marino común como respuesta denso-dependiente a los cambios de abundancia poblacional a lo largo del tiempo.

#### Objetivos específicos

- 1) Estimar la edad media de madurez sexual para hembras y machos del lobo marino común en distintos períodos de tiempo.
- 2) Estimar la fecundidad de la especie en distintos períodos de tiempo.

## Metodología

### Muestra y procesamiento

Se analizaron 150 individuos de lobo marino común (62 machos y 88 hembras) colectados desde la década de 1980 hasta el año 2018 en el área de estudio (Fig. 1.2, Tabla A3). Estos individuos corresponden a ejemplares muertos en la costa, recuperados por el personal del Laboratorio de Mamíferos Marinos (LAMAMA) en recorridas periódicas de la costa, otros provenientes de captura incidental en barcos pesqueros y algunos por el aviso de la Red de Fauna Costera de la Provincia de Chubut. Varios individuos fueron procesados anteriormente por personal del LAMAMA para otros estudios, y fueron incluidos para los análisis de este capítulo. Se clasificó a los individuos por sexo y por períodos de tiempo (Tabla 3.1):

Período 1: individuos que nacieron en las décadas del 1970, 1980 y 1990, cuando la abundancia poblacional del lobo marino común en el área de estudio era baja.

Período 2: individuos que nacieron en las décadas del 2000 y 2010, donde se observó que el *stock* comenzó a recuperarse y hubo mayor abundancia (ver Introducción general).

Tabla 3.1: Clasificación de la muestra analizada, separada por períodos de tiempo y sexo.

Períodos de tiempo	Machos	Hembras
Período 1	36	64
Período 2	26	24
Total	62	88

El procedimiento de recolección de muestras dependió de las condiciones de preservación del animal. Si se encontraban individuos frescos, se procedía a la disección del animal en el campo y en los casos en que fuera posible, se trasladaba el animal al laboratorio húmedo del CCT-CONICET-CENPAT para realizar la correspondiente necropsia. De cada ejemplar, se determinó el sexo, el largo estándar en centímetros (LS, según Committee on Marine Mammals (1967)) y la edad. Para la determinación de la edad se les extrajo uno de los caninos superiores y se procedió a su procesamiento para el conteo de las bandas de crecimiento en la dentina (ver Capítulo 2 para mayor detalle). También se realizaron análisis exhaustivos de los órganos reproductores: en el caso de los machos, se extrajeron los testículos y en las hembras se extrajeron los ovarios, el útero y las trompas de Falopio, adicionalmente se verificó la presencia de leche en las glándulas mamarias. Los órganos reproductores se fijaron en formol 10% o solución Bouin y se conservaron en alcohol 70% para su posterior procesamiento.

Análisis de gónadas

*Hembras*

Se midieron y pesaron los ovarios, y posteriormente se realizaron varios cortes paralelos de 2 mm de espesor (Fig. 3.1), de manera transversal al ligamento ovárico con el fin de inspeccionar las superficies internas del ovario e identificar la presencia de los diferentes cuerpos ováricos (Figs. 3.1 y 3.2).

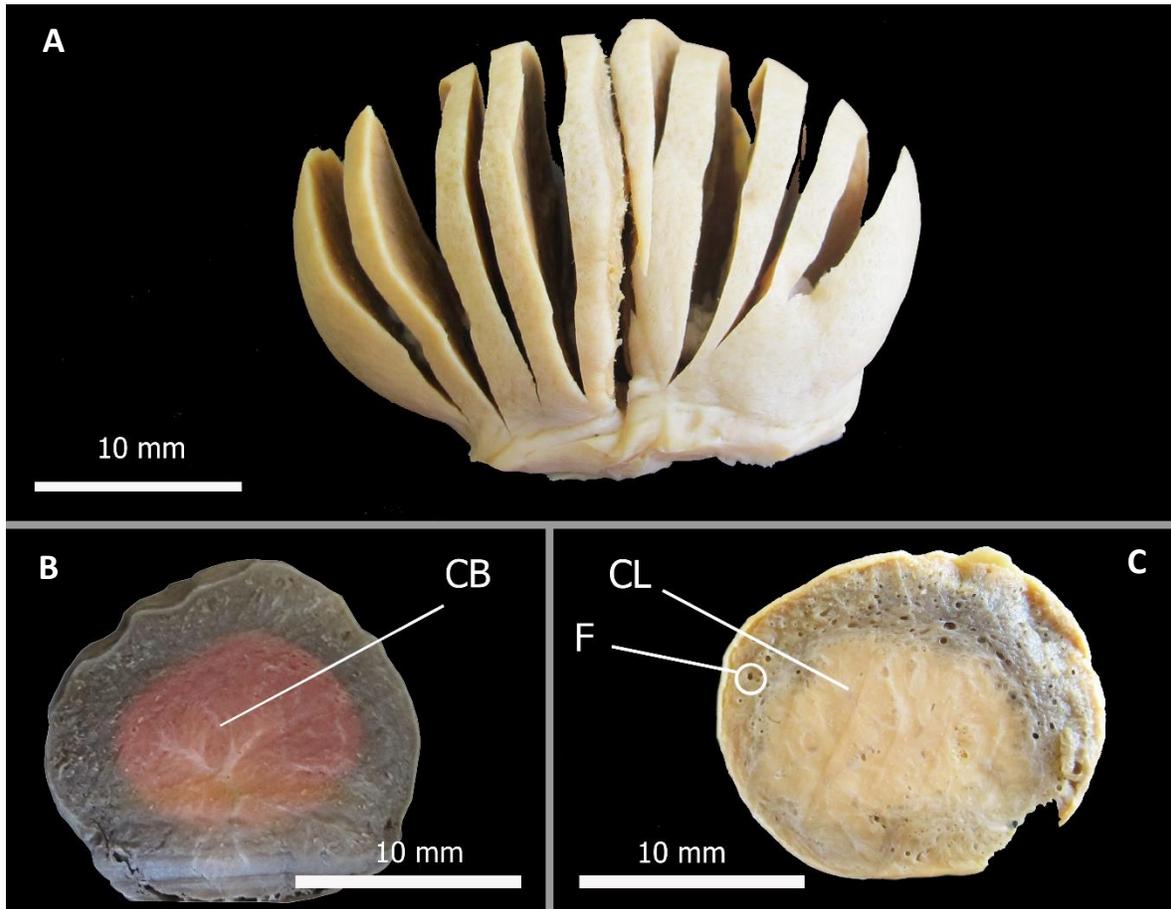


Figura 3.1: (A) Imagen de un ovario de *Otaria flavescens* fijado en formol 10%, mostrando los cortes paralelos cada 2 mm, (B) vista macroscópica de un cuerpo blanco (CB) y (C) vista macroscópica de un cuerpo lúteo (CL) y Folículo de ovulación (F).

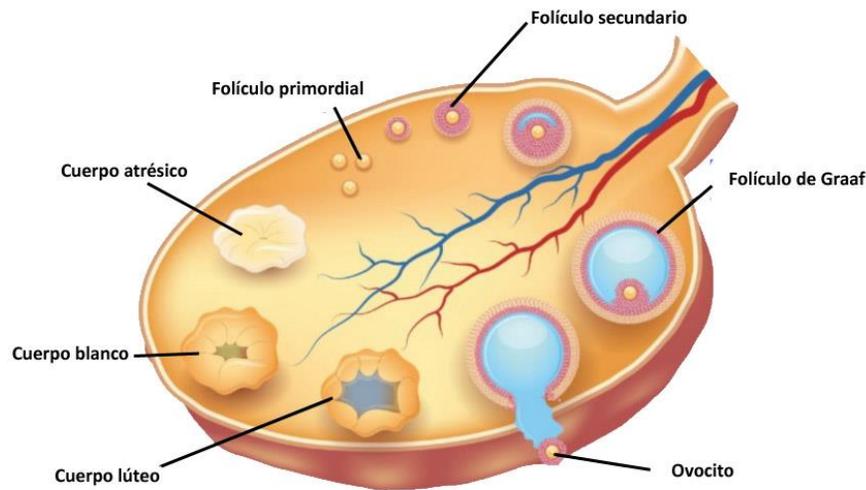


Figura 3.2: Esquema de desarrollo folicular en mamíferos, mostrando todos los cuerpos de ovulación posibles.

Tipos de cuerpos ováricos:

- a. Cuerpo lúteo (CL): formación pigmentada de aspecto esponjoso, muy vascularizada, con función endócrina, proveniente del reciente ciclo de ovulación o de una preñez en el ciclo anterior (Fig. 3.1).
- b. Cuerpo blanco (CB): cicatriz de tejido conectivo resultante de la regresión de un cuerpo lúteo (Fig. 3.1).
- c. Cuerpo atrésico (CA): cicatriz resultante de la degeneración de un folículo de ovulación, cuando éste no llega a salir del ovario.
- d. Folículos de ovulación o folículos de Graaf (F): los folículos se desarrollan en la corteza del ovario, creciendo hasta convertirse en un folículo de Graaf, el cual está preparado para romperse y liberar el ovocito al exterior del ovario. (Fig. 3.1 y Fig. 3.2).

En los casos en los que no se identificaba a simple vista la diferencia entre los cuerpos (especialmente entre CL y CB), se procedió a realizar preparados histológicos utilizando tinciones de Hematoxilina-Eosina. También, se midieron los diámetros de los cuernos uterinos y se examinaron las trompas de Falopio en busca de embriones o fetos (Figs. 3.3) o signos de embarazo (i. e. ligamentos de la placenta o cicatrices oscuras).

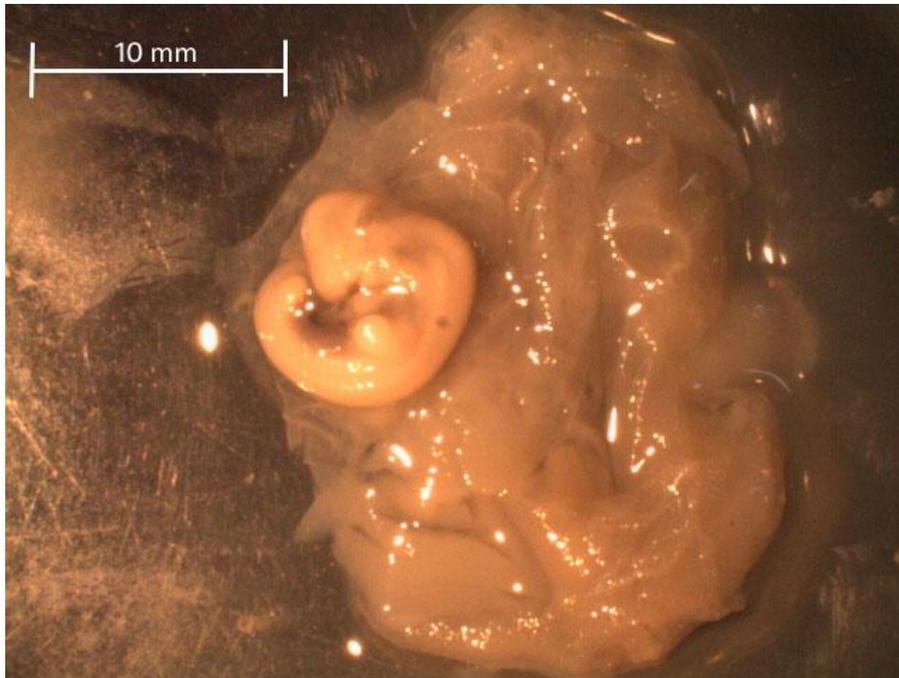


Fig. 3.3: Embrión y membranas embrionarias de *Otaria flavescens*.

Se clasificaron a las hembras siguiendo la terminología de Harrison *et al.* (1952) y Perrin & Donovan (1984) como:

Maduras: aquellas que presentaban al menos un CB o CL, demostrando que ya tuvieron su primera ovulación.

Inmaduras: hembras en las que no se registró ningún CB ni CL.

Cabe aclarar que según Harrison *et al.* (1952), los CB se mantienen en el ovario y son observables hasta al menos la siguiente ovulación.

### ***Machos***

Se midió cada testículo (ancho, largo y espesor) con el fin de calcular el volumen testicular y se registró el peso de los mismos (Fig. 3.4). Posteriormente se realizó un corte trasversal del epidídimo y del testículo y se frotó sobre un porta objetos para luego colorear el preparado con solución Giemsa, con el fin de registrar la densidad relativa de espermatozoides (Fig. 3.5) (Kasuya & Marsh 1984). Cuando el frotis era dudoso se procedió a realizar un preparado histológico teñido con Hematoxilina-Eosina de muestras de epidídimo y del centro del testículo, para analizar el desarrollo de los túbulos seminíferos y el desarrollo de la serie espermática (i. e. presencia de espermatogonias, espermatocitos, espermátidas y espermatozoides).

Se clasificó el estado reproductivo de cada macho como maduro e inmaduro siguiendo los criterios de Hohn *et al.* (1985):

**Inmaduro:** cuando los túbulos seminíferos son angostos y están rodeados de abundante tejido intersticial. La pared de los túbulos se encuentra formada sólo por espermatogonias y el lumen del epidídimo es pequeño y no presenta espermatozoides (Fig. 3.5).

**Maduros:** cuando presentan túbulos seminíferos grandes, con varias capas de células en sus paredes con la presencia de espermatocitos, espermátidas y espermatozoides. Casi no hay lugar para el tejido intersticial entre los túbulos seminíferos (Fig. 3.5) y el epidídimo es más grueso y puede estar completo de espermatozoides (Fig. 3.5). Se visualizan espermatozoides en los preparados de frotis (Fig. 3.5).



Figura 3.4: Arriba: corte trasversal del testículo y Abajo: imagen de un testículo de *Otaria flavescens* fijado en formol 10%, mostrando los cortes paralelos.

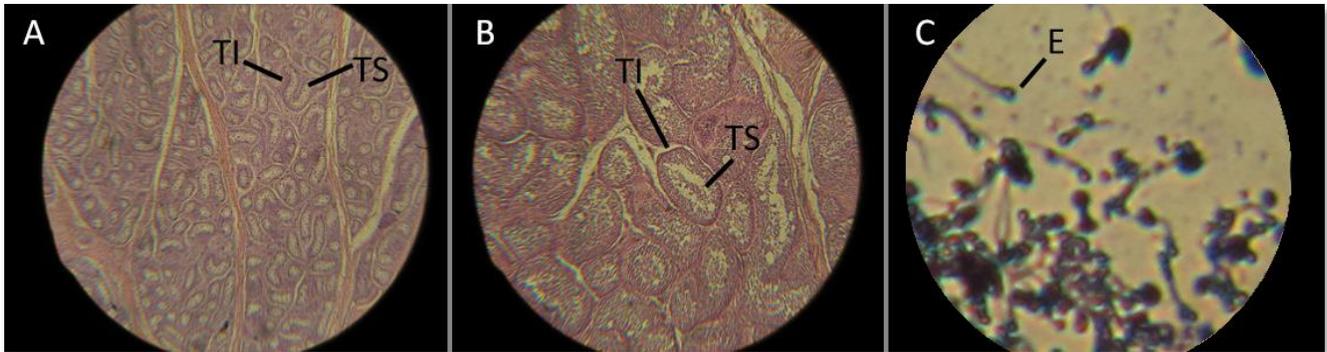


Figura 3.5: Vista al microscopio de preparados histológicos del testículo de *Otaria flavescens* teñidos con hematoxilina-eosina (aumento 16X). (A) macho inmaduro, (B) macho maduro y (C) frotis teñido con Giemsa de los túbulos seminíferos de un macho maduro en donde se observan espermatozoides (E). TS: túbulos seminíferos, TI: tejido intersticial.

#### Análisis de la edad media de madurez sexual (EMS)

##### Hembras

La EMS en hembras se determinó mediante dos métodos diferentes para los individuos de los períodos de tiempo (1 y 2).

- a. **Método gráfico de Kasuya (1972):** este método consiste en calcular las proporciones de hembras maduras e inmaduras por clase de edad. Luego se calculan las frecuencias acumuladas sumando estos porcentajes de menor a mayor edad para hembras maduras y de mayor a menor edad para hembras inmaduras. Luego se grafica cada distribución de frecuencias en función de la edad. El punto de intersección entre ambas curvas (maduras e inmaduras) representa la EMS.
- b. **Método de  $p_x = 0,5$ :** Considerando la EMS para las hembras como la edad a la cual el 50% de las hembras son maduras de acuerdo al análisis de sus gónadas (DeMaster 1984). Para calcular esta EMS, se calculó la proporción de hembras maduras en cada clase de edad ( $p_x$ , según Smith 1973) y posteriormente se estimó mediante un modelo lineal generalizado la edad a la cual  $p_x = 0,5$ . El modelo se realizó mediante el software R (R Core Team 2017).

La proporción de hembras maduras en cada clase de edad  $p_x$  se define como:

$$p_x = \frac{CL_x + CB_{x+1}}{n_x + n_{x+1}}$$

$CL_x$ : es el número de hembras de la clase de edad x con un cuerpo lúteo

$CB_{x+1}$ : es el número de hembras de la clase de edad x+1 con un cuerpo blanco reciente

$n_x$ : es el número de hembras de la clase de edad  $x$ ,  
 $n_{x+1}$ : es el número de hembras de la clase de edad  $x+1$  (Smith 1973).

### *Machos*

Para calcular la *EMS* social en machos se siguió el criterio de Andersen *et al.* (1999) que indica que la *EMS* es cuando el volumen testicular es máximo y se mantiene estable.

### Análisis de fecundidad y preñez

La fecundidad ( $m_x$ ) es el número promedio de crías hembras que produce una hembra en un período de tiempo (Caughley 1977). Para poder determinar la fecundidad por cada clase de edad es necesario conocer la siguiente información: el número promedio de crías en un parto, la relación de sexos al nacer y el número promedio de crías producidas en un año en cada clase de edad (Caughley 1977). Las hembras de *O. flavescens* producen una cría en cada parto (Campagna 1985), y considerando que tienen una temporada de cría bien marcada y una gestación de casi 12 meses, se puede decir que el número promedio de crías producidas por hembra por año es igual a 1, asumiendo que todas las hembras maduras producen una cría. La proporción de sexos al nacer en Patagonia norte fue determinada como 1:1 (Grandi 2010). Con esta información, la fecundidad se calcula como la mitad de la tasa de preñez por edad ( $b_x$ ).

Para calcular el número promedio de crías producidas en cada clase de edad es necesario calcular la tasa de preñez ( $b_x$ ) por cada clase de edad. La información necesaria para calcular la  $b_x$  se obtuvo mediante el análisis de los órganos reproductores de las hembras.

Se consideró que una hembra estuvo preñada en la edad  $x$  si:

- Presentó un feto,
- Presentó en alguno de sus ovarios un CL desarrollado, interpretándolo como un CL de preñez.

Se consideró que una hembra estuvo preñada en la edad  $x-1$  si:

- Presentó un CL mayor a 10mm en el ovario opuesto al que posee el CL activo (considerando que 10mm es el CL más chico detectado),
- Presentó signos de estar amamantando,
- Presentó signos de haber parido recientemente (i. e. trompas muy engrosadas, con o sin feto presente).

Si las hembras no presentaban ninguna de estas características se consideraron como no preñadas en la edad  $x$  o en la edad  $x-1$ , dependiendo del análisis en ambos ovarios, y se consideraron los siguientes supuestos: el CL activo observado termina siempre en una preñez exitosa, el CB que se forma de la degeneración del CL dura por lo

menos un año y no es más chico que el CL más pequeño observado, los CB de más de un año no son visibles, y la especie presenta alternancia de ovulación en los ovarios (Harrison *et al.* 1952).

Una vez obtenida la tasa de preñez ( $b_x$ ), se ajustó una curva del tipo logística por períodos de tiempo y posteriormente se calculó la fecundidad especificada por edad ( $m_x$ ), como  $\frac{1}{2}$  de la tasa de preñez ajustada, utilizando la herramienta Solver del Excel. En los pinnípedos se espera que la natalidad se incremente luego de la edad de madurez sexual hasta una determinada edad y luego comience a disminuir a medida que las hembras envejecen (Riedman 1990). Esta variabilidad en la tasa de preñez en edades altas puede interferir en el ajuste del modelo logístico. Por este motivo, para el ajuste de la curva se consideró  $b_x = 1$  para  $x > 12$  años, considerando también que en la muestra se observaron varios  $b_x = 1$  hasta los 22 años de edad.

Para evaluar las diferencias entre las fecundidades de ambos períodos de tiempo se calculó la distancia Kolmogorov-Smirnov entre las curvas de fecundidad. Mediante bootstrapping ( $n = 50.000$ ) se simularon las distancias de Kolmogorov-Smirnov que se obtendrían si ambas muestras (período 1 y período 2) provinieran de la misma distribución.

## Resultados

### Edad de madurez sexual (*EMS*)

Se analizaron 88 hembras, de las cuales 28 fueron inmaduras (0 a 4 años) y 60 fueron maduras (5 a 22 años), de estas últimas, 10 estaban preñadas (Tabla A3). El individuo más joven en el que se encontró un CL fue a los 5 años para el período 1 y a los 7 años para el período 2, y a partir de entonces todas las hembras fueron maduras. Mediante el método de Kasuya no se pudo obtener un valor exacto de la *EMS* para el período 1 ni para el período 2. La falta de individuos de las clases de edad 3 y 4 en el período 1 y de 5 y 6 en período 2, no permitió obtener un valor preciso de la *EMS* en ninguno de los dos períodos de tiempo (Fig. 3.6).

Mientras que la *EMS* estimada bajo el criterio de  $p_x = 0,5$  para el período 1 fue de 4,65 años y para el período 2 de 4,66 años (Fig. 3.7 y Tabla A5). Por lo tanto, se pudo concluir que la *EMS* en hembras no se vio modificada en los períodos de tiempo analizados.

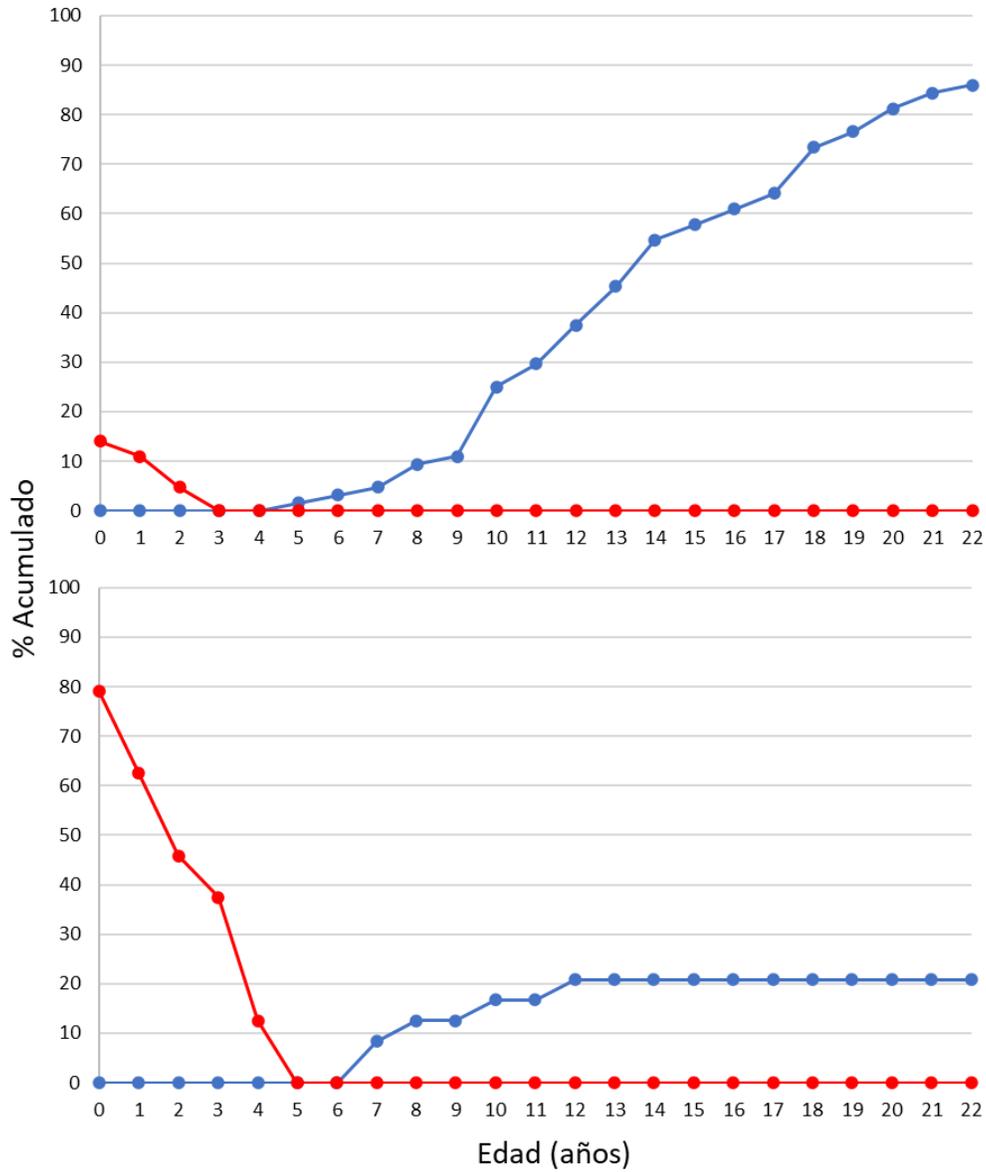


Figura 3.6: Estimación de la EMS según el método gráfico de Kasuya (1972) para las hembras de *O. flavescens*. Rojo: hembras inmaduras, Azul: hembras maduras. Arriba: período 1, Abajo: período 2.

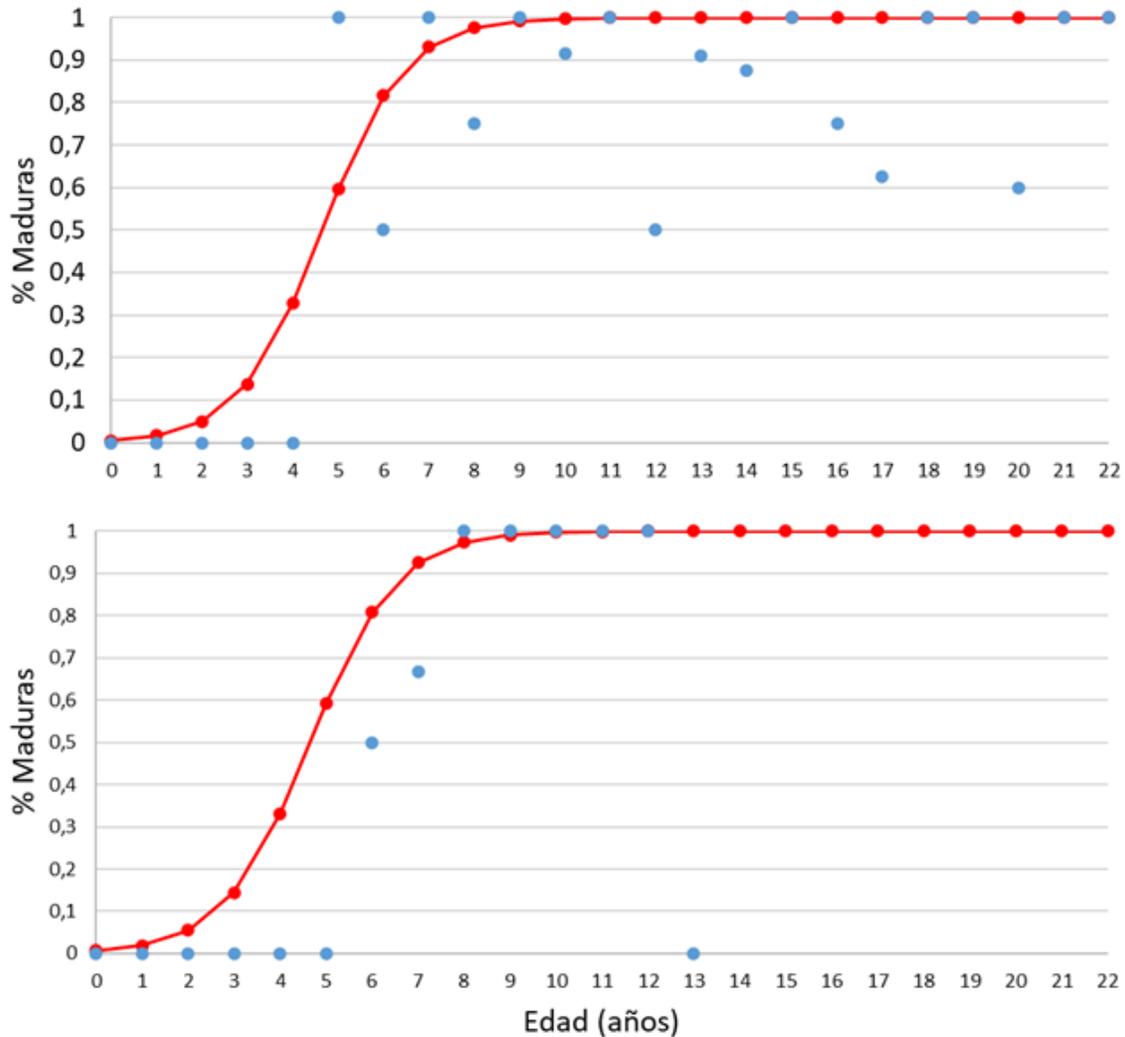


Figura 3.7: Estimación de la EMS para las hembras *O. flavescens* mediante el método de  $p_x = 0,5$ . Porcentaje de hembras maduras por clase de edad ( $p_x$ : ●) y los valores esperados por el ajuste realizado (●). Arriba: período 1, abajo: período 2.

De los 62 machos analizados, 34 fueron maduros (4 a 17 años) y 28 inmaduros (0 a 3 años) (Tabla A3). Para el período 1, se observó que el volumen testicular se mantuvo en un volumen mínimo y casi constante entre los 0 y los 3 años y a partir de los 4 años de edad comenzó a incrementarse de manera exponencial hasta alcanzar un valor máximo a los 8 años (Fig. 3.8). A partir de los 8 años se mantuvo relativamente constante hasta los 12 años, y a partir de las clases de edad 13 y 14 se observó una marcada disminución del volumen testicular (Fig. 3.8), posiblemente vinculado a una disminución en la producción de espermatozoides.

Con respecto a los individuos del período 2, también se observó que maduran sexualmente a partir de los 4 años, donde comenzamos a registrar la presencia de

espermatozoides. Se observó que el valor máximo del volumen testicular se registró a los 7 años, a partir del cual permaneció relativamente constante hasta los 12 años como se ilustra en el grafico del volumen testicular en función del tiempo (Fig. 3.8). Por consiguiente, se dedujo que la EMS social en machos no se modificó en el transcurso del tiempo analizado.

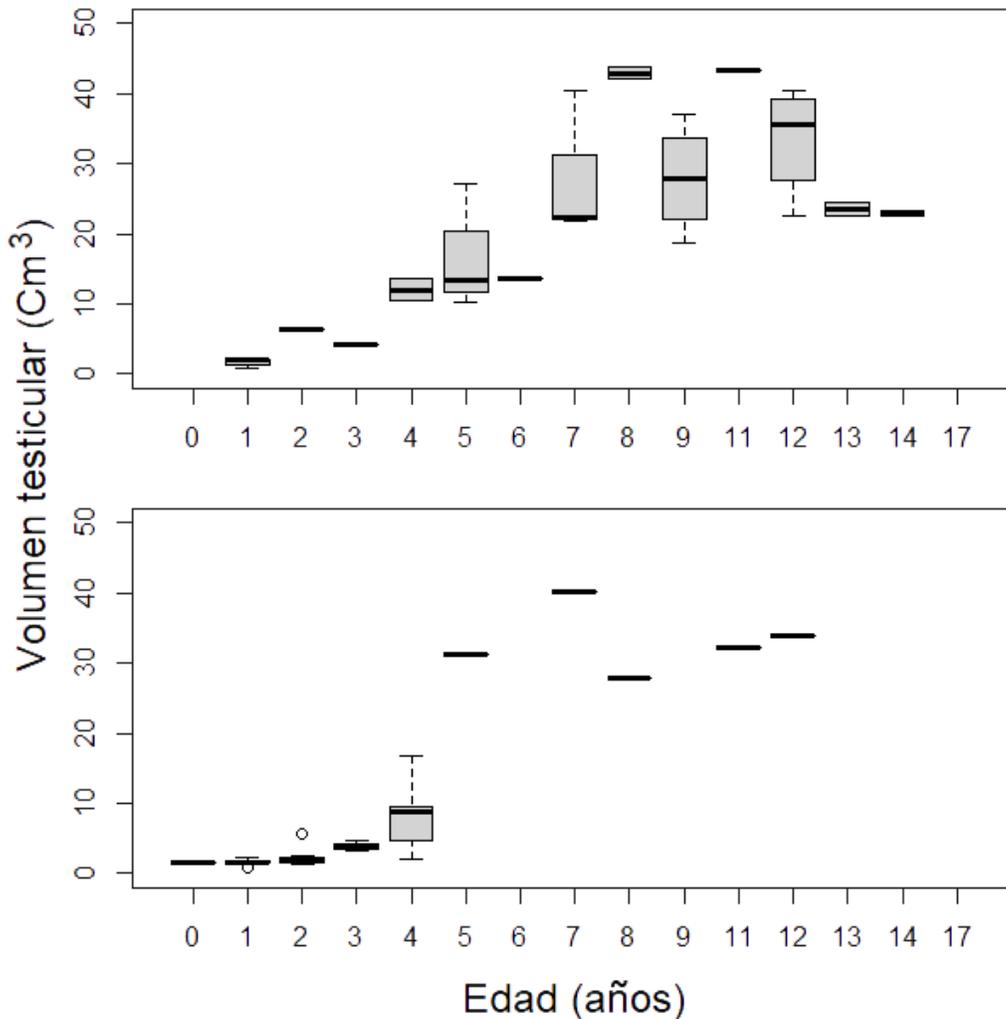


Fig. 3.8: Volumen testicular (cm<sup>3</sup>) de los machos de *O. flavescens* en función de la edad. Arriba: período 1 y abajo: período 2.

### Fecundidad y preñez

En los individuos del período 1 se registró la primera preñez a los 5 años de edad. La curva ajustada, muestra valores bajos de preñez hasta los 4 años y un aumento hasta los 12 (Fig. 3.9, Tabla A6). Para el período 2, se registró la primera preñez a los 7 años (ya que no se contaba con individuos de las clases de edad 5 y 6) y el ajuste de la curva muestra valores más altos preñez hasta los 4 años que en el período 1, y un aumento abrupto de los valores entre los 7 y 12 años de edad (Fig. 3.9, Tabla A6).

No se encontraron diferencias significativas entre las curvas de fecundidades del período 1 vs el período 2 (K-C,  $d = 0,092$ ,  $p = 0,94$ ). Por lo tanto, no se puede rechazar la hipótesis nula de que no hay diferencias entre las fecundidades del período 1 vs el período 2 (Fig. 3.9). Sin embargo, es importante remarcar que la muestra presenta un tamaño muestral muy bajo en ambos períodos de tiempo. La muestra del período 2 cuenta con muy pocos individuos y presenta varias clases de edad con un solo valor, por lo tanto, los resultados estadísticos serán tomados con cautela.

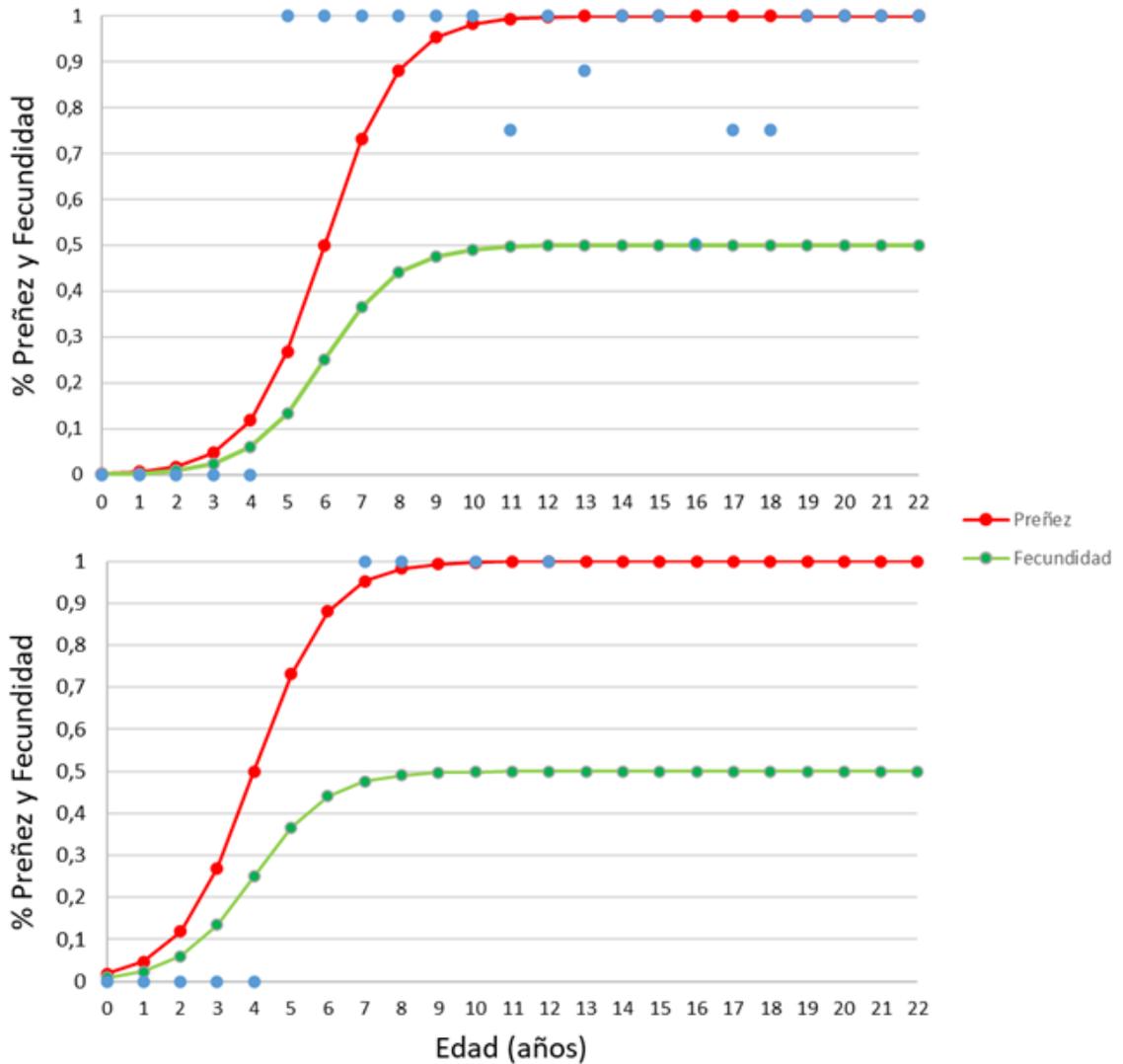


Figura 3.9: % de preñez ( $b_x$ ) (-) con los valores ajustados mediante un modelo logístico y el % de fecundidad ( $m_x$ ) (-) para las hembras de *O. flavescens*. Arriba: período 1 y Abajo: período 2.

## Discusión

A partir del examen de las gónadas se pudo estimar con éxito la edad de madurez sexual para hembras y machos de la especie en los dos períodos de tiempo analizados. El método de Kasuya para estimar la *EMS* en hembras fue desestimado ya que no se pudo obtener un valor exacto de la *EMS*. La escasez de ejemplares en las clases de edad 3 y 4 años para el período 1, y de 5 y 6 para el período 2, no permitió obtener un valor preciso de la *EMS*. Por este motivo, utilizamos la *EMS* estimada mediante el método b ( $p_x = 0,5$ ). Para el período 1 la *EMS* fue estimada en 4,66 años y para el período 2 en 4,65 años, demostrando que no habría diferencias en la *EMS* para las hembras a lo largo del tiempo considerando los dos períodos analizados.

La capacidad que tiene una hembra para concebir una cría, probablemente esté relacionada con la disponibilidad de alimento y la producción de su grasa corporal. Muchos estudios realizados en pinnípedos han demostrado la importancia del crecimiento y la nutrición en la obtención de la madurez sexual (Laws 1956, 1959; Bryden 1968; Bowen *et al.* 1981; Innes *et al.* 1987; Trites & York 1993). Existen estudios realizados en humanos donde encontraron que las mujeres deben presentar una cantidad mínima de grasa corporal para tener la capacidad de reproducirse (Frisch & McArthur 1974). Por lo tanto, si una población presenta un aumento en la competencia intra-específica por el alimento ocasionado por un aumento en la abundancia poblacional, es probable que eso repercuta en las condiciones físicas de las hembras y se vea reflejado en la tasa de preñez y en la *EMS*. A su vez, también es probable que existan cambios de dieta asociados a los cambios en los parámetros reproductivos y por lo general estos cambios se visualizan a niveles cercanos a su capacidad de carga (Trites & York 1993). Sin embargo, esos cambios no se producen todos al mismo tiempo y se necesita un tiempo determinado para que los parámetros reproductivos se vean modificados.

Hace tiempo se sabe que los cambios en los parámetros reproductivos tienen una influencia reguladora en las poblaciones de animales, sobre todo cuando las poblaciones están cerca de su capacidad de carga. Ya que al estar cerca de su capacidad de carga existe una gran competencia intra-específica y eso repercute en las condiciones físicas de cada individuo, viéndose reflejado en el desarrollo sexual. También es importante destacar que existen registros de *O. flavescens* en cautiverio en los que registraron hembras preñadas a los 3,5 años e incluso observaron algunas hembras maduras a los 2,5 años (Grandi 2010), estos registros demuestran que la especie tiene la capacidad fisiológica de madurar a distintas edades, dependiendo de las condiciones ambientales a la que este expuesta. Otra de las cosas a tener en cuenta cuando se analizan parámetros reproductivos en el tiempo, es contar con una base de datos que contenga un gran tamaño muestral de cada clase de edad para poder poner a prueba la existencia de las diferencias. Tal fue el caso de los trabajos realizados en la población del lobo fino del Ártico (*Callorhinus ursinus*), en donde registraron cambios de los parámetros reproductivos asociados con cambios en la densidad poblacional (Scheffer 1955; Nagasaki

1961; Chapman 1964). Estos estudios tuvieron la particularidad de contar con un gran número muestral en cada clase de edad ( $n_{mín} > 17$ ,  $n_{max} > 213$  en cada clase) y una gran base de datos.

De acuerdo con los resultados de los análisis morfológicos e histológicos de las gónadas, la edad de primera preñez fue a los 5 años para el período 1 y a los 7 años para el período 2, ya que no contamos con individuos de las clases de edad 5 y 6 en este período. A su vez no se encontraron diferencias entre las fecundidades de ambos períodos de tiempo. Es importante remarcar que el análisis se realizó con un bajo número muestral, sobre todo en el período 2 donde faltaron individuos de las clases de edad 5 y 6. Las especies en las que encontraron cambios en la tasa de preñez y fecundidad en el transcurso del tiempo, tenían la particularidad de contar con un gran número muestral en cada clase de edad, como es el caso de *Callorhinus ursinus* en las islas Pribilof (Trites & York 1993).

Los resultados del análisis de las gónadas de los machos indicaron que en ambos períodos de tiempo, los machos maduraron fisiológicamente a los 4 años de edad, coincidiendo con las descripciones previas en otros trabajos (Vaz Ferreira 1982; Crespo 1988; Grandi 2010). En los individuos del período 1 se observó que el volumen testicular se incrementó hasta alcanzar un valor máximo a los 8 años de edad y en los individuos del período 2 el valor máximo se obtuvo a los 7 años. A partir de entonces se observó en ambos períodos de tiempo que el volumen testicular se mantuvo constante hasta los 13 años, donde se observó que el volumen testicular comenzó a disminuir en el período 1. En base a estos resultados podríamos pensar que podría haber existido un cambio en la EMS social de los machos entre períodos de tiempo, sin embargo estas diferencias posiblemente se deban a un sesgo en el muestreo, ya que ciertas clases de edad estuvieron representadas por muy pocos individuos, particularmente en el período 2.

Si bien los machos maduran sexualmente mucho antes de alcanzar el máximo volumen testicular, no están maduros socialmente para poder sostener y defender un grupo de hembras hasta alcanzar los 7/8 años de edad, donde llegan a adquirir un tamaño corporal mayor. A partir de esa edad tienen un mayor éxito reproductivo. A esa edad se la denomina “edad de madurez sexual social” (Grandi *et al.* 2010) y se la utiliza como criterio para la estimación de la EMS efectiva (Campagna 1985; Campagna & Le Boeuf 1988). Existen machos, llamados periféricos o no territoriales que ocasionalmente pueden copular con hembras periféricas a los grupos de cría, sin embargo ellos no tienen el tamaño suficiente como para poder obtener su propio grupo de hembras o luchar por uno ya establecido. Como se observa en otros pinnípedos, el lobo marino común es una especie poligínica y presenta un alto grado de dimorfismo sexual (Riedman 1990), esta característica le permite poder manipular a las hembras y tener un grupo de entre 3 y 18 hembras (Campagna *et al.* 2021). A su vez, los machos presentan una tasa de crecimiento corporal mayor por un lapso de tiempo mayor en comparación con las hembras, ese crecimiento está vinculado con la etapa de la pubertad que dura más tiempo en machos que en hembras (Crespo 1988; Grandi *et al.* 2010).

Los resultados indicaron que no hubo cambios en la *EMS* entre períodos de tiempo tanto en hembras como en machos. Con respecto a la fecundidad tampoco se encontraron cambios en el transcurso del tiempo. Estos resultados sugieren que los parámetros reproductivos analizados no habrían sufrido cambios en el transcurso del tiempo, demostrando que no habría efectos denso-dependientes sobre los parámetros reproductivos. Este tipo de cambios en mamíferos marinos ocurren a niveles cercanos a su capacidad de carga, con lo cual podríamos pensar que hasta la fecha el *stock* de Patagonia no alcanzó dicho nivel. Sin embargo, pudimos observar que desde hace 2 décadas, el *stock* comenzó a mostrar una disminución de su tasa de incremento poblacional (Fig. 1.8, ver Capítulo 1 para mayor detalle de las tasas de crecimiento poblacional), dando indicio de que podría estar acercándose a una nueva capacidad de carga en un sistema completamente modificado. Esto sugiere que sería necesario continuar con el monitoreo de estos parámetros vitales para poder evidenciar si el cambio se dará en valores de abundancia mucho más altos a los actuales y/o cercanos a *K*.

El establecimiento de normas adecuadas de manejo y conservación, requiere indefectiblemente del conocimiento básico de la biología y la ecología de las especies implicadas (Perrin & Brownell 1989). Además, el entendimiento de cómo y porqué se modifican los parámetros reproductivos son de suma importancia para comprender la dinámica poblacional de la especie, pudiendo así, realizar un correcto manejo de poblaciones explotadas.

## Capítulo 4

Análisis comparativo de los hábitos alimenticios de *Otaria flavescens* entre períodos de tiempo

## Introducción

Las perturbaciones naturales o antrópicas pueden modificar la estructura de los ecosistemas, afectando a varias especies que habitan en él y produciendo alteraciones en las interacciones entre especies. Por este motivo, el conocimiento de los hábitos alimenticios y la composición de la dieta son claves para comprender el rol que desempeñan en el ecosistema marino (Pauly *et al.* 1998). A su vez, la evaluación del uso del hábitat nos brinda información del comportamiento y de cómo puede verse afectada una especie en ambientes perturbados.

Muchas especies de pinnípedos fueron severamente explotadas en varias partes del mundo con el fin de comercializar su grasa y su piel (Bonner 1982). La mayoría de las especies explotadas redujeron sustancialmente su abundancia, sin embargo, no todas las poblaciones respondieron de la misma forma al cesar su explotación (Bonner 1982; Gerber & Hilborn 2001). Como se mencionó anteriormente, el lobo marino común, *Otaria flavescens*, fue también una de las especies de pinnípedos intensamente explotadas durante el siglo XX en Argentina, y actualmente el *stock* de Patagonia se encuentra en recuperación (para más información, ver la Introducción general).

Los grandes cambios de abundancia registrados en los lobos marinos comunes en el último siglo, fueron acompañados por otros cambios producidos en el ecosistema marino patagónico. Uno de ellos fue el desarrollo de las pesquerías industriales (Crespo *et al.* 1997; Dans *et al.* 2003; Góngora 2011). En el Mar Argentino se incrementó considerablemente dicha actividad desde 1970 dirigida principalmente a la merluza (*Merluccius hubbsi*), al langostino (*Pleoticus muelleri*) y al calamar común (*Illex argentinus*) (Crespo *et al.* 1997; Bertolotti *et al.* 2001), siendo la década del 90 donde ocurrió la mayor extracción de biomasa desembarcada de merluza (Bezzi 2000; Koen-Alonso & Yodzis 2005; Sánchez *et al.* 2012) y causando en los años 2000 la declinación de varios *stocks* debido a una sobre-explotación (Cordo 2004). Se produjeron también otros cambios en el ecosistema marino patagónico, como el aumento de otros predadores de alto nivel trófico como el pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus* (Carribero *et al.* 1995) y el elefante marino del sur, *Mirounga leonina*, quien tuvo un incremento poblacional desde la década del 60 hasta la actualidad (Lewis *et al.* 1998; Ferrari *et al.* 2013). También se encontraron especializaciones alimenticias en 5 especies de rayas, y esos hallazgos se adjudicaron a cambios en las estrategias de alimentación con el fin de disminuir la competencia inter-específica. Este tipo de estrategias se observan en ambientes afectados por sobrepesca, cuando los recursos son escasos (Tschopp *et al.* 2020). Todos estos cambios producidos en el ecosistema marino patagónico han ido acompañando la recuperación de la población de *O. flavescens*, luego del cese de la explotación comercial.

Los pinnípedos se relacionan con la pesquería mediante interacciones ecológicas y operacionales (Beverton 1985). Las interacciones ecológicas son complejas y resultan del uso común de recursos alimenticios ya sea directa o indirectamente (Gulland 1986; Abrams *et al.* 1996). A su vez, existen distintos efectos indirectos a través de la red trófica, afectando a distintas especies. Las interacciones operacionales ocurren cuando los pinnípedos y los barcos pesqueros entran en contacto y se producen daños en el arte de pesca, daños en las presas por predación y/o la captura incidental de los mamíferos marinos (Lowry 1982; Northridge 1984; Gulland 1986; Crespo *et al.* 2021). Las interacciones ecológicas y operacionales constituyen un gran problema en todo el mundo (Crespo & Hall 2002). El lobo marino común presenta interacciones tanto operacionales como ecológicas a lo largo de toda su distribución (Crespo *et al.* 1997; Adams *et al.* 2004; Hückstädt & Antezana 2006; Goetz *et al.* 2008; Romero 2011; Machado *et al.* 2018, 2020).

Por otro lado, la ecología trófica es otro factor importante que influye en la tasa de crecimiento de una población (Sibly *et al.* 2003). Algunos estudios en los que se analizaron las diferentes tendencias entre las poblaciones de lobos marinos comunes indican que los cambios en la disponibilidad de los recursos podrían ser un indicador de las diferencias en las tasas de crecimiento de distintos *stocks* (Crespo *et al.* 2012). Existen antecedentes en donde encontraron diferencias en el comportamiento alimenticio entre distintas poblaciones (Uruguay vs Chile), demostrando la plasticidad conductual y fisiológica de esta especie, lo que podría explicar las diferentes tasas de crecimiento entre esas poblaciones (Hückstädt *et al.* 2016).

Otro de los factores que podría afectar el crecimiento de las poblaciones, es la competencia intra-específica. Estudios isotópicos en huesos craneales de esta especie demostraron que existió un cambio en la dieta desde la época de la explotación hasta la década del 2000. Los autores observaron que hubo un aumento en el consumo de presas pelágicas, asociado al aumento en la abundancia poblacional (Drago *et al.* 2009).

El lobo marino común, *O. flavescens*, manifiesta un marcado dimorfismo sexual (Riedman 1990) y presenta grandes diferencias en los hábitos alimenticios entre sexos (Koen Alonso *et al.* 2000; Baylis *et al.* 2016). Los machos pueden realizar viajes de alimentación alejados de la colonia y las hembras se alimentan en zonas aledañas a la misma, donde permanecen sus crías (Werner & Campagna 1995; Koen Alonso *et al.* 2000; Campagna *et al.* 2001; Riet-Sapriza *et al.* 2013; Baylis *et al.* 2016). Por lo tanto, es esperable que los cambios en el ecosistema hayan afectado de manera diferencial a machos y hembras en el transcurso del tiempo. En base a sus hábitos alimenticios, el lobo marino común presenta hábitos generalistas y oportunistas (Koen Alonso *et al.* 2000; Romero 2011; Jarma *et al.* 2019). Sin embargo, existen pocos estudios que hayan analizado la dieta y sus hábitos alimenticios en el transcurso del tiempo. Uno de los trabajos que abarcó un rango temporal muy amplio fue el de Zenteno y colaboradores (2015), quienes analizaron isotopos estables en muestras de huesos, encontraron cambios

en la dieta del lobo marino común. Los autores observaron que actualmente, los lobos se alimentan a un nivel trófico más alto que durante el Holoceno tardío en Patagonia Argentina. Posiblemente este aumento en el nivel trófico esté relacionado con la disminución del tamaño poblacional, producto de la sobre-explotación (Zenteno *et al.* 2015).

Por lo tanto, consideramos que la información sobre la composición de la dieta y los hábitos alimenticios son indispensables para conocer su historia de vida y analizar más profundamente los factores más relevantes que afectaron, afectan y posiblemente afectarán la recuperación poblacional.

#### Objetivo general

Bajo este contexto, el objetivo general fue analizar la dieta de *Otaria flavescens* y realizar un estudio comparativo de la dieta y los hábitos alimenticios desde 1981 hasta la actualidad.

#### Objetivos específicos

- 1) Describir la composición específica y la abundancia de las presas en la dieta del lobo marino común en los períodos de tiempo analizados.
- 2) Analizar los hábitos alimenticios del lobo marino común en los períodos de tiempo y evaluar su estrategia alimentaria.
- 3) Analizar las tallas de las presas consumidas por *O. flavescens* que están asociadas con la pesquería en los distintos períodos de tiempo.
- 4) Analizar los cambios en la biomasa desembarcada en el transcurso del tiempo y evaluar si existe una relación con cambios en la dieta del lobo marino común, como un indicador indirecto de la disponibilidad de presas en el ambiente.

## Metodología

### Muestra

La muestra está constituida por 187 estómagos (84 ♂ y 103 ♀) de lobo marino común que fueron encontrados muertos en la costa o capturados incidentalmente por barcos pesqueros en el área de estudio (Fig. 1.2). Los individuos fueron clasificados por sexo y período de tiempo (Tabla 4.1, Tabla A4). Para asignar el período de tiempo, en este capítulo se utilizó el año de colecta (fecha en la que se encontró al individuo muerto), ya que la información del contenido estomacal refleja lo consumido en las últimas 24-36 hs (N. A. García com. pers.). Sin embargo, algunas estructuras duras como los picos de cefalópodos y los otolitos pueden durar varios días en los estómagos.

**Tabla 4.1:** Clasificación de la muestra analizada, separada por período de tiempo y sexo.

Períodos de tiempo	Estómagos con contenido		Estómagos sin contenido		Total
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	
1981-1990	5	6	1	0	12
1991-2000	27	30	1	1	59
2001-2010	28	34	12	14	88
2011-2020	6	11	4	7	28
Total	66	81	18	22	187

### *Preparación y análisis de la muestra*

La dieta del lobo marino común fue estudiada mediante el análisis del contenido estomacal. A cada individuo colectado, se le realizó la necropsia y se determinó sexo, edad, largo y peso corporal, siempre que fuera posible. Se les extrajo el estómago y se conservaron en frío (-20°C), hasta su procesamiento en el laboratorio. Los estómagos de los individuos colectados previos al año 2015 fueron procesados por colegas del LAMAMA y la información fue extraída de su base de datos.

Los estómagos se descongelaron a temperatura ambiente, se pesaron y el contenido fue lavado con agua corriente y filtrado en una columna de tamices de diferentes medidas de malla (de 10 a 0,5 mm). Posteriormente, el contenido estomacal se colocó en alcohol 70% para conservar las piezas claves para la cuantificación e identificación de los ítems presas y sus respectivos grupos zoológicos y ecológicos. Los restos duros colectados que se identificaron y conservaron fueron otolitos y huesos de peces, picos de cefalópodos, mandíbulas y quetas de poliquetos, y exoesqueletos de crustáceos.

La identificación y cuantificación de los ítems presa se realizó sobre la base del material de referencia que se encuentra en el LAMAMA. Además, se utilizaron catálogos de identificación de presas (Clarke 1962, 1980; Menni & López 1984; Roper *et al.* 1984; Boschi *et al.* 1992; Gosztanyi & Kuba 1996; Boltovskoy 1999). Las estructuras se midieron con un calibre digital (Mitutoyo - apreciación mínima 0,01 mm). En los casos en donde las piezas estaban muy digeridas o rotas, las medidas fueron asignadas al azar de las medidas de la muestra de ese estomago o se compararon contra una pieza de tamaño similar de la colección de referencia y se le asignó esa medida por comparación (Koen Alonso 1999).

Peces: Los otolitos de los peces fueron clasificados en derecho, izquierdo o indeterminado. El número mínimo de peces consumidos por el individuo se calculó como el número máximo de otolitos (derechos o izquierdos) más la mitad de los otolitos no identificados (Koen Alonso 1999). El número mínimo de peces en función de los huesos se obtuvo como el número máximo de huesos pertenecientes a la misma estructura. Los otolitos y los huesos fueron identificados por comparación con el material de referencias perteneciente al LAMAMA. Utilizando regresiones alométricas disponibles en el LAMAMA o en la bibliografía, a partir de las mediciones hechas del largo del otolito (LO) se estimó el largo total (LT) y el peso húmedo (PH) de cada pez consumido (Hecht 1971; Clarke 1980, 1986; George-Nascimento *et al.* 1985; Prime & Hammond 1987).

Cefalópodos: El número mínimo de cefalópodos se estimó a partir del número máximo de picos superiores o inferiores encontrados. Utilizando regresiones disponibles en LAMAMA o en la bibliografía (Clarke 1980, 1986; George-Nascimento *et al.* 1985; Prime & Hammond 1987; Castley *et al.* 1991), a partir de las mediciones hechas del largo del capuchón inferior (LHL) o largo del capucho superior (UHL) de los picos, se estimó el largo dorsal del manto (LDM) y el peso húmedo (PH) para los pulpos y calamares.

Crustáceos: El número mínimo de crustáceos se obtuvo por conteo de los exoesqueletos encontrados. A partir de las mediciones hechas del largo del cefalotórax (LC) se estimó el largo total (LT) y el peso húmedo (PH) de cada crustáceo mediante regresiones disponibles en LAMAMA o en la bibliografía.

Anélidos: El número mínimo de poliquetos se estimó por conteo de sus mandíbulas superiores o inferiores. En anélidos no se pudo calcular el peso húmedo.

## Análisis de datos

### *Indices tradicionales*

Para estudiar si existieron cambios de dieta en el transcurso del tiempo, se identificaron las presas consumidas por el lobo marino común, se midieron sus estructuras duras y posteriormente se realizaron cálculos de cantidad (N), frecuencia de ocurrencia (FO) y peso húmedo (PH) de cada ítem presa (Hyslop 1980), para calcular los principales índices. Esos cálculos nos brindan información de los hábitos alimenticios del predador.

**a. Dominancia numérica o porcentaje en número (%N):**

Es el número de cada presa expresado como porcentaje del total de individuos de todos los ítems presa. Este índice es informativo respecto del comportamiento alimenticio. A su vez sobre-estima la importancia de presas pequeñas consumidas en gran número y es insensible a la distribución de las presas en el estómago (Hyslop 1980).

$$\%N = (\text{N}^\circ \text{ de individuos del ítem } i / \text{N}^\circ \text{ total de individuos}) * 100$$

**b. Frecuencia de ocurrencia (%FO):**

Es la frecuencia con que se encuentra una presa en la dieta del predador y representa los hábitos alimenticios de la población (Macdonald & Green 1983).

$$\%FO = (\text{N}^\circ \text{ de tractos digestivos con el ítem } i / \text{N}^\circ \text{ total de tractos digestivos}) * 100$$

**c. Porcentaje en peso húmedo (%PH):**

Es el porcentaje en peso húmedo de cada presa al momento de la ingesta, obtenido a partir de las regresiones. Sobrestima la contribución de ítem presas grandes (Hyslop 1980).

$$\%PH = (\text{Peso húmedo del ítem } i / \text{Peso húmedo total del contenido}) * 100$$

**d. Índice de importancia relativa porcentual (IRI%):**

Este índice integra la cantidad (%N), frecuencia de ocurrencia (%FO) y el peso húmedo (%PH) en una sola medida, para lograr una mejor representación de cada ítem presa a la dieta (Hyslop 1980; Cortés 1997).

El índice utilizado en este estudio es una versión modificada del propuesto por Pinkas (1971), en el cual se reemplazó el índice de porcentaje en volumen por el índice de porcentaje en peso húmedo (Castley *et al.* 1991). Por lo tanto, el índice de importancia relativa se calculó como:

$$IRI\% = (\%N + \%PH) * \%FO$$

Además de estimar la importancia relativa de las especies presa, el IRI% fue calculado considerando grandes grupos zoológicos (i. e. peces, moluscos, crustáceos, anélidos) y grupos ecológicos de las presas (i. e. pelágicas, demersal-pelágicas, demersal-bentónicas y bentónicas), para obtener una representación del hábitat donde cazan los predadores y que presas eligen. Los grupos ecológicos fueron asignados siguiendo a (Angelescu 1982; Menni 1983; Angelescu & Prenski 1987; Boschi *et al.* 1992).

Pelágico: Individuos que viven en la capa más superficial de la columna de agua y que no tienen relación con el fondo.

Demersal pelágico: Individuos que viven cerca del fondo, pero no están vinculados directamente con él y realizan migraciones verticales, están dispersos en la columna de agua durante la noche, y durante el día están más cerca del fondo marino.

Demersal bentónico: Individuos que viven cerca del fondo, pero no asociados directamente a él, no realizan migraciones verticales.

Bentónico: Individuos que viven asociados al fondo marino.

Como el número muestral de cada período de tiempo no era demasiado grande, se procedió a realizar un bootstrap (Efron 1979) utilizando el software R (R Core Team 2017) para obtener el %N, %PH, %FO y %IRI, con el fin de realizar intervalos de confianza no paramétricos del 95%. Se extrajeron muestras aleatorias con reemplazos de 1000 veces. Una vez realizado el bootstrap, se calculó la media del %IRI por grupo ecológico y zoológico, y se construyeron los intervalos de confianza para poder observar posibles diferencias entre décadas (Zar 2009; Andrews et al. 1980).

#### *Análisis de tallas consumidas*

Se compararon las tallas de las presas de *O. flavescens* que presentan importancia comercial para la pesquería (i. e. merluza, calamar común, calamar patagónico, langostino y anchoíta) en los 4 períodos de tiempo, mediante una prueba de análisis de la varianza (ANOVA) y posteriores comparaciones múltiples (LSD test).

#### *Extracción de la biomasa desembarcada en los puertos argentinos de merluza, calamar común, calamar patagónico, langostino y anchoíta*

Se descargaron los datos de la biomasa desembarcada de las presas mencionadas anteriormente desde la web del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de Argentina ([https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/pesca\\_maritima/desembarques](https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/pesca_maritima/desembarques)), desde 1958 hasta 2020. Los datos utilizados fueron los desembarques de biomasa de los puertos argentinos con el fin de analizar si existieron cambios en la disponibilidad de presas en el ambiente en el transcurso del tiempo, como una medida indirecta de la abundancia de esas presas en el mar a través de la biomasa desembarcada. Por otro lado, se buscó relacionar las posibles diferencias en las tallas de las presas consumidas en el transcurso del tiempo con los cambios en la biomasa desembarcada en cada período de tiempo.

#### *Análisis de la estrategia alimentaria*

La estrategia alimentaria para machos y hembras en cada período de tiempo fue evaluada por el método gráfico de Costello (1990) y posteriormente modificado por Amundsen *et al.* (1996) (Fig.4.1). El diagrama se basa en una representación gráfica bidimensional donde se relaciona la frecuencia de ocurrencia (%FO) de cada presa con la abundancia específica por presa (%Pi).

$$\%Pi = \frac{\text{número total del ítem presa } i}{\text{número total de ítems presa en los estómagos con la presa } i}$$

El diagrama se divide por dos diagonales, la diagonal que se localiza desde el extremo inferior izquierdo hasta el extremo superior derecho representa una medida de la importancia de cada ítem presa. Las presas más dominantes se distribuyen en la esquina superior derecha, mientras que las especies más raras y poco abundantes se distribuyen en la esquina inferior izquierda. El eje vertical representa la estrategia de alimentación del predador (generalista – especialista). Las presas localizadas en la zona superior indican un grado alto de especialización por parte del predador por ese ítem presa, mientras que la presas que se localizan en la zona inferior del diagrama representa un grado de generalización por esas presas ocasionales, dando una idea de un predador más generalista. Las presas ubicadas en la zona superior izquierda representan la especialización individual de los predadores, mientras que los puntos localizados en la zona superior derecha representan una alimentación especialista por parte de varios predadores o de la población de predadores (Fig. 4.1).

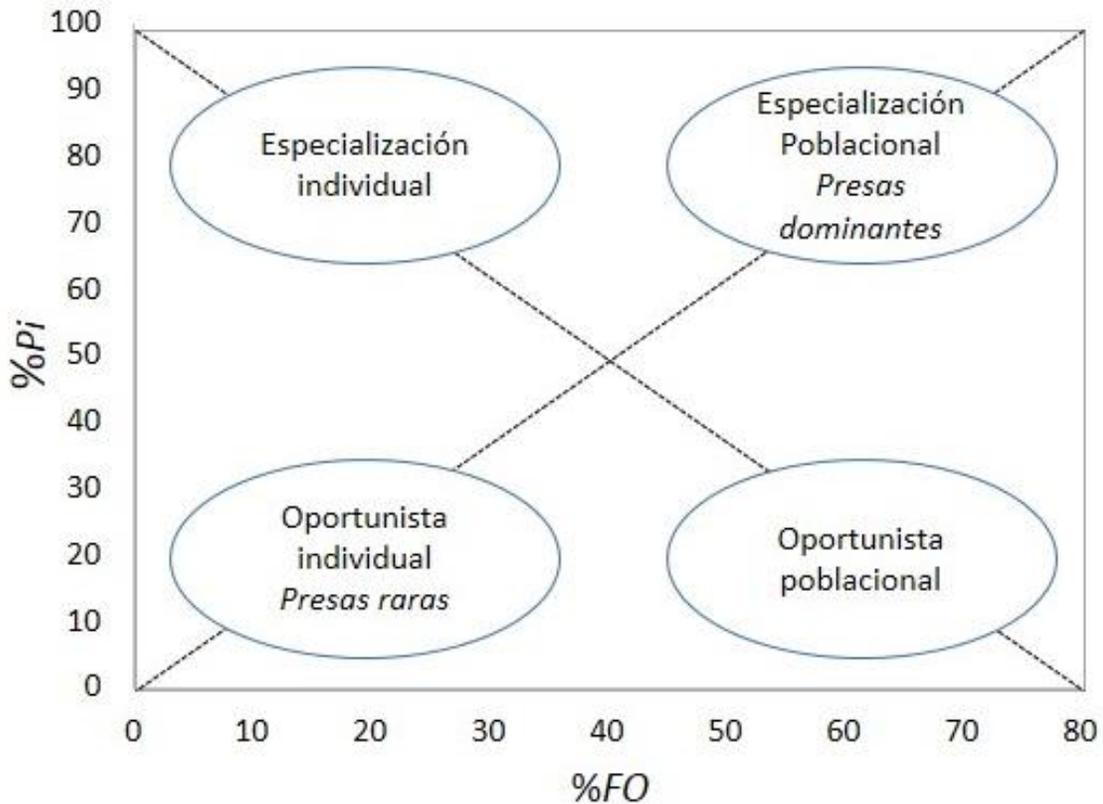


Figura 4.1: Diagrama de Amundsen indicando la estrategia alimenticia.

## Resultados

Del total de los estómagos analizados, 147 contenían restos de alimento y 40 estaban vacíos (Tabla 4.1). En los estómagos con contenido se identificaron 71 ítems presa en los machos y hembras del lobo marino común, y se clasificaron en grupos zoológicos y en grupos ecológicos (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Especies identificadas en la dieta del lobo marino común, y los respectivos grupos ecológicos y zoológicos a los cuales pertenecen.

Nombre científico	Nombre común	Grupo ecológico	Grupo zoológico
<i>Engraulis anchoita</i>	anchoita	Pelágico	Peces
<i>Trachurus lathami</i>	jurel	Pelágico	Peces
<i>Merluccius hubbsi</i>	merluza	Demersal pelágico	Peces
<i>Stromateus brasiliensis</i>	pampanito	Demersal pelágico	Peces
<i>Seriolella porosa</i>	savorín	Demersal pelágico	Peces
<i>Macruronus magellanicus</i>	merluza de cola	Demersal pelágico	Peces
<i>Patagonotothen cornucola</i>	nototenia	Demersal bentónico	Peces
<i>Iluocoetes fimbriatus</i>	viuda	Demersal bentónico	Peces
<i>Nemadactylus bergi</i>	castañeta	Demersal bentónico	Peces
<i>Raneya brasiliensis</i>	raneya	Demersal bentónico	Peces
<i>Genypterus blacodes</i>	abadejo	Demersal bentónico	Peces
<i>Pinguipes brasilianus</i>	chanchito	Demersal bentónico	Peces
<i>Pseudoperca semifasciata</i>	salmón de mar	Demersal bentónico	Peces
<i>Acantisthius patachonicus</i>	mero	Demersal bentónico	Peces
<i>Percophis brasiliensis</i>	pez palo	Demersal bentónico	Peces
<i>Eleginops maclovinus</i>	róbalo	Demersal bentónico	Peces
Elasmobranquio no id	eslamobranquio	Demersal bentónico	Peces
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	nototenia	Demersal bentónico	Peces
<i>Cynoscion guatucupa</i>	pescadilla	Demersal bentónico	Peces
<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	pez gallo	Demersal bentónico	Peces
<i>Salilota australis</i>	bacalao criollo	Demersal bentónico	Peces
<i>Mullus argentinae</i>	trilla	Demersal bentónico	Peces
Mixine sp.	mixin	Bentónico	Peces
<i>Paralichthys isosceles</i>	lenguado	Bentónico	Peces
<i>Triathalassothia argentina</i>	pez de las piedras	Bentónico	Peces
<i>Psammobatis sp</i>	raya	Bentónico	Peces
Raya no identificada	raya	Bentónico	Peces
<i>Prionotus punctatus</i>	testolín azul	Bentónico	Peces
<i>Xystreuris rasile</i>	lenguado	Bentónico	Peces
<i>Porichthys porosissimus</i>	bagre sapo	Bentónico	Peces

<i>Prionotus nudigula</i>	testolín rojo	Bentónico	Peces
<i>Bovichthys argentinus</i>	torito	Bentónico	Peces
<i>Psammobatis lentiginosa</i>	raya lenticulada	Bentónico	Peces
<i>Paralichthys patagonicus</i>	lenguado	Bentónico	Peces
<i>Congiopus peruvianus</i>	chanchito cacique	Bentónico	Peces
<i>Agonopsis chiloensis</i>	acorazado	Bentónico	Peces
<i>Atlantoraja doellojuradoi</i>	raya erizo	Bentónico	Peces
Huevo de raya	huevo de raya	Bentónico	Peces
<i>Discopyge tschudii</i>	torpedo	Bentónico	Peces
Pez no identificado	pez	No asignado	Peces
<i>Illex argentinus</i>	calamar común	Demersal pelágico	Moluscos
<i>Loligo gahi</i>	calamar patagónico	Demersal pelágico	Moluscos
<i>Loligo sanpaulensis</i>	calamarete del norte	Demersal pelágico	Moluscos
<i>Semirossia tenera</i>	semirrosia	Demersal bentónico	Moluscos
Cefalópodo no identificado	cefalópodo	Demersal bentónico	Moluscos
<i>Octopus tehuelchus</i>	pulpito tehuelche	Bentónico	Moluscos
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	pulpo colorado	Bentónico	Moluscos
<i>Eledone massyae</i>	pulpo desflecado	Bentónico	Moluscos
<i>Eucopeia sp.</i>	eucopeia	Demersal pelágico	Crustáceos
<i>Pleoticus muelleri</i>	langostino	Demersal bentónico	Crustáceos
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	camaroncito blanco	Demersal bentónico	Crustáceos
Cangrejo	cangrejo	Bentónico	Crustáceos
<i>Munida gregaria</i>	langostilla	Bentónico	Crustáceos
<i>Munida espinosa</i>	langostilla	Bentónico	Crustáceos
<i>Munida subrugosa</i>	langostilla	Bentónico	Crustáceos
<i>Serolis schythei</i>	serolido	Bentónico	Crustáceos
<i>Peltarion spinosulum</i>	cangejo peludo	Bentónico	Crustáceos
<i>Heterosquilla platensis</i>	galera o mantis	Bentónico	Crustáceos
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	camarón mantis	Bentónico	Crustáceos
<i>Ovalipes trimaculatus</i>	cangrejo nadador	Bentónico	Crustáceos
<i>Tumidotheres maculatus</i>	cangrejo	Bentónico	Crustáceos
<i>Libinia spinosa</i>	cangrejo araña	Bentónico	Crustáceos
<i>Anfípodo gamárido</i>	anfípodos	Bentónico	Crustáceos
<i>Rochinia gracilipes</i>	hormiga zancona	Bentónico	Crustáceos
<i>Eunice argentinensis</i>	poliqueto	Bentónico	Anélidos
<i>Aphroditidae</i>	ratón de mar	Bentónico	Anélidos
<i>Lumbrineridae onuphidae</i>	poliqueto	Bentónico	Anélidos
Poliqueto tubícola	poliqueto	Bentónico	Anélidos
Esponja	esponja	Bentónico	Otros
Alga	alga	Bentónico	Otros
<i>Hexactinélida</i>	esponja	Bentónico	Otros

*Índices tradicionales (Machos)*

La importancia relativa de las principales presas (%IRI >3%) consumidas por los machos, se mantuvieron relativamente estables en las cuatro décadas analizadas (Tabla 4.3). Se consideraron presas principales, a aquellas que presentan un %IRI >3%, siguiendo el criterio de Koen Alonso (1999) que considera que valores menores de IRI no tienen gran importancia en la dieta. La merluza fue el principal ítem presa en los 4 períodos de tiempo analizados.

Tabla 4.3: Composición e importancia de las presas de los machos de lobo marino común, discriminado por períodos de tiempo. N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso humedo, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual. En negrita se visualizan los %IRI > 3%.

Presas	Período 1981-1990				Período 1991-2000				Período 2001-2010				Período 2011-2020			
	%PH1	%N1	%FO1	%IRI1	%PH2	%N2	%FO2	%IRI2	%PH3	%N3	%FO3	%IRI3	%PH4	%N4	%FO4	%IRI4
<i>Merluccius hubbsi</i>	63,02	30,3	20	<b>35,36</b>	51,33	32,05	73,91	<b>69,47</b>	26,06	24,4	32,14	<b>32,76</b>	47,19	37,1	33,33	<b>57,54</b>
<i>Illex argentinus</i>	27,28	8,08	40	<b>26,8</b>	4,48	2,85	52,17	<b>4,31</b>	12,26	15,31	32,14	<b>17,89</b>	-	-	-	-
<i>Loligo gahi</i>	2,92	20,2	40	<b>17,52</b>	1,72	15,47	30,43	<b>5,9</b>	1,16	5,61	21,43	<b>2,93</b>	1,86	4,84	16,67	<b>2,29</b>
<i>Patagonotothen cornucola</i>	1,04	13,13	20	<b>5,37</b>	0,31	3,34	17,39	0,72	0,08	1,36	10,71	0,31	0,6	23,39	16,67	<b>8,19</b>
<i>Ilucoetes fimbriatus</i>	1,18	7,07	20	<b>3,13</b>	-	0,12	4,35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cangrejo	0,08	3,03	40	2,36	0	0,25	8,7	0,02	-	0,26	10,71	-	-	0,81	16,67	-
<i>Octopus tehuelchus</i>	0,31	2,02	40	1,76	0,45	0,99	17,39	0,28	0,41	1,87	14,29	0,66	0,11	1,61	16,67	0,59
<i>Nemadactylus bergi</i>	1,31	3,03	20	1,65	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Raneya brasiliensis</i>	0,44	3,03	20	1,31	3,55	8,91	43,48	<b>6,11</b>	5,53	24,57	28,57	<b>17,37</b>	-	-	-	-
<i>Semirossia tenera</i>	0,08	3,03	20	1,18	0	0,12	4,35	0,01	0	0,09	3,57	0,01	-	-	-	-
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	1,17	1,01	20	0,83	5,04	4,58	34,78	<b>3,77</b>	10,15	0,85	21,43	<b>4,76</b>	0,35	10,48	16,67	<b>3,7</b>
<i>Eledone massyae</i>	0,08	2,02	20	0,79	0,31	1,98	8,7	0,22	0,18	0,6	14,29	0,22	-	-	-	-
<i>Genypterus blacodes</i>	0,59	1,01	20	0,61	6,8	0,62	13,04	1,09	3,28	0,77	14,29	1,17	45,71	3,23	16,67	<b>16,7</b>
<i>Pinguipes brasilianus</i>	0,46	1,01	20	0,56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Munida gregaria</i>	0,04	1,01	20	0,4	0	0,12	4,35	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Serolis schythei</i>	0	1,01	20	0,38	0	0,12	4,35	0,01	0	0,09	3,57	0,01	-	-	-	-
<i>Xystreuris rasile</i>	-	-	-	-	0,01	0,12	4,35	0,01	0,23	0,17	7,14	0,06	0,37	1,61	16,67	0,68
<i>Porichthys porosissimus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,35	1,19	14,29	0,44	-	-	-	-
<i>Percophis brasiliensis</i>	-	-	-	-	0,67	0,12	4,35	0,04	-	0,09	3,57	-	-	-	-	-
<i>Libinia spinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,09	3,57	0,01	-	-	-	-
<i>Psammobatis sp.</i>	-	-	-	-	0,84	0,25	4,35	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-
Alga	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	3,57	-	-	-	-	-
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	-	-	-	-	0	0,62	4,35	0,03	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Loligo sanpaulensis</i>	-	-	-	-	0,04	0,12	4,35	0,01	0,28	0,6	10,71	0,19	0,58	0,81	16,67	0,47
<i>Aphroditidae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,17	7,14	-	-	-	-	-
<i>Macrurus magellanicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,34	0,09	3,57	0,03	-	-	-	-
<i>Prionotus punctatus</i>	-	-	-	-	0,11	0,12	4,35	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Cefalópodo no identificado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,81	16,67	-
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,17	7,14	0,03	-	-	-	-
<i>Mixine sp.</i>	-	-	-	-	1,8	4,83	17,39	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eleginops maclovinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	3,57	-	-	-	-	-
<i>Munida espinosa</i>	-	-	-	-	0,05	3,71	8,7	0,37	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Peltarion spinosulum</i>	-	-	-	-	0	0,12	4,35	0,01	0,02	0,09	3,57	0,01	-	-	-	-
<i>Heterosquilla platensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02	0,68	3,57	0,05	-	-	-	-
Pez no identificado	-	-	-	-	0,13	0,12	4,35	0,01	-	0,26	14,29	-	-	-	-	-
<i>Munida sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,06	1,19	3,57	0,09	-	-	-	-
<i>Pleoticus muelleri</i>	-	-	-	-	0,64	9,9	17,39	2,07	-	-	-	-	1,42	10,48	33,33	<b>8,12</b>
<i>Munida subrugosa</i>	-	-	-	-	0	0,12	4,35	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prionotus nudigula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,27	0,26	7,14	0,08	-	-	-	-
<i>Acantisthys patachonicus</i>	-	-	-	-	1,56	0,25	8,7	0,18	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psammobatis lentiginosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,36	0,09	3,57	0,03	-	-	-	-
Esponja	-	-	-	-	-	0,12	4,35	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudopercis semifasciata</i>	-	-	-	-	13,08	0,37	8,7	1,32	-	-	-	-	-	-	-	-
Raya no identificada	-	-	-	-	0,63	0,12	4,35	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bovichthys argentinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02	0,34	7,14	0,05	-	-	-	-
<i>Seriollella porosa</i>	-	-	-	-	0,6	1,11	4,35	0,08	22,3	3,4	17,86	<b>9,27</b>	-	-	-	-
<i>Eucopeia sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	3,57	-	-	-	-	-
<i>Stromateus brasiliensis</i>	-	-	-	-	1,62	0,62	8,7	0,22	13,79	3,32	17,86	<b>6,17</b>	-	-	-	-
<i>Eunice argentinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,43	3,57	0,03	-	-	-	-
<i>Triathalassothia argentina</i>	-	-	-	-	0,27	0,62	8,7	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachurus lathamii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,31	0,94	7,14	0,18	-	-	-	-
<i>Ovalipes trimaculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,17	0,17	3,57	0,02	-	1,61	16,67	-

<i>Tumidotheres maculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0,17	7,14	0,02	-	-	-	-
<i>Paralichthys isosceles</i>	-	-	-	-	3,02	0,99	17,39	0,79	-	-	-	-	1,8	3,23	16,67	1,71
<i>Engraulis anchoita</i>	-	-	-	-	0,93	4,08	26,09	1,47	2,2	9,69	21,43	<b>5,15</b>	-	-	-	-
<i>Paralichthys patagonicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,13	0,09	3,57	0,02	-	-	-	-

- Los casilleros que no presentan valores de %IRI es porque con la información que se halló en los estómagos no se pudo calcular el peso húmedo de esa especie.

Importancia relativa de las presas separadas por grupo ecológico y zoológico (machos)

En cuanto al grupo ecológico de los machos, se observó que en las 4 décadas analizadas el grupo ecológico predominante fue el demersal-pelágico, seguido por el demersal-bentónico, el bentónico y por último el pelágico (Fig. 4.2). Por otro lado, no se observaron diferencias significativas entre las décadas analizadas dentro de cada grupo ecológico ya que todos los intervalos de confianza se solapan entre sí (Fig. 4.2).

En cuanto al grupo zoológico, observamos que en las 4 décadas analizadas existe un predominio del consumo de peces, luego de moluscos y por último de crustáceos (Fig. 4.3). En la década del 80 los lobos consumían aproximadamente la misma proporción de peces y moluscos y una menor cantidad de crustáceos. En la década del 90, se observó un incremento en el consumo de peces y una disminución en el consumo de moluscos y en la década del 2000 y 2010 se mantuvo la misma proporción que en la década del 90 (Fig. 4.3). En la década del 2000 hubo un aumento en el consumo de moluscos y una disminución en el consumo de crustáceos.

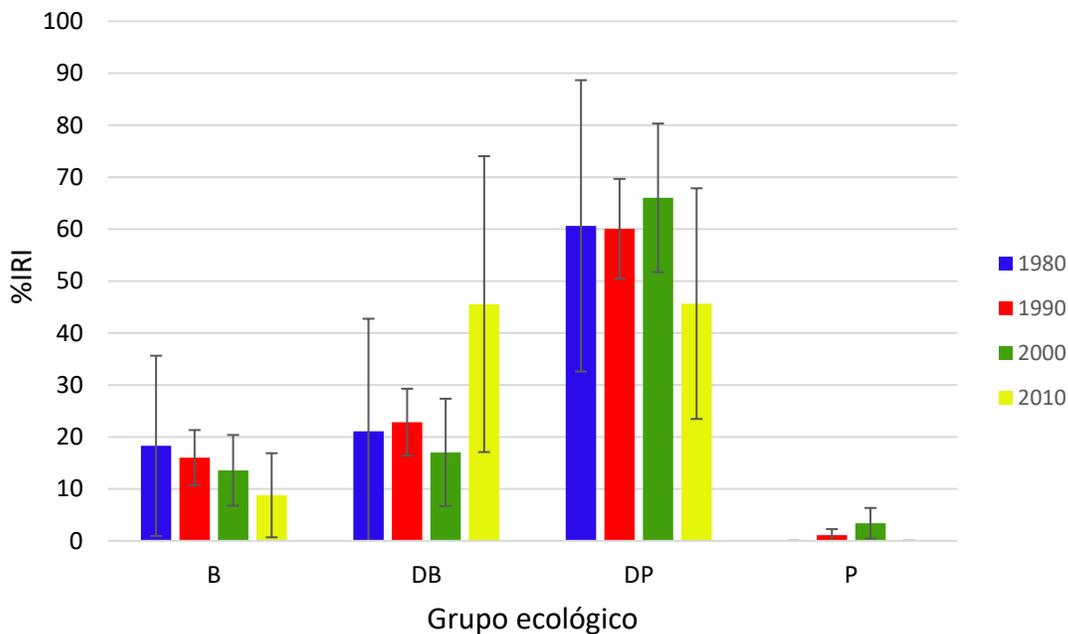


Figura 4.2: Composición de la dieta de los machos de *Otaria flavescens*, respecto al grupo ecológico de las presas consumidas en los cuatro períodos de tiempo. Las barras representan las medias de los %IRI (%IRI: índice de importancia relativa porcentual) por grupo ecológico. Las líneas de error son los intervalos de confianza no paramétricos del 95% (IC del 95%) generados por bootstrap.

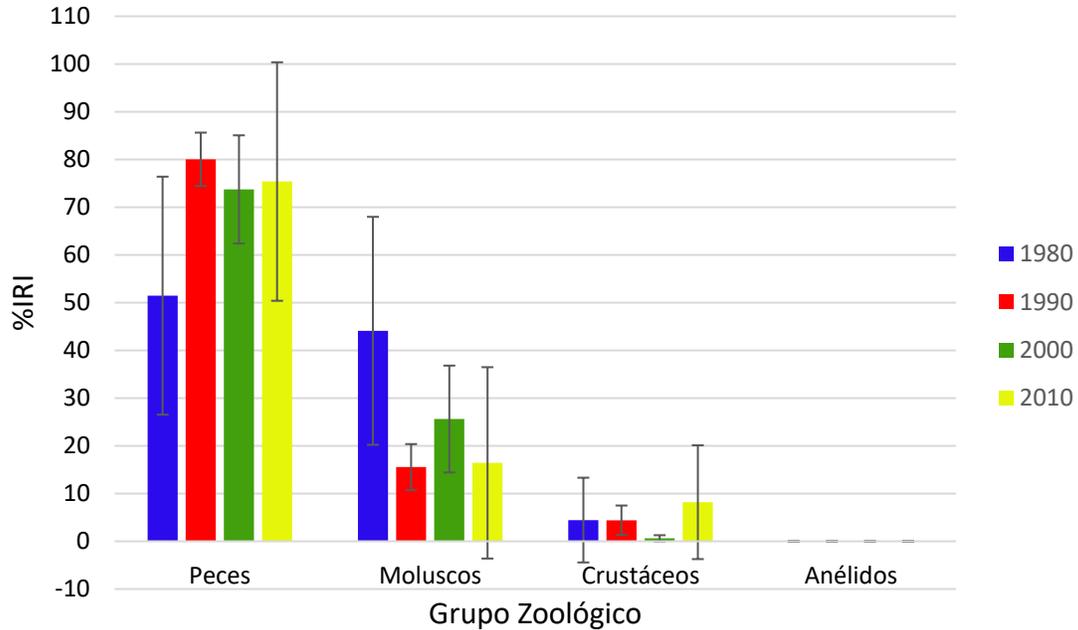


Figura 4.3: Composición de la dieta de los machos de *Otaria flavescens*, respecto al grupo zoológico de las presas consumidas en los cuatro períodos de tiempo. Las barras representan las medias de los %IRI (%IRI: índice de importancia relativa porcentual) por grupo zoológico. Las líneas de error son los intervalos de confianza no paramétricos del 95% (IC del 95%) generados por bootstrap.

*Índices tradicionales (Hembras)*

La importancia relativa de las principales presas consumidas por las hembras se modificó al transcurrir el tiempo (Tabla 4.4).

Tabla 4.4: Composición e importancia de las presas de las hembras de lobo marino común, discriminado por períodos de tiempo. N%: porcentaje en número, PH%: porcentaje en peso húmedo, FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual, IRI%: índice de importancia relativa porcentual. En negrita se visualizan los %IRI > 3%.

Presas	Período 1981-1990				Período 1991-2000				Período 2001 -2010				Período 2011 - 2020			
	%PH1	%N1	%FO1	%IRI1	%PH2	%N2	%FO2	%IRI2	%PH3	%N3	%FO3	%IRI3	%PH4	%N4	%FO4	%IRI4
<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	50,66	15,48	60	<b>58,56</b>	43,51	8,42	50	<b>37,77</b>	25,4	1,06	27,27	<b>16,4</b>	20,49	2,82	18,18	<b>4,93</b>
<i>Engraulis anchoita</i>	6,14	36,9	20	<b>12,71</b>	1,99	12,11	10,71	2,2	0,06	0,32	9,09	0,08	0,37	1,41	18,18	0,38
<i>Raneya brasiliensis</i>	7,59	26,19	20	<b>9,97</b>	3,88	19,87	28,57	<b>9,87</b>	7,54	23,49	36,36	<b>25,64</b>	5,79	22,07	45,45	<b>14,72</b>
Raya no identificada	23,28	5,95	20	<b>8,63</b>	-	0,13	3,57	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Illex argentinus</i>	2,97	3,57	40	<b>3,86</b>	23,31	15,79	46,43	<b>26,4</b>	14,66	7,12	33,33	<b>16,49</b>	-	-	-	-
<i>Merluccius hubbsi</i>	5,4	4,76	20	<b>3</b>	17,22	16,18	39,29	<b>19,09</b>	26,81	15,2	30,3	<b>28,92</b>	64,65	48,83	54,55	<b>71,95</b>
<i>Acantisthius patachonicus</i>	3,69	1,19	20	1,44	-	-	-	-	0,95	0,11	3,03	0,07	-	1,41	18,18	-
<i>Loligo gahi</i>	0,14	2,38	20	0,74	0,23	2,11	21,43	0,73	1,08	1,81	12,12	0,8	0,24	0,47	9,09	0,08
<i>Semirossia tenera</i>	0,06	2,38	20	0,72	-	-	-	-	0	0,11	3,03	0,01	0,01	0,47	9,09	0,05
<i>Octopus tehuelchus</i>	0,08	1,19	20	0,37	0,17	0,79	10,71	0,15	0,48	1,17	12,12	0,45	0,17	0,47	9,09	0,07
<i>Agonopsis chiloensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
Anfípodo gamárido	-	-	-	-	0	1,58	3,57	0,08	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Artemesia longinaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,77	33,05	3,03	2,33	-	-	-	-
<i>Ascidia pedicelada</i>	-	-	-	-	0,03	0,92	7,14	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Callorhynchus callorhinchus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
Cangrejo	-	-	-	-	0,02	1,18	14,29	0,25	-	0,11	3,03	-	-	0,47	9,09	-
Cefalópodo no identificado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
<i>Congiopodus peruvianus</i>	-	-	-	-	0	0,13	3,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Crustáceo no identificado	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,47	9,09	-
<i>Cynoscion guatucupa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,64	0,43	6,06	0,15	-	-	-	-
<i>Demospongia</i>	-	-	-	-	0,05	0,13	3,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Discopyge tschudii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
Elasmobranquio no identificado	-	-	-	-	1,18	0,26	7,14	0,15	-	0,21	6,06	-	-	-	-	-

<i>Eledone massyae</i>	-	-	-	-	0,22	1,45	10,71	0,26	1,07	2,34	18,18	1,41	-	0,47	9,09	-
Esponja	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
<i>Eunice argentinensis</i>	-	-	-	-	0,02	1,05	3,57	0,06	0,01	0,21	6,06	0,03	-	-	-	-
<i>Genypterus blacodes</i>	-	-	-	-	1,09	1,97	7,14	0,32	12,84	2,02	15,15	<b>5,11</b>	-	-	-	-
<i>Heterosquilla platensis</i>	-	-	-	-	0	0,13	3,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Hexactinélida	-	-	-	-	0	0,13	3,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Huevo de raya	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
<i>Libinia spinosa</i>	-	-	-	-	0,4	0,53	3,57	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Loligo sanpaulensis</i>	-	-	-	-	0,07	0,39	7,14	0,05	0,18	0,96	6,06	0,16	-	-	-	-
<i>Loligo sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
<i>Lumbrineridae onuphidae Eunicidae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,82	9,09	-
<i>Macrurus magellanicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,84	0,43	3,03	0,16	-	-	-	-
<i>Mixine sp.</i>	-	-	-	-	0,06	1,58	10,71	0,26	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mullus argentinae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,68	0,47	9,09	0,12
<i>Munida gregaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,15	6,1	45,45	<b>3,3</b>
<i>Munida sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,11	3,03	0,01	-	-	-	-
<i>Munida subrugosa</i>	-	-	-	-	0,01	0,26	3,57	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-
Nudibranquio	-	-	-	-	0,36	0,39	3,57	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paralichthys isosceles</i>	-	-	-	-	1,04	2,37	7,14	0,35	0,12	0,32	9,09	0,09	2,34	3,29	27,27	1,79
<i>Paralichthys patagonicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,21	3,03	-	-	-	-	-
<i>Patagonotothen cornucola</i>	-	-	-	-	0,38	4,47	7,14	0,5	0	0,11	3,03	0,01	0,02	0,47	9,09	0,05
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	-	-	-	-	0,01	0,26	7,14	0,03	0,4	0,43	3,03	0,06	-	-	-	-
<i>Percophis brasiliensis</i>	-	-	-	-	1,18	0,13	3,57	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-
Pez no identificado	-	-	-	-	0,01	0,26	7,14	0,03	-	0,32	12,12	-	-	-	-	-
<i>Pinguipes brasilianus</i>	-	-	-	-	0	0,26	3,57	0,01	0,18	2,55	3,03	0,19	-	-	-	-
<i>Pleoticus muelleri</i>	-	-	-	-	0,23	0,79	10,71	0,16	-	0,11	3,03	-	1,3	3,29	27,27	1,45
Poliqueto errante	-	-	-	-	-	0,13	3,57	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Poliqueto tubícola	-	-	-	-	0,04	0,39	3,57	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Porichthys porosissimus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,18	0,53	6,06	0,1	1,37	2,35	9,09	0,39

<i>Pseudopercis semifasciata</i>	-	-	-	-	1,32	0,39	3,57	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pterygosquilla armata armata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0,11	3,03	0,01	0,05	0,47	9,09	0,05
<i>Raja (atlantoraja) doellojuradoi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	3,03	-	-	-	-	-
<i>Rochinia gracilipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	3,03	-	-	-	-	-
<i>Salilota australis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	0,47	9,09	0,12
<i>Seriolella porosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,68	0,94	18,18	0,55
<i>Stromateus brasiliensis</i>	-	-	-	-	1,03	0,66	3,57	0,09	1,81	0,21	3,03	0,14	-	-	-	-
<i>Trachurus lathami</i>	-	-	-	-	0,18	0,13	3,57	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Triathalassothia argentina</i>	-	-	-	-	0,75	2,24	17,86	0,78	1,94	3,51	9,09	1,12	-	-	-	-
<i>Xystreuris rasile</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,02	0,11	3,03	0,08	-	-	-	-

- Los casilleros que no presentan valores de %IRI es porque con la información que se halló en los estómagos no se pudo calcular el peso húmedo de esa especie.

*Importancia relativa de las presas separadas por grupo ecológico y zoológico (hembras)*

Con respecto al grupo ecológico de las presas consumidas por las hembras no se observa un solo grupo ecológico predominante (Fig. 4.4). Se observó que, en la década del 80, el grupo ecológico predominante es el bentónico y que a medida que transcurrió el tiempo, en las décadas consecutivas, fue disminuyendo el consumo de las mismas (Fig. 4.4). En la década del 90 se registró una disminución en el consumo de presas demersal bentónicas y bentónicas, y un aumento en el consumo de presas demersal-pelágicas. En la década del 2000 se observó que siguió disminuyendo el consumo de presas bentónicas y aumentaron las presas demersal-bentónicas, consumidas en similar proporción que las demersal-pelágicas. En la década del 2010 el consumo de presas de presas bentónicas, demersal-bentónicas y pelágicas se mantuvo constante y las presas demersal-pelágicas aumentaron considerablemente respecto de las décadas anteriores (Fig. 4.4). Por otro lado, se observó que los grupos ecológicos se distribuyen más equitativamente en comparación con los machos.

Con respecto a los grupos zoológicos, se puede observar que en las cuatro décadas el grupo zoológico predominante fue el de los peces y en las décadas del 80, 90 y 2000 también los moluscos (Fig. 4.5). Por otro lado, las hembras de las décadas del 80 y 90 se alimentaron de la misma proporción de peces y de moluscos y en la década del 2000 se observó un mayor consumo de peces y una disminución en el consumo de moluscos, acentuándose esta diferencia en la década del 2000 (Fig. 4.5). En la década del 2010 se observó que el grupo predominante fueron los peces y consumieron una mínima porción de moluscos y crustáceos.

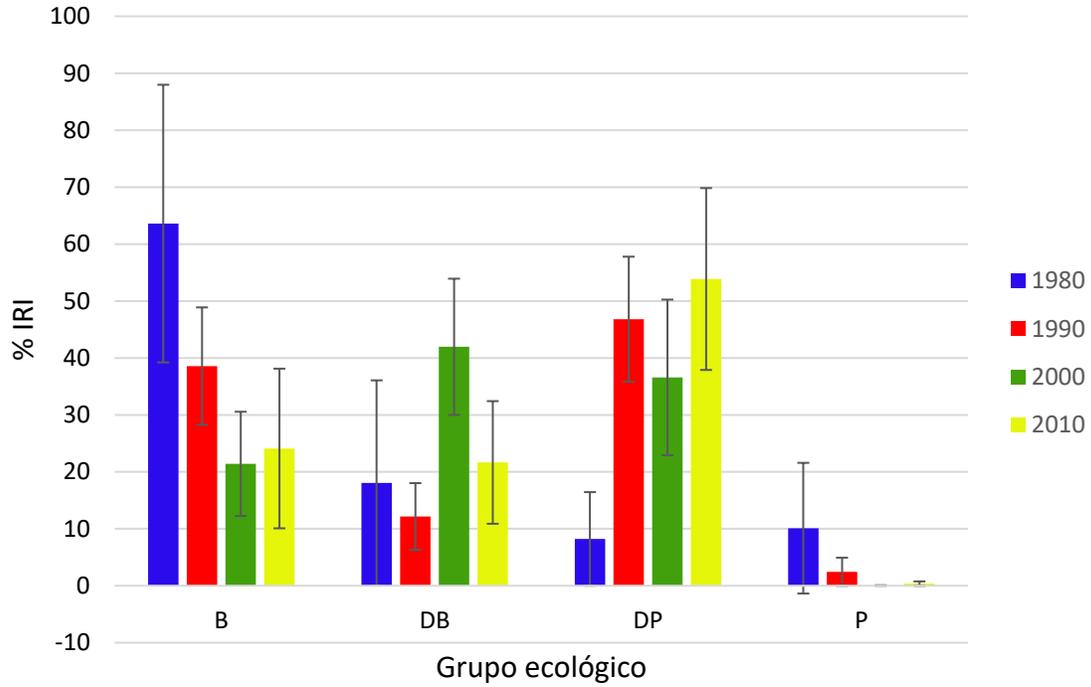


Figura 4.4: Composición de la dieta de las hembras de *Otaria flavescens*, respecto al grupo ecológico de las presas consumidas en los cuatro periodos de tiempo. Las barras representan las medias de los %IRI (%IRI: índice de importancia relativa porcentual) por grupo ecológico. Las líneas de error son los intervalos de confianza no paramétricos del 95% (IC del 95%) generados por bootstrap.

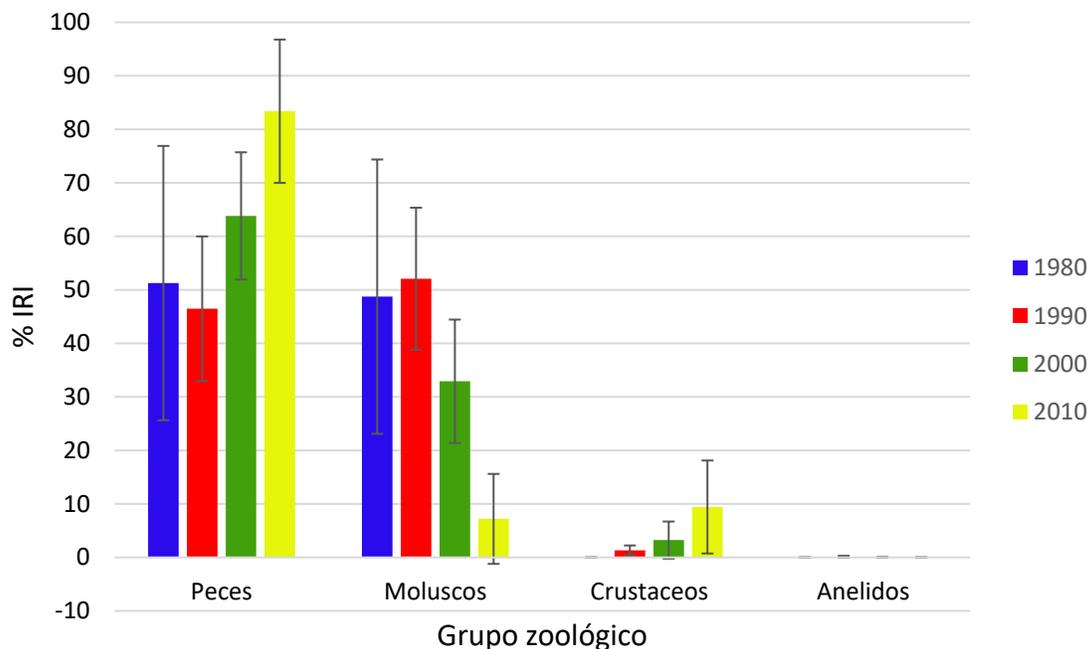


Figura 4.5: Composición de la dieta de las hembras de *Otaria flavescens*, respecto al grupo zoológico de las presas consumidas en los cuatro períodos de tiempo. Las barras representan las medias de los %IRI (%IRI: índice de importancia relativa porcentual) por grupo zoológico. Las líneas de error son los intervalos de confianza no paramétricos del 95% (IC del 95%) generados por bootstrap.

### Tallas consumidas

Las presas consumidas por los machos, no presentaron diferencias significativas entre los períodos de tiempo y las tallas consumidas de merluza ( $F = 0,235$ ;  $n = 29$ ;  $p = 0,871$ ), calamar común ( $F = 0,529$ ;  $n = 23$ ;  $p = 0,598$ ), calamar patagónico ( $F = 0,537$ ;  $n = 16$ ;  $p = 0,667$ ) y anchoíta ( $F = 0,156$ ;  $n = 12$ ;  $p = 0,702$ ). La única especie que presentó diferencias significativas fue el langostino entre el período de tiempo 1991-2000 y el período de tiempo 2011-2020 ( $F = 4,682$ ;  $n = 6$ ;  $p = 0,096$ ), los cuales fueron consumidos en tallas más grandes en el último período (Fig. 4.6). Ambas especies de calamares fueron consumidas en tallas a las que también son capturadas por la pesquería (Fig. 4.6). En el caso de las otras especies blanco (merluza, langostino y calamar), fueron consumidas en tallas menores a las que captura y procesa la pesquería (Fig. 4.6). Las presas consumidas por las hembras, no evidenciaron diferencias significativas entre los períodos de tiempo y las tallas consumidas de merluza ( $F = 1,564$ ;  $n = 27$ ;  $p = 0,226$ ), calamar común ( $F = 0,235$ ;  $n = 26$ ;  $p = 0,793$ ), langostino ( $F = 0,02$ ;  $n = 7$ ;  $p = 0,894$ ) y calamar patagónico ( $F = 1,812$ ;  $n = 12$ ;  $p = 0,233$ ). La única especie que presentó diferencias significativas fue anchoíta ( $F = 12,97$ ;  $n = 9$ ;  $p = 0,008$ ), y el período de tiempo 2011-2020 fue estadísticamente diferente al resto (contraste LSD), con tallas más grandes consumidas (Fig. 4.7). Las tallas del calamar común consumidas se solaparon con las de la pesquería en todos los períodos en

que fue consumido, mientras que el calamar patagónico solo durante los últimos períodos (Fig. 4.7). Mientras que las otras especies blanco (merluza y langostino) fueron consumidas en tallas menores a las que captura y procesa la pesquería (Fig. 4.7).

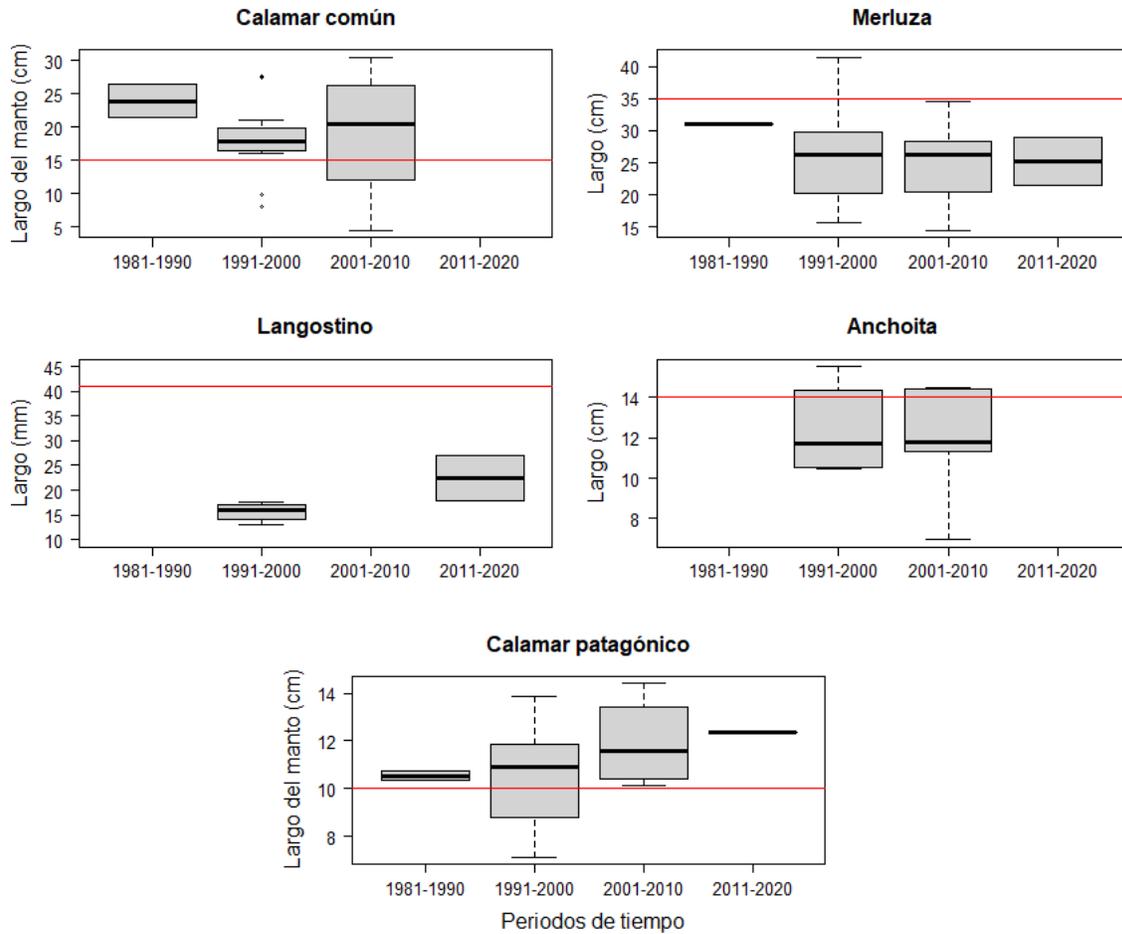


Figura 4.6: Boxplot del Largo total en peces, Largo dorsal del manto en calamares y Largo del cefalotórax en crustáceos vs los períodos de tiempo, de las presas consumidas por los machos de *Otaria flavescens*. La línea roja indica que por encima de esa talla es lo que captura la pesquería. Las líneas negras representan una sola observación.

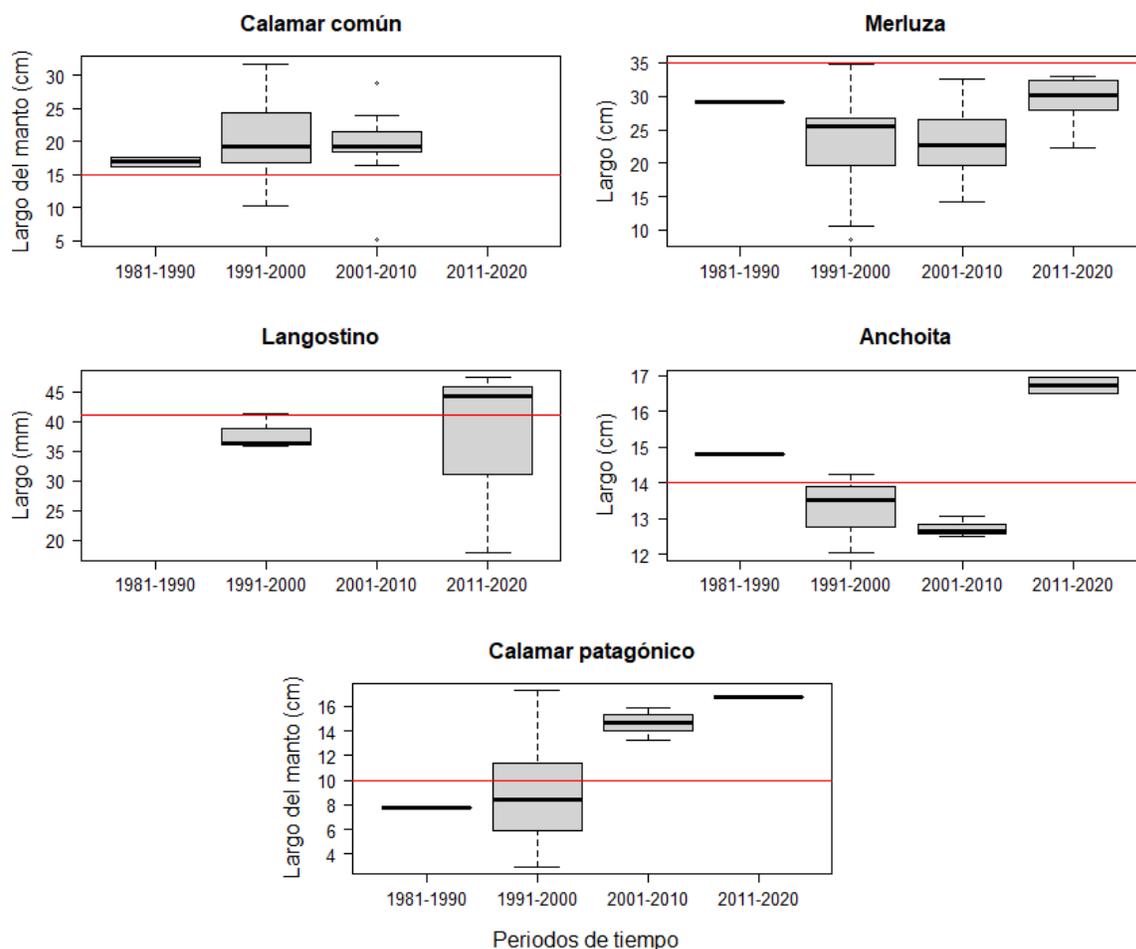


Figura 4.7: Boxplot del Largo total en peces, Largo dorsal del manto en calamares y Largo del cefalotórax en crustáceos vs los períodos de tiempo, de las presas consumidas por las hembras de *Otaria flavescens*. La línea roja indica que por encima de esa talla es lo que captura la pesquería. Las líneas negras representan una sola observación.

**Extracción de la biomasa desembarcada en los puertos argentinos de merluza, calamar común, calamar patagónico, langostino y anchoíta.**

En la Figura 4.8 se puede observar que, desde la década del 70, la biomasa desembarcada de merluza aumentó considerablemente, y en la década del 90 se produjo la mayor extracción de biomasa desembarcada junto con el calamar (Crespo *et al.* 1997; Bertolotti *et al.* 2001). En los años 2000 se puede observó una disminución abrupta de la biomasa desembarcada que posteriormente comenzó a aumentar, hasta que se estabilizó en el año 2010. Con la biomasa desembarcada del calamar, ocurrió algo muy similar, en la década del 90 se produjo la mayor extracción de biomasa y en la década del 2000 se observó una declinación bien marcada que posteriormente fluctuó en niveles cada vez más bajos. Con respecto al langostino se puede observar que la biomasa desembarcada era mínima hasta la década del 2000 y comenzó a aumentar exponencialmente hasta la

actualidad. Con respecto a la anchoíta en todo el transcurso del tiempo, su biomasa desembarcada fue baja y constante (Fig. 4.8).

La pesquería de merluza se distribuye sobre la plataforma Argentina y Uruguaya entre los 80 y 400 m de profundidad y entre los 35°S y 54°S (Aubone 2000) y presenta un área de veda ente los 44°S y 47°S y entre los 62°O y 65°O, para proteger a los individuos juveniles de la pesca (Dato *et al.* 2003) y la talla comercial es por encima de los 35 cm.

Con respecto a la pesquería de langostino, es la principal pesquería de crustáceos y es uno de los recursos pesqueros más redituables (Góngora 2011). La pesquería industrial de langostino en Argentina, comenzó a fines de la década del 70 en aguas del Golfo San Jorge (Boschi 1989), a partir de entonces los desembarques de langostino crecieron año tras año y como consecuencia de dicha explotación, existieron varios períodos de crisis (1987, 1995 y 2005) en donde el reclutamiento bajó considerablemente (Fischbach *et al.* 2009) y actualmente sigue estando sometido a una fuerte presión pesquera (De la Garza & Fischbach 2009). Esta pesquería se desarrolla en el litoral de la provincia del Chubut, en el Golfo San Jorge y en aguas adyacentes, y mayormente extraen individuos adultos (> 41 mm) (Góngora 2011). En la zona de jurisdicción nacional se encuentra el área de veda de juveniles de merluza, la cual es habilitada anualmente para la pesca de langostino.

En la pesquería del calamar común, existen temporadas de pesca y zonas habilitadas dentro de la Zona Económica Exclusiva de Argentina, con el fin de proteger a los juveniles de la especie. Esta especie presenta un ciclo de vida anual y desova en aguas someras para posteriormente migrar hacia el talud continental (Crespi-Abril *et al.* 2010). Es capturada en toda la plataforma Argentina mediante pesca de arrastre con redes de fondo durante el día y por buques poteros durante la noche mediante anzuelos específicos para calamares. Este tipo de método es sumamente selectivo y no presenta descarte pesquero. La pesquería del calamar patagónico se realiza en cercanía a las Islas Malvinas y también es realizada por temporadas (Brunetti *et al.* 1999).

La pesquería de anchoíta se desarrolla principalmente por encima de los 41°S, por este motivo es que en el gráfico de biomasa desembarcada se observan valores bajos (Fig. 4.9). La talla comercial de la anchoíta es mayor a los 14 cm (Cousseau & Perrotta 2000). Sin embargo, la anchoíta se distribuye desde los 24°S hasta los 48°S y desde aguas someras hasta fuera del talud continental y es una de las principales presas de varios mamíferos marinos y aves marinas de la Patagonia (Hansen 2004).

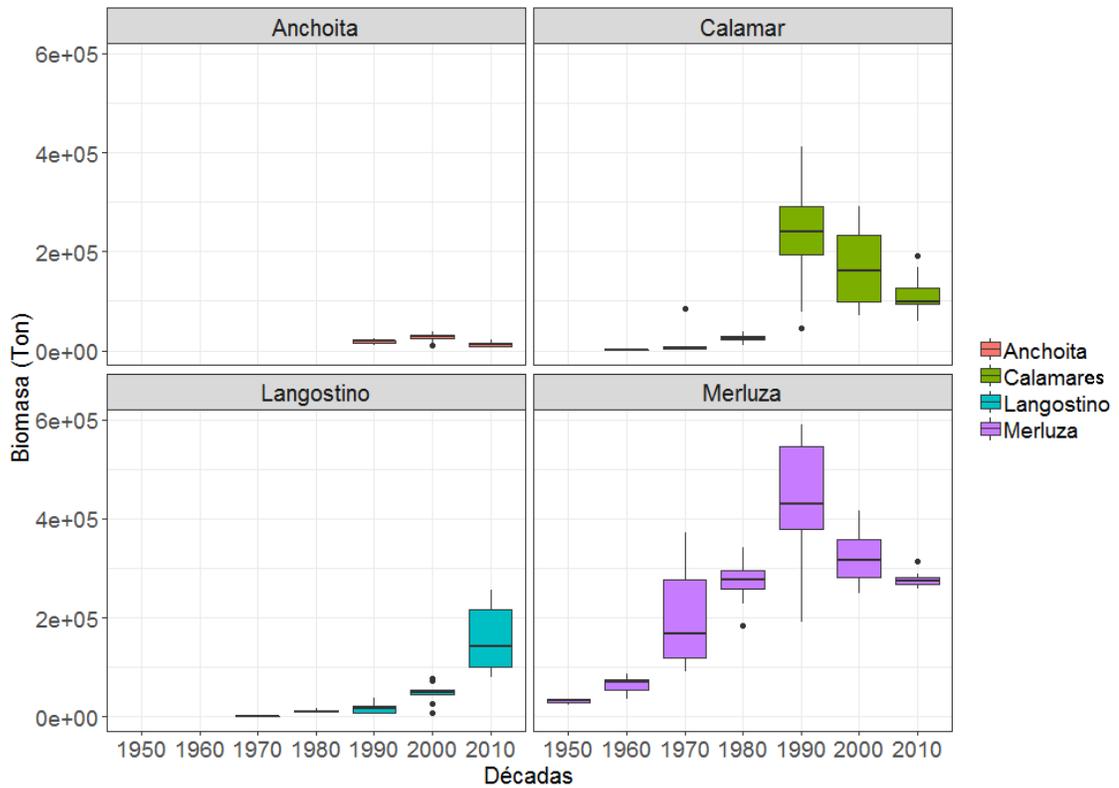
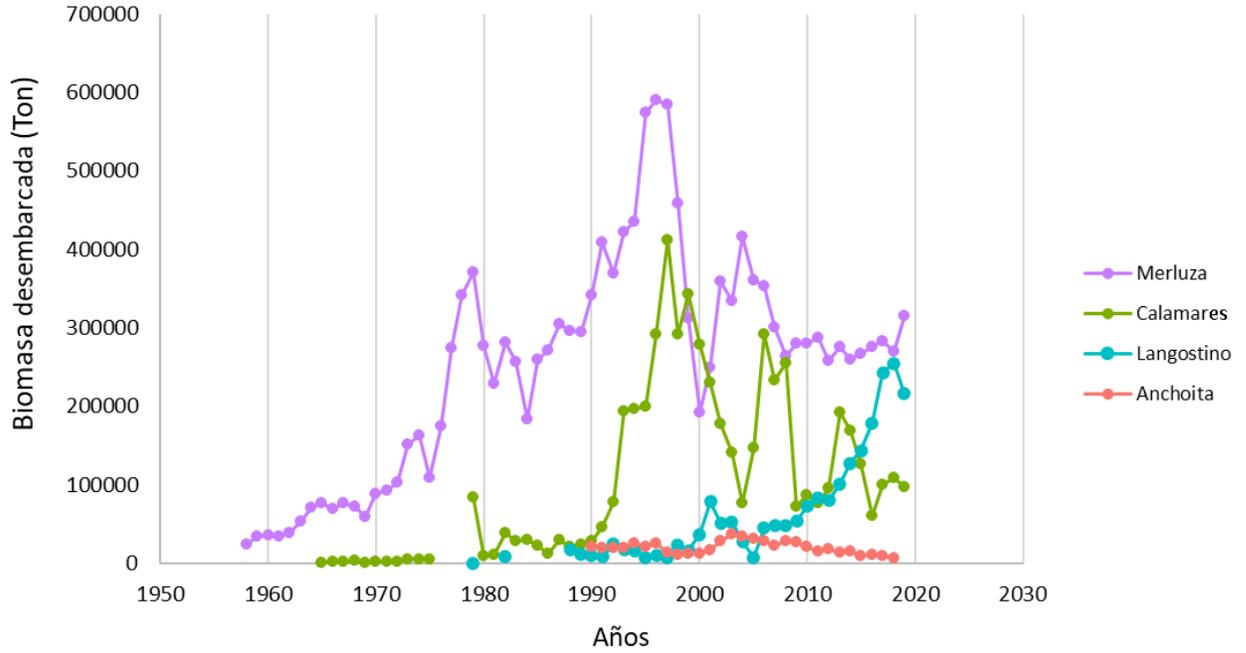


Figura 4.8: Arriba: Biomasa desembarcada (en toneladas) en puertos argentinos en función del tiempo de merluza (*Merluccius hubbsi*), calamares (*Illex argentinus* y *Loligo gahi*), langostino (*Pleoticus muelleri*) y anchoita (*Engraulis anchoita*). Abajo: Boxplots de la biomasa desembarcada (en toneladas) en puertos argentinos agrupadas por décadas, de

merluza (*Merluccius hubbsi*), calamares (*Illex argentinus* y *Loligo gahi*), langostino (*Pleoticus muelleri*) y anchoita (*Engraulis anchoita*).

### *Estrategia alimentaria*

En los cuatro períodos de tiempo se pudo observar una clara estrategia de alimentación típica de un predador generalista, en ambos sexos (Fig. 4.9 y 4.10). La mayoría de los puntos se ubicaron en la parte inferior izquierda del diagrama, lo que significa que las presas fueron consumidas de manera poco frecuente y en baja abundancia.

En los machos, en el período de tiempo 1981-1990 las principales presas fueron merluza, calamar común, calamar patagónico, nototenia y viuda (*Ilucoetes fimbriatus*) (Fig. 4.9). En la década del 90 la merluza representa el ítem presa más importante con una %FO cerca del 80% y %Pi del 50% aproximadamente. Seguido por la raneya, calamar patagónico, calamar común y pulpo colorado. En el período de tiempo 2001-2010 las principales presas fueron: merluza, calamar común, raneya, savorín, pampanito y pulpo colorado. En el último período de tiempo 2011-2020, la merluza también fue una de las presas con mayor %FO y %Pi, no se observó una importancia relativa alta de calamar patagónico ni de calamar común como si lo fueron en los períodos anteriores. Ganaron importancia en este período de tiempo las presas como el langostino, nototenia y abadejo. Cabe mencionar que la merluza fue el principal ítem presa en los 4 períodos consecutivos. Por otro lado, se pudo observar que no hubo cambios drásticos en los principales ítems presas entre períodos de tiempo. Las presas como merluza, calamar común, calamar patagónico, pampanito y savorín son presas demersal-pelágicas, mientras que la raneya, langostino, nototenia y abadejo son presas demersal-bentónicas. Mientras que la única presa bentónica con una importancia relativa pequeña es el pupo colorado.

En las hembras, se puede observar que los principales ítems presa, fueron cambiando la ubicación en el diagrama (Fig. 4.10). El punto turquesa representa a la presa pulpo colorado, un molusco bentónico que aparece con una frecuencia de ocurrencia alta y una abundancia específica media, lo que significa que aparece en la mayoría de los estómagos del período de tiempo 1981-1990. Esta presa fue disminuyendo progresivamente su frecuencia de ocurrencia a medida que transcurrió el tiempo. El punto rojo representa a la raneya, un pez demersal-bentónico que comenzó en la década del 80 con una frecuencia de ocurrencia muy baja, ubicándose en la zona izquierda del diagrama aumentando su frecuencia y su abundancia al pasar el tiempo, hasta ser una de las principales ítem presa en el período de tiempo 2011-2020. El punto amarillo correspondiente a la merluza un pez demersal-pelágico también presentaba una frecuencia y abundancia baja en la muestra en período 1981-1990 y a medida que fueron transcurriendo las décadas fue tomando importancia en la dieta de las hembras hasta alcanzar una frecuencia de ocurrencia del 55% y una abundancia del 45% en el período de tiempo 2011-2020, liderando una de las presas más importantes en la dieta de las hembras en este período de tiempo. El punto azul corresponde al calamar común, un molusco demersal-pelágico que aparece en la década del 80 con una frecuencia media y

baja abundancia y en la década del 90 y el 2000 tomó más importancia, manteniendo su frecuencia de ocurrencia y aumentando su abundancia. En la muestra correspondiente al período de tiempo 2011-2020 el calamar no formó parte de su dieta, y apareció como presa un crustáceo bentónico del género *Munida*.

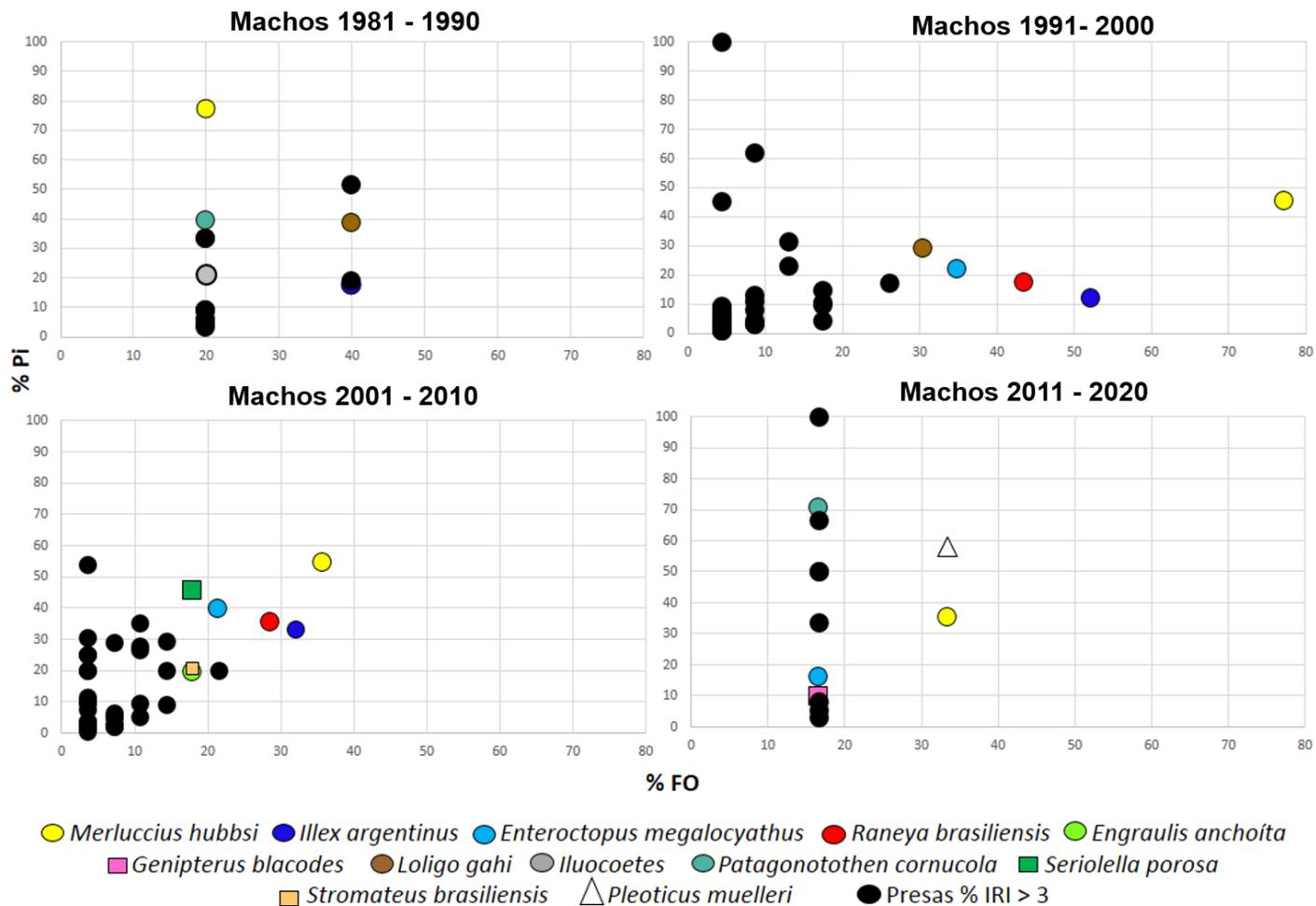


Figura 4.9: Representación gráfica de la estrategia de alimentación de los machos de *Otaria flavescens* en los distintos períodos de tiempo analizados. Los puntos de colores representan los principales ítems presa y los puntos negros son las presas que presentan IRI cercanos al 3%.

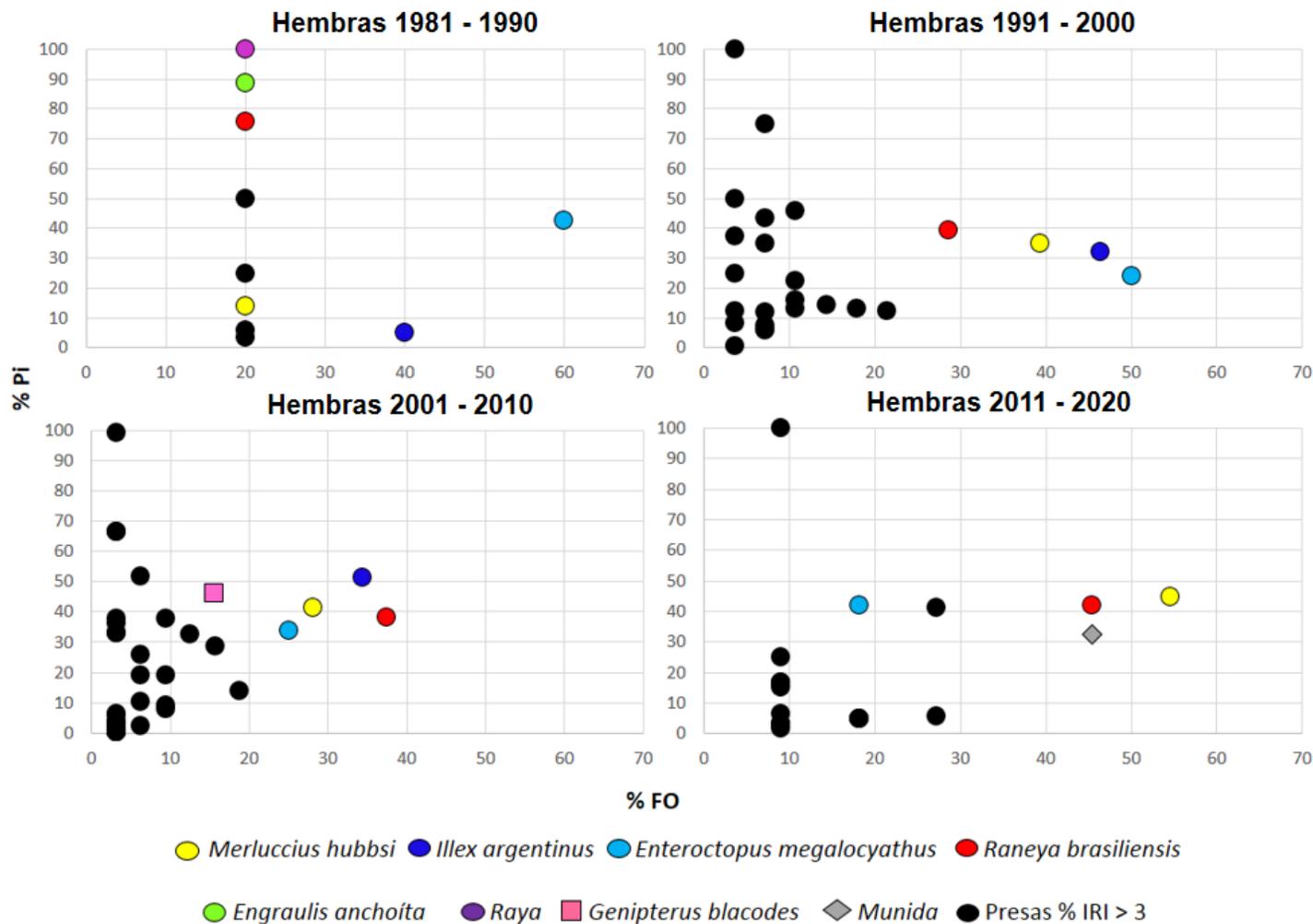


Figura 4.10: Representación gráfica de la estrategia de alimentación de las hembras de *Otaria flavescens* en los distintos períodos de tiempo analizados. Los puntos de colores representan los principales ítems presa y los puntos negros son las presas que presentan IRI cercanos al 3%.

## Discusión

Se identificaron 71 especies presa en los estómagos de machos y hembras de lobo marino común, confirmando su perfil de predador generalista y oportunista, hecho que también ha sido descrito por Koen Alonso *et al.* (2000) para la zona de estudio y por varios autores para todo el resto del área de su distribución (Vaz Ferreira 1982; Machado *et al.* 2020; Sarmiento *et al.* 2020). Específicamente en este estudio abarcamos un rango temporal de 4 décadas consecutivas de recolección de individuos muertos o capturados incidentalmente por pesquerías industriales, con el objetivo de analizar si la dieta del lobo marino común sufrió alguna modificación.

El presente estudio revela diferencias en la dieta entre ambos sexos, hecho que ha sido mencionado por Koen Alonso *et al.* 2000. La dieta de los machos no presentó cambios marcados en el transcurso del tiempo. En las 4 décadas analizadas el grupo ecológico predominante fue el demersal-pelágico y existió un predominio por el consumo de peces, luego de moluscos y por último de crustáceos. A su vez, se encontró que en las 4 décadas la principal presa consumida fue la merluza. En cuanto a las hembras, se observó que hubo cambios en la dieta en el transcurso del tiempo. En la década del 80 se observó que el grupo ecológico predominante fue el bentónico y sus principales presas fueron los moluscos (principalmente el pulpo colorado) y los peces bentónicos. El pulpo colorado se distribuye hasta los 220 m de profundidad (Re 1984), y las mayores abundancias se encuentran en fondos rocosos de aguas costeras. En la década del 90 se observó un aumento en el consumo de presas demersal-pelágicas y una disminución en el consumo de presas bentónicas, en comparación con la década del 80, de todas formas, la principal presa siguió siendo el pulpo colorado. En la década del 2000 y 2010 se observó que siguió disminuyendo el consumo de presas bentónicas y aumentó el consumo de presas demersal-pelágicas y demersal-bentónicas, siendo la principal presa la merluza. Estos cambios en la dieta en el transcurso del tiempo posiblemente estén relacionados con el aumento de la abundancia poblacional. Al aumentar la abundancia poblacional, aumenta la competencia intra-específica en las zonas aledañas a las colonias, donde forrajea principalmente las hembras (Koen Alonso *et al.* 2000; Riet-Sapriza *et al.* 2013; Baylis *et al.* 2016). Este hecho se vio reflejado en los contenidos estomacales de la década del 80 y 90 donde se encontraron en su mayoría, presas bentónicas, y al transcurrir el tiempo, como consecuencia del incremento poblacional, posiblemente se vieron obligadas a forrajear en sitios más alejados de la costa, donde se encuentran las presas demersal-pelágicas y demersal-bentónicas, como ser la merluza, la raneya y el calamar común. En la Figura 1.5 se puede observar cómo fue aumentando la abundancia poblacional en el transcurso del tiempo y a partir del año 2000 las tasas de incremento poblacional fueron disminuyendo y en las últimas dos décadas se observa que comenzó a disminuir la tasa de incremento poblacional, lo que llevaría a pensar que a partir de ese año la competencia intra-

específica comenzó a intensificarse, mostrando indicios de una regulación densodependiente.

Las diferencias en la dieta entre sexos están asociadas al uso diferencial de los recursos y a un comportamiento alimenticio diferente. Según Koen Alonso (2000) cada sexo podría definirse como una especie trófica diferente. Esta especie tiene la característica de presentar un marcado dimorfismo sexual, por lo tanto, cada sexo presenta características físicas muy diferentes que probablemente repercutan en su comportamiento alimenticio. Los resultados indicaron que las hembras presentaron cambios en la dieta en el transcurso del tiempo. Las hembras realizan viajes de alimentación de 3 días aproximadamente (Campagna *et al.* 2001). Este hecho está relacionado con el cuidado parental de su cría, el cual puede influir profundamente en su comportamiento, limitándoles la distancia de forrajeo y la duración de los viajes de alimentación (Cappozzo *et al.* 1991; Reyes & Crespo 1993; Drago *et al.* 2010b). Particularmente, durante la lactancia temprana los viajes de alimentación están profundamente limitados por la capacidad de ayuno de las crías (Riet-Sapriza *et al.* 2013). Por el contrario, los machos no presentan restricciones en sus viajes de alimentación y pueden alejarse más de la costa y sus viajes de alimentación suelen ser más variables (Reyes & Crespo 1993; Koen Alonso 1999; Wearmouth & Sims 2008; Baylis *et al.* 2016). Esta información, está respaldada con los resultados encontrados en el presente capítulo, en el que se encontró que en las 4 décadas analizadas los principales ítems presas fueron demersal-pelágicos, sugiriendo que los machos estarían alimentándose a mayor distancia de la costa que las hembras. Aparentemente, el aumento de la competencia intra-específica por el aumento de la abundancia poblacional no se vio reflejado en la dieta de los machos en las décadas analizadas, y posiblemente se deba a una mayor flexibilidad en su comportamiento alimenticio en comparación con las hembras, ya que los machos no tienen la restricción de volver a las colonias porque no exhiben cuidados parentales.

Nuestros resultados son congruentes con otros trabajos que encontraron cambios en la dieta del lobo marino común en el transcurso del tiempo (Zenteno *et al.* 2015; Drago *et al.* 2009). Zenteno y colaboradores (2015) observaron que en la actualidad los lobos marinos se alimentan a un nivel trófico más alto que durante el pasado, en la época del Holoceno. Sus presas presentan niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos en la actualidad que en el pasado. Además, en el presente, los lobos marinos se alimentan más de presas bentónicas en comparación con el pasado. Posiblemente este aumento en el nivel trófico esté relacionado con la disminución del tamaño poblacional y la disminución en la competencia intra-específica en comparación con el pasado (Zenteno *et al.* 2015). Drago y colaboradores (2009) observaron que el  $\delta^{13}\text{C}$  de muestras de hueso aumentó desde la década de 1940 (cuando comenzó la explotación) hasta la década de 1970, y luego disminuyó de manera constante, hasta la década del 2000. También encontraron una

disminución en el  $\delta^{15}\text{N}$  en las hembras desde la década de 1940 hasta la de 1970 y luego se estabilizó. Estos cambios indicaron un mayor consumo de presas bentónicas costeras desde la década de 1940 hasta la de 1970, cuando su abundancia poblacional era mínima producto de una intensa explotación y luego, aumentó el consumo de presas pelágicas desde la década de 1970 hasta la década del 2000 coincidiendo con el aumento en el tamaño poblacional. En la población de lobos marinos comunes de Chile se encontró que durante eventos climáticos extremos como El Niño, el lobo marino cambió su dieta y la ajustó a los recursos que estaban disponibles en el ambiente, esta situación les generó un estrés nutricional derivado de una mala nutrición, generando consecuencias en el crecimiento somático, las tasas de natalidad, mayor susceptibilidad a enfermedades y en muchos casos la muerte (Sielfeld *et al.* 2018).

Algunas presas del lobo marino común son especies blanco de la pesquería industrial en Argentina, como ser la merluza, el calamar patagónico, el calamar común, el langostino y la anchoíta (Brandhorst *et al.* 1974; Angelescu 1982; Angelescu & Prenski 1987; Nigmatullin 1989; Brunetti 1990; Bezzi & Dato 1995). Como se mencionó anteriormente, en la década del 70 ocurrió un importante crecimiento de la industria pesquera, dirigida principalmente a la merluza, al langostino y al calamar común (Crespo *et al.* 1997, 2012; Bezzi 2000; Bertolotti *et al.* 2001) (ver Fig. 4.9), produciendo en la década del 90 la mayor extracción de biomasa desembarcada de merluza, generando reducciones significativas de la biomasa total y reproductiva, causando en la década del 2000 la declinación de varios *stocks* debido a una sobre-explotación (Cordo 2004).

La pesquería de merluza extrae individuos adultos mayores a 35 cm, con el objetivo de proteger a los juveniles de la especie (Dato *et al.* 2003). La pesquería industrial de langostino extrae individuos adultos (> 41 mm) (Góngora 2011). La pesquería del calamar común y calamar patagónico, en su mayoría opera mediante buques poteros durante la noche y tiene la ventaja de ser un método sumamente selectivo que no presenta descarte pesquero y por lo general pescan individuos adultos lejos de la costa, que es donde se produce el desove. Y por último, la pesquería de anchoíta extrae individuos por encima de los 14 cm.

Particularmente la pesquería de merluza y langostino afectarían de dos maneras a la población de lobos marinos comunes. Por un lado, podrían competir por el principal recurso alimenticio y por otro, mediante las interacciones operacionales que ocurren cuando los pinnípedos entran en contacto con los barcos pesqueros y se producen las capturas incidentales, provocando la muerte de los mamíferos marinos (Lowry 1982; Northridge 1984). Sin embargo, hay muchas cosas por analizar de esta interacción. Un dato interesante acerca de la pesquería de merluza es que centra sus esfuerzos en capturar individuos adultos de merluza (mayores a 35 cm) (Otero *et al.* 1986; Aubone *et*

*al.* 1999) y en los estómagos de los lobos se encontraron tallas de individuos juveniles (menores a 35 cm) en las 4 décadas analizadas en ambos sexos, lo que llevaría a pensar que la pesquería no sería un competidor directo del lobo marino común ya que consumirían presas de diferentes tallas. Romero y colaboradores (2011), encontraron resultados similares en las colonias de lobos marinos comunes del Golfo San Matías. Otro dato relevante acerca de la pesquería industrial es que lanzan al mar grandes cantidades de descarte pesquero (Góngora *et al.* 2012). En un trabajo realizado en el año 2012 estimaron las toneladas de merluza descartada por la pesquería de merluza y de langostino. Ambas pesquerías descartan merluzas juveniles (i. e. < 35 cm) (Aubone 1999; Góngora *et al.* 2012). Los autores encontraron que la biomasa descartada era muy variable y presentaba rangos entre 15 y 104 toneladas de merluza juvenil en la pesquería de merluza, y entre 17 y 46 toneladas en la pesquería de langostino (Cordo 2004; Góngora 2011). Esta cantidad de descarte pesquero podría ser aprovechada por el lobo marino común y por otras especies del ecosistema marino, sin embargo, en el presente estudio no podemos asegurar que las merluzas consumidas por los lobos marinos son producto del descarte pesquero. Si ese fuera el caso, se esperaría que en los años de sobre-explotación pesquera, los lobos consumieran las mismas tallas del descarte pesquero y en las décadas donde la biomasa desembarcada fue menor, optaran por consumir una gama más amplia de tallas, sin embargo, eso no ocurrió, en todas las décadas consumieron el mismo rango de tallas. A pesar de que no encontramos solapamiento de las mismas tallas del recurso alimenticio, no implica que se mitigue la intensidad de la interacción (Harwood 1987), ya que posiblemente existan distintos efectos producidos en la red trófica y se vean afectadas varias especies (Yodzis 2000).

Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en las tallas de langostinos consumidos por los machos entre la década del 90 y la década del 2010, estas diferencias posiblemente estén relacionadas al tamaño muestral de las presas consumidas. La pesquería de langostino no presenta descarte pesquero de esa especie, con lo cual no se puede vincular estas diferencias al posible consumo de descarte pesquero. Lo mismo ocurre con las diferencias encontradas en las tallas consumidas de anchoítas por parte de las hembras.

Con respecto a la pesquería dirigida al calamar común, la talla comercial es de aproximadamente 15 cm del LDM (Brunetti *et al.* 1999). El calamar desova en aguas someras y las larvas migran hacia el talud continental mientras crecen y maduran sexualmente (Brunetti *et al.* 1999; Crespi-Abril *et al.* 2010). Este tipo de comportamiento implicaría que existan diferentes tallas de calamar en distintas áreas geográficas, por ende, los lobos marinos tendrían acceso a este recurso en gran parte de su área de forrajeo. En los estómagos de los lobos encontramos un rango de tallas de calamar muy amplio, que va desde los 5 cm hasta los 31 cm del LDM. A su vez, no se vieron diferencias en las tallas consumidas entre machos y hembras, ni tampoco encontramos diferencias entre las décadas analizadas. Lo cual nos indicaría que los machos y las hembras utilizarían el mismo recurso, independientemente de donde forrajeen. A su vez, estos resultados

sugerirían que existe un solapamiento entre la pesquería del calamar común y los lobos marinos, compitiendo por el mismo recurso. A pesar de la posible interacción por el consumo de las mismas tallas de calamares entre los lobos y la pesquería, no se observaron cambios en las tallas consumidas entre las distintas décadas analizadas. Se esperaba que en las décadas donde existió una mayor extracción de biomasa desembarcada de calamar (década del 90), no se encontraran tallas comerciales en los estómagos de los lobos, debido a una disminución en la abundancia de esa talla en el ambiente, sin embargo, esto no ocurrió. Según Lovrich (2014), en el océano existen cuatro especies blanco de la pesquería responsables del 75% de los desembarques pesqueros: merluza, calamar, langostino y merluza de cola, y en términos de biomasa, la merluza es el pez más abundante del Mar Argentino (Lovrich 2014). Por ende, es muy probable que la abundancia del recurso sea suficiente para ambos consumidores (lobos y pesquerías).

Con respecto al calamar patagónico fue consumido en un rango muy amplio (4-16 cm LDM), demostrando que el consumo de este calamar es bien oportunista y evidenciando que posiblemente exista solapamiento con la pesquería en las tallas más grandes (> 10 cm de LDM) (Hatfield 1996; Brunetti *et al.* 1999). Sin embargo, la pesquería industrial de *Loligo gahi*, se encuentra en inmediaciones de las Islas Malvinas, con lo cual en la zona de estudio *O. flavescens* no tendría interacción con esta pesquería (Hatfield 1996). El hecho de haber encontrado un rango de tallas tan amplio, posiblemente se deba al comportamiento migratorio del calamar patagónico, el mismo desova en aguas poco profundas y migra por la plataforma y el talud continental después de la eclosión, luego regresa a aguas poco profundas para desovar (Hatfield *et al.* 1990; Brunetti *et al.* 1999).

En base a estos resultados, podríamos pensar que la pesquería sería un indicador sesgado de la disponibilidad de presas en el ambiente, ya que en épocas en donde hubo menor extracción de biomasa desembarcada, los lobos seguían consumiendo las mismas tallas que cuando la biomasa desembarcada era mayor, demostrando que la sobre-explotación producida por la intensa actividad pesquera parece no haber afectado la dieta de los lobos marinos comunes. Lo que nos lleva a pensar, que por más que la biomasa desembarcada haya disminuido como producto de una disminución en la abundancia de esa presa en el ambiente (como es el caso de la merluza), posiblemente esa disminución no haya sido lo suficientemente intensa como para verla reflejada en la dieta de *O. flavescens*. Según Lovrich (2014) la merluza es el pez más abundante del Mar Argentino y es una de las principales presas de varias especies del ecosistema, por lo tanto, es probable que este recurso sea suficiente para mantener la demanda de varios depredadores (incluida la pesquería). Otro de los factores a tener en cuenta es que posiblemente las fluctuaciones en la biomasa desembarcada este más vinculada a una cuestión económica, que a cambios en la abundancia real de ese ítem presa en el ambiente.

Existen estudios en especies de condriictios patagónicos (raya hocicuda de cola corta y tiburón mielga) en los que se encontraron cambios en la dieta a lo largo del tiempo, relacionado con la disminución de la población de merluza en la década del 90 producto de la sobre-explotación (Koen Alonso *et al.* 2002; Buren 2004). A su vez, la sobre-explotación de merluza probablemente liberó un excedente de anchoíta que posiblemente haya sido aprovechado por pingüinos de Magallanes, lobos marinos de dos pelos y delfines oscuros (Saporiti *et al.* 2016). Las dos primeras especies aumentaron en número y ampliaron su rango de distribución (Carribero *et al.* 1995; Schiavini *et al.* 2005; Crespo *et al.* 2015). Sin embargo, en el lobo marino de dos pelos (*Arctocephalus australis*) no se observaron cambios importantes en la ecología trófica en aguas patagónicas durante las últimas tres décadas, evidenciado que esta especie presenta gran plasticidad para adaptarse a las perturbaciones producidas en el ecosistema marino (Vales *et al.* 2020), y demostrando que el desarrollo de la pesquería industrial tampoco parece haber afectado la ecología trófica de la población de lobos marinos de dos pelos de la región, a pesar de que la merluza también sea su principal presa (Vales *et al.* 2015, 2020).

Con respecto a la estrategia alimenticia, se observó que tanto machos como hembras, en las cuatro décadas analizadas, presentan características típicas de un predador generalista y oportunista. Los depredadores oportunistas consumen una gran variedad de presas y las eligen dependiendo de su disponibilidad en el ambiente (MacArthur *et al.* 1972; Machado *et al.* 2018). Particularmente las hembras, presentaron cambios de las principales presas pero conservaron el tipo de estrategia de alimentación oportunista igual que los machos, característica propia de la especie. Evidenciando que pueden realizar cambios en su dieta en base a la disponibilidad de recursos, haciéndolas menos vulnerables a los cambios en el ecosistema, contrariamente a lo que ocurre en un predador especialista (MacArthur *et al.* 1972). En otros sitios de la distribución de la especie se encontró que la misma presenta una gran plasticidad alimenticia (Zavalaga *et al.* 1998; Oliveira *et al.* 2008; Muñoz *et al.* 2011; Riet-Sapriza *et al.* 2013; Jarma *et al.* 2019; Sarmiento *et al.* 2020). En un estudio realizado en la región, se encontraron variaciones en la dieta de *O. flavescens* entre el Golfo San Matías y en el Golfo Nuevo, dos localidades que están separados por 250 km nada más (Jarma *et al.* 2019). Esta evidencia apoya la idea de que los lobos consumen en base a la disponibilidad de presas en el ambiente. Otro antecedente a menor escala son las diferencias encontradas mediante isotopos estables en las crías recién nacidas de *O. flavescens*, quienes fueron utilizadas como un indicador indirecto de la ecología alimentaria de sus madres, en distintas colonias del área de Península Valdés, en donde encontraron una gran plasticidad trófica individual por parte de las hembras (Grandi *et al.* 2020b).

A la luz de estos resultados se puede concluir que el carácter generalista y oportunista de *O. flavescens*, le permitió a la especie, poder amortiguar los cambios que

ocurrieron en la comunidad marina patagónica en los últimos 100 años. A su vez, evidenciamos que los machos de la especie soportan mejor las perturbaciones producidas en el ecosistema marino debido a su mayor capacidad de forrajeo, sin embargo en las hembras se observan cambios debido a que presentan restricciones o limitaciones en sus viajes de alimentación. Bajo este contexto, podemos concluir que existió un efecto de la denso-dependencia en la dieta de las hembras de *O. flavescens* en el transcurso del tiempo y que el lobo marino común puede ajustar sus preferencias dietéticas en base a los cambios en el ecosistema.

## Consideraciones finales

Los estudios de monitoreo a largo plazo en poblaciones silvestres que han sido explotadas comercialmente son esenciales para poder comprender en qué circunstancias ocurrieron ciertos procesos ecológicos. Existen cambios poblacionales que se pueden manifestar en un tiempo relativamente corto, como los parámetros denso-dependientes, pero para poder visualizarlo es necesario contar con la información previa recolectada durante varios años consecutivos. Un ejemplo claro, lo constituye, el *stock* de *Otaria flavescens* de Patagonia Argentina, el cual ha sido intensamente explotado y como consecuencia de ello, su población fue reducida a tan solo un 10% de su abundancia original. Esta especie cuenta con una base de datos de más de 40 años de seguimiento que permitió poder analizar un período de tiempo extenso.

En el *stock* de lobo marino común de Patagonia, se encontraron respuestas denso-dependientes en el crecimiento somático, el crecimiento de los dientes, el tamaño del cráneo y en la dieta. No todos los cambios denso-dependientes se producen al mismo tiempo, ya que cada estructura presenta un metabolismo diferente y las presiones ambientales las afectan de diferente medida. Es probable que primero se encuentren cambios en la dieta de los individuos, antes de evidenciar cambios en los parámetros vitales como la *EMS* y la fecundidad. El desarrollo sexual está estrechamente vinculado a las condiciones físicas de cada individuo y a la calidad nutricional de las presas que consuman.

En el presente trabajo no se encontraron cambios en la *EMS* ni en la fecundidad en el *stock* de *Otaria flavescens* de Patagonia. Estos resultados podrían sugerir que aún no ha transcurrido el tiempo suficiente como para evidenciar respuestas denso-dependientes en los parámetros analizados, o que la muestra de órganos reproductores analizados no estuvo suficientemente representada y por lo tanto no hayamos encontrado diferencias entre los períodos de tiempo examinados o bien que los parámetros reproductivos no estén afectados por denso-dependencia. Para observar cambios en los parámetros poblacionales en el transcurso del tiempo es necesario contar con un gran número de muestras y que además representen adecuadamente cada clase de edad. Esto es difícil de obtener en poblaciones silvestres ya que las estructuras blandas (como los órganos reproductores) son las primeras que entran en descomposición o son consumidas por especies carroñeras. Por este motivo, a pesar de la cantidad de años de colecta, no se pudo contar con una buena representación de cada clase de edad.

Las técnicas de morfometría geométrica utilizadas para analizar la forma y tamaño del cráneo, fueron novedosas y versátiles, ya que permitieron separar los componentes de forma, de los de tamaño, y generar así representaciones gráficas del objeto de estudio para una mayor visualización y comprensión de los cambios. Gracias a la metodología

empleada se pudo contestar con éxito la pregunta y demostrar los efectos denso-dependientes en la morfometría del cráneo.

La metodología para la determinación de la edad fue realizada siguiendo el protocolo propuesto por Crespo y colaboradores (1994b). La medición del ancho de los GLGs fue llevada a cabo de manera exitosa ya que encontramos cambios denso-dependientes en estructuras duras con ~100 años de antigüedad que presentan un alto grado de conservación a la intemperie. Los dientes guardan información de la historia de vida de los individuos y son una excelente herramienta para analizar cambios en generaciones pasadas.

Las tendencias estimadas a partir de los censos realizados permiten monitorear a la especie en el transcurso del tiempo, dándole solidez a los resultados encontrados y evidenciando que el crecimiento poblacional de la especie evidencia los efectos denso-dependientes. Esto también podría ser un indicio de que el *stock* se encuentra cerca de una nueva capacidad de carga en un ecosistema completamente modificado.

Los resultados obtenidos permiten concluir que las hembras fueron las que respondieron de manera más rápida a los cambios en la abundancia poblacional experimentada por la especie, tanto en el tamaño del cráneo como en la dieta. Las hembras reflejaron un mayor cambio en comparación con los machos, debido a la demanda en el cuidado parental que presentan. A su vez, se pudo concluir que el carácter generalista y oportunista de *O. flavescens*, le permitió a la especie, poder amortiguar los cambios que ocurrieron en la comunidad marina patagónica en los últimos 100 años.

Consideramos que la información encontrada, sobre la composición de la dieta, el uso del hábitat, los parámetros vitales y el crecimiento somático son indispensables para conocer la historia de vida de la población y analizar más profundamente los factores más relevantes que afectaron, afectan y posiblemente afectarán la recuperación de *Otaria flavescens* de Patagonia Argentina. Además, los resultados encontrados permiten evaluar las consecuencias que genera la explotación desmedida de los recursos naturales. El establecimiento de planes de manejo y conservación, necesitan indefectiblemente el conocimiento básico de la especie objetivo y de las especies que interaccionan con ella, para evaluar previamente los posibles impactos que podrían generarse en el ecosistema marino, con el fin de realizar una correcta gestión de las poblaciones explotadas.

## Bibliografía

- Abrams, P. A., Menge, B. A., Mittelbach, G. G., Spiller, D. A. & Yodzis, P., 1996. *The role of indirect effects in food webs Food webs*. Springer, 371-395.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E., 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71(1):5-16.
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M. & Staldvik, F., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48(4):607-614.
- Andersen, M., Hjelset, A., Gjertz, I., Lydersen, C. & Gulliksen, B., 1999. Growth, age at sexual maturity and condition in bearded seals (*Erignathus barbatus*) from Svalbard, Norway. *Polar Biology* 21(3):179-185.
- Andrews, H. P., Snee, R. D., & Sarner, M. H. (1980). Graphical display of means. *The American Statistician*, 34(4): 195-199.
- Angelescu, V., 1982. Ecología trófica de la anchoíta del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°5:194-223.
- Angelescu, V. & Prenski, L., 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Pt. 2: Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°5 61- 205.
- Ashmole, N. P., 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103(3):458-473.
- Aubone, A., Bezzi, S., Castrucci, R., Dato, C., Ibáñez, P., & Hirsuta, G., 1999. Merluza (*Merluccius hubbsi*). Diagnóstico de los recursos pesqueros de la República Argentina: 1999 [CD-ROM], Mar del Plata, Argentina.
- Bartholomew, G. A., 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution* (24):546-559.
- Bastida, R., 1963. Algo sobre los carnívoros marinos. *Revista Diana*. Buenos Aires, 45.
- Baylis, A., Orben, R., Costa, D., Arnould, J. & Staniland, I., 2016. Sexual segregation in habitat use is smaller than expected in a highly dimorphic marine predator, the southern sea lion. *Marine Ecology Progress Series* 554:201-211.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R., 1986. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.

- Bekkby, T. & Bjørge, A., 2000. Diving behaviour of harbour seal *Phoca vitulina* pups from nursing to independent feeding. *Journal of Sea Research* 44(3-4):267-275.
- Bengtson, J., 1988. Long-term trends in the foraging patterns of female Antarctic fur seals at South Georgia. *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer, 286-291.
- Bengtson, J. L. & Siniff, D. B., 1981. Reproductive aspects of female crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) along the Antarctic Peninsula. *Canadian Journal of Zoology* 59(1):92-102.
- Benson, A. J. & Trites, A. W., 2002. Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean. *Fish and Fisheries* 3(2):95-113.
- Bertolotti, M. I., Verazay, G. A., Errazti, E., Pagani, A. N., Buono, J. J. & Akselman, R., 2001. Flota pesquera argentina. Evolución durante el período 1960-1998, con actualización al 2000. *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros* 3:9-53.
- Beverton, R., 1985. Analysis of marine mammal-fisheries interactions. *Marine Mammals and Fisheries* (1):3-33.
- Bezzi, S. I., 2000. Síntesis de las evaluaciones y sugerencias de manejo efectuadas sobre el recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) entre el año 1986 y mayo de 1997. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N°30: 1-7*.
- Bezzi, S. I. & Dato, C. V., 1995. Conocimiento biológico pesquero del recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) y su pesquería en la República Argentina. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP) N°4: 1-52*.
- Boltovskoy, D., 1999. *Radiolaria polycystina*. *South Atlantic Zooplankton* 1:149-212.
- Bonner, W. N., 1982. *Seals and man: a study of interactions*. University of Washington Press.
- Bonner, W. N., 1986. Seals in the human environment. *Ambio* 15:173-176.
- Bookstein, F. L., 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge University Press*.
- Boschi, E. E., 1989. Biología pesquera del langostino del litoral patagónico de Argentina (*Pleoticus muelleri*). *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)*, 646:71.
- Boschi, E. E., Fischbach, C. E. & Iorio, M. I., 1992. *Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina*. Frente Marítimo, 10 Sec.A: 7-94.
- Bow, J. M. & Purday, C., 1966. A method of preparing sperm whale teeth for age determination. *Nature* 210(5034):437-438.

- Bowen, W. D., Capstick, C. K. & Sergeant, D. E., 1981. Temporal changes in the reproductive potential of female harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38(5):495-503.
- Boyd, I. & Roberts, J., 1993. Tooth growth in male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia: an indicator of long-term growth history. *Journal of Zoology* 229(2):177-190.
- Brandhorst, W., JP, C., MB, C. & DA, C., 1974. Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. VIII. Desove, crecimiento, mortalidad y estructura de la población. *Physis Sec. A* 33(86):37-58.
- Brunetti, N. E., 1990. Evolución de la pesquería de *Illex argentinus* (Castellanos, 1960). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), 1-19.
- Brunetti, N. E., Ivanovic, M. L. & Sakai, M., 1999. Calamares de importancia comercial en Argentina. Biología, distribución, pesquerías y muestreo biológico. *AquaDocs*
- Brunner, S., Bryden, M. M. & Shaughnessy, P. D., 2004. Cranial ontogeny of otariid seals. *Systematics and Biodiversity* 2(1):83-110.
- Bryden, M., 1968. Control of growth in two populations of elephant seals. *Nature* 217(5134):1106-1108.
- Buren, A. D., 2004. Dieta de la raya picuda, *Dipturus chilensis*, en aguas del norte y centro de Patagonia durante el período 2000—2001. Tesis de grado, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R., 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33(2):261-304.
- Campagna, C., 1985. The breeding cycle of the southern sea lion, *Otaria byronia*. *Marine Mammal Science* 1(3):210-218.
- Campagna, C. & Capozzo, H., 1986. Extinción: una historia trágica. *Revista de la Fundación Vida Silvestre* 5(19):14-21.
- Campagna, C. & Le Boeuf, B. J., 1988. Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behaviour* 104(3-4):233-261.
- Campagna, C., Le Boeuf, B. J. & Cappozzo, H. L., 1988. Group raids: a mating strategy of male southern sea lions. *Behaviour* 105(3-4):224-248.
- Campagna, C., Bisioli, C., Quintana, F., Perez, F. & Vila, A., 1992. Group breeding in sea lions: pups survive better in colonies. *Animal Behaviour* 43(4):541-548.

- 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.
- Campagna, C., Boeuf, B. L. & Bisioli, C., 2021. Mating Games and Raiding Parties in Southern Sea Lions. *Ethology and Behavioral Ecology of Otariids and the Odobenid*. (Campagna & Harcourt eds), Springer, 183-203.
- Cappozzo, L., 2000. Comportamiento reproductivo del lobo marino sudamericano. *AquaDocs*.
- Cappozzo, H. L., Campagna, C. & Monserrat, J., 1991. Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Marine Mammal Science* 7(4):385-394.
- Carrara, I. S., 1952. Lobos marinos, pingüinos y guaneras, de las costas del litoral marítimo e islas adyacentes de la República Argentina. *Facultad de ciencia veterinarias, Universidad Nacional de La Plata, 1-16*.
- Carribero, A., Pérez, D. & Yorio, P., 1995. Actualización del estado poblacional del pingüino patagónico *Spheniscus magellanicus* en Península Valdés, Chubut, Argentina. *El Hornero* 14(01y02):033-037.
- Cassini, M. & Fernández-Juricic, E., 2003. Costs and benefits of joining South American sea lion breeding groups: testing the assumptions of a model of female breeding dispersion. *Canadian Journal of Zoology* 81(7):1154-1160.
- Castley, J., Cockcroft, V. & Kerley, G., 1991. A note on the stomach contents of fur seals *Arctocephalus pusillus pusillus* beached on the south-east coast of South Africa. *South African Journal of Marine Science* 11(1):573-577.
- Caughley, G., 1977. *Analysis of vertebrate populations*. (John Wiley & Sons Chichester eds), New York, Brisbane, Toronto.
- Clarke, M., 1962. The identification of cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 8:419-480.
- Clarke, M. R., 1980. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the southern hemisphere and their bearing on sperm whale biology. *Discovery Reports* 37:324.
- Clarke, M. R., 1986. *A handbook for the identification of cephalopod beaks*, V273. Clarendon Press Oxford.
- Clinton, W. L. & Le Boeuf, B. J., 1993. Sexual selection's effects on male life history and the pattern of male mortality. *Ecology* 74(6):1884-1892.

- Committee on Marine Mammals, 1967. Standard measurements of seals. *Journal of Mammalogy* (48):459-462.
- Constable, A., 2006. Setting management goals using information from predators. *Conservation Biology*. (12):324-346.
- Contreras Von Meyer, F., Bartheld Villagra, J. L., Moreno Gómez, F., Torres, J. P. & Montecinos, M., 2014. Cuantificación poblacional de lobo marino común (*Otaria flavescens*) en el litoral de la XV, I y II Regiones. Informe Final Proyecto 2012-6-FAP-1, 86.
- Cordo, H., 2004. Evaluación del estado del efectivo sur de 41°S de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y estimación de la captura biológicamente aceptable correspondiente al año 2004. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°17/04.
- 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.
- Costa, D. P., 1991. Reproductive and foraging energetics of pinnipeds: implications for life history patterns. *The behaviour of pinnipeds*. American Zoologist, (31):111-130.
- Costello, M., 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36(2):261-263.
- Cousseau, M. B. & Perrotta, R. G., 2000. Peces marinos de Argentina: biología, distribución, pesca. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina.
- Crespi-Abril, A., Dellatorre, F. & Barón, P., 2010. On the presence of *Illex argentinus* (Castellanos, 1960) (Cephalopoda: Ommastrephidae), paralarvae and juveniles in near-shore waters of Nuevo Gulf, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research* 38(2):297-301.
- Crespo, E. A., 1984. Dimorfismo sexual en los dientes caninos y en los cráneos del lobo marino del sur, *Otaria flavescens* (Pinnipedia, Otariidae). *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 13(25):245-254.
- Crespo, E. A., 1988. Dinámica poblacional del lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), en el norte del Litoral Patagónico. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Crespo, E. A. & Hall, M. A., 2002. Interactions between aquatic mammals and humans in the context of ecosystem management. En: *Marine Mammals: Biology and Conservation*. (Evans & Raga eds). Springer, 463-490.

- Crespo, E. A. & Pedraza, S. N., 1991. Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el litoral norpatagónico. *Ecología Austral* 1(02):087-095.
- Crespo, E., Corcuera, J. & López Cazorla, A., 1994a. Interactions between marine mammals and fisheries in some coastal fishing areas of Argentina. *Report of the International Whaling Commission* (Special Issue 15):269-281.
- Crespo, E., Schiavini, A., Pérez Macri, G., Reyes, L. & Dans, S., 1994b. Estudios sobre determinación de edad en mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental. *IV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur*:31-55.
- Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Dans, S. L., Koen Alonso, M., Reyes, L. M., García, N. A., Coscarella, M. & Schiavini, A. C., 1997. Direct and indirect effects of the high seas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central Patagonian coast. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 22:189-207.
- Crespo, E. A., Lewis, M. N. & Campagna, C., 2007. Mamíferos marinos: pinnípedos y cetáceos. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros* 5:127-150.
- Crespo, E., Oliva, D., Dans, S. & Sepúlveda, M., 2012. *Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución*. Editorial Universidad de Valparaíso, Valparaíso, Chile.
- Crespo, E. A., Schiavini, A. C., García, N. A., Franco-Trecu, V., Goodall, R. N. P., Rodríguez, D., Stenghel Morgante, J. & de Oliveira, L. R., 2015. Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. *Marine Mammal Science* 31(3):866-890.
- Crespo, E. A., Oliveira, L. R. d. & Sepúlveda, M., 2021. South American sea lion (*Otaria flavescens*, Shaw 1800). *Ecology and conservation of pinnipeds in Latin America*. (Heckel & Scharamm eds), Springer, 93-118.
- Crespo, E.A. 2022. *Long-term population trends of Patagonian marine mammals and their ecosystem interactions in the context of climate change*. Chapter 9 in: Global change in Atlantic coastal Patagonian ecosystems: A journey through time. (Helbling, Narvarte, González & Villafañe eds). Springer Nature, Serie: Natural and Social Sciences of Patagonia.
- Croxall, J. P., 1992. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 338(1285):319-328.
- Cullen, T. M., Fraser, D., Rybczynski, N. & Schröder-Adams, C., 2014. Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in Pinnipedia. *Evolution* 68(5):1469-1484.

- Chapman, D., 1964. A critical study of Pribilof fur seal population estimates. *Fishery Bulletin* 63(3):657-669.
- Chilvers, B. L., Wilkinson, I. S., Duignan, P. J. & Gemmell, N. J., 2005. Summer foraging areas for lactating New Zealand sea lions *Phocarctos hookeri*. *Marine Ecology Progress Series* 304:235-247.
- Chilvers, B., Wilkinson, I., Duignan, P. & Gemmell, N., 2006. Diving to extremes: are New Zealand sea lions (*Phocarctos hookeri*) pushing their limits in a marginal habitat? *Journal of Zoology* 269(2):233-240.
- Dans, S. L., Koen Alonso, M., Crespo, E. A., Pedraza, S. N. & García, N., 2003. Interactions between marine mammals and high seas fisheries in Patagonia: an integrated approach. *Marine mammals: fisheries, tourism and management issues*. (Gales, Hindell, Kirkwood eds), CSIRO Publishing, Collingwood, 100-115.
- Dans, S. L., Crespo, E. A., Pedraza, S. N. & Koen Alonso, M., 2004. Recovery of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) population in northern Patagonia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(9):1681-1690.
- Dato, C. V., Villarino, M. F. & Cañete, G. R., 2003. Dinámica de la flota comercial argentina dirigida a la pesquería de merluza (*Merluccius hubbsi*) en el Mar Argentino. Período 1990-1997. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°53.
- De la Garza, J. & Fischbach, C., 2009. Obtención de índices de mortalidad y tasas de explotación del langostino (*Pleoticus muelleri*) en las temporadas de pesca 1992-2008 a partir de datos de producción y desembarques. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°63:1-16.
- Dellabianca, N. A., Hohn, A. A., Goodall, R. N. P., Pousa, J. L., MacLeod, C. D. & Lima, M., 2012. Influence of climate oscillations on dentinal deposition in teeth of Commerson's dolphin. *Global Change Biology* 18(8):2477-2486.
- DeMaster, D. P., 1984. Review of techniques used to estimate the average age at attainment of sexual maturity in marine mammals. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue* (6):175-179.
- Dhondt, A. A., 1988. Carrying capacity: a confusing concept. *ACTA OECOL (OECOL GEN)* 9(4):337-346.
- Doidge, D., Croxall, J. & Baker, J., 1984. Density-dependent pup mortality in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at South Georgia. *Journal of Zoology* 202(3):449-460.
- 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.

- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E. A., Grandi, M. F. & Aguilar, A., 2010a. Reduction of skull size in South American sea lions reveals density-dependent growth during population recovery. *Marine Ecology Progress Series* 420:253-261.
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E. A., García, N., Ameghino, S. & Aguilar, A., 2010b. Change in the foraging strategy of female South American sea lions (Carnivora: Pinnipedia) after parturition. *Scientia Marina* 74(3):589-598.
- Drago, M., Cardona, L., García, N., Ameghino, S. & Aguilar, A., 2011. Influence of colony size on pup fitness and survival in South American sea lions. *Marine Mammal Science* 27(1):167-181.
- Dulvy, N. K., Metcalfe, J. D., Glanville, J., Pawson, M. G. & Reynolds, J. D., 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conservation Biology* 14(1):283-293.
- Efron, B., 1979. Computers and the theory of statistics: thinking the unthinkable. *SIAM Review* 21(4):460-480.
- Etnier, M. A., 2004. Reevaluating evidence of density-dependent growth in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) based on measurements of archived skeletal specimens. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(9):1616-1626.
- Feijoo, M., Lessa, E. P., Loizaga de Castro, R., & Crespo, E. A., 2011. Mitochondrial and microsatellite assessment of population structure of South American sea lion (*Otaria flavescens*) in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Biology* 158(8): 1857-1867.
- Ferrari, M. A., Campagna, C., Condit, R. & Lewis, M. N., 2013. The founding of a southern elephant seal colony. *Marine Mammal Science* 29(3):407-423.
- Fischbach, C., Bertuche, D. & De la Garza, J., 2009. Identificación pragmática de períodos críticos en la abundancia de langostino patagónico, 1992-2008. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)* N°19: 1-15.
- Fowler, C. W., 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62(3):602-610.
- Fowler, C. W., 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. *Current Mammalogy*, (Genoways eds), Springer, 401-441.
- Fowler, C. W., 1990. Density dependence in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Marine Mammal Science* 6(3):171-195.
- Franco-Trecu, V., Drago, M., Baladán, C., García-Olazábal, M. D., Crespo, E. A., Cardona, L. & Inchausti, P., 2015. Postharvesting population dynamics of the South American

- sea lion (*Otaria byronia*) in the southwestern Atlantic. *Marine Mammal Science* 31(3):963-978.
- Frie, A. K., Potelov, V. A., Kingsley, M. C. & Haug, T., 2003. Trends in age-at-maturity and growth parameters of female Northeast Atlantic harp seals, *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777). *ICES Journal of Marine Science* 60(5):1018-1032.
- Frisch, R. E. & McArthur, J. W., 1974. Menstrual cycles: fatness as a determinant of minimum weight for height necessary for their maintenance or onset. *Science* 185(4155):949-951.
- Gambell, R., 1976. World whale stocks. *Mammal Review* 6(1):41-53.
- George-Nascimento, M., Bustamante, R. & Oyarzun, C., 1985. Feeding ecology of the South American sea lion *Otaria flavescens*: Food contents and food selectivity. *Marine Ecology Progress Series* 21(1):135-143.
- Gerber, L. R. & Hilborn, R., 2001. Catastrophic events and recovery from low densities in populations of otariids: implications for risk of extinction. *Mammal Review* 31(2):131-150.
- Gislason, H., Sinclair, M., Sainsbury, K. & O'boyle, R., 2000. Symposium overview: incorporating ecosystem objectives within fisheries management. *ICES Journal of Marine Science* 57(3):468-475.
- Godoy, J., 1963. *Inventario de la fauna exótica existente en la Argentina. Fauna Silvestre, Evaluación de los Recursos Naturales*. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires.
- Goetz, S., Wolff, M., Stotz, W. & Villegas, M. J., 2008. Interactions between the South American sea lion (*Otaria flavescens*) and the artisanal fishery off Coquimbo, northern Chile. *ICES Journal of Marine Science* 65(9):1739-1746.
- Góngora, M., 2011. Dinámica y manejo de la captura incidental de peces en la pesquería del langostino patagónico (*Pleoticus Muelleri*). Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue.
- Góngora, M. E., González-Zevallos, D., Pettovello, A. & Mendía, L., 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40(1):1-11.
- Goodall, C., 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 53(2):285-321.
- Gosztanyi, A. E. & Kuba, L., 1996. Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. *Informe Técnico: Plan de Manejo integrado de la zona costera patagónica*. Fundación Patagonia Natural.

- Grandi, M., 2010. Dinámica poblacional y cambios estructurales en una población en crecimiento de lobo marino común, *Otaria flavescens*, del litoral norpatagónico. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Grandi, M. F., Crespo, E. A. & Dans, S. L., 2009. Informe del relevamiento de los apostaderos de lobos marinos de un pelo, *Otaria flavescens*, del norte de Chubut durante enero de 2009. Informe Técnico presentado ante el Organismo Provincial de Turismo, Secretaría de Turismo y Áreas Protegidas de la Provincia del Chubut.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., García, N. A. & Crespo, E. A., 2010. Growth and age at sexual maturity of South American sea lions. *Mammalian Biology* 75(5):427-436.
- Grandi, M. F., Crespo, E. A., & Dans, S. L., 2016a. Anembryonic gestation in wild South American sea lion, *Otaria flavescens*. *Anatomia, histologia, embryologia* 45(5): 405-408.
- Grandi, M. F., Dans, S. L. & Crespo, E. A., 2016b. Improvement in survivorship: the key for population recovery? *Zoological Studies* (55):1-17.
- Grandi, M. F., Vales, D. G., Heredia F., Sosa Drouville A., D'Agostino V., Milano V., Pollicelli A. & Crespo E. A., 2020a. Informe del relevamiento de los apostaderos de lobos marinos comunes, *Otaria flavescens*, del norte de Chubut durante enero de 2020. Informe Técnico presentado ante el Organismo Provincial de Turismo, Secretaría de Turismo y Áreas Protegidas de la Provincia del Chubut.
- Grandi, M. F., Vales, D. G., Crespo, E. A. & Loizaga, R., 2020b. Variation in trophic resources in female South American sea lions at a small geographic scale. *Marine Mammal Science* 37(1):314-327.
- Gulland, J., 1986. Marine mammal-fisheries interactions. *Ambio Stockholm* 15(3):152-154.
- Guttman, L., 1954. Some necessary conditions for common-factor analysis. *Psychometrika* 19(2):149-161.
- Hall, A. J., Mackey, B., Kershaw, J. L. & Thompson, P., 2019. Age-length relationships in UK harbour seals during a period of population decline. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 29:61-70.
- Hamilton, J., 1934. The southern sea lion, *Otaria byronia* (de Blainville). Cambridge University Press.
- Hamilton, J. E., 1939. A second report on the southern sea lion, *Otaria byronia* (de Blainville). Cambridge University Press.
- Hammond, P. S., Francis, T. B., Heinemann, D., Long, K. J., Moore, J. E., Punt, A. E., Reeves, R. R., Sepúlveda, M., Sigurðsson, G. M. & Siple, M. C., 2021. Estimating the abundance of marine mammal populations. *Frontiers in Marine Science*, 8:1-27.

- Hansen, J. E., 2004. Anchoíta (*Engraulis anchoita*). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros* 4:101-115.
- Hanson, N. N., Wurster, C. M., Bird, M. I., Reid, K. & Boyd, I. L., 2009. Intrinsic and extrinsic forcing in life histories: patterns of growth and stable isotopes in male Antarctic fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series* 388:263-272.
- Harrison, R. J., Matthews, L. H. & Roberts, J. M., 1952. Reproduction in some Pinnipedia. *The Transactions of the Zoological Society of London* 27(5):437-540.
- Harwood, J., 1987. Competition between seals and fisheries. *Science Progress* (71):429-437.
- Hatfield, E. M., 1996. Towards resolving multiple recruitment into loliginid fisheries: *Loligo gahi* in the Falkland Islands fishery. *ICES Journal of Marine Science* 53(3):565-575.
- Hatfield, E., Rodhouse, P. & Porebski, J., 1990. Demography and distribution of the Patagonian squid (*Loligo gahi* d'Orbigny) during the austral winter. *ICES Journal of Marine Science* 46(3):306-312.
- Hecht, T., 1971. A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. *African Journal of Antarctic Research* 4:17- 87.
- Heredia, F. M., Sosa Drouville, A., Srur, A. M., Crespo, E. A. & Grandi, M. F., 2021. Climate anomalies influence tooth growth patterns of South American sea lion. *Marine Mammal Science*, (1):1-15.
- Hixon, M. A. & Webster, M. S., 2002. Density dependence in reef fish populations. Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. (Sale eds), Academic Press, San Diego, California, USA 303-325.
- Hohn, A. A., Chivers, S. J. & Barlow, J., 1985. Reproductive maturity and seasonality of male spotted dolphins, *Stenella attenuata*, in the eastern tropical Pacific. *Marine Mammal Science* 1(4):273-293.
- Horning, M. & Trillmich, F., 1997. Ontogeny of diving behaviour in the Galapagos fur seal. *Behaviour* 134(15-16):1211-1257.
- Howarth, L. M., Roberts, C. M., Thurstan, R. H. & Stewart, B. D., 2014. The unintended consequences of simplifying the sea: making the case for complexity. *Fish and Fisheries* 15(4):690-711.
- Hückstädt, L. & Antezana, T., 2006. The diet of *Otaria flavescens* in Chile: what do we know. *Sea lions of the world. En ) Sea Lions of the World*, (Trites, Atkinson, Demaster, Fritz, Gelatt, Rea & Wynne eds). Alaska Sea Grant College Program, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, USA:83-97.

- Hückstädt, L. A., Tift, M. S., Riet-Sapriza, F., Franco-Trecu, V., Baylis, A. M., Orben, R. A., Arnould, J. P., Sepúlveda, M., Santos-Carvallo, M. & Burns, J. M., 2016. Regional variability in diving physiology and behavior in a widely distributed air-breathing marine predator, the South American sea lion (*Otaria byronia*). *Journal of Experimental Biology* 219(15):2320-2330.
- Hyslop, E., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17(4):411-429.
- Innes, S., Lavigne, D., Earle, W. & Kovacs, K., 1987. Feeding rates of seals and whales. *The Journal of Animal Ecology* (56):115-130.
- Jackson, D. A., 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74(8):2204-2214.
- 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.
- Kasuya, T. 1972. Growth and reproduction of *Stenella coeruleoalba* based on the age determination by means of dentinal growth layers. *Scientific Reports of the Whales Research institute* 24:57-79.
- Kasuya, T. & Marsh, H., 1984. Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. *Report of the International Whaling Commission Special Issue* 6:259-310.
- Klevezal, G. A., Mina, M. V. & Oreshkin, A., 1996. *Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history*. A. Balkema Publishers. London.
- Klingenberg, C. P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11(2):353-357.
- Knox, T. C., Stuart-Williams, H., Warneke, R. M., Hoskins, A. J. & Arnould, J. P., 2014. Analysis of growth and stable isotopes in teeth of male Australian fur seals reveals interannual variability in prey resources. *Marine Mammal Science* 30(2):763-781.
- Koen Alonso, M., 1999. Estudio comparado de la alimentación entre algunos predadores de alto nivel trófico de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia. Tesis doctoral, Facultad de ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires.

- Koen Alonso, M. & Yodzis, P., 2005. Multispecies modelling of some components of the marine community of northern and central Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(7):1490-1512.
- Koen Alonso, M., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Garcia, N. A. & Coscarella, M. A., 2000. Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98:250–263.
- Koen Alonso, M., Crespo, E. A., García, N. A., Pedraza, S. N., Mariotti, P. A. & Mora, N. J., 2002. Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. *Environmental Biology of Fishes* 63(2):193-202.
- Lande, R., 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142(6):911-927.
- Laws, R., 1952. A new method of age determination for mammals. *Nature* 169(4310):972-973.
- Laws, R., 1953. The seals of the Falkland Islands and Dependencies. *Oryx* 2(2):87-97.
- Laws, R. M., 1956. Growth and sexual maturity in aquatic mammals. *Nature* 178:193-194.
- Laws, R., 1959. Accelerated growth in seals, with special reference to the Phocidae. *Norsk Hvalfangst-tidende* 9:425-452.
- Laws, R. M., 1962. Age determination of Pinnipedia with special reference to growth layers in the teeth. *Z Saugetierkunde* 27:129-146.
- Lewis, M., Campagna, C., Quintana, F. & Falabella, V., 1998. Estado actual y distribución de la población del elefante marino del sur en la Península Valdés, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 5(1):29-40.
- Lima, M., 1995. Regulación poblacional, denso-dependencia y métodos para su detección en series de tiempo. *Revista Chilena de Historia Natural* 68:251-269.
- López Arregui, E. & González Regalado, T., 1940. Lobos marinos en la Argentina. Su aprovechamiento integral. *Boletín de Fomento Ganadero*, Ministerio de Agricultura de la Nación Argentina 18:19.
- Lovrich, G. A., 2014. *Línea de base sobre las unidades ecológicas del Mar Argentino y sus pesquerías asociadas*.
- Lowry, L. F. 1982. Documentation and assessment of marine mammal-fishery interactions in the Bering Sea [Natural resources, Alaska]. En: Transactions of the North American Wildlife and Natural Resources Conferences.

- Lunn N. J., Boyd, I. L. & Croxal, J. P. 1994. Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. *Journal of Animal Ecology* 63: 827-840.
- MacArthur, R. H., Diamond, J. M. & Karr, J. R., 1972. Density compensation in island faunas. *Ecology* 53(2):330-342.
- MacDonald, J. S. & Green, R., 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40(5):635-637.
- Machado, R., de Oliveira, L. R., Ott, P. H., Denuncio, P., Haimovici, M., Cardoso, L. G., Danilewicz, D., Moreno, I. B. & Borges-Martins, M., 2018. Changes in the feeding ecology of South American sea lions on the southern Brazilian coast over the last two decades of excessive fishing exploration. *Hydrobiologia* 819(1):17-37.
- Machado, R., de Oliveira, L. R., Ott, P. H., Haimovici, M., Cardoso, L. G., Milmann, L., Romero, M. A., Dos Santos, R. A. & Borges-Martins, M., 2020. Trophic overlap between marine mammals and fisheries in subtropical waters in the western South Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 639:215-232.
- Mansfield, A., 1991. Accuracy of age determination in the grey seal *Halichoerus grypus* of eastern Canada. *Marine Mammal Science* 7(1):44-49.
- McLaren, I. A. & Smith, T. G., 1985. Population ecology of seals: retrospective and prospective views. *Marine Mammal Science* 1(1):54-83.
- McMahon, C. R., Bester, M. N., Hindell, M. A., Brook, B. W. & Bradshaw, C. J., 2009. Shifting trends: detecting environmentally mediated regulation in long-lived marine vertebrates using time-series data. *Oecologia* 159(1):69-82.
- Menni, R. C., 1983. *Los peces en el medio marino*. Sigma
- Menni, R. C. & López, H. L., 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis*, Sección A 42.
- Muñoz, L., Pavez, G., Inostroza, P. & Sepúlveda, M., 2011. Foraging trips of female South American sea lions (*Otaria flavescens*) from Isla Chañaral, Chile. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 9(2):140-144.
- Nagasaki, F., 1961. Population study on the fur seal herd. Laboratory Special Publication *Tokai Fisheries Laboratory* (365):60.
- Newsome, S. D., Koch, P. L., Etnier, M. A. & Aurióles-Gamboa, D., 2006. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Marine Mammal Science* 22(3):556-572.

- Newsome, S., Etnier, M., Kurle, C., Waldbauer, J., Chamberlain, C. & Koch, P., 2007. Historic decline in primary productivity in western Gulf of Alaska and eastern Bering Sea: isotopic analysis of northern fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series* 332:211-224.
- Nigmatullin, C. M., 1989. Las especies de calamar más abundantes del Atlántico Sudoeste y sinopsis sobre la ecología del calamar (*Illex argentinus*). *Frente Marítimo* 5(2):71-81.
- Northridge, S. P., 1984. World review of interactions between marine mammals and fisheries. *Fisheries Technical Paper* 1:197.
- Oliveira, L. & Majluf, P., 2012. Recuperación de la población de lobos de un pelo después del más fuerte evento de El Niño en la historia. *Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución*. (Crespo, Oliva, Dans & Sepúlveda eds). Universidad de Valparaíso.
- Oliveira, L. R. , Ott, P. H. & Malabarba, L. R., 2008. Ecología alimentar dos pinípedes do sul do Brasil e uma avaliação de suas interações com atividades pesqueiras. *Ecología de Mamíferos*, 97-116.
- Oliveira, L. R. , Gehara, M. C., Fraga, L. D., Lopes, F., Túnez, J. I., Cassini, M. H., ... & Bonatto, S. L., 2017. Ancient female philopatry, asymmetric male gene flow, and synchronous population expansion support the influence of climatic oscillations on the evolution of South American sea lion (*Otaria flavescens*). *PLoS One*, 12(6): e0179442.
- Otero, H. O., Giangioffe, M. S. & Renzi, M. A., 1986. Aspectos de la estructura de la población de la merluza común (*Merluccius hubbsi*). II. Distribución de tallas y edades. Estadios sexuales. Variaciones estacionales. *Publicaciones de la Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo* 1(1):147-179.
- Páez, E. A., 2006. Situación de la administración del recurso lobos y leones marinos en Uruguay. Pp. 577-583, En: *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* (Menafra R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F., & Conde D., eds.). Vida Silvestre, Sociedad Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo.
- Pauly, D., Trites, A., Capuli, E. & Christensen, V., 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science* 55(3):467-481.
- Perrin, W. F., & Donovan, G. P. 1984. Report of the Workshop. Pp. 1-24, En: *Reproduction in Whales, Dolphins and Porpoises* (Perrin W. F., Brownell Jr R. L., DeMaster D. P., eds). Report of the International Whaling Commission (Special Issue 6).
- Perrin, W. F. & Myrick, A. C., 1980. Age determination of toothed whales and sirenians. *International Whaling Commission*, La Jolla, California, 5-19.

- Pierce, K., 1980. Acid etching and highlighting for defining growth layers in cetacean teeth. *Reports of the International Whaling Commission* 3:99-103.
- Pinkas, L., 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *California Department of Fish and Game and the National Marine Fisheries Service*, 152:1-105.
- Pistorius, P., Bester, M., Kirkman, S. & Taylor, F., 2001. Temporal changes in fecundity and age at sexual maturity of southern elephant seals at Marion Island. *Polar Biology* 24(5):343-348.
- Pistorius, P. A., Taylor, F., Bester, M. N., Hofmeyr, G. & Kirkman, S. P., 2008. Evidence for density dependent population regulation in southern elephant seals in the southern Indian Ocean. *African Zoology* 43(1):75-80.
- Plavcan, J. M., 2001. Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists* 116(S33):25-53.
- Prime, J. & Hammond, P., 1987. Quantitative assessment of gray seal diet from fecal analysis. *Approaches to Marine Mammal Energetics* 165-181.
- R Core Team, 2017. R: a language and environmental for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Re, M. E., 1984. Maduración sexual en *Enteroctopus megalocyathus* (CEPHALOPODA, OCTOPODA). *Centro Nacional Patagónico-CONICET*, 1-30.
- Reyes, L. & Crespo, E., 1993. Variaciones diarias y lunares y viajes de alimentación en el lobo marino del sur *Otaria flavescens* en el norte de Patagonia. *Resúmenes de las Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar* 93:19-25.
- Reyes, L. M., Crespo, E. A. & Szapkievich, V., 1999. Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science* 15(2):478-493.
- Riedman, M., 1990. *The pinnipeds: seals, sea lions, and walruses*. University of California, Press, Berkley.
- Riet-Sapriza, F. G., Costa, D. P., Franco-Trecu, V., Marín, Y., Chocca, J., González, B., Beathyate, G., Chilvers, B. L. & 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* 88:106-119.
- Rohlf, F. J. & Marcus, L. F., 1993. A revolution morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution* 8(4):129-132.

- Rohlf, F. J. & Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* 39(1):40-59.
- Romero, M. A., 2011. Rol de los mamíferos marinos en el contexto de la trama trófica del ecosistema del Golfo San Matías e interacciones con la pesquería de especies demersales. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue.
- Romero, M. A., Grandi, M. F., Koen Alonso, M., Svendsen, G., Ocampo Reinaldo, M., García, N. A., Dans, S. L., González, R. & Crespo, E. A., 2017. Analysing the natural population growth of a large marine mammal after a depletive harvest. *Scientific Reports* 7(1):1-16.
- Romero, M., Coscarella, M., Adams, G., Pedraza, J., González, R. & Crespo, E., 2022. Historical reconstruction of the population dynamics of southern right whales in the southwestern Atlantic Ocean. *Scientific Reports* 12(1):1-17.
- Roper, C. F., Sweeney, M. J. & Nauen, C., 1984. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis* 125(3):1-227.
- Rosas, F. C., Haimovici, M. & Pinedo, M. C., 1993. Age and growth of the South American sea lion, *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), in southern Brazil. *Journal of Mammalogy* 74(1):141-147.
- Rotella, J. J., Link, W. A., Nichols, J. D., Hadley, G. L., Garrott, R. A. & Proffitt, K. M., 2009. An evaluation of density-dependent and density-independent influences on population growth rates in Weddell seals. *Ecology* 90(4):975-984.
- Sánchez, R. P., Navarro, G. & Rozycki, V., 2012. Estadísticas de la pesca marina en la Argentina. Evolución de los desembarques 1898-2010. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires, *Editorial Argentina*, 144.
- Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D. G., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E. A. & Cardona, L., 2016. Resource partitioning among air-breathing marine predators: are body size and mouth diameter the major determinants? *Marine Ecology* 37(5):957-969.
- Sarmiento, R., Sepúlveda, M. & Pavez, G., 2020. Diet composition of an opportunistic predator from an upwelling area in the Southerneast Pacific. *Austral Ecology*, 45(8): 1145-1155.
- Scheffer, V. B., 1950. Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science* 112(2907):309-311.
- Scheffer, V. B., 1955. Body size with relation to population density in mammals. *Journal of Mammalogy* 36(4):493-515.

- Scheffer, V. B. & Myrick, A., 1980. A review of studies to 1970 of growth layers in the teeth of marine mammals. *Report International Whaling Commission Special Issue*3:51-63.
- Schiavini, A., Yorio, P., Gandini, P., Raya Rey, A. & Boersma, P.D., 2005. Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *El hornero* 20(1):5-23.
- Schlager, S., 2017. Morpho and Rvcg–Shape Analysis in R: R-Packages for geometric morphometrics, shape analysis and surface manipulations *Statistical shape and deformation analysis*. Elsevier, 217-256.
- Selander, R. K., 1965. On mating systems and sexual selection. *The American Naturalist* 99(906):129-141.
- Selvig, K. A. & Zander, H. A., 1962. Chemical analysis and microradiography of cementum and dentin from periodontally diseased human teeth. *The Journal of Periodontology* 33(4):303-310.
- Sepúlveda, M., Oliva, D., Urra, A., Perez-Alvarez, M. J., Moraga, R., Schrader, D., Inostroza, P., Melo, A., Diaz, H. & Sielfeld, W., 2011. Distribution and abundance of the South American sea lion *Otaria flavescens* (Carnivora: Otariidae) along the central coast off Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 84(1):97-106.
- Sepúlveda, M., Carrasco, P., & Quiñones, R., 2021. Long-term abundance dynamics of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) in the most important breeding colony in central Chile. *Austral Ecology*, 46(8): 1277-1286.
- Sibly, R. M., Hone, J. & Clutton-Brock, T. H., 2003. *Wildlife population growth rates*. Cambridge University Press.
- Sielfeld, W., Barraza, J. & Amado, N., 2018. Patrones locales de alimentación del león marino sudamericano *Otaria byronia*: el caso de Punta Patache, Norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 53(3):307-319.
- Sjare, B. L., Stenson, G. B. & Warren, W., 2000. Recent estimates of reproductive rates for harp seals in the Northwest Atlantic. *Canadian Stock Assessment*.
- Smith, T.G. 1973. Population dynamics of the Ringed Seal in the Canadian Eastern Arctic. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada* 181: 1-52.
- Sprogis, K. R., Christiansen, F., Wandres, M. & Bejder, L., 2018. El Niño Southern Oscillation influences the abundance and movements of a marine top predator in coastal waters. *Global Change Biology* 24(3):1085-1096.
- Tarnawski, B. A., 2015. Crecimiento, ontogenia craneana y dimorfismo sexual en pinnípedos (Mammalia, Carnivora) de América del Sur y Antártida. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata.

- Thompson, D., Strange, I., Riddy, M. & Duck, C. D., 2005. The size and status of the population of southern sea lions *Otaria flavescens* in the Falkland Islands. *Biological Conservation* 121(3):357-367.
- Trites, A. W. & Bigg, M. A., 1992. Changes in body growth of northern fur seals from 1958 to 1974: density effects or changes in the ecosystem?. *Fisheries Oceanography* 1(2):127-136.
- Trites, A. W. & York, A. E., 1993. Unexpected changes in reproductive rates and mean age at first birth during the decline of the Pribilof northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(4):858-864.
- Tschopp, A., Cristiani, F., García, N. A., Crespo, E. A. & Coscarella, M. A., 2020. Trophic niche partitioning of five skate species of genus *Bathyraja* in northern and central Patagonia, Argentina. *Journal of Fish Biology* 97(3):656-667.
- 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.
- Vales, D. G., Cardona, L., Loizaga, R., García, N. A. & Crespo, E. A., 2020. Long-term stability in the trophic ecology of a pelagic forager living in a changing marine ecosystem. *Frontiers in Marine Science* 7:87.
- Vaz Ferreira, R., 1982. '*Otaria flavescens* (Shaw), South American sea lion'. *Mammals in the Seas*. Fisheries Series 6:477-495.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D., 2002. Random and mixed effects Modern applied statistics with S. Springer, New York, 271-300.
- Venegas, C., Gibbons, J., Aguayo, A., Sielfeld, W., Acevedo, J. & Amado, N., 2001. Cuantificación poblacional de lobos marinos en la XII Región, Chile. Informe técnico Fondo de Investigación Pesquera 2000-22.
- Wearmouth, V. J. & Sims, D. W., 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in Marine Biology* 54:107-170.
- Werner, R. & Campagna, C., 1995. Diving behaviour of lactating southern sea lions (*Otaria flavescens*) in Patagonia. *Canadian Journal of Zoology* 73(11):1975-1982.
- Wittmann, T. A., Izzo, C., Doubleday, Z. A., McKenzie, J., Delean, S. & Gillanders, B. M., 2016. Reconstructing climate-growth relations from the teeth of a marine mammal. *Marine Biology* 163(4):1-11.
- Yodzis, P., 2000. Diffuse effects in food webs. *Ecology* 81(1):261-266.

- Young, R. W., 1959. The influence of cranial contents on postnatal growth of the skull in the rat. *American Journal of Anatomy* 105(3):383-415.
- Zavalaga, C. B., Paredes, R. & Arias-Schreiber, M., 1998. Dieta del lobo fino (*Arctocephalus australis*) y del lobo chusco (*Otaria byronia*) en la costa sur del Perú en febrero de 1998. Informe 79, Instituto del mar del Peru.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L. & Sheets, H. D., 2012. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Academic Press.
- 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.
- Zar, J. H. (2009). *Biostatistical Analysis. 5th edition. Noida: PIE.*
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*, V. 574. Springer.

## Anexo

Tabla A1. Número Id, Sexo, Período de tiempo y Década de nacimiento del lobo marino común utilizados para los análisis del Capítulo 1.

Id	Sexo	Período de tiempo	Década de nacimiento
1380	H	Explotación	1940
1307	H	Explotación	1940
29	H	Post-explotación	1960
117	H	Post-explotación	1960
121	H	Post-explotación	1960
33	H	Post-explotación	1970
225	H	Post-explotación	1970
229	H	Post-explotación	1970
400	H	Post-explotación	1970
449	H	Post-explotación	1970
480	H	Post-explotación	1970
88	H	Post-explotación	1970
128	H	Post-explotación	1970
168	H	Post-explotación	1970
234	H	Post-explotación	1970
263	H	Post-explotación	1970
356	H	Post-explotación	1970
262	H	Post-explotación	1970
178	H	Post-explotación	1970
372	H	Post-explotación	1980
385	H	Post-explotación	1980
417	H	Post-explotación	1980
420	H	Post-explotación	1980
448	H	Post-explotación	1980
455	H	Post-explotación	1980
466	H	Post-explotación	1980
474	H	Post-explotación	1980
478	H	Post-explotación	1980
451	H	Post-explotación	1980
559	H	Post-explotación	1980
252	H	Post-explotación	1980
352	H	Post-explotación	1980
567	H	Post-explotación	1980
610	H	Post-explotación	1980

632	H	Post-explotación	1980
650	H	Post-explotación	1980
660	H	Post-explotación	1980
841	H	Post-explotación	1980
215	H	Post-explotación	1980
236	H	Post-explotación	1980
691	H	Post-explotación	1980
951	H	Post-explotación	1980
1071	H	Post-explotación	1980
622	H	Post-explotación	1990
667	H	Post-explotación	1990
689	H	Post-explotación	1990
1023	H	Post-explotación	1990
988	H	Post-explotación	1990
811	H	Post-explotación	1990
532	H	Post-explotación	1990
589	H	Post-explotación	1990
597	H	Post-explotación	1990
779	H	Post-explotación	1990
787	H	Post-explotación	1990
876	H	Post-explotación	1990
873	H	Post-explotación	1990
874	H	Post-explotación	1990
603	H	Post-explotación	1990
555	H	Post-explotación	1990
1147	H	Post-explotación	1990
1226	H	Post-explotación	1990
1173	H	Post-explotación	1990
1178	H	Post-explotación	1990
1025	H	Post-explotación	1990
1024	H	Post-explotación	1990
1069	H	Post-explotación	1990
1041	H	Post-explotación	1990
1070	H	Post-explotación	1990
1208	H	Post-explotación	1990
1113	H	Post-explotación	1990
1200	H	Post-explotación	2000
1186	H	Post-explotación	2000
1068	H	Post-explotación	2000
1148	H	Post-explotación	2000
1233	H	Post-explotación	2000

1245	H	Post-explotación	2000
1109	H	Post-explotación	2000
1403	M	Explotación	1940
1405	M	Explotación	1940
1408	M	Explotación	1940
1412	M	Explotación	1940
1413	M	Explotación	1940
1343	M	Explotación	1940
1381	M	Explotación	1940
1314	M	Explotación	1940
1337	M	Explotación	1940
1395	M	Explotación	1940
1379	M	Explotación	1940
1306	M	Explotación	1940
1322	M	Explotación	1940
1339	M	Explotación	1940
1373	M	Explotación	1940
1302	M	Explotación	1940
1411	M	Explotación	1940
202	M	Post-explotación	1970
492	M	Post-explotación	1970
32	M	Post-explotación	1970
60	M	Post-explotación	1970
164	M	Post-explotación	1970
56	M	Post-explotación	1980
199	M	Post-explotación	1980
375	M	Post-explotación	1980
377	M	Post-explotación	1980
396	M	Post-explotación	1980
398	M	Post-explotación	1980
404	M	Post-explotación	1980
421	M	Post-explotación	1980
426	M	Post-explotación	1980
465	M	Post-explotación	1980
500	M	Post-explotación	1980
503	M	Post-explotación	1980
520	M	Post-explotación	1980
526	M	Post-explotación	1980
538	M	Post-explotación	1980
554	M	Post-explotación	1980
540	M	Post-explotación	1980

633	M	Post-explotación	1980
421	M	Post-explotación	1980
964	M	Post-explotación	1990
531	M	Post-explotación	1990
549	M	Post-explotación	1990
591	M	Post-explotación	1990

Tabla A2: Número Id, Período de tiempo, Edad y Sexo del lobo marino común utilizados para los análisis del Capítulo 2.

<b>Id</b>	<b>Período de tiempo</b>	<b>Edad</b>	<b>Sexo</b>
199	Post-explotación	14	M
260	Post-explotación	9	M
966	Post-explotación	4	M
476	Post-explotación	7	M
487	Post-explotación	5	M
534	Post-explotación	12	M
817	Post-explotación	8	M
800	Post-explotación	14	M
888	Post-explotación	9	M
924	Post-explotación	6	M
944	Post-explotación	5	M
949	Post-explotación	13	M
964	Post-explotación	11	M
844	Post-explotación	11	M
926	Post-explotación	9	M
398	Post-explotación	8	M
500	Post-explotación	12	M
554	Post-explotación	13	M
591	Post-explotación	9	M
609	Post-explotación	8	M
822	Post-explotación	9	M
965	Post-explotación	8	M
1038	Post-explotación	7	M
669	Post-explotación	6	M
939	Post-explotación	9	M
936	Post-explotación	7	M
254	Post-explotación	12	M
851	Post-explotación	14	M
267	Post-explotación	9	M
357	Post-explotación	11	M

637	Post-explotación	6	M
763	Post-explotación	11	M
895	Post-explotación	7	M
201	Post-explotación	11	M
192	Post-explotación	12	M
804	Post-explotación	14	M
549	Post-explotación	7	M
821	Post-explotación	16	M
424	Post-explotación	13	M
245	Post-explotación	7	M
250	Post-explotación	9	M
465	Post-explotación	11	M
530	Post-explotación	9	M
1064	Post-explotación	9	M
1187	Post-explotación	13	M
1197	Post-explotación	11	M
1426	Post-explotación	12	M
656	Post-explotación	4	M
426	Post-explotación	11	M
377	Post-explotación	9	M
1343	Explotación	10	M
1393	Explotación	6	M
1384	Explotación	11	M
1339	Explotación	11	M
1395	Explotación	9	M
1191	Explotación	11	M
1315	Explotación	5	M
1312	Explotación	8	M
1331	Explotación	7	M
1334	Explotación	7	M
1306	Explotación	4	M
1302	Explotación	7	M
1379	Explotación	16	M
1190	Explotación	13	M
1373	Explotación	14	M
1381	Explotación	9	M
1329	Explotación	10	M
1322	Explotación	11	M
1383	Explotación	6	M
1333	Explotación	7	M
1403	Explotación	5	M

1405	Explotación	6	M
1413	Explotación	5	M
1414	Explotación	5	M
1436	Explotación	10	M
1415	Explotación	6	M

Tabla A3. Número Id, Sexo, Edad, Décadas de nacimiento, Estado reproductivo y Período de tiempo de *O. flavescens* analizados en el Capítulo 3.

Id	Sexo	Edad	Década de nacimiento	Estado reproductivo	Período
1	H	0	1980	inmadura	1
237	H	2	1980	inmadura	1
416	H	1	1990	inmadura	1
442	H	2	1990	inmadura	1
464	H	1	2000	inmadura	2
485	H	2	1990	inmadura	1
620	H	1	2000	inmadura	2
670	H	3	2000	inmadura	2
854	H	1	2000	inmadura	2
886	H	0	2000	inmadura	2
798	H	0	2000	inmadura	2
249	H	1	1990	inmadura	1
368	H	0	1990	inmadura	1
850	H	2	2000	inmadura	2
933	H	1	2000	inmadura	2
243	H	7	1980	madura	1
247	H	18	1970	madura	1
261	H	19	1970	madura	1
262	H	16	1970	madura	1
265	H	17	1970	madura	1
356	H	18	1970	madura	1
400	H	14	1980	madura	1
474	H	10	1980	madura	1
478	H	16	1980	madura	1
480	H	20	1970	madura	1
483	H	6	1990	madura	1
536	H	12	1980	madura	1
604	H	8	1990	madura	1
614	H	10	1990	madura	1

650	H	14	1990	madura	1
687	H	15	1990	madura	1
762	H	15	1980	madura	1
788	H	18	1980	madura	1
796	H	14	1990	madura	1
891	H	13	1990	madura	1
215	H	8	1980	madura	1
830	H	21	1980	madura	1
935	H	19	1980	madura	1
1024	H	13	1990	madura	1
1025	H	12	1990	madura	1
248	H	10	1980	madura	1
587	H	12	1990	madura	1
588	H	13	1980	madura	1
662	H	18	1980	madura	1
831	H	12	1990	madura	1
838	H	10	1990	madura	1
946	H	11	1990	madura	1
947	H	13	1990	madura	1
444	H	8	1980	preñada	1
515	H	5	1990	preñada	1
589	H	10	1990	preñada	1
603	H	10	1990	preñada	1
872	H	12	1990	preñada	1
799	H	13	1990	preñada	1
941	H	10	1990	preñada	1
524	H	1	1990	inmadura	1
525	H	1	1990	inmadura	1
224	H	10	1980	madura	1
370	H	22	1970	madura	1
086	H	9	1980	preñada	1
775	H	8	2000	madura	2
951	H	20	1980	preñada	1
1037	H	11	1990	madura	1
983	H	14	1990	madura	1
984	H	3	2000	inmadura	2
996	H	17	1990	madura	1
1041	H	18	1990	madura	1
1058	H	2	2000	inmadura	2
1067	H	3	2000	inmadura	2
1068	H	7	2000	madura	2

1069	H	10	1990	madura	1
1070	H	11	1990	madura	1
1071	H	21	1980	madura	1
1107	H	3	2000	inmadura	2
1108	H	0	2010	inmadura	2
1146	H	0	2010	inmadura	2
1173	H	14	1990	madura	1
1178	H	14	1990	madura	1
1148	H	7	2000	madura	2
1420	H	4	2010	inmadura	2
1419	H	4	2010	inmadura	2
1147	H	20	1990	madura	1
1174	H	4	2000	inmadura	2
1225	H	3	2010	inmadura	2
1233	H	10	2000	madura	2
1265	H	12	2000	preñada	2
992	H	3	2010	inmadura	2
1226	H	18	1990	madura	1
CR004	M	4	1980	inmaduro	1
1035	M	12	1990	maduro	1
199	M	14	1980	maduro	1
238	M	7	1980	maduro	1
239	M	3	1980	inmaduro	1
245	M	7	1980	maduro	1
246	M	1	1990	inmaduro	1
250	M	9	1980	maduro	1
259	M	1	1990	inmaduro	1
260	M	9	1980	maduro	1
264	M	1	1990	inmaduro	1
270	M	2	1990	inmaduro	1
457	M	5	1990	maduro	1
458	M	4	1990	maduro	1
476	M	7	1990	maduro	1
487	M	5	1990	inmaduro	1
500	M	12	1980	maduro	1
511	M	2	1990	inmaduro	1
523	M	1	1990	inmaduro	1
534	M	12	1990	maduro	1
549	M	7	1990	maduro	1
550	M	1	1990	inmaduro	1
554	M	13	1980	maduro	1

591	M	9	1990	maduro	1
602	M	1	2000	inmaduro	2
605	M	5	1990	inmaduro	1
606	M	1	2000	inmaduro	2
607	M	2	2000	inmaduro	2
637	M	6	1990	maduro	1
656	M	4	2000	maduro	2
664	M	2	2000	inmaduro	2
682	M	2	2000	inmaduro	2
709	M	2	2000	inmaduro	2
737	M	1	2000	inmaduro	2
765	M	1	2000	inmaduro	2
800	M	14	1990	maduro	1
817	M	8	1990	maduro	1
829	M	0	2000	inmaduro	2
851	M	14	1990	maduro	1
888	M	9	1990	maduro	1
936	M	7	2000	maduro	2
943	M	4	2000	inmaduro	2
944	M	5	2000	maduro	2
949	M	13	1990	maduro	1
950	M	3	2000	inmaduro	2
954	M	2	2000	inmaduro	2
964	M	11	1990	maduro	1
965	M	8	1990	maduro	1
966	M	4	2000	inmaduro	2
969	M	17	1990	maduro	1
1038	M	7	1990	maduro	1
1062	M	4	2000	maduro	2
1100	M	3	2000	inmaduro	2
1104	M	1	2000	inmaduro	2
1402	M	12	2000	maduro	2
1224	M	2	2010	inmaduro	2
1437	M	4	2010	maduro	2
1421	M	3	2010	inmaduro	2
1426	M	12	1990	maduro	1
1196	M	2	2010	inmaduro	2
1197	M	11	2000	maduro	2
1454	M	8	2000	maduro	2

Tabla A4. Número Id, Sexo, Período de tiempo en el que se recolecto el individuos de *O. flavescens* analizados en el Capítulo 4.

<b>ID</b>	<b>Sexo</b>	<b>Décadas</b>
43	M	80
441	M	80
169	M	80
176	H	80
175	M	80
196	H	80
195	H	80
194	M	80
203	H	80
207	M	80
215	H	80
224	H	80
236	H	90
86	H	90
237	H	90
238	M	90
239	M	90
240	H	90
242	M	90
243	H	90
245	M	90
246	M	90
248	H	90
249	H	90
261	H	90
247	H	90
250	M	90
259	M	90
260	M	90
262	H	90
264	M	90
265	H	90
270	M	90
266	M	90
272	H	90
300	M	90

356	H	90
363	M	90
370	H	90
368	H	90
378	M	90
384	H	90
199	M	90
397	M	90
398	M	90
400	H	90
416	H	90
442	H	90
421	M	90
455	H	90
456	M	90
457	M	90
458	M	90
474	H	90
478	H	90
476	M	90
480	H	90
483	H	90
485	H	90
487	M	90
500	M	90
511	M	90
515	H	90
524	H	90
525	H	90
523	M	90
535	H	90
536	H	90
549	M	90
550	M	90
575	H	90
574	M	2000
587	H	2000
588	H	2000
589	H	2000
591	M	2000
601	M	2000

602	M	2000
600	H	2000
603	H	2000
605	M	2000
606	M	2000
607	M	2000
614	H	2000
615	M	2000
620	H	2000
637	M	2000
464	H	2000
649	H	2000
650	H	2000
670	H	2000
687	H	2000
706	M	2000
707	M	2000
709	M	2000
762	H	2000
737	M	2000
765	M	2000
788	H	2000
662	H	2000
796	H	2000
799	H	2000
798	H	2000
800	M	2000
851	M	2000
853	H	2000
854	H	2000
855	M	2000
817	M	2000
822	M	2000
829	M	2000
872	H	2000
830	H	2000
831	H	2000
838	H	2000
879	H	2000
844	M	2000
850	H	2000

923	H	2000
924	M	2000
886	H	2000
926	M	2000
931	H	2000
932	H	2000
682	M	2000
933	H	2000
934	H	2000
935	H	2000
936	M	2000
964	M	2000
965	M	2000
966	M	2000
943	M	2000
944	M	2000
954	M	2000
947	H	2000
946	M	2000
1035	M	2000
948	H	2000
949	M	2000
950	M	2000
951	H	2000
1038	M	2000
969	M	2000
1041	H	2000
1058	H	2000
1062	M	2000
983	H	2000
1067	H	2000
1068	H	2000
1070	H	2000
1071	H	2000
1075	H	2000
996	H	2000
1146	H	2000
984	H	2000
1100	M	2000
1104	M	2000
1107	H	2000

1113	H	2010
1108	H	2010
985	M	2010
1147	H	2010
1148	H	2010
990	H	2010
1164	M	2010
888	M	2010
1173	H	2010
1178	H	2010
1177	M	2010
1265	H	2010
1197	M	2010
1196	M	2010
1200	H	2010
1224	M	2010
1225	H	2010
1226	H	2010
1233	H	2010
1438	M	2010
1419	H	2010
1420	H	2010
1421	H	2010
1437	M	2010
1454	M	2010
1457	H	2010
1458	H	2010
1459	H	2010

---

---

Tabla A5: % de hembras de *O. flavescens* maduras ( $p_x$ ) observadas y ajustadas en cada clase de edad mediante un modelo logístico en cada período de tiempo.

Clase de edad	Período 1		Período 2	
	$p_x$ obs.	$p_x$ aju.	$p_x$ obs.	$p_x$ aju.
0	0	0,006	0	0,007
1	0	0,017	0	0,020
2	0	0,050	0	0,055
3	-	0,139	0	0,145
4	0	0,327	0	0,331
5	1	0,596	-	0,591
6	0,5	0,817	0,5	0,808
7	1	0,931	0,667	0,925
8	0,75	0,976	1	0,973
9	1	0,992	1	0,991
10	0,917	0,997	1	0,997
11	1	0,999	1	0,999
12	0,5	1,000	1	1,000
13	0,909	1,000	-	1,000
14	0,875	1,000	-	1,000
15	1	1,000	-	1,000
16	0,75	1,000	-	1,000
17	0,625	1,000	-	1,000
18	1	1,000	-	1,000
19	1	1,000	-	1,000
20	0,6	1,000	-	1,000
21	1	1,000	-	1,000
22	1	1,000	-	1,000

Tabla A6: Porcentaje de preñez ( $b_x$  observadas y ajustadas) por cada clase de edad de las hembras de *O. flavescens* y los valores de fecundidad específica por edad ( $m_x$ ) en ambos períodos de tiempo.

Clase de edad	$b_x$ observado	Período 1		$b_x$ observado	Período 2	
		$b_x$ ajustado	$m_x$		$b_x$ ajustado	$m_x$
0	0	0,00247262	0,0012363	0	0,01798621	0,0089931
1	0	0,00669285	0,0033464	0	0,04742587	0,0237129
2	0	0,01798621	0,0089931	0	0,11920292	0,0596015
3	0	0,04742587	0,0237129	0	0,26894142	0,1344707
4	0	0,11920292	0,0596015	0	0,5	0,25
5	1	0,26894142	0,1344707		0,73105858	0,3655293
6	1	0,5	0,25		0,88079708	0,4403985
7	1	0,73105858	0,3655293	1	0,95257413	0,4762871
8	1	0,88079708	0,4403985	1	0,98201379	0,4910069
9	1	0,95257413	0,4762871		0,99330715	0,4966536
10	1	0,98201379	0,4910069	1	0,99752738	0,4987637
11	0,75	0,99330715	0,4966536		0,99908895	0,4995445
12	1	0,99752738	0,4987637	1	0,99966465	0,4998323
13	0,88	0,99908895	0,4995445		0,99987661	0,4999383
14	1	0,99966465	0,4998323		0,9999546	0,4999773
15	1	0,99987661	0,4999383		0,9999833	0,4999916
16	0,5	0,9999546	0,4999773		0,99999386	0,4999969
17	0,75	0,9999833	0,4999916		0,99999774	0,4999989
18	0,75	0,99999386	0,4999969		0,99999917	0,4999996
19	1	0,99999774	0,4999989		0,99999969	0,4999998
20	1	0,99999917	0,4999996		0,99999989	0,4999999
21	1	0,99999969	0,4999998		0,99999996	0,5
22	1	0,99999989	0,4999999		0,99999998	0,5

# Do changes in skull size of South American sea lions reflect changes in population density?

Ailin Sosa Drouville<sup>1</sup>  | Carolina Paschetta<sup>2</sup> |  
Enrique Alberto Crespo<sup>1,3</sup> | María Florencia Grandi<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>Laboratorio de Mamíferos Marinos, CESIMAR-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

<sup>2</sup>Grupo de Investigación en Biología Evolutiva Humana (GIBEH), IPCSH-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

## Correspondence

Ailin Sosa Drouville, Bvd. Brown 2915, (U9120ACD) Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

Email: ailinsosa@cenpat-conicet.gob.ar

## Abstract

Populations of the South American sea lion (SASL, *Otaria byronia*) have been intensely exploited for leather and oil in different parts of its distribution range throughout the 19th and 20th centuries, generating large changes in abundance. In Patagonia, the SASL population was reduced by more than 90% of its original abundance, and it began to recover after sealing ended. The aim of this work was to assess changes in size and shape of the skull related to changes in population abundance during the last 100 years. Using geometric morphometry techniques, we analyzed 145 individuals (68 males and 77 females) from Patagonia. Skulls were classified by sex, time period (harvest vs. postharvest), and decades of individual's birth. Results indicated that there were differences in skull size but not in shape discriminated by time period. Moreover, individuals of the postharvest period showed a decrease in the skull size during the last two decades, coinciding with the recovery in population abundance. Our results suggest the existence of a density-dependence response in somatic growth of SASL population of Patagonia.

## KEYWORDS

density dependence, geometric morphometric, *Otaria byronia*, skull size, South American sea lion

## 1 | INTRODUCTION

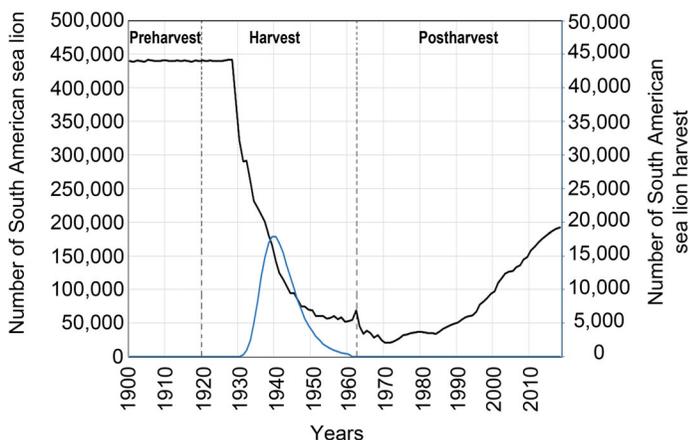
For centuries, humans have exploited different species of marine mammals, causing major changes in their population abundances. Catastrophes, such as human alterations of the environment, have the ability to cause major reductions in

population size in short time periods and are an important factor in calculation of extinction risk (Lande, 1993). Particularly, otariids have been heavily exploited for leather and oil in different parts of the world throughout the 18th, 19th, and 20th centuries (Bonner, 1982). Consequently, some populations were driven close to extinction or to very low levels (Gerber & Hilborn, 2001; Kovacs et al., 2012). After cessation of sealing, some otariid populations have slowly recovered showing evidence of some kind of density-dependent regulation (Fowler, 1990; Scheffer, 1955).

Density dependence is a mechanism that occurs in *K* strategist species and is noted or measured when population abundance is close to carrying capacity (i.e., carrying capacity *K*: numbers that a population reach in one particular site and time, in which the population is limited by an external factor such as food or cover; Dhondt, 1988). Density-dependent parameters are the essence of logistic growth, in which population size is influenced by the environment and stabilizes at a maximum level according to the available resources of food and space (i.e., population abundance = *K*). However, in natural populations it is very difficult to carry out experiments to prove the existence of density dependence (Hixon & Webster, 2002). In large mammals and other *K* strategists, changes in vital rates caused by density dependence are evident at levels close to carrying capacity; these changes occur dramatically and can be seen in a relatively short time (Fowler, 1981; Lima, 1995). Density-dependent regulation can generate physiological or behavioral changes in the individuals of a population (Fowler, 1990). Particularly in pinnipeds, there is evidence of a decrease in body size of Northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) in relation to an increase in population size through time (Etnier, 2004; Scheffer, 1955). In Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia, pup mortality was greater in high density colonies than in low density ones (Doidge et al., 1984). The main causes of death, starvation and skull injury, occur more frequently in high-density sites. Most starvation was caused by failure of the formation of mother-pup bond, often caused by disturbance induced by breeding males. In some seasons, starvation of older pups may be influenced by reduced food availability, then infectious disease and drowning play a role in pup mortality (Doidge et al., 1984). The population of the Northwest Atlantic harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) declined by more than 50% between 1952 and the early 1970s. Mean age at maturity declined from 6.2 years in 1952 to 4.5 years in 1979. During the same period, fertility rate increased from 85% to 94%. Both vital rates have changed as population size declined (Bowen et al., 1981). In addition, a reduction in survival and recruitment in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) from Península Valdés, was correlated with increasing population size (Ferrari et al., 2013). In southern elephant seals from Marion Island, between 1986 and 1999, fecundity increased and age at sexual maturity decreased as a compensatory response in a declining population (McMahon et al., 2009; Pistorius & Bester, 2002; Pistorius et al., 2008). Moreover, the population growth rate of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) in Antarctica declined when increasing population size, indicating clear evidence of density dependence (Rotella et al., 2009). In other groups of marine mammals, among cetaceans, density dependence became evident in the long term by a decrease of the population growth rate and an increase in mortality rate of Southern right whales (*Eubalaena australis*) at Península Valdés (Crespo et al., 2018).

The South American sea lion (SASL, *Otaria byronia*<sup>1</sup>) population from Patagonia has experienced a drastic reduction in population size in a relatively short time and then started a slow recovery after sealing ended (Figure 1; Crespo & Pedraza, 1991; Godoy, 1963; Reyes et al., 1999; Romero et al., 2017). In Argentina, large scale commercial sealing of SASL began in 1917 and ended in 1962 (Figure 1). This activity was carried out by local residents under national permits (Crespo, 1988; Crespo & Pedraza, 1991; Godoy, 1963). However, the highest extraction of leather in Patagonia was done between 1937 and 1943 (Godoy, 1963). Leather and fat were employed in saddlery, fur articles, and oil production, and the remains of the animals were discarded on the coast generating ossuaries next to the factories (Bastida, 1963; Carrara, 1952; Crespo & Pedraza, 1991; López Arregui & González Regalado, 1940). Almost half a million SASL were killed between 1917 and 1962 (Godoy, 1963). Península Valdés (in northern Patagonia) and Tierra del Fuego supported the most heavily exploited stocks of the Atlantic Ocean. Northern and central Patagonia population dropped drastically from an estimated of 440,000 individuals in the preharvest period, to 20,000 individuals in a few years; more than 90% of its original abundance was killed (Romero et al., 2017). After the harvest ceased in 1962, the population reached its minimum abundance (Romero et al., 2017) and did not show signs of recovery until 1989 (Crespo & Pedraza, 1991). Then the population began to recover at a maximum annual rate of

**FIGURE 1** Abundance of South American sea lion, *Otaria byronia* in northern and central Patagonia, Argentina (black line) and harvest time series (blue line), (modified from Romero et al., 2017).



5.7% (Dans et al., 2004). Romero et al. (2017) observed that populations of SASL have a nonlinear relationship with density, assuming an “overcrowding” or compensatory density-dependent process that affects the population growth rate at high densities.

In parallel to SASL recovery, industrial fisheries in the Argentine sea started to develop in the 1970s with a huge impact during the 1990s (Aubone et al., 1999; Bezzi & Dato, 1995; Crespo et al., 1994, 1997). The main targets were hake (*Merluccius hubbsi*), shrimp (*Pleoticus muelleri*), and shortfin squid (*Illex argentinus*; Aubone et al., 1999). In the 1990s, fisheries caused the decline of hake stocks by overexploitation (Bertolotti et al., 2001). All these changes led to a reorganization of the Patagonian marine ecosystem, including a population increase of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*), possibly triggered by the decline of SASL, the overexploitation of hake stocks, and the discarding of huge amounts of fish by fisheries (Bertolotti et al., 2001; Crespo et al., 1994; Schiavini et al., 2005).

Limiting factors such as space and food, generate overcrowding and intraspecific and interspecific competition for resources that affect both the somatic and population growth of species (Scheffer, 1955). Changes in body size could be an indicator of prey abundance and may lead to understanding the conditions experienced by sea lions when growing. The body size of adult marine mammals positively correlates with the availability of food before puberty (Scheffer, 1955) and there is a linear correlation between condylobasal length and standard body length in SASL for both sexes (Rosas et al., 1993). SASL pups grow more slowly in bigger colonies than in smaller ones, perhaps due to a lower per capita food availability for adult females during this period (Drago et al., 2011). In otariids, pup growth rate is influenced by the mothers’ feeding habits (i.e., the duration of the mother’s feeding trips and the quality of the resources consumed; Drago et al., 2011; Franco-Trecu et al., 2015). Another nonexclusive reason for the lowest growth rate of pups in the largest colonies is the stress derived from more intense intraspecific harassment (Cassini & Fernández-Juricic, 2003). Despite this, a moderate amount of crowding is beneficial and probably essential both for maximum growth and reproductive rates (Schefer, 1955). However, prolonged overcrowding affects the population, resulting in generations more susceptible to disease and may reduce fertility and optimal condition to individuals (Schefer, 1955).

In this context of ecosystem change (i.e., the depletion of a high trophic marine predator, changes in marine resources by fisheries development, and change in abundance of other marine species), the SASL population provides an opportunity to test the existence of density dependence. Changes in somatic growth related to changes in abundance have been detected using traditional morphometric techniques (Drago, Cardona, Crespo, Grandi, & Aguilar, 2010). However, more recent techniques such as Geometric Morphometrics proved to be a powerful tool to study the shape and size in a wide variety of organisms, especially in cephalometric studies (Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993). Unlike traditional morphometric methods, geometric morphometrics allows investigating shape changes in complex structures. This technique allows separating the components of shape and size (Rohlf & Marcus, 1993) and

generating graphic representations of the object under study (Adams et al., 2004). This enables the visualization of shape variation (Zelditch et al., 2004).

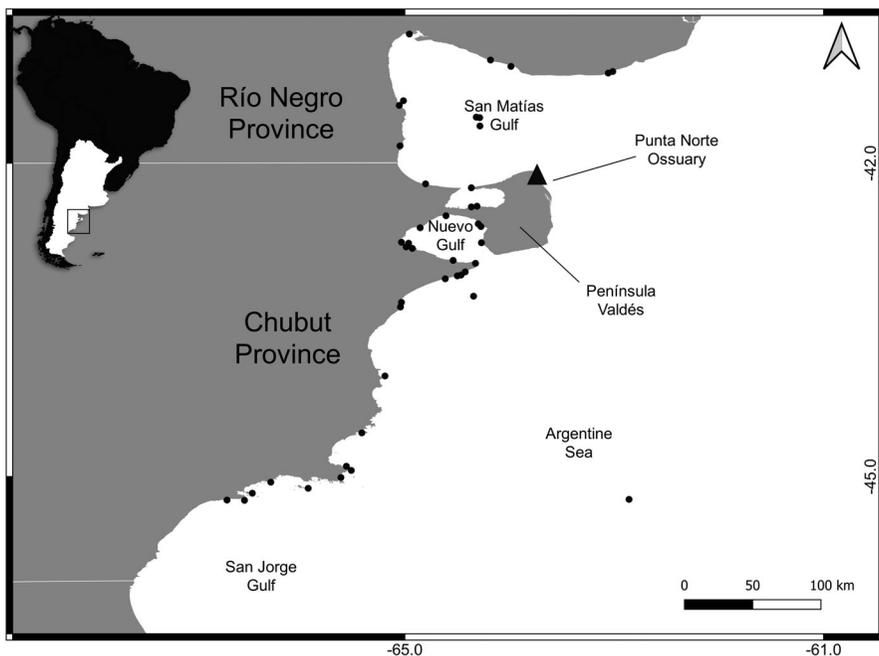
In this study we employed three dimensional geometric morphometric tools to assess whether there are changes in SASL somatic growth that could be related to population abundance during the last hundred years. Therefore, the aim of this work was to analyze the existence of changes in skull size and shape in SASL as a consequence of changes in population size through time by employing geometric morphometric techniques. We expected skulls of the harvest period to be smaller than those postharvest. At the same time, we expected a decrease in skull size caused by increase in population abundance in the last 40 years.

## 2 | MATERIALS AND METHODS

### 2.1 | Samples and study area

A total of 145 skulls of SASL (68 males and 77 females) from northern and central Patagonia (Figure 2, Table S1) were analyzed. They belong to the Marine Mammal Scientific Collection of the CESIMAR - CONICET, Argentina. Age was determined by counting growth layer groups (GLGs) in the dentine and cementum of the canine teeth (Crespo et al., 1994). The year of birth of the individuals was estimated by subtracting the age from the year of collection (this was done for individuals from the postharvest period, since it was possible to assess when they were born). Adult individuals of both sexes (older than 6 years; Grandi et al., 2010) were selected in order to avoid ontogenetic growth bias from juveniles.

Individuals were classified by sex, time period (harvest period and postharvest period), and decade of birth (1960s, 1970s, 1980s, 1990s, and 2000s; Table S1). This temporal arrangement was chosen to relate the decade of



**FIGURE 2** Study area indicating sampling locations of South American sea lion, *Otaria byronia* in Patagonia, Argentina (●) and Punta Norte Ossuary (▲).

birth with known population abundance at that time (Figure 1). Skulls from the harvest period corresponded to the period of sealing, when population abundance was the highest recorded. Of the 145 skulls analyzed, 19 (17 males and 2 females) were obtained from the ossuary at Punta Norte (42°04'S, 63°45'W), Península Valdés, Argentina, and assigned to the harvest period (1917–1962; Table S1). Due to the technique employed to kill SASL (i.e., strong blow to the nose or the top of the head with a club), the skulls of females from the ossuary were severely broken, thus there were no female skulls included for the harvest period. On the other hand, the postharvest period (1963–2017) contained 51 males and 75 females found dead on the coasts or incidentally caught in commercial trawl fisheries in northern and central Patagonia (Figure 2, Table S1). Postharvest skulls corresponded to the period after cessation of sealing, and were grouped by decades following the recovery process: during the 1960s the population was in its lower bounds ever recorded, then a stationary period followed (1970–1989), and finally a period when the population trend was positive (from 1990 onwards; Romero et al., 2017; Figure 1).

## 2.2 | Geometric morphometrics and skull morphology

To evaluate skull shape and size a geometric morphometric (GM) approximation was employed. For each skull, 35 three-dimensional landmarks were obtained with a MicroscribeG2 digitizer (Immersion Corp), on the sagittal and right side (Table 1, Figure 3).

In order to obtain the morphological variables, shape and size, the effects of rotation, translation, and scale were eliminated using a Generalized Procrustes Analysis (GPA) (Goodall, 1991; Rohlf & Slice, 1990). Size information is then contained in a single variable called centroid size (CS), which is the square root of the summed squared distances of each landmark from the centroid of the landmark configuration. Shape information is contained in the adjusted coordinates. The GPA computes a consensus configuration (mean shape) based on the landmarks coordinates of all individuals (Bookstein, 1991).

## 2.3 | Statistical analysis

### 2.3.1 | Differences between periods (harvest vs. postharvest)

To explore the existence of allometry (shape differences associated with size differences) a pooled by period multiple regression of the Procrustes coordinates against CS was performed in male specimens of both periods (harvest, postharvest). Where CS (size variable) is the independent variable and Procrustes coordinates (shape variables) are the dependent variables. If the regression is significant, the residuals of regression analysis are the new shape variables free of size effect.

A discriminant analyses was done employing selected principal components (PC) to address the statistical significance of the observed shape differences among time periods (harvest vs. postharvest). As GM tools provide a high number of variables, in order to reduce them, a principal components analysis (PCA) was done on the residual of the multiple regressions and we selected 18 PCs to be employed in the analyses using the Kaiser–Guttman criterion (Guttman, 1954; Jackson, 1993). In addition, a Student's *t*-test was performed to analyze size change (CS) among time period (harvest vs. postharvest).

### 2.3.2 | Differences between sexes (postharvest period)

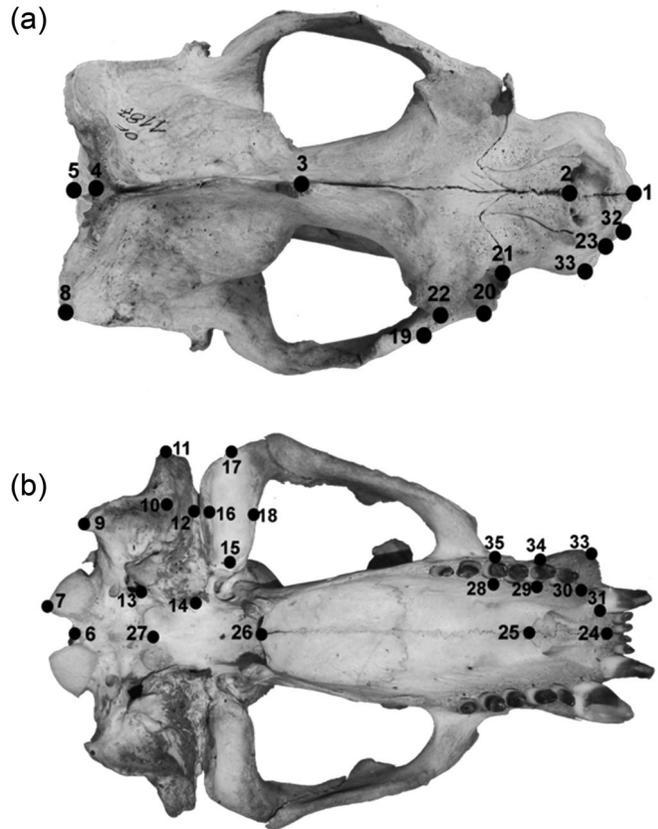
In order to explore the existence of allometry in males and females of the postharvest period, a pooled by sex multiple regression of the Procrustes coordinates against CS was performed. Additionally, a PCA analysis on the

**TABLE 1** Numbering, definition, and position of landmarks used. See Figure 3 for detailed position of each landmark.

Landmark no.	Definition	Position
1	Point between the second and third upper incisive	Dorsal
2	Rostral tip: anterior most point of premaxilla	Dorsal
3	Sagittal point where the parietal begins to widen	Dorsal
4	Sagittal point between occipital and parietal	Dorsal
5	Top point on the edge of foramen magnum	Dorsal
6	Inferior point on the edge of foramen magnum	Ventral
7	Posterior most point on the curve of the occipital condyle	Ventral
8	Posterior most point on the nuchal crest	Dorsal
9	Posterior most point of the mastoid	Ventral
10	Ventral most point of the mastoid	Ventral
11	Anterior most point of the mastoid	Ventral
12	Auditory canal: internal most point of auditory canal	Ventral
13	Posterior most point of the tympanic bulla and basioccipital suture	Ventral
14	Anterior most point of the tympanic bulla and basioccipital suture	Ventral
15	Middle point of the interior side of the glenoid fossa	Ventral
16	Middle point of the posterior side of the glenoid fossa	Ventral
17	Middle point of the external side of the glenoid fossa	Ventral
18	Middle point of the anterior side of the glenoid fossa	Ventral
19	Anterior most point between the jugal and maxilla suture	Dorsal
20	preorbital process: point on the curve of process	Dorsal
21	External most suture between maxilla and frontal	Dorsal
22	Tip of the supraorbital process: point on the curve of process	Dorsal
23	Anterior most suture between premaxilla and maxilla	Dorsal
24	Ventral middle point between the second and third upper incisive	Ventral
25	Ventral middle point between premaxilla and maxilla	Ventral
26	Posterior most point of palatines	Ventral
27	Mid point posterior of basisphenoid	Ventral
28	Internal most point on the curve of the fifth upper postcanine alveolus	Ventral
29	Internal most point on the curve of the second upper postcanine alveolus	Ventral
30	Internal most point on the curve of upper canine alveolus	Ventral
31	Internal most point on the curve of upper precanine alveolus	Ventral
32	External most point on the curve of upper precanine alveolus	Dorsal
33	External most point on the curve of upper canine alveolus	Ventral
34	External most point on the curve of the second upper postcanine alveolus	Ventral
35	External most point on the curve of the fifth upper postcanine alveolus	Ventral

regression residuals was conducted to observe the distribution of all individuals, considering the major components of variation. Then, a discriminant analysis was performed to evaluate the shape differences. Once more, we employed the Kaiser–Guttman criterion for PC selection (Guttman, 1954; Jackson, 1993) and 19 PCs were employed in the analyses.

**FIGURE 3** Dorsal (a) and ventral (b) views of an adult male *Otaria byronia* skull showing the landmarks used in the present study (see Table 1 for definitions).



A univariate analysis (Student's *t*-test) was performed to verify the existence of significant differences in size (CS) between sexes of the postharvest period. Normality and homoscedasticity of the size variable (CS) were tested with a Shapiro–Wilks test and Levene's contrast test, respectively. The discriminant analyses and Student's *t*-test indicated a pronounced sexual dimorphism in adults; thus, the rest of the analysis was made on each sex separately.

### 2.3.3 | Size differences in relation to decades of birth (postharvest period)

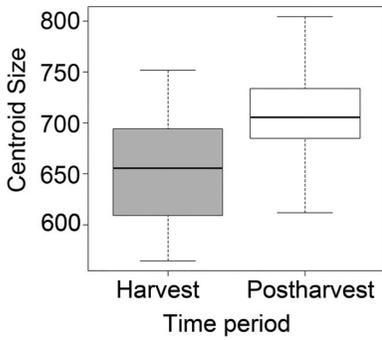
To study how size changes in relation to decades of birth for each sex, an ANOVA was performed on the specimens of the postharvest period (51 males, 75 females), followed by multiple comparisons (LSD Fisher test).

In all cases the GPA, multiple regression, and PCA were performed using MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) and the discriminant analysis, Student's *t*-test, ANOVA, and multiple comparisons were done using the free software R v 3.4.3 (R Core Team 2017) with packages “Morpho” v2.6 (Schlager, 2017) and “Stats” v3.6.0 (R Core Team, 2017).

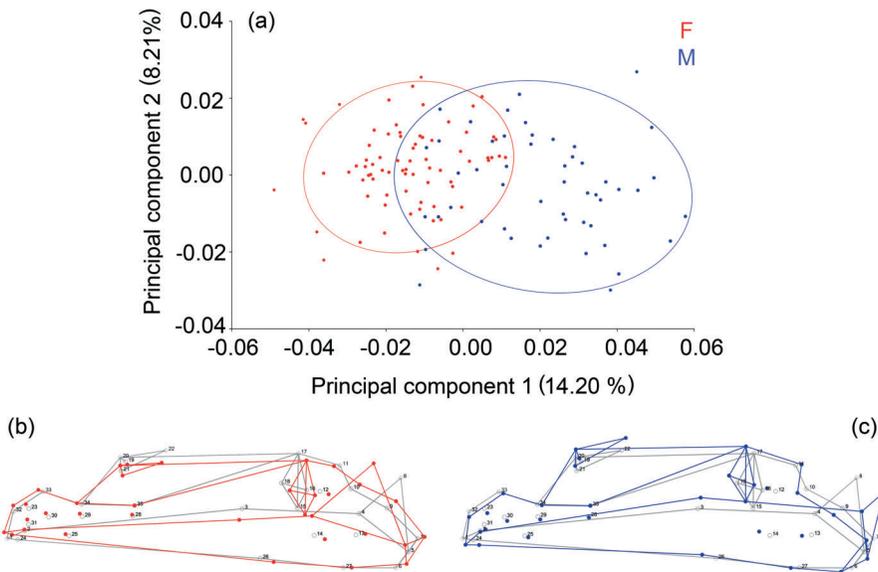
## 3 | RESULTS

### 3.1 | Differences between periods (harvest vs. postharvest)

For males from both periods, the multiple regression analyses showed an allometric effect ( $p < .0001$ ), with 13.84% of variance explained by size. The discriminant analyses failed to find a difference in the shape of the skulls between time



**FIGURE 4** Boxplot of size (centroid size) of the males' skull of both periods. Gray = harvest period, white = postharvest period.



**FIGURE 5** (a) Plot of the principal components (PCA) for different sex of postharvest period. Blue points = males, red points = females. (b) Skull representation in dorsal view of shape changes for females and (c) males. Wireframe: Gray outline and markers represent the average shape, and blue and red outline and markers the extreme shape (shape differences magnified  $\times 4$ ).

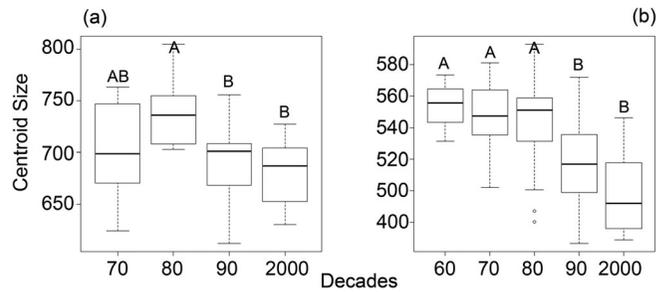
periods ( $F = 1.68$ ,  $df = 20.47$ ,  $p = .07$ ). However, results of Student's  $t$ -test indicated significant differences in centroid size. Males of the harvest period were smaller than those of the postharvest period ( $t = -3.96$ ,  $df = 23.04$ ,  $p = .0006$ ; Figure 4).

### 3.2 | Differences between sexes (postharvest period)

For the specimens of both sexes of the postharvest period, the multiple regression analysis was significant ( $p < .0001$ ) with 9.04% of explained variance.

The first principal component (PC1) explained 14.20% and the second (PC2) 8.21% of the total observed variability (Figure 5a). The PCA showed shape differences between males and females of the postharvest period along the first axis. Females were distributed along the negative values on the PC1 (Figure 5b) and males were distributed along the positive values (Figure 5c). In relation to shape differences by sex (wireframe), male skulls have a compressed neurocranium. The rostral region (Lmk: 1, 32, 33, and 34) of males was wider than in females (Figure 5b). Nuchal crest

**FIGURE 6** (a) Boxplot of the size (centroid size) of the skull for males and females (b) of the postharvest period by decades. Different letters indicate LSD post hoc statistically significant differences among decades ( $p < .05$ ).



(Lmk: 8) and mastoid crest (Lmk: 9, 10, and 11) were wider and more robust in males than in females. In addition, the glenoid fossa was longer and wider in males when compared to females (Lmk: 15, 16, 17, and 18) (Figure 5b). On the contrary, females, had longer and narrower skulls (Figure 5b). The dispersion observed in the PCA plots were congruent with the results from discriminant analysis, which showed a significant effect of sex (Mahalanobis distance: 17.61,  $p < .0001$ ). These results showed significant differences in shape of the skulls by sex. Moreover, a Student's *t*-test indicated that there was a pronounced sexual dimorphism in skull size ( $t = -26.17$ ,  $df = 84.76$ ,  $p = 2.2 \times 10^{-6}$ ).

### 3.3 | Size differences in relation to decades of birth (postharvest period)

Regarding individuals of the postharvest period, both males and females showed significant differences in the size of skull (CS) between decade of birth (males:  $F = 5.51$ ,  $df = 1$ ,  $p = .02$ ; females:  $F = 9.53$ ,  $df = 1$ ,  $p = .002$ ). Males from the 1970s did not show significant differences when compared to the 1980s, 1990s, and 2000s (Figure 6a). However, males from the 1990s and 2000s showed similar skull sizes and were significantly smaller than individuals from the 1980s. On the other hand, females from the 1960s, 1970s, and 1980s showed similar skull sizes among them but significantly bigger than individuals from the 1990s and 2000 (Figure 6b).

## 4 | DISCUSSION

The results suggest the existence of a density dependence response in somatic growth of SASL population of Patagonia, Argentina. We observed that individuals from the harvest period were smaller than the individuals from the postharvest period. At the beginning of preharvest time the population abundance was more than two times larger than the current abundance, probably resulting in more individuals in the same area, greater crowding, and more intraspecific and interspecific competition for food and breeding sites (Romero et al., 2017).

At the beginning of the postharvest period, SASL population had declined by more than 90% from its original abundance, therefore it is likely that more availability of resources and less intraspecific competition existed. After sealing ended, the population remained relatively stable until 1989 and then began to recover slowly (Crespo & Pedraza, 1991; Reyes et al., 1999). The results of the present study indicate that SASL skull size was larger when the population reached its minimum, and reduced again gradually from the 1990s to the 2000s. This difference would be expected under models of density-dependent growth (Etnier, 2004). It has been observed in various works that declines of pinniped populations sometimes resulted in density-dependent responses leading to a lower intraspecific competition (Bowen et al., 1981; Etnier, 2004; Fowler, 1990; Scheffer, 1955; Trites & Biggs, 1992). These responses can be observed in different parameters, such as changes in mortality, age at sexual maturity, body size, and fertility, among others.

In specimens of the postharvest time, we found a decrease in the size of the skull with increasing population abundance in both sexes. This pattern was clearer in females than in males. This may be explained by foraging

constraints of this sex. Adult females fed mostly on coastal species, whereas males fed mostly on demersal pelagic species (Koen Alonso et al., 2000). Moreover, adult females give birth from mid-December to early February, after which they alternate foraging at sea and attending their pup ashore, until pups are weaned at around 10 to 12 months old (Campagna, 1985; Crespo, 1988; Hamilton, 1934, 1939). In contrast, adult males fast for about 40 days during the breeding season and the rest of the year they are free from foraging constraints. Differences in the diet between sexes are associated with different habitat use, suggesting differential feeding behaviors (Koen Alonso, 1999). Therefore, the increase of population abundance is likely to increase the consumption of prey close to colonies, and increase intraspecific competition (Ashmole, 1963; Drago, Cardona, Crespo, García, et al., 2010; Drago et al., 2011). Females are the first affected due to distance constraints imposed by raising pups, particularly during the early lactation when female foraging trips are limited in distance and duration by the fasting ability of dependent offspring (Drago, Cardona, Crespo, García, et al., 2010; Drago et al., 2011; Riet-Saprizza et al., 2013). In contrast, adult males forage farther away from the colonies and exploit a wider range of habitats than adult females (Koen Alonso et al., 2000; Drago et al., 2015).

Selection pressures can favor the development of characters that increase the physical capacity of males and accentuate differences between sexes (Young, 1959). In agreement to this, wireframe analysis showed that, for males, landmarks with greater displacement are those involved in structures related to bite and neck movements (Figure 5a). The mastoid and nuchal processes were wider and more robust in males than females. These structures are associated with the neck musculature. In addition, the palate was wider in males than in females, being reflected in a greater rostral width. Moreover, the glenoid fossa (the place where the jaw rests) was longer and wider in males. The jaw is of great importance in the struggle during the sexual competition (Brunner et al., 2004; Cullen et al., 2014; Tarnawski et al., 2015). Sexual selection in this species will favor large, more competitive individuals that monopolize reproduction (Bartholomew, 1970). In addition, as males do not provide parental care, they allocate more energy for growth and development of secondary sexual characters (e.g., external genitals, chest, body size, canine size, presence of mane) involved in fights. As a consequence, males favor greater body size and greater development of canines than females (Plavcan, 2001).

Stocks of sea lions from the Atlantic reveal different growth rates, these variations could be related to changes in the accessibility of nutritional resources (Jarma et al., 2019). SASL from northern Patagonia showed changes in prey preferences linked to population abundance (Drago et al., 2009). From the 1940s to the 1970s, when populations were decimated by commercial sealing, SASL progressively increased the consumption of coastal prey. After the 1970s, simultaneously with SASL population recovery, there was an increase in consumption of demersal prey (Drago et al., 2009). It is likely that as population abundance increased, the observed dietary shift was due to increased intraspecific competition at benthic foraging sites, which forced SASL to exploit more distant foraging sites (Drago et al., 2009). In the 1970s, the development of fisheries on the Patagonian shelf grew considerably and the fishing effort continued to increase until late 1990s (Crespo et al., 1997), causing the decline of the hake stock due to overexploitation (Cordo, 2004). The overexploitation of hake probably released a surplus of anchovy which in turn was tapped by Magellanic penguins, South American fur seals and dusky dolphins (Saporiti et al., 2016). The first two species increased in numbers and expanded their distribution range (Carrivero et al., 1995; Crespo et al., 2015; Schiavini et al., 2005). It is important to note that the opportunistic and generalist feeding behavior of SASL (Koen Alonso et al., 2000; Romero et al., 2011), could help this predator to regulate the effects of changes in the ecosystem.

Changes in SASL skull growth related to changes in population abundance have been found in specimens from 1998 to 2002 (Drago Cardona, Crespo, Grandi, & Aguilar, 2010). Even though the authors did an extensive study, they employed traditional morphometric techniques that present limitations to separate the components of shape and size (Rohlf & Marcus, 1993). Given the limitations of the methodology, the authors were not able to detect if differences in the skull were caused by differences on its shape or differences on its size. They found differences in some linear measurements: width and height (but not length) in males' skulls, and length and width (but not height) in the females' skulls through the years (Drago Cardona, Crespo, Grandi, & Aguilar, 2010). In addition, they found

that in both sexes the skull volume (measured as Factor I of PCA) remained similar between periods 1960–1980 and 1981–1997, but it was significantly smaller from 1998 to 2002 (Drago Cardona, Crespo, Grandi, & Aguilar, 2010). In the present work, we compared time periods (harvest and postharvest) and decades of birth used geometric morphometrics techniques, and found that the differences found in the skull were only due to differences in size and not to differences in shape. These results could be obtained since, this technique allows separating the components of shape and size (Rohlf & Marcus, 1993). Individuals of the harvest period (i.e., when population abundance was higher) were significantly smaller than the individuals of the postharvest period. Then, within the postharvest period, it was also possible to observe differences in skull size. After sealing ended (when population was low and consequently availability of resources were high) the skull size was larger. Since the population started recovering and increasing their abundance, the size of the skull showed a reduction.

In the SASL population of Patagonia, there could be density-dependent responses in skull size. The evidence found of differences in skull size in a *K* strategist organism and taking into account that current population abundance is 40% of the preharvest time (Romero et al., 2017), this could be an indication that the population may be near its carrying capacity. In the possible case that the population was still below the carrying capacity, the size of the skull should continue to be maximum as it was in the period when the population was minimal (1960–1980). Similar results were found in Northern fur seals (*Callorhinus ursinus*), where body size decrease in relation to an increase in population and suggested that the population stabilized in a new carrying capacity (Etnier, 2004).

The long-term monitoring studies in wild populations that have suffered hunting are very important. Since there are changes that can be manifested in a relatively short time, such as density dependence, and if long term follow ups are not performed, it is very difficult to observe them. The results presented here showed that it is possible to relate the size of the skull directly to population levels using techniques of geometric morphometrics in skeletal material. This is a tool for evaluating long-term trends in the population history of this species. In addition, this work allowed us to analyze the consequences generated by the exploitation of resources without proper management. Knowledge of the population is an essential tool not only for ecology but also for managing the exploitation of resources.

## ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Dr. Rolando González-José for lending us the MicroscribeG2 digitizing arm belonging to Grupo de Biología Evolutiva Humana (IPCSH–CONICET). We wish to express our gratitude to the staff of the Marine Mammal Laboratory at the Centro Nacional Patagónico (CESIMAR–CONICET) for field and dissections assistance, especially to Lic. Néstor García. We also thank Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR–CONICET) for institutional support and to the staff at the Administración de Parques Nacionales especially to Rafael Lorenzo, Francisco Galdamez, Paula Ciraolo, and Jorge Martin for field assistance. We also thank Administración de Parques Nacionales and Government of the Chubut Province for permits to conduct research in the protected area. This research was funded by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2015–2063 granted to EAC) and by The Explorers Club (granted to ASD).

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

**Ailin Sosa Drouville:** Conceptualization; formal analysis; investigation; methodology; writing-original draft; writing-review & editing. **Carolina Paschetta:** Formal analysis; methodology; writing-review & editing. **Enrique Crespo:** Funding acquisition; writing-review & editing. **M. Florencia Grandi:** Conceptualization; funding acquisition; project administration; supervision; writing-review & editing.

## ORCID

Ailin Sosa Drouville  <https://orcid.org/0000-0002-0268-3779>

María Florencia Grandi  <https://orcid.org/0000-0002-1418-4205>

## ENDNOTE

- <sup>1</sup> Authors consider *Otaria avescens* (Shaw 1800) as the legal and valid species name for the South American sea lion in Argentina, following most South American marine mammalogists and several works: Cabrera (1940), Vaz-Ferreira (1984), Crespo (1988), Rodríguez & Bastida (1993), Rice (1998), and Lucero et al. (2019).

## REFERENCES

- Adams, D., Rohlf, J., & Dennis, E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the revolution. *Italian Journal of Zoology*, 71, 5–16.
- Ashmole, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 103, 458–473.
- Aubone, A., Bezzi, S., Castrucci, R., Dato, C., Ibáñez, P., Irsuta, G., Pérez, M., Renzi, M., Santos, B., Scarlato, N., Simonazzi, M., Triangali, L. & Villarino, F. (1999). Merluza (*Merluccius hubbsi*). In *Diagnóstico de los recursos pesqueros de la República Argentina* [CD-ROM]. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación.
- Bartholomew, G. A. (1970). A model for the evolution in pinniped polygyny. *Evolution*, 2, 544–559.
- Bastida, R. (1963). *Algo sobre los carnívoros marinos* [Aquatic mammals of South America and Antarctica]. Revista Diana.
- Bertolotti, M. I., Verazay, G. A., Errazti, E., Pagani, A. N., & Buono, J. J. (2001). Evolución de la flota pesquera argentina, artes de pesca y dispositivos selectivos [Evolution of the Argentine fishing fleet, fishing gear and selective devices]. *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*, 3, 9–53.
- Bezzi, S. I., & Dato, C. V. (1995). Conocimiento biológico pesquero del recurso merluza (*Merluccius hubbsi*) y su pesquería en la República Argentina [Biological fishing knowledge of the hake (*Merluccius hubbsi*) and its fishery in Argentina]. *INIDEP Documento Científico* 4.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L. (1996). Combining the tools of geometric morphometrics. In L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor, & D. E. Slice (Eds.), *Advances in morphometrics*. Density-dependent pup mortality in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at South Georgia. NATO ASI Series Press.
- Bonner, W. N. (1982). *Seals and man: A study of interactions*. University of Washington Press.
- Bowen, W. B., Capstick, C. K., & Sergeant, D. E. (1981). Temporal changes in the reproductive potential of female harp seals (*Pagophilus groenlandicus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 495–503.
- Brunner, S., Bryden, M., & Shaughnessy, P. D. (2004). Cranial ontogeny of otariid seals. *Systematics and Biodiversity*, 2, 83–110.
- Cabrera, A. (1940). Notas sobre carnívoros sudamericanos [Notes on South American carnivores]. *Notas del Museo de La Plata (Zoología)*, 5, 1–22.
- Campagna, C. (1985). The breeding cycle of the southern sea lion, *Otaria byronia*. *Marine Mammal Science*, 1, 210–218.
- Carrara, I. S. (1952). *Lobos marinos, pingüinos y guaneras de las costas del litoral marítimo e islas adyacentes de la República Argentina* [Sea lions, penguins and guaneras off the coast and adjacent islands of the Argentine Republic]. Ministerio de Educación Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Veterinarias. Special Publication 1773.
- Carrivero, A., Pérez, D., & Yorio, P. (1995). Actualización del estado poblacional del Pingüino Patagónico *Spheniscus magellanicus* en Península Valdés, Chubut, Argentina [Update of the population status of the Patagonian penguin *Spheniscus magellanicus* in Peninsula Valdés, Chubut, Argentina]. *Hornero*, 14, 33–37.
- Cordo, H. D. (2004). Evaluación del estado del efectivo sur de 41°S de la merluza (*Merluccius hubbsi*) y estimación de la captura biológicamente aceptable correspondiente al año 2004 [Evaluation of the status of the stock of hake (*Merluccius hubbsi*) to the south of 41°S and estimation of the biologically acceptable catch corresponding to the year 2004]. Technical Report INIDEP-DNI N°17/04.
- Cassini, M. H., & Fernández-Juricic, E. (2003). Costs and benefits of joining South American sea lion breeding groups: Testing the assumptions of a model of female breeding dispersion. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1154–1160.
- Crespo, E. A. (1988). *Dinámica poblacional del lobo marino de un pelo Otaria avescens (Shaw, 1800), en el norte del litoral patagónico* [Population dynamics of the sea lion *Otaria avescens* (Shaw, 1800), in the northern Patagonian coast] (Doctoral dissertation). Universidad de Buenos Aires.
- Crespo, E. A., & Pedraza, S. N. (1991). Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el litoral norpatagónico [Present status and trend of the population of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in the North Patagonian coast]. *Ecología Austral*, 1, 87–95.
- Crespo, E. A., Corcuera, J., & Lopez Cazorla, A. (1994a). Interactions between marine mammals and fisheries in some fishing areas of the coast of Argentina. Gillnets and cetaceans. *International Whaling Commission, Special Issue* 15, 283–290.
- Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Dans, S. L., Koen, M. A., Reyes, M. L., García, N., & Coscarella, M. (1997). Direct and indirect effects of the high seas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central Patagonian coast. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22, 189–207.

- Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Dans, S. L., Svendsen, G. M., Degradi, M., & Coscarella, M. (2018). The southwestern Atlantic southern right whale, *Eubalaena australis*, population is growing but at a decelerated rate. *Marine Mammal Science*, 35, 93–107.
- Crespo, E. A., Schiavini, A. C. M., García, N. A., Franco-Trecu, V., Goodall, R. N. P., Rodríguez, D., Morgante, J. S., & de Oliveira, L. R. (2015). Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. *Marine Mammal Science*, 31, 866–890.
- Crespo, E. A., Schiavini, A. C. M., Pérez Macri, G., Reyes, L., & Dans, S. L. (1994b). Estudios sobre la determinación de edad en mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental. [Studies on age determination in marine mammals of the southwestern Atlantic]. Proceedings of the Cuarta Reunion de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur, 12–15 November 1990, Chile (pp. 31–55).
- Cullen, T. M., Fraser, D., Rycbczynski, N., & Schröder Adams, C. (2014). Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in Pinnipedia. *Evolution*, 68, 1469–1484.
- Dans, S. L., Crespo, E. A., Pedraza, S. N. & Koen Alonso, M. (2004). Recovery of the South American sea lion population in northern Patagonia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1681–1690.
- Doige, D. W., Croxall, J. P., & Baker, J. R. (1984). Density-dependent pup mortality in the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at South Georgia. *Journal of Zoology*, 202, 449–460.
- Dhondt, A. (1988). Carrying capacity: A confusing concept. *Ecologia Generalis*, 9, 337–346.
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E. A., García, N. A., Ameghino, S., & Aguilar, A. (2010a). Change in the foraging strategy of female South American sea lions (Carnivora: Pinnipedia) after parturition. *Scientia Marina*, 74, 589–598.
- Drago, M., Cardona, L., Crespo, E. A., Grandi, M. F., & Aguilar, A. (2010b). Reduction of skull size in South American sea lions reveals density-dependent growth during population recovery. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 253–261.
- Drago, M., Cardona, L., García, N. A., Ameghino, S., & Aguilar, A. (2011). Influence of colony size on pup fitness and survival in South American sea lions. *Marine Mammal Science*, 27, 167–181.
- Drago, M., Crespo, E. A., Aguilar, A., Cardona, L., García, N. A., Dans, S. L., & Goodall, N. (2009). Historic change of the diet of the South American sea lion in Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 273–286.
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Zenteno, L., Szteren, D., Crespo, E. A., Riet Saprizza, & 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.
- Etnier, M. A. (2004). Reevaluating evidence of density-dependent growth in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) based on measurements of archived skeletal specimens. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1616–1626.
- Franco-Trecu, V., Drago, M., Baladán, C., García-Olazábal M. D., Crespo, E. A., Cardona, L., & Inchausti, P. (2015). Post-harvesting population dynamics of the South American sea lion (*Otaria byronia*) in the southwestern Atlantic. *Marine Mammal Science*, 31, 963–978.
- Ferrari, M., Campagna, C., Condit, R., & Lewis M. (2013). The founding of a southern elephant seal colony. *Marine Mammal Science*, 29, 407–423.
- Fowler, C. W. (1981). Density dependence as related to life history strategy. *Ecology*, 62, 602–610.
- Fowler, C. W. (1990). Density dependence in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Marine Mammal Science*, 6, 171–195.
- Gerber, L. R., & Hilborn, R. (2001). Catastrophic events and recovery from low densities in populations of otariids: Implications for risk of extinction. *Mammal Review*, 31, 131–150.
- Godoy J. C. (1963). Inventario de la fauna exótica existente en la Argentina [Inventory of the exotic fauna in Argentina]. En: Fauna Silvestre, Evaluación de los Recursos Naturales [In: Wildlife, natural resource assessment]. *Consejo Federal de Inversiones*, Buenos Aires, 8, 61–64.
- Goodall, C. (1991). Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society*, 53, 285–339.
- Grandi, M. F., Dans, S. L., García, N. A., Crespo, E. A. (2010). Growth and age at sexual maturity of South American sea lions. *Mammalian Biology*, 75, 381–474.
- Guttman, L. (1954). Some necessary conditions for common factor analysis. *Psychometrika*, 19, 149–161.
- Hamilton, J. E. (1934). The Southern sea lion *Otaria byronia* (de Blainville). *Discovery Reports*, 8, 269–318.
- Hamilton, J. E. (1939). A second report on the southern sea lion, *Otaria byronia* (de Blainville). *Discovers Reports*, 19, 121–164.
- Hixon, M., & Webster, M. (2002). Density dependence in reef fish populations. In P. F. Sale (Ed.), *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem* (pp. 303–326). Academic Press.
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: A comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74, 2204–2214.
- Jarma, D., Romero, M. A., García, N. A., Svendsen, S., & González, R. (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.

- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resource*, 11, 353–357.
- Koen Alonso, M. A. (1999). *Estudio comparado de la alimentación entre algunos predadores de alto nivel trófico de la comunidad marina del norte y centro de Patagonia*. [Comparative study of feeding among some high trophic level predators of the marine community of northern and central Patagonia] (Doctoral dissertation). Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Koen Alonso, M. A., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., García, N & Coscarella, M. (2000). Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98, 250–263.
- Kovacs, K. M., Aguilar, A., Auriolos, D., Burkanov, V., Campagna, C., Gales, N., Gelatt, T., Goldworthy, S. D., Goodman, S. J., Hofmeyr, G. J. G., Härkönen, T., Lowry, L., Lydersen, C., Schipper, J., Sipilä, T., Southwell, C., Stuart, S., Thompson, D., & Trillmich, F. (2012). Global threats to pinnipeds. *Marine Mammal Science*, 28, 414–436.
- Lande R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 142, 911–927.
- Lima, M. (1995). Regulación poblacional, denso-dependencia y métodos para su detección en series de tiempo [Population regulation, density dependence and methods for its detection in time series]. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68, 251–269.
- Lopez Arregui, E., & Gonzalez Regalado, T. (1940). Lobos marinos en la Argentina. Su aprovechamiento integral [Sea lions in Argentina. Its integral use]. *Boletín de Fomento Ganadero, Ministerio de Agricultura de la Nación*, No. 18. 1–19.
- Lucero, S., Rodríguez, S. M., Teta, P., Cassini, G., & D'Elia, G. (2019). Solving a long-standing nomenclatorial controversy: Designation of a neotype for the southern sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800). *Zootaxa*, 4555, 296–300.
- McMahon, C. R., Bester, M. N., Hindell, M. A., Brook B. W., & Bradshaw, C. J. A. (2009). Shifting trends: Detecting environmentally mediated regulation in long-lived marine vertebrates using time-series data. *Oecologia*, 159, 69–82.
- Pistorius, P. A. & Bester, M. N. (2002). Juvenile survival and population regulation in southern elephant seals at Marion Island. *African Zoology*, 37, 35–41.
- Pistorius, P. A., Taylor, F. E., Bester, M. N., Hofmeyr, G. J. G. & Kirkman, S.P. (2008). Evidence for density dependent population regulation in southern elephant seals in the southern Indian Ocean. *African Zoology*, 43, 75–80.
- Plavcan, J. M. (2001). Sexual dimorphism in primate evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 116, 25–53.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing.
- Reyes L. M., Crespo E. A. & Szapkievich V. (1999). Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Argentina. *Marine Mammal Science*, 15, 478–493.
- Riet-Sapriza F. G., Costa D. P., Franco-Trecu V., Marín, Y., Chocca, J., González, B., Beathyate, G., Chilvers, B. L., & Huckstadt, 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 II*, 88–89, 106–119.
- Rice, D. W. (1998). *Marine mammals of the world*. Special Publication No. 4. Society for Marine Mammalogy.
- Rodríguez, D. H., & Bastida, R. O. (1993). The southern sea lion, *Otaria byronia* or *Otaria avescens*? *Marine Mammal Science*, 9, 372–381.
- Rohlf, J. F., & Marcus L. F. (1993). A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 129–132.
- Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (1990). Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematics Zoology*, 39, 40–59.
- Romero, M. A., Dans, S., González, R., Svendsen, G., García, N., & Crespo, E. (2011). Trophic overlap between the South American sea lion *Otaria flavescens* and the demersal trawl fishery in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39, 344–358.
- Romero, M. A., Grandi, M. F., Koen, M. A., Svendsen, G., Ocampo, R. M., García, N., Dans, S. L., González, R., & Crespo, E. A. (2017). Analysing the natural population growth of a large marine mammal after a depletive harvest. *Scientific Reports*, 7, 5271.
- Rosas, F. C. W., Haimovici, M., Pinedo, M. C. (1993). Age and growth of the South American sea lion, *Otaria flavescens* (Shaw, 1899), in southern Brazil. *Journal Mammalogy*, 74, 141–147.
- Rotella, J. J., Link, W. A., Nichols, J. D., Hadley, G. L., Garrott, R. A., & Proffitt, K. M. (2009). An evaluation of density-dependent and density-independent influences on population growth rates in Weddell seals. *Ecology*, 90, 975–984.
- Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D. G., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E. A., & Cardona, L. (2016). Resource partitioning between marine air-breathing predators: Are body size and mouth diameter the major determinants? *Marine Ecology*, 957–969, 37.
- Scheffer, V. B. (1955). Body size with relation to population density in mammals. *Journal of Mammalogy*, 36, 493–515.
- Schiavini, A., Yorio, P., Gandini, P., Raya Rey, A., & Dee Boersma, P. (2005). Los pingüinos de las costas argentinas: Estado poblacional y conservación [The penguins of the Argentine coasts: Population status and conservation]. *Hornero*, 20, 5–23.
- Schlager, S. (2017). Morpho: Calculations and visualizations related to geometric morphometrics. *R package version 2.4.1.1*.

- Tarnawski, B. A. (2015). *Crecimiento, ontogenia craneana y dimorfismo sexual en pinnípedos (Mammalia, Carnivora) de América del Sur y Antártida* [Growth, cranial ontogeny and sexual dimorphism in pinnipeds (Mammalia, Carnivora) from South America and Antarctica] (Doctoral dissertation). Universidad Nacional de La Plata.
- Trites, A. W., & Bigg, M. A. (1992). Changes in body growth of northern fur seals from 1958 to 1974: Density effects or changes in the ecosystem? *Fisheries Oceanography*, 1, 127–136.
- Vaz-Ferreira, R. (1984). Sobre el nombre científico del león marino sudamericano (Pinnipedia: Otariidae) [On the scientific name of the South American sea lion (Pinnipedia: Otariidae)]. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2, 22–26.
- Young, R.W. (1959). The influence of cranial contents on postnatal growth of the skull in the rat. *American Journal of Anatomy*, 105, 385–415.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, L. (2004). *Geometric morphometrics for biologists*. Elsevier Press.

## SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of this article.

**How to cite this article:** Sosa Drouville A, Paschetta C, Crespo EA, Grandi MF. Do changes in skull size of South American sea lions reflect changes in population density? *Mar Mam Sci.* 2021;1–15. <https://doi.org/10.1111/mms.12786>