



Naturalis

Repositorio Institucional

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Efectos de oscilaciones climáticas sobre el crecimiento de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en aguas subantárticas

Dellabianca, Natalia Andrea

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Lima Arce, Mauricio

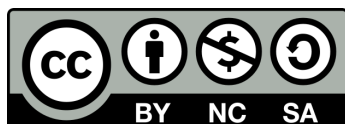
Co-dirección: Pousa, Jorge Lorenzo

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

2011

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120229001198>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

Efectos de oscilaciones climáticas sobre el crecimiento de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en aguas subantárticas

Natalia Andrea Dellabianca



Director: Dr. **Mauricio Lima Arce**
Codirector: Dr. **Jorge Lorenzo Pousa**



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

2010

*A Mari y a Beto,
mis padres, mi apoyo, mis guías...*

A Mauricio y Jorge por aceptar dirigirme en esta tesis a la distancia, por la confianza, la paciencia y la buena predisposición para contestar TODAS mis consultas.

A Natalie Goodall por confiar en mí desde el comienzo, por todo lo que aprendí y aprendo a su lado, por todo su cariño y por darme la oportunidad de realizar el doctorado con mamíferos marinos en el fin del mundo, en el principio de todo...

A Aleta Hohn por la calidez con la que me recibió en el National Marine Fisheries Service del NOAA en Beaufort, Carolina del Norte, por enseñarme “la ciencia y el arte” de estimar la edad en delfines, por contestar amablemente las interminables consultas por mails y por sus valiosos aportes para mejorar este estudio.

A Adrian Schiavini por haber propuesto el tema de tesis y por su ayuda con los primeros cortes histológicos.

A los pasantes y voluntarios del Museo Acatashún que me ayudaron en la recolección del material dentario, en especial a Ester Millán Jiménez, Silvana Finocchiaro, Sol Bayer, Iris Cáceres-Sáez, Ignacio Bruno, Lucia Sanabria Ramírez, Jesica Tabke y Daniela del Castillo.

A la gente del NOAA en Beaufort, Carolina del Norte, en especial a John Hackney por la generosidad de hospedarme en su casa, a Shuana Ertolacci por enseñarme a preparar secciones de dientes de toninas overas de “buena calidad”, a Liz, Sara, Emma, Barbie, Larisa, Gretchen, Lisa, Anne, Pat, April, Brett y Brooke, a todos ellos, por hacerme sentir “en casa” durante mi estadía allí.

A Sergio Stay y Ariel Farías por ayudarme con el análisis de los datos durante mi estadía en Santiago de Chile.

A Walter Svagelj por su buena predisposición para responder mis consultas estadísticas.

A Guillermo Martínez Pastur y Vanesa Lencinas por permitirme el acceso al instrumental óptico de su laboratorio durante las primeras etapas del presente trabajo.

A Jorge Calvo, Elba Morriconi, Daniel Fernández y todo el laboratorio de Ecofisiología de CADIC (“los Calvo”): Clau, Sonis, Mari, Eli, Euge, Andre, Fabi, Santi, Dani y Ari. Por su ayuda con las tinciones y con el micrótopo, por permitirme el acceso al instrumental óptico durante muuuchos (demasiados?) días y principalmente por abrirme las puertas de su laboratorio y hacerme sentir parte del mismo.

A Lu, Lida, Iris y Moni por compartir la pasión de estudiar los mamíferos marinos del-fin del mundo.

A Em, Paulet, Lida, Guada, Sarín, Clau B, Clau D, Lali, Guillermi, Lu, Andre, Ro, el Decano, Gaby, Mary, Verito y Sil por las charlas, revisiones y comentarios constructivos sobre la tesis.

A Maury por el mapa del área de estudio, a Lu por la foto de la caratula de introducción, a Carlos Olavarria por las fotos de las toninas overas de la introducción y la caratula de discusiones, a Guada, Sarín, Fer, Clau y Nico por ayudarme con las figuras.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el otorgamiento de la Beca Doctoral con la cual se realizó esta tesis.

A las organizaciones que apoyaron este estudio, financiando el material de laboratorio, las salidas de campo y los viajes a Estados Unidos y Santiago de Chile: Fundación R. Natalie P. Goodall, The Committee for Research and Exploration of the National Geographic Society (CRE), Total Austral, Marianne and Benno Lüthi Foundation, Cetacean Society Internacional (CSI), Conservation, Research and Education Oportunities (CREO).

A la casa A con sus habitantes permanentes y transitorios por hacer de esa casa mi hogar durante mucho tiempo y a las demás viviendas del barrio CADIC por formar entre todos tan “bonita vecindad”, por ser tan buenos vecinos pero principalmente por ser excelentes amigos.

A quienes formaron parte del laboratorio 67 por el aguante, por todo lo que hemos compartido durante 4 años y porque por suerte todavía nos reímos...

A mis amigos: los de Rojas, los de La Plata, los de Baires, los de Madryn, los de España y y los de Ushuaia por haber estado y por darme la seguridad de saber que van a seguir estando...

A mi Familia, por alentarme a perseguir mis sueños aunque eso signifique vivir a miles de kilómetros (quizás por eso), por su apoyo incondicional, por hacerme lo que soy (con las implicancias que pueda traer) y por darme la tranquilidad de que pase lo que pase Familia es Familia.

A Nalita, el único ser vivo que aguantó TODOS mis estados de ánimo durante la escritura de la tesis, por su leal compañía y por sacarme de la rutina para llevarla de paseo.

ÍNDICE

DEDICATORIA

AGRADECIMIENTOS	i
ÍNDICE	iii
LISTA DE FIGURAS.....	vi
LISTA DE TABLAS	ix
RESUMEN.....	x
ABSTRACT	xi

INTRODUCCIÓN

PATRONES DE VARIABILIDAD CLIMATICA DE GRAN ESCALA Y PROCESOS ECOLÓGICOS.....	1
ESTRUCTURAS DE REGISTRO	9
<i>Estimación de la edad</i>	12
<i>Registro de eventos de vida</i>	13
<i>Crecimiento</i>	14
OBJETIVOS	16

METODOLOGÍA

ÁREA DE ESTUDIO.....	17
MATERIAL DE ESTUDIO.....	19
<i>Material dentario</i>	19
<i>Obtención de las muestras</i>	20
<i>Preparación de las secciones histológicas</i>	21
<i>Patrón de crecimiento</i>	23

<i>Edad</i>	25
<i>Identificación de las anomalías</i>	27
<i>Crecimiento</i>	27
VARIABLES CLIMÁTICAS	28
ANÁLISIS DE DATOS	28
<i>Patrón de crecimiento</i>	28
<i>Edad</i>	29
<i>Variables climáticas</i>	29
<i>Anomalías y Clima</i>	29
Presencia de anomalías y variables climáticas	29
Proporción de anomalías y variables climáticas	33
<i>Crecimiento</i>	34

RESULTADOS

PATRÓN DE CRECIMIENTO	35
<i>Grupos de capas de crecimiento en dentina</i>	35
<i>Medidas de los GCCs</i>	37
EDAD	38
ANOMALÍAS DENTARIAS	40
<i>Identificación de Anomalías</i>	40
Capas accesorias	40
Dentina anómala	42
Otras anomalías	44

<i>Anomalías y Clima</i>	46
Variables Climáticas	46
Presencia de anomalías y variables climáticas	48
Proporción de anomalías y variables climáticas.....	50
CRECIMIENTO	53
DISCUSIÓN	
PATRÓN DE CRECIMIENTO	55
EDAD	57
ANOMALÍAS DENTARIAS	59
CRECIMIENTO	63
CONCLUSIONES	65
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67

LISTA DE FIGURAS

INTRODUCCIÓN

Figura 1. Ejemplares de toninas overas, *Cephalorhynchus commersonii*. Foto: Carlos Olavarria.....6

Figura 2. Partes de un diente de odontoceto. Extraído de Perrin & Myrick 1980.....11

METODOLOGÍA

Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio.....18

Figura 4. Museo Acatashún de Aves y Mamíferos Marinos Australes, Ea. Harberton, Tierra del Fuego.....19

Figura 5. A). Cráneo de tonina overa mostrando la porción de la hemimandíbula de donde se extrajeron los dientes. B). Diente de tonina overa extraído de la porción central de la mandíbula.....20

Figura 6. A) Vista dorsal del micrótopo de congelamiento con un diente de tonina overa en la platina. B) Vista dorsal de la cuchilla y la platina con mayor detalle mostrando un diente ubicado en la orientación bucal-lingual. C) Dientes de tonina overa con uno y dos planos de curvatura.....22

Figura 7. Localización de las medidas del ancho de los grupos de capas de crecimiento tomadas en secciones de buena calidad de dientes de tonina overa a 40x de aumento.....24

Figura 8. A) Detalle (100x) de una sección no central (off-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 6 años de edad con el ultimo grupo de capas de crecimiento completo. B) Detalle (100x) de una sección central (on-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de más de 6 años de edad con el último grupo de capa de crecimiento incompleto.....26

RESULTADOS

Figura 9. Patrón típico de depósito de dentina en tonina overa. Sección central (on-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 6 años de edad a 40x y 100x de aumento.....	36
Figura 10. Frecuencia de distribución de edad de toninas overas varadas en Tierra del Fuego desde 1977 hasta 2008.....	40
Figura 11. Sección de la porción central (on-center) del diente de un espécimen hembra de tonina overa de un año de edad mostrando una línea accesoria prominente.....	41
Figura 12. Diente anómalo con líneas accesorias de bordes irregulares y apariencia “hipomineralizada” en una sección obtenida fuera del centro (off-center) de un espécimen macho de tonina overa de 7 años de edad a 40x y 60x de aumento.....	42
Figura 13. Porcentaje de anomalías en cada grupo de capas de crecimiento en relación con el número de especímenes totales para cada edad.....	43
Figura 14. Reabsorción en dentina (flechas negras) y alteraciones en cemento (flechas blancas) en secciones de dientes de especímenes de toninas overas.....	44
Figura 15. Sección no central (off-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 14 años de edad con numerosas piedras pulpaes.....	45
Figura 16. Valores del índice del Modo Anular del Sur para el período comprendido entre 1957 y 2007.....	47
Figura 17. Valores del índice de la Oscilación del Sur para el período comprendido entre 1951 y 2007.....	47
Figura 18. Valores de la Temperatura media anual y las temperaturas medias estacionales para el período comprendido entre 1950 y 2005.....	48

Figura 19. Proporción de anomalías (en relación al número de especímenes) por año en el periodo comprendido entre 1976-2001.....	50
Figura 20. A) Longitud total en función de la edad en toninas overas que presentaban el patrón típico de depósito de dentina en todos sus grupos de capas de crecimiento..	54
Figura 20. B) Longitud total en función de la edad en toninas overas que presentaban uno o más grupos de capas de crecimiento anómalos.....	54

LISTA DE TABLAS

METODOLOGÍA

Tabla 1. Datos de las variables utilizadas para realizar el modelo lineal generalizado mixto utilizando el índice del Modo Anular del Sur como efecto fijo.....32

Tabla 2. Parte de la matriz de datos utilizada para calcular la proporción de grupos de capas de crecimiento anómalos depositados por año.....33

RESULTADOS

Tabla 3. Medidas del ancho de los 3 primeros grupos de capas de crecimiento obtenidas para machos y hembras de toninas overas.....37

Tabla 4. Medidas del ancho de los grupos de capas de crecimiento típicos y anómalos.....38

Tabla 5. Intervalos y promedios de edad de especímenes de toninas overas de Tierra del Fuego.....39

Tabla 6. Valores de las correlaciones entre las variables climáticas.....46

Tabla 7. Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos construidos para evaluar la relación entre la presencia de anomalías dentarias y las variables climáticas.....49-50

Tabla 8. Resultados de los modelos lineales generalizados construidos para evaluar la relación entre la proporción de anomalías dentarias y las variables climáticas.....51-52

Tabla 9. Parámetros del modelo de crecimiento de Gompertz desarrollado para las toninas overas de Tierra del Fuego que presentaban el patrón típico de depósito de dentina en todos sus grupos de capas de crecimiento y para aquellas que presentan uno o más grupos de capas de crecimiento anómalos en el mismo.....53

Efectos de oscilaciones climáticas sobre el crecimiento de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en aguas subantárticas

RESUMEN

Los efectos de la variabilidad climática sobre las poblaciones en los ambientes marinos se producen principalmente a través de los niveles tróficos inferiores. Los mamíferos marinos, como predadores tope, son indirectamente afectados por estas fluctuaciones presentando variaciones en su supervivencia, crecimiento y reproducción.

El objetivo principal del presente trabajo fue determinar el efecto del clima sobre el crecimiento de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en aguas subantárticas. Para ello, se evaluó el depósito de dentina anómala en diferentes años calendarios desde 1960 hasta 2005 y se lo relacionó con eventos del Modo Anular del Sur (MAS); El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) y con los valores de las temperaturas medias anuales y estacionales. Posteriormente se compararon los parámetros de crecimiento entre animales que presentaban un patrón normal de depósito de dentina y aquellos que presentaban dentina anómala. La presencia de dentina anómala se relacionó con el MAS, aumentando su frecuencia con los valores negativos del mismo. No se encontraron asociaciones entre las anomalías dentarias, el ENOS y las temperaturas medias anuales y estacionales. No hubo diferencias significativas en los parámetros de crecimiento entre los animales que presentaban anomalías dentarias y los que presentaban el patrón de depósito normal. Sin embargo, la tasa de crecimiento fue menor en los primeros, sugiriendo que las anomalías dentarias podrían estar reflejando un retraso en el crecimiento individual de las toninas overas de Tierra del Fuego.

Palabras claves: Tonina overa, ENOS, MAS, temperaturas medias, anomalías dentarias, crecimiento.

Effects of climate oscillations on the growth of Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii*, in subantarctic waters

ABSTRACT

Effects of climate oscillations on populations of marine environments are produced mainly through the lower trophic levels. Marine mammals, as top predators, are affected indirectly by these fluctuations, showing variations in their survival, growth and reproduction.

The main objective of this study was to determine climate effects on the growth of Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii* in subantarctic waters. For this, the relative deposition of anomalous dentine was determined in different calendar years from 1960 to 2005 and related to the Southern Annular Mode (SAM) and El Niño Southern Oscillation (ENSO) events, and to mean annual and seasonal temperatures. Growth parameters between animals with a normal dentine deposition patterns and those with an anomalous dentine pattern were then compared. The presence of anomalous dentine was related to the SAM, increasing its frequency with negative values of the SAM. No relationship was found among dentinal anomalies, the ENSO and mean annual and seasonal temperatures. There were no significant differences in growth parameters between animals with dentinal anomalies and those with a normal deposition pattern. However, growth rate was lower in the first ones, suggesting that dentinal anomalies could be showing a delay in individual growth of Commerson's dolphins from Tierra del Fuego.

Keys words: Commerson's dolphin, ENSO, SAM, mean temperatures, teeth anomalies, growth.

INTRODUCCIÓN



PATRONES DE VARIABILIDAD CLIMÁTICA DE GRAN ESCALA Y PROCESOS ECOLOGICOS

La influencia que el clima ejerce sobre los procesos ecológicos ha sido tenida en cuenta por los ecólogos desde hace mucho tiempo, pero solo las variables ambientales locales habían sido consideradas. En los últimos años, como consecuencia de los cambios que se produjeron en el clima mundial, se ha puesto mayor atención en los patrones de variabilidad climática con marcado impacto ecológico a escalas interanuales y de mayor duración como El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) y la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, por sus siglas en ingles), entre otros (Stenseth *et al.* 2002, Walther *et al.* 2002). La adición de éstos a los estudios ecológicos brinda un marco empírico más amplio, considerando la naturaleza holística del sistema en estudio y no solo las condiciones locales.

Los efectos producidos por el cambio de las condiciones climáticas sobre las poblaciones naturales son variados y pueden operar directamente afectando la fisiología y fenología de sus organismos o indirectamente modificando la abundancia, la fenología y el comportamiento de sus presas, predadores y competidores (Stenseth *et al.* 2002, Walther *et al.* 2002, Lima *et al.* 2002a, Forcada *et al.* 2006). En algunas ocasiones, el clima afecta de manera directa e indirecta a la misma población (Lima *et al.* 2002b).

La influencia de los patrones de variabilidad climática de gran escala ha sido reportada para los distintos niveles de organización en ambientes terrestres y marinos de diferentes regiones mundiales (Holgrem *et al.* 2001, Cianelli *et al.* 2004, Trathan *et al.* 2007).

En el hemisferio norte la mayor duración de la estación de crecimiento de varias especies de plantas terrestres se relacionó con temperaturas más cálidas en invierno y primavera, las cuales a su vez se asociaron a valores positivos del NAO (Ottersen *et al.* 2001).

Forchhammer *et al.* (1998) observaron que aves y anfibios europeos se reproducían cada vez más temprano en la temporada desde la década del 70s coincidiendo con la tendencia hacia valores más positivos del NAO desde 1970 hasta 1994. Estos autores también notaron que varias especies mostraban además, variaciones interanuales en su fenología reproductiva según las fluctuaciones del NAO a lo largo de esa tendencia. En relación a la variabilidad climática asociada con el NAO, también se observaron variaciones en el crecimiento, desarrollo, fecundidad y tendencias demográficas de distintas poblaciones de herbívoros en diferentes ecosistemas terrestres de América del Norte y la región norte de Europa (Post & Stenseth 1999).

Otro efecto ecológico producido por las fluctuaciones climáticas es el efecto de cohorte, evidenciado en poblaciones de peces por Hjermann *et al.* (2004). Ellos comprobaron que los valores positivos del NAO y la temperatura afectaban de manera indirecta la dinámica poblacional del capelin (*Mallotus villosus*) al influir positivamente sobre la reproducción de sus predadores: el bacalao común (*Gadus morhua*) y el arenque del atlántico (*Clupea harengus*). Los capelines nacidos dos años después de un año cálido eran altamente predados, ya sea por arenques juveniles durante la etapa larval o por bacalaos de 3 a 6 años de edad, durante el resto de sus vidas.

Las fluctuaciones climáticas también intervienen en la distribución geográfica de las especies, generando movimientos hacia zonas altas o de mayores latitudes como consecuencia del incremento de las temperaturas. Los cambios en las distribuciones de las especies se producen generalmente de manera asimétrica. Muchas veces las especies que vienen de zonas de menor altitud o latitud invaden un área mucho antes de que las especies que residen en ella migren hacia altitudes o latitudes mayores. Esto provoca, al menos temporalmente, un aumento en la riqueza específica de las comunidades de dicha área (Walther *et al.* 2002).

La composición de las comunidades puede modificarse también como consecuencia del aprovechamiento diferencial de los recursos por parte de las especies que la integran. A raíz de esto, se generan inversiones cíclicas en la abundancia de las especies en función de las condiciones climáticas que prevalecen (Bakun & Broad 2003, Chavez *et al.* 2003).

El clima afecta a los ecosistemas marinos principalmente a través de la temperatura superficial y las condiciones del viento (Stenseth *et al.* 2002). En las comunidades de arrecifes de coral se han observado profundos cambios en sus estructuras calcáreas durante los períodos de temperaturas anormalmente cálidas que conllevan a modificar la estructura de las comunidades y disminuir la riqueza de especies (Walther *et al.* 2002).

En la región antártica, los cambios en la temperatura superficial del mar generan fluctuaciones de la extensión del hielo marino durante el invierno. La reducción del área de hielo marino en la zona de la península antártica, afecta el reclutamiento y la dispersión del krill antártico, *Euphausia superba*, (Loeb *et al.* 1997). Las variaciones en la abundancia y dinámica poblacional del krill generadas por las condiciones oceanográficas influyen sobre los niveles tróficos superiores que se alimentan de este crustáceo (Murphy *et al.* 2007). Así, los efectos más generalizados de la variabilidad climática sobre la dinámica de los ecosistemas marinos son los indirectos, a través de las modificaciones en los niveles inferiores de las redes tróficas (Walther *et al.* 2002).

Los mamíferos marinos, como predadores tope de los océanos, se ven indirectamente afectados por los cambios climáticos. En el Pacífico Ecuatorial Oriental, durante El Niño, el afloramiento normal de aguas profundas, frías y ricas en nutrientes es reemplazado por una surgencia de aguas cálidas y pobres (Maturana *et al.* 2004). Asociado a este cambio se registra un descenso de la producción primaria, una disminución en la abundancia del zooplancton y una drástica reducción de las poblaciones de peces (Barber & Chavez 1983, Miller *et al.* 1985, Bakun & Broad 2003). Este entorno repercute negativamente en las poblaciones locales de pinnípedos, que sufren una disminución en las tasas de reproducción y supervivencia de las crías, como consecuencia de la mayor duración de los viajes de forrajeo de las hembras adultas (Majluf 1998, Crocker *et al.* 2006). Resultados similares se encontraron en el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) donde el peso corporal de las crías fluctuaba con los ciclos oceánicos de la temperatura en relación al esfuerzo de las hembras (Le Boeuf & Crocker 2005). Sin embargo, también se observaron consecuencias positivas durante esta fase. En el Pacífico Ecuatorial Occidental, las aguas se

vuelven más frías y más productivas favoreciendo la condición corporal y la supervivencia de las crías de foca monje de Hawai, *Monachus schauinslandi* (Antonelis *et al.* 2003).

La **tonina overa**, *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède 1804) es un odontoceto de la familia de los delfínidos que habita la plataforma continental del Atlántico Sudoccidental desde los 40° S a los 56° S, incluyendo el Estrecho de Magallanes (zona central y oriental) y las islas Malvinas (Goodall 1978, Goodall *et al.* 1988, White *et al.* 1999). Una población aislada habita las islas Kerguelen en el Océano Índico. La misma se considera actualmente como la subespecie *C. commersonii kerguelensis* (Robineau *et al.* 2007; Perrin *et al.* 2009).

La tonina overa es una especie de hábitos principalmente costeros que prefiere zonas donde la plataforma continental es amplia y plana, con gran amplitud de mareas. Sin embargo, también es común avistarla en bahías, puertos y desembocaduras de ríos, los cuales puede remontar ocasionalmente (Goodall *et al.* 1988, Crespo *et al.* 2007).

Por lo general se mueven en grupos pequeños de 2 a 10 individuos (Venegas & Atalah 1987, Crespo *et al.* 2007, Coscarella *et al.* 2010), aunque en ciertas ocasiones se han observado manadas de más de 100 individuos (Goodall *et al.* 1988, Jefferson *et al.* 1993b, Coscarella *et al.* 2003, Pedraza 2008, Crespo *et al.* 2007a). Estas agrupaciones excepcionalmente grandes pueden deberse a migraciones de tipo reproductivo, alimenticio o estacionales (Goodall 1994).

Se han reportado desplazamientos estacionales para la especie a lo largo de su distribución. En Patagonia Norte se observaron cambios en la abundancia de los individuos, siendo la misma mayor durante el invierno (Coscarella *et al.* 2003, Coscarella 2005, Coscarella *et al.* 2010). Esos cambios se asociaron con las temperaturas y se propuso que ante temperaturas más elevadas durante los meses de verano, los animales migraban a áreas costeras más al sur (Coscarella *et al.* 2010).

En la zona sur de su distribución, se ha sugerido que durante los meses de invierno, los animales se desplazaban hacia zonas más profundas, probablemente inducidos por el movimiento de las presas (Venegas & Atalah, 1987, Goodall *et al.* 1988; Venegas 1996).

La reproducción es estacional, con nacimientos desde septiembre hasta marzo (Goodall *et al.* 1988, Lockyer *et al.* 1988, Jefferson *et al.* 1993a). El período de gestación dura entre 10 y 12 meses (Joseph *et al.* 1987; Goodall 1994) y la madurez sexual es alcanzada entre los 5 y 6 años de edad, en ambos sexos (Lockyer *et al.* 1988).

Se alimentan de varias especies de peces, calamares y camarones. Aunque podrían existir diferencias alimentarias entre las toninas overas de Patagonia central y las de Tierra del fuego (Berón-Vera *et al.* 2001; Pedraza 2008), su dieta parece ser del tipo oportunista, alimentándose principalmente sobre la plataforma continental (Bastida *et al.* 1988; Clarke & Goodall 1994, Crespo *et al.* 1997, Riccialdelli *et al.* 2010).

La tonina overa es la especie más afectada por captura incidental en redes costeras de pesca artesanal en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego, Argentina (Goodall 1978, Goodall *et al.* 1988, 1994, 2008, Iñíguez *et al.* 2003, Crespo *et al.* 2007b). A su vez, en Patagonia Norte y Centro se han reportado ejemplares capturados en las redes de arrastre pelágico (Crespo *et al.* 1994, Crespo *et al.* 1997, Crespo *et al.* 2007b).

La tonina overa es una de las pocas especies de cetáceos menores para la cual se han realizado estimaciones de abundancia en la zona de Tierra del Fuego (Venegas & Atalah 1987; Leatherwood *et al.* 1988a; Venegas 1996; Lescrauweit *et al.* 2000, Pedraza 2008), y es probablemente la más numerosa en el área.



Figura 1. Ejemplares de toninas overas, *Cephalorhynchus commersonii*. Foto: Carlos Olavarria.

La región de Tierra del Fuego se encuentra bajo la influencia de dos patrones de variabilidad climática de gran escala: el ENOS y el Modo Anular del Sur (MAS). Entre los numerosos efectos de los mismos sobre la biota marina se incluyen cambios en la composición de las comunidades del fito y zooplancton, disminución en la abundancia y el reclutamiento del krill, y reducción del rendimiento reproductivo del pingüino Papua, *Pygoscelis papua*, y el lobo de dos pelos antártico, *Arctocephalus gazella*, entre otros (Trathan *et al.* 2006, Ducklow *et al.* 2007, Whitehouse *et al.* 2008, Meredith *et al.* 2008).

El **ENOS** es un patrón de variabilidad oceánico-atmosférico con una periodicidad de 2 a 7 años, que afecta principalmente al océano Pacífico Ecuatorial pero influye en la climatología de varias regiones del mundo. Por tal motivo, se lo considera en la actualidad el agente de variabilidad climática de corto plazo más poderoso sobre la tierra (Garcia *et al.* 2010, Isla & Schnack 2010, Uriarte Cantolla 2003).

Su componente oceánica, representada por El Niño y La Niña, guarda relación con las variaciones de temperaturas producidas a lo largo del Pacífico Ecuatorial. La componente atmosférica, por su parte, se refiere a la relación de las presiones atmosféricas superficiales entre la isla de Tahití en el Pacífico Ecuatorial Centro-Oriental y la isla de Darwin (Australia) en el Pacífico Ecuatorial Occidental (Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica). Esa relación entre las presiones es expresada numéricamente por el índice de la Oscilación del Sur (IOS). Los valores positivos del IOS indican que la presión atmosférica superficial es alta en Tahití y baja en Darwin, mientras que los valores negativos indican la situación contraria (Arntz & Fährbach 1996).

El Niño es el nombre con el cual se conoce a la fase cálida del ENOS. Se encuentra asociado a un valor de IOS negativo y se caracteriza por el calentamiento anormal de las aguas ecuatoriales del Pacífico Oriental, en particular, frente a las costas sudamericanas (Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica). La Niña corresponde a la fase fría del patrón de variabilidad, se encuentra asociada con un IOS positivo y se caracteriza por un enfriamiento anormal de las aguas ecuatoriales del Pacífico Central y Oriental (Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica).

El **MAS**, llamado anteriormente Oscilación Antártica o Modo de Altas Latitudes, es el patrón de variabilidad climática de gran escala que mejor explica las anomalías en el clima del hemisferio Sur. Tiene un notable impacto sobre la región meridional extratropical y se relaciona con las variaciones en las temperaturas y distribución del hielo marino sobre Antártida, y con la temperatura superficial del mar a través del Océano del Sur (Thompson 2007).

Este patrón de variabilidad es netamente atmosférico y se caracteriza por la inversión de las presiones atmosféricas superficiales entre las regiones polares y las latitudes medias australes. Por convención, se ha definido que su índice de polaridad es alto (positivo) cuando las presiones son más bajas que lo normal en las regiones polares (Thompson 2007).

Existe una tendencia significativa hacia los valores positivos del índice desde el año 1960 (Thompson *et al.* 2000, Marshall 2003). Esta tendencia, más evidente en el verano austral, ha permitido vincular estrechamente al MAS con el calentamiento de la Península Antártica, Argentina, Tasmania y el sur de Nueva Zelanda, y con el enfriamiento del resto de la Antártida y parte de Australia (Thompson & Solomon 2002, Gillet *et al.* 2006, Marshall 2007). También, se asocia a su fase positiva con las condiciones anómalas de sequía en Sudamérica, Nueva Zelanda y Tasmania, y de humedad en Australia y Sudáfrica (Gillet *et al.* 2006).

En el Océano del Sur y en Antártida se han encontrado relaciones entre el ENOS y las poblaciones de mamíferos marinos (Croxall 1992, Boyds & Roberts 1993, Proffitt *et al.* 2007). Leaper *et al.* (2006) observaron una marcada relación negativa entre la producción de crías de ballena franca, *Eubalaena australis*, El Niño y la temperatura superficial del agua del mar en las islas Georgias del Sur. Se encontraron resultados similares en el lobo de dos pelos antártico por Forcada *et al.* (2005). La influencia del MAS sobre los predadores tope ha sido demostrada por Ainley *et al.* (2005), quienes observaron que las poblaciones de pingüinos Adelia, *Pygoscelis adeliae*, y Emperador, *Aptenodytes forsteri* (ecológicamente diferentes entre sí, pero ambos dependientes del hielo marino) seguían trayectorias opuestas que estaban estrechamente relacionadas con cambios en las variables climáticas. Mientras el tamaño de las colonias de pingüinos Adelia en general, disminuía con el aumento del espesor del hielo y aumentaba con el incremento del MAS y la temperatura de invierno, el tamaño de las colonias de pingüino emperador aumentaba y disminuía con las condiciones inversas.

Los efectos de estos patrones de variabilidad climática sobre la ecología de los predadores tope del extremo sur de Sudamérica y la región de Magallanes no han sido investigados hasta la fecha.

ESTRUCTURAS DE REGISTRO

Las estructuras de registro son “estructuras que responden a los cambios de la condición fisiológica del organismo modificando sus propias características morfológicas a medida que crecen” (Mina & Klevezal 1970, Klevezal 1996). Esos cambios morfológicos se evidencian como capas de crecimiento y quedan registrados durante un intervalo de tiempo prolongado. El patrón de esas capas de crecimiento se produce por diferencias morfológicas en las partes de la estructura (Klevezal 1996).

La utilidad de estas estructuras para las investigaciones biológicas depende de su sensibilidad para registrar los eventos, del periodo de tiempo que registran y de la persistencia del registro en éstas (Mina & Klevezal 1970, Klevezal 1996). La sensibilidad depende de la tasa de crecimiento de la estructura, siendo mayor en aquellas que presentan mayor tasa. El periodo de registro es determinado por la duración del crecimiento de la estructura, cesando en el momento en que ésta deja de crecer y formar las capas. La persistencia del registro por su parte, es afectada por la tasa de reconstrucción de la estructura (Klevezal 1980, 1996).

Son ejemplos de estructuras de registro las valvas de moluscos, las escamas y los otolitos de los peces, los huesos de los vertebrados (a excepción de las aves), la dentina y el cemento mamaliano, y ciertos anexos tegumentarios de mamíferos como garras, astas y barbas (Klevezal 1996).

La dentina de los mamíferos es un tejido mineralizado formado por 35% de materia orgánica y 75% de materia inorgánica. El material inorgánico está compuesto por hidroxipatita ($3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2\text{Ca}(\text{OH})_2$) y cantidades traza de zinc, estroncio, flúor, magnesio, manganeso, plomo, hierro y estaño. El componente orgánico, por su parte, está representado por fibras de colágeno y una matriz estructural de mucopolisacáridos. La dentina es acelular, se forma a partir de los odontoblastos y se divide en peri e intertubular. La porción intertubular es altamente mineralizada y se tiñe intensamente en los preparados histológicos de dientes descalcificados (Klevezal 1996).

El cemento está compuesto químicamente por los mismos elementos que la dentina pero en proporciones diferentes, presentando el 45-50% de materia inorgánica y el 50-55 % restante de materia orgánica y agua. Se forma a partir de los cementoblastos y se acumula en aposición a la dentina en la raíz del diente (Armitage 1976, Klevezal 1996).

La dentina y el cemento son estructuras que no sufren reabsorción, y por lo tanto, sus registros permanecen durante toda la vida del individuo (Klevezal 1996).

Los dientes de crecimiento limitado, como los de los odontocetos, están zonificados en una corona, un cuello y una raíz (Fig. 4). La corona es la parte del diente que sobresale de la encía; está formada principalmente por dentina y se encuentra cubierta por el esmalte. El esmalte es el tejido más mineralizado del cuerpo, compuesto por un 96% de hidroxiapatita. Es acelular y se forma completamente antes de la erupción del diente. El cuello es la porción del diente que separa la corona de la raíz y se encuentra por debajo del esmalte. La raíz se aloja dentro del alveolo, por debajo de la superficie de la encía y cubierta por el cemento (Perrin & Myrick 1980, Klevezal 1996).

En estos dientes, la dentina crece de afuera hacia adentro, hacia la cavidad pulpar, que es el espacio central del diente que se encuentra limitado por la dentina (Perrin & Myrick 1980). Así, las primeras capas formadas son las más externas, y las últimas, las que están más próximas a la cavidad pulpar. La dentina se deposita hasta que la cavidad pulpar queda totalmente ocluida. El cemento crece desde la raíz hacia el exterior. Esto posibilita que se deposite durante toda la vida del animal, registrando un periodo de tiempo mayor que la dentina (Perrin & Myrick 1980, Klevezal 1996).

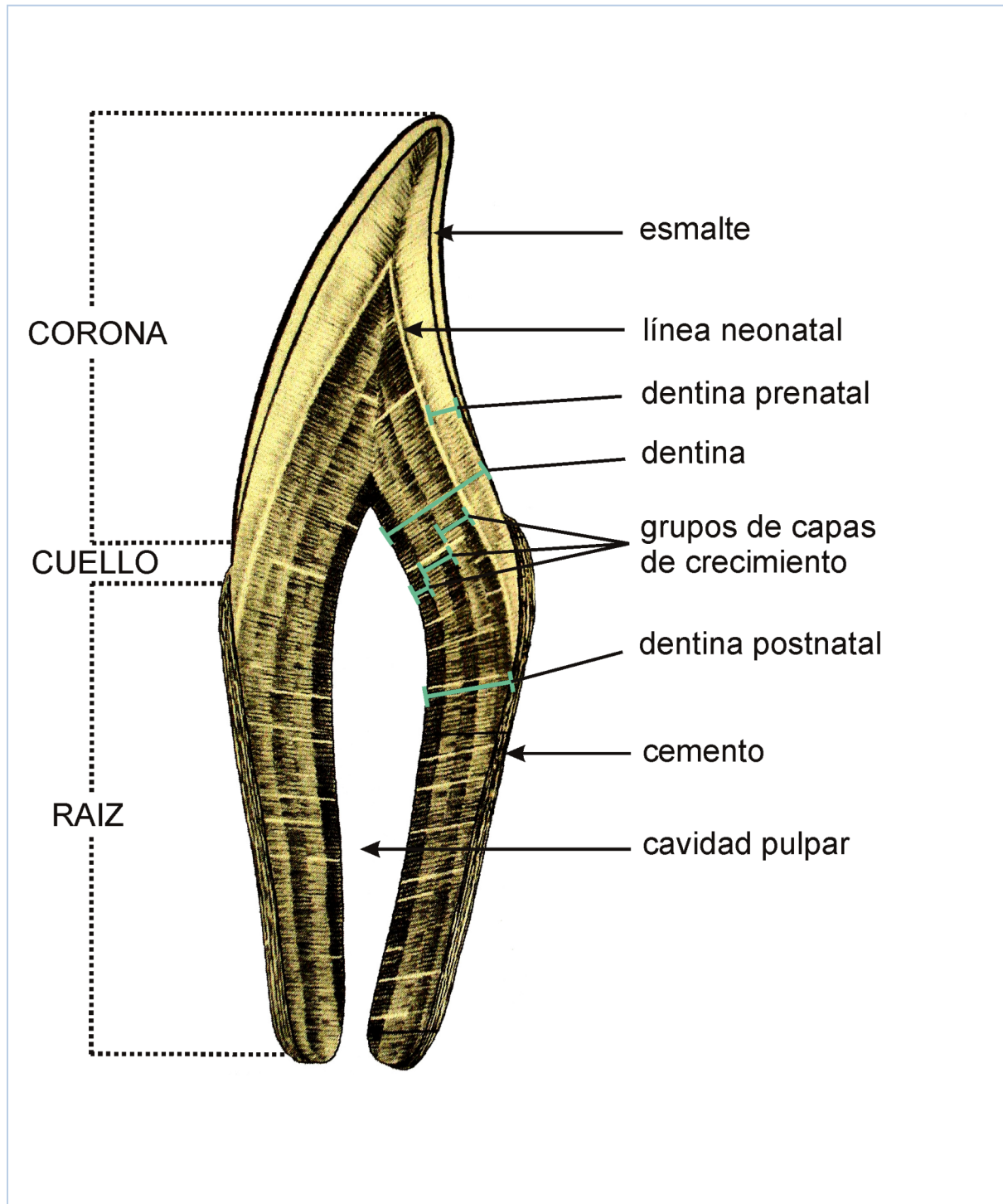


Figura 2. Partes de un diente de odontoceto. Extraído de Perrin & Myrick 1980.

El crecimiento periódico de la dentina y el cemento en los dientes de los odontocetos ha sido bien documentado, coincidiendo, en general, con una tasa de depósito anual (Perrin & Myrick 1980). El patrón de crecimiento anual ha sido descrito como uno o varios grupos de capas de crecimiento (growth layer groups, GLGs) (Perrin & Myrick, 1980).

Cada grupo de capas de crecimiento (GCC, de aquí en más) tiene un límite definido y se lo distingue como una unidad separada que se repite de manera cíclica y predecible (Lockyer 1995, Hohn 2002). En general, estos grupos son más complejos en dentina que en cemento, y consisten, al menos, en 2 capas con diferentes densidades ópticas, aunque a menudo hay otras capas presentes (Lockyer 1995, Klevezal 1996, Hohn 2002). El número y contraste de las capas varían según la edad, los individuos o la especie (Perrin & Myrick 1980, Klevezal & Myrick 1984).

Estimación de la edad

La estimación de la edad por conteo de los GCCs en dientes de mamíferos marinos se viene desarrollando desde 1950 (Scheffer & Myrick 1980). Desde entonces se realizaron numerosos estudios a fin de calibrar los GCCs al tiempo real (Myrick *et al.* 1984, Hohn *et al.* 1989, Myrick & Cornell 1990, Lockyer 1993). A pesar de ello, la tasa de depósito y el patrón de crecimiento exacto permanecen sin validar para la mayoría de las especies.

Los patrones de depósito son similares dentro de los grupos taxonómicos (Perrin & Myrick 1980), permitiendo estimar la edad con cierta precisión aun en especies cuyas tasas de depósito no fueron directamente calibradas (Hohn 1990).

Como se menciona en Hohn (2002), la edad es fundamental para interpretar y comprender diversos aspectos de la biología de los mamíferos marinos. Es utilizada con frecuencia en la estimación de parámetros de dinámica poblacional. Además, permite conocer y evaluar los efectos de enfermedades o factores ambientales y antrópicos sobre las distintas clases de edad.

El conocimiento de la estructura de edad poblacional y de la edad a la que sus individuos alcanzan la madurez sexual contribuye a la implementación de políticas de conservación y manejo más adecuadas para las especies (Read & Hohn 1995, Hohn *et al.* 1996).

En el caso de la tonina overa, especie de estudio en este trabajo, Lockyer *et al.* (1981,1988) y Pedraza (2008) han realizado investigaciones previas de estimación de edad.

Registro de eventos de vida

Además de la edad, a partir de las estructuras de registro se puede obtener información tanto de la historia de vida del animal como de eventos ambientales particulares (Klevezal & Myrick 1984, Manzanilla 1989, Lockyer 1995, Luque *et al.* 2009).

Los patrones de depósito de las capas de crecimiento en los individuos son determinados por variaciones hormonales, muchas de ellas sensibles a influencias estacionales. Cualquier factor lo suficientemente fuerte como para interferir en la respuesta hormonal-estacional podría potencialmente afectar dichos patrones (Lockyer 1995). De ser así, las interferencias deberían verse como variaciones o alteraciones en la zonación y mineralización de las estructuras de registro. En odontocetos, esas alteraciones en el tejido dental son llamadas anomalías en la mineralización (Lockyer 1993, 1995).

La aparición de estas anomalías podría atribuirse a diversos tipos de factores de estrés. El primero de éstos es el estrés hormonal que se produce durante el nacimiento y se evidencia en el diente como una delgada capa hipomineralizada (Avery 1976). Esta capa es denominada línea neonatal, separa la dentina pre y postembrionaria y se utiliza como punto de inicio en el conteo de los GCCs en dentina.

Además del nacimiento, otros eventos de vida, como preñez, parición, lactancia y madurez sexual, pueden quedar registrados en la dentina (Klevezal & Myrick 1984, Bengtson 1988, Lockyer 1995, Klevezal 1996, Luque *et al.* 2009).

Las anomalías también pueden ser causadas por otros factores, como enfermedades o eventos climáticos (Lockyer 1993). El evento de El Niño de 1982-1983, fue registrado en dientes de delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) de Perú, como una capa anómala de dentina. De esta manera, se evidenció el efecto del ambiente sobre la densidad mineral de la dentina durante periodos de condiciones climáticas singulares (Manzanilla 1989).

Como los odontocetos presentan una sola generación dentaria (Lockyer 1995), sus tejidos dentales registran eventos de la historia de vida del animal desde la etapa prenatal hasta el momento de su muerte.

Crecimiento

Las estructuras de registro también se utilizan en investigaciones biológicas como indicadoras del crecimiento de los individuos, reflejando los cambios que se producen en sus tasas de crecimiento (Klevezal 1980, 1996). Los ritmos de crecimiento estacional son registrados en las capas anuales y los de crecimiento intraestacional, en el patrón especial dentro de cada capa anual (Klevezal 1980).

En mamíferos terrestres, Mina & Klevezal (1970) comprobaron experimentalmente que los cambios en la tasa de crecimiento de los individuos eran registrados en el crecimiento del diente, aun cuando esos cambios habían sido inducidos artificialmente.

Esas asociaciones entre el crecimiento de la estructura de registro y el crecimiento del animal también fueron observadas en mamíferos marinos. En poblaciones de delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), Hohn (1980) encontró correlaciones significativas entre los cambios en el crecimiento del diente y los cambios en el crecimiento corporal. Resultados similares se encontraron para el lobo de dos pelos antártico en las islas Georgias del Sur (Boyd & Roberts 1993).

En los mamíferos marinos, el crecimiento individual se encuentra relacionado con otros parámetros de historia de vida, como la supervivencia, el alcance de la madurez sexual, el éxito reproductivo y la madurez física entre otros (Huber 1987, Bloch *et al.* 1993, Boyd & Roberts 1993).

Mediante la evaluación del efecto del clima sobre el crecimiento individual de la tonina overa en Tierra del Fuego, se podrán entender y predecir cambios en la población debidos no solo a las oscilaciones climáticas regionales, sino también al cambio climático global. Al tratarse de una especie tope dentro de la cadena trófica, estos resultados podrían extrapolarse a otros cetáceos que habitan aguas subantárticas y a especies no emparentadas filogenéticamente, pero que cumplen el mismo rol ecológico en la zona.

A partir de estos antecedentes se plantearon las siguientes hipótesis y sus correspondientes predicciones:

H₁= Los patrones de variabilidad climática modifican la dinámica de los sistemas marinos a través de sus niveles tróficos inferiores. Siendo la tonina overa un predador tope en las redes tróficas del Atlántico Sudoccidental, su crecimiento individual será afectado por estos cambios, relacionándose principalmente con la calidad y disponibilidad de presas. Las estructuras de registro reflejan los cambios en el crecimiento del individuo por lo tanto, de existir esos cambios en el crecimiento de los delfines, se observarán diferencias o alteraciones en el patrón de depósito de dentina de los individuos según el año calendario.

P_{H1}= La presencia de anomalías dentarias será mayor en los años con valores más positivos del índice del MAS y más negativos del IOS.

H₂= Si las alteraciones dentarias reflejan cambios en los ritmos de crecimiento intraestacional (ya sea retardos o cesación del mismo por un periodo corto de tiempo), los parámetros de crecimiento deberían ser diferentes entre los animales que presenten el patrón típico de depósito de dentina y aquellos en los que se observen anomalías en uno o más de sus GCCs.

P_{H2}= Los animales que presentan anomalías dentarias en algunos de sus GCCs tendrán un crecimiento retardado respecto a aquellos que presentan el patrón típico de depósito de dentina en todos sus GCCs.

OBJETIVOS

El objetivo general de la tesis fue

Determinar el efecto de oscilaciones climáticas sobre el crecimiento de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en aguas de Tierra del Fuego mediante el estudio de sus dientes.

Para realizarlo se plantearon los siguientes objetivos específicos:

-Describir el patrón típico de depósito de las capas de crecimiento en dentina de tonina overa. Esto permite estimar las edades de manera más precisa e identificar las alteraciones en la mineralización.

-Estimar la edad de los especímenes a fin de conocer el año de su nacimiento.

-Identificar las anomalías dentarias en los especímenes y establecer en cuáles grupos de capas de crecimiento se presentan para determinar los años calendario en los que se producen.

-Evaluar y relacionar el depósito relativo de dentina en diferentes años calendario, con eventos del Modo Anular del Sur (MAS) y El Niño-Oscilación del Sur (ENOS)

-Estimar diferencias en la tasa de crecimiento entre especímenes con y sin anomalías dentarias.

A student with long, wavy brown hair, wearing a green long-sleeved shirt, is seen from behind, sitting at a desk. On the desk is a white Leica microscope with a blue light source. To the right of the microscope is a Samsung computer monitor displaying a website with a landscape image. The background wall is covered with educational posters, including one titled 'Parques Nacionales' and another titled 'Patagonia'. A shelf above the desk holds several spiral-bound notebooks and other items.

METODOLOGÍA

ÁREA DE ESTUDIO

La costa atlántica de la Isla Grande de Tierra del Fuego se extiende desde Cabo Espíritu Santo, en la desembocadura del estrecho de Magallanes ($52^{\circ} 39' 32''$ S, $68^{\circ} 36' 28''$ O) hasta la Península Mitre ($54^{\circ} 47' 17''$ S, $65^{\circ} 35' 38''$ O) (fig. 3). Sus aguas son el resultado de intensos procesos de mezcla entre las aguas de los océanos Pacífico y Atlántico en el Pasaje de Drake (al norte de la convergencia antártica) por un lado, y entre las Islas Malvinas y la costa oriental de Tierra del Fuego mediante procesos convectivos verticales por el otro (Servicio de Hidrografía Naval Argentina 1981, 2006; Bujalesky 2007). Al norte de la latitud 44° S la corriente de Malvinas se mezcla con aguas tropicales transportadas por la corriente del Brasil. Este ambiente oceanográfico entre ambas convergencias (Antártica y Subtropical) se denomina Subantártico (Servicio de Hidrografía Naval Argentina 1981, 2006; Bujalesky 2007).

Las distintas masas de agua se reconocen mediante la temperatura y la salinidad. La masa de agua de la corriente de Malvinas que corre sobre el talud, tiene una temperatura media de 4° a 6° C. La que baña la plataforma continental tiene una temperatura algo superior a la anterior, presentando en la zona septentrional de Tierra del Fuego, variaciones de 5° C (5 - 6° C en invierno a 9 - 10° C en verano). La salinidad del agua de la corriente de Malvinas varía de 33,8 a 34,2, diferenciándose de la de Magallanes que es inferior a 32,2, mientras que la de aguas de plataforma formada por ambas presenta valores de salinidad que oscilan entre 33,2 y 33,8 (Krepper 1977, Bianchi *et al.* 1984)

En cuanto al régimen de mareas, es de tipo semidiurno con una amplitud media que aumenta hacia el Norte, siendo de 2,5 m en Bahía Thetis y de 6,6 m en Bahía San Sebastián (fig. 3) (Servicio de Hidrografía Naval Argentina 1981, 2006).

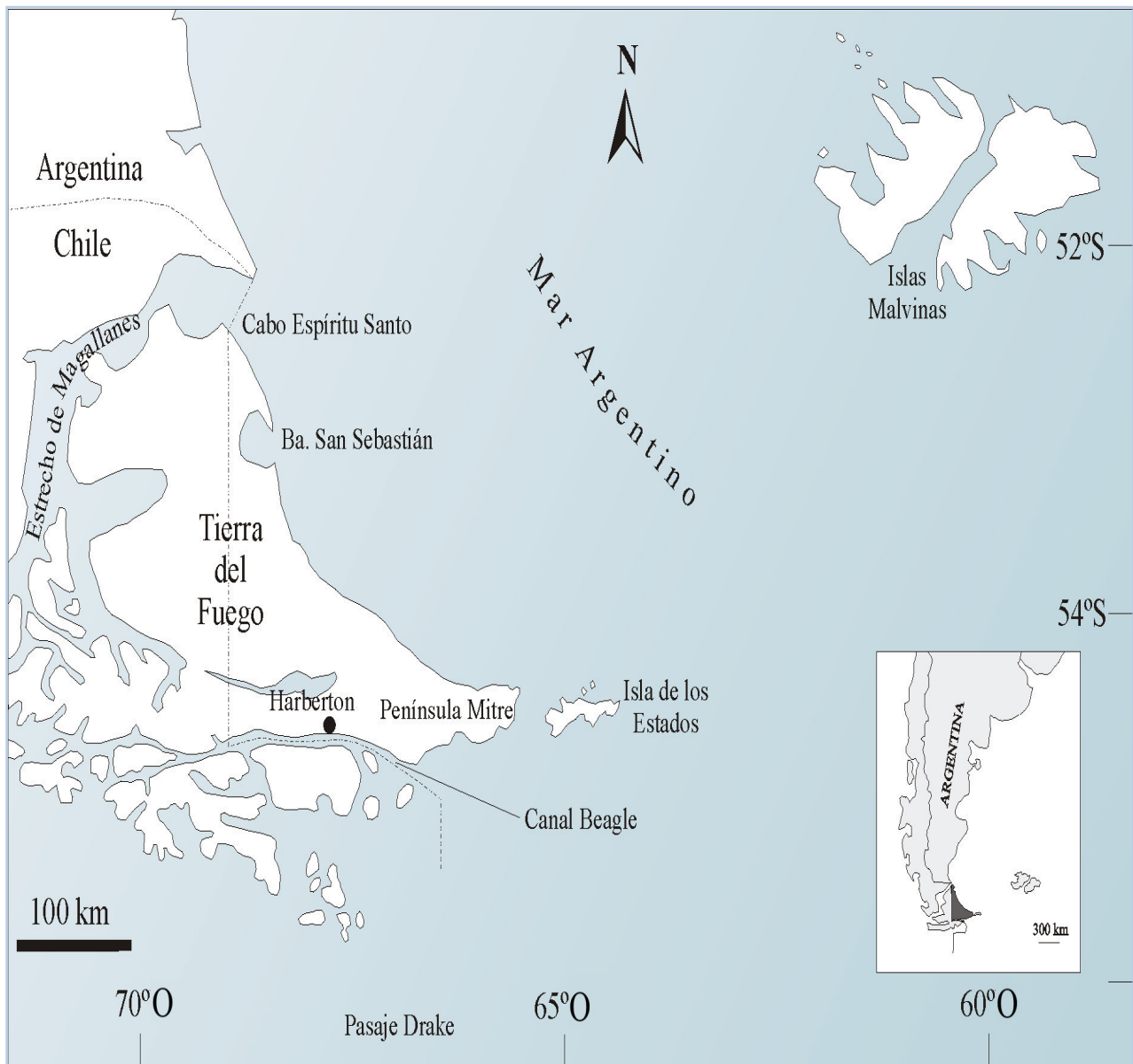


Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio.

MATERIAL DE ESTUDIO

Material dentario

El Proyecto AMMA (Aves y Mamíferos Marinos Australes) comenzó en el año 1976 con un estudio a largo plazo de aves y mamíferos marinos del sur de Sudamérica. Está dirigido por la Dra. R. Natalie P. Goodall. Sus actividades se concentran especialmente en Tierra del Fuego, Argentina. Su principal objetivo es el conocimiento de la biología básica de las aves y los mamíferos marinos australes en general, y de los cetáceos menores en particular. En el marco de este programa, se realizan campañas de monitoreo de playas (principalmente durante los meses de noviembre a abril), donde se estudian animales varados, ya sea por causas naturales o como consecuencia de capturas incidentales en redes de pesca. Se toman fotografías, datos sobre pigmentación, medidas externas, se examinan y recolectan parásitos, órganos, contenidos estomacales, muestras para análisis de ADN y metales pesados; y se registran datos sobre reproducción y patologías. Se realizan necropsias y colectan los especímenes, los cuales son acondicionados e ingresados a la colección RNP depositada en el Museo Acatushún de Aves y Mamíferos Marinos Australes, localizado en la Estancia Harberton, Tierra del Fuego (fig. 4).

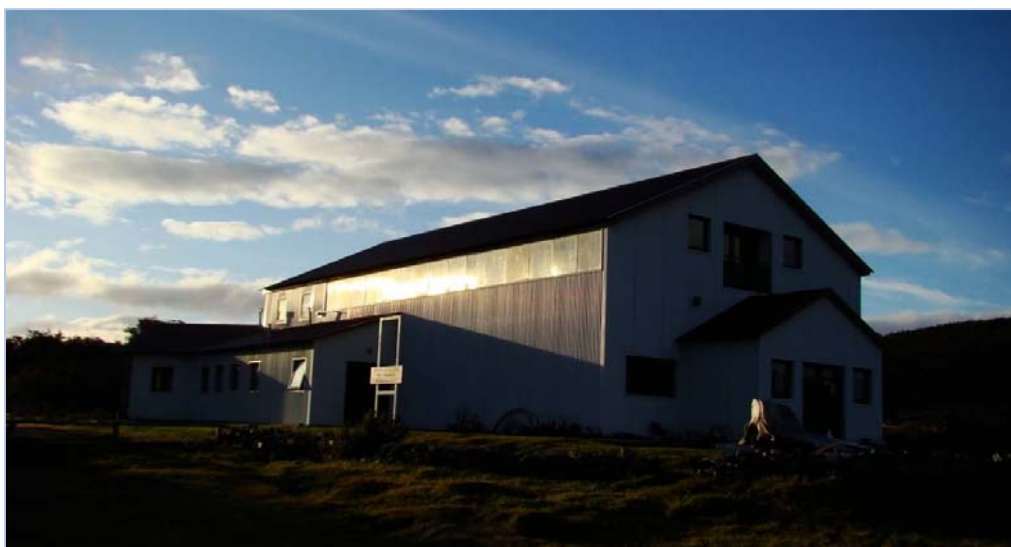


Figura 4. Museo Acatushún de Aves y Mamíferos Marinos Australes, Ea. Harberton, Tierra del Fuego.

Obtención de las muestras

Se utilizaron dientes de 207 especímenes de tonina overa provenientes de la colección Goodall (RNP) depositada en el Museo Acatashún de Aves y Mamíferos Marinos Australes.

Para cada ejemplar, se contó con datos sobre sexo, longitud total, fecha de colección y lugar de varamiento.

Los dientes de odontocetos son todos morfológicamente iguales pero el tamaño de los mismos varía según la especie y su localización en las maxilas, disminuyendo hacia los extremos. A raíz de esto, los dientes se extrajeron (siempre que fue posible) de la porción central de la mandíbula. Cuando los dientes habían sido removidos con anterioridad, se eligieron los más grandes, rectos y con menor desgaste (fig. 5a y 5b).

Los restos de encía se removieron cuidadosamente con un bisturí, previo remojo del diente en agua. Finalmente, los dientes se almacenaron en seco hasta su procesamiento.

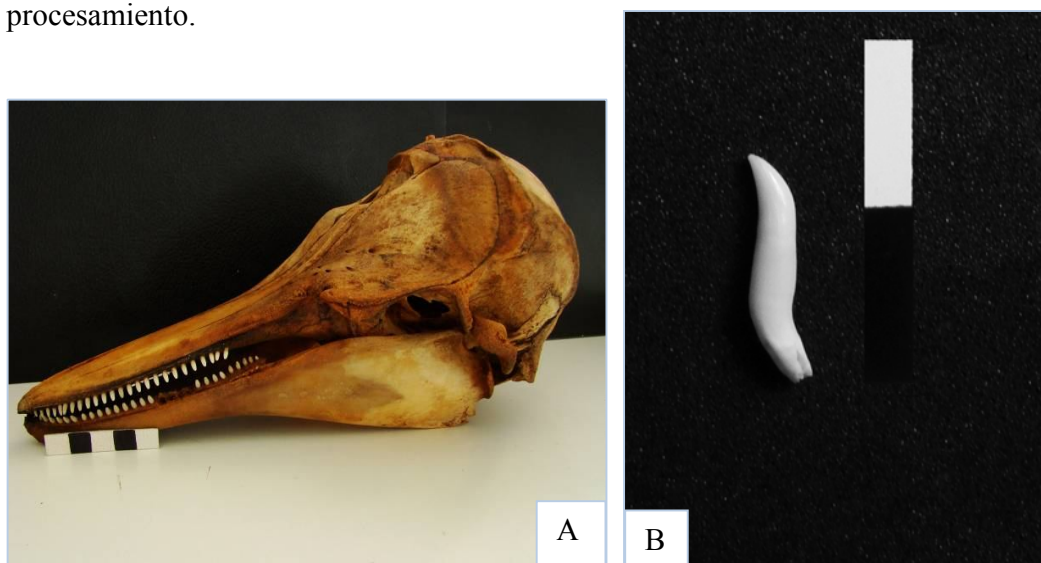


Figura 5. A). Cráneo de tonina overa mostrando la porción de la hemimandíbula de donde se extrajeron los dientes. Foto: Ignacio Bruno. B). Diente de tonina overa extraído de la porción central de la mandíbula

Preparación de las secciones histológicas

Los dientes fueron procesados según la metodología descrita en Myrick *et al.* (1983) y Hohn *et al.* (1989). Inicialmente, se colocaron en formol al 10 % durante al menos 3 horas para preservar mejor las fibras de colágeno, luego se sumergieron en agua corriente durante 10 horas o más para asegurarse un correcto enjuague. Finalmente se descalcificaron con RDO (Apex Engineering Products Corporation), un descalcificador comercial, compuesto por una mezcla de ácidos. El tiempo de descalcificación varió entre 40 minutos (para los neonatos) y 5,5 horas (para los especímenes más viejos) dejando a los dientes flexibles y translúcidos. Luego de una nueva etapa de enjuague con agua corriente durante 24 horas o más, los dientes descalcificados se seccionaron longitudinalmente a 25 µm de espesor con un micrótopo de congelamiento (fig. 6a). Para la mayoría de los especímenes, las secciones se obtuvieron en una orientación buco-lingual (BL), (fig. 6b). En algunos especímenes, generalmente los más viejos, los dientes presentaban dos planos de curvatura (fig. 6c) y debieron ser rotados, algunas veces hasta 90 grados, a fin de encontrar una orientación que permitiera una sección medianamente longitudinal.

Las secciones se tiñeron en hematoxilina de Mayer durante 15 minutos, se las enjuagó en agua corriente, se las azuló durante 10 segundos en una solución de amonio (0,1% P/V) y se las enjuagó nuevamente con abundante agua corriente. Posteriormente, se las incluyó en glicerina al 50% durante media hora y en glicerina al 100% hasta el momento del montaje.

Las mejores secciones fueron seleccionadas y montadas sobre un portaobjeto en glicerina al 100%. Las secciones se consideraron de buena calidad cuando el corte de las mismas pasaba por el centro del diente (on-center) mostrando la mayor parte de la cavidad pulpar, la tinción era buena y el patrón de depósito era claro (Hohn *et al.* 1989, Pinedo & Hohn 2002). Cuando la calidad del preparado era pobre (características opuestas a la definición anterior), y dificultaba la estimación de edad, otro diente fue procesado.

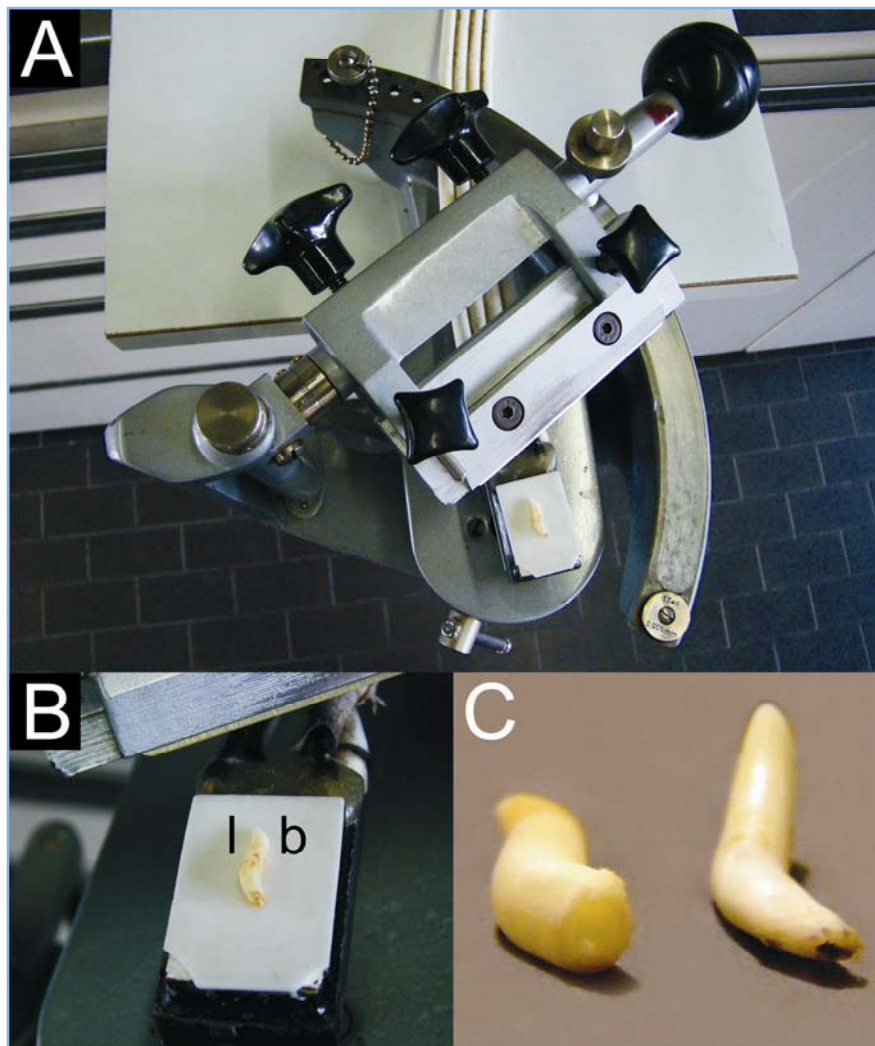


Figura 6. A) Vista delantera del micrótopo de congelamiento con un diente de tonina overa en la platina. B) Vista dorsal de la cuchilla y la platina con mayor detalle mostrando un diente ubicado en la orientación bucal (b)-lingual (l). C) Dientes de tonina overa con uno (izquierda) y dos (derecha) planos de curvatura (Foto: Nicolás Easdale).

Patrón de crecimiento

La caracterización del patrón de depósito de dentina en dientes de toninas overas se basó en rasgos cualitativos (apariencia de las capas) y cuantitativos (ancho de las capas) de los grupos de capas de crecimiento (GCCs).

Para identificar y describir el aspecto general de los GCCs se eligieron secciones de buena calidad que fueron examinadas en un microscopio estereoscópico Leica modelo M205 C con luz transmitida a diferentes aumentos (10x-40x). Se utilizaron descripciones similares de especies bien estudiadas como referencia (Perrin & Myrick 1980, Myrick *et al.* 1983, Hohn *et al.* 1989) y se realizaron consultas permanentes con la Dra. Aleta A. Hohn¹.

Las medidas del ancho de los GCCs en la dentina postnatal se tomaron en los lugares indicados en la fig. 7. Las mismas se tomaron sólo en aquellos especímenes para los cuales se obtuvieron secciones de orientación BL de buena calidad tomadas del centro del diente. Estas secciones presentan una zona donde el ancho de cada GCC se mantiene relativamente constante (fig. 7), permitiendo tomar las medidas en cualquier ubicación dentro de dicha zona (Aleta Hohn, comunicación personal). En las secciones centrales de dientes que han sido rotados, en cambio, se pueden producir errores en las mediciones debido a que los GCCs aparecen más angostos de lo que son en realidad, principalmente en los dos primeros GCCs. Asimismo, en las secciones obtenidas por cortes oblicuos o desplazados lateralmente del centro, los GCCs aparecen torcidos y más anchos, siendo este efecto también más evidentes en los dos primeros GCCs (Hohn *et al.* 1989). Por tales motivos, es conveniente que las medidas se tomen siempre en secciones centrales de orientación BL.

Debido a que los dientes de la tonina overa son asimétricos lateralmente, todas las medidas fueron realizadas del lado convexo. Estas fueron obtenidas con el software Image-Pro Plus (Media Cybernetic) en fotografías capturadas en el microscopio mencionado anteriormente a 100x de aumento.

¹ Dra. Aleta A. Hohn, National Marine Fisheries Service del National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) en Beaufort, Carolina del Norte, USA. La Dra. Hohn es una de las principales especialistas en la temática a nivel mundial y se desempeñó como tutor externo en el desarrollo de esta tesis.

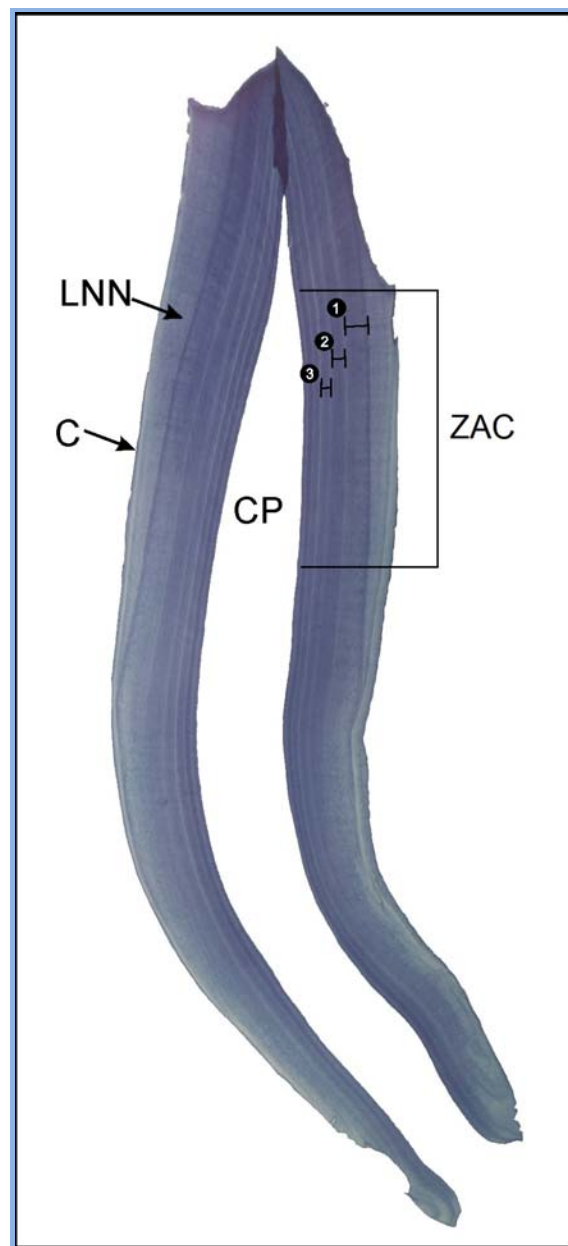


Figura 7. Localización de las medidas del ancho de los grupos de capas de crecimiento (GCCs) tomados en secciones de buena calidad de dientes de tonina overa a 40x de aumento. LNN= línea neonatal. C= cemento. CP= cavidad pulpar. Números = número de GCC.

Edad

Para la estimación de la edad sólo se contaron las capas de dentina dado que en las toninas overas el cemento no está bien desarrollado y sus capas son poco visibles (Lockyer *et al.* 1981). Las lecturas se realizaron en un microscopio estereoscópico a 0,78x -100 x de aumento.

Las lecturas para estimación de la edad se realizaron 3 veces en cada espécimen. La edad final estimada se tomó de la última lectura en la mayoría de los casos, asumiendo que la precisión en la estimación aumentaba con el tiempo (Pinedo & Hohn 2002).

Todas las lecturas se realizaron “a ciegas”, es decir sin tener ningún tipo de acceso a la información biológica de los especímenes, para evitar sesgos tanto en la definición de cada GCC como en la estimación de la edad (Hohn 1990).

Para aumentar la precisión en la estimación de la edad, una submuestra de dientes ($n=60$) fue leída de manera independiente por la Dra. Aleta A. Hohn. Las edades finales estimadas por cada lector fueron comparadas y consensuadas. Aquellos animales en los cuales no fue posible un consenso entre las lecturas de ambos lectores se excluyeron del estudio.

En el presente estudio se asumió, al igual que en Lockyer *et al.* (1981, 1988) que en esta especie un grupo de capas de crecimiento (GCC) representa un año de vida. La edad de los animales se estimó teniendo en cuenta la cantidad de GCCs completos que presentaban. Se consideró que un GCC estaba completo cuando se observaba la predentina o la capa clara del siguiente GCC en la sección (fig. 8a). En los animales con el último GCC incompleto (fig. 8b), se consideró (cualitativamente) la proporción del GCC que estaba depositada (o que faltaba por depositarse), en función del ancho relativo que ese GCC ocuparía completo en el patrón de crecimiento general (ver patrón de crecimiento en la misma sección). Para los análisis de estructura de edad, la edad de esos especímenes fue asignada según el número de capas claras que presentaban. Por ejemplo, para un animal con 3 GCCs completos y el 4º GCC incompleto, la edad asignada fue de 3 años para ese conteo. Sin embargo, la proporción del depósito del último GCC incompleto fue tomada en cuenta en la estimación de edad general. Esto se debió a que según la fecha de

muerte del espécimen, el año de nacimiento podía no ser el mismo entre un animal cuyo último GCC recién se estaba formando (con la predentina o la capa clara solamente) y uno cuyo GCC estaba próximo a completarse.

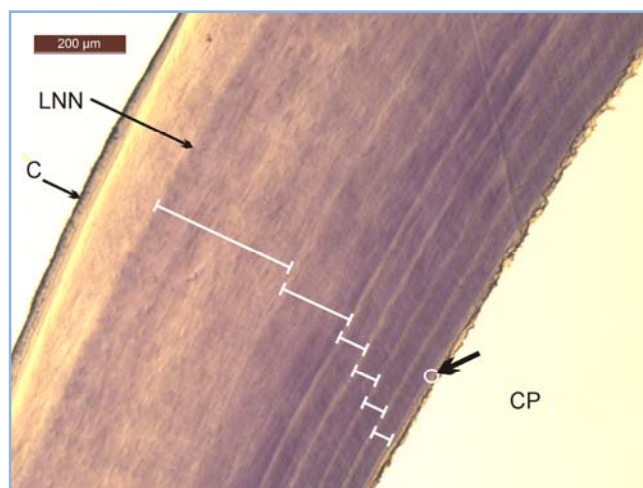
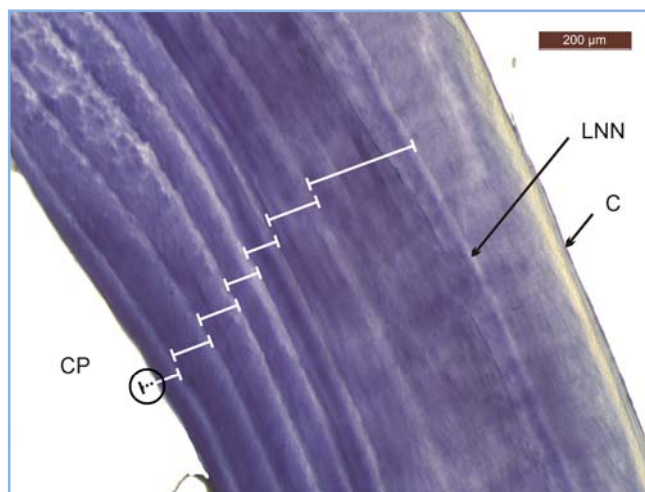


Figura 8. A) Detalle (100x) de una sección no central (off-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 6 años de edad (RNP 1040) con el último grupo de capa de crecimiento completo (GCC) y la capa clara del siguiente GCC formada (indicada en el círculo). LNN= línea neonatal. C= cemento. CP= cavidad pulpar



B) Detalle (100x) de una sección central (on-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de más de 6 años de edad (RNP 1865) con el último grupo de capa de crecimiento incompleto (detalle en el círculo). LNN= línea neonatal. C= cemento. CP= cavidad pulpar

Identificación de las anomalías

Se consideraron anómalos a los GCCs que presentaban una apariencia relativamente “hipomineralizada” (pálida y muy poco teñida) y a menudo con 2 o más capas accesorias oscuras y de bordes irregulares. Todos los individuos, a excepción de los neonatos ($n=4$), fueron examinados en busca de esas anomalías en cada uno de sus GCCs.

Como se conocía la fecha aproximada de muerte para todos los especímenes, estimando la edad a la que murieron se pudo determinar el año de nacimiento. Identificando la edad (GCC) en la cual presentaban las anomalías se determinó el año calendario en el que estas fueron producidas.

A pesar de que sólo los GCCs anómalos fueron utilizados para los análisis de anomalías dentarias y variables climáticas, se registró la presencia de otros tipos de anomalías dentarias según el criterio utilizado en Lockyer (1993, 1995):

Capas accesorias: son capas adicionales que se distinguen dentro de los GCC y que pueden estar tanto escasas como profundamente teñidas.

Piedras pulpares: pequeños nódulos con anillos concéntricos que se encuentran en la dentina; se originan en la cavidad pulpar y pueden estar allí mucho tiempo antes de incluirse a la dentina.

Reabsorción de dentina: erosión y reparación de capas regulares de dentina que da como resultado una apariencia amorfa y/o globular, a menudo con orificios a través y dentro del tejido regular.

Alteración del cemento: se denomina así a cualquier apariencia anómala de las capas regulares de cemento, incluyendo reabsorción e interferencia en la mineralización.

Crecimiento

Para evaluar si el depósito de dentina anómala afectaba la tasa de crecimiento de los individuos, se estimaron por separado, los parámetros de crecimiento individual para especímenes con y sin GCCs anómalos.

VARIABLES CLIMÁTICAS

Se utilizaron los valores anuales del Índice de Oscilación del Sur (IOS) y del índice del Modo Anular del Sur (MAS) como variables climáticas de gran escala.

El IOS se define como la diferencia estandarizada de la presión superficial del mar entre Tahití (17° 33' S, 149° 37' O) y Darwin, Australia (12° 28' S, 130° 51' E), (Trenberth 1984, Stenseth *et al.* 2003). La serie temporal de sus valores (1951-2005) se obtuvo del sitio web: <http://www.cgd.ucar.edu/cas/catalog/climind/>.

El índice del MAS, por su parte, se expresa como la diferencia media mensual entre la media de la anomalía de presión a nivel del mar en 6 estaciones cercanas a los 40° S y 6 estaciones cercanas a 65° S (Marshall 2003). Sus valores estuvieron disponibles desde 1957 hasta el 2005 en el sitio web: <http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gjma/sam.html>.

Se utilizaron las temperaturas medias anuales (TMA) y las temperaturas medias estacionales superficiales del mar en la zona de estudio como variables ambientales locales. Las mismas se obtuvieron del promedio de los valores mensuales de 51,5° S a 55, 5° S y 65,5° O a 68,5° O (Rayner *et al.* 2003). Las temperaturas medias estacionales se calcularon como promedios trimestrales. Así, los valores medios para cada estación fueron calculados como: temperatura media de verano (TMV): diciembre, enero y febrero (refiriéndose al año del mes de diciembre), de otoño (TMO): marzo, abril y mayo, de invierno (TMI): junio, julio y agosto, de primavera: (TMP): septiembre, octubre y noviembre. Se contó con valores de temperaturas desde 1950 hasta 2005.

ANÁLISIS DE DATOS

Patrón de crecimiento

Previo a cada test utilizado, se chequeó la homocedasticidad de las varianzas y la normalidad de los datos. Para evaluar si hubo dimorfismo sexual en la media del ancho de los GCCs se realizó una prueba de *t* de Student para datos no pareados al 5% de significancia.

Se compararon los anchos medios entre GCCs típicos y anómalos (Prueba *t* de Student para muestras independientes al 0,05) a fin de identificar de modo confiable, los límites en los GCCs anómalos.

Para ambos análisis, se compararon sólo las medidas de los 3 primeros GCCs, debido a que el tamaño de muestra del cuarto GCC en adelante fue muy pequeño para la realización de los análisis estadísticos. Los análisis se realizaron con el software estadístico MINITAB (Minitab Inc).

Edad

Con el fin de analizar diferencias en la distribución de frecuencia de edad entre sexos, se realizó la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras (a dos colas y con un nivel de significancia del 95 %). Para la realización de los análisis se utilizó el paquete estadístico R versión 2.9.2 (R Development Core Team 2009).

Variables climáticas

La relación entre las variables climáticas durante el período del muestreo se determinó por medio de un análisis de correlación de Pearson ($p \leq 0,05$), previa comprobación de la normalidad de los datos (prueba de bondad de ajuste de Anderson-Darling). Se probaron las correlaciones entre los valores del MAS y el IOS en tiempo *t*, entre el MAS en tiempo *t* y el IOS con los valores de 1 a 4 años previos (*t*₁, *t*₂, *t*₃ y *t*₄ respectivamente), y entre la TMA (siempre en tiempo *t*) y los índices del MAS y el IOS (desde tiempo *t* hasta *t*₃ y *t*₄ respectivamente). Los análisis se realizaron con el software estadístico MINITAB (Minitab Inc).

Anomalías y Clima

Presencia de anomalías y variables climáticas

Se analizó la relación entre las anomalías dentarias y las variables ambientales a través de modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs de aquí en más, Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). Se utilizaron MLGMs porque permiten considerar la no independencia de los datos entre medidas repetidas.

En este estudio, la presencia (o la ausencia) de anomalías se examinó en cada uno de los GCCs de los especímenes, obteniendo, así, pseudo-réplicas de un mismo individuo a lo largo del tiempo.

Los especímenes examinados se repitieron tantas veces como años de vida tenían. Los animales neonatos no se tuvieron en cuenta para el análisis. Para cada espécimen se escribieron los GCCs que presentaba como valor numérico y como edad categórica. Esas categorías fueron arbitrarias y se consideraron de la siguiente manera: 1° y 2° GCC: juveniles, 3° y 4° GCC: subadultos, y del 5° GCC en adelante, adultos. En los análisis estadísticos se utilizó esta categorización para representar cada GCC y no el valor numérico. Se registró la presencia o ausencia (1 y 0 respectivamente) de anomalías en cada GCC de cada animal y los años calendario vividos por el animal que se correspondían con cada GCC, de ese modo quedaba indicado el año en que los animales presentaban anomalías. Para aquellos animales que se sabía con exactitud que habían muerto a finales de un año (diciembre de 1995 por ejemplo) y presentaban los GCCs completos, se consideró que ese año (1995) había sido vivido por el animal y no así el año de nacimiento, ya que se asumió que había nacido en diciembre.

Por último, se utilizaron los valores de los índices de los patrones de variabilidad climática y de la temperatura local correspondientes a los diferentes años calendario, por lo cual también quedó evidenciado el valor de la variable ambiental en años con o sin anomalías dentarias para cada espécimen. Además, para evaluar posibles retardos del efecto de las variables climáticas sobre los animales se utilizaron los valores de las mismas en t_1 a t_3 para el MAS y el IOS, y en t_1 para las temperaturas medias. Los retardos en los índices del MAS y el IOS fueron utilizados teniendo en cuenta conocimientos previos de los efectos de los mismos sobre las temperaturas en la zona del océano Atlántico Sudoccidental y el Océano Austral (Meredith & Hogg 2006, Trathan *et al.* 2006, Meredith *et al.* 2008). El retardo para las temperaturas medias anuales y de invierno, se utilizó considerando que la condición de las hembras durante la gestación podría afectar la condición de la cría durante el primer año de vida.

Se realizaron los MLGMs tomando la presencia (o ausencia) de anomalías como variable respuesta y considerando como variables explicatorias fijas al año calendario y a las variables climáticas MAS; IOS, TMA y TMI, y como variables explicatorias aleatorias a los GCCs (expresados como edades categóricas), a la identidad y al sexo de los especímenes (en ese orden de agrupamiento). Se asumió una distribución binomial de los datos con una función de enlace *logit*. La significación del efecto aleatorio se probó utilizando la prueba de cocientes de verosimilitud (PCV) (Pinheiro & Bates 2000, Crawley 2007). Como los valores de las variables climáticas se correspondían con los años calendario y a su vez podrían guardar relación entre ellas, cada variable (MAS, SOI, TMA y TMI) se utilizó por separado en los MLGMs, a excepción del modelo global donde se incluyeron todas. Se probaron diferentes combinaciones para cada variable en tiempo t y con los diferentes retardos.

La selección de modelos se realizó en base al criterio de información de Akaike (AIC), siendo el modelo con el menor valor de AIC el que mejor se ajusta a los datos (Burnham & Anderson 2002). Se calcularon además las diferencias en el AIC (ΔAIC) y el peso de Akaike (w_i) para cada modelo. En general, se utiliza como regla práctica que los modelos con $\Delta AIC \leq 2$ respecto al mejor modelo, tienen el mismo soporte de los datos y representan potencialmente los mejores modelos (Burnham & Anderson 2002). El w_i representa la probabilidad relativa de que el modelo i sea el mejor dentro del set de modelos candidatos (Burnham & Anderson, 2002). Se utilizaron los paquetes específicos NLME y LME4 del paquete estadístico R versión 2.9.2 (R Development Core Team 2009) para la realización de los MLGMs.

En la tabla 1 se muestra, a modo informativo, parte de la matriz de datos que se utilizó para la realización de los MLGMs (con los valores del MAS como ejemplo en este caso). La matriz se muestra de modo parcial y no total debido a que la matriz completa presenta más de 900 filas de datos.

Tabla 1. Datos de las variables utilizadas para realizar el modelo lineal generalizado mixto utilizando el índice del Modo Anular del Sur (MAS_{t-t-3}) como efecto fijo.

RNP N°	Presencia anomalías	GCC	Edad categórica	Sexo	Años	MAS_T	MAS_{T-1}	MAS_{T-2}	MAS_{T-3}
680	0	1	juvenil	F	1973	1,12	-2,72	-1,69	-1,11
680	1	2	juvenil	F	1974	-1,01	1,12	-2,72	-1,69
680	0	3	subadulto	F	1975	-1,70	-1,01	1,12	-2,72
680	0	4	subadulto	F	1976	-0,43	-1,70	-1,01	1,12
680	0	5	adulto	F	1977	-2,04	-0,43	-1,70	-1,01
774	1	1	juvenil	M	1977	-2,04	-0,43	-1,70	-1,01
774	1	2	juvenil	M	1978	0,49	-2,04	-0,43	-1,70
774	1	3	subadulto	M	1979	1,48	0,49	-2,04	-0,43
1011	1	1	juvenil	M	1974	-1,01	1,12	-2,72	-1,69
1011	0	2	juvenil	M	1975	-1,70	-1,01	1,12	-2,72
1011	0	3	subadulto	M	1976	-0,43	-1,70	-1,01	1,12
1011	0	4	subadulto	M	1977	-2,04	-0,43	-1,70	-1,01
1011	0	5	adulto	M	1978	0,49	-2,04	-0,43	-1,70
1011	0	6	adulto	M	1979	1,48	0,49	-2,04	-0,43
1011	1	7	adulto	M	1980	-2,48	1,48	0,49	-2,04
1011	1	8	adulto	M	1981	-0,55	-2,48	1,48	0,49
1210	0	1	juvenil	M	1980	-2,48	1,48	0,49	-2,04
1210	0	2	juvenil	M	1981	-0,55	-2,48	1,48	0,49
1210	0	3	subadulto	M	1982	0,69	-0,55	-2,48	1,48
1210	0	4	subadulto	M	1983	1,14	0,69	-0,55	-2,48
1210	0	5	adulto	M	1984	-2,14	1,14	0,69	-0,55
1210	0	6	adulto	M	1985	1,66	-2,14	1,14	0,69
2135	1	1	juvenil	M	1991	-0,33	1,66	-2,14	1,14
2135	1	2	juvenil	M	1992	-0,96	-1,17	-1,08	1,86
2135	1	3	subadulto	M	1993	3,28	-0,96	-1,17	-1,08
2135	1	4	subadulto	M	1994	-0,29	3,28	-0,96	-1,17
2135	0	5	adulto	M	1995	1,19	-0,29	3,28	-0,96
2135	0	6	adulto	M	1996	-1,04	1,19	-0,29	3,28
2135	0	7	adulto	M	1997	1,16	-1,04	1,19	-0,29
2135	0	8	adulto	M	1998	4,46	1,16	-1,04	1,19
2135	0	9	adulto	M	1999	3,67	4,46	1,16	-1,04
2146	1	1	juvenil	F	1999	3,67	4,46	1,16	-1,04
2199	0	1	juvenil	F	1999	3,67	4,46	1,16	-1,04
2199	1	2	juvenil	F	2000	0,26	3,67	4,46	1,16
2230	0	1	juvenil	M	1995	1,19	-0,29	3,28	-0,96
2230	0	2	juvenil	M	1996	-1,04	1,19	-0,29	3,28
2230	1	3	subadulto	M	1997	1,16	-1,04	1,19	-0,29
2230	0	4	subadulto	M	1998	4,46	1,16	-1,04	1,19
2230	0	5	adulto	M	1999	3,67	4,46	1,16	-1,04
2230	1	6	adulto	M	2000	0,26	3,67	4,46	1,16
2230	1	7	adulto	M	2001	1,57	0,26	3,67	4,46

Proporción de anomalías y variables climáticas

Para evaluar la relación entre la cantidad de anomalías presentes por año (variable respuesta) y las variables climáticas (variables explicatorias), se realizaron modelos lineales generalizados (MLGs) asumiendo una estructura de error binomial y utilizando la función de enlace *logit*.

La cantidad de anomalías dentarias por año se expresó como proporciones (entre 0 y 1), y se calculó como la frecuencia absoluta de GCCs anómalos en relación al número de GCCs presentes en ese año. Para ello, se contabilizaron todos los GCCs que fueron depositados en los diferentes animales durante ese año calendario (Tabla 2). Para este análisis también se excluyeron los especímenes neonatos. Sólo se utilizaron los datos de los especímenes del período comprendido entre los años 1976 y 2001 para garantizar un *n* mínimo de al menos 18 individuos por año.

Tabla 2. Parte de la matriz de datos utilizada para calcular la proporción de grupos de capas de crecimiento (CGCs) anómalos depositados por año.

RNP Nº	Año nace	Año muere	Edad	GCC típicos (T) o anómalos (A) depositados por año										
				1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977
415	1967	1977	10	A	A	T	T	T	T	T	T	T	T	
646	1976	1978	2										T	A
652	1967	1978	11	T	A	T	T	T	T	T	T	T	T	T
653	1970	1978	8				A	A	T	T	T	T	T	T
680	1973	1978	5							T	A	T	T	T
Proporción de GCCs anómalos depositados por año				0,5	1	0	0,33	0,33	0	0	0,25	0	0	0,25

Las variables explicatorias empleadas en los MLGs fueron las mismas que se utilizaron en la sección anterior: años calendarios y las variables climáticas: MAS, IOS, TMA y TMI, en tiempo t y con los retardos detallados previamente. Asimismo, para descartar la existencia de efectos auto-regresivos en la serie de anomalías (que las anomalías presentes en tiempo t sean función de las anomalías presentes en t_{-1}) se utilizó a la proporción de anomalías en t_{-1} como otra variable explicatoria. Por los mismos motivos que en los MLGMs, las variables climáticas se analizaron por separado en los diferentes modelos candidatos. Cada modelo realizado presentaba como máximo 3 variables explicatorias debido al pequeño tamaño de la muestra ($n=30$).

Para seleccionar los modelos que mejor se ajustan a los datos se utilizó el AIC corregido para muestras chicas (AICc, Burnham & Anderson 2002), debido a que la cantidad de datos era inferior a la que se requiere para cada variable ($N/k < 40$, donde K es el número de parámetros+1), y el w_i de cada modelo. Los MLGs se realizaron con el paquete estadístico R versión 2.9.2 (R Development Core Team 2009)

Crecimiento

Se utilizó el modelo de Gompertz (Laird 1966) para caracterizar el crecimiento de las toninas overas de Tierra del Fuego. Este modelo de crecimiento ha sido utilizado en varias especies de cetáceos mostrando un excelente ajuste en la mayoría de los casos (Hohn *et al.* 1996, Heise 1997, Fernandez & Hohn 1998, Stolen *et al.* 2002). La fórmula del mismo está dada por:

$$L(t) = Ae^{-be^{-ct}}$$

Donde L_t corresponde a la longitud a la edad t (cm); A es la longitud asintótica; b es la constante de crecimiento; c es la tasa de crecimiento constante y t es la edad (años).

Para este análisis se incluyeron los animales neonatos en las dos submuestras (con y sin GCCs anómalos) para obtener una mejor estimación de la curva de crecimiento. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico R versión 2.9.2 (R Development Core Team 2009) y con el programa estadístico Statgraphics Plus (StatPoint Technologies, Inc.).



RESULTADOS

PATRÓN DE CRECIMIENTO

Grupos de capas de crecimiento en dentina

El patrón de depósito típico de dentina en tonina overa se muestra en la figura 9. Como se ha visto en otras especies de delfines, el patrón de GCCs en dentina de la tonina overa consistió en una capa delgada, débilmente teñida (capa clara) y una capa oscura más ancha (Perrin & Myrick 1980, Hohn *et al.* 1989). La zona prenatal fue homogénea, sin capas y considerablemente más angosta que el primer GCC en la base de la corona del lado convexo, donde comienza el cemento.

La línea neonatal consistió en 3 capas: una capa oscura muy delgada adyacente a la dentina prenatal (más evidente en la zona apical), una capa clara y angosta (el comienzo del primer GCC) y una capa más ancha intensamente teñida.

El límite entre dos GCCs adyacentes fue marcado por una capa fina e intensamente teñida, la cual fue más conspicua entre los GCCs 2-3 y subsecuentes GCCs que entre los GCCs 1-2. Sin embargo, el límite entre el primer y segundo GCC pudo identificarse con facilidad en la mayoría de los especímenes.

A partir del quinto GCC (o el sexto en algunos casos), la capa clara se volvió relativamente más ancha y la capa oscura relativamente más angosta, confirmando mayor definición al patrón de crecimiento.

El patrón anteriormente descrito estuvo presente en todos los GCCs de los especímenes con patrón típico y en algunos GCCs en el caso de los animales con anomalías. En todos los casos en que se utilizó más de un diente por espécimen, el patrón de crecimiento fue el mismo.

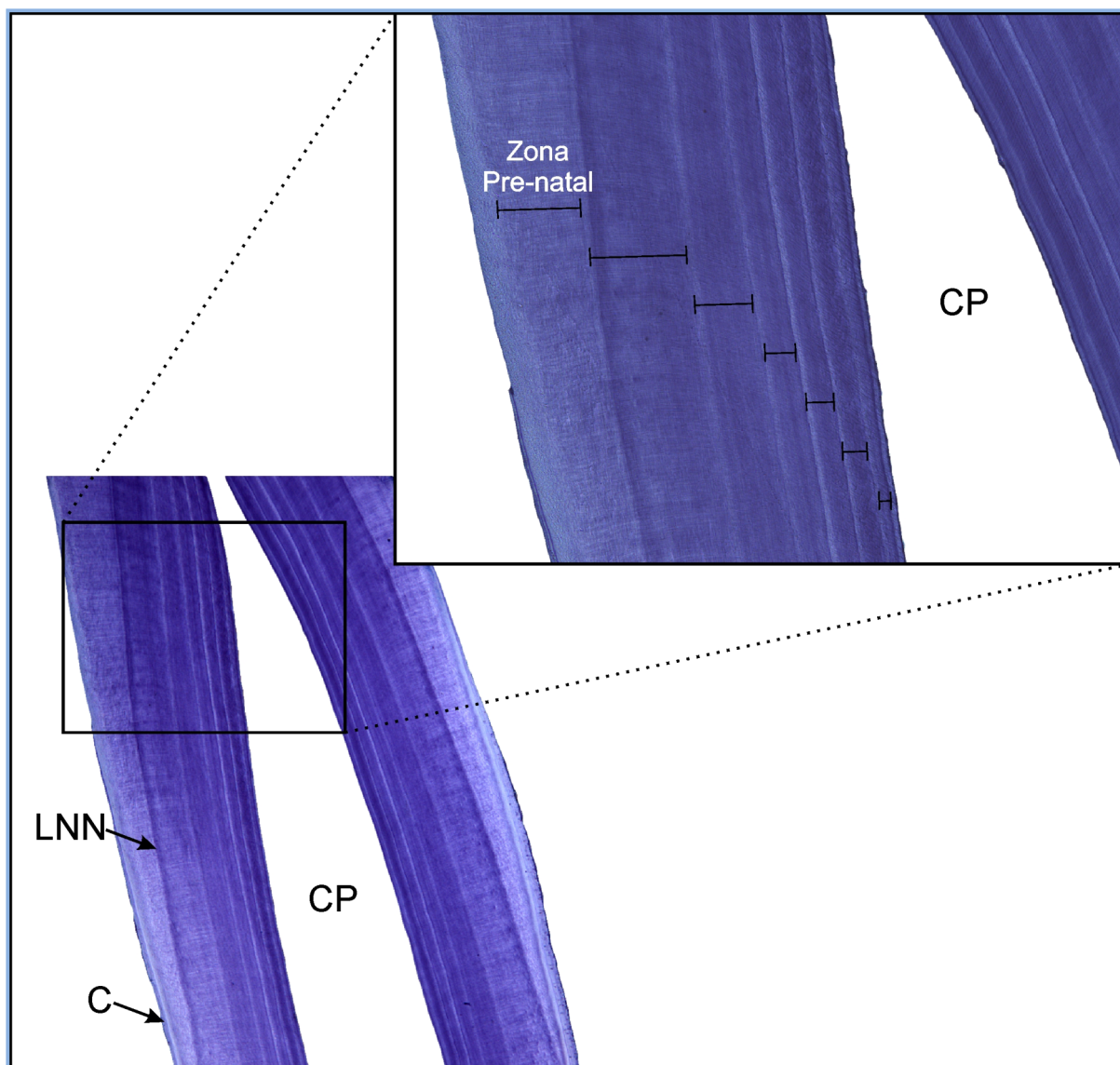


Figura 9. Patrón típico de depósito de dentina en tonina overa. Sección central (on center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 6 años de edad (RNP 1351) a 40 x y 100 x (en la parte superior derecha). LNN = línea neonatal, C = cemento, CP = cavidad pulpar.

Medidas de los GCCs

El ancho de los GCCs fue decreciendo progresivamente desde el primer GCC hacia la cavidad pulpar (fig. 9). Esta característica se observó en todos los especímenes analizados.

No se encontraron diferencias significativas en el ancho de los GCCs correspondientes entre especímenes machos y hembras (Tabla 3). Tampoco hubo diferencias estadísticas en el ancho medio del primer y segundo GCC entre grupos de capas de crecimiento típicos y anómalos, sugiriendo que las medidas del ancho pueden ser herramientas útiles para identificar esos GCCs, aun si el patrón es confuso. Sin embargo, el ancho del tercer GCC fue significativamente diferente (Tabla 4).

Tabla 3. Medidas (μm) del ancho de los 3 primeros grupos de capas de crecimiento (GCCs) obtenidas para machos (M) y hembras (H) de toninas overas y los resultados de la prueba *t* de Student entre sexos. NS = no significativo.

GCC	Sexo	<i>n</i>	Media	Desvío Estándar	Min/Max	<i>t</i> –valor ($p \leq 0,05$)
1	M	27	237,19	25,12	173,11/283,29	NS
	H	14	225,04	31,85	171,72/272,97	
2	M	22	131,79	24,83	94,03/176,73	NS
	H	7	131,51	26,32	103,34/169,53	
3	M	16	79,32	13,35	58,41/97,35	NS
	H	4	76,15	5,7	71,41/82,84	

Tabla 4. Medidas (μm) del ancho de los grupos de capas de crecimiento (GCCs) típicos (T) y anómalos (A) de especímenes de tonina overa y los resultados de la prueba t de Student entre los tipos de GCCs. Asterisco = significativamente diferente ($p \leq 0,05$) y NS = no significativo.

GCC	Tipo	n	Media	Desvío Estándar	Min/Max	t -valor ($p \leq 0,05$)
1	T	22	231,56	33,15	171,72/283,29	NS
	A	17	238,08	19,17	215,65/269,59	
2	T	12	133,55	27,05	94,03/169,53	NS
	A	17	130,65	24,05	95,85/176,73	
3	T	13	72,74	9,37	58,41/88,36	2,95*
	A	64	90,64	8,94	78,96/97,35	

EDAD

La edad fue estimada en 67 hembras y 131 machos de los 207 especímenes examinados. En los 9 restantes la mala calidad de las secciones impidió una determinación confiable. Estos últimos fueron excluidos de todos los análisis quedando el n total de individuos en 198.

El intervalo de edad de los especímenes fue de 0 a 24, siendo el 74,7 % de los animales menores de 10 años (Tabla 5, fig. 10). No obstante, se encontraron varios individuos de edad más avanzada representados principalmente por machos, lo que conlleva a una edad promedio 1,2 años mayor respecto de las hembras (Tabla 5).

El espécimen más viejo fue un macho con 24 GCCs (RNP 1616). En este espécimen, la cavidad pulpar permanecía ligeramente abierta. Los especímenes más jóvenes estuvieron representados por 4 neonatos (dos machos y dos hembras). Uno de ellos, RNP 2100, no presentaba la línea neonatal, sugiriendo que, o bien era un nonato, o bien había nacido pocos días antes (Nishiwaki & Yagi 1954, Grue Nielsen 1972, Hohn & Hammond 1985). Teniendo en cuenta los datos de campo tomados

durante la colección del animal, se descartó la posibilidad de que fuese un feto a término.

La distribución de frecuencias de edad para el total de especímenes se muestra en la fig. 10, donde se observa que todas las edades menores a 18 años se encontraron representadas, siendo las edades 0, 1 y 6 las más frecuentes. Esta misma distribución fue observada para machos y hembras cuando se analizaron los sexos por separado, no habiéndose encontrado diferencias significativas entre ambos (prueba K-S, $d = 0,2$, $p = 0,27$).

Tabla 5. Intervalos y promedios de edad (en años) de machos (♂), hembras (♀) y especímenes combinados (ambos) de toninas overas de Tierra del Fuego.

	♂	♀	Ambos		♂	♀	Ambos
Edad	<i>n</i>	<i>n</i>	<i>n</i>	Media	6,9	4,7	6,2
0-5	57	40	97	Mediana	6	3,3	6
6-10	42	20	62	ES	0,43	0,49	0,34
11-14	24	6	30	Min	0	0	0
≥15	8	1	9	Max	24	16	24

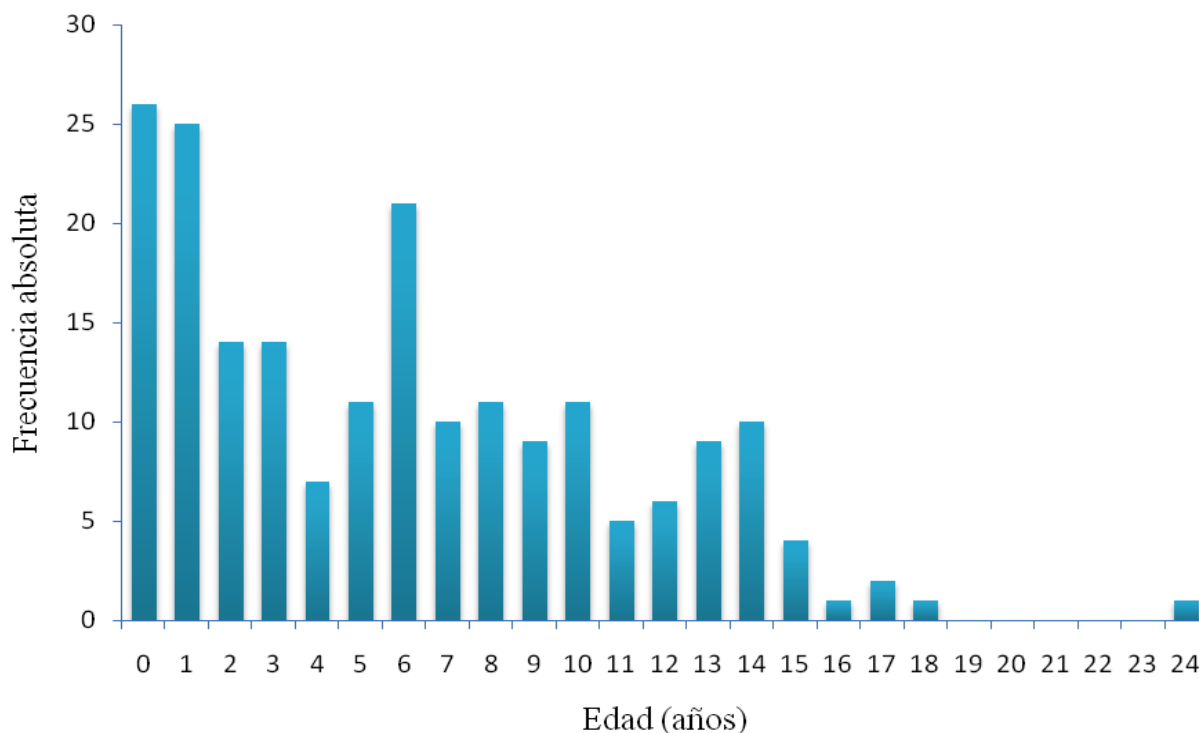


Figura 10. Frecuencia de distribución de edad de toninas overas varadas en Tierra del Fuego desde 1977 hasta 2008

ANOMALÍAS DENTARIAS

Identificación de Anomalías

Capas accesorias

En la mayor parte de los especímenes analizados se observó una capa accesorio prominente y escasamente teñida en el primer GCC, la cual era más evidente en los animales juveniles (fig. 11). Adicionalmente, el 22,6 % de los animales mayores de 5 años ($n = 115$) presentaron una delgada capa accesorio intensamente teñida en el GCC 5, 6 ó 7.

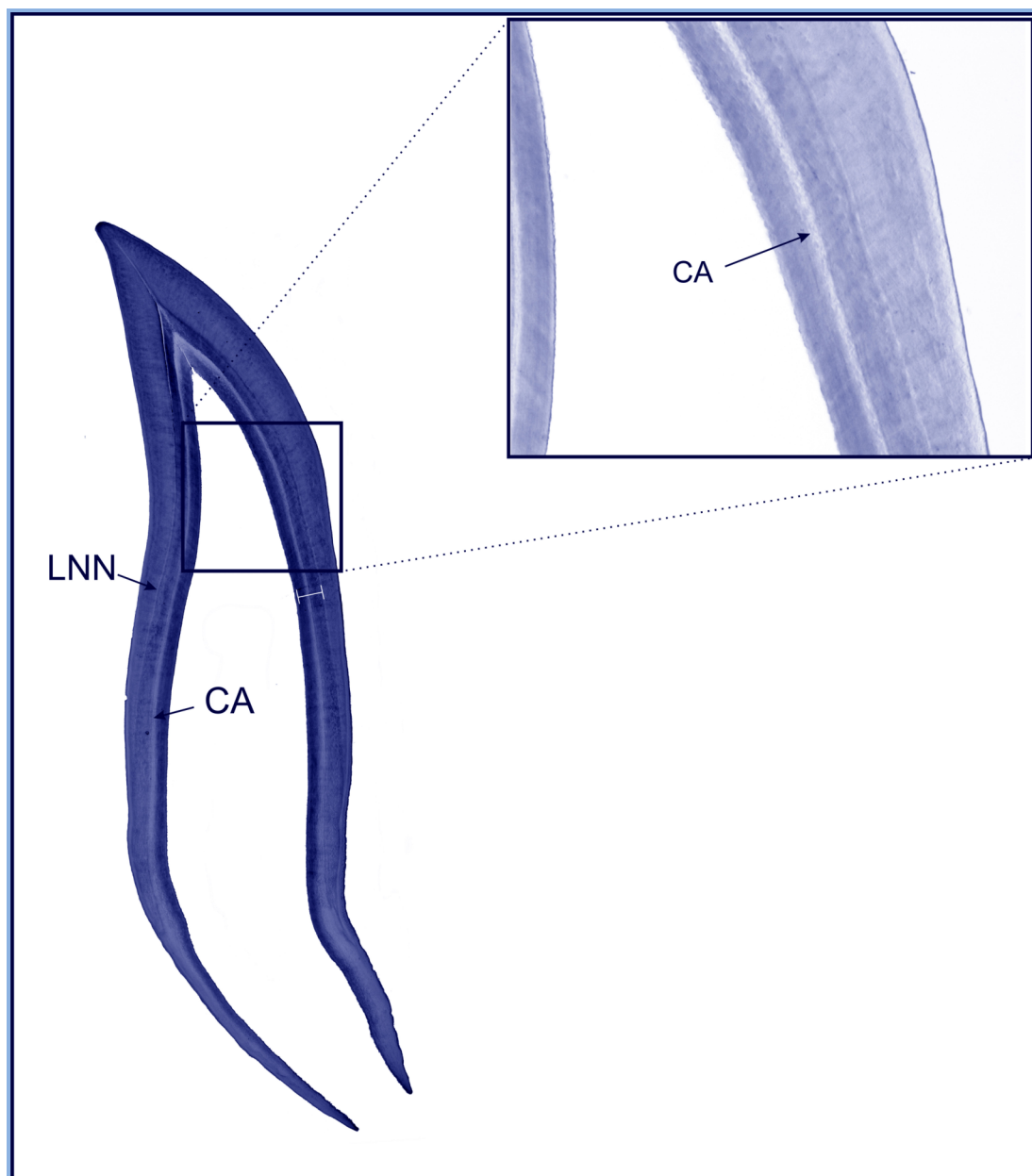


Figura 11. Sección de la porción central (on-center) del diente de un espécimen hembra de tonina overa de un año de edad (RNP 1478) mostrando una capa accesoria (CA) prominente a 40x y 60x (en la parte superior derecha). LNN = línea neonatal.

Dentina anómala

La presencia de dentina anómala (fig. 12) se registró en GCCs de 100 de los 194 especímenes analizados. Si bien el tipo de alteración en la dentina que presentaban era el mismo no constituían un patrón alternativo, es decir que no se repetían regularmente (y del mismo modo) en varios especímenes.

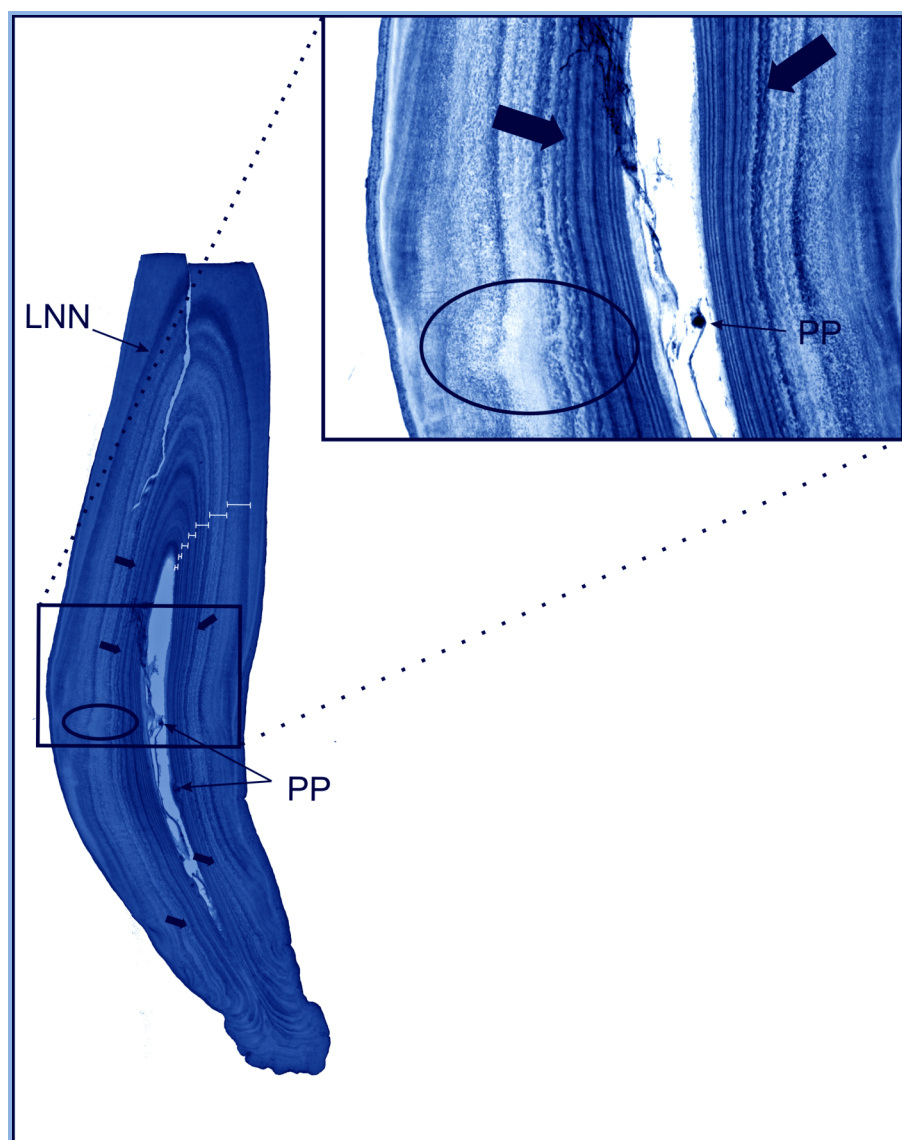


Figura 12. Diente anómalo con líneas accesorias de bordes irregulares (flechas cortas) y apariencia “hipomineralizada” (detallada en el círculo) en una sección obtenida fuera del centro (off-center) de un espécimen macho de tonina overa de 7 años de edad (RNP 620) a 40x y 60x (en la parte superior derecha). PP = piedras pulpareas. LNN = línea neonatal.

La frecuencia relativa de dentina anómala, expresada como la cantidad de anomalías en cada GCC en relación con el número de especímenes totales para cada edad, fue notoriamente mayor durante los 3 primeros GCC (fig. 13).

En 12 animales, de más de 6 años de edad, la dentina anómala estuvo presente a lo largo de toda la vida, es decir en todos sus GCCs. Considerando que las alteraciones dentarias pueden estar asociada a enfermedades (Lockyer 1993), la presencia de dentina anómala durante toda la vida de esos 12 animales podría estar reflejando algún tipo de patología crónica. Por tal motivo los mismos no fueron considerados en los análisis de anomalías dentarias y clima.

La presencia de GCCs anómalos no fue significativamente diferente entre sexos (Prueba de diferencia de proporciones: $z = 0,025$, $p = 0,75$).

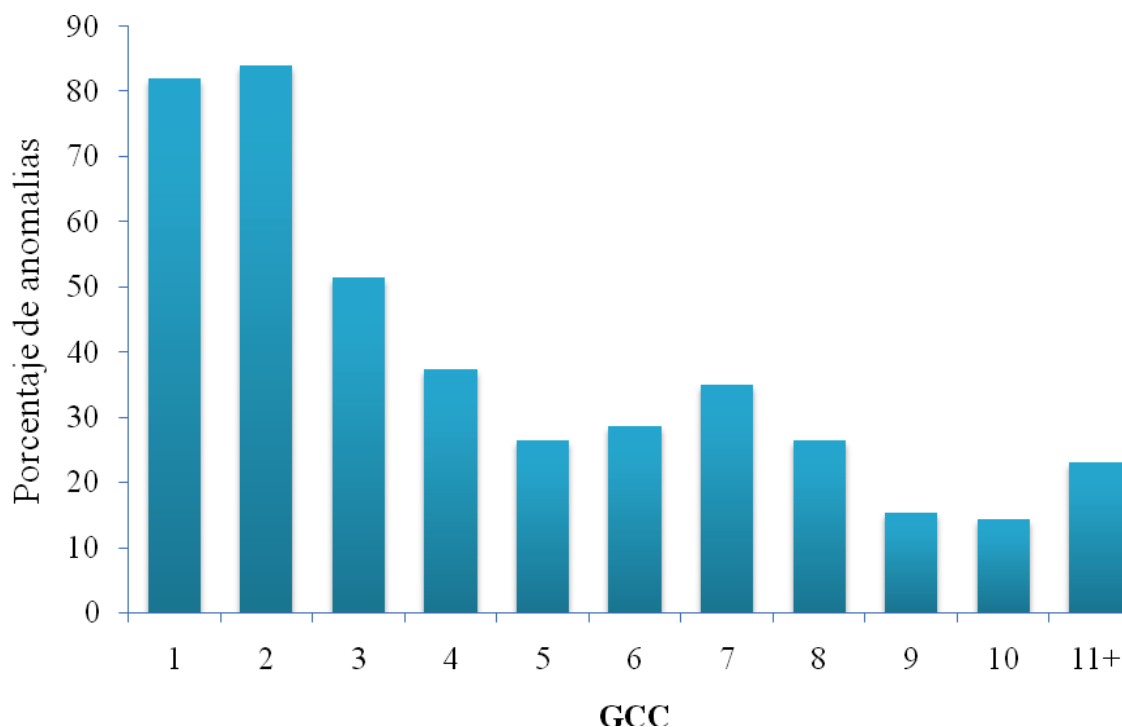


Figura 13. Porcentaje de anomalías en cada grupo de capas de crecimiento (GCC) en relación con el número de especímenes totales para cada edad.

Otras anomalías

La presencia de reabsorción de la dentina y alteración en el cemento fue registrada, en mayor o menor grado, en el 80 % de los especímenes analizados ($n = 198$). De esos 158 especímenes, el 38,6 % presentó reabsorción en el cemento (fig. 14 a), el 44,3 % en la dentina (fig. 14 b) y el 17,1 % restante en ambos tejidos (fig. 14 c). En 23 animales, todos mayores de 7 años de edad, se observaron piedras pulpaes (fig. 15).

Por otra parte, 14 especímenes mostraron un patrón de depósito de dentina muy confuso que no se correspondía con ninguna de las clasificaciones de anomalías anteriores. Por tal motivo estos animales no se tuvieron en cuenta para los análisis estadísticos posteriores. En todos los casos en que se utilizó más de un diente por espécimen, se presentaron las mismas anomalías dentarias indicando que su presencia se debe a factores sistémicos (Lockyer 1993,1995).

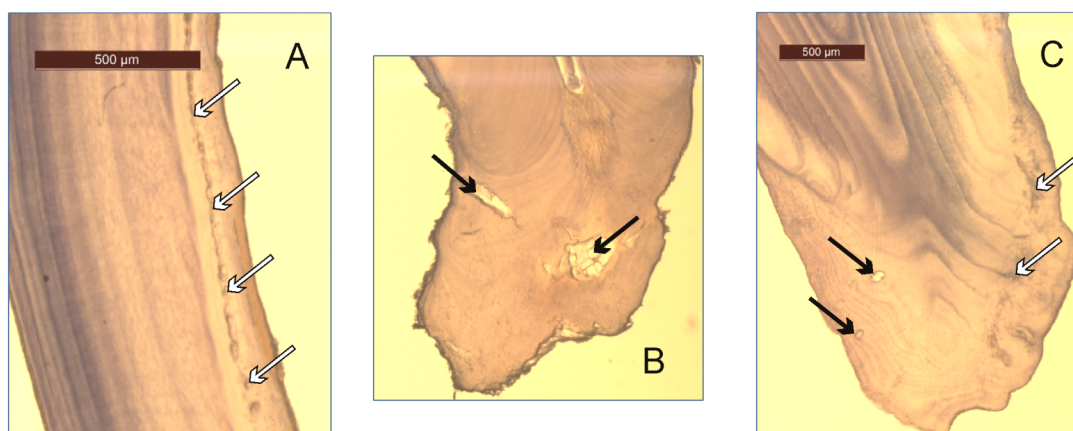


Figura 14. Reabsorción en dentina (flechas negras) y alteraciones en cemento (flechas blancas) en secciones de dientes de especímenes de toninas overas.

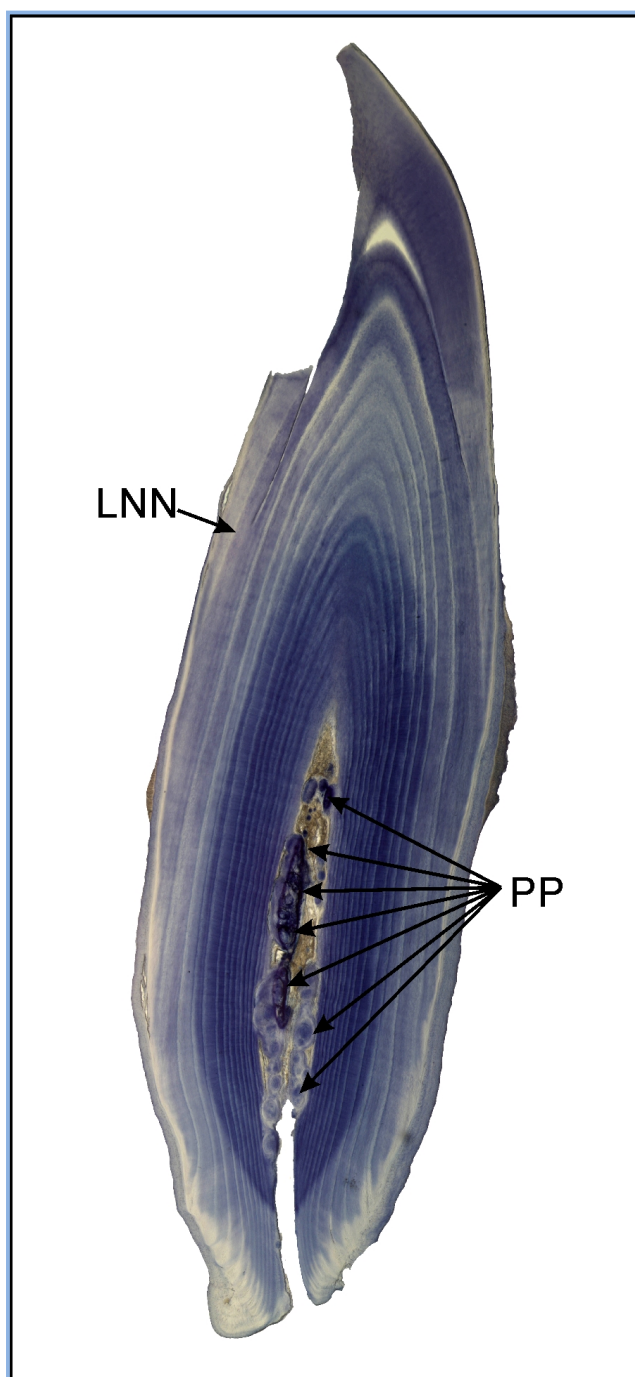


Figura 15. Sección no central (off-center) del diente de un espécimen macho de tonina overa de 14 años de edad (RNP 1073) con numerosas piedras pulpaes (PP).

Anomalías y Clima

Variables climáticas

Los valores de las variables climáticas obtenidos por las fuentes detalladas en la metodología mostraron una distribución normal según la prueba de Anderson-Darling, ($p \geq 0.1$ para todos los casos). La correlación entre las variables climáticas se expone en la Tabla 6.

Tabla 6. Valores de las correlaciones entre las variables climáticas. Las temperaturas medias son en el tiempo t , y los valores del índice del Modo Anular del Sur (MAS) y el índice de la Oscilación del Sur (IOS) en los tiempos t a $t - 3$ y t a $t - 4$, respectivamente. Asterisco = estadísticamente significativo ($p \leq 0,05$).

	MAS	MAS-1	MAS-2	MAS-3	IOS	IOS-1	IOS-2	IOS-3	IOS-4
MAS	—	—	—	—	-0,06	-0,19	-0,22	-0,07	-0,1
TMA	0,57*	0,19	0,02	0,01	0,02	-0,15	-0,36*	-0,32*	0,15
TMV	0,27	-0,08	-0,05	0,15	-0,06	-0,19	-0,36*	0,21	0,19
TMO	0,49*	0,17	-0,05	-0,07	0,03	-0,12	-0,2	-0,19	0,21
TMI	0,51*	0,2	0,13	0,07	0,06	-0,11	-0,24	-0,31*	0,01
TMP	0,48*	0,1	0,08	0,02	0,04	-0,15	-0,36*	-0,27	-0,03

A continuación se muestran (solo a modo informativo) las series de tiempo de los valores de los índices del Modo Anular del Sur (MAS), el Índice de la Oscilación del Sur (IOS) y los de las temperaturas medias anuales y estacionales que se encontraban disponibles para el estudio (figs. 16-18, en ese orden).

De las temperaturas medias estacionales, la TMI es la única que muestra una tendencia positiva evidente desde principios de la década del 80 (fig. 18). Esta tendencia positiva coincide temporalmente con una tendencia negativa de la frecuencia de anomalías dentarias (ver proporción de anomalías y variables climáticas en la siguiente sección). Por tal motivo, solo se consideraron sus valores y los de la TMA como variables locales en los análisis posteriores.

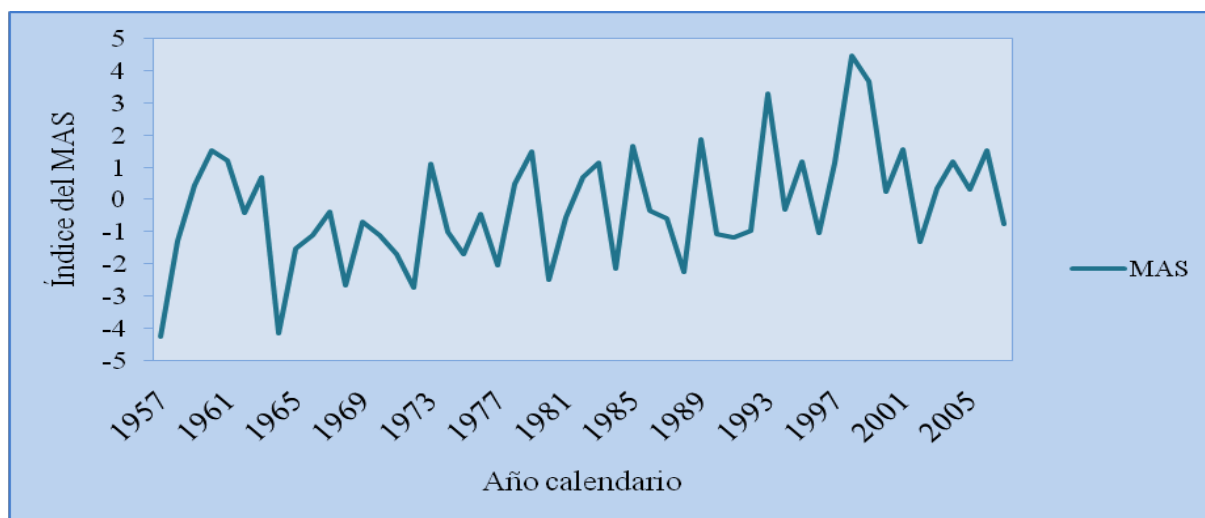


Figura 16. Valores del índice del Modo Anular del Sur (MAS) para el período comprendido entre 1957 y 2007. Se observa la tendencia hacia los valores positivos de la serie desde finales de los 60s.

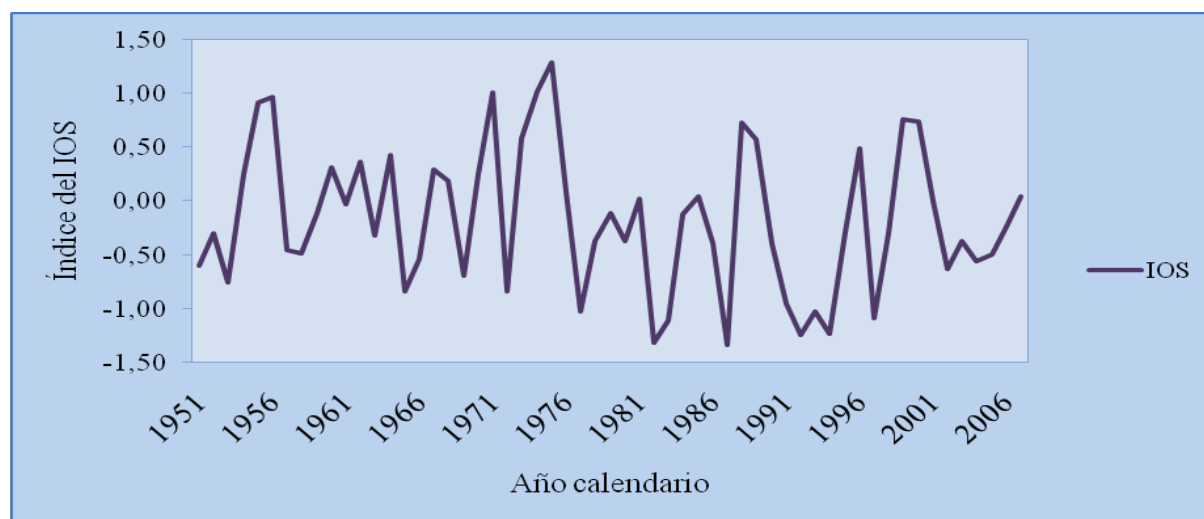


Figura 17. Valores del índice de la Oscilación del Sur (IOS) para el período comprendido entre 1951 y 2007.

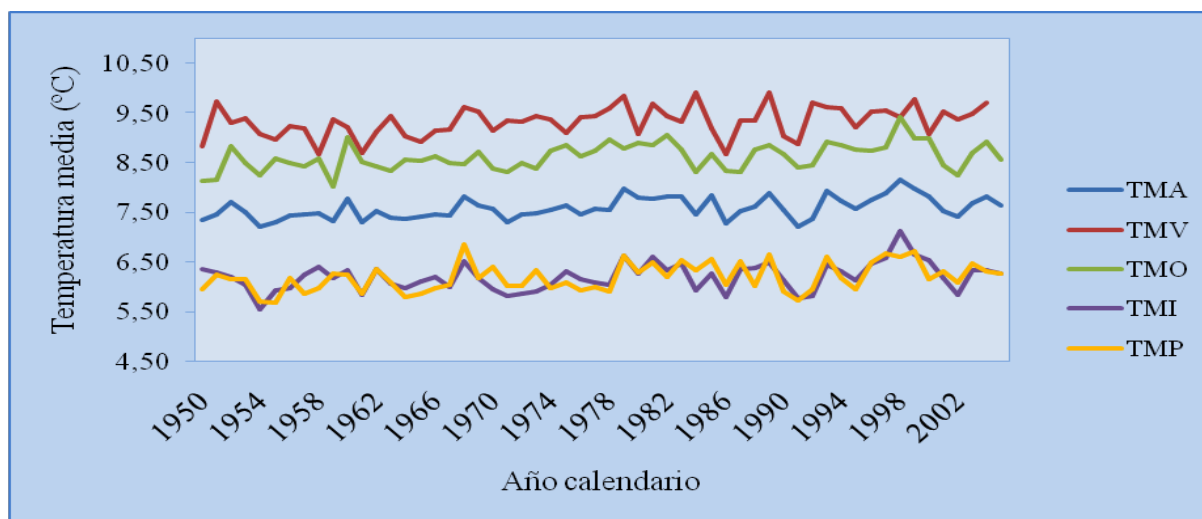


Figura 18. Valores de la Temperatura media anual (TMA) y las temperaturas medias estacionales para el período comprendido entre 1950 y 2005. V: verano, O: Otoño, I: invierno, P: primavera.

Presencia de anomalías y variables climáticas

En la Tabla 7 se detallan todos los modelos utilizados para el análisis (incluyendo al global y al nulo), así como sus correspondientes valores de AIC, ΔAIC y w_i . El modelo que mejor explica la presencia de anomalías dentarias es el que incluyó al MAS en tiempo t como única variable explicatoria fija. Este modelo sugiere una relación negativa entre ambas variables (Coeficiente del mejor modelo = $-0,2595$, $ES = \pm 0,1228$), siendo menor la presencia de anomalías dentarias a medida que el MAS toma valores más positivos. El w_i de este modelo indica una probabilidad de selección de 0,65.

El segundo mejor modelo incluyó al MAS en tiempo t y t_{-1} como variables fijas, presentando un w_i de 0,23 y un ΔAIC de 2,07 con respecto al primero. La diferencia en el AIC del resto de los modelos candidatos con respecto al mejor modelo fue superior a 5 y los w_i fueron bajos, indicando que presentaban poco soporte de los datos. La variabilidad explicada por los efectos aleatorios fue significativa en todos los modelos realizados (PCV, $p \leq 0,001$).

Tabla 7. Modelos lineales generalizados mixtos utilizados para evaluar la presencia de anomalías dentarias en toninas overas de Tierra del Fuego en función de los años calendarios y las variables climáticas. Los modelos están ordenados por orden creciente de AIC. K = n° de parámetros del modelo + 1. AIC= criterio de información de akaike. w_i =peso del akaike. MAS= índice del Modo Anular del Sur. IOS = índice de la Oscilación del Sur. TMA= temperatura media anual. TMI= temperatura media de invierno. Los subíndices indican los años de retardo de las variables climáticas en relación al año de depósito de los grupos de capas de crecimiento. El modelo nulo no incluye ninguna variable explicatoria fija. La edad, la identidad y el sexo de los especímenes fueron utilizados como variables aleatorias en todos los modelos.

Variables explicatorias fijas	K	AIC	ΔAIC	w_i
MAS	5	631,07	0	0,65
MAS + MAS ₋₁	6	633,14	2,07	0,23
IOS ₋₁	5	637,03	5,96	0,03
MAS + MAS ₋₂ + MAS ₋₃	7	638,86	7,79	0,01
Nulo	4	639,06	7,99	0,01
IOS+ IOS ₋₁	6	639,21	8,14	0,01
IOS	5	639,22	8,15	0,01
MAS ₋₁	5	640,06	8,99	0,01
IOS ₋₂	5	640,25	9,18	0,01
MAS ₋₂	5	640,69	9,62	0,01
IOS ₋₁ + IOS ₋₂ + IOS ₋₃	7	642,03	10,96	0
TMI ₋₁	5	642,13	11,06	0
IOS ₋₂ + IOS ₋₃	6	642,26	11,19	0
TMA	5	642,34	11,27	0
IOS + IOS ₋₂ + IOS ₋₃	7	642,63	11,56	0
TMA ₋₁	5	642,73	11,66	0
MAS + MAS ₋₁ + MAS ₋₂ + MAS ₋₃	8	643,06	11,99	0
TMI + TMI ₋₁	6	643,2	12,13	0
IOS + IOS ₋₁ + IOS ₋₂ + IOS ₋₃	8	643,63	12,56	0
MAS ₋₂ + MAS ₋₃	6	644,31	13,24	0
TMA + TMA ₋₁	6	644,96	13,89	0

Continuación **Tabla 7.**

Variables explicatorias fijas	K	AIC	ΔAIC	w_i
AÑOS	5	744,68	113,61	0
GLOBAL	17	754,16	123,09	0
TMI	5	1289,31	658,24	0
IOS ₃	5	1505,12	874,05	0
MAS ₃	5	1772,82	1141,75	0

Proporción de anomalías y variables climáticas

La proporción de anomalías mostró una tendencia negativa desde principios de la década del 80 en adelante. En el año 1995 no se registraron anomalías, después de lo cual comenzó una tendencia positiva que se mantuvo hasta la finalización del muestreo en el año 2001 (fig. 19). Del set de modelos candidatos utilizados para evaluar la relación entre la proporción de las anomalías dentarias y las variables climáticas (Tabla 8), el modelo nulo (que solo incluye el intercepto) es el que mejor se ajustó a los datos. Este resultado sugiere que ninguna de las variables seleccionadas explica la cantidad de anomalías dentarias presentes cada año.



Figura 19. Proporción de anomalías (en relación al número de especímenes) por año. El número máximo de especímenes por año fue de 57 y el mínimo de 18, durante los años 1994 y 1995-1996, respectivamente.

Tabla 8. Modelos lineales generalizados utilizados para evaluar la proporción de anomalías dentarias por años en toninas overas de Tierra del Fuego en función de los años calendarios y las variables climáticas. Los modelos están ordenados por orden creciente de AICc. $K = n^{\circ}$ de parámetros del modelo + 1. AICc= criterio de información de akaike corregido para tamaños muestrales pequeños. w_i =peso del akaike. MAS= índice del Modo Anular del Sur. IOS = índice de la Oscilación del Sur. TMA= temperatura media anual. TMI= temperatura media de invierno, Anom.₁= anomalías dentarias en tiempo t_{-1} . Los subíndices indican los años de retardo de las variables climáticas en relación al año de depósito de los grupos de capas de crecimiento. El modelo nulo no incluye ninguna variable.

Variables explicatorias	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Nulo	1	14,08	0	0,14
TMA	2	16,38	2,3	0,04
IOS	2	16,38	2,3	0,04
TMA. ₁	2	16,38	2,3	0,04
MAS. ₂	2	16,38	2,3	0,04
IOS. ₂	2	16,39	2,31	0,04
MAS. ₁	2	16,39	2,31	0,04
MAS	2	16,39	2,31	0,04
IOS. ₁	2	16,39	2,31	0,04
TMI	2	16,39	2,31	0,04
IOS. ₃	2	16,4	2,32	0,04
TMI. ₁	2	16,4	2,32	0,04
MAS. ₃	2	16,4	2,32	0,04
AÑOS	2	16,42	2,34	0,04
ANOM. ₁	2	16,53	2,45	0,04
TMA + TMA. ₁	3	18,86	4,78	0,01
IOS + IOS. ₁	3	18,87	4,79	0,01
IOS. ₂ + IOS. ₃	3	18,88	4,8	0,01
MAS + MAS. ₁	3	18,88	4,8	0,01

Continuación de **Tabla 8**.

Variables explicatorias	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
MAS ₂ + MAS ₃	3	18,88	4,8	0,01
TMI + TML ₁	3	18,89	4,81	0,01
IOS ₂ + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
TMI + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
MAS ₂ + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
MAS ₁ + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
TMA ₁ + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
TMA + ANOM ₁	3	19,01	4,93	0,01
IOS + ANOM ₁	3	19,01	4,94	0,01
AÑOS + ANOM ₁	3	19,01	4,94	0,01
IOS ₃ + ANOM ₁	3	19,02	4,94	0,01
TML ₁ + ANOM ₁	3	19,02	4,94	0,01
IOS ₁ + ANOM ₁	3	19,02	4,94	0,01
MAS + ANOM ₁	3	19,02	4,94	0,01
MAS ₃ + ANOM ₁	3	19,03	4,95	0,01
IOS + IOS ₂ + IOS ₃	4	21,55	7,47	0
IOS1 + IOS ₂ + IOS ₃	4	21,57	7,49	0
MAS + MAS ₂ + MAS ₃	4	21,57	7,49	0
TMA + TMA ₁ + ANOM ₁	4	21,69	7,61	0
TMI + TML ₁ + ANOM ₁	4	21,69	7,62	0
IOS ₂ + IOS ₃ + ANOM ₁	4	21,7	7,62	0
IOS + IOS ₁ + ANOM ₁	4	21,7	7,62	0
MAS + MAS ₁ + ANOM ₁	4	21,7	7,62	0
MAS ₂ + MAS ₃ + ANOM ₁	4	21,71	7,63	0

CRECIMIENTO

A raíz de los resultados obtenidos en la sección anterior de anomalías y clima se decidió utilizar la misma submuestra ($n = 168$) para los análisis de crecimiento individual. En ellos se incluyeron además los especímenes neonatos ($n = 4$) en las dos submuestras para una mejor estimación de las curvas de crecimiento.

Los resultados del modelo de crecimiento de Gompertz para las submuestras se exponen en la Tabla 9. Si bien los parámetros estimados fueron mayores en los animales con patrón de depósito típico en todos sus GCCs, las diferencias no fueron estadísticamente significativas (intervalos de confianza al 95% de significancia). No obstante estos resultados, las trayectorias de crecimiento fueron disímiles entre ambos grupos, alcanzando el primero de ellos la longitud asintótica a los 6 años de edad, mientras que el grupo con GCCs anómalos lo hace a los 9 años (fig. 20 A y B, respectivamente).

Tabla 9. Parámetros del modelo de crecimiento de Gompertz desarrollado para las toninas overas de Tierra del Fuego que presentaban el patrón típico de depósito de dentina en todos sus grupos de capas de crecimiento (T) y para aquellas que presentan uno o más grupos de capas de crecimiento anómalos (A).

		Coeficientes (\pm ES)			Intervalos de Confianza (95%)						r^2
					Inf	Sup	Inf	Sup	Inf	Sup	
	n	a	b	c	a	a	b	b	c	c	%
T	84	132,01($\pm 0,9$)	0,51($\pm 0,05$)	1,56($\pm 0,18$)	130,1	133,9	0,41	0,6	1,19	1,92	73,1
A	92	131,17($\pm 1,0$)	0,48($\pm 0,04$)	1,11($\pm 0,13$)	129,1	133,3	0,39	0,6	0,85	1,36	74,5

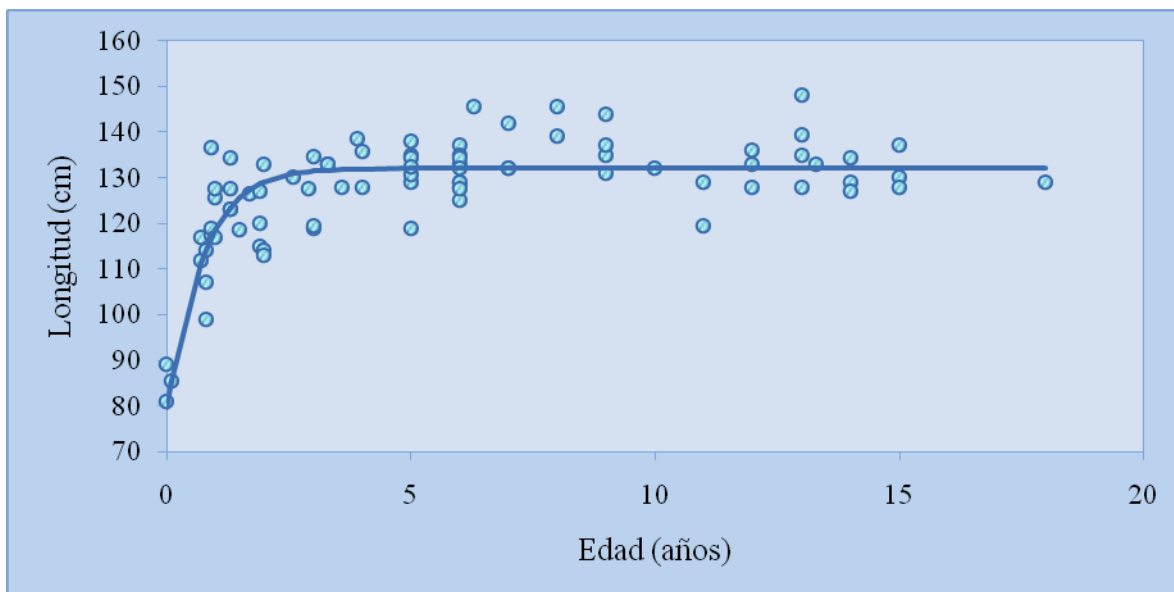


Figura 20. A) Longitud total en función de la edad en toninas overas que presentaban el patrón típico de depósito de dentina en todos sus grupos de capas de crecimiento (GCCs). La línea sólida representa la curva de crecimiento predicha a partir del modelo de Gompertz.

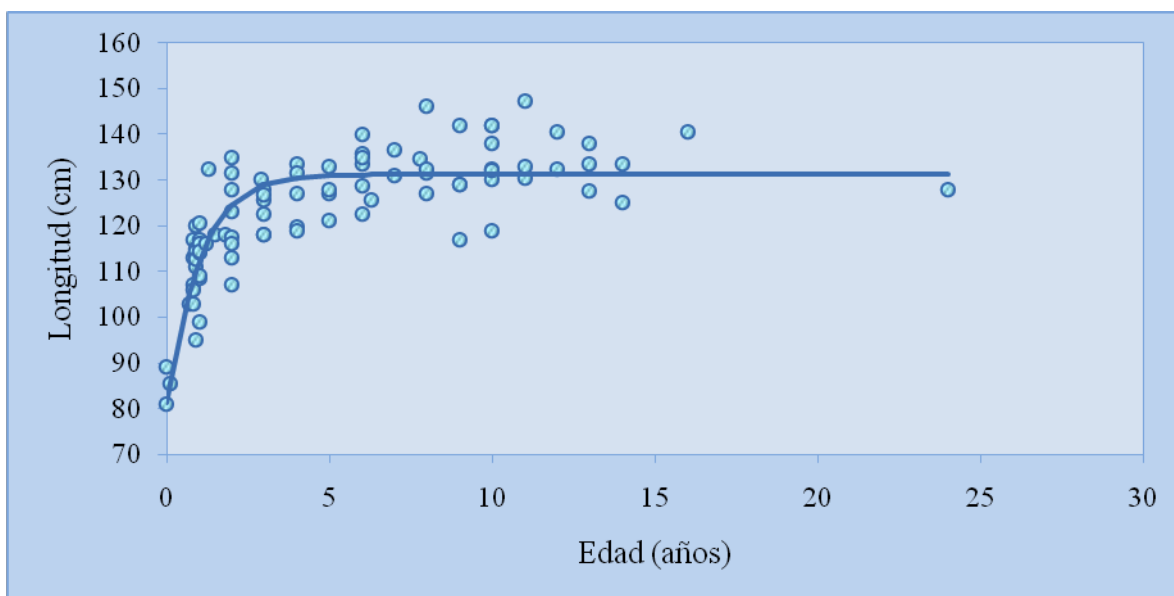


Figura 20. B) Longitud total en función de la edad en toninas overas que presentaban uno o más grupos de capas de crecimiento (GCCs) anómalos. La línea sólida representa la curva de crecimiento predicha a partir del modelo de Gompertz.



DISCUSIÓN

PATRÓN DE CRECIMIENTO

El patrón de depósito típico en dentina de toninas overas es similar al de otras especies de odontocetos (Perrin & Myrick 1980, Hohn *et al.* 1989). Cada GCC, formado por una capa delgada y clara y una capa oscura más ancha, fue considerado como una capa anual. Si bien el patrón de crecimiento de la tonina overa debería ser validado con tetraciclina u otros tipos de marcaciones para establecer que un GCC se corresponde con un patrón de depósito anual, su similitud con otros delfínidos cuyos GCCs han sido calibrados (p. ej., *Tursiops truncatus* en Hohn *et al.* 1989), avala dicha consideración.

La línea neonatal fue compleja, en contraste con lo que se describió para otras especies. Mientras que en la mayoría de las especies se visualiza como una capa pálida bien definida (Perrin & Myrick 1980), en esta especie consistió en 3 capas (descriptas en la sección de resultados).

A pesar de las posibles variaciones entre individuos, el depósito de las capas fue claro, los GCCs fueron distintivos y las capas accesorias poco evidentes después del primer GCC. Estas características facilitan la estimación de la edad, principalmente en aquellos animales donde los dientes presentan dos planos de curvatura y no pueden realizarse las medidas de los anchos de los GCCs

A su vez, los límites entre los distintos GCCs fueron fáciles de identificar reduciendo las probabilidades de malinterpretar el patrón de depósito anual. Al igual que en otros odontocetos (Myrick *et al.* 1983, Hohn *et al.* 1989, Pinedo & Hohn 2000), el límite entre dos GCCs adyacentes fue marcado por una capa fina e intensamente teñida, la cual es más conspicua entre los GCCs 2-3 y subsecuentes GCCs que entre los GCCs 1-2 (Myrick *et al.* 1983, Hohn *et al.* 1989). Sin embargo, en la tonina overa la división entre el primer y el segundo GCC también es conspicua. Esta característica fue observada previamente en el delfín franciscana (*Pontoporia blainvillei*) y se la asoció con una ingesta temprana de alimento sólido (Pinedo & Hohn 2000). La misma interpretación podría aplicarse para las toninas overas dado que el período de lactancia también parece ser corto (Joseph *et al.* 1987, Kastelein *et al.* 1993).

En general, las poblaciones cuyos individuos presentan capas de crecimiento bien definidas habitan áreas con marcada estacionalidad climática (Klevezal 1996). La buena definición de las capas de crecimiento de la población estudiada probablemente se relacione con el área geográfica donde habita. La comparación de los GCCs de las toninas overas de Tierra del Fuego con el de otras poblaciones que habitan en latitudes más bajas, así como con otros odontocetos del extremo sur de Argentina y Chile, ayudaría a probar dicha premisa.

El ancho relativo de los GCCs se mantuvo constante en toda la muestra, reflejando su utilidad en la correcta identificación de los límites entre GCCs. La variabilidad en los valores absolutos de las medidas del ancho de cada GCC fue, en cambio, lo suficientemente grande como para ser confiable.

En animales con el patrón anómalo, los anchos promedio de los dos primeros grupos de capa de crecimiento fueron similares a aquellos con el patrón típico, reforzando la utilidad de las medidas. Es posible que las diferencias observadas en el tercer GCC sean un artefacto del bajo número de individuos, por lo que sería conveniente contar con un mayor número de especímenes para corroborar dichas diferencias.

La ausencia de dimorfismo sexual en el ancho de los GCCs permite utilizar las medidas de ambos sexos conjuntamente en estudios futuros. Sin embargo, dado que el tamaño muestral de las hembras fue bajo, sería adecuado realizar comparaciones con un número mayor de especímenes.

La uniformidad en la estructura y el ancho relativo de los GCCs entre los diferentes especímenes permiten establecer pautas para estimar la edad con mayor precisión (Dellabianca *et al.* datos no publicados). Estos lineamientos son importantes teniendo en cuenta que en la mayoría de los especímenes se observó una capa accesoria conspicua en la mitad del primer GCC, la cual podría ser interpretada erróneamente como el límite de una capa anual. Esto llevaría a la sobrestimación de las edades y podría inducir a equivocaciones y subestimaciones de las longitudes totales, las tasas de crecimiento y el alcance de la madurez sexual, en especial en aquellas especies que la alcanzan a edades muy tempranas (Hohn 1980, 1990).

EDAD

En los resultados obtenidos en esta investigación, todas las edades (entre 0 y 18 años) estuvieron presentes en la muestra de animales varados (ya sea por causas naturales o por capturas incidentales) en Tierra del Fuego (fig. 10). No obstante, los individuos menores de dos años fueron los más abundantes, representando el 25,75 % del total de especímenes muestreados. Estos valores son equivalentes a los obtenidos previamente por Lockyer *et al.* (1988) para la misma población. La alta proporción de juveniles varados se observó también en otras especies de cetáceos menores y se asoció con diferencias comportamentales, sugiriendo que los individuos inmaduros son más vulnerables a quedar atrapados en las redes costeras (Read & Hohn 1995, Hohn *et al.* 1996, Botta *et al.* 2010).

El animal de mayor edad fue un macho con 24 GCCs, siendo el espécimen de tonina overa más longevo encontrado hasta la fecha. Previo a este estudio, la edad máxima reportada para la especie era de 19 años (Pedraza 2008). Si bien se encontraron otros animales de edad avanzada (Tabla 5, fig. 10), el 80 % de los animales tenían 10 años o menos. Resultados similares fueron encontrados para la marsopa de puerto, *Phocoena phocoena* (Read & Hohn 1995). Estos autores postulan que las marsopas de puerto pueden vivir 20 años o más pero que la mayoría de los especímenes encontrados varados rara vez alcanzan esa edad, probablemente por una combinación de mortalidad natural y de capturas incidentales en redes de pesca. La misma explicación podría ser aplicada para las toninas overas de Tierra del Fuego.

Con respecto a la representatividad de los sexos en los animales varados en Tierra del Fuego, nuestros resultados coinciden con los de Lockyer *et al.* (1988), Pedraza (2008), Goodall *et al.* (2008) y Pimper (2010), siendo los machos más abundantes que las hembras en una proporción aproximada de dos a uno. Una de las explicaciones más plausibles de estas diferencias sería la existencia de segregación sexual (Pedraza 2008). Los machos realizarían mayores desplazamientos en el área para aumentar las probabilidades de encontrar hembras receptivas (Pedraza 2008, Pimper 2010), lo cual podría aumentar también las probabilidades de ser capturados incidentalmente en redes de pesca.

Otro factor a considerar es el tipo de muestreo, dado que los especímenes analizados fueron, en su mayoría, capturados incidentalmente en pesquerías artesanales (Goodall *et al.* 1988, 1994, 2008). Estas pesquerías son estacionales y se desarrollan, principalmente, de octubre a marzo, coincidiendo con la época de reproducción de la tonina overa (Goodall *et al.* 1988, Lockyer *et al.* 1988, Goodall 1994). Este factor estacional podría ser importante en el desbalance observado entre los sexos, considerando además que las pesquerías operan en algunas de las áreas frecuentadas por estos delfines y que las hembras podrían permanecer con las crías en zonas diferentes a las frecuentadas por los machos y juveniles (Lockyer *et al.* 1988, Pedraza 2008).

La información existente sobre el comportamiento de la especie en el Atlántico Sudoccidental proviene principalmente de la zona norte de su distribución (Coscarella *et al.* 2003, Coscarella 2005, Coscarella *et al.* 2010), no conociéndose en detalle el comportamiento de la especie en la zona de Tierra del Fuego. Coscarella (2005) reportó gran dinamismo en la conformación de grupos entre los individuos de la manada a raíz de lo cual se sugirió que la estructura social de la especie sería del tipo fusión-fisión (Coscarella 2005, Pedraza 2008) donde los individuos cambian de grupo constantemente sin mantener lazos sociales permanentes. Según estos mismos autores, el sistema de apareamiento de las toninas overas podría ser del tipo promiscuo y la estructura social no se basaría en segregaciones entre sexos y clases de edad.

Teniendo en cuenta que la cantidad y la ubicación de las redes costeras varían entre las distintas temporadas (Goodall *et al.* 1994), sería interesante comparar las clases de edad y la proporción de sexos de los animales encontrados en las playas en diferentes temporadas, y entre los diferentes sitios a lo largo de la costa atlántica de Tierra del Fuego por temporadas para conocer si existe variación temporal y espacial entre sexos y entre clases de edad. Por otro lado, determinar la existencia de variaciones en la composición de sexos o clases de edad de animales varados a lo largo de la temporada, permitiría postular hipótesis más certera acerca de las segregaciones relacionadas con la reproducción y el cuidado parental.

ANOMALÍAS DENTARIAS

La presencia de una capa accesoria prominente en la mitad del primer GCC (fig. 11) en la mayoría de los 198 especímenes muestreados sugiere que podría estar relacionada con eventos de vida, posiblemente con el comienzo de la incorporación de alimento sólido por parte del animal.

Joseph *et al.* (1997) encontraron que una cría de tonina overa nacida en cautiverio comenzó a ingerir pescado entero a los dos meses de edad y Kastelein *et al.* (1993) observaron, en seis crías en cautiverio, que la duración del período de lactancia exclusiva fue de dos a ocho meses.

Como fue mencionado en la sección anterior, la edad de madurez sexual no es conocida con exactitud para la especie, pero podría ocurrir entre los 5 y 6 años de edad (Lockyer *et al.* 1988). Esta edad se corresponde con la aparición de una delgada línea accesoria intensamente teñida en el GCC 5, 6 ó 7 en 26 de 115 animales muestreados. Una conexión entre las capas accesorias (como líneas indicadoras) y el alcance de la madurez sexual fue sugerida para otros cetáceos (Klevezal & Myrick 1984, Klevezal 1996). La presencia de estas capas profundamente teñidas en el caso de las hembras puede asociarse también con eventos de parición, como fue reportado para los delfines moteado (*Stenella attenuata*) y rotador (*S. longirostris*) por Klevezal & Myrick (1984). El análisis del patrón de depósito en dentina, conjuntamente con el estatus reproductivo de los especímenes (mediante cortes histológicos de las gónadas), permitiría una vinculación más concreta entre estas anomalías dentarias y los eventos de vida mencionados.

Las piedras pulpares estuvieron presentes solo en animales mayores de 7 años. La ocurrencia de estas anomalías en animales maduros y longevos ha sido reportada para otros odontocetos (da Silva 1995, Lockyer 1993, 1995, Evans *et al.* 2002, Lastra Luque *et al.* 2008). Lockyer (1993) encontró que la ocurrencia de ellas se asociaba con el alcance de la pubertad en delfines piloto de aleta corta (*Globicephala macrorhynchus*) y de aleta larga (*G. melas*), pero no había una correlación muy fuerte con la edad. Sin embargo, hasta la fecha existe muy poca información sobre las posibles causas de su formación, y el hecho de que puedan

permanecer libres en la cavidad pulpar antes de incorporarse a la dentina, hace muy difícil estimar la edad a la cual se formaron realmente (Lockyer 1995).

La presencia de reabsorción de la dentina y de alteración en el cemento se registró en los 50,5 % y 45 % de los animales examinados, respectivamente. Valores similares fueron encontrados para la marsopa de puerto (*Phocoena phocoena*) por Lastra Luque *et al.* (2008), donde se observó una relación positiva entre la incidencia de estas anomalías y la edad, coincidiendo con el intervalo de edad correspondiente al alcance de la madurez sexual. En delfines piloto de aleta larga y corta, Lockyer (1993) reportó la presencia de reabsorción de dentina en todos los animales maduros, independientemente de su edad, sugiriendo que la reabsorción podría ser causada por cambios hormonales producidos durante la transición a la vida adulta. El análisis del intervalo etario de los individuos en los que ocurren dichas anomalías permitirá realizar vinculaciones similares para la tonina overa.

El depósito anómalo de dentina en uno o varios de los GCCs de los especímenes estuvo relacionada con los valores del índice del MAS al tiempo t. Una conexión similar entre condiciones ambientales y anomalías dentarias había sido reportada por Manzanilla (1989) para delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) en Perú. Esta investigadora observó que el evento de El Niño 1982-1983 había quedado registrado en los dientes de los delfines, principalmente en las hembras maduras, como una capa hipocalcificada en el GCC correspondiente a ese periodo, y lo asoció con el colapso de los stocks de anchoveta (*Engraulis ringens*) producido durante el evento. Este trabajo fue el primero en evidenciar el efecto del ambiente sobre el depósito de la dentina durante períodos de condiciones climáticas singulares, y el único reportado para mamíferos marinos previo a este estudio.

En delfines piloto de aleta larga también se registró la presencia de anomalías dentarias en años particulares, sin embargo no se encontraron relaciones evidentes con factores ambientales (Lockyer 1993).

La presencia de las anomalías dentarias no estuvo asociada a las temperaturas medias locales a pesar de las correlaciones observadas entre éstas y el índice del MAS (Tabla 4). Estos resultados indican que serían otras las variables ambientales locales reguladas por el MAS las que estarían implicadas en la ocurrencia de las anomalías dentarias.

Como se ha mencionado en el capítulo introductorio de esta tesis, el MAS es considerado el patrón de variabilidad climático más importante para las latitudes altas del hemisferio sur (Hall & Visbeck 2002, Thompson 2007). Además de las anomalías en las temperaturas superficiales, el MAS genera variaciones en la circulación oceánica y la extensión del hielo marino. Sus valores positivos están asociados con mayores intensidades de la corriente circumpolar, surgencias anómalas en la región antártica, hundimientos anómalos en torno a los 45° S y un aumento de la cobertura de hielo marino (Hall & Visbeck 2002).

El conocimiento más detallado de la influencia del MAS sobre otras variables oceanográficas locales y el acceso a series temporales de productividad para el período (1960-2005), posibilitarían un mejor entendimiento de la conexión entre esta variable climática y el depósito de dentina en la tonina overa. Hasta el momento, dicha información no se encuentra disponible.

Varios autores han sugerido interacciones entre el MAS y el IOS (Liu *et al.* 2004; Fogt & Bromwich 2006, L'Heureux & Thompson 2006). Si bien el efecto del ENOS se evidenció en distintas poblaciones de predadores tope del océano Atlántico Sur y la Antártida (Forcada *et al.* 2005, 2006; Jenouvrier *et al.* 2005; Proffitt *et al.* 2007, Trathan *et al.* 2007), no se ha observado ninguna relación con la presencia de las alteraciones dentarias en las toninas overas de Tierra del Fuego. Una de las principales explicaciones para esto podría relacionarse con la alimentación. Mientras que la tonina overa es una especie oportunista, alimentándose de peces, cefalópodos y crustáceos (Bastida *et al.* 1988, Crespo *et al.* 1997, Berón Vera *et al.* 2001, Pedraza 2008), las especies de los estudios mencionados anteriormente dependen principalmente del krill.

Las relaciones entre el reclutamiento y la disponibilidad del krill, el hielo marino y el IOS se estudiaron detalladamente en el Océano Austral (Quetin & Ross 2003, Ducklow *et al.* 2007; Murphy *et al.* 2007). Por el contrario, la falta de conocimiento acerca de la influencia del ENOS sobre la producción primaria y secundaria de la región de Tierra del Fuego impide desarrollar hipótesis adecuadas con respecto a la ausencia de relación entre este agente de variabilidad climática y las anomalías dentarias.

La proporción de anomalías dentarias por año no fue significativamente explicada por ninguna de las variables ambientales exploradas en este estudio. Sin embargo, se observó una alta frecuencia de anomalías dentarias entre mediados de los años 70s y principio de los 80s, seguida por una abrupta disminución en la proporción de éstas (fig. 19) que coincidió con el período de mayores cambios en los valores del índice del MAS (Marshall 2003). Conjuntamente con ello, se observa una tendencia positiva de la temperatura del agua de mar en la zona de Tierra del Fuego, en particular la temperatura media de invierno (fig. 18).

Es interesante destacar que cambios en los parámetros demográficos fueron observados durante el mismo período para predadores tope de la región antártica. El número de parejas reproductoras del fulmar austral, *Fulmarus glacialisoides*, en Tierra Adelia, Antártida, fue muy bajo durante el periodo 1975-1980 y mostró una alta variabilidad después del 1980. Esta misma situación fue observada en el número de animales vivos sexualmente maduros o capaces de reproducirse, y en ambos casos se asoció con la cobertura de hielo marino. La tasa de supervivencia de juveniles también fue baja entre 1975 y 1980, pero no tuvo relación con las variables climáticas (Jenouvrier *et al.* 2003).

Barbraud & Weimerskirch (2001) habían señalado resultados similares para el pingüino emperador en la misma zona antártica. La población reproductiva de estos pingüinos se mantuvo estable hasta mediados de los años 70 y declinó abruptamente al 50 % para finales de esa década por una alta mortalidad de los adultos. La disminución en la supervivencia de los adultos coincidió con un periodo prolongado de temperaturas anormalmente cálidas y una reducida extensión del hielo marino.

Una trayectoria poblacional similar a la del pingüino emperador se observó en la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) que sufrió una reducción en el número de individuos entre 1973 y 1978. Los requerimientos del hábitat y los comportamientos alimentarios son similares en ambas especies (Ainley *et al.* 2005). En el mismo trabajo se observó un incremento en la población del pingüino de Adelia desde 1980 y fue relacionado con el índice del MAS.

Estos ejemplos ponen de manifiesto cambios ambientales producidos en el ecosistema marino, con una intensidad tal que provocan respuestas simultáneas en diferentes especies de predadores tope de la región.

Debido a que las anomalías dentarias pueden formarse en respuesta a diferentes factores de estrés (Lockyer *et al.* 1993, 1995), no es posible, hasta el momento, dilucidar a través de qué mecanismos el ambiente influye en el depósito anómalo de dentina en las toninas overas de Tierra del Fuego. Parte de este interrogante podría ser resuelto determinando la presencia (o ausencia) de anomalías dentarias en el mismo período de tiempo para otras especies de odontocetos y pinnípedos subantárticos con el mismo (o diferente) rol ecológico.

CRECIMIENTO

Si bien las diferencias en los parámetros del modelo de crecimiento no fueron significativas entre los especímenes con y sin anomalías dentarias, los valores fueron más altos en los especímenes con el patrón de crecimiento típico en todos sus GCCs, alcanzando su longitud asintótica a edades más tempranas (fig. 20). Dado que la frecuencia de dentina anómala fue más elevada durante los primeros años de vida de los especímenes (fig. 13) y que el período de mayor crecimiento en los mamíferos marinos se produce durante las etapas iniciales de sus vidas (Laws 1959), la tasa de crecimiento más baja en los animales con uno o más de sus GCCs anómalos podría estar indicando un crecimiento discontinuo.

En machos de lobos marinos de dos pelos antárticos de las islas Georgias del Sur, Boyds & Roberts (1993) encontraron correlaciones entre la tasa de crecimiento de los dientes y la tasa de crecimiento del individuo entero. Ellos vieron que aquellos individuos que tenían tasas de crecimiento más bajas presentaban una menor supervivencia.

Asimismo, observaron variaciones significativas en los anchos de los GCCs según el año en que se habían depositado, sugiriendo que el crecimiento había sido mayor en algunos años con respecto a otros. Esas variaciones en el crecimiento estaban relacionadas positivamente con el IOS.

Los años en los que el crecimiento de los dientes de los machos era menor coincidían con años en los que las tasas de reproducción, de supervivencia de crías recién nacidas y de crecimiento de las crías durante la lactancia también habían sido bajas en la colonia.

En el presente trabajo no fue posible evaluar directamente los efectos del clima sobre el crecimiento individual de las toninas overas. Sin embargo, se pueden realizar inferencias indirectas al respecto si consideramos los efectos a través de las anomalías dentarias. La presencia de éstas estuvo asociada con el MAS, siendo menos frecuentes con valores positivos de su índice. Considerando que los especímenes que presentaban dentina anómala en uno o más de sus GCCs presentaban asimismo tasas de crecimiento más bajas, sería esperable que durante los años en los que los valores del MAS sean más negativos, las toninas overas presenten un crecimiento más retardado.

CONCLUSIONES



CONCLUSIONES

-El patrón de crecimiento en dentina de toninas overas es similar al de otras especies de odontocetos.

-Cada grupo de capas de crecimiento consistió de una capa clara y una oscura más ancha.

-La similitud de estos grupos de capas de crecimiento con los de las especies cuyas tasas de depositación fueron calibradas permite considerarlos como capas anuales.

-La uniformidad del patrón de crecimiento en su apariencia y en los anchos promedios de sus grupos de capas de crecimiento permite desarrollar pautas para estimar las edades con mayor precisión.

-La buena definición del patrón de crecimiento podría relacionarse con la estacionalidad climática del área que habitan.

-Se incrementó la edad máxima conocida para la tonina overa de 19 a 24 años

-Por primera vez se abordó el estudio de las alteraciones en la mineralización de los dientes en mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental.

-Existe una alta incidencia de anomalías dentarias en las toninas overas de Tierra del Fuego.

-La capa accesoria prominente que se observa en la mitad del primer grupo de crecimiento podría evidenciar el comienzo de la ingesta de alimento sólido en la dieta de las crías.

-La capa accesoria delgada e intensamente teñida podría relacionarse con el alcance de la madurez sexual.

-La mitad de los especímenes presentaban dentina anómala en uno o más de sus grupos de capas de crecimiento, principalmente durante los primeros años de vida.

-La presencia de esas anomalías dentarias estaba relacionada de manera negativa con el índice del Modo Anular del Sur. Este resultado representa la segunda evidencia del efecto del clima sobre el depósito de dentina en mamíferos marinos reportada a nivel mundial.

-Dado que las temperaturas medias no estuvieron directamente asociadas con la presencia de las anomalías dentarias, serían otras las variables oceanográficas locales influenciadas por el Modo Anular del Sur que estarían vinculadas con las alteraciones en el depósito de dentina.

-Los parámetros de crecimiento de los especímenes que presentaban depósito de dentina anómala en uno o más de sus grupos de capas de crecimiento fueron menores con respecto a aquellos que presentaban el patrón típico de depósito. Si bien las diferencias entre ambas submuestras no fueron significativas, la edad promedio a la cual alcanzaban la longitud asintótica fue 3 años menor en los especímenes sin anomalías dentarias. Dado que las anomalías dentarias se producen principalmente durante el período de mayor crecimiento de los individuos, podrían estar reflejando un retraso o interrupción acotada en el crecimiento individual de las toninas overas de Tierra del Fuego.

Finalmente podemos inferir, a través de las anomalías dentarias, que bajo determinadas condiciones ambientales reguladas por el patrón de variabilidad climática del Modo Anular del Sur, el crecimiento individual de las toninas overas de Tierra del Fuego podría ser más lento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ainley DG, Clarke ED, Arrigo K, Fraser WR, Kato A, Barton KJ, Wilson PR (2005) Decadal-scale changes in the climate and biota of the Pacific sector of the Southern Ocean, 1950s to the 1990s. *Antarctic Science* 17(2):171-182.
- Antonelis GA, Baker JD, Polovina JJ (2003) Improved body condition of weaned Hawaiian monk seal pups associated with El Niño events: potencial benefits to an endangered species. *Marine Mammal Science* 19(3):590-598.
- Armitage GC (1976) Cementum. En: Bhaskar SN (ed) *Orban's oral histology and embryology*. CV Mosby Co., Saint Louis, pp 182-205.
- Arntz WE, Fahrbach E (1996) *El Niño. Experimento climático de la naturaleza*. México, DF, Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México, 312 pp.
- Avery JK (1976) Dentin. En: Bhaskar SN (ed) *Orban's oral histology and embryology*. CV Mosby Co., Saint Louis, pp 105-140.
- Bakun A, Broad K (2003) Environmental 'loopholes' and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fisheries Oceanography* 12(4/5):458-473.
- Barber RT, Chavez FP (1983) Biological consequences of El Niño. *Science* 222:1203-1210.
- Barbraud C, Welmerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature* 411:183-186.

- Barlow J, Hohn AA (1984) Interpreting spotted dolphin age distributions. U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Memorandum NOAA-TM-NMFS-SWFC-48.
- Bastida R, Lichtschein V, Goodall RNP (1988) Food habits of *Cephalorhynchus commersonii* off Tierra del Fuego. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 9):143-160.
- Bengtson JL (1988) Long-term trends in the foraging patterns of female Antarctic fur seals at South Georgia. En: Sahrhage D (ed) Antarctic Ocean and Resources Variability. Springer-Verlag, pp 286-291.
- Berón-Vera B, Pedraza SN, Raga JA, Gil De Pertierra A, Crespo EA, Koen Alonso M, Goodall RNP (2001) Gastrointestinal helminths of Commerson's dolphins, *Cephalorhynchus commersonii*, from central Patagonia and Tierra del Fuego. Diseases of Aquatic Organisms 47:201-208.
- Bianchi A, Massoneau M, Olivera RM (1982) Análisis estadístico de las características T-S del sector austral de la plataforma continental argentina. Acta Oceanographica Argentina 3(1):93-118.
- Bloch D, Lockyer C, Zachariassen M (1993) Age and growth parameters of the long-finned pilot whale off the Faroe Islands. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 14):163-207.
- Botta S, Secchi ER, Muelbert MMC, Danilewicz D, Negri MF, Cappozzo HL, Hohn AA (2010) Age and growth of franciscana dolphins, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea: Pontoporiidae) incidentally caught off southern Brazil and northern Argentina. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom:1-8.

- Boyd IL, Roberts JP (1993) Tooth growth in male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) from South Georgia: an indicator of long-term growth history. *Journal of Zoology*, London 229:177-190.
- Bujalesky GG (2007) Coastal geomorphology and evolution of Tierra del Fuego (southern Argentina). *Geologica Acta* 5(4):337-362.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New Yor, 488 pp.
- Chávez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Niquen M (2003) From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299:217-221.
- Cianelli L, Chan KS, Bailey KM, Stenseth NC (2004) Nonadditive effects of the environment on the survival of a large marine fish population. *Ecology* 85(12):3418-3427.
- Clarke M, Goodall N (1994) Cephalopods in the diets of three odontocetes cetacean species stranded at Tierra del Fuego, *Globicephala melaena* (Traill, 1809), *Hyperoodon planifrons* Flower, 1882 and *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède, 1804). *Antarctic Science* 6:149-154.
- Coscarella MA (2005) Comportamiento de la tonina overa (*Cephalorhynchus commersonii*) en Bahía Engaño, Chubut. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 225 pp.
- Coscarella MA, Dans SL, Crespo EA, Pedraza SN (2003) Potential impact of dolphin watching unregulated activities in Patagonia. *Journal of Cetacean Research and Management* 5(1):77-84.

- Coscarella MA, Pedraza SN, Crespo EA (2010) Behavior and seasonal variation in the relative abundance of Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii* in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Ethology*. DOI 10.1007/s10164-010-0206-4.
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, Ltd. West Sussex.
- Crespo EA, Corchera J, Lopez Cazorla A (1994) Interactions between marine mammals and fisheries in some fishing areas of the coast of Argentina. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue 15):283-290*.
- Crespo EA, Pedraza SN, Dans SL, Koen Alonso M, Reyes LM, Garcia NA, Coscarella M, Schiavini ACM (1997) Direct and Indirect Effects of the Highseas Fisheries on the Marine Mammal Populations in the northern and central Patagonian Coast. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 22:189-207.
- Crespo EA, Lewis MN, Campagna C (2007a) Mamíferos marinos: pinnípedios y cetáceos. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros Tomo 5. El Ecosistema Marino*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), pp 127-150.
- Crespo EA, Dans SL, Koen Alonso M, Pedraza SN (2007b) Interacciones entre mamíferos marinos y pesquerías. En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros Tomo 5. El Ecosistema Marino*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), pp 151-169.
- Crocker DE, Costa DP, Le Boeuf BJ, Webb PM, Houser DS (2006) Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series* 309:1-10.
- Croxall J (1992) Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 338:319-328.

- da Silva VMF (1995) Age estimation of the Amazon dolphin, *Inia geoffrensis*, using laminae in the teeth. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 16):531-543.
- Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. Philosophical transactions of the Royal Society of London. B 362:67-94.
- Evans K, Hindell MA, Robertson K, Lockyer C, Rice R (2002) Factors affecting the precision of age determination of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). Journal of Cetacean Research and Management 4(2):193-201.
- Fernández S, Hohn AA (1998) Age, growth, and calving season of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, off coastal Texas. Fishery Bulletin 96:357-365.
- Fogt RL, Bromwich DH (2006) Decadal variability of the ENSO teleconnection to the high latitude South Pacific governed by coupling with the Southern Annular Mode. Journal of Climate 19:979-997.
- Forcada F, Trathan PN, Reid K, Murphy EJ (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. Ecology 86(9):2408-2417.
- Forcada J, Trathan PN, Reid K, Murphy EJ, Croxall JP (2006) Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. Global Change Biology 12:411-423.
- Forchhammer MC, Post E, Stenseth NC (1998) Breeding phenology and climate. Nature 391:29-30.

- Garcia NO, Nieto Ferreira R, Latrubesse EM (2010) Climate and geomorphologic-related disasters in Latin America. En: Latrubesse EM (ed.) Natural Hazards and Human-exacerbated Disasters in Latin America. Special volumes of Geomorphology. Elsevier, Oxford, pp 1-26.
- Gillett NP, Kell TD, Jones PD (2006) Regional climate impacts of the southern annular mode. Geophysical Research. Letters 33, L23704, doi:10.1029/2006GL027721.
- Goodall RNP (1978) Report on the small cetaceans stranded on the coasts of Tierra del Fuego. Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo 30:197-230.
- Goodall RNP (1994) Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépede 1804). En: Ridgway S, Harrison RJ (eds) Handbook of Marine Mammals Vol. 5. The First Book of Dolphins. London, Academic Press, pp 241-267.
- Goodall RNP, Galeazzi AR, Leatherwood S, Miller KW, Cameron IS, Kastelein RK, Sobral AP (1988) Studies of Commerson's dolphins, *Cephalorhynchus commersonii*, off Tierra del Fuego, 1976-1984, with a review of information on the species in the South Atlantic. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 9):3-70.
- Goodall RNP, Schiavini ACM, Fermani R (1994) Net fisheries and net mortality of small cetaceans off Tierra del Fuego, Argentina. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 15):295-304
- Goodall RNP, Dellabianca N, Boy CC, Benegas LG, Pimper LE, Riccialdelli L (2008) Review of small cetaceans stranded or incidentally captured on the coasts of Tierra del Fuego, Argentina, over 33 years. Paper SC/60/SM21 presented at 60th Meeting of the Scientific Committee, International Whaling Commission, Santiago, Chile. 14 pp.

- Grue Nielsen H (1972) Age determination of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) (Cetacea). Vidensk Meddr dansk naturh Foren 135:61-84.
- Hall A, Visbeck M (2002) Synchronous variability in the Southern Hemisphere atmosphere, sea ice, and ocean resulting from the annular mode. Journal of Climate 15(21):3043-3057.
- Heise K (1997) Life history and population parameters of Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*). Report of the International Whaling Commission 47:817-825.
- Hjermann DØ, Stenseth NC, Ottersen G (2004) Indirect climatic forcing of the Barents Sea capelin: a cohort effect. Marine Ecology Progress Series 273:229-238.
- Hohn AA (1980) Age determination and age related factors in the teeth of western North Atlantic bottlenose dolphins. Scientific Reports of the Whales Research institute, Tokyo 32:39-66.
- Hohn AA (1990) Reading between the lines: An analysis of age estimation in dolphins. In: Leatherwood S, Reeves RR (eds) The Bottlenose Dolphin. Academic Press, New York, pp 575-585.
- Hohn AA (2002) Age estimation. En: Perrin WF, Würsig B, Thewissen JGM (eds.) Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, San Diego, pp 6-13.
- Hohn AA, Hammond PS (1985) Early postnatal growth of the spotted dolphin, *Stenella attenuata*, in the offshore eastern tropical Pacific. Fishery Bulletin 83:553-566.

- Hohn AA, Scott MD, Wells RS, Sweeney JC, Irvine AB (1989) Growth Layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science* 5(4):315-342.
- Hohn AA, Read AJ, Fernández S, Vidal O, Findley LT (1996) Life history of the vaquita, *Phocoena sinus* (Phocoenidae, Cetacea). *Journal of Zoology, London* 239:235-251.
- Holmgren M, Scheffer M, Ezcurra E, Gutiérrez JR, Mohren GMJ (2001) El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 16(2):89-94.
- Huber HR (1987) Natality and weaning success in relation to age of first reproduction in northern elephant seals. *Canadian Journal of Zoology* 65:103-110.
- Iñíguez MA, Hevia M, Gasparrou C, Tomsin AL, Secchi ER (2003) Preliminary estimate of incidental mortality of Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*) in an artisanal setnet fishery in La Angelina beach and Ría Gallegos, Santa Cruz, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 2:87-94.
- Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica. <http://www.imn.ac.cr/educacion/enos.html>. Ultimo acceso julio 2010.
- Isla FI, Schnack EJ (2010) The changing coastlines of South America. En: Latrubesse EM (ed.) *Natural Hazards and Human-exacerbated Disasters in Latin America. Special volumes of Geomorphology*. Elsevier, Oxford, pp 49-72.
- Jefferson T, Leatherwood S, Webber M (1993a) *Marine mammals of the world*. Rome: FAO.
- Jefferson T, Leatherwood S, Webber M (1993b) *FAO species identification guide. Marine Mammals of the World*. Rome: FAO.

- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology* 72:576-587.
- Joseph BE, Antrim JE, Cornell LH (1987) Commerson's dolphin (*Cephalorhynchus commersonii*): A discussion of the first live birth within a marine zoological park. *Zoo Biology* 6:69-77.
- Kastelein RA, McBain J, Neurohr B (1993) Information on the biology of Commerson's dolphins (*Cephalorhynchus commersonii*). *Aquatic Mammals* 19:13-19.
- Kasuya T, Miyazaki N, Dawbin WH (1974) Growth and reproduction of *Stenella attenuata* in the Pacific coast of Japan. *Scientific Reports of the Whales Research institute, Tokyo* 26:157-226.
- Klevezal GA (1980) Layers in the hard tissues of mammals as a record of growth rhythms of individuals. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue 3)*:89-94.
- Klevezal GA (1996) *Recording Structures in Mammals: Determination of Age and Reconstruction of Life History*. A. A. Balkema, Rotterdam, 274 pp.
- Klevezal GA, Myrick AC (1984) Marks in tooth dentine of female dolphins (Genus *Stenella*) as indicators of parturition. *Journal of Mammalogy* 65:103-110.
- Krepper CM (1977) Difusión del agua proveniente del Estrecho de Magallanes en las aguas de la plataforma continental. *Acta Oceanographica Argentina* 1(2):49-65.
- Lacépède BGE (1804) *Histoire Naturelle des Cétacés*, vol. 1, Paris, 396 pp.

- Laird AK (1966) Post-natal growth of birds and mammals. *Growth* 30:349-363.
- Laws RM (1959) The foetal growth rates of whales with special reference to the fin whale, *Balaenoptera physalus*, Linn. *Discovery Reports* 29:281-308.
- Le Boeuf BJ, Crocker DE (2005) Ocean climate and seal condition. *BMC Biology* 3:9. <http://www.biomedcentral.com/1741-7007/3/9>. Último acceso octubre 2010.
- Leaper RJC, Trathan P, Reid K, Rowntree V, Payne R (2006) Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. *Biology Letters* 2:289-292.
- Leatherwood S, Kastelein RA, Hammond PS (1988) Estimates of numbers of Commerson's dolphins in a portion of the north-eastern Strait of Magellan, January-February 1984. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue 9)*:93-102.
- Lescrauwaet AC, Gibbons J, Guzman L, Schiavini A (2000) Estimación de abundancia de tunina overa en el sector oriental del estrecho de Magallanes, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73(3):473-478.
- L'Heureux ML, Thompson DWJ (2006) Observed relationships between the El-Niño/Southern Oscillation and the extratropical zonal-mean circulation. *Journal of Climate* 19:276-287.
- Lima M, Stenseth NC, Jaksic FM (2002a) Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters* 5:273-284.
- Lima M, Stenseth NC, Jaksic FM (2002b) Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of the Royal Society of London. B* 269:2579-2586.

- Liu J, Curry JA, Martinson DG (2004) Interpretation of recent Antarctic sea ice variability. *Geophysical Research Letters* 31:1-4.
- Lockyer C (1993) A report on patterns of deposition of dentine and cement in teeth of pilot whales, genus *Globicephala*. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 14):137-161.
- Lockyer C (1995) A review of factors involved in zonation in odontocete teeth, and an investigation of the likely effect of environmental factors and life history events on harbor porpoise tooth structure. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 16):511-529.
- Lockyer C, Smellie CG, Goodall RNP, Cameron IS (1981) Examination of teeth of Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii* for age determination. *Journal of Zoology, London* 195:123-131.
- Lockyer C, Goodall RNP, Galeazzi AR (1988) Age and Body Length Characteristics of *Cephalorhynchus commersonii* from Incidentally-caught Specimens off Tierra del Fuego. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 9):103-118.
- Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387:897-900.
- Luque PL, Pierce GJ, Learmonth JA, Santos MB, Ieno E, López A, Reid RJ, Rogan E, González AF, Boon J, Law RJ, Lockyer CH (2009) Dentinal anomalies in teeth of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from Scottish waters: are they linked to sexual maturation and environmental events? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89(5):893-902.

- Majluf P (1998) Effects of the 1997/98 El Niño on pinnipeds in Peru. 8a Reunio de Trabalho de Especialistas em mamíferos aquáticos de América do Sul, Olinda, Brasil. Resúmen, pp 120.
- Manzanilla SR (1989) The 1982-1983 El Niño event recorded in dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). Canadian Journal of Zoology 67:2120-2125.
- Marshall GJ (2003) Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. Journal of Climate 16:4134-4143.
- Marshall GJ (2007) Half-century seasonal relationships between the Southern Annular Mode and Antarctic temperatures. International Journal of Climatology 27:373-383.
- Maturana J, Bello M, Manley M (2004) Antecedentes históricos y descripción del fenómeno El Niño, Oscilación del Sur. In: Avaria JCS, Rutllant J, Yáñez E (eds) El Niño-La Niña 1997-2000. Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso, Chile, pp 13-27.
- Meredith MP, Hogg AM (2006) Circumpolar response of Southern Ocean eddy activity to changes in the Southern Annular Mode. Geophysical Research Letters 33(16). L16608, doi:10.1029/2006GL026499.
- Meredith MP, Murphy EJ, Hawker EJ, King JC, Wallace MI (2008) On the interannual variability of ocean temperatures around South Georgia, Southern Ocean: Forcing by El Niño/Southern Oscillation and the Southern Annular Mode. Deep-Sea Research II 55: 2007-2022.

- Miller CB, Batchelder HP, Brodeur RD, Pearcy WG (1985) Response of zooplankton and ichthyoplankton off Oregon to the El Niño event of 1983. En: Wooster WS, Fluharty DL (eds) El Niño North: Niño Effects in the Eastern Subarctic Pacific. Seattle, Washington Sea Grant Program, pp 185-187.
- Mina MV, Klevezal GA (1970) Principy issledovaniya registriruyushchikh struktur. (Principles in the study of recording structures). Uspekhi Sovremennoi Biologii 70, 3(6):341-52.
- Murphy EJ, Trathan PN, Watkins JL, Reid K, Meredith MP, Forcada J, Thorpe SE, Johnston NM, Rothery P (2007) Climatically driven fluctuations in Southern Ocean ecosystems. Philosophical transactions of the Royal Society B 274:3057-3067.
- Myrick AC, Cornell LH (1990) Calibrating dental layers in captive bottlenose dolphin from serial tetracycline labels and tooth extractions. En: Leatherwood S, Reeves RR (eds) The bottlenose dolphin. Academic Press, New York, NY, pp 587-608.
- Myrick AC, Hohn AA, Sloan PA, Kimura M, Stanley DD (1983) Estimating age of spotted and spinner dolphins (*Stenella attenuata* and *Stenella longirostris*) from teeth. National Oceanic Atmospheric Administration Technical Memorandum NMFS SWFC-30, 17 pp.
- Myrick AC, Shallenberger EW, Kang I, Mackay DB (1984) Calibration of dental layers in seven captive Hawaiian spinner dolphins, *Stenella longirostris*, based on tetracycline labeling. Fishery Bulletin 82(1):207-225.
- Nishiwaki M, Yagi T (1954) On the age-determination method of the toothed whale by the study of the tooth. Proceedings of the Japanese Academy 30(5):399-404.

- Ottersen G, Planque B, Belgrano A, Post E, Reid PC, Stenseth NC (2001) Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* 128:1-14.
- Pedraza SN (2008) Ecología poblacional de la tonina overa *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède, 1804) en el litoral patagónico. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 213 pp.
- Perrin WF, Myrick AC (eds) (1980) Age Determination of Toothed Whales and Sirenians. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 3).
- Perrin WF, Mead JG, Brownell RL (2009) Review of the evidence used in the description of currently recognized cetacean subspecies. National Oceanic Atmospheric Administration Technical Memorandum NMFS, SWFSC-450, 38 pp.
- Pimper LE (2010) Estructura poblacional y conservación de la tonina overa, *Cephalorhynchus commersonii*, en Tierra del Fuego y zonas aledañas. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina, 148 pp.
- Pinedo MC, Hohn AA (2000) Growth layer patterns in teeth from the franciscana, *Pontoporia blainvillei*: Developing a model for precision in age estimation. *Marine Mammal Science* 16:1-27.
- Pinheiro JC & DM Bates (2000) Mixed-effects models in S and S-Plus. Springer, Berlin, Heidelberg, Nueva York.
- Post E, Stenseth NC (1999) Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80:1322-1339.

- Proffitt KM, Garrott RA, Rotella JJ, Siniff DB, Testa JW (2007) Exploring linkages between abiotic oceanographic processes and a top-trophic predator in an Antarctic ecosystem. *Ecosystems* 10(1):120-127.
- Quetin LB, Ross RM (2003) Episodic recruitment in Antarctic krill, *Euphausia superba*, in the Palmer LTER study region. *Marine Ecology Progress Series* 259:185-200.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rayner NA, Parker DE, Horton EB, Folland CK, Alexander LV, Rowell DP, Kent EC, Kaplan A (2003) Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *Journal of Geophysical Research* 108, N° D14, 4407. Doi:10.1029/2002JD002670.
- Read AJ, Hohn AA (1995) Life in the fast lane: the life history of harbor porpoises from the Gulf of Maine. *Marine Mammal Science* 11:423-440.
- Riccialdelli L, Newsome SD, Fogel ML, Goodall RNP (2010) Isotopic assessment of prey and habitat preferences of a cetacean community in the southwestern South Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 418:235-248.
- Robineau D, Goodall RNP, Pichler F, Baker CS (2007) Description of a new subspecies of Commerson's dolphin, *Cephalorhynchus commersonii* (Lacépède, 1804), inhabiting the coastal waters of the Kerguelen Islands. *Mammalia* 71:172-180.

- Scheffer VB, Myrick AC (1980) A review of studies to 1970 of growth layers in the teeth of marine mammals. Report of the International Whaling Commission (Special Issue 3):51-63.
- Servicio de Hidrografía Naval (1981) Derrotero Argentino. Parte III: Archipiélago Fueguino e Islas Malvinas. Armada Argentina, Publicación H 203, 304 pp.
- Servicio de Hidrografía Naval (2006) Tablas de marea para el año 2006. Puertos de la República Argentina y puertos principales de Brasil, Uruguay y Chile. Armada Argentina, Publicación H 610, 494 pp.
- Stenseth NC, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292-1296.
- Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell JW, Mysterud A, Lima M, Chan KS, Yoccoz NG, Adlandsvik B (2003) Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society B* 270:2087-2096.
- Stolen MK, Odell DK, Barros NB (2002) Growth of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Indian River lagoon system, Florida, U.S.A. *Marine Mammal Science* 18(2):348-357.
- Thompson DWJ (2007) A brief introduction to the annular modes and annular mode research. Disponible en [www. atmos.colostate.edu/ao/introduction](http://www.atmos.colostate.edu/ao/introduction). Último acceso el 6-7-2010.
- Thompson DWJ, Solomon S (2002) Interpretation of recent Southern Hemisphere climate change. *Science* 296:895-899.

- Thompson D, Wallace JM, Hegerl GC (2000) Annular modes in the extratropical circulation. Part II: Trends. *Journal of Climate* 13:1018-1036.
- Trathan PN, Murphy EJ, Forcada J, Croxall JP, Reid K, Thorpe SE (2006) Physical forcing in the southwest Atlantic: ecosystem control. En: Boyd IL, Wanless S, Camphuysen K (eds) *Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 28-45.
- Trathan PN, Forcada J, Murphy EJ (2007) Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B*, 362:2351-2365.
- Trenberth K (1984) Signal versus noise in the Southern Oscillation. *Monthly Weather Review* 112:326-332.
- Uriarte Cantolla A (2003) *Historia del Clima de la Tierra*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco, 306pp.
- Venegas C, Atalah A (1987) Prospección aérea otoñal de tuninas overas (*Cephalorhynchus commersonii*) en el estrecho de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* 17:69-75.
- Venegas C (1996) Estimación de la densidad poblacional, mediante transectos aéreos en línea, de la tunina overa *Cephalorhynchus commersonii* en el estrecho de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* 24:41-48.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389-395.

White RW, Reid JB, Black AD, Gillon KW (1999) Seabirds and marine mammal dispersion in the waters around the Falkland Islands 1998-1999. Joint Nature Conservation Committee, UK.

Whitehouse MJ, Rothery MP, Atkinson A, Ward P, Korb RE (2008) Rapid warming of the ocean around South Georgia, Southern Ocean, during the 20th century: Forcings, characteristics and implications for lower trophic levels. *Deep-Sea Research I* 55(10):1218-1228.