



Ajuntament  
de Barcelona

PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN (PRIC) DEL ZOO DE BARCELONA  
8ª EDICIÓN, AÑO 2016

**VARIACIÓN TEMPORAL DE LOS HÁBITOS TRÓFICOS DEL DELFÍN  
MÁS AMENAZADO DEL ATLÁNTICO SUDOCCIDENTAL (*PONTOPORIA  
BLAINVILLEI*) EN EL ÁREA DE INFLUENCIA DEL RÍO DE LA PLATA**





**VARIACIÓN TEMPORAL DE LOS HÁBITOS TRÓFICOS DEL DELFÍN MÁS  
AMENAZADO DEL ATLÁNTICO SUDOCCIDENTAL (*PONTOPORIA BLAINVILLEI*) EN  
EL ÁREA DE INFLUENCIA DEL RÍO DE LA PLATA**

**INFORME FINAL DEL PROYECTO CONCEDIDO EN EL MARCO DEL PROGRAMA DE INVESTIGACIÓN Y  
CONSERVACIÓN (PRIC) DEL ZOO DE BARCELONA  
8ª EDICIÓN, AÑO 2016**

BARCELONA  
SEPTIEMBRE, 2017

INVESTIGADORES:

MASSIMILIANO DRAGO

ALEJANDRO AGUILAR VILA

VALENTINA FRANCO TRECÚ



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



## ***Contenidos***

INTRODUCCIÓN	4
MATERIALES Y MÉTODOS	9
<i>Área de estudio</i>	9
<i>Metodología</i>	9
<i>Muestreo</i>	10
<i>Análisis de isótopos estables</i>	11
<i>Análisis de datos</i>	12
RESULTADOS	14
DISCUSIÓN	20
BIBLIOGRAFÍA	25

## INTRODUCCIÓN

Producto de más de medio siglo de explotación intensiva de los ecosistemas, la pérdida de biodiversidad ha sido notoria (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Sin embargo, la actividad humana no sólo resulta en una reducción de la biodiversidad, sino también en la alteración de la estructura de las redes tróficas (Terborgh & Estes 2010). Dado que la estabilidad de los ecosistemas depende de la existencia de redes tróficas complejas, integradas por numerosos vínculos tróficos entre especies, la simplificación de la red trófica provocada por la erosión de la biodiversidad incrementa la vulnerabilidad y reduce la estabilidad de los ecosistemas (Ives & Cardinale 2004; Bascompte *et al.* 2005; McCann 2012).

Los ecosistemas marinos representan los ambientes que albergan los mayores niveles de biodiversidad pero al mismo tiempo son los más frágiles y los que se están degradando a marchas forzadas por el impacto acumulativo de diferentes actividades humanas (Halpern *et al.* 2008; Costello *et al.* 2010). Los cambios en la distribución espacial y abundancia de especies inducidos por las actividades humanas han tenido efectos perjudiciales tanto en la composición biológica como en la estructura y funcionamiento de sus redes tróficas (Jackson *et al.* 2001; Springer *et al.* 2003; Lotze & Milewski 2004; Sala & Knowlton 2006). Además, la magnitud de dichos cambios es tal que a la larga podrían resultar irreversibles incluso aunque cesase la explotación humana (Petraitis & Dudgeon 2004).

En este proceso de degradación, uno de los grupos más afectados es el de los depredadores topos, pues estas especies generalmente tienen poblaciones de tamaño relativamente pequeño y bajas tasas de crecimiento demográfico. Como depredadores, este grupo es particularmente sensible a cambios en los niveles tróficos medios de los ecosistemas marinos, especialmente a la reducción de la abundancia de sus principales especies presas (Shurin *et al.* 2002). Además, en términos generales, se ha encontrado que este grupo juega un papel importante sobre la estructura y dinámica de las comunidades, ya sea a través de efectos directos o indirectos sobre las abundancias de las poblaciones de niveles tróficos inferiores (Estes *et al.* 1998; Shurin *et al.* 2002). Por estos motivos, las especies de depredadores tope son empleadas en conservación tanto como especies banderas, paraguas, claves así como especies bioindicadoras del estado y funcionamiento del ecosistema de los cuales forman parte (Sergio *et al.* 2008). Entre ellos destacan los mamíferos marinos que representan uno de los taxones animales que más ha sufrido y sufre el efecto de las actividades humanas y que se enfrenta a un elevado riesgo de extinción (Estes *et al.* 2006; Kovacs *et al.* 2012). De hecho revisiones relativamente recientes sobre la situación de los mamíferos del mundo, identificaban los mamíferos marinos como desproporcionadamente amenazados, pobres en datos y en un

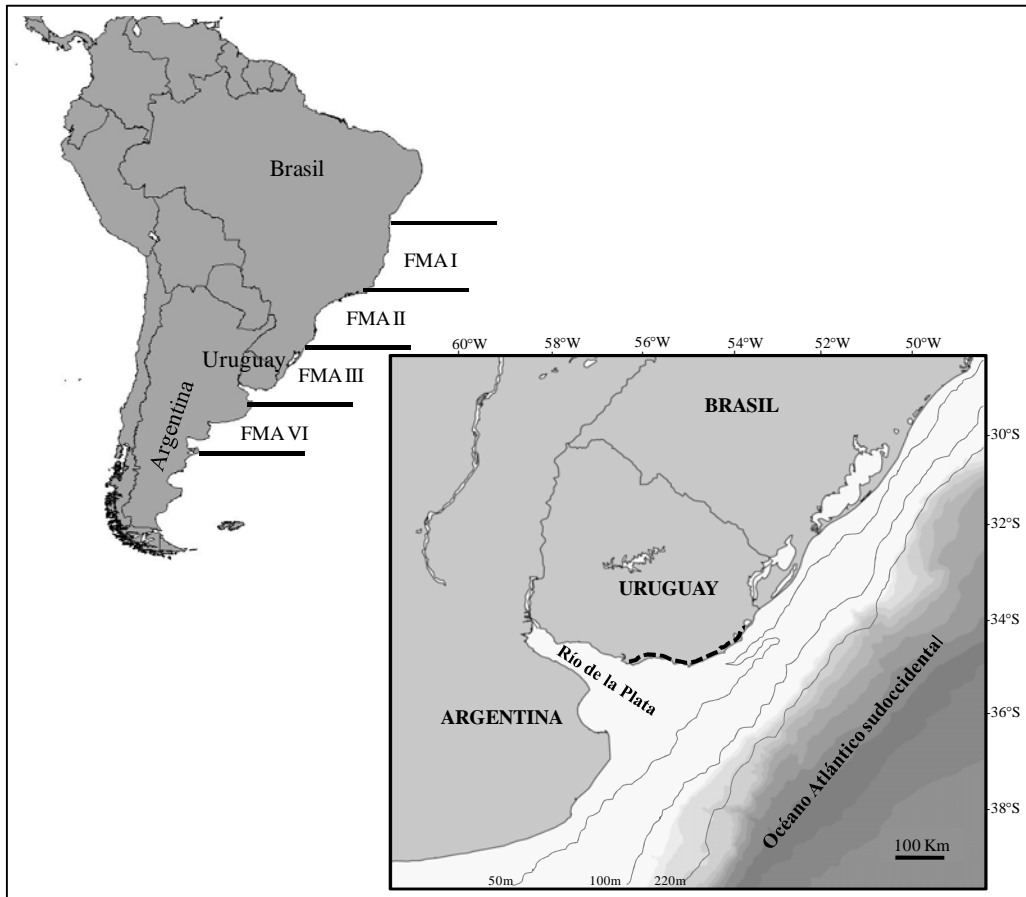
estatus particularmente preocupante en comparación con sus contrapartes terrestres (Mace *et al.* 2008; Schipper *et al.* 2008).

A lo largo de las últimas décadas, varias especies de mamíferos marinos se han extinguido o se hallan al borde de la extinción, un número elevado de sus poblaciones ha experimentado severas reducciones y la mayor parte de aquellas poblaciones que aún son abundantes muestran evidencias de severos impactos negativos que a la larga podrían resultar insostenibles (Davidson *et al.* 2012; Kovacs *et al.* 2012). A parte de la explotación comercial, que en un intervalo de tiempo relativamente corto ha causado la extinción de algunas especies y la drástica reducción de otras, una de las principales causas de recesión de los mamíferos marinos o de la falta de recuperación de sus poblaciones tras el cese de la explotación es la reducción de la disponibilidad de alimento causada por la sobreexplotación pesquera (Estes *et al.* 2006; Davidson *et al.* 2012; Kovacs *et al.* 2012). Además, al impacto pesquero se le debe añadir el cambio climático y otros fenómenos ambientales de tipo estacional o periódico susceptibles de actuar de modo aditivo a la pesca produciendo alteraciones, ya sean periódicas o a largo plazo, en la productividad de las aguas y la consecuente disponibilidad de presas (Trillmich & Ono 1991; Estes *et al.* 2006; Davidson *et al.* 2012; Kovacs *et al.* 2012).

La pesca tiene una gran capacidad para alterar, de vía directa o indirecta, la funcionalidad y estructura de los ecosistemas marinos (Pauly *et al.* 1998; Jackson *et al.* 2001; Vander Zanden & Fetzer 2007; Terborgh & Estes 2010; Jackson *et al.* 2011). Los mamíferos marinos pueden ser competidores directo de la pesca y por lo tanto pueden verse afectado indirectamente por la pesca y eso puede hacer que no solo cambien sus tamaños poblacionales sino que también sus papeles ecológicos. Sin embargo no conocemos bien los efectos indirecto de las pesca sobre las poblaciones de mamíferos marinos. Una forma para evaluarlo es documentar los cambios en la dieta y reparto de recursos de los mamíferos marinos simultáneamente al desarrollo de la pesca.

Las aguas bajo influencia del Río de la Plata, costa oeste del Atlántico sudoccidental, se encuentran entre las más productivas del mundo (Fig. 1). En estas aguas, el encuentro de dos corrientes importantes, la corriente fría de Malvinas y la corriente cálida de Brasil, sumado al importante aporte de agua dulce propiciada por la descarga del Río de la Plata, genera un sistema único con una biota sumamente rica y diversa (Guerrero *et al.* 1997; Ortega & Martinez 2007). De hecho, este ecosistema se encuentra entre los que poseen mayor abundancia de mamíferos marinos ya sean residentes o migratorias, que suelen incluir dada la mezcla de las aguas, especies boreales así como especies tropicales o subtropicales. Pero también ha sido señalado como uno de los ecosistemas con mayor número de especie de

mamíferos marinos en riesgo debido al impacto acumulativo de diferentes actividades humanas entre las que destacan la sobreexplotación pesquera, la contaminación y el aumento de temperatura como consecuencia del cambio climático (Halpern *et al.* 2008; Costello *et al.* 2010; Davidson *et al.* 2012).



**Figura 1.** Áreas de Manejo de Franciscana (FMA) y área de estudio. Las líneas discontinuas muestran el lugar de recolecta de los cráneos de delfín Franciscana.

Entre los mamíferos marinos que utilizan el área, las más importante desde un punto de vista de la conservación es el delfín Franciscana (*Pontoporia blainvillei*). Esta especie, única especie endémica del estuario del Río de la Plata, se distribuye a lo largo de la costa sudamericana desde Itaúnas ( $18^{\circ} 25'S$ ,  $30^{\circ} 42'W$ , Brasil) hasta Golfo Nuevo ( $42^{\circ} 35'S$ ,  $64^{\circ} 48'W$ , Argentina) (Crespo *et al.* 1998). Debido a diferencias tanto genéticas como en la carga parasitaria, estrategias reproductivas, dieta y tamaño de los individuos, la especie se puede dividir en dos subpoblaciones (Pinedo 1991; Secchi *et al.* 1998); una subpoblación más pequeña, en la parte norte del rango de distribución geográfico (al norte de  $27^{\circ}S$ ) y otra más grande, en las aguas del sur de Brasil, Uruguay y Argentina (al sur de  $27^{\circ}S$ ).

Actualmente, el delfín franciscana es considerado como uno de los pequeños cetáceos con más alto riesgo de extinción a nivel mundial y el más amenazado del océano Atlántico

sudoccidental (Crespo 2000; Reeves *et al.* 2012). De hecho, la especie está catalogada por la IUCN como *vulnerable*, debido a su limitada extensión geográfica, a su tendencia negativa por la elevada tasa de mortalidad causada por captura incidental (*by-catch*) y a la degradación del hábitat (Franco-Trecu *et al.* 2009; Reeves *et al.* 2012). Además, está incluida en la lista de especies prioritarias para la conservación en Uruguay (Soutullo *et al.* 2009).

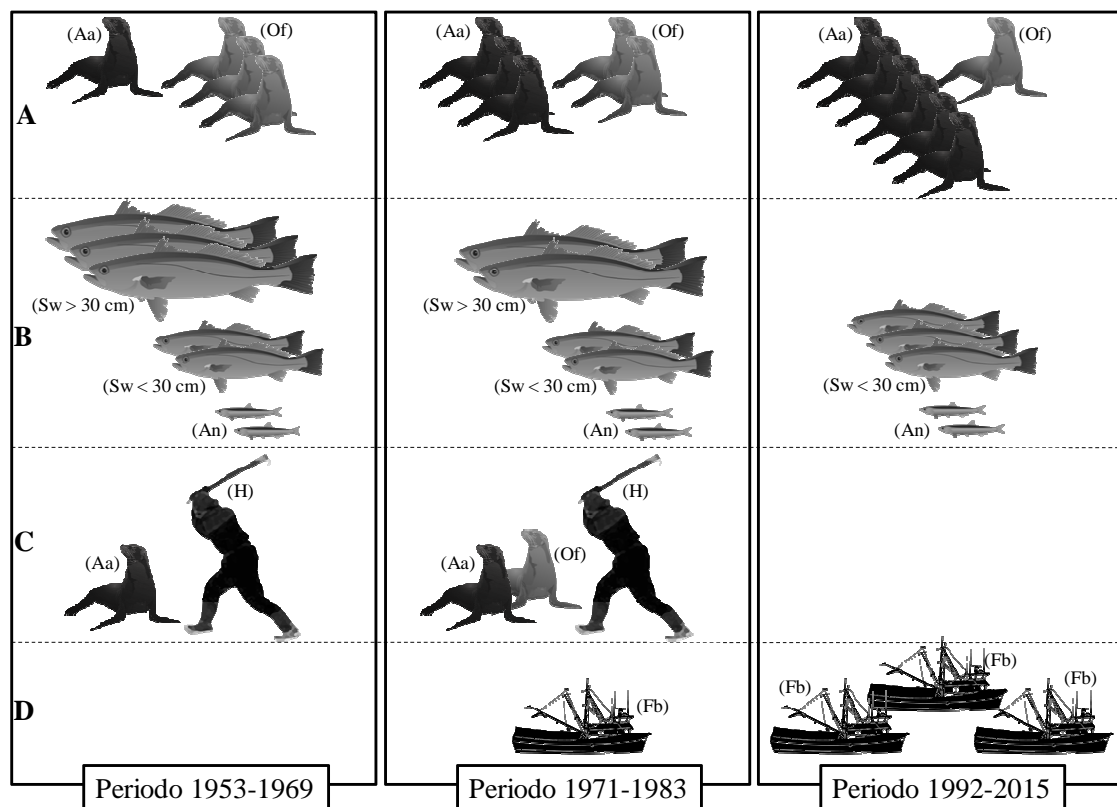
A causa del estado en el que se encuentra la especie, se han establecido cuatro áreas de manejo del delfín franciscana (*FMA: Franciscana Management Areas*), conteniendo, cada una de ellas, un stock poblacional (Fig. 1). La FMA I incluye las aguas costeras de Espírito Santo y Río de Janeiro, la FMA II incluye desde São Pablo hasta Santa Catarina, la FMA III incluye las aguas costeras de Río Grande do Sul (Brasil) y Uruguay y, por último, la FMA IV que incluye las aguas costeras de Argentina (Buenos Aires, Río Negro y Chubut) (Secchi *et al.* 2003).

El delfín Franciscana, es la única especie de delfín de río que habita en aguas marinas costeras, alcanzando profundidad de 30 metros (Kinas, 2000), con ocurrencia ocasional en estuarios (Praderi 1986). Poco se sabe en relación a sus hábitos alimenticios actuales y pasados en las aguas del estuario del Río de la Plata, siendo la poca información disponible proviene de estudios realizados en contenidos estomacales (Fitch & Brownell 1971; Praderi 1984; Rodríguez *et al.* 2002; Franco-Trecu 2017). En general la especie depredaba sobre cefalópodos y crustáceos antes de los años setenta, mientras en la actualidad parece depredar principalmente sobre peces demersales, normalmente juveniles entre 4-8 cm de longitud, de las familias Scienidae, Engraulidae y Phycidae, y en menor medida sobre cefalópodos y crustáceos (Fitch & Brownell 1971; Praderi 1984; Rodríguez *et al.* 2002; Franco-Trecu 2017).

Las interacciones con la pesca son frecuentes en esta especie (Praderi *et al.* 1989), y además, muchas de sus presas son de interés comercial. De hecho, a partir de mediados de los años 1970, tanto en Argentina como Uruguay, se inició la pesca industrial que en poco tiempo ha conllevado una reducción de la biomasa de las principales especies explotadas así como el colapso de su pesquería (Bertolotti *et al.* 2001; Gutiérrez & Defeo 2013) (Fig. 2). Entre estas especies sobreexplotadas destacan: *Cynoscion guatucupa* (Pescadilla de Red), *Micropogonias furnieri* (Corvina Rubia) y *Macrodon ancylodon* (Pescadilla Real); las cuales ya empezaron a mostrar síntomas de sobreexplotación en los años 80 (Cordo 1986).

Por lo tanto, en el ecosistema del Río de la Plata, el desarrollo de la pesquería también podría haber afectado la dinámica de las poblaciones de mamíferos marinos, no sólo por una posible reducción en la disponibilidad de alimento, sino también por un cambio general en el funcionamiento del ecosistema.

En este contexto, el presente estudio tiene como objetivo investigar los hábitos tróficos del delfín Franciscana a lo largo de los últimos 60 años, con la finalidad de entender el efecto del desarrollo de la pesca sobre los hábitos tróficos de esta especie en el área del Río de la Plata. Para lograr dicho objetivo, se evaluará, mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en tejido óseo del delfín Franciscana, si existen cambios en los hábitos tróficos a lo largo del tiempo, teniendo en cuenta tres principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay (Fig. 2).



**Figura 2.** Representación esquemática de los tres principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay. En el periodo que va del 1953 al 1969, hubo explotación intensa de lobos fino (*Arctocephalus australis*) y no hubo explotación pesquera considerable. En el periodo del 1971 al 1983, las dos especies de lobo marino fueron explotadas y empezó la explotación pesquera. Por último, en el periodo del 1992 al 2015, no hubo explotación de lobos marinos y hubo sobreexplotación pesquera, produciendo una disminución en la abundancia y talla media de algunas especies. A: Abundancia relativa de la población de lobo marino (*Otaria flavescens*; Of) y del lobo fino (*A. australis*; Aa); B: Cambios en la abundancia relativa y en la distribución de tallas de las presas de peces en el tiempo (Pescadilla de red (Sw) >30 cm, pescadilla de red (Sw) <30 cm y anchoas (An), de arriba abajo); C: Explotación comercial de lobos marinos (H: Cazador); D: Desarrollo relativo de la industria pesquera (Fb: Barco pesquero). (Drago et al., 2017).



## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se centra en la población de delfín franciscana que se encuentra en el Área de Manejo de Franciscana III (FMA III) (Fig. 1), concretamente en el estuario del Río de la Plata (ERP) y en la costa atlántica adyacente. El estuario del Río de la Plata (Fig. 1) se localiza a 35°S en la costa atlántica de América del sur, entre Argentina y Uruguay. La pluma del estuario llega hasta el sur de Brasil. El río forma uno de los estuarios más importantes del continente, siendo el segundo estuario más grande de América del sur. Este produce la mayor descarga continental de agua de la zona (Piola et al. 2000). Se caracteriza por ser un área de alta productividad con importancia pesquera para Uruguay y Argentina, donde la especie comercial más importante es la corvina rubia (*M. furnieri*). El estuario presenta una fuerte estratificación vertical la mayor parte del tiempo (Guerrero et al. 1997) y un frente de turbidez. Debido a la mezcla de aguas oceánicas y dulces, presenta un gran dinamismo en cuanto a salinidad y temperatura. Desde el punto de vista isotópico se observa un gradiente creciente, tanto en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  como de  $\delta^{15}\text{N}$ , desde el río al mar (Burone et al. 2013) y decreciente desde la costa al océano (Drago et al 2015). Además, también presenta una gran variabilidad estacional debido a diferentes convergencias de masas de agua y a fenómenos oceanográficos como El Niño (ENSO). Por todo esto, es considerada una zona con alta variabilidad que podría afectar a la ecología marina (Ortega & Martínez, 2007; Acha et al. 2008).

### Metodología

El presente estudio aborda las cuestiones planteadas mediante el uso de la moderna técnica del análisis de isótopos estables. Esta metodología representa uno de los enfoques más difundidos en los últimos años para superar o mitigar las limitaciones que presentan técnicas más tradicionales como el análisis de contenidos estomacales y de excrementos (Lajtha & Michener 2008). El supuesto básico del uso de isótopos estables en estudios tróficos es que la señal isotópica en tejidos animales deriva directamente de aquella de los alimentos asimilados, por lo que la señal isotópica individual puede emplearse para conocer la importancia relativa de diferentes fuentes de alimento (Lajtha & Michener 2008). Por lo tanto esta metodología al proporcionar información asociada al alimento asimilado, permite evitar los sesgos de la digestibilidad de la presa inherentes a las técnicas tradicionales (Lajtha & Michener 2008). Por otro lado, esta metodología, a diferencia de las técnicas tradicionales,

dependiendo del tejido utilizado puede proporcionar información sobre los recursos utilizados en el pasado. De hecho, la composición isotópica de cada tejido cambia en el tiempo de acuerdo con su tasa de renovación, por lo cual tejidos con diferente tasa de renovación integraran la señal isotópica de la dieta asimilada en un plazo de tiempo distinto (Lajtha & Michener 2008). Por ello, tejidos metabólicamente activos con una elevada tasa de recambio proporcionan información sobre los alimentos asimilados recientemente (ej. días en el caso del suero), mientras que tejidos con una baja tasa de renovación proporcionan información sobre la dieta de un período de tiempo mucho mayor (ej. semanas en el caso de células sanguíneas, años en el caso de hueso) (Lajtha & Michener 2008).

En particular, en el presente estudio analiza los isótopos estables de carbono y nitrógeno. Estos isótopos estables son los dos elementos más comúnmente utilizados en estudios tróficos para indicar el nivel trófico y el hábitat de las presas consumidas y por lo tanto, como consecuencia, proporcionan información sobre los hábitos alimenticios del consumidor (Lajtha & Michener 2008; Newsome *et al.* 2010). En toda cadena trófica, al pasar de un nivel trófico al siguiente, la materia orgánica asimilada se ve enriquecida de una manera predecible tanto en la señal isotópica del nitrógeno como en la del carbono, debido a la excreción preferencial de los isótopos ligeros. Sin embargo, el mayor enriquecimiento en la señal isotópica del nitrógeno hace que sea un mejor indicador para determinar la posición trófica de un organismo comparando la señal isotópica de sus tejidos con la de los organismos de nivel trófico conocido del mismo ecosistema. Por otra parte, las diferencias entre la señal isotópica de carbono de los productores primarios, como consecuencia de las diferentes fuentes de carbono utilizadas durante la fotosíntesis, hacen que las redes tróficas bentónico-nerítica típicamente se caractericen por tener una señal isotópica de carbono superior a la de las redes tróficas pelágico-oceánicas (Lajtha & Michener 2008). Por lo tanto, la señal isotópica de carbono proporciona información sobre la fuente de carbono que sustenta la red trófica a la que pertenece la especie de interés, algo especialmente útil para determinar si ésta tiene hábitos alimenticios bentónico-nerítica o pelágico-oceánico (Lajtha & Michener 2008).

### Muestreo

El presente estudio aborda la evaluación de los hábitos tróficos del delfín Franciscana mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en tejido óseo. Este tejido, debido a su baja tasa de renovación (años), actúa como un integrador a largo plazo de las concentraciones isotópicas y moderador de las fluctuaciones isotópicas esporádicas, lo que lo

hace particularmente útil para comparar las proporciones de isótopos entre individuos durante largos periodos de tiempo (Hobson & Clark 1992; Drago *et al* 2009)

El muestreo se realizó en cráneos de individuos capturado incidentalmente por los pescadores o hallados muertos a lo largo de la costa de Uruguay (Fig. 1) desde el 1953 hasta el 2015, y presentes en las colecciones osteológicas del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) y de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República de Uruguay.

En cada cráneo se muestreo huesos de la bula timpánica para evitar dañar el cráneo para estudios posteriores. Se seleccionaron individuos de ambos sexos, intentando en la medida de lo posible, que el conjunto de datos fuera lo más uniforme posible y con una distribución similar en el tiempo. Sin embargo, se muestrearon también individuos de sexo indeterminado, para ampliar la ventana temporal. Así mismo se seleccionaron solamente individuos adultos para reducir, dentro de lo posible, la variabilidad debido a otros factores ontogénicos y poder detectar más claramente variaciones en la dieta debido a cambios en la disponibilidad de recursos. En total, se recogieron 129 muestras: 57 hembras, 45 machos y 27 individuos de sexo indeterminado. Todos los individuos eran sexualmente maduros con una talla comprendida entre 131-174 cm para las hembras, entre 116-170 cm para los machos y entre 131-174 cm para los individuos de sexo indeterminado. De hecho, en esta especie la madurez sexual se obtiene en ambos sexos entre los dos y tres años de edad, cuando machos y hembras alcanzan respectivamente una longitud total de 131 cm y 140 cm (Kasuya & Brownell, 1979).

Además para poder interpretar correctamente los resultados isotópicos de los cráneos a lo largo del tiempo se muestrearon y analizaron las especies de presas potenciales consumidas actualmente y en el pasado por Franciscana en el área del Río de la Plata (Fitch & Brownell 1971; Praderi 1984; Rodríguez *et al.* 2002; Franco-Trecu 2017).

#### Análisis de isótopos estables

Todas las muestras recolectadas fueron previamente desecadas en una estufa a 60°C y trituradas con ayuda de un mortero. Cada muestra se dividió en dos alícuotas, una se utilizó para el análisis del carbono y la otra para el análisis del nitrógeno. Las alícuotas para el análisis del carbono se trataron con cloroformo/metanol (2:1) para extraer los lípidos (Bligh & Dyer, 1959), ya que los lípidos al estar empobrecidos en  $^{13}\text{C}$  con respecto a otras moléculas podrían sesgar el análisis, disminuyendo la señal isotópica del carbono (DeNiro & Epstein, 1977). Posteriormente, la muestra de huesos se trataron con ácido clorhídrico (HCl) (0,5 N) para eliminar el carbono inorgánico, que puede dar errores debido a que tiene valores de  $^{13}\text{C}$  superiores a los de la materia orgánica (Lorrain *et al.* 2003). No se realizó ningún tratamiento

con las alícuotas para el análisis del nitrógeno, ya que tanto el tratamiento con HCl como con cloroformo/metanol puede provocar alteraciones en su señal isotópica (Sotiropoulos et al., 2004; Ryan et al., 2012; Schlacher & Connolly, 2014).

Tras el tratamiento, las muestras así como los estándares de referencia (atropina, polietileno, sacarosa, celulosa,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NO}_3\text{K}$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ), calibrados de acuerdo con los valores de los estándares internacionales (Pee Dee Belemnite para el carbono y nitrógeno atmosférico para el nitrógeno) fueron pesadas en una microbalanza y cerradas herméticamente en cápsulas de estaño (3,3 x 5 mm) para su análisis isotópico. Aproximadamente se pesó 1,0 mg de cada muestra de hueso y 0,3 mg de cada muestra de músculo, en el caso de los peces y crustáceos, y manto, en el caso de los cefalópodos. Posteriormente las cápsulas se cargaron en un espectrómetro de masas de relación isotópica (Flash 1112 IRMS Delta C Series EA Thermo Finnigan) para realizar la cuantificación de las concentraciones de los isótopos estables de carbono y nitrógeno. Dicho análisis se llevó a cabo en el Laboratorio de Isótopos Estables de los Servicios Científico-Técnicos de la Universidad de Barcelona (SCT-UB), España. La abundancia de isótopos estables relativa al estándar, expresada en partes por mil (‰), se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1]$$

donde X es  $^{13}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}$  y R es la fracción isótopo pesado/isótopo ligero ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) en la muestra y en el estándar, respectivamente (Bond & Hobson 2012).

### Análisis de datos

Para poder interpretar correctamente los resultados isotópicos de los cráneos de Franciscana y excluir posibles interferencias debidas a cambios en el tamaño corporal de los animales, se investigó si cambios en la longitud estándar de machos y hembras ocurrían en el tiempo. Para evaluar esto, se realizaron modelos lineales utilizando el año de varamiento como variable continua y el sexo como una variable explicativa categórica. Se empezó con el modelo más complejo, que incluía la interacción entre variables, y lo sometimos a una simplificación secuencial y escalonada suprimiendo el término que estaba más lejos de ser estadísticamente significativo. La selección del modelo se realizó mediante el Criterio de Información Akaike (AIC), seleccionando el modelo con el más bajo AIC, es decir, el modelo más parsimonioso. Estos modelos estadísticos finales fueron validados por análisis residuales (Crawley, 2007).

Para comparar la señal isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de las especie presa de Franciscana entre hábitat (Oceánico vs. Costero) se utilizó un ANOVA anidado con las especie presas anidadas dentro el hábitat.

Es importante tener en cuenta que las proporciones de isótopos estables de los organismos no pueden compararse directamente en el tiempo si la línea de base isotópica ha presentado variaciones temporales (Casey & Post 2011). En consecuencia, es importante conocer si la señal isotópica de la base de la red trófica local ha cambiado a lo largo del tiempo para poder interpretar correctamente los resultados isotópicos de los cráneos, excluyendo de esta forma posibles interferencias de cambios temporales en esta debido a factores como por ejemplo el efecto Suess (Keeling 1979).

El análisis de isótopos estables de valvas de de mejillón (*Mytilus edulis*) a lo largo del tiempo, reveló cambios temporales, a un tasa media no constante, en la línea de base isotópica del ecosistema del Río de la Plata entre 1957 y 1988 y entre el 1988 y 2014 (Drago et al., 2017). De acuerdo con estos resultados y para permitir la comparación de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de los delfines Franciscana en los períodos que diferían en la línea de base isotópica (es decir, los tres períodos para los que se disponían las valvas de de mejillón, véase Drago et al. 2017), se corrigieron los valores isotópicos de hueso de Franciscana (indicados con  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ ) en el tiempo aplicando los siguientes factores de corrección tiempo-dependiente calculados por Drago et al. (2017): 0,0356 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  y -0,0666 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  por año entre 1953 y 1987, y 0,0153 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  y -0,0417 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  por año entre 1988 y 2015.

Una vez corregidos los valores isotópicos de hueso de Franciscana por la línea de base isotópica, se evaluaron los cambios en los valores de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  para machos y hembras a lo largo del tiempo utilizando modelos lineales, con el año como variable continua y sexo como variable categórica explicativa. La simplificación, selección y validación del modelo para cada isótopo se llevó a cabo como se mencionó anteriormente. En el caso de que no se observaran diferencias en los valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ ) entre machos y hembras, se realizaron modelos lineales agrupando ambos sexos e incorporando los individuos de sexo indeterminado.

Además, y un contexto más amplio, a partir de los valores isotópicos corregidos por la línea de base isotópica ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ ) de la dos especies de otáridos locales, lobos fino (*Arctocephalus australis*) y lobo marino (*Otaria flavescens*) (datos de las dos especies proveniente de Drago et al., 2017) y del delfín franciscana, se utilizaron las Elipses Bayesianas de Isótopos Estables en R (SIBER) (Jackson et al., 2011) para estimar el ancho de nicho isotópico así como comparar el espacio isotópico entre las tres especies en los tres

principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay (Fig. 2). Esto permitió evaluar si el ancho del nicho isotópico, superposición y la relación trófica (es decir, las posiciones relativas de los nichos de las especies en el espacio isotópico) entre estas tres especies de depredadores apicales del ecosistema del Río de la Plata han cambiado con el tiempo. En particular, se utilizaron las áreas de elipse estándar corregidas para pequeño tamaño de muestra ( $SEA_C$ ) para trazar el nicho isotópico de cada especie dentro del espacio isotópico y para calcular la superposición entre las especies. También se calcularon las áreas de elipse estándar Bayesiana ( $SEA_B$ ) para obtener una estimación no sesgada de la anchura de nicho isotópico con los intervalos de credibilidad. Se usaron estos dos métodos porque son complementarios entre sí (Jackson et al., 2011).

El SIBER es una versión bayesiana de las métricas de Layman que puede incorporar incertidumbres tales como los sesgos de muestreo y tamaños de muestra pequeños en las métricas de nicho (Jackson et al., 2011). Basado en las simulaciones de las cadenas de Markov Monte Carlo, este enfoque obtiene medidas de incertidumbre para construir parámetros de elipses de una manera similar al método bootstrap.

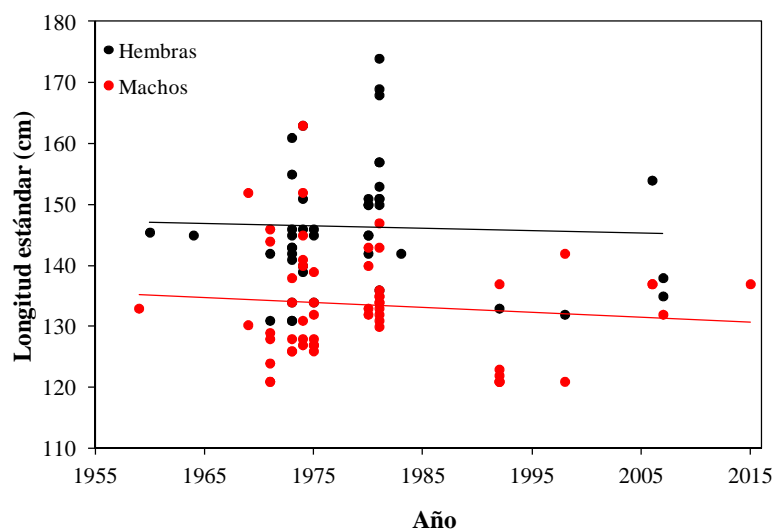
Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R (R Core Team 2013) y todas las funciones del análisis de SIBER se obtuvieron mediante el paquete SIAR (Stable Isotope Analysis in R) (Parnell et al. 2010).

## RESULTADOS

Los modelos lineales indicaron que la longitud estándar de las hembras era significativamente más larga que la de los machos en el tiempo (Tabla 1 y Fig. 3). Sin embargo, los modelos lineales mostraron que el año de varamiento y la longitud estándar no estaban relacionados entre machos y hembras (Tabla 1 y Fig. 3). Estos resultados confirman el invertido dimorfismo sexual en el tamaño observado en Franciscana (Kasuya et al., 1979) y sugieren que el tamaño corporal se ha mantenido aproximadamente constante en el tiempo en ambos sexos.

**Tabla 1.** Modelos lineales para longitud estándar ( $le$ ) de delfines Franciscana macho y hembra en el tiempo. Las estimaciones y su significación estadística (p-valores entre paréntesis) se muestran para cada variable. Para cada modelo, se muestra el Criterio de Información de Akaike (AIC) del modelo estadístico. El modelo final se muestra en negrita.

Modelo	Intercepto	Sexo (macho)	Año	Sexo*año	AIC
$le \sim \text{sexo} * \text{año}$	221,37 (0,45)	75,76 (0,80)	-0,03 (0,79)	-0,04 (0,82)	756,89
$le \sim \text{sexo} + \text{año}$	276,14 (0,13)	-12,69 (<0,001)	-0,06 (0,47)	-	754,80
<b><math>le \sim \text{sexo}</math></b>	<b>146,27 (&lt;0,001)</b>	<b>-12,78 (&lt;0,001)</b>	-	-	<b>752,48</b>



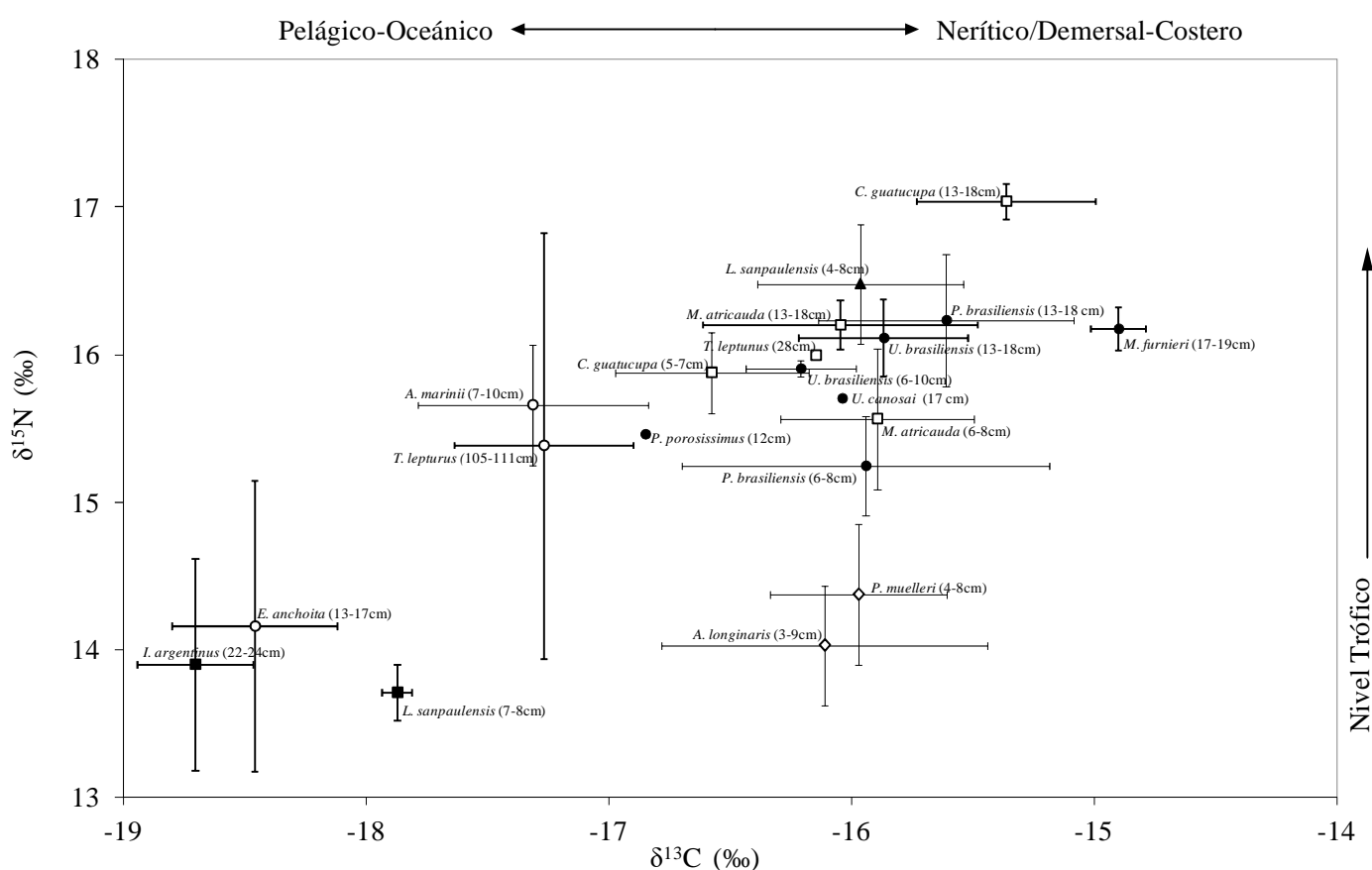
**Figura 3.** Tendencias de la longitud estándar de machos y hembras de delfín Franciscana en el tiempo, mostrando las mejores líneas ajustadas para cada sexo.

La Tabla 2 muestra los valores isotópicos de carbono y nitrógeno de las potenciales especies presas de Franciscana en el área del Río de la Plata.

**Tabla 2.** Valores isotópicos (media  $\pm$  desviación estándar) de las especies presas potenciales de Franciscana. *n*: tamaño muestra. RL: Rango de tamaño de la especie muestreada.

Nombre científico	Nombre común	RL (cm)	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<b>Peces neríticos-costeros</b>					
<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla de calada	5-7	12	$-16,6 \pm 0,4$	$15,9 \pm 0,3$
<i>Cynoscion guatucupa</i>	Pescadilla de calada	13-18	5	$-15,4 \pm 0,4$	$17,0 \pm 0,1$
<i>Trichiurus lepturus</i>	Pez sable	28	1	-16,1	16,0
<i>Macrondon atricauda</i>	Pescadilla de red	6-8	6	$-15,9 \pm 0,4$	$15,6 \pm 0,5$
<i>Macrondon atricauda</i>	Pescadilla de red	13-18	4	$-16,0 \pm 0,6$	$16,2 \pm 0,2$
<b>Peces pelágicos-oceánicos</b>					
<i>Trichiurus lepturus</i>	Pez sable	105-111	2	$-17,3 \pm 0,4$	$15,4 \pm 1,4$
<i>Anchoa marinii</i>	Anchoa	7-10	8	$-17,3 \pm 0,5$	$15,7 \pm 0,4$
<i>Engraulis anchoita</i>	Anchoíta	13-17	6	$-18,5 \pm 0,3$	$14,2 \pm 1,0$
<b>Peces demersales-costeros</b>					
<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina	17-19	7	$-14,9 \pm 0,1$	$16,2 \pm 0,1$
<i>Umbrina canosai</i>	Pargo	17	1	-16,0	15,7
<i>Urophycis brasiliensis</i>	Brótola	6-10	3	$-16,2 \pm 0,2$	$15,9 \pm 0,1$
<i>Urophycis brasiliensis</i>	Brótola	13-18	13	$-15,9 \pm 0,3$	$16,1 \pm 0,3$
<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	Córvalo	6-8	8	$-15,9 \pm 0,8$	$15,2 \pm 0,3$
<i>Paralanchurus brasiliensis</i>	Córvalo	13-18	9	$-15,6 \pm 0,5$	$16,2 \pm 0,4$
<i>Porichthys porosissimus</i>	Bagre sapo	12	1	-16,9	15,5
<b>Crustáceos demersales-costeros</b>					
<i>Pleoticus muelleri</i>	Langostino patagónico	4-8	21	$-16,0 \pm 0,4$	$14,4 \pm 0,5$
<i>Artemesia longinaris</i>	Camarón argentino	3-9	34	$-16,1 \pm 0,7$	$14,0 \pm 0,4$
<b>Cefalópodos neríticos-costeros</b>					
<i>Loligo sanpaulensis</i>	Calamarete del norte	4-8	16	$-16,0 \pm 0,4$	$16,5 \pm 0,4$
<b>Cefalópodos pelágicos-oceánicos</b>					
<i>Loligo sanpaulensis</i>	Calamarete del norte	7-8	2	$-17,9 \pm 0,1$	$13,7 \pm 0,2$
<i>Illex argentinus</i>	Calamar argentino	22-24	2	$-18,7 \pm 0,2$	$13,9 \pm 0,7$

Las presas potenciales de Franciscana diferían estadísticamente en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (ANOVA anidado;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{modelo}}$ :  $F_{19,160} = 18,787$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2_{\text{corregida}} = 0,679$ ;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{modelo}}$ :  $F_{19,160} = 43,761$ ,  $p < 0,001$ ,  $R^2_{\text{corregida}} = 0,835$ ) tanto entre especies (ANOVA anidado;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{especie}}$ :  $F_{18,160} = 5,566$ ,  $p < 0,001$ ;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{especie}}$ :  $F_{18,160} = 44,770$ ,  $p < 0,001$ ) como entre hábitat (ANOVA anidado;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{hábitat}}$ :  $F_{1,160} = 171,192$ ,  $p < 0,001$ ;  $\delta^{15}\text{N}_{\text{hábitat}}$ :  $F_{1,160} = 82,525$ ,  $p < 0,001$ ). Esto se debe a que las presas costeras están más enriquecidas en los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  que aquellas oceánicas, y que los  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  aumentan con el nivel trófico, siendo la presa de mayor tamaño más enriquecida tanto en  $\delta^{13}\text{C}$  como  $\delta^{15}\text{N}$  que aquella más pequeña de la misma especie y hábitat (Fig. 4).



**Figura 4.** Señal isotópica bivariada (media  $\pm$  desviación estándar) de las especies de presas potenciales de Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en el área del Río de Plata. Peces neríticos-costeros ( $\square$ ), Peces pelágicos-oceánicos ( $\circ$ ), Peces demersales-costeros ( $\bullet$ ), Crustáceos demersales-costeros ( $\diamond$ ), Cefalópodos neríticos-costeros ( $\blacktriangle$ ), Cefalópodos pelágicos-oceánicos ( $\blacksquare$ ). Entre paréntesis el rango de tamaño de la especie muestreada.

Una vez corregidos los valores de los isótopos de los huesos de Franciscana para la línea base isotópica aplicando los factores de corrección tiempo-dependiente descritos en la sección de análisis de datos (Tabla 3), el modelo final ajustado para  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  mostró un aumento significativo en el tiempo y una pendiente similar para ambos sexos (Tabla 4). Lo mismo era mostrado en el modelo final ajustado para  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  (Tabla 4). Además, los modelos indicaron



que los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  no diferían significativamente entre los machos y las hembras de Franciscana (Tabla 4). Esto confirma, como otros estudios han demostrado (Rodríguez et al., 2002, Troina et al., 2016) que la composición de la dieta no difiere significativamente entre los machos y hembras de Franciscana. En consecuencia, se llevó a cabo un nuevo modelo lineal tanto para  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  como para el  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  agrupando ambos sexos e incorporando los individuos de sexo indeterminado. En este último caso, el modelo mostró un aumento significativo en el tiempo tanto para  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  como para el  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  (Tabla 5 y Fig. 5). Sin embargo, la pendiente de la función del  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  fue menor que la del  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  (Tabla 5 y Fig. 5).

**Tabla 3.** Media y desviación estándar de los valores isotópicos de los delfines Franciscana durante los tres principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay.  $n_1$ : tamaño de la muestra por el período;  $n_2$ : tamaño de la muestra por sexo;  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ : valores no corregidos para los cambios en la línea base isotópica;  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ : valores corregidos para los cambios en la línea base isotópica. Ind.: individuos de sexo desconocido.

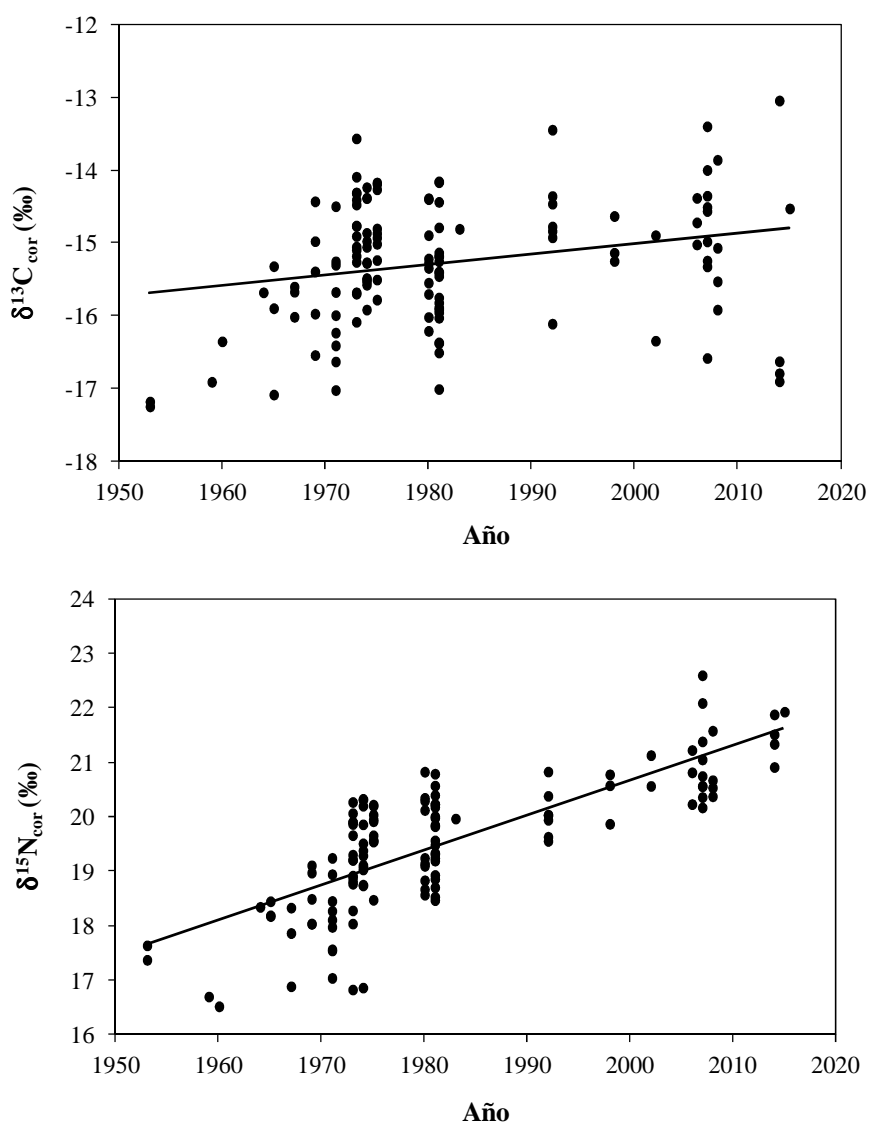
Periodo	$n_1$	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ (‰)	Sexo	$n_2$	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$ (‰)
1953-1969	16	$19,2 \pm 0,7$	$-13,3 \pm 0,6$	$17,9 \pm 0,8$	$-16,0 \pm 0,8$	Macho	3	$19,1 \pm 1,0$	$-13,4 \pm 0,4$	$17,9 \pm 1,1$	$-16,1 \pm 0,8$
						Hembra	2	$18,8 \pm 1,2$	$-13,1 \pm 0,3$	$17,4 \pm 1,3$	$-16,0 \pm 0,5$
						Ind.	11	$19,3 \pm 0,5$	$-13,3 \pm 0,7$	$18,0 \pm 0,6$	$-16,0 \pm 0,9$
1971-1983	80	$20,1 \pm 0,8$	$-13,3 \pm 0,8$	$19,3 \pm 0,9$	$-15,3 \pm 0,7$	Macho	42	$20,1 \pm 0,7$	$-13,4 \pm 0,9$	$19,2 \pm 0,7$	$-15,4 \pm 0,8$
						Hembra	38	$20,2 \pm 1,0$	$-13,2 \pm 0,7$	$19,4 \pm 1,0$	$-15,1 \pm 0,6$
						Ind.	0				
1992-2015	33	$21,0 \pm 0,7$	$-14,5 \pm 1,1$	$20,8 \pm 0,7$	$-15,0 \pm 1,0$	Macho	12	$20,8 \pm 0,8$	$-14,1 \pm 0,7$	$20,6 \pm 0,9$	$-14,8 \pm 0,7$
						Hembra	5	$21,2 \pm 0,9$	$-14,1 \pm 0,2$	$21,0 \pm 1,0$	$-14,6 \pm 0,2$
						Ind.	16	$21,0 \pm 0,5$	$-14,9 \pm 1,3$	$20,9 \pm 0,5$	$-15,2 \pm 1,2$

**Tabla 4.** Modelos lineales para  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  de machos y hembras de Franciscana en el tiempo. Las estimaciones y su significación estadística (p-valores entre paréntesis) se muestran para cada variable. Para cada modelo, se muestra el Criterio de Información de Akaike (AIC) del modelo estadístico. El modelo final se muestra en negrita.

Isotopos	Modelo	Intercepto	Año	Sexo (macho)	Sexo*Año	AIC
$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{sexo} * \text{año}$	-139,02 ( $<0,001$ )	0,08 ( $<0,001$ )	23,55 (0,40)	-0,01 (0,48)	249,69
	$\delta^{15}\text{N} \sim \text{sexo} + \text{año}$	-1,24 ( $<0,001$ )	7,26 ( $<0,001$ )	-1,44 (0,36)	-	247,30
	<b><math>\delta^{15}\text{N} \sim \text{año}</math></b>	<b>-1,23 (<math>&lt;0,001</math>)</b>	<b>7,22 (<math>&lt;0,001</math>)</b>	-	-	<b>245,15</b>
$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{sexo} * \text{año}$	-60,87 (0,001)	0,02 (0,01)	7,43 (0,68)	-0,01 (0,78)	225,84
	$\delta^{13}\text{C} \sim \text{sexo} + \text{año}$	-56,15 ( $<0,001$ )	0,02 (0,001)	-0,18 (0,18)	-	223,82
	<b><math>\delta^{13}\text{C} \sim \text{año}</math></b>	<b>-55,12 (<math>&lt;0,001</math>)</b>	<b>0,02 (0,001)</b>	-	-	<b>221,62</b>

**Tabla 5.** Modelos lineales para  $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$  de machos, hembras e individuos de sexo indeterminado de Franciscana en el tiempo. Para cada modelo, se muestran las estimaciones y su significación estadística (p-valores entre paréntesis).

Isotopos	Modelo	Intercepto	Año
$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}\sim\text{año}$	-1,07 (<0,001)	6,41 (<0,001)
$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}\sim\text{año}$	-43,92 (<0,001)	0,01 (0,001)

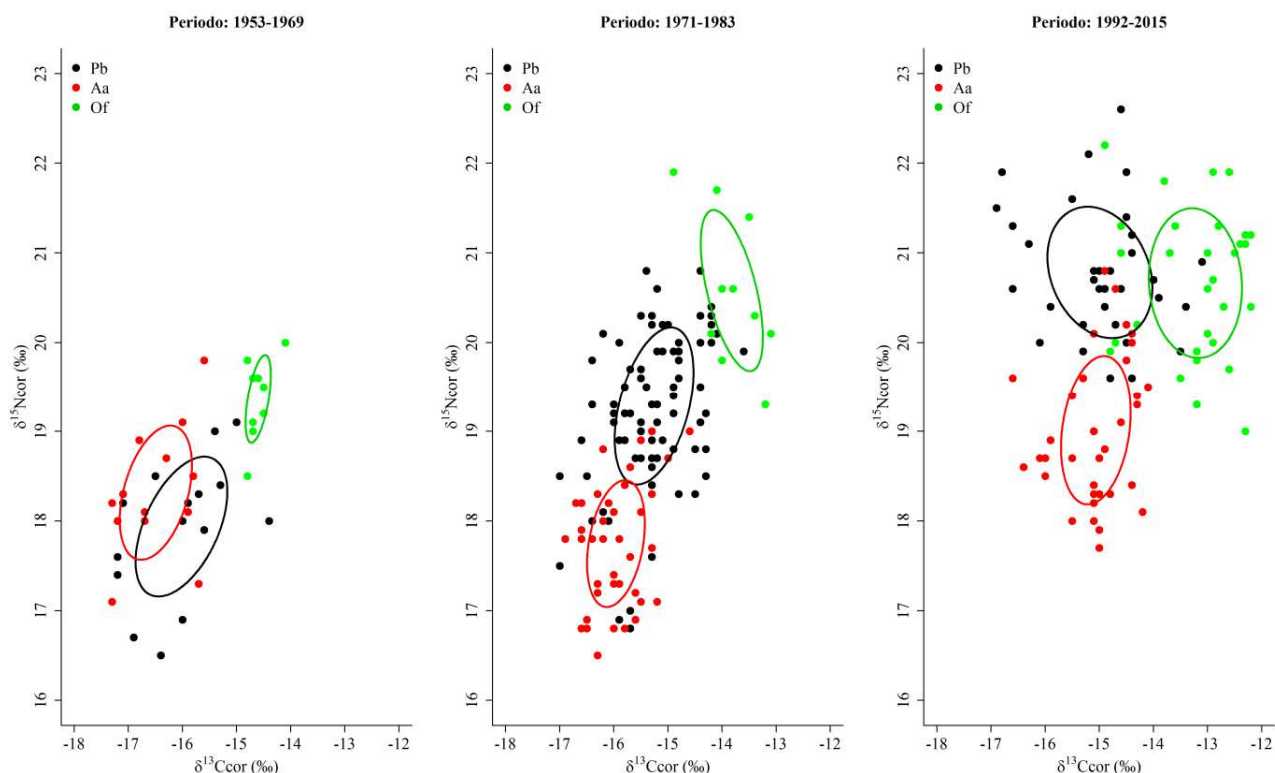


**Figura 5.** Tendencias de los valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ ) de hueso de machos, hembras e individuos de sexo indeterminado de Franciscana en el tiempo, mostrando la línea ajustadas para cada isótopo.

Las estimadas áreas de elipse estándar Bayesiana de los delfines Franciscana fueron mayores que las de las dos especies de otáridos en los tres períodos considerados (Tabla 6), si bien dentro cada especie no cambiaban significativamente, indicando una no gran variabilidad individual a lo largo del tiempo (Tabla 6). Por otra parte, aunque las elipses bayesianas de las dos especies de otáridos no se superponían en ningún momento (Fig. 6), se observó un gran solapamiento de los nichos isotópicos entre los delfines Franciscana y los lobos finos en el período más antiguo (Tabla 6 y Fig. 6). Por último, aunque la relación trófica (vista como las posiciones relativas de los nichos de especies en el espacio isotópico) entre las dos especies otáridos no cambió con el tiempo, la distancia entre las elipses de las dos especies fue mucho más reducida en el período más reciente (Fig. 6). Sin embargo, la relación trófica entre Franciscana y las dos especies otáridas cambió con el tiempo; las posiciones del nicho isotópico de Franciscanas aumentó en el nivel trófico alcanzando, en el período más reciente, la de especies de leones marinos, aunque las elipses bayesianas de las dos especies no se superponían (Fig. 6).

**Tabla 6.** Áreas de elipse estándar Bayesiana ( $SEA_B$ ) y sus respectivos intervalos de credibilidad (IC) del 95% para el delfín Franciscana (Pb: *Pontoporia blainvillei*), los lobos finos (Aa: *Arctocephalus australis*) y los leones marinos (Of: *Otaria flavescens*) durante los tres principales períodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay. Las áreas de solapamiento isotópico entre especies se calcularon con la  $SEA_C$  (área de elipse estándar corregidas para pequeño tamaño de muestra) y se estimó el porcentaje respectivo de superposición de superficie para cada especie a partir de áreas de superposición.

Periodo	Especies	$SEA_B$ ( $\% ^2$ )	95% IC ( $\% ^2$ )	Especies	Área de superposición ( $\% ^2$ )	Área de superposición por especies (%)	
1953-1969	Pb	2,10	1,18-3,19	Pb vs. Aa	0,56	31,12	39,03
	Aa	1,82	0,7-2,86	Aa vs. Of	0	0	0
	Of	1,13	0,50-1,91	Pb vs. Of	0	0	0
1971-1983	Pb	1,88	1,49-2,30	Pb vs. Aa	0	0	0
	Aa	1,28	0,89-1,69	Aa vs. Of	0	0	0
	Of	1,88	0,89-3,08	Pb vs. Of	0	0	0
1992-2015	Pb	2,27	1,54-3,08	Pb vs. Aa	0	0	0
	Aa	1,76	1,22-2,35	Aa vs. Of	0	0	0
	Of	2,35	1,57-3,21	Pb vs. Of	0,02	0,74	0,71



**Figura 6.** Áreas del nicho isotópico (calculadas con  $\text{SEA}_C$ ) de los delfín Franciscana (Pb: *Pontoporia blainvillei*), los lobos finos (Aa: *Arctocephalus australis*) y los leones marinos (Of: *Otaria flavescens*) durante los tres principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay (véase Tabla 6 por el área de la elipse, el intervalo de credibilidad y los valores del área de superposición). Para permitir la comparación, se corrigieron los valores de isótopos estables originales en el hueso de las tres especies ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{cor}}$  y  $\delta^{15}\text{N}_{\text{cor}}$ ) de acuerdo con los cambios en la línea de base isotópica.

## DISCUSIÓN

Conocer los hábitos tróficos de los depredadores apicales marinos es importante para determinar su papel en las comunidades. Además, nos brindan información muy útil para el manejo y la conservación de especies amenazadas. El análisis de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) es un método muy usado para evaluar los hábitos tróficos de diferentes especies incluso durante largos periodos de tiempo (Drago et al. 2009; Drago et al. 2017).

El principal resultado de este estudio indica que ha habido un incremento de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno en el tejido óseo del delfín Franciscana en la zona del Río de la Plata en los últimos 60 años (Fig. 5). Esto podría indicar un cambio en sus hábitos tróficos y por tanto, un cambio en las presas ingeridas. De acuerdo con el paisaje isotópico de sus potenciales presas (Fig. 4), un aumento general del consumo de presas costera de mayor

tamaño produciría un aumento simultáneo tanto de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  como de  $\delta^{15}\text{N}$  de Franciscana.

Considerando la presas más relevante consumida a lo largo de los últimos 60 años por el delfín Franciscana en la zona del Río de la Plata y adyacentes aéreas (Tabla 7), se observa que el delfín Franciscana desde la mitad de los años 50 hasta principio de los años 80, periodo cuando no hay evidencias aun de un impacto considerable de la pesca en la zona (Fig. 2), se alimentaba sobretodo de pez sapo (*Porychtys porosissimus*) y de camarón argentino (*Artemesia longinaris*) (Fitch & Brownell 1971; Praderi 1984), mientras que a partir de los años 90 y simultáneamente con un incremento de la actividad pesquera en la zona (Fig. 4), se alimenta principalmente sobre la pescadilla de calada (*Cynoscion guatucupa*), pescadilla de red (*Macrodon ancylodon*) y corvina (*Micropogonias furnieri*) (Rodriguez et al. 2002).

**Tabla 7.** Principales presas ingeridas por el delfín Franciscana durante los tres principales periodos en la historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay. Todos los estudios se han basado en el análisis del contenido estomacal.

Periodo	Especie	Hábitat	Contribución a la dieta (%)	Referencia
1953-1965	<i>Porychtys porosissimus</i>	Demersal	72	Fitch & Brownell 1971
	<i>Trichiurus lepturus</i>	Pelágico	9	Fitch & Brownell 1971
1971-1983	<i>Lolliguncula brevis</i>	Pelágico	62	Praderi, 1984
	<i>Artemesia longinaris</i>	Demersal	51	Praderi, 1984
	<i>Porychtys porosissimus</i>	Demersal	33	Praderi, 1984
	<i>Cynoscion striatus</i>	Demersal	22	Praderi, 1984
	<i>Engraulis anchoita</i>	Pelágico	17	Praderi, 1984
1992-2015	<i>Cynoscion guatucupa</i>	Demersal	55	Rodriguez et al.2002
	<i>Micropogonias furnieri</i>	Demersal	20	Rodriguez et al. 2002
	<i>Loligo sanpaulensis</i>	Pelágico	16	Rodriguez et al. 2002
	<i>Macrodon ancylodon</i>	Demersal	23	Rodriguez et al. 2002

Dicha información comparada con el paisaje isotópico actual de las potenciales especie presas de Franciscana (Fig. 4), indicaría que el delfín Franciscana, simultáneamente a un incremento de la actividad pesquera ha incrementado el consumo de especie costeras de mayor tamaño y nivel trófico más alto (principalmente *Cynoscion guatucupa* y *Macrodon ancylodon* entre los 13-18 cm de largura). Esto es consistente con el observado incremento de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de Franciscana en el tiempo (Fig. 5).

El tamaño corporal puede determinar el tipo y tamaño de presas a las cuales un individuo puede tener acceso, ya que se refleja en el tamaño de diferentes estructuras morfológicas, como por ejemplo el tamaño de la boca (Segura et al. 2015; Saporiti et al. 2016). En este contexto, un aumento en el tamaño corporal podría reflejarse en un aumento de la apertura

bucal y por tanto en un aumento del consumo de presas de mayor tamaño anteriormente no accesible.

Sin embargo, los resultados relacionados con el análisis de la longitud estándar de machos y hembras de delfín Franciscana en el tiempo, sugieren que el tamaño corporal de los individuos de Franciscana ha permanecido aproximadamente constante durante los últimos 60 años en ambos sexos (Tabla 1 y Fig. 3). Por lo tanto, descartando que los cambios antes mencionados sean el resultado de cambios en el tamaño corporal, otros factores deben haber promovido el incremento de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno de Franciscana en el tiempo.

La actividad humana, no sólo resulta en una reducción de la biodiversidad, sino también en la alteración de la estructura de las redes tróficas. La historia reciente de la explotación de recursos marinos en Uruguay es caracterizada por una intensa explotación lobera como por una sobrexplotación pesquera (Fig. 2). Por un lado el impacto de la pesquería ha producido una disminución en la abundancia y talla media de algunas especies. Los cambios en la abundancia relativa y estructura de tamaño de las poblaciones de peces después del desarrollo de la pesquería de arrastre de fondo probablemente han modificado la dieta de los depredadores y la estructura de toda la red alimenticia en el Río de la Plata y adyacente aéreas del Océano Atlántico en los últimos 50 años. Si bien la biomasa total de pequeños peces pelágicos ha permanecido bastante estable en el área del Río de la Plata (Madirolas et al. 2013), la biomasa total de peces demersales ha disminuido debido a la sobreexplotación pesquera durante el mismo periodo (Vasconcellos & Haimovic 2006; Ruarte & Perrotta 2007; Defeo et al. 2009). El impacto de la pesca ha sido particularmente severo sobre las familia de peces Sciaenidae (en particular *Cynoscion guatucupa*) conduciendo a una reducción de sus biomasa total y a un incremento en la abundancia relativa de sus clases de tamaño más pequeño (Jaureguizar et al. 2006; Villwock de Miranda et al. 2007). Además, ha habido también una reducción en la abundancia poblacionales de especies sin interés comercial, como el pez sapo (*P. porosissimus*), debido a la captura incidental (*bycatch*) en pesca de arrastre. Por otro lado, la explotación lobera determino una drástica reducción de la población de las dos especies de otáridos. Sin embargo, tras el cese de la caza, la población de león marino (*O. flavescens*), especie que comparte hábitat y presas con el delfín Franciscana, en Uruguay no ha logrado recuperarse y de hecho representa la única población en el área de distribución de esta especie que actualmente tiene tasas de crecimiento negativas (Fig. 2)

En este contexto los cambios observados en delfín franciscana podrían explicarse por lo menos por dos mecanismos no mutuamente excluyentes. Por un lado, los cambios

observados podrían ser debido a la disminución del tamaño promedio de los peces demersales como consecuencia de la intensa pesca sobre las clases más grandes (Fog. 2), y a la simultánea reducción de la población del pez sapo (*Porychtis porosissimus*), principal presa del delfín Franciscana hasta la década de los 80, por captura incidental (Vianna et al. 2000; Dumont & D’Incao 2011). De hecho, aunque la biomasa total de peces como *Cynoscion guatucupa* disminuyó durante los años noventa, el cambio hacia las clases de tamaño pequeño podría haber sido particularmente beneficiosa para aquellas especies con una abertura de la boca más pequeña como la Franciscana y el lobo fino (*A. australis*), tal y como evidencian estudios de análisis del contenido estomacal en Franciscana (Rodríguez et al. 2002; Franco-Trecu et al. 2017) y en heces de lobo fino (Szteren et al. 2004). Este proceso es paralelo al que se invoca para explicar el aumento del consumo de merluza juvenil por los leones marinos (*O. flavescens*) de la Patagonia septentrional, que ocurre a pesar de una disminución de la biomasa total de merluza (Drago et al. 2009).

Por otro, la Franciscana y también el lobo fino (Fig. 6), podrían haberse beneficiado de la reducción de un potencial competidor, como el león marino (*O. flavescens*), cuya abundancia poblacional ha disminuido como consecuencia de su explotación comercial (Fig. 2), dejando más disponibilidad de presas potencialmente compartidas.

Ambos mecanismos, que han sido sugeridos también en otro estudio para justificar el recién cambio en la repartición del nicho trófico en las dos especies de otáridos (*A. australis* y *O. flavescens*) en las aguas bajo influencia del Río de la Plata y costa atlántica adyacente (Drago et al. 2017), podrían tomarse por válidos también para lo observado en este estudio (Fig. 6). De hecho, en el presente estudio, si bien la variabilidad trófica individual no cambia significativamente a lo largo del tiempo dentro de cada una de las tres especie consideradas (Tabla 6), la relación trófica entre la tres especie cambia notoriamente en el periodo más reciente (1992-2015; Fig. 6) cuando la posición de los nichos isotópicos de Franciscanas y del lobo fino aumentan en el nivel trófico y la distancia entre las elipses isotópicas de las tres especies se reduce considerablemente. Contrariamente la posición del nichos isotópico de los leones marinos se mantiene constante en los dos últimos periodos (Fig. 6).

Este incremento en la posición trófica, como mencionado anteriormente, podría ser debido a un aumento en el consumo de peces de nivel trófico más alto (ej. *Cynoscion guatucupa*) la cuya disponibilidad podría haber incrementado por efecto de su reducción en el tamaño individual, beneficiando más aquellas especie como la Franciscana y el lobo fino (*A. australis*) que presentan una abertura de la boca más pequeña que el león marino (Saporiti et al. 2016).

Por otra parte, se observó un gran solapamiento de los nichos isotópicos entre los delfines Franciscana y los lobos finos en el período más antiguo (1953-1969; Tabla 6 y Fig. 6). Teniendo en cuenta el gradiente isotópico creciente que se observa desde el río al mar (Burone et al. 2013) es posible que el delfín Franciscana en el pasado era mucho más de hábitos estuarinos que marino. Por lo tanto el solapamiento en el nicho isotópico observado en el período más antiguo (1953-1969) entre el delfín Franciscana y el lobo fino (especie con hábitos alimenticios principalmente pelágicos-oceánicos, que solo recientemente se está volviendo más costera; Drago et al. 2017) no es un solapamiento real en el hábitat de alimentación sino simplemente el efecto del gradiente isotópico que se observa desde el río hasta el ambiente marino costero (Franco-Trecu et al. 2017).

En conclusión podemos decir que tras tomar en cuenta los cambios en la línea isotópica de base del ecosistema del Río de la Plata, las proporciones de isótopos estables en el tejido óseo de las especies estudiadas sugieren fuertemente un aumento constante en el consumo de presas demersales de mayor tamaño durante la segunda mitad del siglo XX y principios del siglo XXI, hecho congruente con la alta proporción de presas demersales, particularmente la pescadilla de red (*C. guatucupa*), encontrados en heces y estómagos de los delfines Franciscanas y lobos finos de Uruguay. Estos cambios recientes en la división de recursos entre las especies objeto de estudio podrían ser promovidos por los cambios en el ecosistema del Río de la Plata causados por la explotación lobera y sobreexplotación pesquera.



## BIBLIOGRAFIA

- Acha, E.M., Mianzan, H., Guerrero, R., Carreto, J., Giberto, D., Montoya, N. & Carignan, M. (2008) An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research*, 28, 1579–1588.
- Bascompte J, Melian CJ, Sala E (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of marine food webs. *Proc Natl Acad Sc USA*, 102: 5443-5447.
- Bertolotti MI, Verazay GA, Akselman R (2001). El mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. In: Boschi E (ed) Evolución de la flota pesquera argentina, artes de pesca y dispositivos selectivos, Vol 3. Publ Espec INIDEP, Mar del Plata.
- Bligh EG, Dyer WJ (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J Biochem Physiol* 37: 911-917.
- Bond AL, Hobson KA (2012). Reporting stable-isotope ratios in ecology: Recommended terminology, Guidelines and Best practices. *Waterbirds* 35: 324-31.
- Burone L., Ortega L., Franco-Fraguas P, Mahiques M., García-Rodríguez F., Venturini N., Marin Y, Brugnoli E, Nagai R, Muniz P, Bicego M, Figueira R, Salaroli A. (2013). A multiproxy study between the Río de la Plata and the adjacent South-western Atlantic inner shelf to assess the sediment footprint of river vs. marine influence. *Continental Shelf Research* 55: 141-154.
- Casey MM, Post DM (2011) The problem of isotopic baseline: Reconstructing the diet and trophic position of fossil animals. *Earth Sci Rev*, 106: 131–148.
- Cordo HD (1986) Estudios biológicos sobre peces costeros con datos de dos campañas de investigación realizadas en 1981. La pescadilla de red (*Cynoscion striatus*). Publ Com Téc Mix Fr Mar 1:15-27
- Costello MJ, Coll M, Danovaro R, *et al.* (2010). A Census of Marine Biodiversity Knowledge, Resources, and Future Challenges. *Plos one* 5: e12110.
- Crawley, M.J. (2007) *The R book* John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, UK.
- Crespo, E.A., Harris, G., Gonzalez, R., 1998. Group size and distributional range of the Franciscana *Pontoporia blainvillei*. *Mar. Mamm. Sci.* 14 (4), 845–849.
- Crespo EA (2000). Reporte del Tercer Taller para la Coordinación de la Investigación y la Conservación de la Franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en el Atlántico Sudoccidental. *Reported to the Convention of Migratory Species* (UNEP), June 1998, Bonn, Germany, Unpublished, 23pp.
- Davidson AD, Boyer AG, Hwahwan K, *et al.* (2012). Drivers and hotspots of extinction risk in marine mammals. *Proc Natl Acad Sci USA* 109: 3395–3400.

- Defeo, O., Horta, S., Carranza, A., Lercari, D., de Alava, A., Gomez, J., Martinez, G., Lozoya, J.P. & Celentano, E. (2009) Hacia un Manejo Ecosistemico de Pesquerías: Aéreas Marinas Protegidas en Uruguay. Facultad de Ciencias – DINARA, Montevideo, Uruguay.
- DeNiro MJ, Epstein S (1977) Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261-263.
- Drago M, Crespo EA, Aguilar A, *et al.* (2009). Historic diet change of the South American sea lion in Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Mar Ecol Prog Ser*, 384: 273-286.
- Drago, M., Franco-Trecu, V., Zenteno, L. *et al.* (2015) Sexual foraging segregation in South American sea lions increases during the pre-breeding period in the Río de la Plata plume. *Marine Ecology Progress Series*, 525, 261–272.
- Drago, M., Cardona, L., Franco-Trecu, V., Crespo, E.A., Vales, D., Borella, F., Zenteno, L., Gonzáles, E.M., & Inchausti, P. (2017) Isotopic niche partitioning between two apex predators over time. *Journal of Animal Ecology*, 86, 766-780.
- Dumont LFC, D’Incao (2011). By-catch analysis of Argentinean prawn *Artemesia longinaris* (Decapoda: Penaeidae) in surrounding area of Patos Lagoon, southern Brazil: effects of different rainfall. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 91: 1059–1072
- Estes JA, Demaster DP, Doak DF, *et al.* (2006). Whales, whaling and ocean ecosystems. University of California Press, Berkeley.
- Estes JA, Tinker MT, Williams TM, Doak DF (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282, 473-476.
- Fitch, J.E. & Brownell, R.L. (1971) Food Habits of the Franciscana *Pontoporia Blainvillei* (Cetacea: Platanistidae) from South America. *Bulletin of Marine Science*, 21, 626-636.
- Franco-Trecu, V., Drago, M., Costa, P., Dimitriadis, C., & Passadore, C. (2017) Trophic relationships in apex predators in an estuary system: a multiple-method approximation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486, 230-236.
- Franco-Trecu V, Costa P, Abud C, Dimitriadis C, Laporta P, Passadore C, Szephegyi M. (2009). By-catch of franciscana (*Pontoporia blainvillei*) in uruguayan artisanal gillnet fisheries: an evaluation after a twelve-year gap in data collection. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 7: 11-22.
- Guerrero RA, Acha ME, Framinan ME, Lasta CA (1997). Physical oceanography of the Río de la Plata estuary. *Cont Shelf Res*, 17: 727-742.

- Gutiérrez NL, Defeo O. 2013. Evaluación de recursos pesqueros de Uruguay mediante modelos dinámicos. Proyecto Gestión Pesquera en Uruguay. Montevideo, MGAP-DINARA – FAO, 78 p.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, *et al.* (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319: 948-952.
- Hobson KA, Clark RG (1992). Assessing avian diets using stable isotopes analysis. I: Turnover of <sup>13</sup>C in tissues. *Condor*, 94: 181-188.
- Ives AR, Cardinale BJ (2004). Food-web interactions govern the resistance of communities after non-random extinctions. *Nature*, 429: 174-177.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol*, 80: 595-602.
- Jackson JB, Alexander KE, Sala E (2011). Shifting baselines. The past and the future of ocean fisheries. Island Press.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH *et al.* (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-638.
- Jaureguizar, A.J., Ruarte, C. & Guerrero, R.A. (2006) Distribution of age classes of striped weakfish (*Cynoscion guatucupa*) along an estuarine marine gradient: correlations with the environmental parameters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 82–92.
- Kasuya T., Brownell R.L. (1979) Age determination, reproduction, and growth of Franciscana dolphin *Pontoporia Blainvillei*. *The Scientific Reports of the Whales Research Institutes*, 31, 45-67.
- Keeling, C.D. (1979) The Suess Effect: <sup>13</sup>Carbon-<sup>14</sup>Carbon interactions. *Environ Int*, 2: 229-300.
- Kinas, P. G. (2002). The impact of incidental kills by gillnets on the franciscana dolphin (*Pontoporia blainvillei*) in southern Brazil. *Bulletin Marine Science*, 70, 409-421
- Kovacs KM, Aguilar A, Aurióles D, *et al.* (2012). Global threats to pinnipeds. *Mar Mamm Sci*, 28: 414–436
- Lajtha K, Michener RH (2008). Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell publishing, Oxford.
- Lorrain A, Savoye N, Chauvaud L, *et al.* (2003). Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Anal Chim Acta* 491: 125–133.

- Lotze HK, Milewski I. (2004). Two centuries of multiple human impacts and successive changes in a North Atlantic food web. *Ecol Appl*, 14: 1428-1447.
- Mace GM, Collar NJ, Gaston KJ, *et al.* (2008). Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conserv Biol*, 22:1424–1442.
- McCann, K.S., 2012. Food webs. Princeton University Press.
- Madirolas, A., Hansen, J.E. & Cabreira, A.G. (2013) Revisión y síntesis de las estimaciones acústicas de abundancia de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) efectuadas entre 1993 y 2008. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 23, 35–48.
- Millenium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends Findings of the Condition and Trends Working Group. Island Press. San Francisco, USA.
- Newsome SD, Clementz MT, Koch PL (2010). Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Mar Mamm Sci*, 26: 509-572.
- Ortega L, Martinez A (2007) Multiannual and seasonal variability of water masses and fronts over the Uruguayan shelf. *J Coast Res*, 23: 625–629
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010). Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *Plos One*, 5: e9672.
- Pauly D, Christenesn V, Dalsgarrd J, *et al.* (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.
- Petraitis PS, Dudgeon SR (2004). Detection of alternative stable states in marine communities. *J Exp Mar Biol Ecol*, 300: 343-371.
- Post DM (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- Praderi, R. (1984) Mortalidad de franciscana, *Pontoporia blainvillei*, en pesquerías artesanales de tiburón en la costa atlántica uruguaya. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 13, 259-272.
- Praderi, R. (1986). Comentarios sobre la distribución de *Pontoporia blainvillei* en aguas del Rio de La Plata. *Actas I Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de America del Sur held in* (pp. 206-214). Buenos Aires, Argentina. Rio de Janiero, Brazil: Status of Aquatic Mammals in Latin America (SOLAMAC).
- Praderi, R., Pinedo, M.C., Crespo, E.A., 1989. Conservation and management of *Pontoporia blainvillei* in Uruguay, Brazil and Argentina. *Biology and Conservation of the River Dolphins. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC) 3*, pp. 52–56.

- Pinedo, M.C. (1991). *Development and variation of the franciscana Pontoporia blainvillei*. Ph.D. Thesis, Santa Cruz, CA: University of California.
- Piola, A., Campos, E., Möller, O., Charo, M., Martínez, C., 2000. Subtropical shelf front off eastern South America. *J. Geophys. Res.* 105 (3), 6565–6578.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna.
- Reeves R, Dalebout M, Jefferson TA, Karkzmarski L, Laidre K, O’Corry-Crowe G, Rojas-Bracho L, Secchi E, Slooten E, Smith BD, Wang JY, Zerbini AN, Zhou K (2012). *Pontoporia blainvillei*. IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (Downloaded on 3 March 2016).
- Ryan, C., McHugh, B., Trueman, C.N., Harrod, C., Berrow, S.D., & O'Connor, I. (2012) Accounting for the effects of lipids in stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values) analysis of skin and blubber of balaenopterid whales. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 26, 2745-2754.
- Rodríguez, D., Rivero, L., & Bastida, R. (2002) Feeding ecology of the franciscana (*Pontoporia blainvillei*) in marine and estuarine waters of Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 1, 77-94
- Ruarte, C.O. & Perrotta, R.G. (2007) Estimación de un índice de abundancia anual estandarizado para pescadilla de red (*Cynoscion guatucupa*) mediante la aplicación de un modelo lineal general. Período 1992-2003. INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Sala E, Knowlton N (2006). Global marine biodiversity trends. *Annu Rev Environ Resour*, 31: 93-122.
- Saporiti F, Bearhop S, Vales DG, Silva L, Zenteno L, Tavares M, Crespo EA, Cardona L (2016) Resource partitioning among air-breathing marine predators: are body size and mouth diameter the major determinants? *Marine Ecology*, 37, 957–969.
- Secchi, E. R., Danilewicz, D. & Ott, P. H. (2003). Applying the phylogeographic concept to identify franciscana dolphin stocks: implications to meet management objectives. *Journal of Cetacean Research and Management*, 5, 61-68.
- Secchi, E. R., Wang, J. Y., Murray, B., Rocha-Campos, C. C. & White, B. N. (1998). Populational differences between franciscanas, *Pontoporia blainvillei*, from two geographical locations as indicated by sequences of mtDNA control region. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1622-1627.

- Schlacher, T.A. & Connolly, R.M. (2014) Effects of acid treatment on carbon and nitrogen stable isotope ratios in ecological samples: a review and synthesis. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 541-550.
- Schipper J, Chanson J, Chiozza F, *et al.* 2008. The biogeography of diversity, threat, and knowledge in the world's terrestrial and aquatic mammals. *Science*, 322:225–230.
- Segura, A.M., Franco-Trecu, V., Franco-Fraguas, P. & Arim, M. (2015) Gape and energy limitation determining a humped relationship between trophic position and body size. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 72, 198–205.
- Sergio F, Caro T, Brown D, Clucas B, Hunter J, Ketchum J, McHugh K, Hiraldo F (2008). Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 1-19
- Shurin JB, Borer ET, Seabloom EW, *et al.* (2002). A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol Lett*, 5:785-791.
- Sotiropoulos M. A., Tonn W. M., Wassenaar L. I. (2004). Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. *Ecol. Freshwater Fish*, 13, 155
- Soutullo A, Alonso E, Arrieta D, Bayhaut R, Carreira S, Clavijo C, Cravino J, Delfino L, Fabiano G, Fagúndez C, Haretche F, Marchesi E, Passadore C, Rivas M, Scarabino F, Sosa B, Vidal N (2009). Especies prioritarias para la conservación 2009. Informe del Proyecto Fortalecimiento del Proceso de Implementación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas.
- Springer, AM, Estes JA, vanVliet GB, *et al.* (2003). Sequential megafaunal collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 12223-12228.
- Szteren, D., Naya, D.E. & Arim, M. (2004) Overlap between pinniped summer diet and artisanal fishery catches in Uruguay. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3, 119–125.
- Terborgh J, Estes JA (2010). Trophic cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature. Island Press, Washington.
- Trillmich F, Ono KA (1991) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag, Berlin.
- Troina, G., Botta, S., Secchi, E.R., & Dehairs, F. (2016) Ontogenetic and sexual characterization of the feeding habits of franciscanas, *Pontoporia blainvillei*, based on tooth dentin carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Mammal Science*, 32, 1115-1137.

- Vander Zanden MJ, Fetzer WW (2007). Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos*, 116: 1378-1388.
- Vasconcellos, M. & Haimovici, M. (2006) Status of white croaker *Micropogonias furnieri* exploited in southern Brazil according to alternative hypotheses of stock discreteness. *Fisheries Research*, 80, 196–202.
- Vianna M, Tomas ARG, Verani JR (2000). Aspects of the biology of the Atlantic Midshipman, *Porichthys porosissimus* (Teleostei, Batrachoididae): an important by-catch species of shrimp trawling off southern Brazil. *Revista Brasileira de Oceanografia* 48:131-140.
- Villwock de Miranda, L. & Haimovici, M. (2007) Changes in the population structure, growth and mortality of striped weakfish *Cynoscion guatucupa* (Sciaenidae, Teleostei) of southern Brazil between 1976 and 2002. *Hydrobiologia*, 589, 69–78.