

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE – FURG
INSTITUTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA
BIOLÓGICA

VARIAÇÃO INDIVIDUAL NO USO DE RECURSOS E
HABITAT DE FORRAGEIO DO LOBO-MARINHO-SUL-
AMERICANO (*Arctocephalus australis*)

RENAN COSTA DE LIMA

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Oceanografia Biológica da
Universidade Federal do Rio Grande – FURG,
como requisito parcial à obtenção do título de
MESTRE.

Orientadora: Prof. Dra. Silvina Botta
Co-Orientador: Prof. Dr. Eduardo Resende Secchi

RIO GRANDE
Fevereiro 2018

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à minha orientadora, Silvina Botta, por toda a transmissão de conhecimento, paciência e dedicação ao longo desses dois anos. Obrigado por me mostrar o fascinante mundo dos pinípedes! Sil, tenho um grande orgulho e satisfação de poder trabalhar contigo!

Ao meu co-orientador Edu Secchi, que 5 anos atrás abriu as portas do seu laboratório para mim e permitiu que eu seguisse meu sonho profissional. Agradeço pela confiança depositada em mim e pelas contribuições valiosíssimas que deixou ao longo da minha vida acadêmica.

À Dra. Valentina Franco-Trecu, pela imensa colaboração desde a concepção do projeto, sem ela teria sido impossível realizar esse trabalho! Agradeço também ao Dr. Damián Vales, que aceitou participar e nos cedeu os dados dos indivíduos da Patagônia. Ao Jonathas Prado (Jony) que nos auxiliou com os LMMs.

Ao pessoal do Laboratório de Limnologia e Genética do ICB da FURG, por emprestarem a balança de precisão.

A todo o pessoal do EcoMega, obrigado pelo companheirismo, cooperação e tantos bons momentos que passamos juntos, seja nos happy hours de fim de ano, na praia coletando material de carcaça, ou simplesmente nos cafezinhos no laboratório. Deixo um agradecimento especial àqueles que estiveram mais próximos durante essa jornada: Thayara, Ju Alves, Carol e Lilia.

Aos Drs. Leandro Bugoni, Danielle Monteiro e Márcio Araújo, por terem aceito nosso convite para participarem da banca. À CAPES pela bolsa concedida.

E por último, mas não menos importante, agradeço à minha família. Aos meus pais, Márcia e Geovani, pelo amor e apoio incondicionais. À minha irmã Bianca pela amizade. E ao nosso maior presente de 2017, minha sobrinha Luiza, que chegou para completar as nossas vidas!!

ÍNDICE

	Página
RESUMO	5
ABSTRACT.....	6
1. INTRODUÇÃO GERAL	7
1.1 Variação Individual em Populações Naturais	7
1.2 Análise de Isótopos Estáveis (AIE)	10
1.3 Técnicas de Estimativa do Crescimento de Vibrissas em Pinípedes	11
1.4 Nicho Isotópico	13
1.5 Paisagens Isotópicas do Atlântico Sul Ocidental.....	13
1.6 O Lobo-marinho-sul-americano (<i>Arctocephalus australis</i>).....	14
1.7 Hipóteses	18
1.8 Objetivos	18
2. MATERIAL E MÉTODOS	19
2.1 Área de Estudo	19
2.2 Coleta de Amostras	20
2.3 Estimativa da Taxa de Crescimento das Vibrissas	21
2.4 Processamento das Amostras para Análise de Isótopos Estáveis	21
2.5 Análise de Isótopos Estáveis	22
2.6 Análise de Dados	23
3. SÍNTESE DOS RESULTADOS	25
4. CONCLUSÕES PRINCIPAIS	26
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27
APÊNDICE 1: INDIVIDUAL FORAGING SPECIALIZATION AND SEXUAL NICHE SEGREGATION IN SOUTH AMERICAN FUR SEALS.....	41

RESUMO

A variação individual quanto ao uso de habitat e recursos em populações naturais tem sido reportada para uma grande diversidade de espécies. Essa variação se torna importante ao comparar indivíduos do mesmo sexo, classe de tamanho e classe etária, uma vez que pode influenciar a dinâmica e estabilidade populacionais. O lobo-marinho-sul-americano (*Arctocephalus australis*) é uma espécie cuja maior concentração de indivíduos encontra-se no Uruguai, podendo percorrer até 1000 km entre sítios de alimentação e colônias reprodutivas. A variação individual em *A. australis* foi avaliada considerando o sexo e o sítio de amostragem dos espécimes. Vibrissas de indivíduos adultos foram amostradas e tiveram suas razões isotópicas de carbono e nitrogênio analisadas longitudinalmente. Machos tiveram valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($-14,5 \pm 0,6\text{‰}$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($18,9 \pm 1,2\text{‰}$) significativamente maiores que as fêmeas ($\delta^{13}\text{C} = -15,2\text{‰} \pm 0,5$; $\delta^{15}\text{N} = 17,8 \pm 1,2\text{‰}$), indicando que eles utilizam recursos de diferentes níveis tróficos e/ou origens. Fêmeas do Uruguai e Sul do Brasil foram isotopicamente similares, demonstrando uma alta sobreposição de nicho isotópico. Machos do Uruguai e Brasil tiveram uma sobreposição de nicho isotópico moderada, e o mesmo ocorreu entre machos do Uruguai e Patagônia, indicando o uso diferenciado de presas ou áreas de alimentação. O grau de especialização individual, foi medido por meio do índice que relaciona a variação intraindividual no nicho ecológico à amplitude total de nicho (i.e. populacional), variando entre 0 (altamente especialista) e 1 (generalista). Os índices calculados mostraram que existe especialização significativa em machos, tanto no componente trófico/espacial ($\delta^{15}\text{N}$) (0,38), quanto espacial ($\delta^{13}\text{C}$) (0,39). As fêmeas, por outro lado, são mais generalistas quando comparadas aos machos (0,71 e 0,53, para $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente). Diferenças na oportunidade ecológica entre os sexos (e.g. fêmeas forrageadoras centrais vs. machos dispersivos) podem explicar esses resultados. O presente trabalho sugere que populações generalistas de *A. australis* resultam da mistura de indivíduos que possuem algum grau de especialização com indivíduos generalistas, e não apenas generalistas, como se pensava anteriormente.

Palavras-chave: *Arctocephalus australis*, especialização individual, isótopos estáveis, nicho isotópico, vibrissas, Oceano Atlântico Sudoeste.

ABSTRACT

Individual variation in habitat and resource use in natural populations has been reported for a large number of species. This variation becomes important when comparing individuals taking into account, sex, size or age classes, since it can influence population dynamics and stability. The South American fur seal (SAFS, *Arctocephalus australis*) is a species with the highest concentration of individuals in Uruguay, traveling up to 1000 km between feeding grounds and reproductive colonies. Whiskers of adult individuals were sampled and their carbon and nitrogen isotopic ratios were analysed longitudinally. Males had $\delta^{13}\text{C}$ (-14.5 ± 0.6 ‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (18.9 ± 1.2 ‰) values significantly higher than females ($\delta^{13}\text{C} = -15.2 \pm 0.5$ ‰, $\delta^{15}\text{N} = 17.8 \pm 1.2$ ‰), indicating that sexes use resources with different trophic position and/or origin. Females from Uruguay and southern Brazil were isotopically similar, displaying a large isotopic niche overlap. A moderate isotopic niche overlap was observed between males from Uruguay and Brazil and between Uruguay and Patagonia, indicating the use of different prey or feeding grounds. The Within Individual Component / Total Niche Width (WIC/TNW) index of individual specialization showed that there is significant specialization in males, both in the trophic/spatial ($\delta^{15}\text{N}$) (0.38) and spatial ($\delta^{13}\text{C}$) (0.39) component. Females, on the other hand, are more generalists compared to males (0.53 and 0.71, for $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, respectively). Differences in the ecological opportunity between sexes (e.g. central place forager females vs. dispersive males) can account for these variations. Our study points out that trophic generalist populations of SAFS are composed of specialist and generalist individuals, and not only generalist individuals, as previously thought.

Keywords: *Arctocephalus australis*, individual specialization, isotopic niche, whiskers, stable isotopes, southwestern Atlantic Ocean.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O nicho ecológico, idealizado por Hutchinson (1957) como um espaço n-dimensional constituído por todas as características ambientais que permitem a existência de uma determinada espécie indefinidamente, é até hoje um conceito chave para o estudo das populações. Essa visão ajuda a compreender melhor o uso dos recursos, composição e estrutura das comunidades biológicas (McGill et al. 2006), e como elas se relacionam com os demais compartimentos do ecossistema (Bearhop et al. 2004). A avaliação convencional do nicho ecológico geralmente é feita sob a suposição de que todos os indivíduos são equivalentes ecologicamente. Porém, existem evidências de que indivíduos de uma mesma população podem variar quanto ao uso de habitat e de recursos (Hipótese da Variação de Nicho - Van Valen 1965).

1.1 Variação Individual em Populações Naturais

Os animais desenvolvem diversas estratégias para obterem recursos do seu ambiente. Em diversas espécies, indivíduos selecionam presas diferentes do ambiente que compartilham (Araújo et al. 2011) e algumas teorias buscam entender por que muitas vezes eles selecionam apenas uma parte do recurso disponível. A Teoria do Forrageio Ótimo postula que os indivíduos desenvolvem preferências alimentares de forma que o ganho energético seja maximizado e o esforço investido minimizado (MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1974). Charnov (1976) propôs que a presença de uma espécie de presa e suas particularidades podem afetar a taxa de encontro e tempo investido na captura das demais.

Nesse contexto, um estudo com peixes demonstrou que a eficiência de forrageio diminuía quando os animais compartilhavam o ambiente com duas presas que exibiam comportamentos anti-predatórios distintos, comparado à quando precisavam lidar com apenas uma delas (Persson 1985). Os indivíduos podem então tornar-se especialistas, investindo maior tempo de procura pela presa, porém obtendo o máximo energético da mesma, ou generalistas, quando teoricamente o ganho energético é menor, mas o consumo de presas tende a ocorrer com maior frequência (Morse 1982). Dessa forma, é

esperado que a compensação energética de qualquer estratégia de forrageio afete os hábitos alimentares de predadores, de modo que seu desempenho (ou *fitness*) seja o melhor possível, garantindo sua permanência no ambiente. Em muitos casos, populações aparentemente generalistas, com um nicho amplo são, na verdade, compostas por indivíduos especialistas que diferem entre si (Bolnick et al. 2003).

A variação de nicho de uma população normalmente está associada a razões sexuais, etárias e/ou morfológicas (Schoener 1986). No entanto, quando comparamos indivíduos do mesmo sexo e classe etária, onde a variação morfológica ou sua relação com o uso de recursos é irrelevante, a variação de nicho é atribuída exclusivamente ao indivíduo (Bolnick et al. 2003). Diante disso, o conceito de especialização individual proposto por Bolnick et al. (2003) designa o grau no qual o uso de recursos pelos indivíduos é restrito em relação à totalidade utilizada pela população geral por razões não atribuíveis ao sexo, idade ou variação morfológica.

Mecanismos ecológicos que levam à especialização individual podem estar relacionados à competição, oportunidade ecológica (e.g. abundância e diversidade de recursos) e predação (Araújo et al. 2011). Por exemplo, a presença de competição interespecífica pode reduzir a quantidade de recursos em uma determinada área, muitas vezes enfraquecendo a especialização individual (Araújo et al. 2011). Onde há uma forte organização social, indivíduos mais velhos e experientes podem dominar alguns recursos e áreas, forçando os mais jovens e menos experientes a explorar recursos alternativos (Sol et al. 2005). A ausência ou baixa frequência de competidores pode levar os indivíduos a utilizarem uma maior diversidade de áreas e assim terem acesso a maior diversidade de presas, podendo então aumentar o grau de especialização (Svanbäck & Eklöv 2006). Logo, a variação individual em relação ao uso de habitat e recursos pode afetar profundamente a dinâmica das populações (e.g. alterações na estrutura das redes tróficas, estabilidade e abundância populacionais) (Araújo et al. 2011).

Alguns autores propõem que existe uma relação entre especialização individual e a posição trófica, onde predadores de topo de cadeia trófica possuiriam maior tendência em se especializar (Matthews et al. 2010). Este tipo de variabilidade intrapopulacional já foi documentada em diferentes táxons de vertebrados como répteis (Vander Zanden et al. 2013, Pajuelo et al. 2016), aves (revisado por Ceia & Ramos 2015) e elasmobrânquios

(Matich et al. 2011). Em mamíferos marinhos, embora diferenças intrapopulacionais tenham sido ocasionalmente reportadas (Cherel et al. 2007, Botta et al. 2012, Henning et al. 2018), estudos específicos nesse assunto ainda são incipientes. Newsome et al. (2009) foram os primeiros a aplicar métricas para quantificar especialização individual em mamíferos marinhos, mais precisamente em lontras-marinhas (*Enhydra lutris nereis*) na Califórnia. Desde então, estudos foram realizados principalmente com pinípedes (e.g. elefante-marinho-do-sul, *Mirounga leonina*, Hückstädt et al. 2012, leão-marinho-sul-americano, *Otaria flavescens*, Franco-Trecu et al. 2014a, lobo-marinho-antártico e subantártico, *Arctocephalus tropicalis* e *Arctocephalus gazella*, Kernaléguen et al. 2015a;2015b) e uma única espécie de cetáceo (golfinho-nariz-de-garrafa, *Tursiops truncatus*, Rossman et al. 2015).

A escassez de estudos reflete a dificuldade de se estudar especialização individual em grandes vertebrados de alta mobilidade, uma vez que a avaliação requer repetidas amostragens de um mesmo indivíduo. Dessa forma, existem alguns métodos empregados nesse tipo de estudo como observação direta dos animais na natureza (Novak & Tinker 2015), implementação de *data loggers* e câmeras subaquáticas (Baylis et al. 2015, Kernaléguen et al. 2015c) e traçadores químicos (Araújo et al. 2007, Newsome et al. 2012, Bond et al. 2016). As métricas mais amplamente utilizadas, baseiam-se no conceito proposto por Roughgarden (1974), de que a amplitude total de nicho (chamada de TNW ou *Total Niche Width*) é resultado da soma de dois componentes: a variação entre indivíduos (BIC ou *Between Individual Component*) e a variação intraindividual (WIC ou *Within Individual Component*). A razão WIC/TNW é utilizada para comparar o nicho dos indivíduos com o da população como um todo, variando de zero, quando eles são especialistas e utilizam apenas uma porção do recurso utilizado pela população em geral, até um, quando eles são típicos generalistas que utilizam todo esse recurso.

No escopo da quantificação matemática e caracterização da especialização individual, comumente são utilizados dados de conteúdo estomacal como quantidade e tamanho de presas (Zaccareli et al. 2013). Porém, recentemente marcadores intrínsecos vêm sendo utilizados, especialmente aqueles obtidos através da subamostragem de tecidos de deposição contínua ao longo do tempo e metabolicamente inertes após a sua síntese (Figura 1) (e.g. escudos de carapaças, vibrissas e dentes, Vander Zanden et al. 2013, Franco-Trecu et al. 2014a, Rossman et al. 2015).

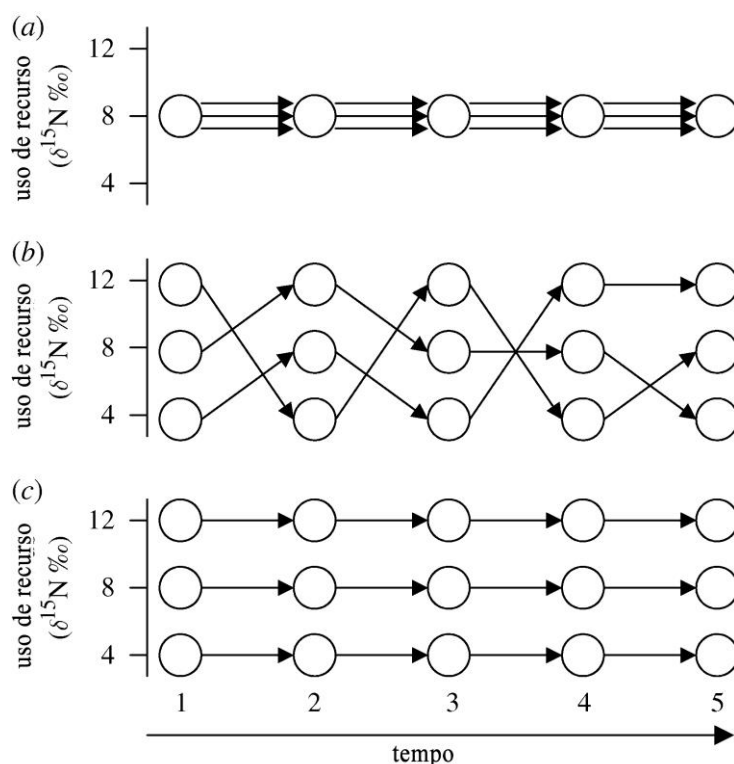


Figura 1. Modelo conceitual exemplificando o uso de recursos de três tipos de populações ao longo do tempo, através de isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$). Cada flecha representa um indivíduo e cada círculo um valor de $\delta^{15}\text{N}$, obtido de uma subamostra de tecido inerte. Legenda: (a) população especialista composta de indivíduos especialistas; (b) população generalista composta de indivíduos generalistas; (c) população generalista composta de indivíduos especialistas. Adaptado de: Vander Zanden et al. (2010).

1.2 Análise de Isótopos Estáveis (AIE)

Os traçadores químicos mais amplamente utilizados em estudos ecológicos são os isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Esses elementos possuem o mesmo número de elétrons e número de prótons, mas diferenciam-se através do número de nêutrons, e, portanto, através da massa atômica (Fry 2006). Os isótopos estáveis são representados através da razão do isótopo pesado em relação ao leve (ex. $^{14}\text{C}/^{13}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), comparado a um padrão internacional, e expressos pela notação delta (δ) em partes por mil (‰).

A análise de isótopos estáveis (AIE) baseia-se na premissa de que a composição isotópica dos predadores reflete aquela encontrada nas suas presas, porém com uma

pequena diferença entre eles ($\sim 1\%$) no caso dos isótopos de carbono (DeNiro & Epstein 1978), sendo um pouco mais expressiva no caso do nitrogênio (2 a 5%) (DeNiro & Epstein 1981, Minagawa & Wada 1984). Enquanto o $\delta^{15}\text{N}$ biomagnifica nas teias tróficas, devido à concentração do isótopo pesado e excreção do leve pelo predador em relação a sua presa, o $\delta^{13}\text{C}$ tem uma relação mais próxima com os produtores primários (Wolf & Martinez del Rio 2003). Existe, por exemplo, um gradiente isotópico entre o ambiente costeiro, mais enriquecido em ^{13}C , onde a produção primária se baseia em macrófitas e macroalgas, e o pelágico, com valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ devido à produção fitoplanctônica (Cherel & Hobson 2007). Os isótopos estáveis de carbono também podem variar de acordo com a profundidade da coluna d'água (pélagos vs. bentos), onde predadores bentônicos tendem a ser mais enriquecidos em ^{13}C (Hobson et al. 1994). Portanto, o $\delta^{13}\text{C}$ é comumente utilizado na investigação do uso de diferentes habitats pelos consumidores (Cherel & Hobson 2007), ao passo que o $\delta^{15}\text{N}$ permite avaliar o fluxo de energia e os níveis tróficos dos indivíduos (Post 2002).

Ao utilizar dados isotópicos, é importante considerar que os diferentes tecidos de um organismo variam quanto a sua taxa de crescimento e/ou reposição (e.g. plasma, de curta integração temporal, e osso, depositado ao longo da vida do animal, Dalerum & Angerbjörn 2005). Logo, o pesquisador deve escolher o tecido apropriado para amostrar conforme seu objetivo, a fim de obter a janela temporal mais apropriada para responder à pergunta da pesquisa.

1.3 Técnicas de Estimativa do Crescimento de Vibrissas em Pinípedes

Vibrissas são estruturas queratinosas e hidrodinâmicas importantes para o sistema sensorial de mamíferos em geral (Miersch et al. 2011). Assim como os dentes e ossos, esse tecido não se renova após a sua síntese (Rubenstein & Hobson 2004), proporcionando um registro isotópico longitudinal (Newsome et al. 2010). Diversos estudos utilizando a subamostragem de vibrissas já foram conduzidos com pinípedes e outros carnívoros, investigando questões ecologicamente importantes como especialização individual, variação sazonal da dieta e interações tróficas entre espécies simpátricas (Hall-Aspland et al. 2005, Kernaléguen et al. 2012, Franco-Trecu et al.

2014a). No entanto, poucos trabalhos focaram na investigação das taxas de crescimento desse tecido. Essa taxa, que pode variar entre espécies e famílias, se torna importante para atribuir uma janela temporal apropriada aos resultados.

A maior parte da informação disponível provém de experimentos realizados com focídeos (focas e elefantes-marinhos) de cativeiro, nos quais foi constatado um crescimento não linear e sem um padrão evidente, além da troca ou queda das vibrissas de alguns meses até um ano após a sua síntese, em média (e.g. foca-do-porto *Phoca vitulina*, Hirons et al. 2001, foca-cinzenta *Halichoerus grypus*, Greaves et al. 2004, elefantes-marinhos *Mirounga* spp., Beltran et al. 2015, Lübcker et al. 2016, foca-pintada *Phoca largha*, McHuron et al. 2016). Por outro lado, os poucos estudos conduzidos com otarídeos (lobos e leões marinhos) mostraram que o crescimento das suas vibrissas ocorre de forma contínua e linear, podendo crescer por um período de 3 até 10 anos em machos adultos (e.g. leão-marinho-de-Steller *Eumetopias jubatus*, Hirons et al. 2001, lobo-marinho-antártico e subantártico *Arctocephalus gazella* e *Arctocephalus tropicalis*, Kernaléguen et al. 2012, leão-marinho-californiano *Zalophus californianus*, Rea et al. 2015, leão-marinho-sul-americano *Otaria flavescens*, Cardona et al. 2017).

Diversos são os métodos que podem ser empregados nesse tipo de estudo, no entanto os mais comuns se sustentam em inferências indiretas feitas a respeito de oscilações naturais nas razões isotópicas ao longo da vibrissa, relacionadas à movimentação sazonal entre ambientes isotopicamente distintos (Kernaléguen et al. 2012;2015a, Rea et al. 2015). Outras técnicas envolvem medidas diretas em múltiplas capturas (Rea et al. 2015), fotogrametria (Beltran et al. 2015, McHuron et al. 2016) ou traçadores químicos induzidos de forma artificial nos indivíduos (e.g. glicina enriquecida em ^{13}C e ^{15}N , Hirons et al. 2001, Tyrrell et al. 2013). A maioria desses métodos requer a captura dos animais pelo menos uma vez, o que torna esses estudos logisticamente complexos.

Após conhecer verdadeiramente a escala temporal da informação proveniente do tecido analisado, é possível fazer inferências ecológicas precisas sobre o uso do habitat e hábitos alimentares das espécies.

1.4 Nicho Isotópico

A utilização da AIE para investigar questões como a especialização individual de um consumidor baseia-se na premissa de que os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e de $\delta^{15}\text{N}$ dos tecidos podem ser interpretados como uma aproximação dos componentes espacial e trófico, respectivamente, do nicho ecológico (i.e., nicho isotópico, Bearhop et al. 2004). O nicho isotópico é representado por uma área no δ -espaço, onde os δ -valores (i.e., valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) funcionam como coordenadas (Newsome et al. 2007). Diferenças na incorporação dos isótopos de carbono e nitrogênio nos tecidos conforme ocorre a sua síntese, fornecem informações importantes a respeito da variação de nicho isotópico, tanto a nível populacional quanto individual (Newsome et al. 2007).

Segundo Newsome et al. (2012), somente convertendo dados isotópicos para estimativas numéricas de uso de habitat e de recursos (e.g. modelos de mistura isotópica, mixSIAR, Parnell et al. 2013, elipses bayesianas, SIBER, Jackson et al. 2011), pode-se verdadeiramente avaliar componentes do nicho ecológico através de isótopos estáveis. Baseado nessa premissa, o nicho isotópico já foi utilizado para avaliar a variação sazonal e sexual nos hábitos alimentares de predadores de topo (e.g. Castro et al. 2015, Secchi et al. 2017), mudanças ontogenéticas no uso de habitat e recursos (Vales et al. 2015, Albernaz et al. 2017), interações tróficas entre espécies simpátricas (Ryan et al. 2013, Franco-Trecu et al. 2014a) e principalmente para caracterizar a existência e o grau de especialização individual na natureza (Bolnick et al. 2002, Newsome et al. 2012).

1.5 Paisagens Isotópicas do Atlântico Sul Ocidental

Fatores geográficos também podem ser importantes na variação isotópica ambiental. No oceano Atlântico Sul Ocidental, existe uma tendência latitudinal oposta de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, onde ambientes polares e temperados são enriquecidos em ^{15}N e empobrecidos em ^{13}C em comparação a ambientes tropicais e subtropicais (Kelly & Finch 1998, Graham et al. 2010). De maneira geral, fatores como fontes de nutrientes, composição de produtores primários e características oceanográficas regionais (e.g. ressurgências) determinam paisagens isotópicas ou *isoscares* (Graham et al. 2010) que

permitem investigar questões a respeito do uso da área e/ou padrões de movimentação de predadores em larga escala (Graham et al. 2010, McMahon et al. 2013).

Uma diferença isotópica significativa foi recentemente detectada entre os ecossistemas do Sul do Brasil e Uruguai/norte da Argentina, uma vez que algumas espécies de vertebrados marinhos amostradas no Sul do Brasil possuem valores de $\delta^{15}\text{N}$ deplecionados em ^{15}N e valores de $\delta^{13}\text{C}$ enriquecidos em ^{13}C em relação às outras duas regiões (toninha *Pontoporia blainvillei*, Botta 2011, leão-marinho-sul-americano *Otaria flavescens*, Drago et al. 2015, tartaruga-verde *Chelonia mydas*, Vélez-Rúbio et al. 2016). Alguns autores atribuem os altos valores de ^{15}N na porção mais ao sul ao input de matéria orgânica carregado pelo esgoto de grandes centros urbanos como Montevideu e Buenos Aires, via Rio da Prata (Acha et al. 2003, Botto et al. 2011). No caso do $\delta^{13}\text{C}$, as diferenças estão provavelmente relacionadas à dominância do fitoplâncton e plantas halófitas na base da teia trófica da região influenciada pela pluma do Rio da Prata (Botto et al. 2011), enquanto no sul do Brasil, macroalgas e fanerógamas marinhas enriquecem o ambiente (Vales et al. 2014).

1.6 O Lobo-marinho-sul-americano (*Arctocephalus australis*)

O lobo-marinho-sul-americano (*Arctocephalus australis*) (Ordem Carnivora, Família Otariidae) (Figura 2) ocorre ao longo da costa oeste do Oceano Atlântico Sul (sul do Brasil, Uruguai, Argentina e Ilhas Falklands-Malvinas) e leste do Pacífico Sul (Chile e Peru) (Vaz-Ferreira 1982, King 1983). Apesar de ampla, sua distribuição apresenta uma lacuna de quase 1000 km ao longo da costa do Chile onde não há registros da espécie, a qual reaparece somente ao norte do país e na costa peruana (Majluf 1987). Atualmente são reconhecidas duas unidades evolutivas significativas (ESUs) distintas com base em caracteres morfológicos e genéticos, os quais separam a população do Peru da população do sul do Chile e Atlântica (Oliveira et al. 2008a).



Figura 2. Macho adulto de lobo-marinho-sul-americano (*Arctocephalus australis*) na costa do Rio Grande do Sul, Brasil. Autoria: EcoMega-FURG

Assim como a maioria dos otarídeos, *A. australis* tem um tipo de reprodução poligínica e apresenta dimorfismo sexual de tamanho, sendo os machos 20% maiores que as fêmeas (Batallés et al. 1990). Os machos alcançam a maturidade sexual por volta dos 5 e 6 anos, enquanto as fêmeas maturam por volta dos 2 a 4 anos de idade (Bastida et al. 2007). No Oceano Atlântico Sul Ocidental, colônias reprodutivas e de descanso são encontradas ao longo da costa argentina e uruguaia. Acredita-se que a migração de machos entre diferentes colônias reprodutivas seja responsável pelo fluxo gênico constante dentro da população Atlântica (Abreu 2011, Túnez et al. 2013).

A maior concentração de indivíduos encontra-se no Uruguai (~400.000), onde um aumento populacional tem sido constatado nos últimos anos (Vaz-Ferreira 1982, Páez 2006, Túnez et al. 2008). A principal colônia reprodutiva da espécie fica localizada em uma ilha rochosa na costa de Punta del Este: a Isla de Lobos (35°02'S, 54°54'W). Outras

colônias localizam-se em ilhas de Cabo Polonio (34°23'S, 53°46'W) e La Coronilla (33°53'S, 53°31'W) (Vaz-Ferreira 1982, Lima & Páez 1997, Páez 2006). Já na Argentina, a maior concentração está na Isla Rasa (45°06'S, 65°24'W), na província de Chubut, ocupada por cerca de 12.000 indivíduos durante o verão (Crespo et al. 2007). Atividade reprodutiva considerável também foi registrada na Isla de los Estados (54°45'S, 63°53'W) e no Canal de Beagle (55°S), na região da Terra do Fogo (Schiavini 1987). Existe um hiato de 4.800 km entre as colônias uruguaias e argentinas, existindo entre elas colônias de descanso e apenas um local onde poucos nascimentos foram registrados (Isla Escondida – 43°43'S, 65°17'W) (Crespo et al. 1999). Por último, a espécie também é encontrada nas Ilhas Malvinas-Falklands, onde censos nas décadas de 1980 e 1990 indicavam a presença de 14.000-20.000 indivíduos (Strange 1983, 1992). O atual tamanho dessa população é desconhecido.

O ciclo de vida de *A. australis* é sazonal, com uma fase curta de reprodução (final da primavera e início do verão), e uma fase de alimentação intercalada com visitas regulares à costa para descanso, no caso dos machos, e amamentação intercalada com viagens de forrageio, no caso das fêmeas, durante o outono e inverno (Crespo et al. 2007). Fêmeas e machos, no entanto, possuem histórias de vida distintas. Inteiramente responsáveis pelo cuidado parental, as fêmeas intercalam viagens de forrageio com a amamentação do filhote na colônia (Franco-Trecu et al. 2010), sendo consideradas, portanto, forrageadoras centrais (Stephen & Krebs 1986). A amamentação dura em torno de 10 a 12 meses, embora a maioria dos filhotes desmame por volta dos 8-9 meses de idade, e a fêmea pode ser fecundada novamente alguns dias após o parto (Ponce-de-Léon 1984). Os machos mantêm territórios ao invés de haréns, os quais podem ser defendidos por até 13 dias, em média (Franco-Trecu et al. 2014a,b).

Após a reprodução e sem a imposição do cuidado parental, os machos dispersam das colônias podendo alcançar regiões muito distantes das mesmas, enquanto as fêmeas tendem a permanecer próximas da região onde nasceram (Vaz-Ferreira 1982). Essa fase de dispersão é a menos conhecida do ciclo de vida da espécie. Estudos de marcação-recaptura com filhotes nascidos na Isla de Lobos, no Uruguai, registraram indivíduos dessa colônia em Santa Catarina e no Rio de Janeiro, no Brasil, assim como em Bahia Blanca, Pehuén-Có, Isla Escondida e Golfo San Matias, na Argentina, mostrando que os indivíduos variam quanto ao padrão de deslocamento após a reprodução (Crespo et al.

2015). No Brasil, existe uma alta frequência de encalhes na costa do Rio Grande do Sul (RS) durante o inverno e outono, principalmente de machos juvenis e recém desmamados (< 100 cm) (Prado et al. 2016). Indivíduos de diversas classes etárias são frequentemente avistados descansando na Refúgio da Vida Silvestre da Ilha dos Lobos (29°20'S, 49°42'W), no litoral norte do RS, durante o mesmo período (Sanfelice et al. 1999). Fêmeas adultas são raras na região se comparadas aos machos, embora alguns registros tenham sido feitos ao longo dos anos (Müelbert & Oliveira 2008, EcoMega-FURG dados não publicados). Dados morfológicos e moleculares comprovaram que os exemplares encontrados na costa brasileira são oriundos das colônias uruguaias (Oliveira 2004, Oliveira et al. 2008a).

Em relação à alimentação, estudos com conteúdo estomacal, fecal e isótopos estáveis reportam uma dieta generalista, porém com alto predomínio de algumas espécies de presas, principalmente peixes pelágicos e lulas, seguidos por alguns crustáceos (Vaz-Ferreira 1982, Pinedo & Barros 1983, Naya et al. 2002, Oliveira et al. 2008b, Franco-Trecu et al. 2012, Vales et al. 2014). Mudanças na disponibilidade de presas é a razão mais provável para as variações interanuais na dieta da espécie (Naya 2002). O forrageio de *A. australis* ocorre na região pelágica, existindo diversos registros da espécie na plataforma externa e talude continentais (Bastida & Lichtschein 1984, Ximénez 1986, Bastida & Rodríguez 1994).

O dimorfismo sexual nesse táxon, assim como na maioria dos pinípedes tem implicações fisiológicas e ecológicas (Nagy 1987). Por exemplo, com uma maior massa corpórea, machos têm maiores reservas de oxigênio (Hückstadt et al. 2016) e realizam mergulhos mais longos e profundos, tendo acesso a uma maior diversidade de presas (Boyd 1997). Os hábitos alimentares da espécie variam também conforme a classe etária. Vales et al. (2015) detectaram mudanças ontogenéticas em machos amostrados na costa da Patagônia Argentina. Os autores encontraram uma maior contribuição de presas pelágicas (deplecionadas em ^{15}N) para indivíduos juvenis que outras categorias subsequentes (subadulto e adulto). Um padrão isotópico parecido foi encontrado para machos e fêmeas encalhados no sul do RS (Albernaz et al. 2017), porém a contribuição das presas para a dieta não foi avaliada. Quanto à variação sexual na dieta, resultados contrastantes foram recentemente publicados. Ao passo que Franco-Trecu et al. (2014a) reportaram uma alta sobreposição de nicho isotópico com base na análise de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$

das vibrissas de quatro machos e cinco fêmeas do Uruguai, Albernaz et al. (2017) encontraram um padrão totalmente oposto ao analisar a dentina de indivíduos coletados na costa do RS. Por outro lado, ambos os estudos encontraram valores de $\delta^{13}\text{C}$ significativamente maiores em machos, indicando o uso de diferentes áreas de alimentação.

1.7 Hipóteses

Com base nos resultados contrastantes reportados por Franco-Trecu et al. (2014a) e Albernaz et al. (2017) quanto à variação em nível populacional e sexual no uso de habitat e recursos em *A. australis*, a principal hipótese desse trabalho é que essas diferenças intrapopulacionais estejam relacionadas à variação individual em machos. Neste caso, parte deles utilizaria áreas isotopicamente distintas das fêmeas para forragear (i.e. Brasil ou Patagônia), enquanto outros compartilhariam o habitat com as fêmeas (Uruguai). Uma vez que as fêmeas intercalam viagens curtas de forrageio com a amamentação do filhote na colônia (forrageamento central, Stephen & Krebs 1986), seria energeticamente menos custoso para elas forragear em áreas próximas. Por essa razão, acredita-se que as fêmeas que encalham no sul do Brasil e Uruguai sejam isotopicamente similares, e que a presença delas na costa brasileira seja consequência de forrageios ocasionais na região, não sendo refletidos nos valores isotópicos de longo prazo como aqueles presentes ao longo das vibrissas. Quanto aos machos amostrados no sul do Brasil, Uruguai e Patagônia, espera-se que os primeiros apresentem maiores valores de $\delta^{13}\text{C}$ e menores valores de $\delta^{15}\text{N}$, baseado no gradiente isotópico descrito para a região sul do Atlântico Sul Ocidental.

1.8 Objetivos

Objetivo Geral:

- Verificar a variação individual nos componentes trófico, espacial e temporal do nicho isotópico de *Arctocephalus australis*, no Atlântico Sul Ocidental.

Objetivos Específicos:

- Estimar a taxa de crescimento da vibrissa de fêmeas adultas;
- Avaliar a influência do sexo e sítio de amostragem nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos indivíduos;
- Avaliar a sobreposição de nicho isotópico entre machos e fêmeas amostrados em diferentes regiões ao longo da costa leste da América do Sul;
- Verificar a existência e o grau de especialização individual em machos e fêmeas oriundos das colônias reprodutivas uruguaias.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

A área de estudo é marcada por uma forte influência sazonal de massas d'água de diferentes naturezas (e.g. doce vs. salgada, subtropical vs. subantártica). No Atlântico Sul Ocidental Subtropical, o fluxo superficial de massas d'água é controlado ao longo do ano principalmente pela Corrente do Brasil, transportando águas tropicais, quentes e oligotróficas em sentido sul (Piola & Matano 2001, de Mahiques et al. 2004). Em maiores latitudes ($\sim 35^\circ\text{S}$), a Corrente das Malvinas ganha importância transportando as águas frias e produtivas da região subantártica em sentido norte (Piola & Matano 2001). O encontro dinâmico entre essas duas correntes oceanográficas forma uma intensa frente termohalina, chamada de Confluência Brasil-Malvinas (Gordon 1989).

Além disso, a descarga de água continental na plataforma, carregada pela pluma do Rio da Prata, tem uma grande importância no input de nutrientes para a região marinha adjacente (Braga et al. 2008), atingindo seu pico de influência durante o outono e inverno (Odebrecht & Castello 2001). De acordo com a variação sazonal do regime de ventos, a pluma do Rio da Prata pode influenciar uma porção ao longo de aproximadamente 1300 km, ao longo das costas da Argentina, Uruguai e Brasil (Piola et al. 2005). Em menor escala, a descarga do estuário da Lagoa dos Patos também fertiliza a plataforma

continental adjacente da região sul do Brasil, principalmente nos meses de inverno e primavera (Möller et al. 1991, 2008).

Essas e outras características oceanográficas proporcionam intensa atividade biológica nessa região, a qual se torna importante para várias espécies, principalmente estoques pesqueiros de interesse econômico e grandes vertebrados marinhos (Odebrecht & Castello 2001, Haimovici et al. 1998, Di Tullio et al. 2016).

2.2 Coleta de Amostras

Vibrissas de lobos-marinhos-sul-americanos foram coletadas a partir de indivíduos mortos encalhados em praias e capturados vivos, de 2005 a 2016, por diferentes instituições (ver *Online Resource 1* – Apêndice 1 para mais informações). A amostragem ocorreu em três áreas diferentes ao longo do Oceano Atlântico Sul Ocidental: sul do Rio Grande do Sul (31°21'S a 33°04'S, Brasil) (n = 19), Isla de Lobos (34-35°S, Uruguay) (n = 29), norte e centro da Patagônia (41-46°S, Argentina) (n = 5). Amostras provenientes da Isla de Lobos (35°03'S, 54°52'W), a maior colônia reprodutiva da espécie no Atlântico, foram coletadas a partir de animais vivos. Os animais foram capturados com uma rede e sedados com 2 ml de Midazolam 0,5% (Vetcross). A maior vibrissa de cada indivíduo foi arrancada desde a raiz e acondicionada a seco até o processamento para análise de isótopos estáveis. Quando a idade não estava disponível, foram assumidos como adultos machos maiores que 150 cm e fêmeas maiores que 120 cm (Batallés et al. 1990, Lima & Páez 1995). Todos os procedimentos referentes à manipulação animal foram previamente submetidos e aprovados pelo Comitê de Ética em Experimentação Animal da Universidad de la República, Uruguai, e validados conforme as leis nacionais em cuidado animal. Dados isotópicos de *A. australis* da Argentina (Vales et al. 2015) e de nove indivíduos do Uruguai (Franco-Trecu et al. 2014) foram incluídos no presente trabalho e reanalisados sob uma nova abordagem.

2.3 Estimativa da Taxa de Crescimento das Vibrissas

A amostragem longitudinal de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio em vibrissas permite avaliar a consistência temporal da variação individual, sexual e/ou geográfica na ecologia trófica de *A. australis*. No entanto, para isso é necessário conhecer a taxa de crescimento deste tecido, a fim de atribuir uma escala temporal apropriada aos dados isotópicos ao longo da vibrissa, informação que não estava disponível para a espécie na literatura. Portanto, um experimento de campo foi conduzido para avaliar essa taxa de crescimento.

Sete fêmeas adultas foram capturadas na Isla de Lobos no Uruguai em dezembro de 2010 e administradas com um antibiótico a base de glicina enriquecida em ^{15}N para marcar as vibrissas. Foi administrado por via intravenosa uma solução salina fisiológica estéril de 100 mg/mL, numa dosagem de 5 mg de glicina/kg de massa corporal, a fim de se incorporar metabolicamente essa glicina na queratina durante o crescimento das vibrissas. Duas dessas fêmeas foram recapturadas pouco mais de um ano depois, em janeiro de 2012, e a maior vibrissa de cada foi arrancada para analisar a sua composição isotópica de forma longitudinal e localizar o marcador. Para os machos, foi utilizada a taxa de crescimento reportada por Vales et al. (2015), para um dos espécimes utilizados neste estudo, que é $0,13 \text{ mm.d}^{-1}$. Essa taxa foi calculada através das oscilações periódicas isotópicas apresentadas por este indivíduo (ver Vales et al. 2015 para detalhes).

2.4 Processamento das Amostras para Análise de Isótopos Estáveis

Cada vibrissa foi limpa com água destilada e seccionada a cada 3 mm a partir da raiz, com o auxílio de um alicate, seguindo o protocolo aplicado a outras espécies de otarídeos (Hirons et al. 2001, Cherel et al. 2009) (Figura 3). O número das subamostras variou de acordo com o tamanho da vibrissa. Para minimizar o efeito de uma forte autocorrelação na comparação dos perfis isotópicos, foram processados fragmentos alternados de cada vibrissa (Franco-Trecu et al. 2014). Após o seccionamento, cada subamostra foi imersa em uma solução de hexano-acetona 1:1 até a evaporação do soluto para extração de lipídios aderidos externamente (Zeppelin & Orr 2010). Para alcançar o

peso necessário (~1,0 mg), cada fragmento de 3 mm de vibrissa foi cortado em pedaços menores. Quando a amostra não alcançou esse peso, ela foi combinada com a amostra subsequente. Todo o conteúdo foi armazenado em cápsulas de estanho até a análise isotópica.

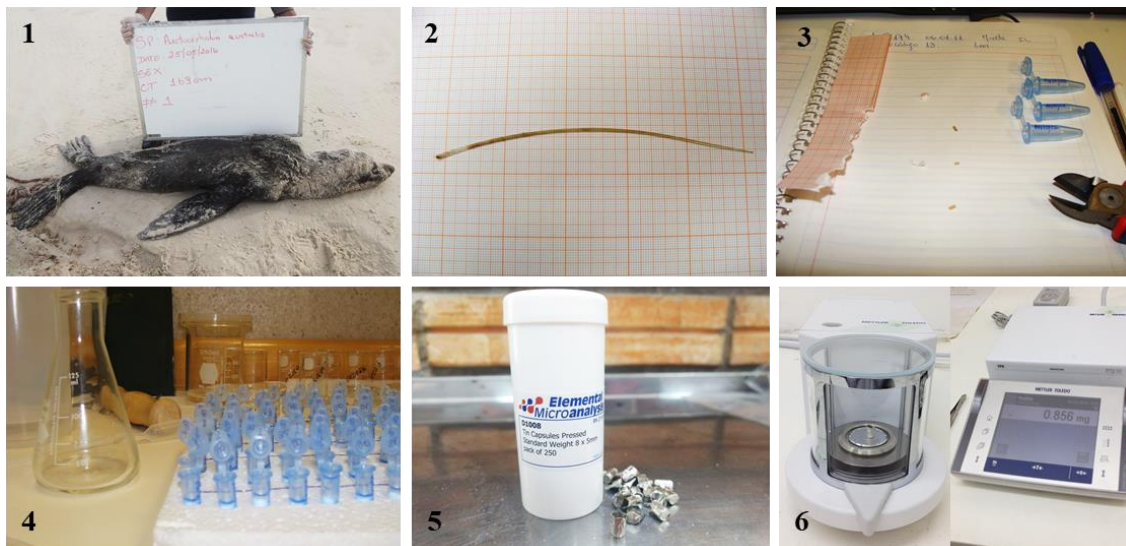


Figura 3. Sequência de procedimentos de preparação das amostras de vibrissas para a análise de isótopos estáveis. 1) Coleta do tecido dos espécimes encalhados; 2) Medição da vibrissa; 3) Seccionamento da vibrissa a cada 3 mm com auxílio de papel milimetrado; 4) Extração de lipídio das amostras; 5) Cápsulas de estanho; 6) Pesagem das amostras.

2.5 Análise de Isótopos Estáveis

As análises de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio foram realizadas através de um analisador elementar (Costech 4010) acoplado a um espectrômetro de massa de razão isotópica (Thermo Scientific Delta V) no Centro de Isótopos Estáveis da Universidade do Novo México (UNM-CSI), Estados Unidos. As razões isotópicas (R) foram determinadas como a abundância do isótopo pesado em relação ao leve (e.g. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) e expressas em delta (δ) partes por mil (‰) dos padrões internacionais VPDB para carbono e ar atmosférico para nitrogênio, segundo a equação:

$$\delta = \left[\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right) - 1 \right] * 1000$$

2.6 Análise de dados

A incorporação da glicina enriquecida em ^{15}N pelo metabolismo, posteriormente utilizada na síntese dos tecidos dos indivíduos, causa um aumento significativo e temporário de $\delta^{15}\text{N}$ na composição isotópica das suas vibrissas. Esse pico de $\delta^{15}\text{N}$, que foi descartado para as demais análises, foi utilizado como um proxy da data de injeção do antibiótico, a partir do qual foi possível calcular a taxa de crescimento do tecido entre essa data e a data de amostragem. Para calcular a taxa de crescimento diário das vibrissas, nós assumimos um padrão de crescimento linear, como descrito para outras espécies de otarídeos (Hirons et al. 2001, Cherel et al. 2009) e utilizamos a seguinte equação:

$$\text{Taxa de crescimento (mm.d}^{-1}\text{)} = \frac{\text{distância da base até o pico (mm)}}{\text{dias desde a injeção}}$$

Modelos Lineares Mistos (MLMs) (Pinheiro & Bates 2000) com distribuição gaussiana e função de ligação identidade foram empregados para avaliar a influência do sexo e área de amostragem nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das vibrissas dos indivíduos. Para lidar com as repetidas amostragens de uma mesma vibrissa ou indivíduo, o indivíduo foi tratado como termo aleatório, enquanto o sexo, área de amostragem e suas interações foram tratados como termos fixos. Uma vez que não pudemos obter amostras de fêmeas da Patagônia, a influência do fator fixo de interação área*sexo foi avaliado apenas com dados do Uruguai e Brasil. Partindo de um modelo global, incluindo todos os fatores e suas interações, modelos subsequentes foram gerados através da remoção de termos não-significativos. Os modelos foram comparados com o auxílio de um teste da razão de verossimilhança (Crawley 2007), e considerados melhor ajustados aqueles que tiveram os menores valores de AIC (Critério de Informação de Akaike). O ajuste de cada modelo foi estimado a partir de coeficientes marginais (R^2 LMM(m)) e condicionais (R^2 LMM(c)) de determinação, segundo Nakagawa & Schielzeth (2013). O primeiro mostra a proporção da variância explicada apenas pelos efeitos fixos, enquanto o segundo expressa a proporção da variância explicada incluindo os efeitos aleatórios. Os modelos finais foram validados utilizando plots diagnósticos. Os MLMs foram construídos através dos pacotes nlme (Pinheiro et al. 2017) e MuMIn (Barton 2017).

Stable Isotope Bayesian Ellipses in R (pacote SIBER) (Jackson et al. 2011) foi utilizado para estimar a largura de nicho isotópico de *A. australis*. Ao contrário da

abordagem clássica do polígono convexo (*convex hull*), a qual é sensível a valores discrepantes, o SIBER foca em indivíduos “típicos” da população, calculando uma largura de nicho isotópico média. O SIBER também incorpora incertezas e vieses quanto ao tamanho amostral à estimativa bayesiana das métricas, semelhante ao desvio padrão de dados bivariados (Jackson et al. 2011, Syväranta et al. 2013). Foi adotada a área da elipse padrão ajustada a pequenos tamanhos amostrais (*Standard Elipse Area*, SEA_c) como medida do nicho isotópico contendo aproximadamente 40% dos dados, cuja variação foi estimada através de 10^4 simulações *a posteriori*. Além disso, as métricas de nicho isotópico foram calculadas com base em todos os dados provenientes da subamostragem das vibrissas. As elipses também foram geradas para construção de nichos individuais. A sobreposição de nicho isotópico entre os grupos de amostragem foi calculada como a área compartilhada de SEA_c em percentual. O SEA_c foi também utilizado como um *proxy* da variabilidade do uso de recursos (e.g. Araújo et al. 2014).

O grau de especialização individual foi medido separadamente para machos e fêmeas, e para $\delta^{13}C$ e $\delta^{15}N$, através do índice WIC/TNW para dados contínuos. O WIC/TNW compara o nicho do indivíduo com o da sua população como um todo, variando de 0, quando a população é composta por especialistas que utilizam apenas uma parte do utilizado pela população geral, a 1, quando os indivíduos são generalistas e utilizam todo esse recurso. Para que cada indivíduo contribuísse igualmente para a análise, foram utilizados dados referentes aos três anos mais recentes de cada vibrissa para as fêmeas, e de 1,5 anos para machos. Para isso, foram aplicadas as taxas de crescimento descritas acima. Foi assumido que todos os indivíduos amostrados no sul do Brasil pertencem a população Uruguaia, baseado em dados moleculares e morfológicos já publicados (Oliveira 2004, Oliveira 2008b). Indivíduos da Patagônia não foram incluídos nas análises de especialização individual pela ausência de informação quanto a suas colônias de origem.

3. SÍNTESE DOS RESULTADOS

- Apenas uma das fêmeas marcadas com o antibiótico a base de glicina exibiu um pico significativo de $\delta^{15}\text{N}$ ao longo da sua vibrissa. A partir desse pico e das datas de injeção do antibiótico e coleta da vibrissa, calculou-se a taxa de crescimento diário do tecido ($0,08 \text{ mm.d}^{-1}$), o qual foi similar ao de outras espécies do gênero *Arctocephalus*;
- Fêmeas apresentaram valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ ($-15,2 \pm 0,5\text{‰}$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($17,8 \pm 1,2\text{‰}$) significativamente menores que os machos ($\delta^{13}\text{C} = -14,5 \pm 0,6\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 18,9 \pm 1,2\text{‰}$). Esses resultados indicam que eles exploram recursos e/ou áreas diferentes;
- Apenas o sexo foi um fator importante para os Modelos Lineares Mistos (Tabela 2 e 3, Apêndice 1);
- Fêmeas amostradas no sul do Brasil e Uruguai apresentaram os maiores valores de sobreposição de nicho isotópico (Tabela 4, Apêndice 1). A partir disso, foi possível confirmar a hipótese de que elas seriam isotopicamente similares, e que os indivíduos amostrados na costa brasileira representam movimentos ocasionais de curto prazo dos indivíduos do Uruguai, não detectados isotopicamente;
- Machos variaram quanto à sobreposição de nicho, que foi moderada entre os grupos amostrados no Uruguai e no Sul do Brasil, e entre o Sul do Brasil e a Patagônia. Enquanto a sobreposição Uruguai/Brasil pode ser explicada pelo fato de compartilharem colônias de reprodução, a sobreposição Brasil/Patagônia provavelmente se deu pelo consumo de presas isotopicamente similares em áreas diferentes;
- Apenas machos amostrados no Uruguai apresentaram sobreposição de nicho isotópico significativa com as fêmeas, o que pode indicar que parte deles utilize aquela área o ano todo;
- Os resultados indicam de forma clara a existência de diferentes estratégias de forrageio entre os machos, sobretudo na população Uruguiaia;
- Machos mostraram sinais significativos de especialização individual tanto no componente trófico/espacial quanto espacial do seu nicho, exibindo baixos valores de WIC/TNW ($0,39$ para $\delta^{13}\text{C}$ e $0,38$ para $\delta^{15}\text{N}$);

- Fêmeas, por outro lado, tiveram valores de WIC/TNW mais altos em comparação com os machos, 0,71 para $\delta^{13}\text{C}$ e 0,53 para $\delta^{15}\text{N}$, sendo, portanto, mais generalistas em relação à população. Esses resultados condizem com a restrição espacial imposta pelo cuidado parental às fêmeas, enquanto machos podem se dispersar, aumentando sua oportunidade ecológica.

4. CONCLUSÕES PRINCIPAIS

Já é amplamente reconhecido que indivíduos de uma mesma população não são ecologicamente idênticos, e que o uso de diferentes estratégias alimentares por predadores de topo é mais comum do que se acreditava anteriormente. Os resultados aqui apresentados sugerem que o amplo nicho populacional de *Arctocephalus australis* está relacionado a uma variação individual observada principalmente nos machos, e não a um hábito generalista da espécie propriamente dito. Dado que essa variação pode influenciar a estabilidade e dinâmica populacionais da espécie, ela deve ser levada em consideração em políticas de manejo que envolvam *A. australis* e seus potenciais recursos alimentares. É também importante ressaltar a importância não só de uma política internacional de manejo, mas principalmente da colaboração científica entre os países onde a espécie está presente, de modo que se entenda melhor a conectividade ecológica entre essas diferentes regiões e sua importância para o ciclo de vida da espécie. Como recomendações futuras, ressaltamos a escassez e a importância de estudos detalhados em relação a dieta de *A. australis* em potenciais áreas de forrageio (e.g. sul do Brasil e Patagônia argentina) e quanto à variação sexual na ecologia trófica da espécie, envolvendo tanto métodos tradicionais (conteúdo estomacal) quanto novos (traçadores químicos). Estudos de marcação-recaptura e, principalmente, com instrumentação satelital de fêmeas e machos adultos também seriam úteis para complementar os resultados encontrados no presente trabalho.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu AR (2011) Diversidade genética e estrutura populacional do lobo-marinho sul-americano (*Arctocephalus australis*, Mammalia, Carnivora, Otariidae) ao longo da costa Atlântica da América do Sul. Dissertação de Mestrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS
- Acha EM, Mianzan HW, Iribarne O, Gagliardini DA, Lasta C, Daleo P (2003) The role of the Rio de la Plata bottom salinity front in accumulating debris. *Mar Pollut Bull* 46:197-202
- Albernaz TL, Secchi ER, Oliveira LR, Botta S (2017) Ontogenetic and gender-related variation in the isotopic niche within and between three species of fur seals (genus *Arctocephalus*) *Hydrobiologia* 787:123-139
- Araújo MS, Bolnick DI, Machado G, Giaretta AA, Dos Reis SF (2007) Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia* 152:643-654
- Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialization. *Ecol Lett* 14:948-958
- Araújo MS, Langerhans RB, Giery ST, Layman CA (2014) Ecosystem fragmentation drives increased diet variation in an endemic livebearing fish of the Bahamas. *Ecol Evol* 4:3298-3308
- Barton K (2017) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bastida RO, Lichtschein V (1984) Avistajes de cetáceos realizados por buques balleneros en aguas argentinas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13:211-224
- Bastida R, Rodríguez D (1994) Hallazgo de un apostadero estacional de lobos marinos de dos pelos (*Arctocephalus australis*), en bajos fondos frente a la costa de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina). In: *Anales de la Cuarta Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur*. Valdivia, Chile, p 1-22

- Bastida RO, Rodríguez D, Secchi E, da Silva V (2007) Mamíferos acuáticos de Sudamérica y Antártida. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- Batallés LM, Pin O, Lima M (1990) Estudio del crecimiento del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) en Isla de Lobos, Uruguay. Frente Mar 7:69-73
- Baylis AMM, Orben RA, Arnould JPY, Peters K, Knox T, Costa DP, Staniland IJ (2015) Diving deeper into individual foraging specializations of a large marine predator, the southern sea lion. *Oecologia* 179:1053-1065
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, MacLeod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007-1012
- Beltran RS, Sadou MC, Condit R, Peterson SH, Reichmuth C, Costa DP (2015) Fine-scale whisker growth measurements can reveal temporal foraging patterns from stable isotope signatures. *Mar Ecol Prog Ser* 523:243-253
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanbäck R (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83:2936-2941
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1-28
- Bond AL, Jardine TD, Hobson KA (2016) Multi-tissue stable-isotope analyses can identify dietary specialization. *Methods Ecol Evol* 7:1428-1437
- Botta S (2011) Uso do habitat e identificação de unidades populacionais de pequenos cetáceos do Atlântico Sul-Occidental através de isótopos estáveis e elementos traço. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS
- Botta S, Hohn AA, Macko SA, Secchi ER (2012) Isotopic variation in delphinids from the subtropical western South Atlantic. *J Mar Biol Assoc UK* 92:1689-1698
- Botta S, Secchi ER, Rogers TL, Prado JH, de Lima RC, Carlini P, Negrete J (*in press*) Isotopic niche overlap and partition among three Antarctic seals from the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Res Part 2 Top Stud Oceanogr*

- Botto F, Gaitán E, Mianzan H, Acha M, Giberto D, Schiariti A, Iribarne O (2011) Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: an evaluation using stable isotopes. *Estuar Coast Shelf Sci* 92:70-77
- Boyd IL (1997) The behavioural and physiological ecology of diving. *Trends Ecol Evol* 12:213-217
- Braga ES, Chiozzini VC, Berbel GB, Maluf JC, Aguiar VM, Charo M, Eichler BB (2008) Nutrient distributions over the Southwestern South Atlantic continental shelf from Mar del Plata (Argentina) to Itajaí (Brazil): Winter–summer aspects. *Cont Shelf Res* 28:1649-1661
- Cardona L, Vales D, Aguilar A, Crespo E, Zenteno L (2017) Temporal variability in stable isotope ratios of C and N in the vibrissa of captive and wild adult South American sea lions *Otaria byronia*: More than just diet shifts. *Mar Mam Sci* 33:975-990
- Castro RL, Saporiti F, Vales DG, García NA, Cardona L, Crespo EA (2015) Feeding ecology of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus*: evidence from stable isotopes. *J Mammal* 97:310-320
- Ceia FR, Ramos JA (2015) Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Mar Biol* 162:1923-1938
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor Popul Biol* 9:129-136
- Cherel Y, Hobson KA (2007) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 329:281-287
- Cherel Y, Hobson KA, 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. *J Animal Ecol* 76:826-836
- 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. *Biol Lett* 5:830-832

- Crawley MJ (2007) The R book. Imperial College London at Silwood Park, London
- Crespo EA, Schiavini ACM, Pérez FH, Cappozzo HL (1999) Distribution, abundance and seasonal changes of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, along the coasts of Argentina. In: Proceedings of the 13th Annual Conference of the European Cetacean Society. The European Cetacean Society. Barcelona, p 26-27
- Crespo EA, Lewis MN, Campagna C, Sánchez RP, and Bezzi SI (2007) Mamíferos marinos: pinnípedios y cetáceos. In: El Mar Argentino y sus recursos pesqueros 5. Buenos Aires, p 127-150
- Crespo EA, Schiavini A, García NA, Franco-Trecu V, Goodall RNP, Rodríguez D, Morgante JS, Oliveira LR (2015) Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. Mar Mam Sci 31:866-890
- Dalerum F, Angerbjörn A (2005) Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. Oecologia 144:647-658
- de Mahiques MM, Tessler MG, Ciotti AM, da Silveira ICA, Sousa SHDM, Figueira RCL, Tassinari CCG, Furtado VV, Passos RF (2004) Hydrodynamically driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off Southeast Brazil. Cont Shelf Res 24:1685-1697
- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim Cosmochim Acta 42:495-506
- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim Cosmochim Acta 45:341-351
- Di Tullio JC, Gandra TB, Zerbini AN, Secchi ER (2016) Diversity and distribution patterns of cetaceans in the subtropical southwestern Atlantic outer continental shelf and slope. PloS One 11:e0155841
- Drago M, Franco-Trecu V, Zenteno L, Szteren D, Crespo EA, Sapriza FR, Oliveira LR, Machado R, Inchausti P, Cardona L (2015) Sexual foraging segregation in South American sea lions increases during the pre-breeding period in the Río de la Plata plume. Mar Ecol Prog Ser 525:261-272

- Franco-Trecu V, Tassino B, Páez E (2010) Comportamiento maternal de *Arctocephalus Australis*, en Isla de Lobos-Uruguay. *Rev Etol* 9:29-40
- Franco-Trecu V, Auriolles-Gamboa D, Arim M, Lima M (2012) Prepartum and postpartum trophic segregation between sympatrically breeding female *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. *J Mammal* 93:514-521
- Franco-Trecu V, Auriolles-Gamboa D, Inchausti P (2014a) Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Mar Biol* 161(3):609-618
- Franco-Trecu V, Costa P, Schramm Y, Tassino B, Inchausti P (2014b) Sex on the rocks: reproductive tactics and breeding success of South American fur seal males. *Behav Ecol* 25:1513-1523
- Fry B (2006) Stable isotope ecology. Springer, New York
- Gordon AL (1989) Brazil-Malvinas Confluence—1984. *Deep Sea Res Part 1 Oceanogr Res Pap* 36:359363-361384
- Graham BS, Koch PL, Newsome SD, McMahon KW, Auriolles D (2010) Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP (eds) *Isoscapes – Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer, Netherlands, p 299-318
- Greaves DK, Hammill MO, Eddington JD, Pettipas D, Schreer JF (2004) Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus grypus*: a cautionary note for stable isotope diet analysis. *Mar Mam Sci* 20:296-304
- Haimovici M (1998a) Teleósteos demersais e bentônicos. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds) *Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil*. Ecoscientia, Rio Grande, p 143-151
- Hall-Aspland SA, Rogers TL, Canfield RB (2005) Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Mar Ecol Prog Ser* 305:249-259

- Henning B, Sá Carvalho B, Pires MM, Bassoi M, Marigo J, Bertozzi C, Araújo MS (2018) Geographical and intrapopulation variation in the diet of a threatened marine predator, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea). *Biotropica* 50:157-168
- Hirons AC, Schell DM, St. Aubin DJ (2001) Growth rates of vibrissae of harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Can J Zool* 79:1053-1061
- Hobson KA, Piatt JF, Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J Animal Ecol* 63:786-798
- Hückstädt LA, Koch PL, McDonald BI, Goebel ME, Crocker DE, Costa DP (2012) Stable isotope analyses reveal individual variability in the trophic ecology of a top marine predator, the southern elephant seal. *Oecologia* 169:395-406
- Hückstädt LA, Tift MS, Riet-Sapirza F, Franco-Trecu V, Baylis AM, Orben RA, Arnould JPY, Sepulveda M, Santos-Carvalho M, Burns JM, Costa DP (2016) Regional variability in diving physiology and behavior in a widely distributed air-breathing marine predator, the South American sea lion (*Otaria byronia*). *J Exp Biol* 219:2320-2330
- Hutchinson GE (1957) Cold spring harbor symposium on quantitative biology, concluding remarks 22:415-427
- 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
- Kelly JF, Finch DM (1998) Tracking migrant songbirds with stable isotopes. *Trends Ecol Evol* 13:48-49
- Kernaléguen L, Cazelles B, Arnould JP, 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:e32916
- Kernaléguen L, Arnould JP, Guinet C, Cherel Y (2015a) Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and Subantarctic fur seals. *J Anim Ecol* 84:1081-1091

- Kernaléguen L, Dorville N, Ierodiaconou D, Hoskins AJ, Baylis AM, Hindell MA, Semmens J, Abernathy K, Marshall GJ, Cherel Y, Arnould JP (2015b) From video recordings to whisker stable isotopes: a critical evaluation of timescale in assessing individual foraging specialisation in Australian fur seals. *Oecologia* 180:657-670
- Kernaléguen L, Cherel Y, Knox TC, Baylis AM, Arnould JP (2015c) Sexual niche segregation and gender-specific individual specialisation in a highly dimorphic marine mammal. *PloS One* 10:e0133018
- King JE (1983) *Seals of the world*. Oxford University Press, Oxford
- Lima M, Páez E (1995) Growth and reproductive patterns in the South American fur seal. *J Mammal* 76:1249-1255
- Lima M, Páez E (1997) Demography and population dynamics of South American fur seals. *J Mammal* 78:914-920
- Lübcker N, Condit R, Beltran RS, de Bruyn PN, Bester MN (2016) Vibrissal growth parameters of southern elephant seals *Mirounga leonina*: obtaining fine-scale, time-based stable isotope data. *Mar Ecol Prog Ser* 559:243-255
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *Am Nat* 100:603-609
- Majluf P (1987) South American fur seal, *Arctocephalus australis*. Perú. In: Croxall JP, Gentry RL (eds) *Status, Biology and Ecology of Fur Seals*. NOAA Technical Reports NMFS. Cambridge, p 33-35
- Matich P, Heithaus MR, Layman CA (2011) Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J Anim Ecol* 80:294-305
- Matthews B, Marchinko KB, Bolnick DI, Mazumder A (2010) Specialization of trophic position and habitat use by sticklebacks in an adaptive radiation. *Ecology* 91:1025-1034
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21:178-185

- McHuron EA, Walcott SM, Zeligs J, Skrovan S, Costa DP, Reichmuth C (2016) Whisker growth dynamics in two North Pacific pinnipeds: implications for determining foraging ecology from stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 554:213-224
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697-714
- Miersch L, Hanke W, Wieskotten S, Hanke FD, Oeffner J, Leder A, Brede M, Witte M, Dehnhardt G (2011) Flow sensing by pinniped whiskers. *Phil Trans R Soc B* 366:3077-3084
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135-1140
- Möller Jr OO, Paim PSG, Soares ID (1991) Facteurs et mecanismes de la circulation des eaux dans l'estuaire de la Lagune dos Patos (RS, Brasil). *Bull Inst Geol Bassin Aquitaine* 49:15-21
- Möller Jr OO, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD (2008) The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Cont Shelf Res* 28:1607-1624
- Morse DH (1982) Behavioral mechanisms in ecology. Harvard University Press, Cambridge
- Müelbert MMC, Oliveira LD (2006) First records of stranded pregnant female South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in the southern Brazilian coast. *Lat Am J Aquat Mamm* 5:67-68
- Nagy KA (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol Monogr* 57:111-128
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133-142.
- Naya DE, Arim M, Vargas R (2002) Diet of South American fur seals (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. *Mar Mam Sci* 18:734-745

- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429-436
- Newsome SD, Tinker MT, Monson DH, Oftedal OT, Ralls K, Staedler MM, Foger ML, Estes JA (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology* 90:961-974
- Newsome SD, Clementz MT, Koch PL (2010) Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Mar Mam Sci* 26:509-572
- Newsome SD, Yeakel JD, Wheatley PV, Tinker MT (2012) Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *J Mammal* 93:329-341
- Novak M, Tinker MT (2015) Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia* 178:61-74
- Odebrecht C, Castello JP (2001) The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds) *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer, Berlin Heidelberg, p 147-165
- Oliveira LR (2004) Variação geográfica do lobo-marinho sulamericano, *Arctocephalus australis* (Zimmerman, 1783) com base em dados morfológicos e moleculares. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP
- Oliveira LR, Hoffman JI, Hingst-Zaher E, Majluf P, Muelbert MM, Morgante JS, Amos W (2008a) Morphological and genetic evidence for two evolutionarily significant units (ESUs) in the South American fur seal, *Arctocephalus australis*. *Conserv Genet* 9:1451-1466
- Oliveira LD, Ott PH, Malabarba LR (2008b) Ecologia alimentar dos pinípedes do Sul do Brasil e uma avaliação de suas interações com atividades pesqueiras. In: Reis NR, Peracchi AL, Santos GASD (eds) *Ecologia de Mamíferos*. Technical Books, Londrina, p 97-116
- Páez E (2006) Situación de la administración del recurso lobos y leones marinos en Uruguay. In: Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre, Sociedad Uruguaya para la Conservación de la naturaleza. Montevideo, p 577–583

- Pajuelo M, Bjorndal KA, Arendt MD, Foley AM, Schroeder BA, Witherington BE, Bolten AB (2016) Long-term resource use and foraging specialization in male loggerhead turtles. *Mar Biol* 163:235
- Parnell AC, Phillips DL, Bearhop S, Semmens BX, Ward EJ, Moore JW, Jackson AL, Grey J, Kelly DJ, Inger R (2013) Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24:387-399
- Persson L (1985) Optimal foraging: the difficulty of exploiting different feeding strategies simultaneously. *Oecologia* 67:338-341
- Pinedo MC, Barros N (1983) Análise dos conteúdos estomacais do leão marinho *Otaria flavescens* e do lobo-marinho *Arctocephalus australis* na costa do Rio Grande do Sul, Brasil. In Abstracts: Simpósio Latinoamericano sobre Oceanografia Biológica. Montevideo, Uruguay
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. In: *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag, New York, p 3-56
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2017) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131, <URL:<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>
- Piola AR, Matano RP (2001) Brazil and Falklands (Malvinas) currents. In: Steele JH, Thorpe SA, Turekian KK (eds) *Ocean currents: a derivative of the encyclopedia of ocean sciences*. Academic Press, San Diego, p 35-43
- Piola AR, Matano RP, Palma ED, Möller OO, Campos EJ (2005) The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophys Res Lett* 32:L01603
- Ponce-de-León A (1984) Lactancia y composición cuantitativa de la leche del lobo fino sudamericano *Arctocephalus australis* (Zimmerman, 1783). ILPE: Industria Lobera y Pesquera del Estado, Montevideo, Uruguay. *Anales* 1:43-58
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718

- Prado JH, Mattos PH, Silva KG, Secchi ER (2016) Long-term seasonal and interannual patterns of marine mammal strandings in subtropical Western South Atlantic. *PloS One* 11:e0146339
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rea LD, Christ AM, Hayden AB, Stegall VK, Farley SD, Stricker CA, Mellish JE, Maniscalco JM, Waite JN, Burkanov V, Pitcher KW (2015) Age-specific vibrissae growth rates: A tool for determining the timing of ecologically important events in Steller sea lions. *Mar Mam Sci* 23:1213-1233
- Rossmann S, Berens McCabe E, Barros NB, Gandhi H, Ostrom PH, Stricker CA, Wells RS (2015) Foraging habits in a generalist predator: Sex and age influence habitat selection and resource use among bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) *Mar Mam Sci* 31:155-168
- Roughgarden J (1974) Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Am Nat* 108:429-442
- Rubenstein DR, Hobson KA (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends Ecol Evol* 19:256-263
- Ryan C, McHugh B, Trueman CN, Sabin R, Deaville R, Harrod C, Berrow SD, Ian O (2013) Stable isotope analysis of baleen reveals resource partitioning among sympatric rorquals and population structure in fin whales. *Mar Ecol Prog Ser* 479:251-261
- Sanfelice D, Vasques VC, Crespo EA (1999) Ocupação sazonal por duas espécies de Otariidae (Mammalia-Carnivora) da Reserva Ecológica da Ilha dos Lobos, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Sér Zool* 87:101-110
- Schiavini ACM (1987) Avances en el conocimiento del status del lobo de dos pelos sudamericano *Arctocephalus australis* en Tierra del Fuego, Argentina. In: Anais da 2ª. Reuniao de Trabalho de Especialistas em Mamíferos Aquáticos da América do Sul. Rio de Janeiro, p 83-84

- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-38
- Schoener TW (1986) A brief history of optimal foraging ecology. In: Kamil AC, Drebs JR, Pulliam HR (eds) *Foraging behavior*. Springer, New York
- Secchi ER, Botta S, Wiegand MM, Lopez LA, Fruet PF, Genoves RC, Di Tullio JC (2017) Long-term and gender-related variation in the feeding ecology of common bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary and the adjacent marine coast in the western South Atlantic. *Mar Biol Res* 13:121-134
- Sol D, Elie M, Marcoux M, Chrostovsky E, Porcher C, Lefebvre L (2005) Ecological mechanisms of a resource polymorphism in *Zenaida* doves of Barbados. *Ecology* 86:2397-2407
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton
- Strange IJ (1983) *The Falkland Islands* (3rd edition). David and Charles, London
- Strange IJ (1992) *A field guide to the wildlife of the Falkland Islands and South Georgia*. Harper and Collins, London
- Svanbäck R, Eklöv P (2006) Genetic variation and phenotypic plasticity: causes of morphological variation in Eurasian perch. *Evol Ecol Res* 8:37-49
- Syväranta J, Lensu A, Marjomäki TJ, Oksanen S, Jones RI (2013) An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse areas for assessing population niche widths from stable isotope data. *PloS One* 8:e56094
- Túnez JI, Cappozzo HL, Cassini MH (2008) Regional factors associated with the distribution of South American fur seals along the Atlantic coast of South America. *ICES J Mar Sci* 65:1733-1738
- Túnez JI, Cappozzo HL, Pavés H, Albareda DA, Cassini MH (2013) The role of Pleistocene glaciations in shaping the genetic structure of South American fur seals (*Arctocephalus australis*). *New Zeal J Mar Fresh* 47:139-152
- Tyrrell LP, Newsome SD, Fogel ML, Viens M, Bowden R, Murray MJ (2013) Vibrissae growth rates and trophic discrimination factors in captive southern sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *J Mammal* 94:331-338

- Vales DG, Saporiti F, Cardona L, De Oliveira LR, Dos Santos RA, Secchi ER, Aguilar A, Crespo EA (2014) Intensive fishing has not forced dietary change in the South American fur seal *Arctophoca* (= *Arctocephalus*) *australis* off Rio de la Plata and adjoining areas. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 24:745-759
- Vales DG, Cardona L, García NA, Zenteno L, Crespo EA (2015) Ontogenetic dietary changes in male South American fur seals *Arctocephalus australis* in Patagonia. *Mar Ecol Prog Ser* 525:245-260
- Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *Am Nat* 99:377-390
- Vander Zanden HB, Bjorndal KA, Bolten AB (2013) Temporal consistency and individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages. *Oecologia* 173:767-777
- Vander Zanden HB, Bjorndal KA, Reich KJ, Bolten AB (2010) Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biol Lett*, 6:711-714
- Vaz-Ferreira R (1982) *Arctocephalus australis* (Zimmermann) South American fur seal. In: *FAO Mammals in the Seas IV*. Rome, p 497-508
- Vélez-Rubio GM, Cardona L, López-Mendilaharsu M, Souza GM, Carranza A, González-Paredes D, Tomás J (2016) Ontogenetic dietary changes of green turtles (*Chelonia mydas*) in the temperate southwestern Atlantic. *Mar Biol* 163:57
- Wolf BO, Martinez del Rio C (2003) How important are columnar cacti as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isot Environ Healt S* 39:53-67
- Ximénez I (1986) Aprovechamiento de lobos marinos. In: *Informe Final del Proyecto Especial 16, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico*. Organización de los Estados Americanos
- Zaccarelli N, Bolnick DI, Mancinelli G (2013) RInSp: an r package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods Ecol Evol* 4:1018-1023

Zeppelin TK, Orr AJ (2010) Stable isotope and scat analyses indicate diet and habitat partitioning in northern fur seals *Callorhinus ursinus* across the eastern Pacific. Mar Ecol Prog Ser 409:241-253

APÊNDICE 1**INDIVIDUAL FORAGING SPECIALIZATION AND
SEXUAL NICHE SEGREGATION IN SOUTH AMERICAN
FUR SEALS**

Lima RC, Franco-Trecu V, Vales DG, Inchausti P, Secchi ER, Botta S

(Manuscrito submetido ao periódico *Marine Biology*)

Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals

Renan C. Lima^{1,2*}, Valentina Franco-Trecu³, Damián G. Vales⁴, Pablo Inchausti⁵, Eduardo R. Secchi¹, Silvina Botta¹

* Corresponding author: renancdl@gmail.com

+55 (53) 32336537

¹Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Avenida Itália Km. 8, Rio Grande, Brazil

²Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica, Universidade Federal do Rio Grande, Avenida Itália Km. 8, Rio Grande, Brazil

³Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Igua 4225, 11400, Montevideo, Uruguay

⁴Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR–CCT CONICET–CENPAT), Blvd. Brown 2915, 9120 Puerto Madryn, Argentina

⁵ Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Tacuarembó 20000, Maldonado, Uruguay

Acknowledgements

We would like to thank all researchers, students and volunteers from Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha/EcoMega-FURG who participated in data collection. Financial support was provided by ONG Yaqu Pacha and Comisión Sectorial Investigación Científica – UdelaR (Uruguay). National Council for Research and Technological Development (CNPq) provided a research fellowship to ERS (PQ 307846/2014-8). Our grateful thanks to Leandro Bugoni, Márcio Araújo and Danielle Monteiro for their comments on the manuscript. SB is currently a postdoctoral fellow of the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES-PNPD). CAPES also provided a scholarship to RCL. This article is part of RC Lima's Master of Science Dissertation in Biological Oceanography (IO - FURG, RS, Brazil) under the supervision of SB and ERS, and is a contribution of the research group Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha-EcoMega/CNPq.

Abstract

Individual variation in habitat and resource use has been reported for a large number of predators. This variation becomes important when comparing individuals taking into account sex, size or age classes, since it can influence population dynamics and stability. We evaluated the individual variation considering sex and sampling site of the South American fur seal (SAFS). Whiskers of adult individuals were serially sampled and their carbon and nitrogen isotopic ratios were analysed longitudinally. Males had $\delta^{13}\text{C}$ (-14.5 ± 0.6 ‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (18.9 ± 1.2 ‰) values significantly higher than females ($\delta^{13}\text{C} = -15.2 \pm 0.5$ ‰, $\delta^{15}\text{N} = 17.8 \pm 1.2$ ‰), indicating that sexes use resources with different trophic position and/or origin. Females from Uruguay and southern Brazil were isotopically similar, displaying a large isotopic niche overlap. A moderate isotopic niche overlap was observed between males from Uruguay and Brazil, and between Uruguay and Patagonia, indicating the use of different prey and/or feeding grounds. The Within Individual Component/Total Niche Width (WIC/TNW) index of individual specialization showed that there is a significant specialization in males, both in the trophic/spatial ($\delta^{15}\text{N}$) (0.38) and spatial ($\delta^{13}\text{C}$) (0.39) component. Females, on the other hand, are more generalists compared to males (0.53 and 0.71, for $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, respectively). Differences in the ecological opportunity between sexes (e.g., central-place foraging females vs. dispersive males) can account for these variations. Our study points out that trophic generalist populations of SAFS are composed of specialist and generalist individuals.

Keywords: *Arctocephalus australis*, individual specialization, isotopic niche, stable isotopes, southwestern Atlantic Ocean, whiskers

Introduction

The ecological niche, idealized by Hutchinson (1957) as a multidimensional space constituted by all the environmental characteristics that allow a certain species to persist, is a key concept to understand how species use resources and, consequently, how they influence the food webs in which they are inserted (Bearhop et al. 2004). The ecological niche of a population is usually assessed under the assumption that all conspecifics have equivalent resource use (e.g., Kiszka et al. 2011; Castro et al. 2015; Handley et al. 2017). However, it has long been noted that the use of resources by individuals can differ substantially within populations (Van Valen 1965). Individual specialization refers to the degree to which individuals use a subset of the overall set of resources used at a population level for reasons unrelated to sex, age or morphological variation (Bolnick et al. 2003). Intrapopulation variability in resource use has been documented in reptiles (Vander Zanden et al. 2013), birds (Ceia and Ramos 2015) and several species of marine mammals

(Newsome et al. 2009; Franco-Trecu et al. 2014; Rossman et al. 2015). Ecological mechanisms that lead to individual specialization may be related to competition, ecological opportunity (e.g., abundance and diversity of resources) and predation (see Araújo et al. 2011 for a review).

Assessing the degree of individual variation provides a more accurate and complete description of how a population explores the resources (Bolnick et al. 2003) and a number of models and indexes have been developed for that purpose (see Bolnick et al. 2002 for a review). The interindividual variation in diet has often been evaluated by stomach or fecal content analysis, based on a unique sample per individual (e.g., Bryan & Larkin 1972; Sidorovich et al. 2001). However, this method confounds the temporal variation in resource use at the population level with the interindividual variation in diet (Bolnick et al. 2002). Disentangling these two sources of variation requires repeated sampling of the same individual over time, which becomes a major limitation in the case of marine megafauna. The longitudinal sampling of metabolically inert tissues whose rate of growth or deposition are known, such as scute carapaces, teeth or whiskers (e.g., loggerhead turtles, *Caretta caretta*, Pajuelo et al. 2016; bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, Rossman et al. 2015; and Subantarctic fur seals, *Arctocephalus tropicalis*, Kernaléguen et al. 2012) may overcome this limitation when allied to stable isotope analysis (SIA).

The SIA approach is based on the premise that the carbon and nitrogen isotopic compositions in the predator's tissues reflect those of its preys. Stable isotope analysis has also been useful to demonstrate the relative contribution of trophic resources to the consumer (Parnell et al. 2013) and how they influence food web structure (Layman et al. 2012). Factors such as nutrient sources, composition of primary producers and regional oceanographic characteristics result in distinct isotopic landscapes or isoscapes (Graham et al. 2010) that allow using SIA to the investigation of habitat use and large-scale movement patterns (Graham et al. 2010; McMahon et al. 2013). Based on these premises, Newsome et al. (2007) proposed the concept of isotopic niche, or delta-space, which uses stable isotope values to examine bionomic (resource) and scenopoetic (habitat) dimensions of ecological niche space of an organism. This approach has been useful in detecting niche overlap and trophic interactions between high trophic level marine predators at the population level (Kiszka et al. 2010; 2011; Mancini and Bugoni 2014; Franco-Trecu et al. 2017).

In recent years, several studies based on SIA detected different degrees of individual specialization in pinnipeds such as the South American sea lion (*Otaria flavescens*, Franco-Trecu et al. 2014) and Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus doriferus*, Kernaléguen et al. 2015a). The South American fur seal (*Arctocephalus australis*) (hereafter, SAFS), an otariid species that occurs from Peru in the Pacific to southern Brazil in the Atlantic Ocean (Vaz-Ferreira 1982), is considered generalist and opportunist in its diet (Naya et al. 2002; Oliveira et al. 2008b; Franco-

Trecu et al. 2013), in the case of the southwestern Atlantic evolutionary significant unit, which is separated from that of the Peruvian population (Oliveira et al. 2008a). Early assessments revealed a diet mainly based on small pelagic fish and squids (Naya et al. 2002; Oliveira et al. 2008b; Franco-Trecu et al. 2013; Vales et al. 2014; 2015). However, although these studies did not analyze diet variations between sexes (Naya et al. 2002; Oliveira et al. 2008b) or assessed only one sex (Vales et al. 2014; 2015; Franco-Trecu et al. 2013), differences in the foraging strategies are expected due to the species sexual size dimorphism, in which males are 20% larger than females (Battalés et al. 1990). Indeed, recent SIA-based studies of SAFS sampled in southern Brazil revealed an isotopic niche segregation between sexes, in which males had significantly higher $\delta^{15}\text{N}$ values in the dentine collagen than females (Albernaz et al. 2017). On the other hand, isotopic analysis of whiskers of four males and five females sampled in Uruguay revealed a high isotopic niche overlap between sexes (Franco-Trecu et al. 2014), although males showed higher $\delta^{13}\text{C}$ values than females.

These contrasting results could be related to a variation in the feeding strategies of males from these two areas, where SAFS individuals found in southern Brazil could represent a portion of the Uruguayan population that uses different areas and/or prey, which can be due to the presence of individual specialization in resource use among SAFS males. This hypothesis is based on two main facts. First, a high frequency of strandings of SAFS in southern Brazil is reported for the austral winter and early spring, probably related to weaning and post-reproductive dispersal from the Uruguayan colonies (Prado et al. 2016) as no breeding colonies of the species are found in Brazil and Uruguay is the closest and main breeding site of the species (Vaz-Ferreira 1982). In Brazil, strandings of SAFS points out a male:female sex ratio of 3:1 among juvenile and adult individuals (> 100 cm of total body length) (EcoMega unpublished data), leading to consider the presence of females as occasional movements of some individuals from the breeding sites. Second, SAFS stranded in southern Brazil showed strongly ^{13}C -depleted values in bone collagen compared to the mean $\delta^{13}\text{C}$ of the sampled population (Vales et al. 2014) which is probably related to the isotopic landscape of the southwestern Atlantic Ocean, where species sampled in southern Brazil were ^{15}N -depleted and ^{13}C -enriched when compared with their counterparts from Uruguay and northern Argentina (e.g., SAFS potential prey, Vales et al. 2014; South American sea lions, *Otaria flavescens*, Drago et al. 2015; green turtles, *Chelonia mydas*, Vélez-Rúbio et al. 2016).

These findings coupled to the contrasting results reported by Albernaz et al. (2017) and Franco-Trecu et al. (2014) lead us to hypothesize that there is individual foraging specialization in males, where some individuals use distant and isotopically distinct areas (southern Brazil and/or north-central Patagonia) (as reported by Albernaz et al. 2017), while others share habitat and trophic resources with females (Uruguay) (as reported by Franco-Trecu et al. 2014). In

addition, since SAFS females perform foraging trips interspersed with periods of nursing (Central-place foraging, Stephens and Krebs 1986), it would be energetically less costly for them to forage in areas near the colony. For this reason, we expect that females sampled in southern Brazil and Uruguay are isotopically similar, and their presence in southern Brazil is a consequence of occasional movements, poorly represented by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in long-time integrating tissues such as whiskers.

The main goal of this study was to assess the existence and degree of individual specialization in male and female SAFS from the southwestern Atlantic coast. We also aimed to evaluate the variability in the use of habitat and resources, and the isotopic niche overlap at the geographical (Brazil, Uruguay and Patagonia) and sexual levels for this species.

Material and Methods

Study area

The Subtropical Southwestern Atlantic waters over the continental shelf and beyond the shelf-break (Fig. 1) are under strong seasonal influence of different water masses (e.g., freshwater vs. saltwater, tropical vs. sub-antarctic waters). The Brazil Current carries tropical, warm and oligotrophic waters flowing southward (Piola and Matano 2001; de Mahiques et al. 2004) and at higher latitudes ($\sim 35^\circ\text{S}$), the Falklands (Malvinas) Current transports the cold and productive waters of the subantarctic region northwards, especially during the cold months (Piola and Matano 2001). The dynamic encounter between these two oceanographic currents forms an intense thermohaline front, called the Brazil-Malvinas Confluence ($\sim 35\text{-}45^\circ\text{S}$) (Gordon 1989). In addition, the freshwater discharge at the continental shelf promoted by the La Plata River plume has a great importance in the input of nutrients to the adjacent marine region (Braga et al. 2008). The La Plata river plume reaches its peak during fall and winter (Odebrecht and Castello 2001), influencing a portion of approximately 1300 km along the coast of Argentina, Uruguay and Brazil (Piola et al. 2005). At a smaller scale, the discharge of the Patos Lagoon estuary also fertilizes the adjacent continental shelf of southern Brazil, especially in the austral winter and spring months (Möller et al. 1991; 2008). These and other oceanographic features trigger intense biological productivity in this region (Garcia and Garcia 2008) that sustain extensive commercial fishery, some of them of high commercial value, and a variety of high trophic level predators (Haimovici et al. 1998; Odebrecht and Castello 2001; Di Tullio et al. 2016).

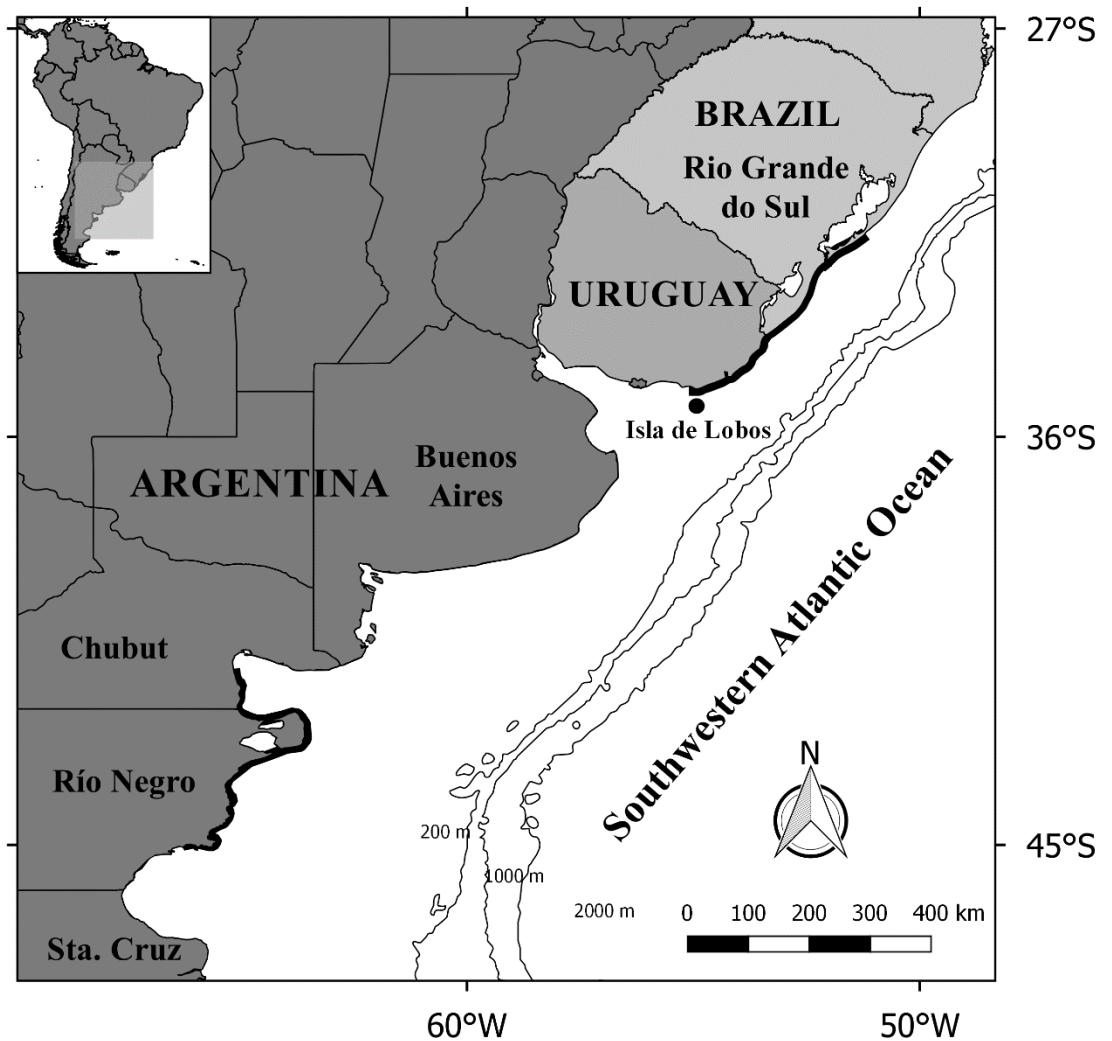


Fig. 1 The study area, from southern Brazil to central Patagonia, in Argentina. The black thick line indicates the sampling area of South American fur seals. The circle highlights the Isla de Lobos, off the Uruguayan coast, the main reproductive colony of the species in the Atlantic.

Sampling

Whiskers of SAFS carcasses washed ashore or individuals captured alive were collected by different institutions from 2005 to 2016 (see Online Resource 1 for more details). Sampling took place in three different areas along the Eastern South American coast: south of Rio Grande do Sul ($n = 19$; $31^{\circ}21'S - 33^{\circ}04'S$, Brazil), Isla de Lobos ($n = 29$; $35^{\circ}01'S$, Uruguay), and northern and central Patagonia ($n = 5$; $41^{\circ}20'S - 45^{\circ}10'S$, Argentina). The samples from Uruguay came from SAFS captured alive between 2011 and 2012 at Isla de Lobos ($35^{\circ}01'S$, $54^{\circ}52'W$), the main reproductive colony of the species in the Atlantic. Individuals were captured with a hoop net and sedated using ~ 2 ml of Midazolam 0.5 % (Vetcross). The largest whisker of each individual was

plucked out and stored dry until processing for isotopic analysis. When the age of specimens was not available, adulthood was assumed based on total body length (Females > 120 cm, Males > 150 cm, Batallés et al. 1990; Lima and Páez 1995). All procedures of animal manipulation were approved by the Ethics Committee in Animal Experimentation, Universidad de la República, Uruguay, as valid according to the national laws in animal welfare. Isotopic data from SAFS from Argentina (Vales et al. 2015) and from nine samples from Uruguay (Franco-Trecu et al. 2014) were included and reanalysed under a different approach.

Female whisker growth rate estimation

The longitudinal sampling of carbon and nitrogen stable isotopes in whiskers allows the evaluation of individual temporal consistency, sexual and/or geographical variation in the trophic ecology and habitat usage of SAFS. While phocid whiskers do not present a continuous linear growth (Hirons et al. 2001; Beltran et al. 2015; Lübcker et al. 2016), in otariids, on the other hand, whiskers seem to grow constantly until shedding and can last up to 10 years (Hirons et al. 2001; Rea et al. 2015). Whiskers growth rates have been reported for other species of *Arctocephalus* genus, however, they mostly come from subantarctic populations, and were estimated based on indirect methods (e.g., Kernaléguen et al. 2012; 2015a). The growth rate of the whiskers has to be determined for SAFS for assigning appropriate time-scales to isotopic data along this tissue. Therefore, a field experiment was conducted with the aim of estimating the SAFS whisker growth rate. Seven adult SAFS females were captured on Isla de Lobos in Uruguay in December 2010. A ^{15}N -enriched Glycine was administered intravenously as a solution of 100 mg/mL in sterile physiological saline at a dosage of 5 mg glycine/kg of body mass, in order to be metabolically incorporated into the whiskers keratin during growth. Two of these females were recaptured in January 2012 and the largest whisker from each of them was plucked out for a serial analysis of stable isotope composition, aiming at locating the position of the marker. For SAFS males, we used the growth rate of 0.13 mm.d^{-1} reported by Vales et al. (2015), for one of the specimens used in this present study. This rate was calculated through isotopic periodic oscillations presented by this individual (see Vales et al. 2015 for details).

Sample processing for stable isotope analysis

Each whisker was cleaned with distilled water and sectioned every 3 mm starting from the proximal end, following the protocol applied to other otariid species (Hirons et al. 2001; Cherel et al. 2009). The number of samples per individual varied according to whisker size (see Online Resource 1 for more details). To minimize the effect of a strong autocorrelation in the comparison of isotopic profiles, we processed every other fragment of each whisker (Franco-Trecu et al. 2014), with exception to females used in the glycine experiment, for which all segments were

analysed. Each fragment of whisker was immersed in a 1:1 hexane-acetone solution and left until total evaporation for lipid extraction (Zeppelin and Orr 2010). To achieve the required mass (~1.0 mg), each 3 mm fragment of whisker had to be subsampled, weighed on a high precision scale and stored in tin capsules until isotopic analysis.

Stable isotope analysis

Stable isotope analysis was performed using a mass spectrometer coupled to a Thermo Scientific Delta V isotope ratio mass spectrometer at the University of New Mexico Center for Stable Isotopes (UNM–CSI). The isotopic ratios (R, e.g., $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of the samples are expressed as delta in parts per thousand (‰) of the VPDB standards for carbon and atmospheric air for nitrogen, following the equation:

$$\delta = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] * 1000$$

The weight percent carbon to nitrogen concentration ratio (C:N ratio) of all whisker samples was also determined and ranged between 2.8 and 3.4. These values were within the range of theoretical ratios for keratin (Newsome et al. 2009). Delta values were calculated using multiple-point normalization. The internal laboratory standards used were soy protein, whey protein, casein, tuna, IAEA-N1, IAEA-N2, USGS-4, and USGS-43. Analytical precision (SD) of these internal standards was measured to be < 0.2‰ for $\delta^{15}\text{N}$ and < 0.04‰ for $\delta^{13}\text{C}$.

Data analysis

Female whisker growth rate estimate

The incorporation of ^{15}N -enriched glycine into the metabolism and synthesis of individual's tissues after its injection is expected to cause a significant and temporary increase of $\delta^{15}\text{N}$ values in their isotopic composition. This $\delta^{15}\text{N}$ spike was used as a proxy for the marker injection date to determine the tissue growth over the timeframe between that day and the sampling date, and then it was discarded from further analyses. To calculate the daily growth rate of the whisker, we assumed a linear growth pattern, as described for other otariid species (Hirons et al. 2001; Cherel et al. 2009) as follows:

$$\text{Growth rate (mm. d}^{-1}\text{)} = \frac{\text{base to spike length (mm)}}{\text{number of days since injection}}$$

Influence of sampling site and sex on individual isotopic composition

Linear Mixed Models (LMMs; Pinheiro and Bates 2000), with a Gaussian distribution and identity link functions, were used to evaluate the influence of sex and sampling site on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in individual's whiskers. In order to account for repeated measures on the same

individuals, we used the individual as a random factor, and sex, sampling site and their interaction as fixed factors. Since we had no samples of females from Patagonia, the influence of the area*sex interaction factor was evaluated only for individuals from Uruguay and southern Brazil. For each isotope, starting from a global model with all factors and interactions, we aimed to progressively remove the non-significant terms and compared sequential models using the likelihood ratio test (Crawley 2007) until obtaining the minimally adequate model. The final models were validated using residual diagnostic plots. LMMs were fitted using the nlme (Pinheiro et al. 2017) and MuMIn (Barton 2017) packages. All analyses and visualizations were performed in the R statistical environment (R Core Team 2016).

Isotopic niche

Stable Isotope Bayesian Ellipses in R (SIBER; Jackson et al. 2011) was used to estimate isotopic niche width. Unlike the classical convex hull approach, which is sensitive to outliers, SIBER focuses on "typical" individuals of the population, calculating the mean isotopic niche width, or core isotopic niche of the population. This analysis also incorporates uncertainties regarding sampling biases and small sample sizes (as the equivalent of the standard deviation of bivariate data) into the Bayesian estimation of niche metrics (Jackson et al. 2011; Syväranta et al. 2013). We adopted the standard ellipse area corrected for small sample sizes (SEA_c , expressed as $\%o^2$) as the measure of isotopic niche, containing approximately 40% of data, whose variation in size was estimated through 10^4 posteriori draws (Jackson et al. 2011). Ellipses were generated for each sampling group (sex and area) and for each individual. Overlap of the isotopic niche between groups was calculated as the paired SEA_c shared area in percentage. Since the isotopic composition of predators can indirectly be interpreted as diet variation (e.g, Araújo et al. 2014), SEA_c was also used as a proxy of resource use variability.

Individual foraging specialization

The degree of individual specialization for males and females was measured separately using the WIC/TNW index for continuous data, for both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values. TNW stands for the niche variance at the population level, which results from the sum of two components: variation in resource use within individuals (WIC), and the variance between individuals (BIC), i.e., $TNW = WIC + BIC$. All individuals sampled in southern Brazil were assumed to belong to the Uruguayan population, based on extensive morphological and molecular data (Oliveira 2004; Oliveira et al. 2008a). We excluded individuals from Patagonia for these analyses since although some individuals from Uruguayan colonies were seen in northern Patagonia (Crespo et al. 2015), they could also belong to a population other than Uruguay's.

The WIC/TNW index (based on Roughgarden 1974) compares the average individual's niche to the population niche as a whole, ranging from zero when the population is composed of specialists that only use a small subset of the population niche, to one, when individuals are generalists and use the same resources as the population in general. As whiskers contain information of variable time intervals, we used data referring to approximately the 1.5 and 3 most recent years of each individual whisker, for males and females respectively, in order to allow for individuals to contribute evenly to the analysis. To test the significance of the WIC/TNW index against the null hypothesis that individuals are all generalists (WIC/TNW=1), 1000 replicates were generated through a non-parametric Monte Carlo bootstrap procedure, which resulted in values referred herein as p-values. These analyses were carried out using the R Individual Specialization (RInSp) package (Zaccarelli et al. 2013).

Results

The average length of whiskers was 121.4 ± 31 mm for males and 121.2 ± 16.5 mm for females. Altogether, 1001 fragments from 53 whiskers (mean of 18.5 ± 4.1 fragments per whisker) were analysed (Table 1).

Only one of the two recaptured females analysed during the glycine experiment showed a significant $\delta^{15}\text{N}$ spike (27.3‰). The difference in isotopic nitrogen values between the fragment showing the antibiotic peak and the anterior and posterior fragments was 12.3 and 9.8‰, respectively. A growth of 33 mm was observed between the injection (December 10th, 2010) and sampling dates (January 16th, 2012) (Fig. 2). The daily growth rate of this individual whisker was estimated to be 0.08mm.d^{-1} . Thus, every 3 mm of whisker would represent the average diet of approximately the last 37 days since it was synthesized.

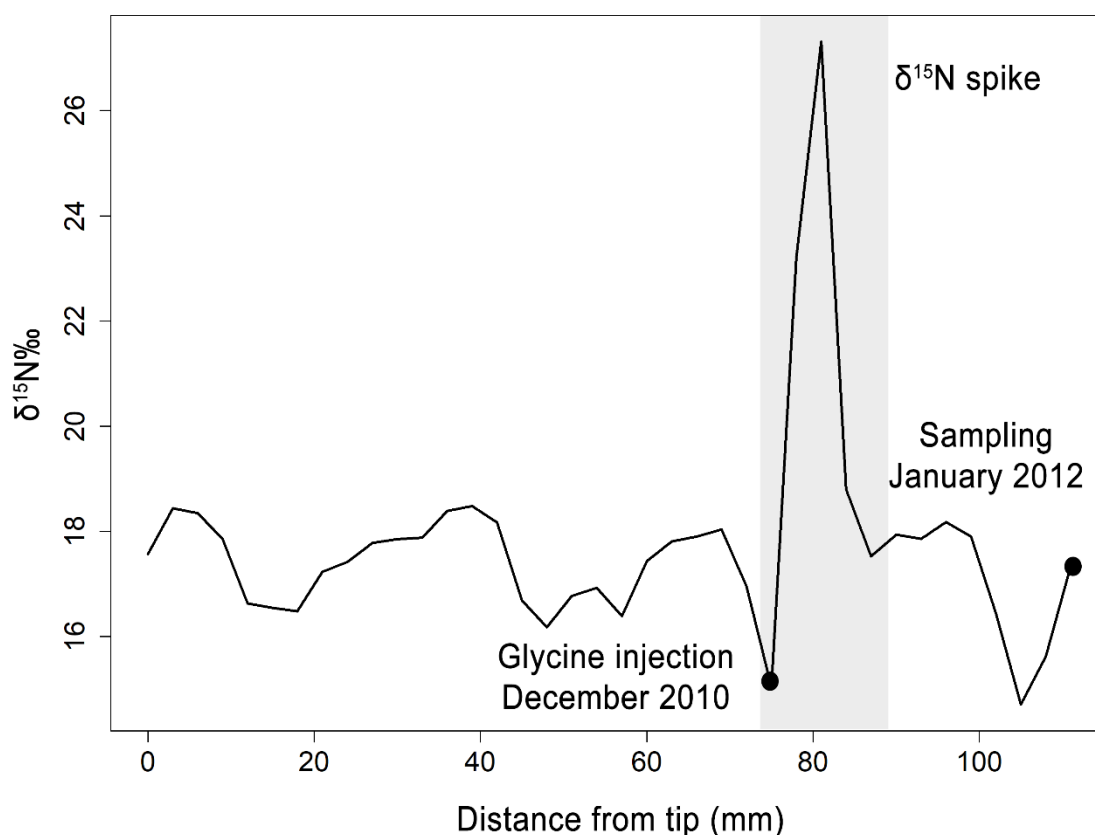


Fig. 2 $\delta^{15}\text{N}$ variation along the whisker of a female South American fur seal. Stable nitrogen isotope spike represents the incorporation of a ^{15}N -enriched Glycine antibiotic into keratin synthesis.

Among the 1001 fragments of whisker, the range of isotopic values was wider in males (14.3 to 22.4‰ for $\delta^{15}\text{N}$, and -13.2 to -17.7‰ for $\delta^{13}\text{C}$) than females (14.1 to 20.9‰ for $\delta^{15}\text{N}$, and -13.9 to -17.2‰ for $\delta^{13}\text{C}$) (see Online Resource 1 for details). Sex was an important factor for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ content (Tables 2 and 3). Females showed significantly lower average values of $\delta^{13}\text{C}$ ($-15.2\text{‰} \pm 0.5$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($17.8 \pm 1.2\text{‰}$) compared to males ($\delta^{13}\text{C} = -14.5 \pm 0.6$, $\delta^{15}\text{N} = 18.9 \pm 1.2\text{‰}$). When considering only Uruguay and Brazil samples, no significant differences between sexes were found for $\delta^{15}\text{N}$ values. Sampling site was not a significant factor affecting isotopic values in any of the models (Table 2).

Table 1 South American fur seals mean ($\pm$ SD) whisker $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (expressed in ‰) for each sex and sampling site. Legend: M = Male, F = Female, BR = southern Brazil, UY = Uruguay, PAT = Patagonia.

Sex	Sampling Site	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Number of whiskers	Number of fragments
M	BR	-14.4 ± 0.5	18.7 ± 1.0	11	204
M	UY	-14.6 ± 0.5	19.1 ± 1.4	13	255
M	PAT	-14.5 ± 0.7	18.2 ± 0.9	5	104
F	BR	-15.1 ± 0.6	17.9 ± 1.4	8	135
F	UY	-15.3 ± 0.5	17.7 ± 1.1	16	303
Total				53	1001

Table 2 Linear Mixed Models results for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ content of South American fur seals whiskers. Estimates and statistical significance of the fixed factors (site: B is Brazil, U is Uruguay, sex –M is males and their interaction) are shown for each variable. The AIC (Akaike's information criterion) and the marginal (R^2 LMM(m)) and conditional (R^2 LMM(c)) coefficients of determination are shown in the last columns.

	Model	Intercept	Site (B)	Site (U)	Sex (M)	Site (U)*sex (M)	AIC	R^2 LMM(m)	R^2 LMM(c)
$\delta^{15}\text{N}$	Sex + site	17.73 (0.00)	0.13 (0.77)	0.22 (0.63)	0.85 (0.002)	-	2645.7	0.10	0.57
	Sex	17.92 (0.00)	-	-	0.81 (0.002)	-	2642.0	0.10	0.57
	Sex + site + sex*site (*)	17.89 (0.00)	-	0.04 (0.91)	0.80 (0.07)	0.08 (0.88)	2426.5	0.10	0.58
$\delta^{13}\text{C}$	Sex + site	-15.01 (0.00)	-0.07 (0.69)	-0.27 (0.11)	0.70 (0.00)	-	1283.1	0.35	0.58
	Sex	-15.21 (0.00)	-	-	0.76 (0.00)	-	1284.4	0.33	0.58
	Sex + site + sex*site (*)	-15.08 (0.00)	-	-0.19 (0.19)	0.71 (0.00)	-0.02 (0.93)	1117.8	0.34	0.58
	Sex (*)	-15.21 (0.00)	-	-	0.73 (0.00)	-	1117.8	0.32	0.58

(*) models with Uruguay and Brazil sites only

Isotopic niche width varied according to sampling site (Table 3). Males sampled in Uruguay had the wider isotopic niche area, while those from Patagonia had the narrowest. Females found in southern Brazil had a wider niche than females from Uruguay. Isotopic niche overlap was higher among females than among males (Table 4, Fig. 3). Among males, the isotopic niche overlap was moderate between individuals from Uruguay and southern Brazil, and from southern Brazil and Patagonia. Males sampled in Uruguay showed a high overlap with females. As for the individual isotopic niches, females were considerably more overlapped in the isotopic space than males (Fig. 4).

Table 3 Isotopic niche metrics of the sampling groups of South American fur seals estimated by SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R). TA stands for total area and SEA_c for standard ellipse area corrected for small sample sizes. Values are presented in $\%^2$. BR = southern Brazil, UY = Uruguay, PAT = Patagonia.

Metric	BR Males	UY Males	PAT Males	BR Females	UY Females
TA	8.0	15.4	7.4	9.1	12.0
SEA_c	1.2	2.0	0.9	1.6	1.2

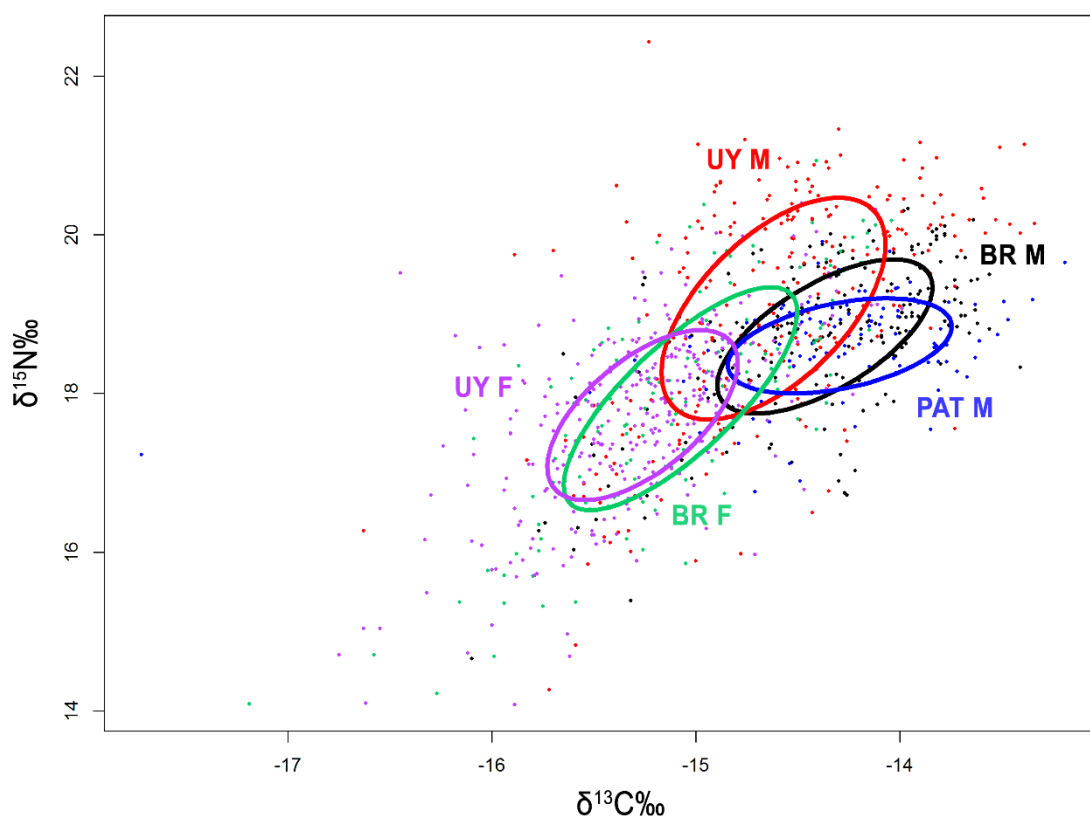


Fig. 3 Bi-plots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of South American fur seal whiskers. Each point represents the isotopic composition of a 3 mm whisker section. Solid lines enclose the standard ellipse areas corrected for small sample sizes (SEA_c), showing the isotopic niche of different groups according to sex and sampling site. BR = southern Brazil, UY = Uruguay, PAT = Patagonia, F = females and M = males.

Table 4 Overlap measures of isotopic niche area (SEA_c) between South American fur seals according to sex and sampling site. SEA_c = standard ellipse area adjusted for small sample sizes, BR = southern Brazil, UY = Uruguay, PAT = Patagonia.

Group 1	Group 2	% of Group 1 area	% of Group 2 area
BR Males	UY Males	58.9	37.1
BR Males	PAT Males	63.0	49.4
BR Males	BR Females	23.9	18.4
BR Males	UY Females	3.2	3.2
UY Males	PAT Males	22.3	27.8
UY Males	BR Females	40.1	48.4
UY Males	UY Females	17.3	27.2
PAT Males	BR Females	11.4	11.2
PAT Males	UY Females	0.6	0.8
BR Females	UY Females	65.2	84.0

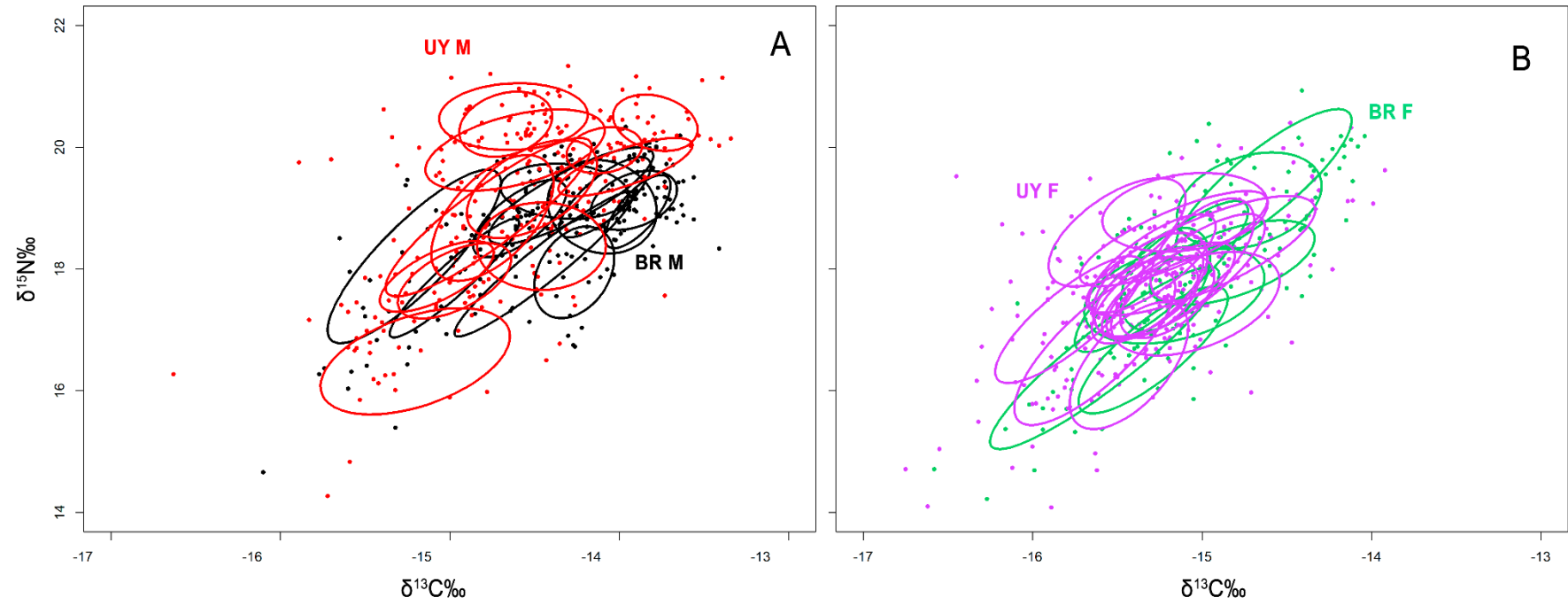


Fig. 4 Bi-plots of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in whiskers of male (M) (Fig. 4A) and female (F) (Fig. 4B) South American fur seals from southern Brazil (BR) and Uruguay (UY). Solid lines enclose the standard ellipse areas corrected for small sample sizes (SEAC), showing the isotopic niche by individual.

Individual isotopic variation in SAFS was always larger for the trophic/spatial ($\delta^{15}\text{N}$) than for the spatial component ($\delta^{13}\text{C}$) of their niche (Table 5). Females had higher WIC/TNW indexes for both $\delta^{13}\text{C}$ (0.71) and $\delta^{15}\text{N}$ (0.53) when compared to males (0.39 and 0.38, respectively). The WIC component accounted for 38.8% and 38.4% of the TNW variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in males, and 70.0 and 53.0% of the TNW of females. The simulations generated through the Monte Carlo bootstrap method showed that all observed WIC/TNW values were significant against the null hypothesis that all individuals are generalists (i.e., WIC/TNW = 1) (Table 5).

Table 5 Isotopic niche breadth, intra and interindividual variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of South American fur seals belonging to the Uruguayan population. TNW (Total Niche Width) results from the sum of WIC (Within Individual Component) and BIC (Between Individual Component). WIC/TNW index spans from zero, when individuals are specialists and use only a small subset of the population niche, to one, when all individuals are generalists.

$\delta^{13}\text{C}$					
	TNW	WIC	BIC	WIC/TNW	P-value
Males	0.31	0.12	0.19	0.39	0.001
Females	0.27	0.19	0.08	0.71	0.001
$\delta^{15}\text{N}$					
Males	1.58	0.61	0.97	0.38	0.001
Females	1.73	0.93	0.80	0.54	0.001

Discussion

In this paper, we assessed the individual variation in resource use considering sex and sampling area of SAFS using whiskers as a longitudinal record of the individuals' foraging history. Our analysis revealed a sexual segregation within the isotopic space and the use of different feeding grounds by males from the Uruguayan colonies, as well as a higher individual specialization in this sex.

Whiskers growth rate estimate

As far as we know, our estimate of whisker growth rate is the first reported derived from direct methods (i.e., glycine) in non-captive animals. This is important because differences such as the metabolic rate, energy expenditure, food intake and nutritional stress between captive and wild pinnipeds (e.g., Rosen 2009) could affect the whisker growth rate. Despite being an estimation based on a single individual, the growth rate provided in the present study (0.08 mm.d^{-1}) is similar to those reported for adult females of the same genus that were estimated following a different rationale ($0.08 \pm 0.02 \text{ mm.d}^{-1}$ for *Arctocephalus gazella* and $0.09 \pm 0.02 \text{ mm.d}^{-1}$ for *A. tropicalis* in Kernaléguen et al. 2012; and $0.09 \pm 0.03 \text{ mm.d}^{-1}$ for *A. pusillus doriferus* in Kernaléguen et al. 2015b). This consistency among studies suggests that the growth rate computed here for whiskers of SAFS females is robust. It also validates growth rate estimations based on annual periodic isotopic oscillations along the whiskers of certain species of pinnipeds, which are related to annual cycles of migration between isotopically distinct habitats and/or switch of prey. Although being obtained through different methods, the female SAFS whisker growth rate calculated in the present study differed from that observed in males of the same species (Vales et al. 2015). However, this was expected as it was also previously reported for other pinnipeds (Kernaléguen et al. 2012; 2015a).

Sexual variation in foraging strategies

In general, isotopic values of male SAFS were more enriched in both ^{13}C and ^{15}N , diverging from females in the isotopic space. This divergent isotopic pattern suggests that males and females are exploiting different resources. When in sympatry, males and females can feed in different areas and on different resources to reduce intraspecific competition (e.g., Stewart 1997; Wolf et al. 2005; Breed et al. 2006). This difference can also be attributed to body mass-related uneven energetic requirements of dimorphic species (Nagy 1987), which is a determinant factor for the development of foraging abilities of these predators.

Given that studies based on scats or stomach contents for the SAFS Atlantic populations are scarce (Naya et al. 2002; Crespo et al. 2007; Oliveira et al. 2008b), sexual differences in diet (e.g., species composition, sizes, biomass) remain unknown. In Uruguay, lactating female SAFS are known to feed mainly on anchovies and squids (Franco-Trecu et al. 2012; 2013), prey characterized by ^{13}C -depleted values when compared to more coastal or demersal prey (Franco-Trecu et al. 2012). The higher $\delta^{13}\text{C}$ values of males could either be related to: (i) a greater contribution of demersal or benthic resources to their diet (Peterson 1999); and/or (ii) the use of distinct feeding grounds, such as the southern Brazilian coast, where potential prey are known to be enriched in ^{13}C (Vales et al. 2014; Drago et al. 2015). The second hypothesis seems to be the

most likely since bone collagen of individuals stranded in southern Brazil showed a minimal isotopic contribution of demersal/benthic prey to their diet (Vales et al. 2014).

The moderate niche overlap found between males and females sampled in Uruguay differs from Franco-Trecu et al. (2014), who found a higher niche overlap between sexes. The larger sample size, including data from Franco-Trecu et al. (2014) used in this study, revealed a considerable niche segregation between sexes in the SAFS from the southwestern Atlantic, as reported by Albernaz et al. (2017).

Regional variation in foraging strategies

The largest isotopic niche width found in males sampled in Uruguay (where the species main breeding sites are located) probably reflects a large variation in habitat and resource use. Considering that during post-breeding dispersal males can move to foraging sites up to 1000 km distant from breeding sites (Crespo et al. 2015; Franco-Trecu 2017), our samples probably include individuals that used distinct feeding areas and/or foraging strategies. The isotopic divergence between individuals sampled in Uruguay and southern Brazil indicates that alternative foraging strategies can exist among SAFS males from the same breeding population (Uruguay), thus corroborating previous studies (Crespo et al. 2015).

A variety of prey item is found in fecal contents of SAFS individuals breeding in Uruguay (Naya et al. 2002; Franco-Trecu et al. 2013), which is corroborated by our SEA_c values. Nevertheless, the generalist feeding habit, previously attributed to the species, is more likely related to inter-individual heterogeneity in the use of different resources and/or feeding areas. Besides pelagic fish and cephalopods, demersal-pelagic and demersal-benthic fish, such as whitemouth croaker (*Micropogonias furnieri*) and striped weakfish (*Cynoscion guatucupa*), have a considerable contribution in biomass to the species' diet in Uruguay (Naya et al. 2002; Franco-Trecu et al. 2013). The $\delta^{15}N$ values are higher in these demersal than in small pelagic fish such as anchovies and squids (Franco-Trecu et al. 2012), which are the bulk of the diet described for the species in north and central Patagonia (Vales et al. 2014; 2015). The lowest SEA_c values found in male individuals from Patagonia may indicate a less diverse diet, according to the niche variation hypothesis, which states that populations with wider niches are more variable than populations with narrower niches (Van Valen 1965). Furthermore, there was a high niche overlap between SAFS males sampled in Patagonia and Brazil. Although there are many SAFS colonies along the Patagonian coast, the increasing number of animals recorded in this area in recent years has been attributed to a possible immigration from Uruguay and Malvinas (Falklands) colonies during the post-reproductive months (Svendsen et al. 2013; Crespo et al. 2015). Since there are no records of individuals from or previously recorded in Patagonia in the Brazilian coast, it seems

more likely that the apparent niche overlap between individuals from southern Brazil and Patagonia is due to the consumption of isotopically similar prey, which deserves further investigation.

While males build their energy reserves for reproduction during the interbreeding period, females may sustain pregnancy and lactation at the same time, which is energetically costly (Franco-Trecu 2017). Lactating females perform short foraging trips around the colony during the first weeks of the pup's life, which becomes longer (3-15 days) as the pup grows (Ponce-de-León 2000; Thompson et al. 2003). Franco-Trecu (2017) has shown that females usually travel up to 500 km from their breeding sites to feed, returning periodically to nurse their offspring. Nursing can last for up to 1 year, though suckling ceases when pups are approximately 8 months old (Ponce-de-León 1984; 2000). The occurrence of SAFS in southern Brazil is high and mainly composed of juvenile and adult males (Prado et al. 2016), although a few adult female individuals are recorded occasionally (EcoMega unpublished data; Müelbert and Oliveira 2006). The rare presence of SAFS females in southern Brazil is probably related to occasional foraging movements, or the displacement of individuals that lost or miscarried their offspring, leaving the colony in search of more productive and distant areas. Indeed, the high isotopic overlap between these females and those sampled at the Uruguayan colony of Isla de Lobos (Table 4) show that dispersal to southern Brazil was occasional, and for this reason, we were not able to detect it isotopically using long time-integrating tissues such as whiskers.

Individual foraging specialization

Throughout its Atlantic geographic range, the SAFS has been reported as a generalist and opportunist species (Naya et al. 2002; Oliveira 2008b; Baylis et al. 2014; Franco-Trecu et al. 2014). The results found on the individual isotopic variability of the Uruguayan population indicate that individuals showed variable degrees of individual specialization while others appear to be generalists. This suggests that individuals adopt different foraging strategies, not only through the choice of their prey but also in relation to the area where they forage. Direct index comparison with other fur seal species is difficult due to their different environments and isotopic baselines. However, sexual differences in WIC/TNW values found for SAFS (0.39 and 0.38 in males and 0.70 and 0.53 for females, for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively) differed from results found in other studies where males exhibited higher $\delta^{13}\text{C}$ indexes than females and similar $\delta^{15}\text{N}$ WIC/TNW values (*A. pusillus doriferus*, Kernaléguen et al. 2015b; 2016).

SAFS females were more generalists on resource and habitat use compared to males, but the values of WIC/TNW observed for $\delta^{15}\text{N}$ suggest that females may also vary in resource or habitat use. More specifically, some of the individuals may be feeding on prey of different trophic

levels from the rest of the population. Drago et al. (2015) reported a great diversity of feeding strategies in females of South American sea lions. Females of *A. tropicalis*, an ecologically similar species to SAFS, had high levels of individual specialization (lower WIC/TNW values) during the interbreeding period, when they switched from central-place foragers, after weaning their pups, and could disperse to distant feeding sites (Kernaléguen et al. 2015a). The latter is probably the case of females that washed ashore in southern Brazil.

While males tend to move between different breeding colonies, females are philopatric to their birth site (Riedman 1990; Fabiani et al. 2003). Individuals in Uruguay and southern Brazil probably have different energetic requirements (lactating vs. non-lactating), which could reflect in different resources consumed. Ecological opportunity (defined as the diversity, distribution, availability and accessibility of resources for its consumers; Araújo et al. 2011; Layman et al. 2012) is the main process involved in individual specialization (Newsome et al. 2015; Robertson et al. 2015). While males can travel long distances in search for food, accessing a greater diversity and quantity of prey and environments, females need to remain near the breeding sites for nursing their pups, limiting their ecological opportunity.

Conclusion

It is widely recognized that individuals from the same population are not ecologically identical, and the use of different feeding strategies in top predators is more common than previously thought. The results presented here suggest that the amplitude of the SAFS population niche is rather related to the individual variation observed mainly in males, and not to a generalist feeding habit itself, as previously thought. Given that this variation can influence the population stability and dynamics (Okuyama 2009; Vindenes et al. 2008), it must be taken into consideration when defining conservation strategies for this species (e.g., management of fisheries that affect the SAFS feeding resources). The high specialization among SAFS male individuals could potentially limit their individual capacity of adaptation to environmental change, or favor generalist individuals, which could, in the future, bring the population to a disruptive selection (Bolnick et al. 2011). It is also worthwhile to emphasize the relevance of both an international management policy, and the scientific collaboration among countries along the southwestern South Atlantic where SAFS occurs, in order to achieve a better understanding of the ecological connectivity between different areas used by the species.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Albernaz TL, Secchi ER, Oliveira LR, Botta S (2017) Ontogenetic and gender-related variation in the isotopic niche within and between three species of fur seals (genus *Arctocephalus*). *Hydrobiologia* 787:123-139
- Araújo MS, Bolnick DI, Layman CA (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecol Lett* 14:948-958
- Araújo MS, Langerhans RB, Giery ST, Layman CA (2014) Ecosystem fragmentation drives increased diet variation in an endemic livebearing fish of the Bahamas. *Ecol Evol* 4:3298-3308
- Barton K (2017) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Batallés LM, Pin O, Lima M (1990) Estudio del crecimiento del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) en Isla de Lobos, Uruguay. *Frente Marit* 7:69-73
- Baylis AM, Arnould JP, Staniland IJ (2014) Diet of South American fur seals at the Falkland Islands. *Mar Mam Sci* 30:1210-1219
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, MacLeod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007-1012
- Beltran RS, Sadou MC, Condit R, Peterson SH, Reichmuth C, Costa DP (2015) Fine-scale whisker growth measurements can reveal temporal foraging patterns from stable isotope signatures. *Mar Ecol Prog Ser* 523:243-253
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM, Svanbäck R (2002) Measuring individual-level resource specialization. *Ecology* 83:2936-2941
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1-28
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Scheriber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 26:183-192
- Braga ES, Chiozzini VC, Berbel GB, Maluf JC, Aguiar VM, Charo M, Eichler BB (2008) Nutrient distributions over the Southwestern South Atlantic continental shelf from Mar del Plata (Argentina) to Itajaí (Brazil): Winter–summer aspects. *Cont Shelf Res* 28:1649-1661

- Breed GA, Bowen WD, McMillan JI, Leonard ML (2006) Sexual segregation of seasonal foraging habitats in a non-migratory marine mammal. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273:2319-2316
- Bryan JE, Larkin PA (1972) Food specialization by individual trout. *J Fish Board Can* 29:1615-1624
- Castro RL, Saporiti F, Vales DG, García NA, Cardona L, Crespo EA (2015) Feeding ecology of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus*: evidence from stable isotopes. *J Mammal* 97:310-320
- Ceia FR, Ramos JA (2015) Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Mar Biol* 162:1923-1938
- 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. *Biol Lett* 5:830-832
- Crawley MJ (2007) *The R book*. Imperial College London at Silwood Park, London
- Crespo EA, Lewis MN, Campagna C, Sánchez RP, Bezzi SI (2007) Mamíferos marinos: pinnípedos y cetáceos. In: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros 5*. Editora Cidade, Buenos Aires, pp 127-150
- Crespo EA, Schiavini A, García NA, Franco-Trecu V, Goodall RNP, Rodríguez D, Morgante JS, Oliveira LR (2015) Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. *Mar Mam Sci* 31:866-890
- de Mahiques MM, Tessler MG, Ciotti AM, da Silveira ICA, Sousa SHDM, Figueira RCL, Tassinari CCG, Furtado VV, Passos RF (2004) Hydrodynamically driven patterns of recent sedimentation in the shelf and upper slope off Southeast Brazil. *Cont Shelf Res* 24:1685-1697
- Di Tullio JC, Gandra TB, Zerbini AN, Secchi ER (2016) Diversity and distribution patterns of cetaceans in the subtropical southwestern Atlantic outer continental shelf and slope. *PloS One* 11:e0155841
- Drago M, Franco-Trecu V, Zenteno L, Szteren D, Crespo EA, Sapriza FR, Oliveira LR, Machado R, Inchausti P, Cardona L (2015) Sexual foraging segregation in South American sea lions increases during the pre-breeding period in the Río de la Plata plume. *Mar Ecol Prog Ser* 525:261-272

- Fabiani A, Hoelzel AR, Galimberti F, Muelbert MM (2003) Long-range paternal gene flow in the southern elephant seal. *Science* 299:676-676
- Franco-Trecu V, Tassino B, Páez E (2010) Comportamiento maternal de *Arctocephalus Australis*, en Isla de Lobos-Uruguay. *Rev Etol* 9:29-40
- Franco-Trecu V, Aurióles-Gamboa D, Arim M, Lima M (2012) Prepartum and postpartum trophic segregation between sympatrically breeding female *Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*. *J Mammal* 93:514-521
- Franco-Trecu V, Drago M, Riet-Sapirza FG, Parnell A, Frau R, Inchausti P (2013) Bias in diet determination: incorporating traditional methods in Bayesian mixing models. *PloS One* 8:e80019
- Franco-Trecu V, Aurióles-Gamboa D, Inchausti P (2014) Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Mar Biol* 161:609-618
- Franco-Trecu V (2017) Ecology and conservation status of the South American fur seal in Uruguay. In: Alava JJ (ed) *Tropical pinnipeds. Bio-ecology, threats and conservation*. CRC Press, Boca Raton
- Garcia CA, Garcia VM (2008) Variability of chlorophyll-a from ocean color images in the La Plata continental shelf region. *Cont Shelf Res* 28:1568-1578
- Gordon AL (1989) Brazil-Malvinas Confluence–1984. *Deep Sea Res Part 1 Oceanogr Res Pap* 36:359-384
- Graham BS, Koch PL, Newsome SD, McMahon KW, Aurióles D (2010) Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP (eds) *Isoscapes – Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer, Netherlands, pp 299-318
- Haimovici M (1998a) Teleósteos demersais e bentônicos. In: Seeliger U, Odebrecht C, Castello JP (eds) *Os ecossistemas costeiro e marinho do extremo sul do Brasil*. Ecoscientia, Rio Grande, pp 143-151
- Handley JM, Connan M, Baylis AM, Brickle P, Pistorius P (2017) Jack of all prey, master of some: Influence of habitat on the feeding ecology of a diving marine predator. *Mar Biol* 164:82
- Hirons AC, Schell DM, St. Aubin DJ (2001) Growth rates of vibrissae of harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Can J Zool* 79:1053-1061

- Hutchinson GE (1957) Cold spring harbor symposium on quantitative biology, concluding remarks 22:415-427
- 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
- Kernaléguen L, Cazelles B, Arnould JP, 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:e32916
- Kernaléguen L, Arnould JP, Guinet C, Cherel Y (2015a) Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and Subantarctic fur seals. *J Anim Ecol* 84:1081-1091
- Kernaléguen L, Cherel Y, Knox TC, Baylis AM, Arnould JP (2015b) Sexual niche segregation and gender-specific individual specialisation in a highly dimorphic marine mammal. *PloS One* 10:e0133018
- Kernaléguen L, Cherel Y, Guinet C, Arnould JPY (2016) Mating success and body condition not related to foraging specializations in male fur seals. *Open Sci* 3:160143
- Kiszka J, Oremus M, Richard P, Poole M, Ridoux V (2010) The use of stable isotope analyses from skin biopsy samples to assess trophic relationships of sympatric delphinids off Moorea (French Polynesia). *J Exp Mar Biol Ecol* 395:48-54
- Kiszka J, Simon-Bouhet B, Martinez L, Pusineri C, Richard P, Ridoux V (2011) Ecological niche segregation within a community of sympatric dolphins around a tropical island. *Mar Ecol Prog Ser* 433:273-288
- Layman CA, Araújo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager LA, Post DM, Bearhop S (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545-562
- Lima M, Páez E (1995) Growth and reproductive patterns in the South American fur seal. *J Mammal* 76:1249-1255
- Lübcker N, Condit R, Beltran RS, de Bruyn PN, Bester MN (2016) Vibrissal growth parameters of southern elephant seals *Mirounga leonina*: obtaining fine-scale, time-based stable isotope data. *Mar Ecol Prog Ser* 559:243-255

- Mancini PL, Bugoni L (2014) Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. *ICES J Mar Sci* 71:2599-2607
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697-714
- Möller Jr OO, Paim PSG, Soares ID (1991) Facteurs et mecanismes de la circulation des eaux dans l'estuaire de la Lagune dos Patos (RS, Brasil). *Bull Inst Geol Bassin Aquitaine* 49:15-21
- Möller Jr OO, Piola AR, Freitas AC, Campos EJD (2008) The effects of river discharge and seasonal winds on the shelf off southeastern South America. *Cont Shelf Res* 28:1607-1624
- Müelbert MMC, Oliveira LR (2006) First records of stranded pregnant female South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in the southern Brazilian coast. *Lat Am J Aquat Mamm* 5:67-68
- Nagy KA (1987) Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol Monogr* 57:111-128
- Naya DE, Arim M, Vargas R (2002) Diet of South American fur seals (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. *Mar Mam Sci* 18:734-745
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429-436
- Newsome SD, Tinker MT, Monson DH, Oftedal OT, Ralls K, Staedler MM, Foger ML, Estes JA (2009) Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology* 90:961-974
- Newsome SD, Tinker MT, Gill VA, Hoyt ZN, Doroff A, Nichol L, Bodkin JL (2015) The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. *Oecologia* 178:45-59
- Odebrecht C, Castello JP (2001) The convergence ecosystem in the Southwest Atlantic. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds) *Coastal marine ecosystems of Latin America*. Springer, Berlin Heidelberg, pp 147-165
- Okuyama T (2008) Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecol Res* 23:665-671

- Oliveira LR (2004) Variação geográfica do lobo-marinho sul-americano, *Arctocephalus australis* (Zimmerman, 1783), com base em dados morfológicos e moleculares. Thesis, Universidade de São Paulo
- Oliveira LR, Hoffman JI, Hingst-Zaher E, Majluf P, Muelbert MM, Morgante JS, Amos W (2008a) Morphological and genetic evidence for two evolutionarily significant units (ESUs) in the South American fur seal, *Arctocephalus australis*. *Conserv Genet* 9:1451-1466
- Oliveira LD, Ott PH, Malabarba LR (2008b) Ecologia alimentar dos pinípedes do Sul do Brasil e uma avaliação de suas interações com atividades pesqueiras. In: Reis NR, Peracchi AL, Santos GASD (eds) *Ecologia de Mamíferos*. Technical Books, Londrina, pp 97-116
- Páez E (2006) Situación de la administración del recurso lobos y leones marinos en Uruguay. In: Menafría R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D (eds) *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre. Sociedad Uruguaya para la Conservación de la naturaleza. Montevideo, pp 577–583
- Pajuelo M, Bjørndal KA, Arendt MD, Foley AM, Schroeder BA, Witherington BE, Bolten AB (2016) Long-term resource use and foraging specialization in male loggerhead turtles. *Mar Biol* 163:235
- Parnell AC, Phillips DL, Bearhop S, Semmens BX, Ward EJ, Moore JW, Jackson AL, Grey J, Kelly DJ, Inger R (2013) Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24:387-399
- Peterson BJ (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta Oecologica* 20:479-487
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Linear mixed-effects models: basic concepts and examples. In: *Mixed-effects models in S and S-Plus*. Springer-Verlag, New York, pp 3-56
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2017) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131, <URL:<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>
- Piola AR, Matano RP (2001) Brazil and Falklands (Malvinas) currents. In: Steele JH, Thorpe SA, Turekian KK (eds) *Ocean currents: a derivative of the encyclopedia of ocean sciences*. Academic Press, San Diego, pp 35-43
- Piola AR, Matano RP, Palma ED, Möller OO, Campos EJ (2005) The influence of the Plata River discharge on the western South Atlantic shelf. *Geophys Res Lett* 32:L01603

- Ponce-de-León A (1984) Lactancia y composición cuantitativa de la leche del lobo fino sudamericano *Arctocephalus australis* (Zimmerman, 1783). ILPE: Industria Lobera y Pesquera del Estado, Montevideo, Uruguay. Anales 1:43-58
- Ponce-de-León A (2000) Taxonomía, sistemática y sinopses de la biología y ecología de los pinipideos de Uruguay. In: Instituto Nacional de Pesca (INAPE), Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP) (eds) Sinopsis de la biología y ecología de las poblaciones de lobos finos y leones marinos de Uruguay. Pautas para su manejo y administración. Montevideo, pp 9-28
- Prado JH, Mattos PH, Silva KG, Secchi ER (2016) Long-term seasonal and interannual patterns of marine mammal strandings in subtropical Western South Atlantic. PloS One 11:e0146339
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rea LD, Christ AM, Hayden AB, Stegall VK, Farley SD, Stricker CA, Mellish J, Maniscalco JM, Waite JN, Burkanov VN, Pitcher KW (2015) Age-specific vibrissae growth rates: A tool for determining the timing of ecologically important events in Steller sea lions. Marine Mammal Science 31:1213-1233
- Riedman M (1990) The pinnipeds: seals, sea lions, and walruses (No. 12). University of California Press, Berkeley
- Robertson A, McDonald RA, Delahay RJ, Kelly SD, Bearhop S (2015) Resource availability affects individual niche variation and its consequences in group-living European badgers *Meles meles*. Oecologia 178:31-43
- Rosen DA (2009) Steller sea lions *Eumetopias jubatus* and nutritional stress: evidence from captive studies. Mammal Rev 39:284-306
- Rossmann S, Berens McCabe E, Barros NB, Gandhi H, Ostrom PH, Stricker CA, Wells RS (2015) Foraging habits in a generalist predator: Sex and age influence habitat selection and resource use among bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) Mar Mam Sci 31:155-168
- Roughgarden J (1974) Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. Am Nat 108:429-442
- Sidorovich VE, MacDonald DW, Pikulik MM, Kruuk H (2001) Individual feeding specialization in the European mink, *Mustela lutreola* and the American mink, *M. vison* in north-eastern Belarus. Folia Zool 50:27-42

- Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton
- Stewart BS (1997) Ontogeny of differential migration and sexual segregation in northern elephant seals. *J Mammal* 78:1101-1116
- Svendsen GM, Dans SL, González RA, Romero MA, Crespo EA (2013) Occurrence of South American fur seals *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina/Presencia del lobo marino de dos pelos *Arctocephalus australis* en el golfo San Matías, Patagonia, Argentina. *Lat Am J Aquat Mamm* 41:576-583
- Syväranta J, Lensu A, Marjomäki TJ, Oksanen S, Jones RI (2013) An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse areas for assessing population niche widths from stable isotope data. *PloS One* 8:e56094
- Thompson D, Moss SE, Lovell P (2003) Foraging behaviour of South American fur seals *Arctocephalus australis*: extracting fine scale foraging behaviour from satellite tracks. *Mar Ecol Prog Ser* 260:285-296
- Vales DG, Saporiti F, Cardona L, De Oliveira LR, Dos Santos RA, Secchi ER, Aguilar A, Crespo EA (2014) Intensive fishing has not forced dietary change in the South American fur seal *Arctophoca* (= *Arctocephalus*) *australis* off Río de la Plata and adjoining areas. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 24:745-759
- Vales DG, Cardona L, García NA, Zenteno L, Crespo EA (2015) Ontogenetic dietary changes in male South American fur seals *Arctocephalus australis* in Patagonia. *Mar Ecol Prog Ser* 525:245-260
- Van Valen L (1965) Morphological variation and width of ecological niche. *Am Nat* 99:377-390
- Vander Zanden HB, Bjørndal KA, Bolten AB (2013) Temporal consistency and individual specialization in resource use by green turtles in successive life stages. *Oecol* 173:767-777
- Vaz-Ferreira R (1982) *Arctocephalus australis* (Zimmermann) South American fur seal. In: *FAO Mammals in the Seas IV*. Rome, pp 497-508
- Vélez-Rubio GM, Cardona L, López-Mendilaharsu M, Souza GM, Carranza A, González-Paredes D, Tomás J (2016) Ontogenetic dietary changes of green turtles (*Chelonia mydas*) in the temperate southwestern Atlantic. *Mar Biol* 163:57
- Vindenes Y, Engen S, Saether BE (2008) Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *Am Nat* 171:455-467

- Wolf JBW, Kauermann G, Trillmich F (2005) Males in the shade: habitat use and sexual segregation in the Galápagos sea lion (*Zalophus californianus wollebaeki*). Behav Ecol Sociobiol 59:293-302
- Zaccarelli N, Bolnick DI, Mancinelli G (2013) RInSp: an r package for the analysis of individual specialization in resource use. Methods Ecol Evol 4:1018-1023
- Zeppelin TK, Orr AJ (2010) Stable isotope and scat analyses indicate diet and habitat partitioning in northern fur seals *Callorhinus ursinus* across the eastern Pacific. Mar Ecol Prog Ser 409:241-253

Electronic Supplementary Material for

Individual foraging specialization and sexual niche segregation in South American fur seals

Renan C. Lima^{1,2*}, Valentina Franco-Trecu³, Damián G. Vales⁴, Pablo Inchausti⁵, Eduardo R. Secchi¹, Silvina Botta¹

* Corresponding author: renancdl@gmail.com

+55 (53) 32336537

¹Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Avenida Itália Km. 8, Rio Grande, Brazil

²Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Biológica, Universidade Federal do Rio Grande, Avenida Itália Km. 8, Rio Grande, Brazil

³Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400, Montevideo, Uruguay

⁴Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CESIMAR–CCT CONICET–CENPAT), Blvd. Brown 2915, 9120 Puerto Madryn, Argentina

⁵ Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República, Tacuarembó 20000, Maldonado, Uruguay

Content of this file

Online Resource 1

Online Resource 1

South American fur seals (*Arctocephalus australis*) mean ($\pm$ SD) whisker $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ content (expressed in ‰). Sex, sampling site, year, size, number of sub-samples and estimated age based on growth-rate estimatives are indicated for each individual whisker.

Code	Sex	Mean $\delta^{13}\text{C}$	Mean $\delta^{15}\text{N}$	Sampling site	Year of sampling	Sampling season	Whisker size (mm)	Number of sub-samples	Whisker estimated age (year)
Aa8945	M	-13.9 $\pm$ 0.2	19.1 $\pm$ 0.5	S Brazil	2007	Winter	104.5	17	2.2
Aa8988	M	-14.2 $\pm$ 0.2	17.9 $\pm$ 0.7	S Brazil	2007	Winter	150	19	3.2
Aa10151	M	-14.1 $\pm$ 0.3	19.2 $\pm$ 0.6	S Brazil	2009	Winter	174	28	3.7
Aa10263	M	-14.3 $\pm$ 0.5	19.2 $\pm$ 0.8	S Brazil	2009	Spring	109	19	2.3
Aa10901	M	-14.0 $\pm$ 0.2	18.9 $\pm$ 0.6	S Brazil	2010	Fall	90	15	1.9
Aa10974	M	-14.1 $\pm$ 0.3	19.0 $\pm$ 0.8	S Brazil	2010	Winter	102	17	2.1
Aa14127	M	-15.2 $\pm$ 0.5	18.2 $\pm$ 1.4	S Brazil	2013	Winter	128	17	2.7
Aa14439	M	-14.3 $\pm$ 0.4	19.3 $\pm$ 0.4	S Brazil	2014	Summer	124	20	2.6
Aa15572	M	-14.4 $\pm$ 0.5	18.1 $\pm$ 1.2	S Brazil	2016	Fall	99	14	2.1
Aa15747	M	-15.0 $\pm$ 0.4	17.8 $\pm$ 1.0	S Brazil	2016	Spring	127	21	2.7
Aa15755	M	-14.6 $\pm$ 0.3	18.8 $\pm$ 0.6	S Brazil	2016	Spring	100	17	2.1
S Brazil Males		-14.4 $\pm$ 0.5	18.7 $\pm$ 1.0					204	
Aam4	M	-13.8 $\pm$ 0.2	20.4 $\pm$ 0.5	Uruguay	2005	Summer	99	14	2.1
Aam5	M	-13.9 $\pm$ 0.4	19.7 $\pm$ 0.5	Uruguay	2005	Summer	100	17	2.1
Aam6	M	-14.5 $\pm$ 0.4	19.3 $\pm$ 0.8	Uruguay	2007	Summer	189	32	4
Aam7	M	-14.6 $\pm$ 0.5	19.9 $\pm$ 0.7	Uruguay	2007	Summer	185	23	3.9
Aam8	M	-14.7 $\pm$ 0.4	18.8 $\pm$ 1.0	Uruguay	2006	Winter	83	14	1.7
Aam9	M	-14.8 $\pm$ 0.6	18.8 $\pm$ 1.3	Uruguay	2006	Winter	96	14	2
Aam10	M	-14.7 $\pm$ 0.3	20.4 $\pm$ 0.5	Uruguay	2011	Spring	152	24	3.2
Aam11	M	-14.1 $\pm$ 0.2	19.9 $\pm$ 0.4	Uruguay	2006	Summer	68	11	1.4

Aam12	M	-14.6 ± 0.4	20.5 ± 0.5	Uruguay	2007	Summer	138	22	2.9
Aam17	M	-14.5 ± 0.4	18.4 ± 0.7	Uruguay	2009	Spring	145	19	3.1
Aam1	M	-15.1 ± 0.3	17.9 ± 0.6	Uruguay	2009	Spring	78	19	1.6
Aam2	M	-15.2 ± 0.6	16.5 ± 0.9	Uruguay	2009	Spring	123	22	2.6
Aam3	M	-15.0 ± 0.3	17.8 ± 0.6	Uruguay	2009	Spring	145	24	3.1
Uruguay Males		-14.6 ± 0.5	19.1 ± 1.4						255
Aa58	M	-14.7 ± 0.3	18.4 ± 0.5	Patagonia	2007	Spring	108	18	2.3
Aa81	M	-13.9 ± 0.5	18.5 ± 0.7	Patagonia	2011	Fall	129	22	2.7
Aa84	M	-14.4 ± 0.4	18.7 ± 0.5	Patagonia	2011	Winter	141	24	3
Aa85	M	-14.2 ± 0.2	18.9 ± 0.5	Patagonia	2011	Winter	132	22	2.8
Aa86	M	-14.3 ± 0.9	18.4 ± 0.5	Patagonia	2011	Winter	108	18	2.3
Patagonia Males		-14.5 ± 0.7	18.2 ± 0.9						104
Aa9537	F	-15.1 ± 0.5	17.6 ± 0.8	S Brazil	2008	Fall	133	18	4.6
Aa9538	F	-14.8 ± 0.5	18.1 ± 0.7	S Brazil	2008	Fall	112	16	3.8
Aa9622	F	-14.7 ± 0.4	19.1 ± 0.8	S Brazil	2008	Winter	128	17	4.4
Aa10900	F	-14.6 ± 0.5	19.4 ± 1.2	S Brazil	2010	Fall	124	19	4.2
Aa10973	F	-15.2 ± 0.5	17.9 ± 1.2	S Brazil	2010	Winter	118	15	4
Aa14106	F	-15.2 ± 0.2	17.8 ± 0.8	S Brazil	2013	Fall	131	19	4.5
Aa14402	F	-15.6 ± 0.7	16.5 ± 1.5	S Brazil	2013	Spring	115	18	3.9
Aa15620	F	-15.3 ± 0.4	16.7 ± 1.0	S Brazil	2016	Winter	112	13	3.8
S Brazil Females		-15.1 ± 0.6	17.9 ± 1.4						135
Aa156	F	-15.8 ± 0.4	17.7 ± 2.6	Uruguay	2012	Summer	128	18	4.4
Aa159	F	-15.1 ± 0.5	18.9 ± 0.6	Uruguay	2012	Summer	105	17	3.6
Aa181	F	-15.3 ± 0.3	17.6 ± 0.8	Uruguay	2011	Spring	132	20	4.5
Aa182	F	-15.3 ± 0.3	17.7 ± 0.8	Uruguay	2011	Spring	117	15	4
Aa184	F	-15.0 ± 0.3	18.3 ± 0.8	Uruguay	2011	Spring	124	21	4.2

Aa185	F	-15.5 ± 0.4	18.6 ± 0.9	Uruguay	2011	Spring	129	16	4.4
Aa186	F	-15.2 ± 0.5	18.5 ± 0.8	Uruguay	2011	Spring	119	17	4.1
Aa187	F	-15.3 ± 0.3	17.5 ± 0.7	Uruguay	2011	Spring	126	17	4.3
Aa188	F	-15.0 ± 0.7	18.2 ± 1.0	Uruguay	2011	Spring	160	22	5.5
Aa189	F	-15.1 ± 0.5	17.9 ± 1.0	Uruguay	2011	Spring	121	18	4.1
Aa190	F	-15.3 ± 0.4	18.1 ± 0.8	Uruguay	2011	Spring	119	18	4.1
Aah9	F	-15.2 ± 0.4	17.6 ± 0.8	Uruguay	2009	Spring	164	22	5.6
Aah10	F	-15.6 ± 0.5	16.7 ± 1.3	Uruguay	2009	Spring	96	18	3.3
Aah11	F	-15.2 ± 0.3	17.5 ± 0.7	Uruguay	2009	Spring	124	23	4.2
Aah13	F	-15.0 ± 0.5	17.4 ± 0.8	Uruguay	2009	Spring	133	20	4.6
Aah14	F	-15.4 ± 0.3	16.4 ± 1.0	Uruguay	2009	Spring	135	21	4.6
Uruguay Females		-15.2 ± 0.5	17.7 ± 1.1					303	