



**“ESPECIALIZACIÓN TRÓFICA INDIVIDUAL DEL CHUNGUNGO
(*Lontra felina*) EN LA ZONA CENTRO DE CHILE”**

Entregada a La

Universidad de Valparaíso

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magister en Ciencias Biológicas Mención Biodiversidad y Conservación

Instituto de Biología

Facultad de Ciencias

Por

Carola Elena Vivanco Lobos

2024

Directora de Tesis: Maritza Sepúlveda Martínez

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE VALPARAÍSO

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister
presentada por el candidato

CAROLA ELENA VIVANCO LOBOS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas mención Biodiversidad y Conservación, en el examen de Defensa
de Tesis rendido el día 25 de abril de 2024.

Directores de Tesis:

Prof.	Maritza Sepúlveda Martínez
Prof.	Frederick Toro Cortés

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Prof.	Maritza Sepúlveda Martínez
Prof.	Alicia Guerrero Vega
Prof.	Frederick Toro Cortés

ÍNDICE DE CONTENIDOS

I.	INTRODUCCIÓN.....	1
II.	METODOLOGÍA.....	7
	Área de estudio.....	7
	Preparación de las muestras y análisis de isótopos estables.....	9
	Determinación del nicho isotópico y de la especialización trófica individual.....	10
	Análisis estadístico.....	11
III.	RESULTADOS.....	12
	Valores isotópicos de las vibrisas de <i>L. felina</i>	12
	Determinación del grado de especialización trófica: Análisis unidimensional.....	14
	Análisis bidimensional.....	15
IV.	DISCUSIÓN.....	17
	<i>Lontra felina</i> , una especie especialista.....	17
	Semejanza en la especialización trófica entre machos y hembras	19
	Valores isotópicos en chungungos en el área de estudio.....	21
	Limitaciones del estudio.....	23
	Amenazas del chungungo en la región de Valparaíso.....	24
	Implicancias para la conservación	25
V.	CONCLUSIONES	27
VI.	REFERENCIAS	28

Dedicatoria:

A mis papás, Gloria y Francisco que me han apoyado incondicionalmente en cada paso. A mis seres queridos, por darme cariños y ánimos cuando más lo necesitaba. Por último, este trabajo también va dedicado a los niños y niñas que sueñan con ser científicos de animales.

AGRADECIMIENTOS:

Quiero agradecer a la doctora Maritza Sepúlveda, por confiar en mí y darme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo. Gracias por guiarme en el largo camino que fue realizar este trabajo de investigación y por responder mis dudas con paciencia.

Gracias al equipo de LECCMAR, por su compañía, apoyo, cariño y abundantes risas.

Gracias a mis padres, por el amor incondicional, por el apoyo y por confiar plenamente en mis capacidades.

Gracias a mis seres queridos por alentarme a cumplir mis metas, por acompañarme y contenerme cuando fue necesario.

RESUMEN

Tradicionalmente, la mayoría de los depredadores de alto nivel trófico han sido clasificados como especies generalistas. Sin embargo, existe cada vez mayor evidencia científica de la diversificación de hábitos tróficos entre individuos de una misma población, concepto denominado especialización trófica (IS). *Lontra felina*, única especie marina de mustélido en nuestro país ha sido considerada como una especie generalista y oportunista, sin embargo, se desconocen aspectos relevantes de su ecología trófica, tales como posibles variaciones intra e interindividual en su dieta. Por ello, en este trabajo se analizó la amplitud del nicho isotópico y el grado de especialización trófica del chungungo en la zona central de Chile a través del análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en 126 fragmentos de vibrisas de 21 individuos que fueron hallados muertos en diferentes localidades de la Región de Valparaíso entre los años 2018 a 2022. El rango de la composición isotópica fue de -14,77‰ a -11,40 ‰ y de 16,81‰ a 22,13‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Los resultados de este estudio sugieren una alta especialización trófica a nivel individual en la población, así como también un alto solapamiento de nichos isotópicos entre ambos sexos. Por otra parte, machos y hembras presentaron índices de especialización trófica muy similares, sin exhibir diferencias significativas entre ambos sexos. Estos resultados evidencian, por primera vez para esta especie, una especialización trófica individual, que podría ser causada por una alta diversidad de presas en su hábitat. Por otro lado, se sugiere que la semejanza en el grado de especialización trófica de machos y hembras puede atribuirse al comportamiento solitario de esta especie y a la extensión similar del rango de hogar que presentan ambos sexos. Comprender la IS en una población puede dar una aproximación de la diversidad de nichos isotópicos ocupado por la especie, así como también es de mucha utilidad para desarrollar planes de manejo en los que se proteja la totalidad de los recursos consumidos por la población.

ABSTRACT

Traditionally, most high-trophic-level predators have been classified as generalist species. However, there is increasing scientific evidence of the diversification of trophic habits among individuals of the same population, a concept called trophic specialization (IS). *Lontra felina*, the only marine mustelid species in our country, has been considered a generalist and opportunistic species; however, relevant aspects of its trophic ecology are unknown, such as possible intra- and interindividual variations in its diet. Therefore, in this work we analyzed the breadth of the isotopic niche and the degree of trophic specialization of the chungungo in the central zone of Chile through the analysis of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) in 126 fragments of vibrissae from 21 individuals who were found dead in different locations in the Valparaíso Region between 2018 and 2022. The range of isotopic composition was from -14.77‰ to -11.40‰ and from 16.81‰ to 22.13 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively. The results of this study suggest a high trophic specialization at the individual level in the population, as well as a high overlap of isotopic niches between both sexes. Furthermore, males and females presented very similar trophic specialization indices, without exhibiting significant differences between both sexes. These results show, for the first time for this species, an individual trophic specialization, which could be caused by a high diversity of prey in its habitat. On the other hand, it is suggested that the similarity in the degree of trophic specialization of males and females can be attributed to the solitary behavior of this species and the similar extension of the home range that both sexes present. Understanding the IS in a population can give an approximation of the diversity of isotopic niches occupied by the species, as well as being very useful for developing management plans in which all the resources consumed by the population are protected.

I. INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente, los depredadores se han clasificado de acuerdo a su ecología trófica en dos categorías, generalistas y especialistas (Segura et al., 2007). Los generalistas, corresponden a especies cuyos individuos consumen una gran diversidad de presas como parte de su dieta (Linares et al., 2010) y por ello presentan un nicho trófico amplio. En contraste, las especies especialistas son aquellas que ingieren el mismo tipo de recurso con una pequeña o nula variación entre los organismos que conforman su dieta (Ramiadantsoa et al., 2018). Aunque muchas de las especies de depredadores se han clasificado tradicionalmente como generalistas, existe cada vez mayor evidencia de que individuos conespecíficos de una misma población no son ecológicamente idénticos (Layman & Allgeier, 2012), si no que cada uno puede depender de un subconjunto de recursos utilizado por la población total, concepto denominado especialización trófica (Devictor et al., 2010; Herman et al., 2005; Páez-Rosas et al., 2017). Diversas investigaciones han demostrado que la especialización trófica presenta beneficios para los individuos, maximizando el fitness individual mediante la minimización del solapamiento de recursos con organismos conespecíficos (Golet et al., 2000), lo que en última instancia promueve la coexistencia (Bolnick et al., 2003).

Cuantificar la magnitud de la especialización trófica individual requiere comparar el nicho individual versus el nicho poblacional (Costa-Pereira et al., 2023). Para ello, Roughgarden (1972) propuso un método cuantitativo para medir la variación de nichos intrapoblacionales utilizado hasta la actualidad. La amplitud de nicho de una población (*total niche width*: TNW), que representa el espectro total de presas consumidas en dicha población, puede dividirse en dos componentes: la variación dietética de cada individuo (*within individual component*: WIC) y la variación dietética entre cada individuo (*between individual component*: BIC). Por lo tanto, la fórmula $TNW = WIC + BIC$ permite cuantificar la proporción del TNW explicado por la variación intraindividual (e.g: WIC/TNW).

Existe una amplia evidencia de que el grado de especialización trófica puede variar entre poblaciones de una misma especie en respuesta a diferentes presiones ecológicas, como son la competencia intraespecífica (Agashe & Bolnick, 2010; Lewis et al, 2006), la competencia

interespecífica (Araújo et al., 2009; Pansu et al., 2019), la depredación (Darimont et al., 2007; Kotler et al., 1994) y la abundancia y disponibilidad de recursos (Robertson et al., 2015; Tinker et al., 2008). A pesar de que los cuatro estresores influyen en las dinámicas de forrajeo de las poblaciones, la competencia intraespecífica suele corresponder al principal impulsor de la especialización trófica (Noble et al., 2019; Svanbäck, y Bolnick, 2006). Así mismo, se ha demostrado que el sexo de los individuos puede ser un factor potencial de variación intraespecífica de nicho (Bolnick et al., 2011; Ruckstuhl, 2006). Por ejemplo, estudios realizados en la nutria marina de California (*Enhydra lutris*) han revelado que las hembras son comparativamente más especialistas que los machos en sitios donde la densidad de nutrias es alta (Smith et al., 2015). Otro ejemplo lo constituye el lobo marino de California (*Zalophus californianus*), ya que en épocas reproductivas las hembras muestran un nicho trófico más reducido que los machos. Se hipotetiza que esto se podría deber a que las hembras están restringidas a forrajear cerca de la colonia, mientras que los machos pueden ocupar áreas de alimentación más amplias (Trillmich, 1990).

Las investigaciones realizadas para determinar el grado de especialización trófica requieren de estudios de continuidad de la dieta a nivel individual, ya que permiten determinar si la dieta de un animal varía o se mantiene en el tiempo (Newsome et al., 2009). Tradicionalmente, los estudios de dieta se han basado en observaciones de campo, en estudios de contenido estomacal y en análisis de fecas (Fitch & Brownell., 1968). Sin embargo, estas técnicas tradicionales presentan una serie de desventajas (Bowen, 2000), entre las que se destacan, como una de las principales, que el contenido sólo refleja la última comida del animal, la que no necesariamente representa la composición total de la dieta, ni sus potenciales variaciones a nivel individual (Hobson et al., 1996; Newsome et al., 2010). Otra desventaja es, por ejemplo, en el caso del análisis fecal, la subestimación de peces, cefalópodos y presas de cuerpo blando, debido a la erosión causada por las enzimas digestivas, o también la imposibilidad de saber la identidad del individuo (Stewart-Sinclair, 2013). La técnica de isótopos estables es una herramienta que ha sido ampliamente utilizada en estudios de dieta, ya que no presenta las desventajas de los métodos tradicionales (Crawford et al., 2008). Particularmente, la cuantificación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno que se encuentran de forma natural en los tejidos de los seres vivos se ha convertido en una herramienta cada vez más relevante para recopilar información trófica y dietaria de un individuo en el tiempo (Lewis et al., 2006). Esta técnica presenta ventajas comparativas con respecto a las técnicas de estudios tradicionales, como lo son (1) proveer basta información a bajo

costo y esfuerzo de campo, (2) puede ser utilizada en situaciones donde la observación directa es imposible, ya sea por circunstancias climatológicas o geográficas, (3) son útiles para detectar patrones crípticos de forrajeo, debido a factores como el tamaño pequeño de las presas y las distribuciones de éstas en alta mar, y (4) proporcionan una medida de la dieta asimilada con respecto a la dieta ingerida (La Roche et al., 2021). Sumado a todo ello, el beneficio de utilizar isótopos estables de carbono y nitrógeno en estudios de ecología trófica corresponde a que ambos elementos se incorporan a los tejidos del consumidor de maneras predecibles (Boecklen et al., 2011). Es así que cuando el nitrógeno es asimilado, el nitrógeno liviano ^{14}N es excretado, por lo cual los consumidores se enriquecen con ^{15}N de sus dietas (Hobson et al., 1996). Este nivel de enriquecimiento es altamente predecible desde un nivel trófico al siguiente, lo cual permite que el $\delta^{15}\text{N}$ sea utilizado como indicador de la posición trófica del consumidor (Davenport y Bax, 2002). Por otro lado, el $\delta^{13}\text{C}$ en ecosistemas marinos está directamente relacionado a la fuente de producción primaria y, por lo tanto, a la ubicación de ésta (Davenport & Bax, 2002). Por ello, los valores de los isótopos de carbono permiten realizar una interpretación geográfica, la cual puede ser utilizada para indicar sitios de forrajero en hábitats marinos (Cherel & Hobson, 2007).

En las últimas décadas, el uso frecuente de los isótopos estables ha permitido que ecólogos isotópicos acuñen el concepto de “nicho isotópico” (Newsome et al., 2007) referido a un área (el espacio δ) que presenta valores isotópicos como coordenadas. El espacio delta, que podría representarse, con $\delta^{13}\text{C}$ en el eje de abscisas y $\delta^{15}\text{N}$ en el eje de ordenadas es comparable a el espacio n-dimensional que contiene el nicho ecológico, debido a que la composición química del animal está directamente influenciada por su alimentación, así como también por el hábitat en el que vive (Newsome et al., 2007).

Diversos estudios han demostrado que los isótopos estables permiten investigar el nicho trófico individual y las estrategias de forrajeo de distintos individuos dentro de una población (Boecklen et al., 2011; Santos-Carvallo et al., 2015). Para ello, se pueden utilizar diferentes tipos de tejido según la escala de tiempo que se desee estudiar (Kelly, 2000). Por ejemplo, las proteínas plasmáticas poseen altas tasas de renovación, por lo que entregan información ecológica en una escala de tiempo de días a semanas (Kelly, 2000). En cambio, tejidos como el colágeno óseo presentan tasas de recambio de proteínas muy bajas, y por tanto proveen información en una escala de meses a años (Tieszen et al., 1983). Los tejidos metabólicamente lentos y que se encuentran en

continuo crecimiento, como lo son las uñas, los anillos de crecimiento en dientes y las vibrisas o bigotes presentan características que los hacen ideales para estudiar potenciales variaciones intraindividuales en la ecología trófica en el tiempo mediante isótopos estables (Greaves et al., 2004; Zhao y Schell, 2004) ya que al ser muestreados en serie proporcionan registros de la dieta del animal en el tiempo (Cherel et al. 2009; Newsome et al. 2009). En este contexto, el análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en este tipo de tejidos se ha convertido en una de las herramientas mayormente utilizadas para estudios de especialización trófica, tanto en especies marinas (Newsome et al., 2010; Vighi et al., 2015), como en terrestres (Crawford et al., 2008; Scholz et al., 2020).

La gran mayoría de especies que conforman los denominados mamíferos marinos han sido tradicionalmente clasificados como especies generalistas y oportunistas (Heckel and Schramm, 2021; Shane et al., 1986; Tinker et al., 2008), es decir, individuos que explotan los recursos disponibles en un lugar y tiempo dados. Sin embargo, existe cada vez mayor evidencia de especialización trófica en mamíferos marinos, tanto en otáridos (e.g. Villegas et al., 2008), fócidos (e.g. Botta et al 2018; Hückstädt et al., 2011), misticetos (e.g. Hoelzel et al., 1989), odontocetos (e.g. Ford et al., 1998) y mustélidos (e.g. Newsome et al., 2009). Para este último grupo en particular, distintos estudios sugieren que presentan una alta especialización individual en la conducta de forrajeo (Carrasco et al., 2020; Estes et al., 2003; Newsome et al., 2009; Tinker et al., 2008). Por ejemplo, en la nutria marina de California (*Enhydra lutris*) se ha demostrado que los individuos poseen dietas altamente especializadas en poblaciones que están al límite de la capacidad de carga del ambiente (Estes et al., 2003; Tinker et al, 2008). Asimismo, se ha descrito que la mayoría de los individuos mantienen una dieta única durante su vida; sin embargo, un porcentaje menor de animales puede variar su dieta, posiblemente debido a fluctuaciones estacionales en la calidad o abundancia de las presas (Newsome et al., 2009). Por otro lado, Carrasco et al., (2020) sugieren que la nutria neotropical (*L. longicaudatus*) utiliza solo una fracción del nicho total ocupado por la especie, es decir, individuos especialistas componen una población generalista.

En Chile se encuentra una de las dos especies de nutrias marinas que existen a nivel mundial, el chungungo o gato de mar (*Lontra felina*, Molina 1782). De acuerdo con Castilla (1979) el chungungo corresponde a un depredador de alto nivel trófico, siendo una especie de gran

importancia para la salud de los ecosistemas costeros (Córdova et al., 2009). Estudios previos realizados para determinar la ecología trófica del chungungo lo han clasificado como una especie generalista y oportunista (Valqui et al., 2012).

Al presentar una amplia distribución en Perú y Chile (desde los 6°S hasta los 56°S) (Castilla y Bahamondes, 1979), se ha descrito que esta especie exhibe variaciones latitudinales de la composición de su dieta en relación a la disponibilidad de recursos en el tiempo y espacio (Medina-Vogel et al. 2008; Poblete et al., 2019). Sin embargo, no existen a la fecha estudios que hayan analizado la potencial existencia de especialización individual en esta especie, como se ha documentado para otras especies de mustélidos, incluyendo la nutria marina de California (Newsome et al., 2009).

Actualmente, el chungungo presenta tamaños poblacionales reducidos, como consecuencia a la caza indiscriminada sufrida en el siglo XX (Medina-Vogel 1995; Valqui et al., 2012). Así mismo, se estima que sus tamaños poblacionales continúan disminuyendo debido a la pérdida de hábitat, a los asentamientos humanos costeros, a la depredación causada por los perros domésticos y a las enfermedades infecciosas (Valqui et al., 2021). Es por esto que, el Ministerio de Medio Ambiente ha categorizado a la especie como “En peligro” para todo su rango de distribución en Chile (Ministerio de Medio Ambiente, 2008). Por otra parte, a nivel internacional la IUCN ha clasificado al chungungo como “Vulnerable” (Valqui et al., 2021) y está dentro del Apéndice I de la Conservación sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES, 2021). Por estas razones, la investigación de aspectos ecológicos, como lo es la especialización individual de la dieta, es fundamental para integrar nueva información y así, poder desarrollar medidas que contribuyan a la conservación de la especie.

Hipótesis:

Lontra felina muestra una especialización individual en la composición de su dieta. De acuerdo a esto se predice una menor variación intraindividual en los valores isotópicos de carbono y nitrógeno en el tiempo, en comparación con variaciones interindividuales para ambos isótopos estables.

Objetivos:**Objetivo general:**

Analizar la amplitud del nicho isotópico y el grado de especialización trófica de *Lontra felina* en la zona central de Chile.

Objetivos específicos:

- Medir la amplitud de nicho trófico y el grado de especialización trófica individual de *L. felina* en la Región de Valparaíso.
- Analizar potenciales variaciones intersexuales en la amplitud de nicho trófico y en el grado de especialización trófica de *L. felina* en la Región de Valparaíso.

II. METODOLOGÍA

Área de estudio

Entre los años 2018 a 2022 se colectaron vibrisas de 21 chungungos que fueron hallados muertos en diferentes localidades de la Región de Valparaíso (Figura 1, Tabla 1). Para ello, cada ejemplar fue trasladado a dependencias de la Universidad Santo Tomas, Viña del Mar para su necropsia (Figura 2A). Se determinó el sexo de cada individuo y se extrajeron tres a cuatro vibrisas por animal. Cada vibrisa fue dividida en seis fragmentos, con un total de 126 fragmentos analizados (Tabla 1).

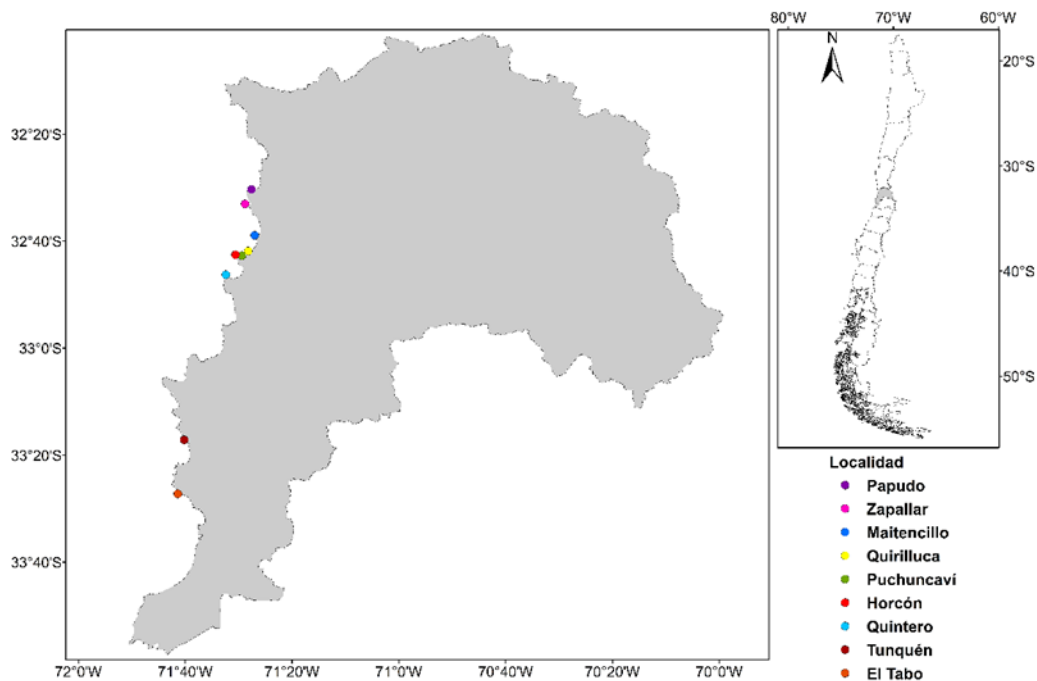


Figura 1. Ubicación de la Región de Valparaíso respecto a Chile Continental. Los distintos círculos de colores representan los lugares de colecta de chungungos.

Tabla 1. Numeración, n° de segmentos, sexo y origen de las muestras de vibrisas obtenidas de *Lontra felina* colectadas a partir de animales muertos en la Región de Valparaíso.

N° asignado a las vibrisas	N° de segmentos de vibrisas	Sexo	Lugar de procedencia	Coordenadas geográficas	Causa de muerte
1	6	Macho	Tunquén	33°17'08"S 71°39'30"O	Captura incidental
2	6	Indeterminado	Maitencillo	32°38'54"S 71°26'21"O	Desconocida
3	6	Macho	Puchuncaví	32°42'41"S 71°28'15"O	Ataque de perros
4	6	Macho	El Tabo	33°27'13"S 71°40'32"O	Ataque de perros
5	6	Hembra	Playa Aguas	32°38'54"S 71°26'21"O	Ataque de perros
6	6	Hembra	Puchuncaví	32°44'38"S 71°29'12"O	Ahogado en una termoelectrica
7	6	Hembra	Papudo	32°30'20"S 71°26'54"O	Desconocida
8	6	Macho	Maitencillo	32°38'54"S 71°26'21"O	Ataque de perros
9	6	Hembra	Puchuncaví	32°44'38"S 71°29'12"O	Ataque de perros
10	6	Indeterminado	Maitencillo	32°38'54"S 71°26'21"O	Desconocida
11	6	Macho	Horcón	32°42'32"S 71°29'24"O	Intoxicado
12	6	Hembra	Zapallar	32°33'02"S 71°27'37"O	Intoxicado
13	6	Indeterminado	Quirilluca	32°41'50"S 71°27'30"O	Desconocida
14	6	Hembra	Zapallar	32°33'02"S 71°27'37"O	Captura incidental
15	6	Macho	Quirilluca	32°41'50"S 71°27'30"O	Ataque de perros
16	6	Indeterminado	Quintero	32°41'50"S 71°27'30"O	Desconocida
17	6	Indeterminado	Quintero	32°46'16"S 71°31'38"O	Desconocida
18	6	Hembra	Zapallar	32°33'02"S 71°27'37"O	Desconocida
19	6	Macho	Maitencillo	32°38'54"S 71°26'21"O	Captura incidental
20	6	Hembra	Puchuncaví	32°44'38"S 71°29'12"O	Ahogado en una termoelectrica
21	6	Hembra	Zapallar	32°33'02"S 71°27'37"O	Desconocida
Total	126				

Preparación de las muestras y análisis de isótopos estables

Las vibrisas fueron almacenadas en tubos falcon y trasladadas al laboratorio de Ecología Aplicada de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Valparaíso. En el laboratorio, cada vibrisa fue lavada en éter de petróleo durante tres horas para remover los residuos lipídicos. Posteriormente, la vibrisa fue pesada, medida y posteriormente seccionada en segmentos de 0,4 g (Figura 2.B), utilizando como referencia los trabajos de Newsome et al. (2010) y Tyrrell et al. (2013) en la nutria marina de California (*Enhydra lutris*), obteniéndose 6 segmentos por vibrisa.

Cada uno de los segmentos obtenidos fue almacenado en forma individual y enviado al centro de isótopos estables de la Universidad de Nuevo México (UNM-CSI, Albuquerque) para determinar las proporciones de isótopos naturales de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en cada segmento. Estos isótopos fueron analizados mediante un analizador elemental Costech 4010 (Costech, Valencia, CA) acoplado a un espectrómetro de masa Thermo Scientific Delta V (Thermo Scientific, Bremen, Alemania). Las proporciones de isótopos naturales de cada elemento ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en los segmentos de vibrisas de los chungungos se expresaron en notación delta (δ). Se utilizaron como estándares el Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) y el N_2 atmosférico para valores de isótopos de carbono y nitrógeno, respectivamente, siguiendo la ecuación: $\delta X = 1000[(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1]$, donde R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra y el estándar (Newsome et al., 2009).

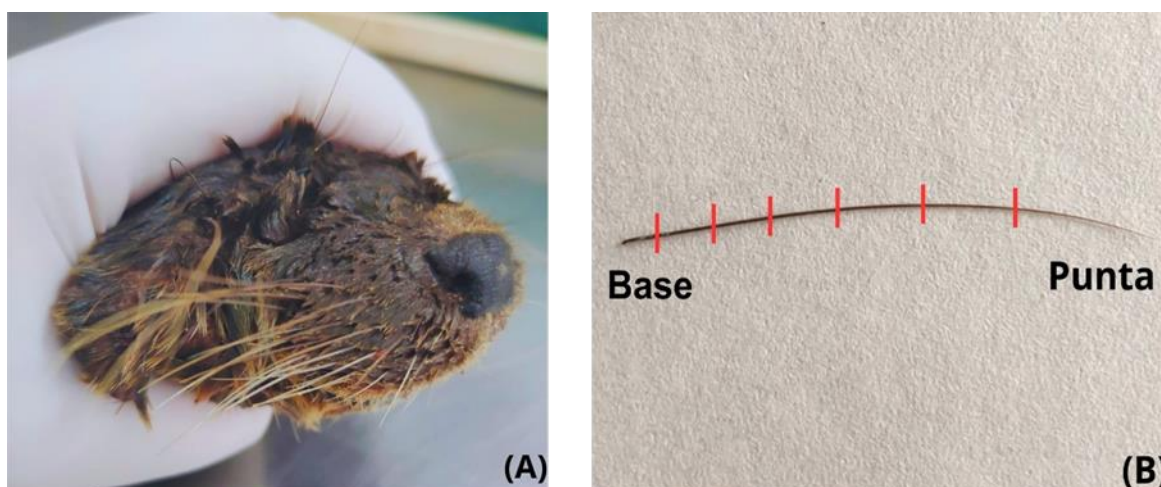


Figura 2. (A) Extracción de vibrisas de carcasas de chungungos. (B) Vibrisa de chungungo e ilustración de sus cortes.

Determinación del nicho isotópico y de la especialización trófica individual

Utilizando los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los distintos segmentos de cada chungungo, se cuantificó la variación dietaria individual utilizando el cálculo de las elipses, que representa el espacio del nicho isotópico que ocupa cada individuo dentro de la población (Jackson et al., 2011). Para ello, se calculó el área total (TA), la cual corresponde al área del casco convexo calculada a partir de la unión de los valores extremos del espacio isotópico e indica el grado de diversidad trófica mediante la cuantificación de la amplitud del nicho isotópico de la población en el biplot.

El grado de especialización individual (IS) se calculó para cada individuo utilizando un enfoque unidimensional y bidimensional del índice WIC/TNW (Roughgarden et al., 1972). Este índice compara el nicho de cada individuo en relación al nicho poblacional, y puede tomar valores desde 0 (cuando los individuos son especialistas y utilizan un pequeño subconjunto de recursos en relación con el nicho población), a 1 (cuando los individuos son generalistas y utilizan los mismos recursos que la población). Se considera que un individuo es especialista cuando ocupa < 50% del nicho total de la población muestreada, es decir, presenta un índice WIC/TNW <0,5 (Hückstädt et al., 2011). A diferencia de otras métricas para medir la amplitud del nicho, la relación WIC/TNW utiliza la dieta de toda la población como un acercamiento a la disponibilidad de recursos (Costa-Pereira & Araújo., 2024). Las dietas de los individuos se comparan con los de la población en lugar de compararlas con el medio ambiente, por lo tanto, no se requiere estimaciones de abundancia de recursos disponibles en el ambiente. La estimación de WIC, BIC, TNW e ITS para ambos isótopos se realizaron empleando el paquete RInSp versión 1.2.4 (Zaccarelli et al., 2013), el cual realiza un remuestreo de Monte Carlo (1000 réplicas), con el fin de evaluar la significancia estadística del índice frente a la hipótesis nula de que la población está compuesta por individuos generalistas. Este se calculó separadamente para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Para determinar la variabilidad dietaria en los chungungos, se utilizó el enfoque bidimensional de las áreas elipses de predicción del 95% (ell95c), las cuales representan el área del nicho isotópico ocupado por cada individuo (Jackson et al., 2011). Estas fueron calculadas para todos los individuos, utilizando los primeros seis fragmentos de cada vibrisa (desde la base a la punta). Posteriormente se calculó el índice de nicho individual relativo (RINI) para cada individuo utilizando el enfoque descrito por Sheppard et al., (2018) utilizando el paquete de Rstudio SIBER. Para ello, el área elipse estándar de cada individuo fue expresada como una proporción del área

total cubierta cuando se superpusieron las elipses de todos los individuos. Este índice indica que proporción de los recursos utilizados por la población utiliza un individuo en particular (Sheppard et al., 2018). Los valores de RINI se pueden utilizar como una estimación del grado de especialización trófica de cada individuo: valores bajos indican que el individuo se especializa en una pequeña porción del total utilizado por la población, mientras que valores altos indican que el individuo es generalista, es decir, que utiliza una gran proporción de los recursos consumidos por la población.

Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias de las concentraciones isotópicas de las vibrisas entre machos y hembras se realizaron modelos lineales mixtos generalizados (GLMM) univariados, utilizando como variable respuesta el ^{13}C y ^{15}N de las vibrisas de cada individuo. Para asesorar la falta de independencia, se incluyó la identidad de cada individuo muestreado como variable aleatoria en todos los modelos (Christ et al., 2009). Asimismo, para evaluar las diferencias en la amplitud de nicho individual entre ambos sexos, se utilizó un modelo lineal mixto (LMM) cuya variable respuesta fue el área de las elipses individuales (con un intervalo de confianza del 95%) y la variable explicativa fue el sexo. Para todos los modelos las comparaciones múltiples entre sexos se realizaron por medio del test a posteriori de “Tukey” utilizando el paquete R “predictmeans” (Welham et al., 2004).

El supuesto de normalidad para los GLMM y LMM, fue evaluado gráficamente a través de QQplot de los residuos y por el Test de Shapiro-Wilks (Royston 1982). Dado que los modelos para el ^{13}C y ^{15}N no cumplieron con este supuesto, se utilizó una distribución t de Student con escala ajustable y parámetros de ubicación (también llamada distribución de Pearson tipo VII) utilizando el paquete `glmmTMB`. La homocedasticidad fue evaluada gráficamente por medio del gráfico de los residuos versus valores predichos y por la prueba de puntaje para varianza de error no constante (`ncvTest`, paquete “car”). Finalmente, la falta de independencia fue incluida como variable aleatoria en todos los modelos correspondientes (individuos).

III. RESULTADOS:

Valores isotópicos de las vibrisas de L. felina

La longitud promedio de las 21 vibrisas fue de 2,53 cm ($\pm 0,45$ cm). Teniendo en consideración que las vibrisas crecen 7,7 cm/año (Tyrell et al., 2013), éstas entregaron información isotópica correspondiente a un promedio de 127(± 23) días, es decir, un total de 4,2 ($\pm 0,8$) meses.

La variación de la composición isotópica del total de las vibrisas fue de -14,77‰ a -11,30 ‰ y de 16,81‰ a 22,13‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente (Tabla 2). El rango de los valores isotópicos fue más amplio en las hembras (-14,77‰ a -11,40‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 16,81‰ a 22,13‰ para $\delta^{15}\text{N}$) en comparación a los machos (-13,97‰ a -11,30‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y de 17,55 ‰ a 21,78‰ para $\delta^{15}\text{N}$). Sin embargo, no existen diferencias significativas entre ambos sexos, ni para el caso de $\delta^{13}\text{C}$ ($X^2=0,04$; $P=0,97$), ni para el $\delta^{15}\text{N}$ ($X^2=1,88$; $P=0,39$). Los individuos indeterminados mostraron un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de -14,56‰ a -12,76‰, y de 18,52‰ a 21,92‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 2). Se observó que, tanto a nivel poblacional como para cada sexo, el rango de $\delta^{15}\text{N}$ fue mayor que el rango de $\delta^{13}\text{C}$.

Tabla 2. Valores isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de 126 segmentos de vibrisas de 21 individuos adultos (9 hembras, 7 machos y 5 indeterminados) de *Lontra felina* de la Región de Valparaíso. Se muestra la media (\bar{X}), la desviación estándar (SD) y el valor mínimo y máximo de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para cada sexo, así como para el total de la población.

Grupo	Fragmentos	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)				$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
		\bar{X}	SD	Mín.	Max.	\bar{X}	SD	Mín.	Max.
Hembras	54	19,58	1,36	16,81	22,13	-13,29	0,79	-14,77	-11,40
Machos	42	20,28	1,19	17,55	21,78	-13,31	0,40	-13,97	-11,30
Indeterminados	30	20,42	1,00	18,52	21,92	-13,40	0,55	-14,56	-12,76
Población	126	20,01	1,28	16,81	22,13	-13,32	0,62	-14,77	-11,30

La Figura 3 exhibe el área elipse estándar (SEA_c) y el casco convexo, que representada el área total. Para este último se obtuvieron valores de 4,67 para la población, 4,32 para las hembras, 0,81 para los machos y 1,02 para los indeterminados. En esta figura se observa un alto solapamiento entre

las SEAC de hembras y machos, las cuales fueron muy similares entre ambos sexos ($X^2=3,31$; $P=0,18$).

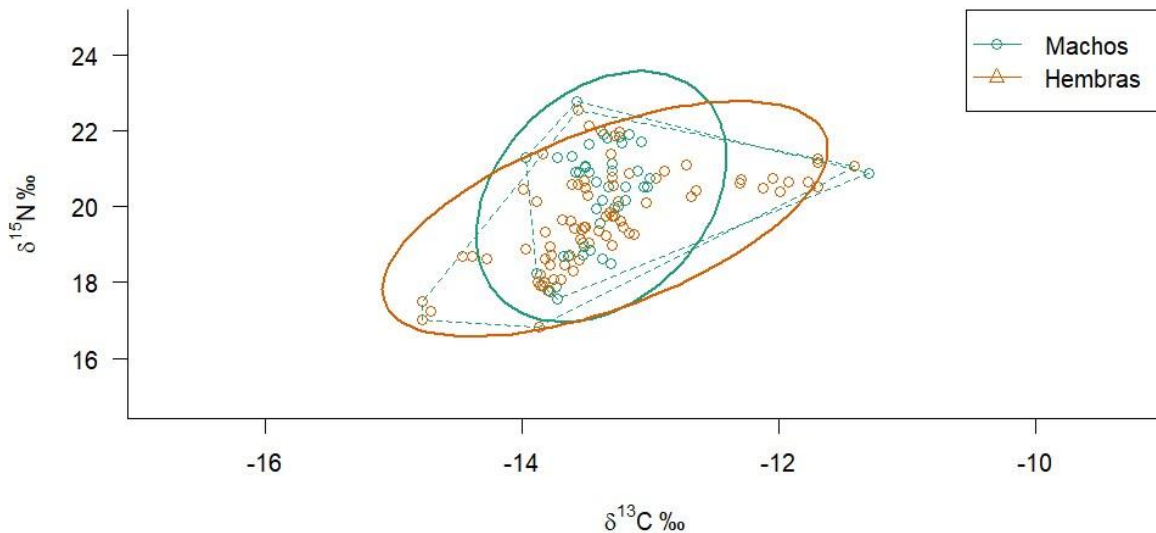


Figura 3. Área de elipse estándar (SEAC) y casco convexo diferenciado por sexo (línea discontinua). Los puntos representan los valores isotópicos de cada segmento de vibrisas de cada individuo.

Las áreas elipse de predicción muestran el área del nicho isotópico individual de hembras (Figura 4) y machos (Figura 5). Se visualiza que los machos presentan nichos individuales más solapados entre sí en comparación a las hembras, cuyos nichos se encuentran más segregados. Además, los machos presentan un rango isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ reducido (-14,0‰ a -12,5‰), con excepción al individuo 8, que presenta un nicho isotópico más amplio y diversificado, tanto de $\delta^{13}\text{C}$ (-15,5‰ a -11,0‰) como de $\delta^{15}\text{N}$ (15,5‰ a 21,8‰). Por otro lado, el individuo 19 presenta un nicho isotópico muy pequeño en comparación a los demás individuos, con un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de -13,8‰ a -13,2‰ y un rango de $\delta^{15}\text{N}$ de 18,6‰ a 18,9‰. En la Figura 4 se puede apreciar que los nichos isotópicos individuales de las hembras tienen un tamaño relativamente uniforme, salvo por la hembra número 9, que presenta un amplio rango de $\delta^{13}\text{C}$ (-15,5‰ a -13,5‰) más amplio que las demás, y la hembra 7, la cual presenta un amplio rango de $\delta^{15}\text{N}$ (16‰ a 21,8‰) en relación a las otras.

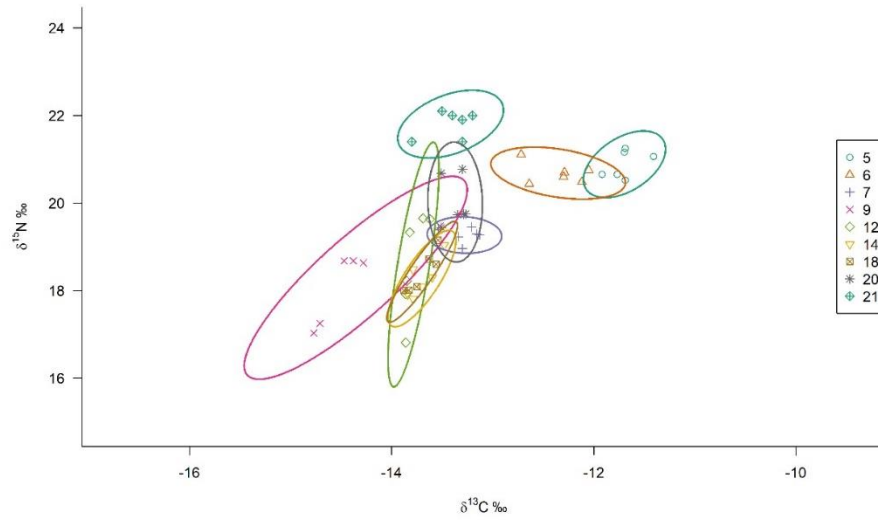


Figura 4. Áreas de elipse de predicción (ell95) generadas a partir de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de 70 fragmentos de 9 hembras de *L. felina* de la Región de Valparaíso. Cada color y símbolo representa un individuo diferente.

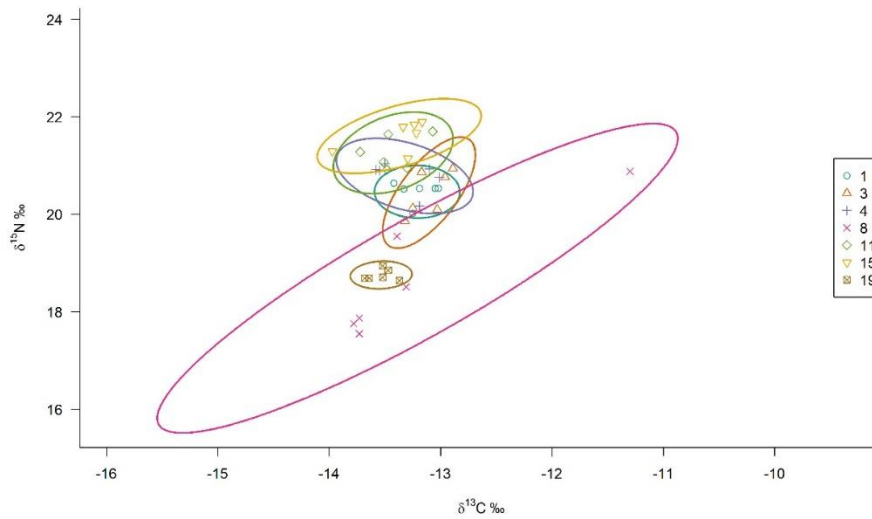


Figura 5. Áreas de elipse de predicción (ell95) generadas a partir de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ de 55 fragmentos de 7 machos de *L. felina* de la Región de Valparaíso.

Determinación del grado de especialización trófica

- Análisis unidimensional:

El índice WIC/TNW poblacional fue mayor para el $\delta^{13}\text{C}$ (0,21) que para el $\delta^{15}\text{N}$ (0,16). No obstante, ambos valores sugieren que la población de chungungos analizada exhibe una especialización trófica individual. A nivel intrapoblacional, los valores presentan diferencias. Los machos presentan valores más altos del índice WIC/TNW tanto para el $\delta^{13}\text{C}$ (0,84) como para el $\delta^{15}\text{N}$ (0,21) en comparación a las hembras (0,06 y 0,14, respectivamente) (Tabla 4). Por su parte, los indeterminados presentaron un índice WIC/TNW más alto para $\delta^{13}\text{C}$ (0,29) que para $\delta^{15}\text{N}$ (0,19).

La descomposición detallada del TNW revela que para machos el WIC representó un 88,2% y un 20,9% de la variación del TNW en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente; mientras que el BIC representó un 11,8% en el $\delta^{13}\text{C}$ y un 79,1% en el caso de $\delta^{15}\text{N}$. Para el caso de las hembras, el WIC constituyó un 4,9% y un 14,5% de la variación del TNW en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Por su parte, el BIC representó un 95,1% y un 85,5% de la variación del TNW para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 4).

Tabla 4. Valores de los componentes de varianza intraindividual (WIC) e interindividual (BIC), amplitud de nicho (TNW) y valor de especialización trófica individual unidimensional (ITS= WIC/TNW) para los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. En negrita se muestran los valores significativamente diferentes respecto a la hipótesis nula de que la población se compone de individuos generalistas.

	TNW	WIC	BIC	WIC/TNW	P value
$\delta^{13}\text{C}$					
Machos	0,15	0,14	0,01	0,88	0,63
Hembras	0,61	0,04	0,57	0,06	<0,001
Indeterminados	0,29	0,08	0,21	0,29	<0,001
Población	0,38	0,08	0,30	0,21	<0,001
$\delta^{15}\text{N}$					
Machos	1,39	0,27	1,12	0,19	<0,001
Hembras	1,82	0,29	1,53	0,16	<0,001
Indeterminados	0,98	0,18	0,79	0,19	<0,001
Población	1,62	0,26	1,36	0,16	<0,001

- *Análisis bidimensional:*

El índice WIC/TNW a nivel poblacional fue de 0,11. El WIC representa un 11,3% del TNW, mientras que el BIC representa un 88,7%. Para el caso de los machos, los valores de WIC y BIC representan un 18,9% y un 81,0% del TNW, respectivamente, mientras que en las hembras el WIC y el BIC representan un 15,5% y un 84,3% del TNW, respectivamente. Los individuos indeterminados mostraron un TNW menor que el de hembras y machos, con un WIC y BIC que representan un 26,4% y un 73,5%, respectivamente. Además de ello, estos últimos exhibieron una relación WIC/TNW más alta en relación a los machos y hembras (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de la amplitud de nicho poblacional (TNW), componente intraindividual (WIC), componente interindividual (BIC) e índice de especialización trófica individual (WIC/TNW) para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ calculados a partir de elipses con un intervalo de confianza del 95%.

	TNW	WIC	BIC	WIC/TNW
Machos	15,18	2,87	12,31	0,18
Hembras	10,15	1,58	8,56	0,15
Indeterminados	6,88	1,82	5,06	0,26
Población	18,38	2,07	16,30	0,11

IV. DISCUSIÓN:

En este estudio se llevó a cabo una evaluación de la especialización trófica individual del chungungo en la zona central de Chile, a través del análisis de fragmentos de vibrisas como un registro temporal de la información isotópica incorporada en dicho tejido. Aunque esta especie ha sido tradicionalmente descrita como generalista y oportunista, esta tesis demuestra por primera vez la presencia de especialización individual de la dieta en la población estudiada. Dado que se han evidenciado importantes implicancias ecológicas de la especialización trófica, tanto en las dinámicas poblacionales como comunitarias (Bolnick et al., 2011; Barabás & D'Andrea, 2016), así como en procesos adaptativos (Dall et al., 2012; Knudsen et al., 2009) esta investigación permite ampliar y comprender de mejor manera la ecología trófica del chungungo, depredador de alto nivel trófico en los ecosistemas intermareales de Chile (Castilla & Bahamondes, 1979; Castilla, 1982).

Lontra felina, una especie especialista

Según el índice de especialización trófica poblacional, tanto para la aproximación unidimensional como para la bidimensional, la población de chungungos evaluada exhibe un alto grado de especialización individual en la dieta, sugiriendo que los individuos que componen la población están especializados en un tipo particular de recurso a lo largo del tiempo (Costa- Pereira et al., 2024). Estos resultados respaldan la hipótesis planteada originalmente, indicando que *L. felina* exhibe una alta especialización trófica a nivel individual. A pesar de que no existen estudios previos en chungungos con los que se pueda comparar este resultado, investigaciones previas en otras especies de nutrias han registrado asimismo un alto grado de especialización trófica. Por ejemplo, Newsome et al., (2009) registró que la mayoría de los individuos de la nutria de California (*E. lutris*) mostraba un bajo grado de variabilidad isotópica a nivel intraindividual, es decir, la dieta de las nutrias no variaba sustancialmente en el tiempo. Hallazgos similares se han registrado para la nutria africana (*Aonyx capensis*), las cuales mostraron una alta estabilidad en su nicho isotópico (Jordaan et al., 2019). Por otro lado, Carrasco et al., (2020) encontró que la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) presentaba índices de especialización trófica que fluctuaban entre 0,01 a 0,09 en tres sitios de Brasil, demostrando nuevamente un alto grado de especialización trófica. Una posible explicación al alto grado de especialización encontrada en nutrias, incluida *L. felina* podría deberse a la diversidad ecológica de presas disponibles para la especie, debido a que la oportunidad ecológica favorece la especialización de nicho individual (Araújo et al., 2011), aumentando las

opciones de forrajeo y de esta manera, proporcionando mayores posibilidades para generar la divergencia de los nichos individuales, teniendo como consecuencia un aumento del nicho poblacional (Roughgarden, 1972). La relación positiva entre la diversidad de presas disponibles y la magnitud de la especialización trófica se ha predicho en la “hipótesis de diversidad de recursos” (MacArthur, 1969) y ha sido documentada en diferentes taxa, como peces (Layman et al., 2007; Bolnick & Ballare., 2020) y en anfibios (Costa- Pererira et al., 2019). *L. felina*, habita zonas costeras en donde abundan las especies de algas pardas, tales como *Lessonia nigrescens* y *Durvillaea antarctica* (Castilla, 1982), las que proveen un hábitat de alta complejidad estructural, permitiendo que surjan microambientes que sustentan una gran diversidad y abundancia de especies (Cuba et al., 2022) como crustáceos (De Sousa Miranda & Thiel, 2008; Pérez-Schultheiss, 2018), bivalvos (Ortega et al., 2014) y peces (Angel & Ojeda, 2001; Pérez-Matus et al., 2014), todos ellos descritos como parte de la dieta de *L. felina* (Castilla & Bahamondes, 1979; Ostfeld et al., 1989; Medina-Vogel et al., 2004; Córdova et al., 2009). Además de ello, el área de estudio se caracteriza por estar cerca de un foco de surgencia costera (Thiel et al., 2007), a la cual se le atribuye una alta biomasa de fitoplancton y productividad primaria, que es fundamental para sustentar a los niveles tróficos superiores (Anabalón et al., 2016; Testa et al., 2018). Ambos factores contribuyen a incrementar la diversidad de recursos disponibles para el chungungo.

Las áreas elipses de predicción revelaron que los individuos presentan nichos isotópicos de diferentes tamaños, sugiriendo una variación interindividual en el grado de especialización trófica. Resultados similares han sido documentados en la población de pingüinos papúa (*Pygoscelus papua*) de Isla Ardley, Antártida (Rabinovich, 2021) en donde algunos individuos mostraron áreas elipse de predicción muy acotadas, los cuales se alimentaban principalmente de krill, mientras que otros individuos presentaban amplias elipses estándares individuales, alimentándose de distintos tipos de presas. Si bien las causas de las diferencias en la magnitud de la especialización trófica pueden ser variadas (Costa-Pereira et al., 2023), Bolnick et al., (2003) postulan que el principal impulsor de la especialización individual se debe a diferencias morfológicas, fisiológicas y/o conductuales entre distintos individuos de una población. Asimismo, se ha estudiado que la conducta de forrajeo, estrechamente vinculada con la especialización trófica, puede ser aprendida de la madre. En el caso de la nutria de California, Novak & Tinker (2015) encontraron que la cría adquiere los patrones de forrajeo de su madre, los que pueden perdurar durante años e incluso durante toda vida, lo que promueve la diferencia interindividual en la composición de la dieta.

Aunque en el caso del chungungo se desconoce si las crías aprenden las conductas de forrajeo de su madre, se ha observado que permanecen con ella hasta los diez a doce meses de edad (Cabello, 1983; Parera, 1996; Medina-Vogel et al., 2006), lo que permitiría un aprendizaje de las conductas de forrajeo de su madre. En base a todo lo anteriormente planteado, es posible suponer que la especialización trófica encontrada en *L. felina* puede deberse a diferencias interindividuales o a distintas conductas de forrajeo aprendidas durante su desarrollo.

Semejanza en la especialización trófica de machos y hembras

El análisis bidimensional reveló que hembras y machos presentaron resultados similares en el índice WIC/TNW, lo que indica que no existirían diferencias significativas en el grado de especialización trófica entre ambos sexos. Estos resultados difieren a lo reportado en otros mamíferos marinos, tales como el lobo marino antártico (*Arctocephalus gazella*) (Jones et al., 2020) o en el lobo fino austral (*Arctocephalus australis*) (De Lima et al., 2019) en donde sí se reportan diferencias entre machos y hembras. La variación intersexual en la especialización individual de la dieta, usualmente se asocia a una mayor competencia intraespecífica (Araújo et al. 2011; Svanbäck and Persson 2009) y/o tamaño del ámbito de hogar ocupado por los individuos (Kernaléguen et al., 2012; Kernaléguen et al., 2015). Por ejemplo, en *E. lutris*, una especie social en la cual las hembras pueden habitar en grupos de hasta cien individuos (Estes, 1983), se ha demostrado que éstas exhiben un mayor grado de especialización trófica en relación con los machos en zonas donde hay una alta densidad poblacional de nutrias (Estes et al., 2003; Smith et al., 2015). Asimismo, el mayor grado de especialización trófica en las hembras puede deberse a que poseen rangos de hogar de menor extensión en relación con los machos, los que presentan una mayor movilidad y, por ende, mayores oportunidades de capturar otros tipos de presas (Tinker et al., 2008). A diferencia de *E. lutris* el chungungo ha sido descrito como una especie solitaria, que rara vez se encuentra en grupos de más de tres individuos (Housse 1953; Cabello 1978; Castilla 1982; Ostfeld et al., 1989) y que solo se reúnen en épocas reproductivas. Además, su rango de hogar consta de 3 km a lo largo de la costa, sin presentar diferencias entre machos y hembras (Medina-Vogel et al., 2007). Ambos factores podrían explicar la similitud de la especialización trófica entre machos y hembras. Por otro lado, a la fecha no se dispone de datos sobre la abundancia poblacional del chungungo en el área de estudio, lo que dificulta determinar si esta especie experimenta una

alta competencia intraespecífica. No obstante, nuestros hallazgos sugieren que no existiría una competencia intraespecífica acentuada, factor que al igual que los mencionados anteriormente, podría influir en la semejanza de sus índices de especialización trófica.

El análisis unidimensional de especialización trófica realizado para $\delta^{15}\text{N}$ exhibió que machos y hembras presentaron índices similares, tanto de TNW como de WIC/TNW, sugiriendo que ambos sexos se alimentan de una gran variedad de presas, no obstante, los individuos están especializados en unos ítems en particular. Resultados similares se han encontrado en el lobo marino australiano (*Arctocephalus pusillus doriferus*) (Kernaléguen *et al.*, 2015; 2016), en donde machos y hembras exhibían valores muy similares de WIC/TNW para $\delta^{15}\text{N}$. Como se discutió en el párrafo anterior, este resultado se podría deber a la gran diversidad de recursos en el área de estudio, debido a que la variedad de recursos proporciona la base para que se produzca la variabilidad interindividual que ocasiona la especialización trófica (Araújo *et al.*, 2011).

Aunque machos y hembras mostraron índices de especialización trófica similares, la amplitud total de su nicho (TNW) varió significativamente entre ambos sexos en el análisis bidimensional, siendo significativamente mayor en machos (TNW=15,2) en comparación a las hembras (TNW=10,2). Resultados similares se han encontrado en la nutria de California (Smith *et al.*, 2015) en donde los machos presentan un mayor rango de TNW y además un rango de movimiento mayor en comparación a las hembras, las cuales resultaron ser más filopátricas y dedican gran parte de su tiempo al cuidado parental (Tinker *et al.*, 2008). Además de *E. lutris*, la filopatría en hembras se ha reportado en otras especies de mamíferos acuáticos, tales como la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) (Ribas *et al.*, 2015), el lobo marino común (*Otaria flavescens*) (De Oliveira *et al.*, 2017; Feijoo *et al.*, 2011) y el león marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) (Hastings *et al.*, 2018). Esta fidelidad al lugar de origen limita las probabilidades de dispersión de las hembras y explicaría su menor rango de movimiento en comparación a los machos (Greenwood, 1980). En el caso de *L. felina*, estudios moleculares han reportado filopatría en las hembras (Vianna *et al.*, 2010), además de una marcada territorialidad intrasexual (Medina-Vogel., 2007), factores que potencialmente explican una menor amplitud total de nicho en comparación a los machos.

A diferencia de lo reportado para el $\delta^{15}\text{N}$, en el caso de $\delta^{13}\text{C}$ en el análisis unidimensional, se encontró que las hembras exhiben un índice WIC/TNW de 0,06, en contraste al 0,88 de los machos. Este resultado sugiere que, si bien las hembras en su conjunto exploran una mayor diversidad de

hábitats de alimentación, a nivel individual están especializadas en un hábitat en particular, a diferencia de sus contrapartes masculinos, en donde el valor encontrado sugiere que la mayoría de los individuos se están alimentando en lugares similares. Resultados semejantes se han encontrado en lobo marino australiano (*A. pusillus doriferus*) en el cual las hembras exhibían un menor índice WIC/TNW en el análisis de $\delta^{13}\text{C}$ en comparación a los machos (Kernáleguen et al., 2015). En el caso de los chungungos, este resultado reafirma que la territorialidad intrasexual y la filopatría de las hembras son relevantes en la magnitud de la especialización trófica.

Valores isotópicos en chungungos en el área de estudio

En relación con los valores isotópicos del $\delta^{13}\text{C}$, el promedio de la población estudiada fue de $-13,32\text{‰}$ ($\pm 0,62$). Para interpretar este resultado se utilizó como línea base la investigación de Barrios-Guzmán (2019), quién confeccionó mapas isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la trama trófica marina en aguas costeras y oceánicas de Chile. En el área de estudio (32°S) se registró un valor de $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ de $-18,22\text{‰}$ a una milla náutica (nm). El mayor enriquecimiento de carbono, en comparación a lo registrado por Barrios-Guzmán (2019) podría ser explicado a que en las zonas costeras se suelen registrar valores más enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$, en comparación al mar abierto, lo que podría explicar las diferencias encontradas. Asimismo, y teniendo en cuenta que el $\delta^{13}\text{C}$ presenta una tasa de enriquecimiento de un 1‰ entre cada nivel trófico (France, 1995; DeNiro and Epstein, 1978), es posible esperar que las diferencias se relacionen a la posición trófica del chungungo en la red alimentaria. Para el caso del $\delta^{15}\text{N}$, el valor de este isótopo fue de $20,01\text{‰}$ ($\pm 1,28$) para la población. Barrios-Guzmán, (2019) reportó un valor de $\delta^{15}\text{N}_{\text{POM}}$ de $11,41\text{‰}$ a 1 mn del área de estudio. Considerando que el rango de enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ fluctúa entre un $2\text{--}4\text{‰}$ por cada nivel trófico (Post, 2002; Zanden & Rasmussen, 2001), se puede inferir que *L. felina* está consumiendo presas de tres a cuatro niveles superiores al fitoplancton. A la fecha no se sabe cual es la composición de la dieta en el área de estudio, no obstante, investigaciones previas han determinado que *L. felina* se alimenta de diferentes proporciones de crustáceos, peces y moluscos, existiendo variaciones latitudinales en la composición de su dieta (Mangel et al., 2010; Ostfeld et al. 1989; Poblete et al., 2019).

A nivel individual, los chungungos analizados exhibieron un rango de $\delta^{13}\text{C}$ que fluctuó entre $-14,77\text{‰}$ a $-11,30\text{‰}$, teniendo una variación de $3,47\text{‰}$. Este es menor que el reportado para *E. lutris* y para *L. longicaudis*, los cuales fluctuaban entre $-17,8\text{‰}$ a $-13,00\text{‰}$ (rango de $4,8\text{‰}$) (Newsome

et al., 2009), y entre -24,0 ‰ a -12,9‰ (rango de 11,1‰), respectivamente (Carrasco et al., 2020). Un valor más acotado en el chungungo podría deberse a que las presas de las cuales se alimenta el chungungo muestren valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares, debido a que se alimentan de productores primarios semejantes y son estos los que determinan los valores isotópicos de los niveles tróficos superiores (Graham et al., 2010).

Machos y hembras exhibieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares, sin diferencias significativas entre ambos sexos. Un resultado similar fue reportado en *E. lutris*, en el cual los machos presentaban un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -11,8‰, mientras que las hembras presentaban un valor de $\delta^{13}\text{C}$ de -12,2‰ (Newsome et al., 2009). Considerando que, a nivel de consumidores el valor de $\delta^{13}\text{C}$ refleja el uso de diferentes áreas de forrajeo (Rubenstein & Hobson, 2004), nuestros resultados sugieren que tanto machos como hembras utilizan el mismo hábitat de forrajeo, y esto puede atribuirse a tres razones. En primer lugar, tanto los machos como las hembras provienen de la misma área de estudio. En segundo lugar, no se han reportado diferencias en el comportamiento de forrajeo entre ambos sexos (Castilla & Bahamondes 1979; Medina-Vogel et al., 2004; Ostfeld et al. 1989; Sielfeld 1990). En tercer lugar, el área de desplazamiento de los chungungos es acotada, en comparación a otros mamíferos marinos (Boher, 2005). Medina-Vogel et al., (2007) registraron una distancia máxima de desplazamiento de 2.481 metros en un período de 24 horas, e incluso se sugiere que esta distancia podría ser menor en áreas altamente antropizadas (Medina-Vogel et al., 2008). Debido a estas razones, es esperable que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ sean semejantes entre machos y hembras.

En el caso del $\delta^{15}\text{N}$, los valores de este isótopo en las vibrisas de *L. felina* oscilaron entre 16,81‰ a 22,13‰, teniendo un rango de 5,32‰. En otras especies de nutrias se reportaron rangos similares al de este estudio, como es el caso de la nutria de California, con valores de 9,3‰ a 14,2‰, y un rango de 4,9‰ (Newsome et al., 2009). De manera similar, para *L. longicaudis* Carrasco et al., (2020) determinaron que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fluctuaba entre los 10,6‰ a 18,4‰, alcanzando un rango de 7,8‰. De acuerdo con Layman et al., (2007) un mayor rango de $\delta^{15}\text{N}$ sugiere que los consumidores se están alimentando de más niveles tróficos y, por ende, que presentan un mayor grado de diversidad trófica en la dieta. Nuestros resultados sugieren que el promedio de los chungungos estudiados se está alimentando de presas de al menos dos niveles tróficos diferentes.

Los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ fueron levemente más altos para los machos, con un valor promedio de 20,28‰ ($\pm 1,19$), mientras que las hembras presentaron un valor de 19,58‰ ($\pm 1,36$). No obstante, la diferencia no fue estadísticamente significativa. En el caso de la nutria de California, los machos exhibieron un valor menor a las hembras, teniendo un promedio de 14,9‰ y 15,4‰, respectivamente (Newsome et al., 2009), por lo cual se evidencia que los chungungos presentaron una menor variación intersexual en comparación a *E. lutris*. Nuestros resultados sugieren que tanto machos como hembras se alimentan de presas de un nivel trófico similar. Además de lo anteriormente discutido, este resultado se podría deber a que esta especie no presentan dimorfismo sexual (Larivière, 1998). De acuerdo con Ruckstuhl & Neuhaus (2006), el dimorfismo morfológico es uno de los principales factores que impulsa las diferencias de género en la ecología trófica de los mamíferos marinos. Por ejemplo, investigaciones realizadas en foca elefante (*Mirounga leonina*) exhiben que los machos, que son significativamente más grandes que las hembras (González-Suárez & Cassini, 2013), presentan valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con estas últimas (Rita et al., 2017). Hallazgos similares se han observado en el lobo fino subantártico (*Arctocephalus tropicalis*) y en el lobo fino antártico (*Arctocephalus gazella*); especies que al igual que *M. leonina*, los machos presentan un mayor tamaño en relación a las hembras (Goldsworthy, 2008; Jefferson et al., 1993), mostrando valores promedio más elevados de $\delta^{15}\text{N}$ (Kernáleguen et al., 2012). En contraste, la nutria marina de California (*E. lutris*), que presenta un dimorfismo sexual moderado (Riedman & Estes, 1991), muestra valores similares de $\delta^{15}\text{N}$ en ambos sexos (Newsome et al., 2009), al igual que lo hallado en los chungungos de la presente investigación.

Limitaciones del estudio

A pesar de que el presente estudio exhibe información novedosa sobre la ecología trófica del chungungo, no está exenta de limitaciones. Una de las limitaciones consistió en el tamaño de la muestra, ya que, a pesar de contar con un tamaño muestral de 21, que se considera alto en comparación a otras investigaciones realizadas en *L. felina*, se pudo determinar el sexo de 16 de ellos. Aunque ambos sexos estuvieron representados en forma balanceada, es importante tener en cuenta que cuando el tamaño de la muestra es inferior a 10 individuos se reduce la confianza en las caracterizaciones isotópicas de la especialización trófica individual (Smith et al., 2015). Por lo tanto, en futuras investigaciones sería más apropiado incrementar el tamaño muestral de ambos sexos, con el fin de obtener resultados más robustos y representativos.

Otra de las limitaciones relevantes de la presente investigación fue la escases de conocimiento sobre el chungungo, lo que dificultó interpretar los resultados obtenidos. En la actualidad la mayoría de las investigaciones disponibles de *L. felina* están distanciados en el tiempo y tienen más de diez años de antigüedad. Esto puede deberse a que la investigación sobre el chungungo se ve obstaculizada por la naturaleza solitaria y ágil de esta especie (Castilla, 1979). Sin embargo, es fundamental llevar a cabo más estudios que aborden diversos aspectos ecológicos de la especie, como la abundancia poblacional, la distribución, la composición de la dieta, la reproducción, el comportamiento y las amenazas que enfrenta.

Amenazas del chungungo en la región de Valparaíso

En este estudio se analizaron muestras provenientes de 21 chungungos, la mayoría de los cuales fallecieron entre los años 2021 y 2022 en diferentes localidades de la Región de Valparaíso. A pesar de que no se dispongan registros de abundancia de chungungos en la región, la alta tasa de mortalidad registrada indica una situación preocupante para la especie, que posee una baja tasa de natalidad y largos períodos de cuidado maternal (Sielfeld, 1989), además de una distribución cada vez más fragmentada (Valqui et al., 2012). Particularmente, la región que comprende el área de estudio es la segunda región con mayor población humana en Chile (INE, 2017), lo que implica un aumento en la presión ejercida en el ecosistema costero por el creciente número de asentamientos humanos, generando una mayor degradación del ecosistema y aumentando la fragmentación del hábitat (Medina-Vogel et al., 2008; Valqui et al., 2021; Vianna et al., 2010;).

En la presente investigación, se observó que la mayoría de los individuos murieron por factores asociados a diversas presiones antrópicas. Entre ellas, destacó la elevada mortalidad causada por ataques de perros, siendo al menos seis los ejemplares que fallecieron por esta razón. Esta causa de muerte ha sido reportada en numerosas investigaciones anteriormente (Mangel et al., 2010; Medina-Vogel., 2007; Medina-Vogel., 2008; Vianna et al., 2010), destacándose como una de las principales amenazas para el chungungo. Además de generar un impacto negativo directo al mermar la población de chungungos, el contacto con perros facilita la transmisión de enfermedades infecciosas (Gompper, 2013), asimismo genera estrés en los individuos, afectando negativamente su salud y, por ende, el fitness (Young et al., 2011). Sin embargo, los impactos generados por los perros afectan a diversas especies de fauna nativa, como por ejemplo el pudú (*Pudu puda*) (Silva-Rodríguez, 2012), los guanacos (*Lama guanicoe*) (Rochefort et al., 2021) y los zorros (*Lycalopex*

culpaeus) (Hernández et al., 2023). Por lo tanto, es crucial implementar medidas integrales con estrategias sólidas para abordar esta situación, que incluyan diferentes actores, como ministerios y municipalidades. Estas estrategias necesariamente deben ser desarrolladas a partir de un esquema gubernamental que utilice la información científica disponible para evaluar la magnitud de la problemática y posteriormente legislar, con el objetivo de establecer políticas que promuevan la conservación de la biodiversidad y la tenencia responsable de animales de compañía.

Otras de las causas de muerte de los chungungos en el presente estudio fue el enmalle por redes de pesca, con al menos tres individuos muertos debido a la captura incidental. Esta problemática ha sido documentada previamente, tanto en Perú (Pizarro et al., 2008) como en Chile (Cursach et al., 2012), en zonas donde el chungungo coexiste con poblaciones humanas. Por ello, es recomendable tomar medidas de mitigación para minorar esta amenaza, como implementar una estrategia de educación y difusión para la flota de pescadores artesanales en los lugares donde exista la presencia del chungungo.

Además de lo anteriormente mencionado, otras de las causas de muerte de los chungungos del presente estudio fue la intoxicación y el ahogamiento en termoeléctricas. En el caso de la intoxicación, dos individuos murieron intoxicados con sustancias no reconocidas. Se desconoce si fueron envenenados o consumieron residuos domésticos provenientes de los seres humanos, no obstante, se ha reportado el consumo de basura doméstica por parte del chungungo (Cursach et al., 2012), así como también se ha registrado la muerte por envenenamiento (Pizarro, 2008). Por otro lado, el ahogamiento en termoeléctricas no ha sido reportada anteriormente en la literatura, por lo cual este constituiría el primer registro.

Implicancias para la conservación

Comprender los altos niveles de especialización trófica individual en la población de chungungos estudiada entrega una aproximación de la diversidad de nichos isotópicos utilizados por esta especie. El reconocimiento de esta especialización trófica individual puede ser de mucha utilidad para desarrollar planes de manejo en los que se proteja la totalidad de recursos utilizados por la población (Bolnick et al., 2003). De esta manera, se contribuiría a preservar la variabilidad intraespecífica que presenta la población, lo que aumentaría su capacidad para adaptarse a los cambios ambientales en un entorno cada vez más intervenido por la actividad humana (Valqui, 2021). Sin embargo, es importante destacar la necesidad de realizar más estudios en esta especie

para conocer su ecología, así como también la abundancia que presentan sus poblaciones actualmente. Este conocimiento contribuiría a abordar de manera más efectiva las problemáticas a las que se enfrenta el chungungo en la actualidad.

V. CONCLUSIONES

- La población de chungungos estudiada exhibió una alta especialización trófica individual, por lo cual se cumple la hipótesis planteada.
- Machos y hembras mostraron índices de especialización trófica, sin exhibir diferencias significativas entre ambos sexos.
- Machos y hembras mostraron un alto solapamiento en sus nichos isotópicos, no obstante, las hembras exhibieron nichos isotópicos individuales más segregados entre sí en relación con los machos.
- El índice WIC/TNW del isótopo $\delta^{13}\text{C}$ presentó diferencias intersexuales, siendo los machos más generalistas que las hembras.
- El índice WIC/TNW del isótopo $\delta^{15}\text{N}$ presentó valores similares en la población, los machos y las hembras, mostrando un alto grado de especialización trófica individual.
- Machos y hembras presentaron valores similares en la composición isotópica de las vibrisas, sin encontrar diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ y en $\delta^{15}\text{N}$ para ambos sexos.

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agashe, D., & Bolnick, D. I. (2010). Intraspecific genetic variation and competition interact to influence niche expansion. *Proceedings - Royal Society. Biological Sciences (Print)*, 277(1696), 2915-2924. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0232>.
- Anabalón, V., Morales, C. E., González, H. E., Menschel, E., Schneider, W., Hormazábal, S., Valencia, L. P., & Escribano, R. (2016). Micro-phytoplankton community structure in the coastal upwelling zone off Concepción (central Chile): Annual and inter-annual fluctuations in a highly dynamic environment. *Progress In Oceanography*, 149, 174-188. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.10.011>.
- Angel, A., & Ojeda, F. P. (2001). Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 81-91. <https://doi.org/10.3354/meps217081>.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., Martinelli, L. A., Giaretta, A. A., & Reis, S. F. D. (2009). Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 848-856. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01546.x>.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. and Layman, C.A. (2011), The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14: 948-958. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x>.
- Barabás, G., & D'Andrea, R. (2016). The effect of intraspecific variation and heritability on community pattern and robustness. *Ecology Letters*, 19(8), 977-986. <https://doi.org/10.1111/ele.12636>.
- Barrios Guzmán, C. (2019). Variaciones Espaciales Y Temporales En Los Valores De $\delta^{13}C$ Y $\delta^{15}N$ En Aguas Costeras Y Oceánicas De Chile Y Su Aplicación En La Ecología Trófica De Depredadores Tope. [Tesis para la obtención del Grado de Doctor en Ciencias mención Recursos Naturales Acuáticos]. Universidad de Valparaíso.
- Beltran, R. S., Sadou, M. C., Condit, R., Peterson, S. H., Reichmuth, C., & Costa, D. P. (2015). Fine-scale whisker growth measurements can reveal temporal foraging patterns from stable

isotope signatures. *Marine Ecology Progress Series*, 523, 243-253. <https://doi.org/10.3354/meps11176>.

Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B., & James, A. (2011). On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*, 42(1), 411-440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>.

Boher, F. (2005). *Ámbito De Hogar y Territorialidad Del Chungungo Lontra felina (Molina 1782) En El Litoral Central De Chile, Quintay*. [Memoria de título]. Universidad Austral de Chile.

Bolnick, D. I., & Ballare, K. M. (2020). Resource diversity promotes among-individual diet variation, but not genomic diversity, in lake stickleback. *Ecology Letters*, 23(3), 495-505. <https://doi.org/10.1111/ele.13448>.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novák, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends In Ecology And Evolution*, 26(4), 183-192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28. <https://doi.org/10.1086/343878>.

Botta, S., Secchi, E. R., Rogers, T. L., Prado, J. H., De Lima, R. C., Carlini, P., & Negrete, J. (2018). Isotopic niche overlap and partition among three Antarctic seals from the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies In Oceanography*, 149, 240-249. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.11.005>.

Bowen, W. D. (2000). Reconstruction of pinniped diets: Accounting for complete digestion of otoliths and cephalopod beaks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(5), 898-905. <https://doi.org/10.1139/f00-032>.

Cabello, C. (1983). La nutria de mar en la isla de Chiloé. *Boletín Técnico. CONAF* 6: 137.

Canevari, M., & Vaccaro, O. (2007). *Guía de mamíferos del sur de América del Sur*.

- Carrasco, T. S., De Lima, R. C., Botta, S., Machado, R., Simões-Lopes, P. C., Ott, P. H., & Secchi, E. R. (2020). Temporal and individual variation in the diet of the Neotropical otter, *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) (Carnivora, Mustelidae), as revealed by stable isotope analysis of vibrissae. *Mammalian Biology*, 100(5), 505-520. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00060-8>.
- Castilla, J. C. (1982). Nuevas observaciones sobre conducta, ecología y densidad de *Lutra felina* (Molina, 1782) (Carnívora: Mustelidae) en Chile. *Ocasional Museo Nacional de Historia Natural*, 38.
- Castilla, J.C. & Bahamondes, I. (1979). Observaciones conductuales y ecológicas sobre *Lutra felina* Molina 1782 (Carnivora: Mustelidae) en las zonas central y centro-norte de Chile. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, Santiago 12, 119-132.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., & Vanpe, C. (2007). Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *The Journal of animal ecology*, 76(4), 826–836. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x>.
- Cherel, Y., Kernaléguen, L., Richard, P., & Guinet, C. (2009). Whisker isotopic signature depicts migration patterns and multi-year intra- and inter-individual foraging strategies in fur seals. *Biology Letters*, 5(6), 830-832. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0552>.
- Christ, A. M. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Journal Of Statistical Software*, 32(Book Review 1). <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b01>.
- Convención Sobre El Comercio Internacional De Especies Amenazadas De Fauna Y Flora Silvestres*. (2021): <http://www.cites.org>. Recuperado 25 de agosto de 2023, de <https://cites.org/sites/default/files/esp/app/2021/S-Appendices-2021-06-22.pdf>.
- Córdova, O., Rau, J. R., Suazo, C. G., & Arriagada, A. (2009). Estudio comparativo de la ecología alimentaria del depredador de alto nivel trófico *Lontra felina* (Molina, 1782) (Carnivora: Mustelidae) en Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(2). <https://doi.org/10.4067/s0718-19572009000200016>.

- Costa-Pereira, R., & Araújo, M. S. (2024). Individual specialization. En *Elsevier eBooks* (pp. 1-14). <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-822562-2.00068-2>.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., & Ingram, T. (2019). Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1902), 20190369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0369>.
- Crawford, K. F., McDonald, R. A., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope techniques to the ecology of mammals. *Mammal Review*, 38(1), 87-107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00120.x>.
- Cuba, D., Guardia-Luzon, K., Cevallos, B., Ramos-Larico, S., Neira, E., Pons, A., & Avila-Peltroche, J. (2022). Ecosystem Services Provided by Kelp Forests of the Humboldt Current System: A Comprehensive Review. *Coasts*, 2(4), 259-277. <https://doi.org/10.3390/coasts2040013>.
- Cursach, J. A., Rau, J. R., Ther, F., Vilugrón, J., & Tobar, C. N. (2012c). Sinantropía y conservación marina: el caso del chungungo *Lontra felina* en el sur de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47(3), 593-597. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572012000300022>.
- Dall, S. R. X., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. W. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, 15(10), 1189-1198. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x>.
- Darimont, C. T., Paquet, P. C., & Reimchen, T. E. (2007). Stable isotopic niche predicts fitness of prey in a wolf-deer system. *Biological Journal Of The Linnean Society*, 90(1), 125-137. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00716.x>.
- Davenport, S., & Bax, N. J. (2002). A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences*, 59(3), 514-530. <https://doi.org/10.1139/f02-031>.

- De Lima, R. C., Franco-Trecu, V., Vales, D. G., Inchausti, P., Secchi, E. R., & Botta, S. (2019). Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals. *Marine Biology*, 166(3). <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3480-x>.
- De Oliveira, L. R., Gehara, M., Fraga, L. D., Lopes, F., Túnez, J. I., Cassini, M. H., Majluf, P., Cárdenas-Alayza, S., Pavés, H., Crespo, E. A., García, N., De Castro, R. L., Hoelzel, A. R., Sepúlveda, M., Olavarría, C., Valiati, V. H., Quiñones, R. A., Pérez-Álvarez, M. J., Ott, P. 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179442>.
- De Sousa Miranda, L., & Thiel, M. (2008). Active and passive migration in boring isopods *Limnoria* spp. (Crustacea, Peracarida) from kelp holdfasts. *Journal Of Sea Research*, 60(3), 176-183. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.06.002>.
- DeNiro, M. J., and Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42, 495–506. doi: 10.1016/0016-7037(78)90199-0.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal Of Applied Ecology*, 47(1), 15-25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x>.
- Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T., & Lyon, B. E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal Of Animal Ecology*, 72(1), 144-155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00690.x>.
- Feijoo, M., Lessa, E. P., De Castro, R. L., & 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. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1697-4>.

- Fitch, J. E., & Brownell, R. L. (1968). Fish Otoliths in Cetacean Stomachs and Their Importance in Interpreting Feeding Habits. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 25(12), 2561-2574. <https://doi.org/10.1139/f68-227>.
- Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Barrett-Lennard, L. G., Morton, A., Palm, R. S., & Balcomb, K. C. (1998). Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal Of Zoology*, 76(8), 1456-1471. <https://doi.org/10.1139/z98-089>.
- France, R. L. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae:food web implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 307-312. <https://doi.org/10.3354/meps124307>.
- Goldsworthy, S.D. (2008). *Mammals of Australia*. (3rd Edition). Reed New Holland, Sydney. Van Dyck, S., Strahan, R.
- Golet, G. H., Kuletz, K. J., Roby, D. D., & Irons, D. B. (2000). Adult Prey Choice Affects Chick Growth and Reproductive Success in Pigeon Guillemots. *The Auk*, 117(1), 82-91. <https://doi.org/10.1093/auk/117.1.82>.
- Gompper, M. E. (2013). *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. Oxford University Press.
- González-Suárez, M., & Cassini, M. H. (2013). Variance in male reproductive success and sexual size dimorphism in pinnipeds: testing an assumption of sexual selection theory. *Mammal Review*, 44(2), 88-93. <https://doi.org/10.1111/mam.12012>
- Graham, B.S., Koch, P.L., Newsome, S.D., McMahon, K.W., Aurioles, D. (2010). Using Isoscapes to Trace the Movements and Foraging Behavior of Top Predators in Oceanic Ecosystems. In: West, J., Bowen, G., Dawson, T., Tu, K. (eds) *Isoscapes*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3354-3_14.
- Greaves, D. K., Hammill, M. O., Eddington, J. D., Pettipas, D., & Schreer, J. F. (2004). Growth Rate And Shedding Of Vibrissae In The Gray Seal, *Halichoerus Grypus*: A Cautionary Note For Stable Isotope Diet Analysis. *Marine Mammal Science*, 20(2), 296-304. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01158.x>.

- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140-1162. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(80)80103-5).
- Hastings, K. K., Jemison, L. A., Pendleton, G. W., Raum-Suryan, K. L., & Pitcher, K. W. (2018). Correction: Natal and breeding philopatry of female Steller sea lions in southeastern Alaska. *PLOS ONE*, 13(4), e0196412. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196412>.
- Heckel, G., & Schramm, Y. (2021). *Ecology and Conservation of Pinnipeds in Latin America*. Springer Nature.
- Herman, D., Burrows, D. G., Wade, P. R., Durban, J. W., Matkin, C. O., LeDuc, R. G., Barrett-Lennard, L. G., & Krahn, M. M. (2005). Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales *Orcinus orca* from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analyses of blubber biopsies. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 275-291. <https://doi.org/10.3354/meps302275>.
- Hernández, F., Surot, D., Vallverdú, A., Cueva, M., Aguirre, I., Mancilla, E. A., & Acosta-Jamett, G. (2023). Serosurvey of canine distemper virus in culpeo (*Lycalopex culpaeus*) and chilla (*Lycalopex griseus*) foxes of the Araucanía region, Chile. *Austral Journal Of Veterinary Sciences*, 55(2), 142-146. <https://doi.org/10.4067/s0719-81322023000200142>.
- Hobson, K. A., Schell, D. M., Renouf, D., & Noseworthy, E. (1996). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences*, 53(3), 528-533. <https://doi.org/10.1139/f95-209>.
- Hoelzel, A. R., Dorsey, E. M., & Stern, S. J. (1989). The foraging specializations of individual minke whales. *Animal Behaviour*, 38(5), 786-794. [https://doi.org/10.1016/s0003-3472\(89\)80111-3](https://doi.org/10.1016/s0003-3472(89)80111-3).
- Housse, R. (1953). *Animales salvajes de Chile, en su clasificación moderna*. Ed. Universidad de Chile. Pp 189.
- Hückstädt, L. A., Koch, P. L., McDonald, B. I., Goebel, M. E., Crocker, D. E., & Costa, D. P. (2011). Stable isotope analyses reveal individual variability in the trophic ecology of a top

marine predator, the southern elephant seal. *Oecologia*, 169(2), 395-406. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2202-y>.

INE Chile. Instituto Nacional de Estadística. Recuperado de: <http://www.censo2017.cl/descargas/home/sintesis-de-resultados-censo2017.pdf> (16 de marzo del 2023).

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal Of Animal Ecology*, 80(3), 595-602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>.

Jefferson, T.A., Leatherwood, S., Webber, M.A. 1993. FAO Species Identification Guide: Marine mammals of the world. Rome, FAO.320 p.

Jones, K. A., Ratcliffe, N., Votier, S. C., Newton, J., Forcada, J., Dickens, J., Stowasser, G., & Staniland, I. J. (2020). Intra-specific Niche Partitioning in Antarctic Fur Seals, *Arctocephalus gazella*. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59992-3>.

Jordaan, R. K., Somers, M. J., Hall, G., & McIntyre, T. (2019). Plasticity and specialisation in the isotopic niche of African clawless otters foraging in marine and freshwater habitats. *Mammalian Biology*, 98, 61-72. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.07.006>.

Kelly, J. F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal Of Zoology*, 78(1), 1-27. <https://doi.org/10.1139/z99-165>.

Kernaléguen, L., Cazelles, B., Arnould, J. P. Y., Richard, P., Guinet, C., & Cherel, Y. (2012). Long-Term Species, Sexual and Individual Variations in Foraging Strategies of Fur Seals Revealed by Stable Isotopes in Whiskers. *PLOS ONE*, 7(3), e32916. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032916>.

Kernaléguen, L., Cherel, Y., Guinet, C., & Arnould, J. P. Y. (2016). Mating success and body condition not related to foraging specializations in male fur seals. *Royal Society Open Science*, 3(7), 160143. <https://doi.org/10.1098/rsos.160143>.

- Kernaléguen, L., Cherel, Y., Knox, T. C., Baylis, A. M., & Arnould, J. P. (2015). Sexual niche segregation and gender-specific individual specialisation in a highly dimorphic marine mammal. *PLoS One*, *10*(8), e0133018.
- Knudsen, R., Primicerio, R., Amundsen, P., & Klemetsen, A. (2009). Temporal stability of individual feeding specialization may promote speciation. *Journal Of Animal Ecology*, *79*(1), 161-168. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01625.x>.
- Kotler, B. P., Ayal, Y., & Subach, A. (1994). Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia*, *100*(4), 391-396. <https://doi.org/10.1007/bf00317860>.
- La Roche, N. L., King, S., Rogers, M., Eckert, G. L., & Pearson, H. C. (2021). Behavioral observations and stable isotopes reveal high individual variation and little seasonal variation in sea otter diets in Southeast Alaska. *Marine Ecology Progress Series*, *677*, 219-232. <https://doi.org/10.3354/meps13871>.
- Layman, C. A., & Allgeier, J. E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, *448*, 131-141. <https://doi.org/10.3354/meps09511>.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can Stable Isotope Ratios Provide For Community-Wide Measures Of Trophic Structure? *Ecology*, *88*(1), 42-48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88).
- Lewis, R. M. G., O'Connell, T. C., Lewis, M., Campagna, C., & Hoelzel, A. R. (2006). Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1603), 2901-2907. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3642>.
- Linares, L., Linares, V., Mendoza, G., Peláez, F. P., Rodríguez, E. F. R., & Phum, C. (2010). Preferencias alimenticias del guanaco (*Lama guanicoe cacsilensis*) y su competencia con el ganado doméstico en la Reserva Nacional de Calipuy, Perú. *DOAJ (DOAJ: Directory Of Open Access Journals)*. <https://doaj.org/article/7f218961fbc748aaa8fc74aa8b559301>.

- Lopez- Jofré, A. 2016. Análisis de la dieta y conducta de depredación del Chungungo, *Lontra felina* (Molina, 1782) en Isla Choros, Coquimbo: importancia del Yunco (*Pelecanoides garnotii*) en su dieta. [Tesis para optar al título de Biologo Marino]. Universidad Católica del Norte.
- Macarthur, R. H. (1969). Patterns of communities in the tropics, *Biological Journal of the Linnean Society*, Volume 1, Issue 1-2. Pages 19–30, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01809.x>.
- Mangel, J. C., Whitty, T. S., Medina-Vogel, G., Alfaro-Shigueto, J., Cáceres, C., & Godley, B. J. (2010). Latitudinal variation in diet and patterns of human interaction in the marine otter. *Marine Mammal Science*, 27(2). <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00414.x>.
- Medina, G. (1995). Activity budget and social behavior of marine otter (*Lutra felina*) in southern Chile. Pages 62–64 in C. Reuther and C. D. Rowe-Rowe, eds. Proceedings of the VI International Otter Colloquium, Pietermaritzburg, Hankensbüttel. Habitat 11.
- Medina-Vogel, G., Bartheld, J. L., Pacheco, R. A., & Rodríguez, C. D. (2006). Population assessment and habitat use by marine otter *Lontra felina* in southern Chile. *Wildlife Biology*, 12(2), 191-199. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12\[191:PAAHUB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12[191:PAAHUB]2.0.CO;2).
- Medina-Vogel, G., Boher, F., Flores, G., Santibáñez, A., & Soto-Azat, C. (2007). Spacing Behavior of Marine Otters (*Lontra felina*) in Relation to Land Refuges and Fishery Waste in Central Chile. *Journal Of Mammalogy*, 88(2), 487-494. <https://doi.org/10.1644/06-mamm-a081r1.1>.
- Medina-Vogel, G., Merino, L. O., Alarcón, R., & Vianna, J. A. (2008). Coastal–marine discontinuities, critical patch size and isolation: implications for marine otter conservation. *Animal Conservation*, 11(1), 57-64. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2007.00151.x>.
- Medina-Vogel, G., Rodríguez, C. D., Álvarez, P., & Bartheld, V. J. L. (2004). Feeding Ecology Of The Marine Otter (*Lutra Felina*) In A Rocky Seashore Of The South Of Chile. *Marine Mammal Science*, 20(1), 134-144. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01144.x>.

- Newsome, S. D., Clementz, M. T., & Koch, P. L. (2010). Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00354.x>.
- Newsome, S. D., Del Rio, C. M., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers In Ecology And The Environment*, 5(8), 429. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5).
- Newsome, S. D., Tinker, M. T., Monson, D. H., Oftedal, O. T., Ralls, K., Staedler, M. M., Fogel, M. L., & Estes, J. A. (2009). Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*, 90(4), 961-974. <https://doi.org/10.1890/07-1812.1>.
- Noble, J. D., Collins, S. L., Hallmark, A., Maldonado, K., Wolf, B. O., & Newsome, S. D. (2019). Foraging strategies of individual silky pocket mice over a boom–bust cycle in a stochastic dryland ecosystem. *Oecologia*, 190(3), 569-578. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04432-x>.
- Novák, M., & Tinker, M. T. (2015). Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia*, 178(1), 61-74. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3213-2>.
- Ortega, K. J., Sáez, C. A., & Macaya, E. C. (2014). Changes in invertebrate assemblages inhabiting *Lessonia spicata* (Phaeophyceae) holdfasts after the 2010 earthquake-mediated coastal uplift in Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49(1), 129-134. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572014000100014>.
- Ostfeld RS, L Ebensperger, L Klosterman & JC Castilla. 1989. Foraging, activity budget, and social behavior of the South American marine otter *Lutra felina* (Molina, 1782). *National Geographic Research* 5: 422-438.
- Páez-Rosas, D., Villegas-Amtmann, S., & Costa, D. P. (2017). Intraspecific variation in feeding strategies of Galapagos sea lions: A case of trophic specialization. *PLOS ONE*, 12(10), e0185165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185165>.

- Pansu, J., Guyton, J. A., Potter, A. B., Atkins, J. L., Daskin, J. H., Würsten, B., Kartzinel, T. R., & Pringle, R. M. (2018). Trophic ecology of large herbivores in a reassembling African ecosystem. *Journal Of Ecology*, *107*(3), 1355-1376. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13113>
- Parera, A. (1996). Las nutrias verdaderas de la Argentina. Boletín Técnico de la Fundación Vida Silvestre. Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Pérez-Matus, A., Carrasco, S. A., & Ospina-Álvarez, A. (2014). Length-weight relationships for 25 kelp forest-associated fishes of northern and central Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, *49*(1), 141-145. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572014000100016>.
- Pérez-Schultheiss, J. (2018). Ampliación del rango de distribución de *Sunamphitoe lessoniophila* (Conlan y Bousfield, 1982) (Amphipoda: Senticaudata: Ampithoidae) en la costa de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, *67*(2), 173-179. <https://doi.org/10.54830/bmnhn.v67.n2.2018.30>.
- Pizarro, J. (2008). Mortality of the Marine Otter (*Lontra felina*) in Southern Peru. *IUCN Otter Spec. Group Bull.* *25* (1): 94 – 99.
- Poblete, Aldo A., Górski, Konrad, & Moscoso, Julio. (2019). Estimación de dietas del chungungo *Lontra felina* (Molina, 1782) en dos localidades de la región del Biobío, Chile. *Gayana (Concepción)*, *83*(1), 1-9. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382019000100001>.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*(3), 703-718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083).
- Rabinovich, L. (2021). *Especialización trófica individual y composición de la dieta del pingüino papúa (Pygoscelis papua) en Antártida: uso de una metodología no invasiva* [Tesis para optar al Título de Licenciada en Ciencias Biológicas]. Universidad de la República de Uruguay.
- Ramiadantsoa, T., Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2018). Responses of generalist and specialist species to fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, *124*, 31-40. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2018.08.001>.
- Ribas, C., Cunha, H. A., Damasceno, G., Magnusson, W. E., Solé-Cava, A. M., & Mourão, G. (2015). More than meets the eye: kinship and social organization in giant otters (*Pteronura*

- brasiliensis). *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 70(1), 61-72. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2025-7>.
- Riedman, M., & Estes, J. A. (1991). *The sea otter (Enhydra lutris): behavior, ecology, and natural history* (Vol. 90, No. 14). US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Rita, D., Drago, M., Galimberti, F., & Cardona, L. (2017). Temporal consistency of individual trophic specialization in southern elephant seals *Mirounga leonina*. *Marine Ecology Progress Series*, 585, 229-242. <https://doi.org/10.3354/meps12411>.
- Robertson, A., McDonald, R. A., Delahay, R. J., Kelly, S., & Bearhop, S. (2015). Resource availability affects individual niche variation and its consequences in group-living European badgers *Meles meles*. *Oecologia*, 178(1), 31-43. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3202-5>.
- Rochefort, B. S., & Root-Bernstein, M. (2021). History of canids in Chile and impacts on prey adaptations. *Ecology And Evolution*, 11(15), 9892-9903. <https://doi.org/10.1002/ece3.7642>.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*, 106(952), 683-718. <https://doi.org/10.1086/282807>.
- Royston, J. P. (1982). An Extension of Shapiro and Wilk's W Test for Normality to Large Samples. *Journal Of The Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, 31(2), 115. <https://doi.org/10.2307/2347973>.
- Rubenstein, D. R., & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends In Ecology And Evolution*, 19(5), 256-263. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.03.017>.
- Ruckstuhl, K. & Neuhaus, P. (2006). Sexual Segregation in Vertebrates. (2006). En *Cambridge University Press eBooks*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511525629>.
- Santos-Carvalho, M., Pérez-Álvarez, M. J., Muniain, V., Moraga, R., Oliva, D., & Sepúlveda, M. (2014). Trophic niche overlap between sympatric resident and transient populations of bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off north-central Chile. *Marine Mammal Science*, 31(2), 790-799. <https://doi.org/10.1111/mms.12185>.

- Scholz, C., Firozpoor, J., Kramer-Schadt, S., Gras, P., Schulze, C., Kimmig, S., Voigt, C. C., & Ortmann, S. (2020). Individual dietary specialization in a generalist predator: A stable isotope analysis of urban and rural red foxes. *Ecology And Evolution*, *10*(16), 8855-8870. <https://doi.org/10.1002/ece3.6584>.
- Segura, C., Feriche, M., Pleguezuelos, J. M., & Santos, X. (2007). Specialist and generalist species in habitat use: implications for conservation assessment in snakes. *Journal Of Natural History*, *41*(41-44), 2765-2774. <https://doi.org/10.1080/00222930701664203>.
- Shane, S. H., Wells, R. S., & Würsig, B. (1986). Ecology, Behavior And Social Organization Of The Bottlenose Dolphin: A Review. *Marine Mammal Science*, *2*(1), 34-63. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1986.tb00026.x>.
- Sheppard, C. E., Inger, R., McDonald, R. A., Barker, S., Jackson, A. L., Thompson, F. J., Vitikainen, E. I. K., Cant, M. A., & Marshall, H. H. (2018). Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecology Letters*, *21*(5), 665-673. <https://doi.org/10.1111/ele.12933>.
- Sielfeld, W. 1990. Características del hábitat de *Lutra felina* (Molina) y *L. provocax* (Thomas) (Carnivora: Mustelidae) en Fuego-Patagonia. *Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Serie Ciencias del Mar*, 1:30-36.
- Sielfeld, W. 1997. Las áreas protegidas de la XII Región de Chile en la perspectiva de los mamíferos marinos. *Estudios Oceanológicos* 16: 87-107.
- Sielfeld, W.K. 1989. Sobreposición de nicho y patrones de distribución de *Lutra felina* y *L. provocax* (Mustelidae, Carnivora) en el medio marino de Sudamérica austral. *Andes Museo de Historia Natural Valparaiso* 20: 103-108.
- Silva-Rodríguez, E. A., & Sieving, K. E. (2012). Domestic dogs shape the landscape-scale distribution of a threatened forest ungulate. *Biological Conservation*, *150*(1), 103-110. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.008>.

- Smith, E. A. E., Newsome, S. D., Estes, J. A., & Tinker, M. T. (2015). The cost of reproduction: differential resource specialization in female and male California sea otters. *Oecologia*, 178(1), 17-29. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3206-1>.
- Stewart-Sinclair, P. (2013). The role of long-term diet change in the decline of the New Zealand sea lion population [Thesis for the degree of Master of Science in Conservation Biology]. Massey University, New Zealand.
- Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2006). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings Of The Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 839-844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198>.
- Svanbäck, R., & Persson, L. (2009). Population Density Fluctuations Change the Selection Gradient in Eurasian Perch. *The American Naturalist*, 173(4), 507-516. <https://doi.org/10.1086/597223>.
- Testa, G., Masotti, Í., & Farías, L. (2018). Temporal Variability in Net Primary Production in an Upwelling Area off Central Chile (36°S). *Frontiers In Marine Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00179>.
- Thiel, M., Macaya, E. C., Acuña, E., Arntz, W., Bastias, H., Brokordt, K., Camus, P. A., Castilla, J. C., Castro, L. R., Cortés, M., Dumont, C. P., Escribano, R., Fernández, M., Gajardo, J., Gaymer, C. F., Gómez, I., González, A., González, H., Haye, P. A., . . . Vega, A. (2007). The Humboldt Current System of Northern and Central Chile. En *Oceanography and Marine Biology* (pp. 195-344). <https://doi.org/10.1201/9781420050943.ch6>.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for ^{13}C analysis of diet. *Oecologia*, 57(1-2), 32-37. <https://doi.org/10.1007/bf00379558>.
- Tinker, M. T., Bentall, G. B., & Estes, J. A. (2008). Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 105(2), 560-565. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709263105>.

- Trillmich, F. (1990). The Behavioral Ecology of Maternal Effort in Fur Seals and Sea Lions. *Behaviour*, 114(1-4), 3-20. <https://doi.org/10.1163/156853990x00022>.
- Tyrrell, L. P., Newsome, S. D., Fogel, M. L., Viens, M., Bowden, R., & Murray, M. J. (2013). Vibrissae growth rates and trophic discrimination factors in captive southern sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Journal Of Mammalogy*, 94(2), 331-338. <https://doi.org/10.1644/12-mamm-a-035.1>.
- Valqui, J. & Rheingantz, M.L. (2021). *Lontra felina*. 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://doi.org/10.2305/iucn.uk.2021-3.rlts.t12303a95970132.en>.
- Valqui, J. (2012). The marine otter *Lontra felina* (): A review of its present status and implications for future conservation. *Mammalian Biology*, 77(2), 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.08.004>.
- Vianna, J. A., Ayerdi, P., Medina-Vogel, G., Mangel, J. C., Zeballos, H., Apaza, M., & Faugeron, S. (2010). Phylogeography of the Marine Otter (*Lontra felina*): Historical and Contemporary Factors Determining Its Distribution. *Journal Of Heredity*, 101(6), 676-689. <https://doi.org/10.1093/jhered/esq088>.
- Vighi, M., Borrell, A., & Aguilar, Á. (2015). Stable isotope analysis and fin whale subpopulation structure in the eastern North Atlantic. *Marine Mammal Science*, 32(2), 535-551. <https://doi.org/10.1111/mms.12283>.
- Villegas-Amtmann, S., Costa, D. P., Tremblay, Y., Salazar, S., & Auriolles-Gamboa, D. (2008). Multiple foraging strategies in a marine apex predator, the Galapagos sea lion *Zalophus wollebaeki*. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 299-309. <https://doi.org/10.3354/meps07457>.
- Welham, S. J., Cullis, B. R., Gogel, B. J., Gilmour, A., & Thompson, R. (2004). Prediction in linear mixed models. *Australian & New Zealand Journal Of Statistics*, 46(3), 325-347. <https://doi.org/10.1111/j.1467-842x.2004.00334.x>.

- Young, J. K., Olson, K. A., Reading, R. P., Амгаланбаатар, С., & Berger, J. (2011). Is Wildlife Going to the Dogs? Impacts of Feral and Free-roaming Dogs on Wildlife Populations. *BioScience*, *61*(2), 125-132. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.2.7>.
- Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., & Mancinelli, G. (2013). RInSp: an r package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods In Ecology And Evolution*, *4*(11), 1018-1023. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12079>.
- Zanden, M. J. V., & Rasmussen, J. B. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology And Oceanography*, *46*(8), 2061-2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>.
- Zhao, L., & Schell, D. M. (2004). Stable isotope ratios in harbor seal *Phoca vitulina* vibrissae: effects of growth patterns on ecological records. *Marine Ecology Progress Series*, *281*, 267-273. <https://doi.org/10.3354/meps281267>.