



UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo
Instituto Antártico Argentino

Tesina de grado para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Sobreposición de nichos ambientales: focas y kril antártico durante el verano austral



Benedetti Paula

Director: Dr. Facundo Alvarez

Co-director: Dr. Daniel Dos Santos

2026



UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo
Instituto Antártico Argentino

Tesina de grado para optar por el título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Sobreposición de nichos ambientales: focas y kril antártico durante el verano austral



Benedetti Paula

Director: Dr. Facundo Alvarez

Co-director: Dr. Daniel Dos Santos

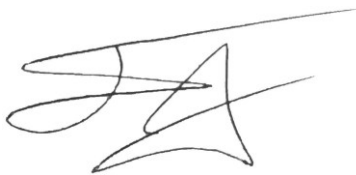
2026

Tesina de grado de la Licenciatura en Ciencias
Biológicas
Carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas - Plan 2013

**“Sobreposición de nichos ambientales: focas y kril
antártico durante el verano austral”**



Alumno: Benedetti, Paula



Director: Dr. Alvarez, Facundo



Co-Director: Dr. Dos Santos, Daniel

Tesina de grado de la licenciatura de Ciencias
Biológicas
Carrera Licenciatura en Ciencias Biológicas. Plan 2013

“Sobreposición de nichos ambientales: focas y kril antártico durante el verano austral”

Benedetti, Paula

Director: Dr. Facundo Alvarez

Co-director: Dr. Daniel Andrés Dos Santos

Miembros del tribunal

Dr. Abdala, Cristian

Dra. Miotti, María Daniela

Mg. Guardia Claps, Leonor

Fecha: 20/02/2026

Resolución N°: RES – CSNAT- DES- 15048/2025

Tesina de grado de la licenciatura de Ciencias
Biológicas
Carrera Licenciatura en Ciencias Biológicas. Plan 2013

“Sobreposición de nichos ambientales: focas y kril antártico durante el verano austral”

Benedetti, Paula

Director: Dr. Facundo Alvarez

Co-director: Dr. Daniel Andrés Dos Santos

Firma de los miembros del tribunal evaluador

Dr. Abdala, Cristian

Dra. Miotti, María Daniela

Mg. Guardia Claps, Leonor

Calificación: _____

Fecha: _____

Resolución N°: RES – CSNAT- DES- 15048/2025

**Este estudio se realizó gracias al Instituto Antártico Argentino
Año 2026**

Índice

Agradecimientos.....	6
Resumen.....	8
1. Introducción.....	9
1.1 Objetivos e hipótesis.....	14
2. Materiales y métodos.....	15
2.1 Área de estudio.....	15
2.2 Colecta de datos.....	16
2.3 Procesamiento y análisis de datos.....	19
2.3.1 Datos de entrada.....	19
2.3.2. Análisis y modelado.....	19
3. Resultados.....	22
3.1 Distribución de registros de ocurrencia.....	22
3.2 Variables ambientales y abundancia de focas.....	26
3.3 Modelado de nicho.....	30
4. Discusión.....	37
4.1 Variables ambientales asociados a la abundancia de focas.....	38
4.2 Modelado de nicho y superposición.....	42
4.3 Relación con el Cambio climático.....	43
4.4 Limitaciones del trabajo e implicancias futuras.....	45
5. Conclusiones.....	46
Referencias.....	47

Agradecimientos

Al Instituto Antártico Argentino por permitirme formar parte del equipo de afortunados expedicionarios antárticos, y por compartir los datos tan valiosos. Por mostrarme que hacer ciencia es la forma más hermosa de hacer soberanía.

A la Universidad Nacional de Tucumán. Por darme tanto de lo que hoy soy. Por ser pública y de calidad. Por darme el mayor presente, que es la felicidad de llamarla mi hogar y mi orgullo.

Al tribunal de la tesis, por su gran disposición para nutrir esta tesina con sus comentarios y sugerencias, y su amabilidad al entender los tiempos apresurados.

A todos los profesores del Lillo, formadores incansables de profesionales y personas. Dejaron una huella imborrable en nuestro corazón y en nuestra ética de trabajo.

A mi director Facundo Alvarez, por ser mi profesor antártico, mi hermano mayor en la campaña, y por insistir en que demos siempre lo mejor de nosotras en cada proyecto.

A mi codirector Daniel Dos Santos, por sus aportes a los análisis estadísticos, su entusiasmo, y su mirada innovadora sobre la tesis.

A Daryl, por enseñarme con paciencia y desinteresadamente a modelar nichos. Por regalarme su tiempo aún con tantos países de distancia.

A José Luis Orgeira, por abrirme las puertas a este sueño. Por creer en mi potencial y el de tantos “elegidos” antes de mí. Por transmitir esta pasión antártica en las clases de ecología, y permitirme vivirlo en carne propia, le voy a estar siempre agradecida.

A mis papás, mis mayores pilares. Los que conocen cada obstáculo que tuvo el camino, los que estuvieron ahí para acompañar cada final y cada felicidad. Por salvarme miles de veces. Por dejarme elegir la carrera que me apasiona y asegurarme que puedo lograr todo lo que me proponga. Los amo.

A mi gran familia. Le dedico esto especialmente a mis abuelas Mari y Beibi, por todas las oraciones que estuvieron ahí, por todas las velas que prendieron cuando rendía. Por todos los abrazos de felicitaciones. Por ser mis amores más grandes. A mis abuelos, tías, tíos y primos. Por estar siempre cerca, incondicionalmente. Por creer en mí con tanta convicción, que nunca tuve espacio para la duda.

A Dani Miotti, por quien siento una admiración inconmensurable. Por ser la que hace tiempo para ser mamá de todos los alumnos aun cuando no lo tiene. La que nos enseña a pelear, a creer en nosotros. Guiaste con tanto amor mi incertidumbre, mis miedos, mis triunfos en estas etapas. Siempre te lo dije, tu cariño se siembra en nosotros y espero que nunca dejes de ver sus frutos.

A otra de mis mentoras en la recta final, Anita. Ani, tus palabras siempre fueron las justas, verte transitar el camino, tu dedicación para trabajar, ver tu temple aún en las situaciones agobiantes me inspiró y no deja de hacerlo.

A mis amigas Juli, Angie, Lou, Sarem, por su amor incondicional. Por estar en cada paso. Por llenarme de fé. Me siento muy afortunada de que estén en mi vida.

A Agos, mi hermana antártica. Tienes una fuerza de otro planeta. Gracias por toda la sabiduría que compartiste conmigo.

A todos los amigos de la facultad, por hacer este camino tan hermoso. Por todas las horas de estudio, pero especialmente por todas las horas de risas y silencios en el campo, las noches de buscar bichitos y estrellas fugaces que estarán por siempre en mi corazón.

“Si he visto más lejos, es porque estoy parado sobre los hombros de gigantes” escribió Newton en una carta el año 1675. Quiero dar las gracias a cada una de estas personas. Me ayudaron a ganar altura, me nutrieron, y sin su ayuda, definitivamente, no habría logrado ver lo que ví.

Resumen

Los fócidos antárticos, como la foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*), la foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*) y la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), son especies centinela de los mares que rodean a la Antártida. Su ecología está ligada al kril antártico (*Euphausia superba*), un recurso actualmente amenazado tanto por las acciones antrópicas como por los efectos acelerados del cambio climático en la Península Antártica. En este contexto, el futuro de estas poblaciones es incierto, y persisten déficits de conocimiento (Hutchinsonianos y Eltonianos, entre otros) sobre las condiciones ambientales que definen sus nichos e interacciones. Esta investigación aborda estos déficits mediante la evaluación de los predictores ambientales de la abundancia de fócidos y la estructura de la superposición de sus nichos. A partir de datos multitemporales (2021-2025) de presencia de fócidos obtenidos a bordo del Rompehielos Almirante Irizar, y registros de ocurrencia de kril, descargados desde la plataforma krillBASE, nuestros objetivos fueron: Determinar las variables ambientales con mayor efecto en la abundancia de las focas antárticas (*L. carcinophaga*, *H. leptonyx*, y *L. weddellii*), y modelar y calcular la superposición de nichos ambientales entre estas tres especies y el kril (*E. superba*). Para ello, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) y el software de modelado de nicho ambiental NicheA, respectivamente. El GLM permitió identificar que la abundancia de focas depende, principalmente, de la dinámica del espesor del hielo marino, de la productividad primaria superficial, de la velocidad del agua y del hierro disuelto. NicheA permitió identificar que la foca cangrejera, especialista trófica estricta, no solapó totalmente su nicho (81,01%) con el del kril, mientras que la sobreposición de las focas leopardo y de Weddell con el kril fue absoluta (100%). La foca cangrejera mostró un comportamiento ambientalmente generalista, aprovechando el recurso trófico incluso fuera de las áreas de máxima densidad de kril. Por el contrario, la foca leopardo y la foca de Weddell mostraron patrones de especialización ambiental, concentrando su ocurrencia en regiones de alta productividad de kril, positivamente asociadas con otras presas potenciales. Esta investigación aporta a la reducción del déficit Hutchinsoniano al identificar las variables ambientales que definen los nichos de estas especies y del déficit Eltoniano al cuantificar la sobreposición de nichos y la relación entre la especialización dietaria y ambiental de estas especies.

Palabras clave: Antártida, Euphausiacea, Phocidae, red trófica, nicho, cambio climático.

Materias relacionadas: Ecología general, Ecología del Paisaje, Diversidad Animal II, Diversidad Animal III, Biología de la Conservación, Biogeografía.

1. Introducción

El kril antártico (*Euphausia superba*, Dana 1850) (Crustacea: Euphausiacea) es un eslabón clave dentro de las cadenas tróficas marinas de los mares que rodean a la Antártida (Alvarez y Orgeira, 2022; Trathan y Hill, 2016) y a la vez representa un recurso de gran importancia comercial (Shahidi y Abad, 2024). Debido a su valor nutricional, esta especie se emplea para la producción de harinas para acuicultura y suplementos de omega-3 para consumo humano. Actualmente su demanda está incrementando, y su explotación afecta directamente a las poblaciones de depredadores antárticos (Laws, 1984; Holm-Hansen, 1985; Shahidi y Abad, 2024). Conocer su distribución y abundancia, y cómo estas fluctúan en función al tiempo y al cambio climático, es fundamental para comprender el flujo de energía en el ecosistema marino antártico (Santa Cruz *et al.*, 2018). Según la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), encargada de regular la pesca en la Antártida, en el año 2023 se capturaron 424203 toneladas de kril. Esta cifra resulta alarmante si se la compara con los registros de principios de siglo: hasta el año 2009, el promedio anual de captura era de 116.352 toneladas (CCRVMA, 2023).

Si consideramos la Península Antártica y el Mar de Scotia, los depredadores vertebrados (ballenas, focas, pingüinos y aves marinas) consumen alrededor de 55 millones de toneladas de *E. superba* por año (Trathan y Hill, 2016). Uno de los consumidores más importantes de *E. superba* son los fócidos (Carnivora: Phocidae) y en la Península Antártica y el Mar de Weddell están representados por cuatro especies que dependen en distinta medida de *E. superba* para alimentarse; la foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*, (Hombron y Jacquinot, 1842)), la foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*, (de Blainville, 1820)), la foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii* (Lesson, 1826)) y la foca de Ross (*Ommatophoca rossii* Gray, 1844) (Siniff, 1991). De estas, la foca de Ross es la menos frecuente en la región, representando sólo entre el 1-2% de la abundancia total de este grupo (Thomas *et al.*, 2009). Los fócidos de esta región no fueron cazados, a diferencia de otras especies antárticas como las ballenas, cuyas poblaciones fueron diezmadas por la actividad del hombre (Leaper y Miller, 2011). Por esta razón las tres especies que incluye este trabajo están catalogadas por la IUCN como en estado de preocupación menor LC (IUCN, 2025) y sus parámetros poblacionales se proponen como útiles para monitorear cambios a través del tiempo en los ecosistemas marinos antárticos. De hecho, debido a su posición en la cadena trófica y a su distribución, fueron propuestas como organismos centinelas; especies que, con sus respuestas a los cambios ambientales, proveen información crítica sobre la salud de los ecosistemas (Siniff, 1991; Tittensor *et al.*, 2010; Hückstädt *et al.*, 2017; Clark-Wolf *et al.*, 2024).

Lobodon carcinophaga es una especialista trófica importante, ya que un 90% de su dieta se compone de *E. superba* (Laws, 1977). Posee una notable especialización para esto: una mandíbula con forma cóncava y dientes alveolados que, en conjunto, le permiten filtrar el agua y retener el alimento (King, 1961; Laws, 1977; Siniff, 1991). Debido a esta dieta altamente especializada, es una especie particularmente vulnerable a los cambios en densidad y distribución de *E. superba* (King, 1961). En cuanto a su distribución y ecología, es el fócido más abundante del mundo y habita en grupos en las regiones de hielo flotante que rodean el continente (Fig. 1) (Siniff, 1991). En este hábitat, sus principales depredadores, la orca (*Orcinus orca*) y la foca leopardo *H. leptonyx* constituyen la mayor presión selectiva, especialmente durante la temporada reproductiva y de cría, que tiene lugar entre los meses de septiembre a octubre (Siniff *et al.*, 1979).

La alimentación de *L. weddellii* consiste principalmente en peces, como la austromerluza antártica (*Dissostichus mawsoni*) y el pececillo de plata (*Pleuragramma antarcticum*) (Plötz, 1986). *D. mawsoni* presenta gran valor en la industria gastronómica y, según la CCRVMA (2025), en 2021 se capturaron 4.134 toneladas de esta especie. Secundariamente, *L. weddellii* se alimenta de *E. superba*, aunque algunos autores sugieren que representa hasta el 70% de la dieta en el caso de las hembras preñadas (Casaux *et al.*, 2009). En cuanto a su distribución y ecología, esta especie ocupa regiones de hielo fijo cercanas al continente (Fig. 1), donde las hembras dan a luz entre los meses de octubre y noviembre (Kooyman, 1969). Los juveniles se dispersan lejos de la colonia de cría, pero regresan al territorio donde se criaron con previsibilidad, instalándose en regiones de tierra y hielo fijo para la cría y reproducción anual (Testa y Siniff, 1987). Debido a su distribución próxima a la costa en regiones de hielo denso, están menos expuestas a los depredadores (Laws, 1977).

Hydrurga leptonyx es un depredador tope en los ecosistemas antárticos, se alimenta de pingüinos, focas cangrejas juveniles, cachorros de lobo marino, peces, y *E. superba* (Fig. 1). Al ser una especie generalista, el *E. superba* constituye alrededor del 60% de su dieta durante el año y en invierno esto genera competencia, particularmente, con la foca cangrejera (Hall-Aspland y Rogers, 2004; Casaux *et al.*, 2009). Cuando hay mayores concentraciones locales de *E. superba*, este recurso adquiere relevancia en la alimentación de los juveniles y en ocasiones, puede llegar a ser el único recurso consumido por los cachorros, lo que sugiere una relación entre la abundancia de *E. superba* y la presencia de crías en determinadas zonas (Siniff y Stone, 1995). *H. leptonyx* suele ser solitaria, pero se congrega en las islas subantárticas para realizar migraciones septentrionales cíclicas que están acopladas a las dinámicas de expansión y contracción del hielo marino (Siniff y Stone, 1985; Testa *et al.*, 1991). En invierno, los individuos se desplazan hacia el norte junto con el avance del hielo, mientras que en primavera retornan hacia el continente antártico, donde los adultos acceden al hielo compacto para reproducirse. Se documentó una mayor abundancia de individuos en islas

subantárticas durante el invierno, con picos de avistamiento entre agosto y septiembre, y una marcada disminución desde fines de la primavera hasta mediados del otoño (Jessopp *et al.*, 2004; Rogers *et al.*, 2005).

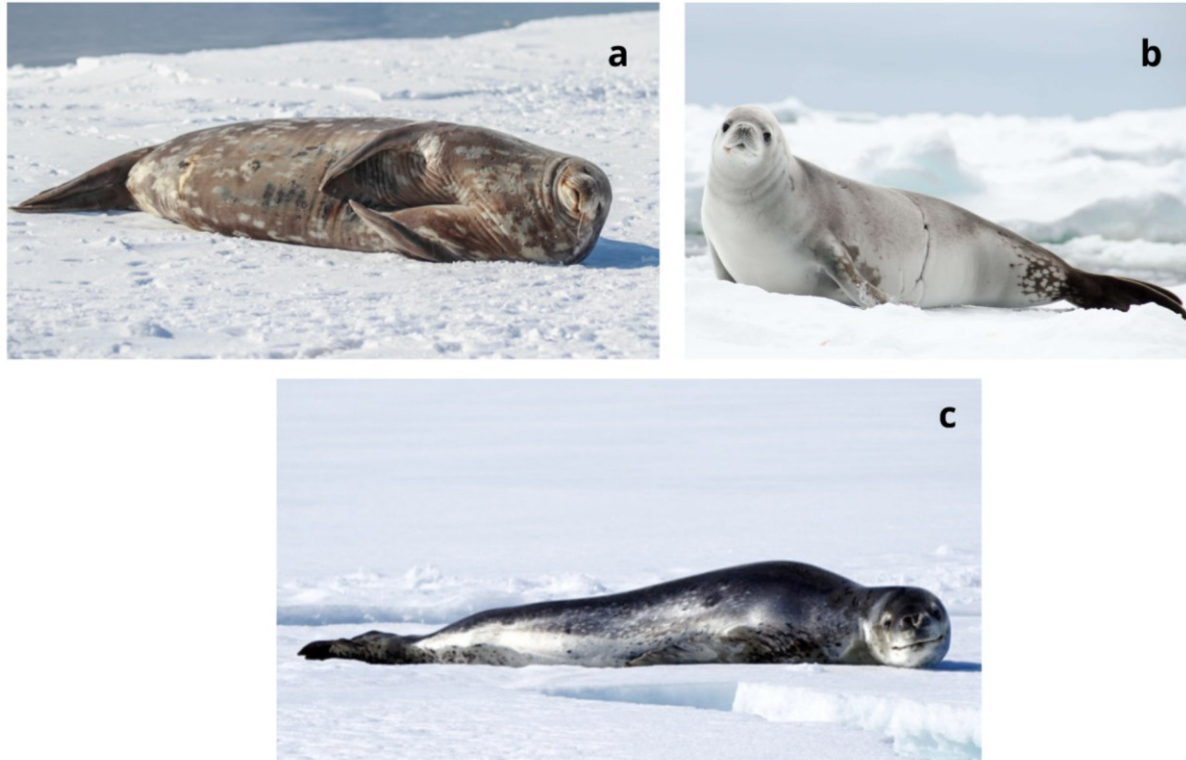


Fig. 1. Especies de estudio: **a.** Foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*). **b.** Foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*). **c.** Foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*). Fuentes: a. Ingmar van der Brugge (via [observation.org](https://www.observation.org)); b. Marc Faucher (via [iNaturalist.org](https://www.inaturalist.org)); c. Gillb Sydney (via [ArgentiNat.org](https://www.argentinat.org)).

La biodiversidad austral responde de manera sensible y diferencial a estos cambios climáticos-ambientales. La distribución de los fócidos depende principalmente de la distribución de sus recursos tróficos y de la dinámica de los hielos marinos antárticos, de particular importancia durante la temporada reproductiva durante los meses de octubre a diciembre (Fenwick, 1973; Southwell *et al.*, 2003; Forcada *et al.*, 2012). Conocer el grado de solapamiento de nichos entre estas especies y el *E. superba* en el Mar de Weddell y la Península Antártica permitirá no sólo develar la relación entre estos depredadores y su recurso trófico sino también, entender cómo se verían afectados con las migraciones de *E. superba* en respuesta a cambios ambientales. Esta información representa una herramienta clave para la toma de decisiones de organismos nacionales e internacionales al evaluar indirectamente los efectos de la actividad antrópica en los ecosistemas marinos antárticos.

El continente antártico se ve afectado en la actualidad por cambios ambientales que actúan en sinergia con las acciones antrópicas, como la pesca y el turismo, vulnerando la estabilidad de estos ecosistemas (Siegert *et al.*, 2019; Johnston *et al.*, 2022). La demanda mundial de *E. superba* ha impulsado niveles crecientes de pesca en la región, mientras el calentamiento global provoca la elevación del nivel del mar, disminución y retroceso del hielo marino, adelgazamiento del mismo y cambios en los regímenes de precipitación y temperatura, con más días a temperaturas superiores a 0 °C (Schiermeier, 2010). En particular, la Península Antártica está catalogada como zona de calentamiento acelerado (Vaughan *et al.*, 2003), lo que, junto a la modificación del hábitat, altera los patrones de distribución de *E. superba* y de sus predadores (Forcada *et al.*, 2012).

El movimiento de nutrientes en estos mares es un factor clave, que impulsa la productividad marina (Holm-Hansen, 1985; Tagliabue *et al.*, 2010; Sergi *et al.*, 2020). Ambas regiones responden de forma heterogénea al cambio climático impactando especialmente a los niveles tróficos inferiores y generando efectos en cascada hacia los niveles superiores (Fraser *et al.*, 2003; Hobbs *et al.*, 2016).

En las últimas cuatro décadas la Antártida perdió más de 4.000 Gt de hielo, lo que desencadenó un aumento del nivel del mar de $13,9 \pm 2,00$ mm y, particularmente, la región oeste de la Antártida fue el área más afectada, perdiendo 159 ± 8 Gt/año en el último período (Rignot *et al.*, 2019). El principal motor de esta pérdida es la aceleración del flujo glaciar, potenciada por el ingreso de aguas profundas circumpolares cálidas que derriten la plataforma de hielo flotante (Rignot *et al.*, 2019; Hyogo *et al.*, 2024). Estudios recientes demostraron que anomalías en los vientos costeros de la Antártida Oriental pueden generar ondas barotrópicas de Kelvin que se propagan a lo largo del litoral antártico, alterando el nivel del mar y la circulación costera (Spence *et al.*, 2017). Estas ondas provocan el ascenso de capas cálidas en la columna de agua, facilitando la intrusión de agua profunda circumpolar sobre la plataforma continental al oeste de la Península Antártica. Este mecanismo puede elevar la temperatura más de 2°C entre los 200 y 700 m de profundidad en menos de cinco años (Jacobs *et al.*, 2013; Wouters *et al.*, 2015; Spence *et al.*, 2017). Todo esto convierte a la región en una de las más sensibles al cambio climático y altera no solo la dinámica de hielo, sino también la estructura térmica y la disponibilidad de nutrientes.

El aumento de la temperatura superficial del mar se relaciona negativamente con la densidad de *E. superba*, que en las últimas nueve décadas migró ~440 km hacia el sur, concentrándose en las plataformas continentales australes (Richardson, 2008; Atkinson *et al.*, 2019). Estos cambios afectan procesos claves en el ciclo de vida del *E. superba*, como la eclosión de huevos, el crecimiento de las mudas, e incluso su fertilidad, impactando directamente a las focas que dependen en gran medida de este recurso trófico (Siniff, 1991; Wege *et al.*, 2021). La disminución simultánea del recurso alimenticio y del hábitat incrementa la competencia, fuerza la migración de

depredadores a nuevas áreas y podría modificar la categoría de conservación de estas especies en un corto período (Libertelli *et al.*, 2024). Siguiendo a Hortal *et al.* (2015), esta investigación contribuye a reducir dos déficits de conocimiento. En primer lugar, el déficit Hutchinsoniano, referido a los conocimientos sobre los nichos ecológicos de las especies y las condiciones ambientales que determinan su presencia y abundancia en un determinado lugar. En segundo lugar, el déficit Eltoniano, vinculado a los conocimientos sobre las relaciones ecológicas y funciones tróficas de las especies en sus ecosistemas. Estos déficits de conocimiento son particularmente relevantes en regiones como Antártida, donde las condiciones climáticas extremas y las dificultades logísticas han sido históricamente un obstáculo para la creación de conocimiento ecológico integral.

1.1 Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Evaluar la distribución y la interacción de nicho de los fócidos en el Mar de Weddell y la Península Antártica en función a variables climáticas, presencia de hielos y distribución de kril antártico.

Objetivos específicos

1. Determinar cuáles son las variables ambientales que tienen mayor efecto en la presencia y abundancia de tres especies de focas antárticas (*L. carcinophaga*, *H. leptonyx*, y *L. weddellii*).
2. Modelar y calcular la superposición de nichos ambientales entre las tres especies de focas de estudio (*L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii*) y el kril antártico (*E. superba*).

Hipótesis

La organización espacial y los patrones de abundancia de los fócidos en el mar de Weddell y la península antártica están determinadas por una jerarquía de factores ambientales como la dinámica de hielo marino y la distribución de *E. superba*. A partir de esta premisa, se postula que:

1. La temperatura superficial del agua, la concentración de fitoplancton y la concentración del hielo marino son los principales predictores de la presencia de las tres especies.
2. Debido a su especialización trófica, *L. carcinophaga* presentará una superposición de nicho con el kril significativamente mayor que la de *L. weddellii* e *H. leptonyx*.

2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

Realizamos el relevamiento de fócidos a bordo del Rompehielos Almirante Irizar durante el verano austral en el Pasaje de Drake, Mar de Bellingshausen, Islas Shetland del Sur, Mar de Weddell e Islas Orcadas del sur (Fig. 2). El pasaje de Drake, localizado entre Sudamérica y la Península Antártica, es una región dinámica que cumple un papel fundamental en los procesos ecológicos marinos al constituir un punto de conexión clave entre los océanos, a través de la Corriente Circumpolar Antártica (en adelante CCA) (Dalziel, 2014; Donohue *et al.*, 2016). Esta corriente - la más extensa del planeta - transporta temperatura, grandes volúmenes de agua, y nutrientes, conectando los principales océanos del mundo y regulando el sistema climático global (Strass *et al.*, 2002, Sokolov y Rintoul, 2009). Investigaciones recientes demostraron que la CCA comprende una red compleja, en la que se destacan el Frente Subantártico, el Polar y el Sur de la CCA, que se mantienen relativamente estables y se encuentran en conexión con estructuras topográficas submarinas, y termohialinas relacionadas con la distribución de temperatura y salinidad del océano (Sokolov y Rintoul, 2009). Esta estructura influye directamente en la disponibilidad de nutrientes y en la distribución de organismos como *E. superba*, lo que impacta en la ecología de depredadores tope (Strass *et al.*, 2002; Trathan y Hill, 2016; Sergi *et al.*, 2020).

El área de estudio, que abarca el Mar de Weddell y Bellingshausen, se caracteriza por una compleja dinámica oceanográfica y de nutrientes. El Mar de Weddell actúa como almacenamiento de aguas oxigenadas y ricas en nutrientes (Hoppema *et al.*, 2015), y en el Mar de Bellingshausen existe una gran variabilidad estacional en la cobertura de hielo marino, influenciada por la intrusión de aguas cálidas desde la plataforma circumpolar (Hyogo *et al.*, 2024).

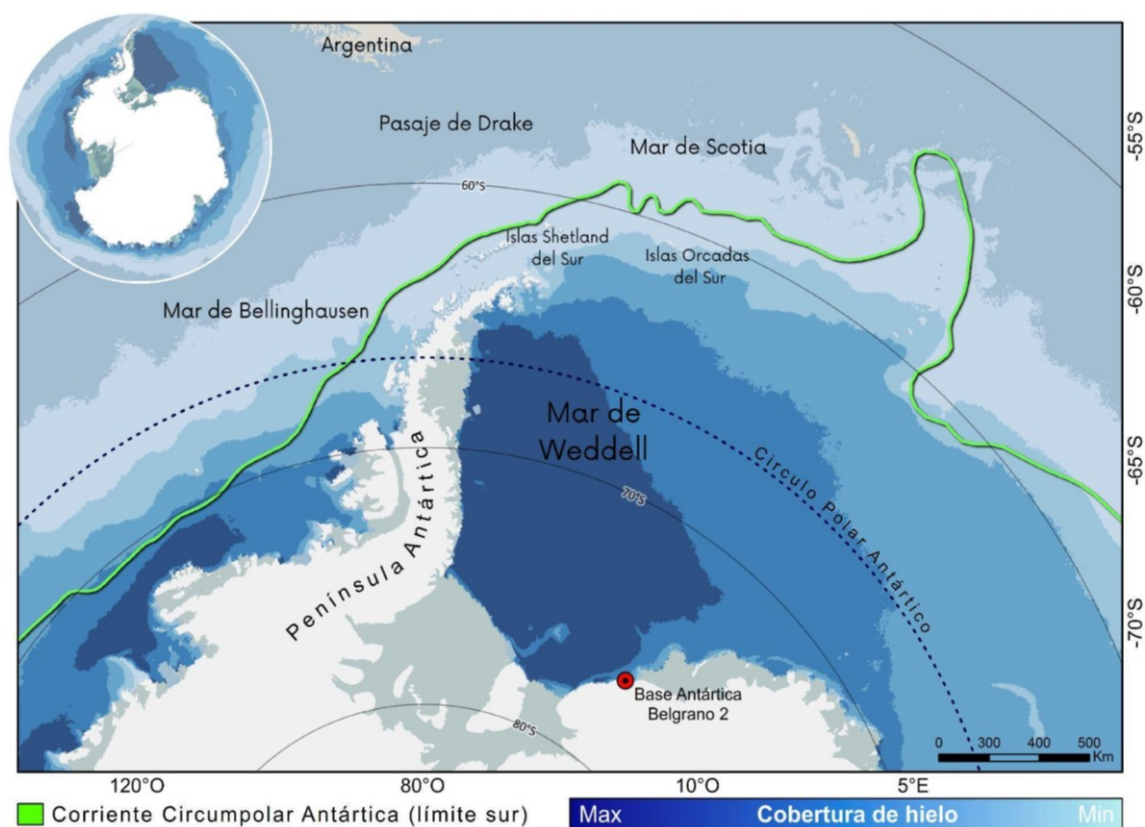


Fig. 2. Área de estudio. El mapa comprende tanto el este como el oeste de la Península Antártica, incluyendo las zonas efectivamente recorridas por el Rompehielos ARA Almirante Irizar durante sus derrotas (trayectoria seguida por el buque).

2.2 Colecta de datos

Realizamos el relevamiento de fócidos en la Campaña Antártica de Verano 2025, embarcados a bordo del rompehielos Almirante Irizar (RHAI), de la cual participamos durante tres meses. Las observaciones fueron llevadas a cabo diariamente por un equipo de tres observadores desde el puente de observación y las cubiertas exteriores del buque que se encuentran posicionados a 15-18 msnm (Fig. 3). El esfuerzo de muestreo se organizó en función de la disponibilidad de luz solar; al norte del paralelo 60°S, los avistamientos se realizaron durante las horas de luz diurna, cubriendo el periodo comprendido entre las 07:00 y las 22:00 horas. Una vez superado el paralelo 60°S, y debido a la presencia de luz solar constante en estas latitudes australes, el relevamiento se extendió a un régimen de 24 horas continuas. Para cubrir este periodo sin interrupciones, los observadores rotaron en turnos de 6 horas cada uno, garantizando un monitoreo constante durante la derrota del buque.



Fig. 3. Toma de datos: equipo de investigación en el puente de observación del buque, utilizando binoculares para el registro de fauna marina durante las horas de luz en el área de estudio.

Para complementar estos datos incorporamos registros obtenidos en campañas previas (RHA: período 2021 – 2024) siguiendo la metodología descrita con anterioridad. El uso de datos multitemporales garantiza el poder estadístico y descriptivo de los análisis aplicados para explicar con mayor fidelidad los patrones observables para cada especie. Para la observación inicial de las especies empleamos binoculares (10x42) y la identificación la llevamos a cabo con la asistencia de guías de campo (Bastida y Rodríguez, 2003; Orgeira, 2015; Savigny, 2021). En los casos donde no logramos identificar el/los individuos, los registramos como “No identificado”. Utilizamos el método de muestreo *passing mode*; el buque continuaba su derrota en la transecta establecida (Fig. 4) aún si un grupo de mamíferos marinos fuera divisado (Dawson *et al.*, 2008). Como observación, el buque viaja a velocidades entre los cinco y 15 nudos por hora (9,3–27,8 km/h), según las condiciones climáticas y la presencia de hielo marino.

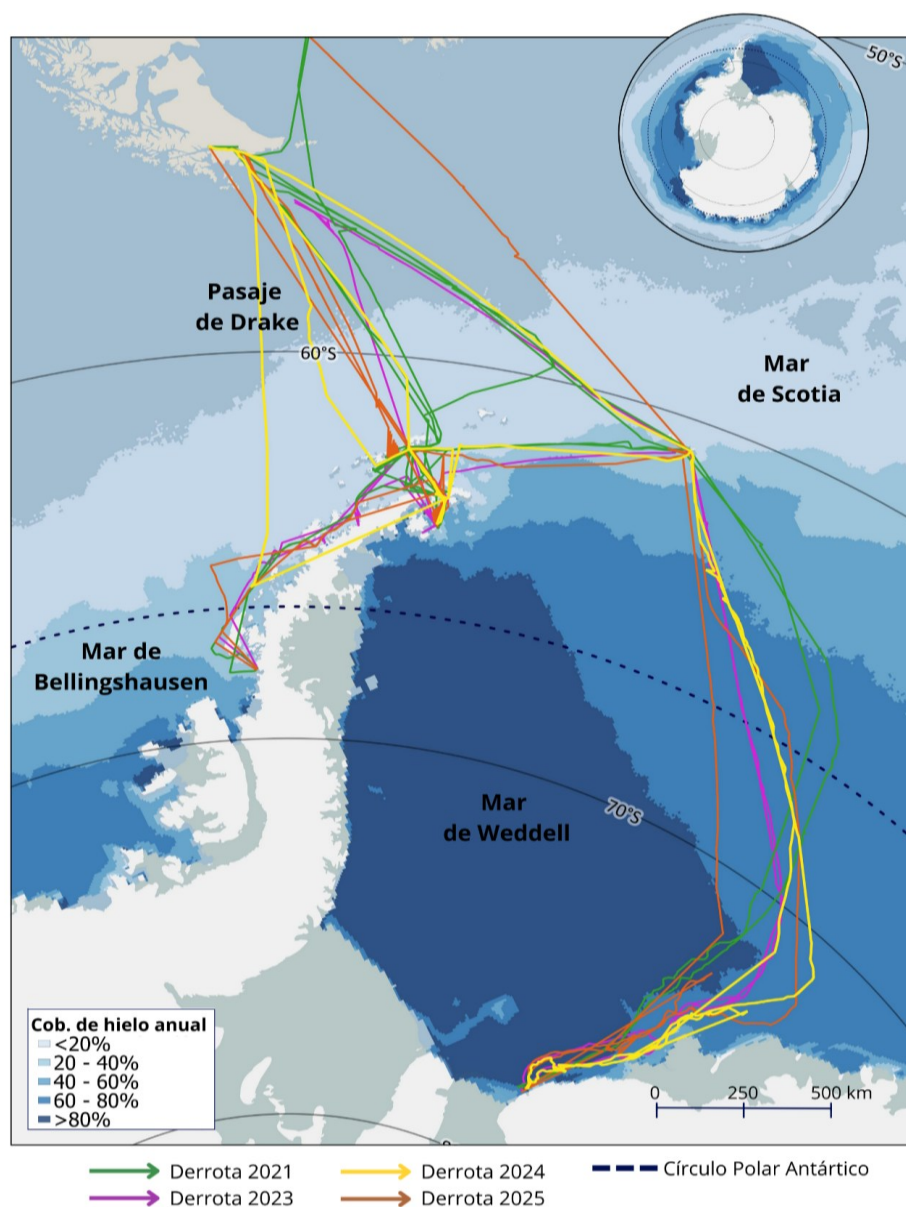


Fig. 4. Derrota del buque RHA correspondientes al período de estudio.

Realizamos los relevamientos de manera constante en unidades observacionales de 20 minutos, siempre que la velocidad superaba los tres nudos ($\approx 5,6$ km/h) y la visibilidad no estaba comprometida¹. En cada unidad muestral registramos la siguiente información; coordenadas geográficas (latitud y longitud), la distancia a la tierra (millas náuticas), el tipo y porcentaje de cobertura de hielo marino (%), la temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), dirección y velocidad del viento (nudos), y la presión atmosférica (hPa).

¹La niebla es el principal factor que reduce la visibilidad durante el relevamiento.

2.3 Procesamiento y análisis de datos

2.3.1 Datos de entrada

Para los análisis estadísticos y espaciales usamos datos de doble entrada; ocurrencia de especies (coordenadas espaciales y abundancias asociadas) y variables climático-ambientales. Este conjunto de datos sirvió como entrada para los análisis posteriores, los cuales se llevaron a cabo utilizando el entorno de programación R (R Core Team, 2024) y el software NicheA (Qiao *et al.*, 2016). Incorporamos los datos de ocurrencia de *E. superba* desde la plataforma krillBASE (<https://bas.ac.uk/project/krillbase>), una base de datos internacional que recopila información de presencia, abundancia y densidad de *E. superba* (Atkinson *et al.*, 2017). Siguiendo la metodología propuesta por Alvarez y Orgeira (2022), filtramos esta base de datos para utilizar únicamente aquellos registros con densidades de captura postlarval (diurna) superiores a 100 individuos por m². Este criterio permitió aislar los puntos de alta densidad de *E. superba*, que consideramos los más relevantes para el análisis.

Por otro lado, obtuvimos la información desde la plataforma Bio-ORACLE versión 3.0 (<https://bio-oracle.org>), que representa la actualización más reciente disponible y abarca el período 2010-2020 (Assis *et al.* 2024). De esta, se extrajo un conjunto de 115 variables oceanográficas, seleccionando tanto las capas de información superficiales como bentónicas. Para estas últimas, se emplearon específicamente los datos correspondientes a la profundidad media. Todas las capas fueron descargadas en formato GeoTIFF y procesadas para su integración en los análisis de modelado (Assis *et al.*, 2024). Realizamos la elaboración de la cartografía y la representación espacial de los datos desde el software de acceso libre QGIS v.3.28.8 (QGIS Development Team, 2024), utilizando los datos geográficos de base del paquete Quantarctica v.3 (Matsuoka *et al.*, 2021).

2.3.2. Análisis y modelado

Modelos Generales Lineales

Para aplicar los modelos, definimos como variable respuesta la abundancia total de focas, calculada como la suma de los individuos de las tres especies en cada punto de relevamiento. Adoptamos esta estrategia por dos motivos: primero, el número de registros para *L. carcinophaga* era considerablemente superior al de las otras dos especies, lo que podía generar modelos inestables y de menor poder predictivo para las especies remanentes del estudio. Segundo, los análisis preliminares indicaron que las variables ambientales significativas tendían a repetirse para las tres especies, sugiriendo la existencia de condiciones comunes que estructuran su distribución conjunta. Este enfoque permitió identificar los predictores más robustos para el grupo de fócidos, mientras que para la estadística descriptiva las especies se analizaron de forma separada.

Una vez definida la variable respuesta, realizamos la preselección de las variables predictoras que servirían como entrada para la caracterización climático-ambiental. A partir del conjunto inicial de variables ambientales, aplicamos un filtro basado en la distribución de los datos y en el análisis de sus coeficientes de correlación lineal con la abundancia total de focas. Posteriormente, con el fin de mitigar la multicolinealidad entre estos predictores preseleccionados, calculamos la matriz de distancias, la cual se empleó para agruparlos mediante un análisis de conglomerados (K-means). Este método arrojó seis clústeres que explicaron el 80,4% de la variabilidad. Finalmente, para asegurar la independencia de los predictores, seleccionamos una única variable representante por cada clúster, priorizando aquellas con mayor relevancia ecológica documentada en la bibliografía, resultando así en un conjunto final de seis predictores; concentración de hierro disuelto en profundidad media, temperatura del aire en superficie, productividad primaria en superficie, velocidad del agua en superficie, espesor del hielo marino, concentración de silicato de profundidad media. Este número reducido de variables se ajusta al principio de parsimonia, que favorece modelos más simples y confiables.

Una vez definido este conjunto de predictores, configuramos y aplicamos un Modelo Lineal Generalizado (GLM) para evaluar la relación conjunta de estas variables con la abundancia de las especies. Dado que los datos son de conteo y presentan sobredispersión (frecuente en datos ecológicos), empleamos una distribución quasi-Poisson, que permite corregir la varianza en exceso respecto al modelo Poisson tradicional (Zuur *et al.*, 2009). Finalmente, para validar la capacidad del modelo de predecir gradientes de abundancia, se realizó una correlación de rangos de Spearman (ρ) entre los valores observados y predichos. Para medir la sensibilidad del modelo específicamente en las áreas ocupadas, se categorizó la abundancia observada en tres niveles (baja, media y alta) y se calculó la media de la abundancia predicha para cada categoría junto con su error estándar, excluyendo los sitios de ausencia para evaluar la discriminación en zonas de uso efectivo del hábitat. Realizamos todos los análisis estadísticos dentro del entorno R (R Core Team, 2024).

Análisis de solapamiento de nicho

Para responder al segundo objetivo, calculamos los nichos ambientales de las tres especies de fócidos (*L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii*), así como el de su recurso trófico, el kril (*E. superba*), utilizando el software NicheA (Qiao *et al.*, 2016). Para definir el espacio ambiental de análisis empleamos el mismo conjunto de seis variables que previamente mostraron el mayor peso en los modelos de abundancia y las recortamos a la extensión geográfica del área de estudio. Esta decisión metodológica permitió construir los nichos a partir de las variables ambientales de mayores efectos para las especies dentro del área de estudio. Iniciamos el procedimiento en NicheA con la

definición del *background* ambiental de referencia, definido mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA). Realizamos esto para que el PCA sintetizara la variabilidad ambiental exclusiva de la región, definiendo así un *background* representativo para el modelado. Sobre este espacio ambiental, reducido a sus tres primeros componentes principales (PC1, PC2 y PC3), proyectamos los registros de ocurrencia de cada especie. Con esto, el software construyó y permitió la visualización de los hipervolúmenes multidimensionales que representan el nicho ambiental de cada especie en función al entorno.

Una vez obtenidos los hipervolúmenes, cuantificamos el solapamiento de nicho utilizando la métrica del Elipsoide de Mínimo Volumen (EMV), tanto entre las distintas especies de focas entre sí como entre éstas y *E. superba*. Este método define el nicho de cada especie como el elipsoide n -dimensional más pequeño que contiene todos sus registros de ocurrencia en el espacio ambiental. La superposición se interpretará como una medida de la competencia interespecífica potencial y como un indicador de la dependencia de las focas respecto a las condiciones ambientales óptimas para el *E. superba*, reflejando así la accesibilidad a este recurso. Finalmente, para evaluar la superposición de nicho exclusivamente entre las tres especies de fócidos (*L. carcinophaga*, *H. leptonyx* y *L. weddellii*), se realizó un segundo análisis de EMV. Para esto, se excluyeron los registros de *E. superba* y se generó un nuevo espacio ambiental de *background* en NicheA, basado únicamente en las ocurrencias de las focas, para así cuantificar la superposición entre ellas. A partir de este análisis, se calcularon dos métricas: un análisis de contención, para medir qué porcentaje del nicho de una foca estaba contenido dentro del nicho del kril; y un análisis de solapamiento global, para medir qué porcentaje del nicho total del kril era ocupado por esa intersección

3. Resultados

3.1 Distribución de registros de ocurrencia

Durante las campañas antárticas de verano realizadas en el periodo de estudio, obtuvimos un total de 236 registros de ocurrencia de fócidos a lo largo de las extensas transectas de navegación antárticas. Cada punto graficado en los mapas de distribución corresponde a un evento de avistamiento, por lo tanto, los mapas ilustran la localización de las observaciones y no la abundancia de individuos en cada una de ellas. La especie con mayor número de registros fue *L. carcinophaga* con 182 registros, seguida por *L. weddellii* con 33, y *H. leptonyx* con 21 registros de ocurrencia.

Foca cangrejera

Lobodon carcinophaga fue la especie con el mayor número de registros. En estos eventos de avistamiento se observaron desde individuos solitarios hasta grupos de hasta 40 individuos. Su distribución espacial (Fig. 5) fue la más amplia de las tres especies, abarcando desde las aguas abiertas del Pasaje de Drake - entre el extremo sur de Sudamérica y la Península Antártica - hasta las zonas de alta concentración de hielo cercanas al continente. El núcleo de su población se concentró en el Mar de Weddell, particularmente en la porción sur y sureste, entre los paralelos 70°S y 80°S. Si bien otras especies también se registraron en el hielo compacto, *L. carcinophaga* fue la única con avistamientos consistentes tanto en las áreas septentrionales como en regiones ubicadas al norte de nuestra área de estudio, incluyendo individuos nadando activamente en el Pasaje de Drake.

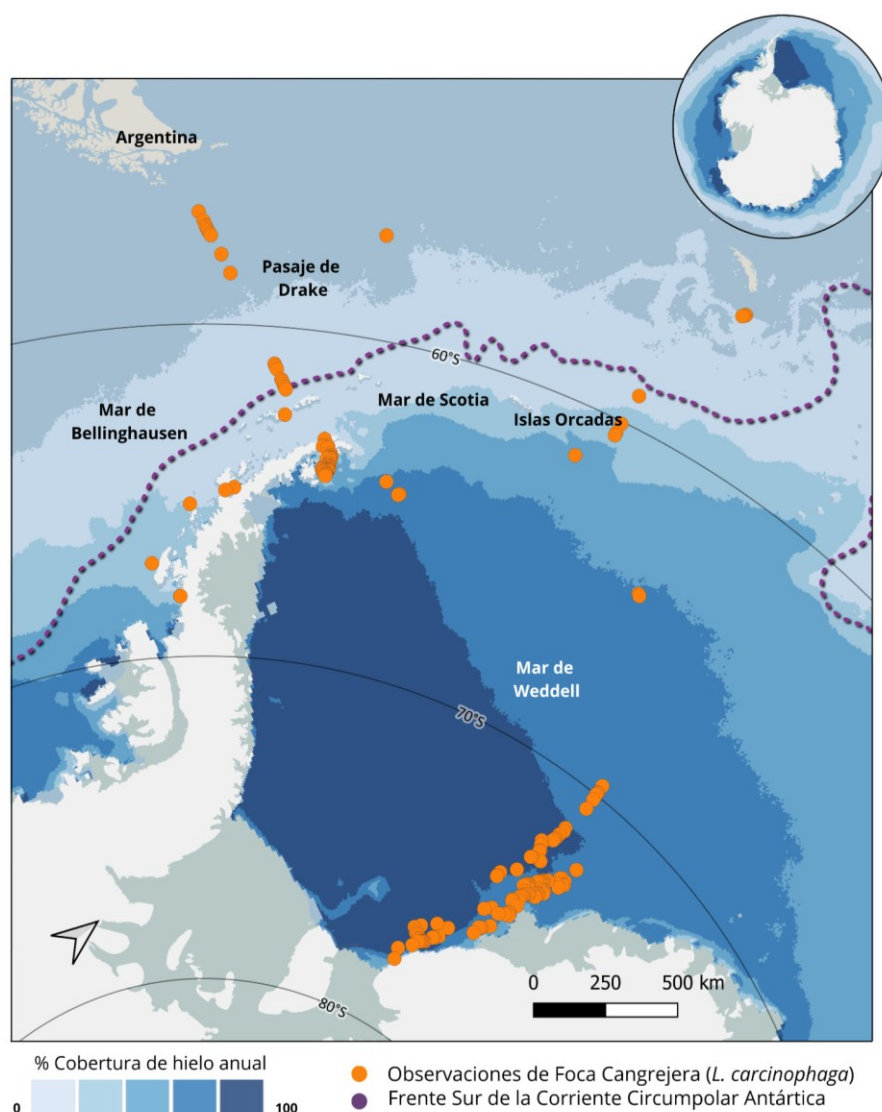


Fig. 5. Mapa de distribución de los registros de ocurrencia de la foca cangrejera (*Lobodon carcinophaga*) durante el período de estudio.

Foca de Weddell

Leptonychotes weddellii fue la segunda especie más registrada, con 33 eventos de avistamiento. A diferencia de *L. carcinophaga*, sus avistamientos corresponden mayormente a individuos solitarios o en pares, con una abundancia máxima observada de tres focas por registro. En contraste con la amplia distribución de *L. carcinophaga*, el área ocupada por *L. weddellii* fue considerablemente más acotada y de carácter costero, entre los paralelos 70°S y 80°S (Fig. 6). La mayor concentración de registros se localizó en el sur del Mar de Weddell, en latitudes australes y en zonas asociadas a una densa cobertura de hielo marino cerca del continente. Un segundo grupo de avistamientos de menor tamaño se observó en el extremo norte de la Península Antártica, en el límite con el Mar de Scotia, asociado a las Islas Shetland del Sur, alrededor de los 62°S.

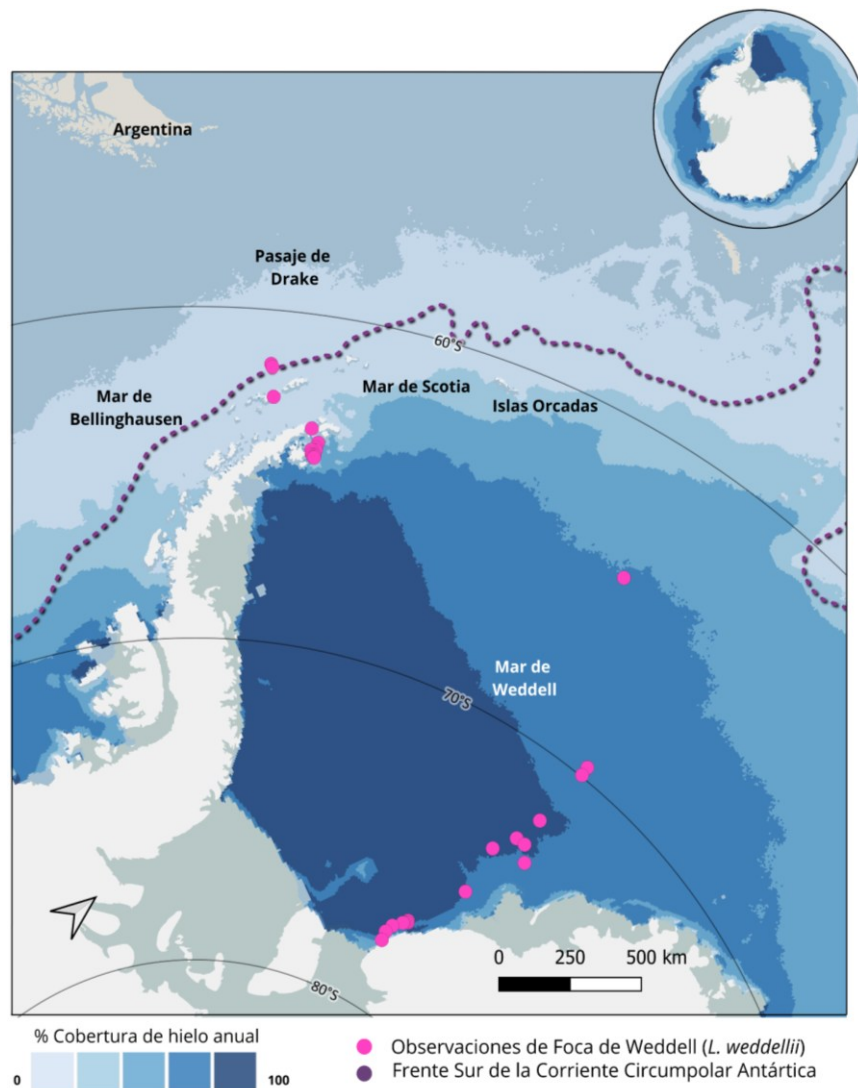


Fig. 6. Mapa de distribución de los registros de foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*) durante el periodo de estudio.

Foca leopardo

Hydrurga leptonyx fue la especie con el menor número de registros, documentándose en 21 eventos de avistamiento. De manera similar a *L. weddellii*, sus observaciones corresponden a individuos solitarios o en pares, con una abundancia máxima de dos focas por registro. A diferencia de las otras dos especies, su distribución geográfica se caracterizó por ser notablemente dispersa, sin formar agregaciones definidas (Fig. 7). Los avistamientos se encontraron repartidos a lo largo de toda el área de estudio, documentándose tanto en aguas abiertas con poca presencia de hielo en el Mar de Scotia y cerca de las Islas Orcadas del Sur, como en zonas de mayor cobertura de hielo en el extremo norte de la Península Antártica y en la costa sur del Mar de Weddell.

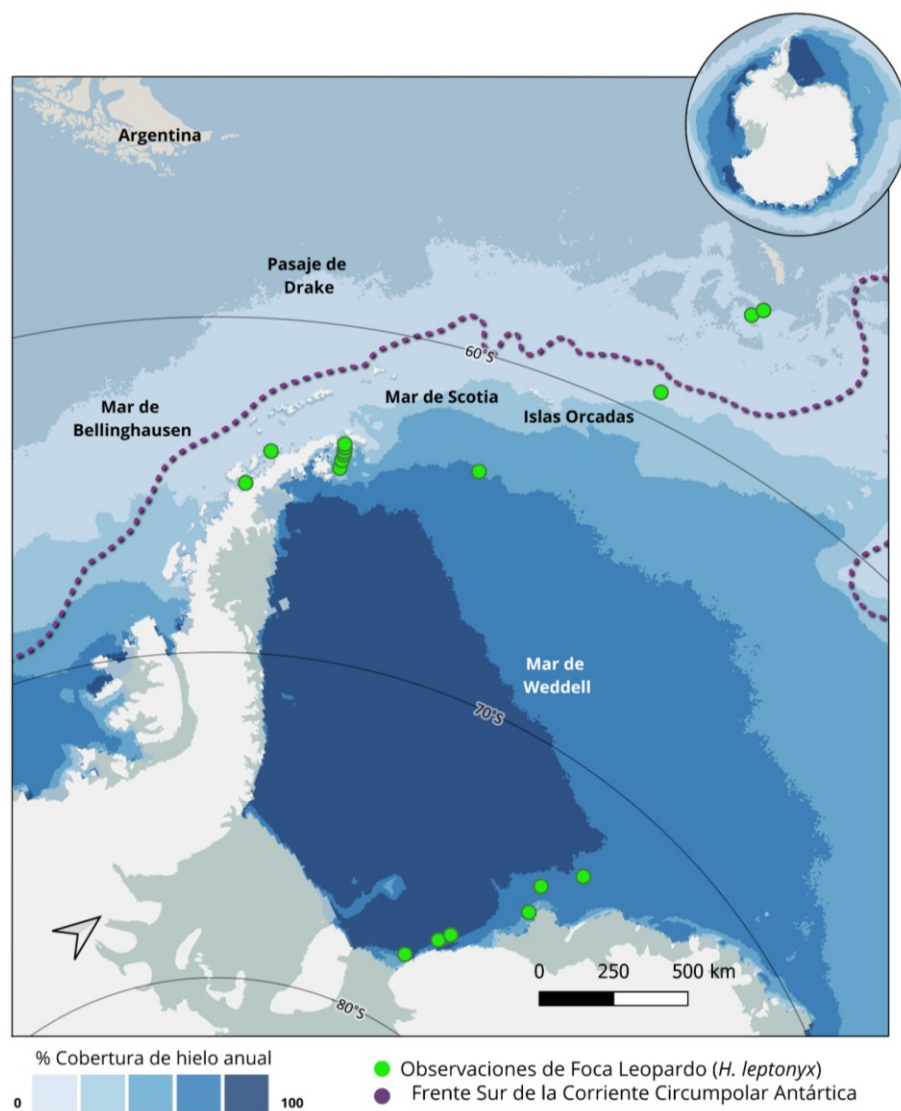


Fig. 7. Mapa de distribución de los registros de foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*) durante el periodo de estudio.

Kril antártico

La distribución de los puntos de alta densidad de *E. superba* fueron extraídos de la base de datos krillBASE (Fig. 8). Tras aplicar el filtro de densidad para seleccionar los registros con valores superiores a 100 individuos por metro cuadrado, el conjunto final de datos consistió en 149 puntos. Es importante señalar que estos no indican la mera presencia de kril, sino puntos donde se encuentran concentraciones significativas de biomasa. El patrón de distribución muestra que estos puntos de alta densidad se concentran principalmente en la región del Mar de Scotia y alineados a lo largo del Frente Sur de la CCA, especialmente en la zona norte de la Península y alrededor de las Islas Orcadas del Sur. En contraste, la presencia de puntos de alta densidad es significativamente

menor en el interior del Mar de Weddell y en el Mar de Bellingshausen, según los datos históricos recopilados por krillBASE.

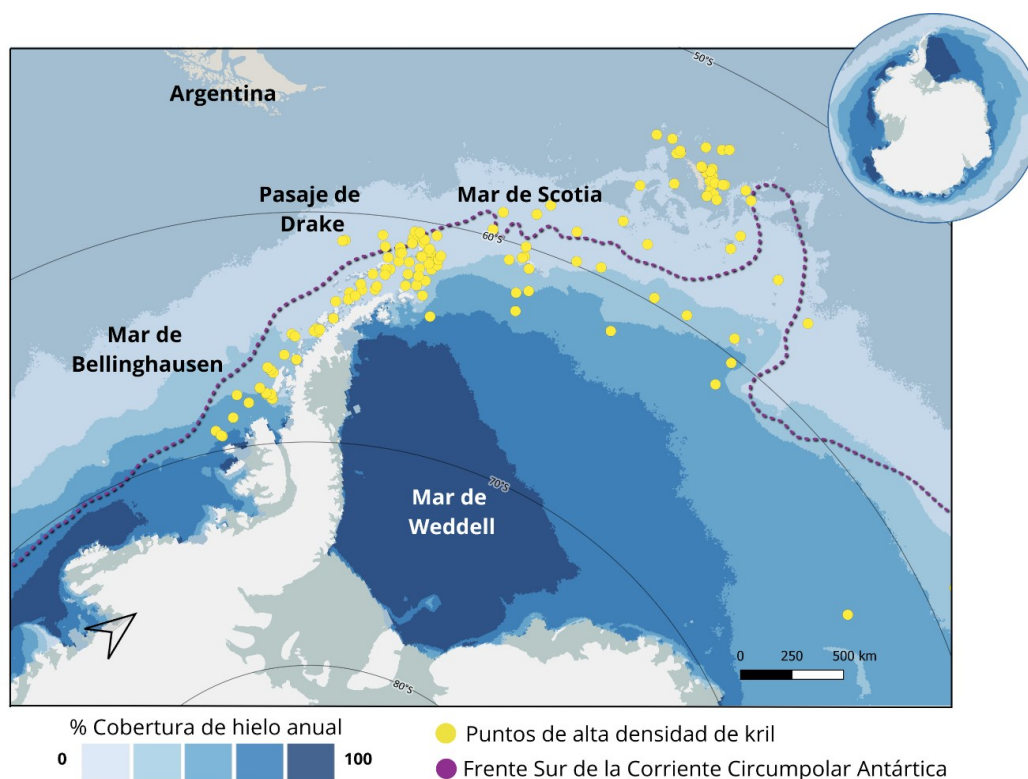


Fig. 8. Distribución de kril (*Euphausia superba*) de alta densidad (krillBASE) en los mares que rodean a la Antártida durante el periodo de estudio.

3.2 Variables ambientales y abundancia de focas

El Modelo Lineal Generalizado quasi-Poisson indicó que cuatro de las seis variables predictoras evaluadas tuvieron una asociación positiva y estadísticamente significativa ($p < 0.05$) con la abundancia total de fócidos (Tabla 1). La Figura 9 resume los resultados, mostrando el valor del coeficiente de regresión (estimate) de cada predictor y su Intervalo de Confianza (IC) al 95%. Como se observa, los IC de las cuatro variables significativas (espesor del hielo, velocidad del agua, productividad primaria y hierro disuelto) no interceptan la línea vertical de efecto nulo (valor 0.0), lo que corrobora su significancia estadística. En cambio, los IC para la temperatura del aire y el silicato disuelto sí cruzan esta línea, mostrando su falta de significancia en el modelo.

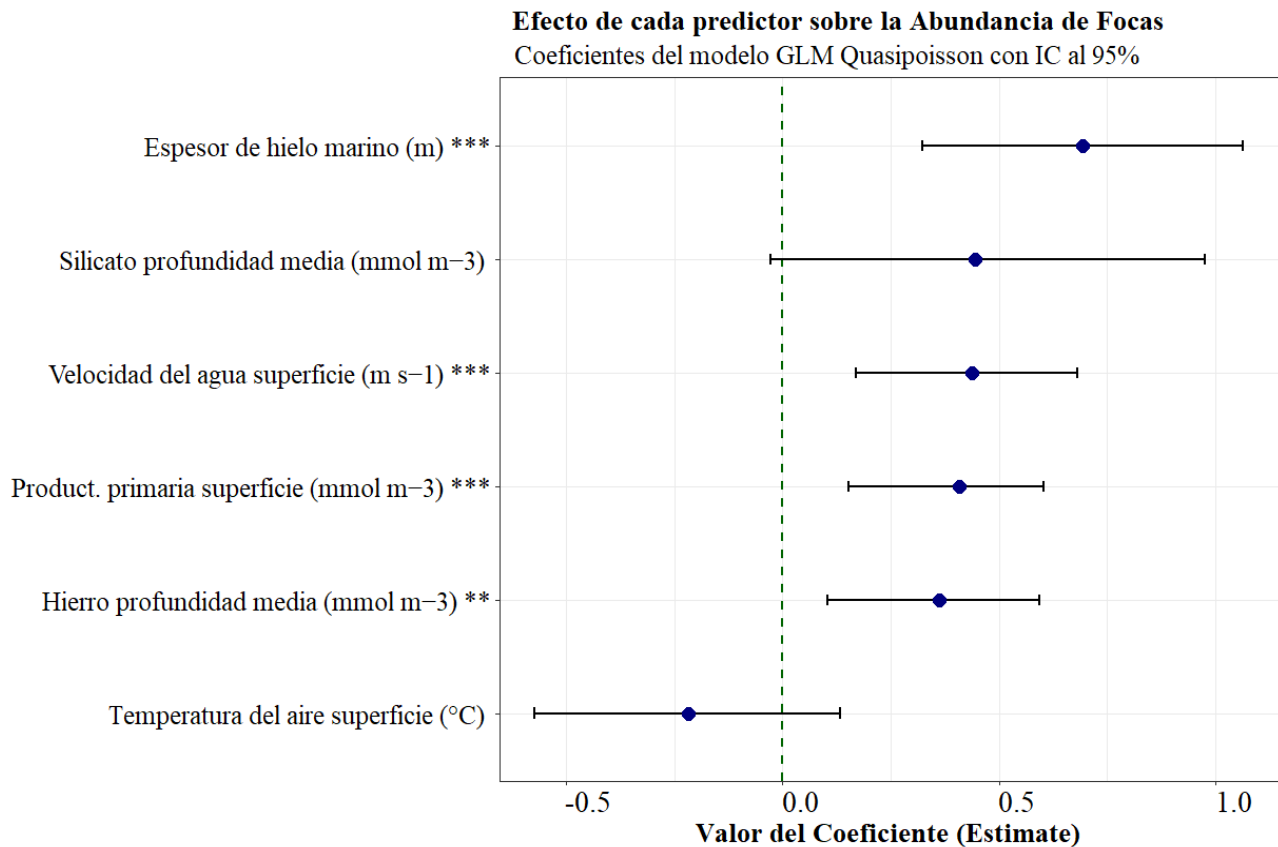


Fig. 9. Efecto de las variables predictoras sobre la abundancia de focas. Se grafican los coeficientes de regresión (β) y los intervalos de confianza al 95% del GLM quasi-Poisson.

Al analizar la magnitud de los efectos (Tabla 1), el espesor del hielo marino destaca como la variable con la mayor influencia positiva ($\beta = 0,692$). Le siguen, en orden de magnitud, la velocidad del agua ($\beta = 0,436$), la productividad primaria ($\beta = 0,407$) y el hierro disuelto ($\beta = 0,362$).

Variable	Coeficiente (β)	Error Est.	Valor t	Valor p	Signif.
(Intercepto)	-2,241	0,175	-12,801	<0.0001	***
Hierro profundidad media	0,362	0,125	2,905	0,0037	**
Temperatura del aire superficie	-0,218	0,179	-1,214	0,2248	
Product. primaria superficie	0,407	0,109	3,722	<0.0001	***
Velocidad del agua superficie	0,436	0,13	3,358	0,0008	***
Espesor de hielo marino	0,692	0,188	3,682	0,0002	***
Silicato profundidad media	0,444	0,255	1,742	0,0816	.

Significancia: ***: $p < 0.001$ **: $p < 0.01$ *: $p < 0.05$.: $p < 0.1$

Tabla 1. Resumen de los estimadores del GLM quasi-Poisson para la abundancia de focas. Se presentan el coeficiente, error estándar, valor t , y valor p tanto para el intercepto como para cada variable predictora.

Los gráficos de efectos parciales confirman una tendencia positiva para el espesor de hielo, la velocidad del agua del mar, la productividad primaria y el hierro disuelto (Fig. 10). En contraste, los gráficos para la temperatura del aire y el silicato disuelto muestran una mayor dispersión en la distribución de los puntos, y una tendencia errática, lo cual es coherente con sus valores de p no significativos (Tabla 1). Cada panel muestra cómo responde la abundancia predicha en escala logarítmica (eje y) a los cambios de un solo predictor (eje x), mientras se mantienen constantes las demás variables.

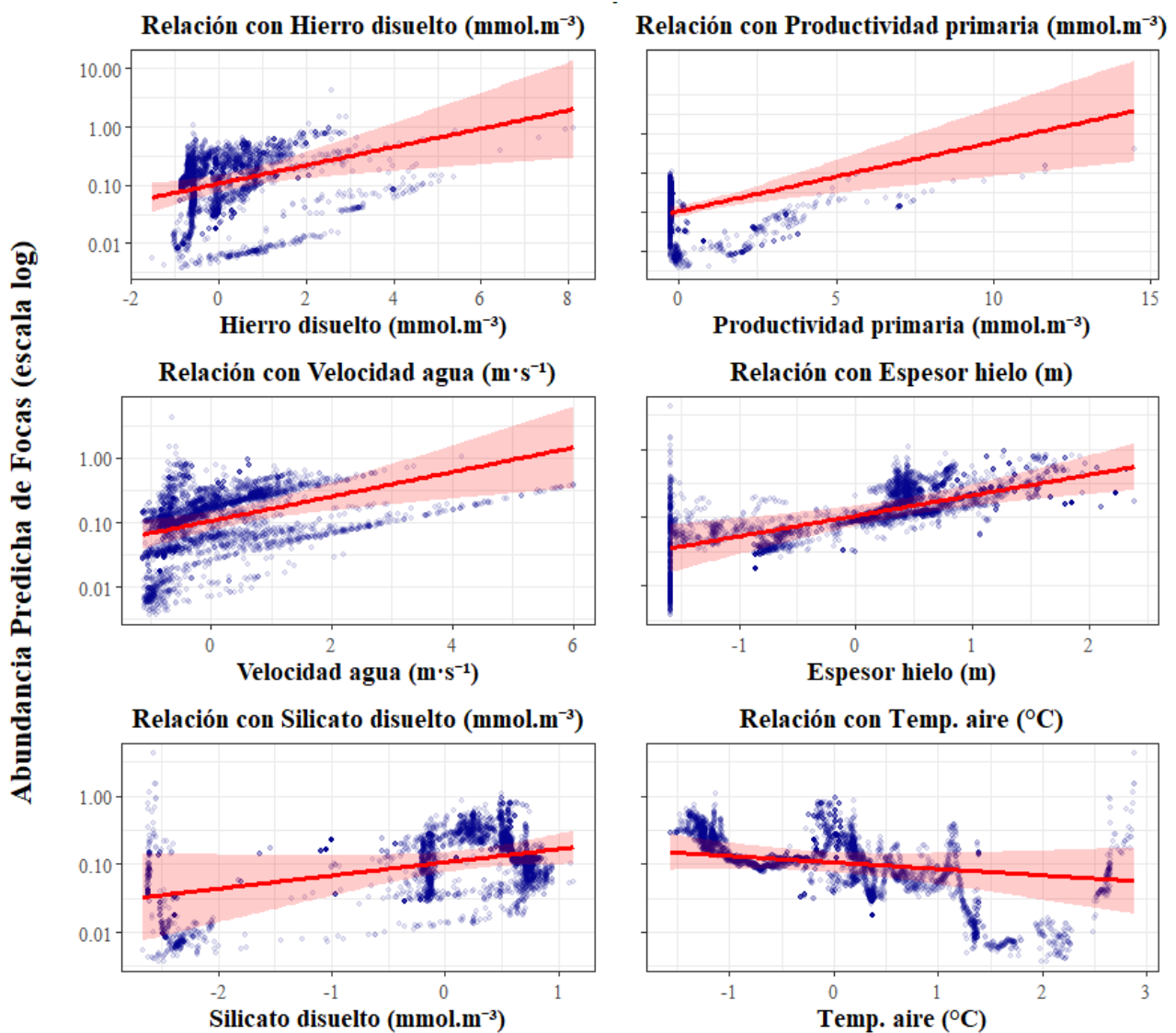


Fig. 10. Efectos parciales del Modelo Lineal Generalizado quasi-Poisson para la abundancia de focas. Los puntos azules representan los residuos parciales de cada observación. La línea roja indica la tendencia central de la relación, y las bandas sombreadas representan el intervalo de confianza al 95%.

Validación del modelo

El análisis de correlación de Spearman mostró una asociación global significativa ($\rho = 0.16$, $p < 0.001$). El gráfico de barras muestra la categorización según el tamaño de grupo observado: baja (1-2 individuos), media (3-5 individuos) y alta (>5 individuos). Se excluyeron los sitios de ausencia en el gráfico, para visualizar la discriminación del modelo entre distintos niveles de uso del hábitat. Los valores sobre las barras (n) indican el número de avistamientos en cada categoría. Específicamente en los sitios de presencia de focas (Fig. 11), el modelo capturó los gradientes de densidad: la abundancia predicha promedio aumentó progresivamente conforme creció el tamaño de los grupos observados. Las grandes agregaciones (>5 individuos) presentaron los valores predichos más altos, validando la capacidad del modelo para identificar los hábitats de mayor calidad.

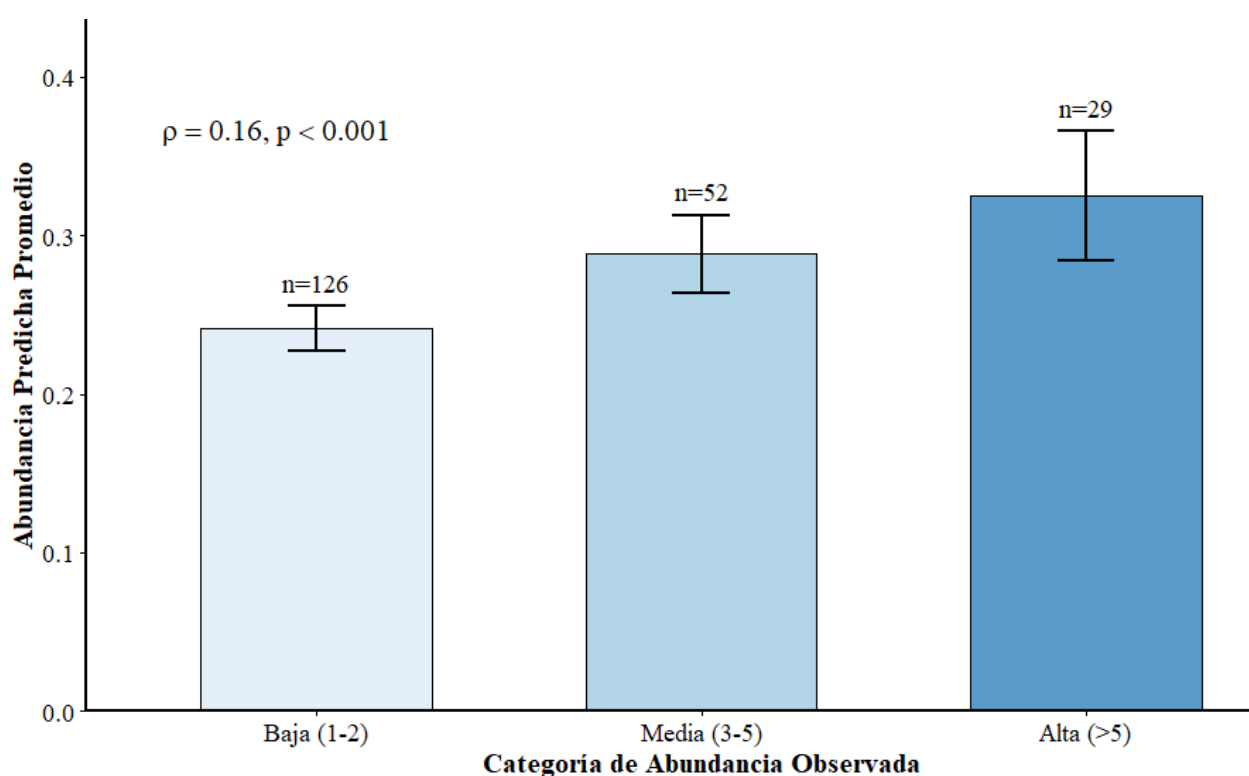


Fig. 11. Validación de la sensibilidad del modelo en sitios de presencia. Abundancia predicha promedio ($\pm$ error estándar).

3.3 Modelado de nicho

Estadística descriptiva de hábitat

Dada la mayor frecuencia de registros de *L. carcinophaga* en este estudio, los valores de las variables ambientales asociadas a la especie se situaron en rangos intermedios. Este patrón se observa en parámetros como la temperatura del aire ($-7,98 \pm 7,65$ °C) y la productividad primaria ($12,38 \pm 3,95$ mmol.m⁻³). Variables como la velocidad del agua (CV 72,61%) y la temperatura del aire (CV -95,83%) presentaron una gran variabilidad para esta especie. En el caso de *H. leptonyx* su presencia se asoció con las concentraciones promedio más altas tanto de hierro disuelto ($0,0012 \pm 0,0007$ mmol.m⁻³) como de productividad primaria ($15,9 \pm 3,94$ mmol.m⁻³), siendo esta última la variable con la menor variabilidad para la especie (CV 25,94%). Mientras que la temperatura promedio del aire fue más elevada ($-3,75$ °C), pero exhibe un coeficiente de variación extremadamente alto (-281,48%), lo que indica una elevada dispersión de los datos. Finalmente, los registros de *L. weddellii*, se asociaron con condiciones ambientales más frías presentando la temperatura media del aire más baja del grupo ($-9,60 \pm 4,80$ °C) y el mayor espesor promedio de hielo marino ($1,95 \pm 0,64$ m). Además, esta especie se asoció a regiones con la mayor concentración media de silicato ($103,47 \pm 19,35$ mmol.m⁻³), variable que además mostró el Coeficiente de Variación (CV) más bajo (18,7%).

Especie	Variable	Media $\pm$ DE	Mínimo	Máximo	CV (%)
<i>Leptonychotes weddellii</i>	Hierro profundidad media (mmol m ⁻³)	0,0009 $\pm$ 0,0005	0,0004	0,0023	50,95
	Temperatura del aire superficie (°C)	-9,60 $\pm$ 4,80	-16,01	-0,89	-49,98
	Productividad primaria superficie (mmol m ⁻³)	13,18 $\pm$ 3,34	5,82	18,37	25,31
	Velocidad del agua superficie (m s ⁻¹)	0,15 $\pm$ 0,11	0,02	0,35	71,33
	Espesor de hielo marino (m)	1,95 $\pm$ 0,64	0,65	3,17	33,02
	Silicato profundidad media (mmol m ⁻³)	103,47 $\pm$ 19,35	38,02	124,59	18,71
<i>Lobodon carcinophaga</i>	Hierro profundidad media (mmol m ⁻³)	0,0009 $\pm$ 0,0005	0,0004	0,0025	58,08
	Temperatura del aire superficie (°C)	-7,98 $\pm$ 7,65	-16	16,85	-95,83
	Productividad primaria superficie (mmol m ⁻³)	12,38 $\pm$ 3,95	2,21	19,92	31,87
	Velocidad del agua superficie (m s ⁻¹)	0,17 $\pm$ 0,12	0,01	0,68	72,61
	Espesor de hielo marino (m)	1,65 $\pm$ 0,78	0,01	3,31	47,11
	Silicato profundidad media (mmol m ⁻³)	100,91 $\pm$ 30,47	3,73	128,23	30,19
<i>Hydrurga leptonyx</i>	Hierro profundidad media (mmol m ⁻³)	0,0012 $\pm$ 0,0007	0,0005	0,0033	55,9
	Temperatura del aire superficie (°C)	-3,75 $\pm$ 10,55	-15,65	16,64	-281,48
	Productividad primaria superficie (mmol m ⁻³)	15,19 $\pm$ 3,94	6,95	19,75	25,94
	Velocidad del agua superficie (m s ⁻¹)	0,15 $\pm$ 0,09	0,03	0,32	60,88
	Espesor de hielo marino (m)	1,60 $\pm$ 1,00	0,01	2,94	62,67
	Silicato profundidad media (mmol m ⁻³)	77,21 $\pm$ 42,53	3,37	115,25	55,08

Tabla 2. Estadística descriptiva de las seis variables ambientales predictoras calculadas para los registros de ocurrencia de cada especie. Se detallan la media $\pm$ desvío estándar (DE), mínimo, máximo y coeficiente de variación (CV %).

Espacio ambiental

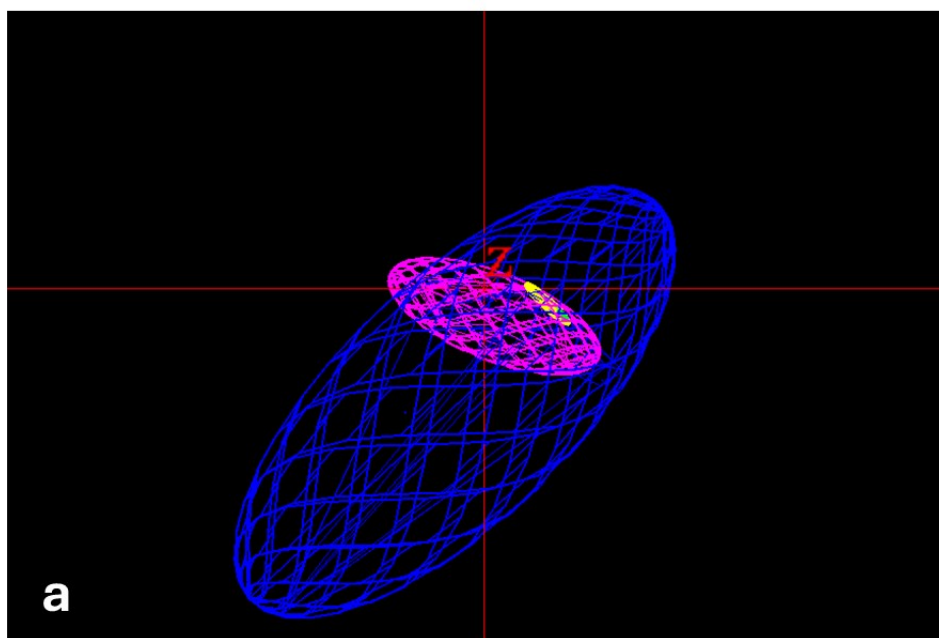
Como resultado del Análisis de Componentes Principales, los tres primeros componentes explican el 84,58% de la variabilidad ambiental total. Individualmente, el PC1 explicó la mayor parte de la varianza (47,96%), seguido por el PC2 (24,55%) y el PC3 (12,06%). Sobre este espacio ambiental tridimensional se proyectaron las ocurrencias de cada especie para la construcción de sus hipervolumenes de nicho.

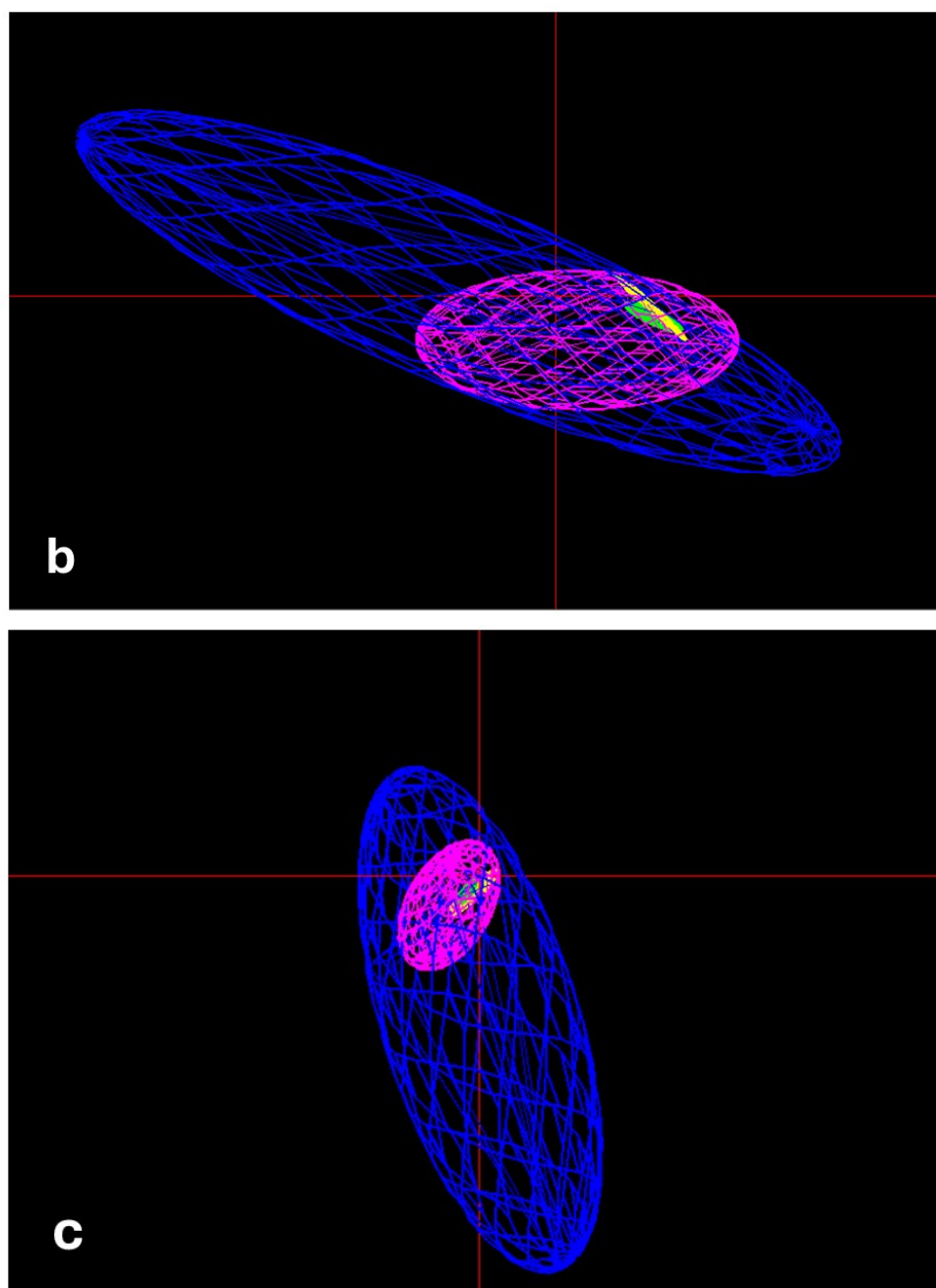
Componente	Desviación Estándar	Proporción de Varianza	Varianza Acumulada
PC1	1,70	47,96%	47,96%
PC2	1,21	24,55%	72,51%
PC3	0,85	12,06%	84,58%
PC4	0,67	7,54%	92,12%
PC5	0,59	5,74%	97,86%
PC6	0,36	2,14%	100,00%

Tabla 3. Resumen del PCA sobre las seis variables ambientales.

Modelado de nicho y cálculo de solapamiento

El análisis del nicho ambiental reveló diferencias importantes en el volumen y la posición de los hipervolúmenes de cada especie (Fig. 12). *Lobodon carcinophaga* y *E. superba* ocuparon los nichos de mayor volumen, mientras que los nichos de *L. weddellii* y *H. leptonyx* fueron considerablemente más pequeños.





— *Euphausia superba* — *Lobodon carcinophaga* — *Leptonychotes weddellii* — *Hydrurga leptonyx*

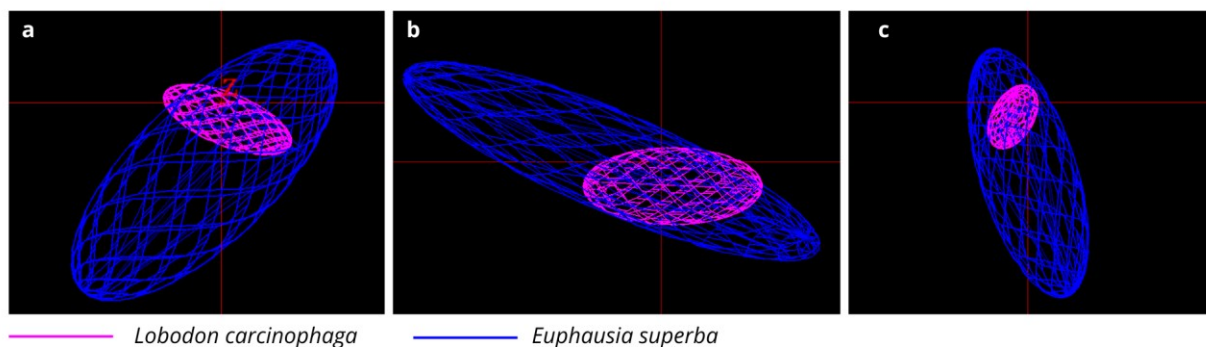
Fig. 12. Representación tridimensional de los hipervolúmenes de nicho ambiental correspondientes a las cuatro especies de estudio. Se ilustran las áreas de solapamiento entre los hipervolúmenes desde diferentes perspectivas: a) vista sobre los ejes X e Y. b) vista sobre los ejes X y Z, y c) vista sobre los ejes Y y Z.

La Tabla 4 presenta los resultados cuantitativos del análisis de solapamiento EMV. Para interpretar estos resultados es importante diferenciar las dos métricas de solapamiento calculadas: el solapamiento contenido ($\%VO/VF$) y el solapamiento global ($\%VO/V_{kri}$).

Especie	V. Kril (VKril)	V. Foca (VF)	V. Intersección (VO)	S. Contenido (%VO/VF)	S. Global (%VO/VKril)
<i>Lobodon carcinophaga</i>	308,1	31,19	25,25	81,01%	8,20%
<i>Hydrurga leptonyx</i>	308,1	0,097	0,097	100%	0,03%
<i>Leptonychotes weddellii</i>	308,1	0,135	0,135	100%	0,04%

Tabla 4. Resultados del análisis de solapamiento de nicho, Elipsoide de Mínimo Volumen, (EMV) entre cada especie de foca y el kril. Se detallan los volúmenes de nicho calculados, y los porcentajes de solapamiento.

El solapamiento contenido mide qué porcentaje del nicho de la foca (VF) se encuentra *dentro* del nicho del kril (VKril). Por el contrario, el solapamiento global mide qué porcentaje del nicho total del kril es ocupado por la intersección de ambos (VO). *L. carcinophaga* mostró el mayor volumen de nicho (VF=31,19) y el mayor volumen de intersección (VO=25,25). Las métricas del solapamiento contenido indica que el 81,01% de su nicho se encuentra dentro de las condiciones ambientales de nicho del *E. superba*. Sin embargo, el solapamiento global fue de solo 8,20%, lo que indica que esta área de intersección representa una fracción relativamente pequeña del nicho total del *E. superba*. Esto es coherente con lo observado en la Figura 13, donde el hipervolumen de color rosa (*L. carcinophaga*) es mayor y se solapa en gran medida con el hipervolumen en color azul (*E. superba*), pero este último es mucho más extenso en comparación. En contraste *H. leptonyx* y *L. weddellii* presentaron VF extremadamente pequeños (0,097 y 0,135, respectivamente).



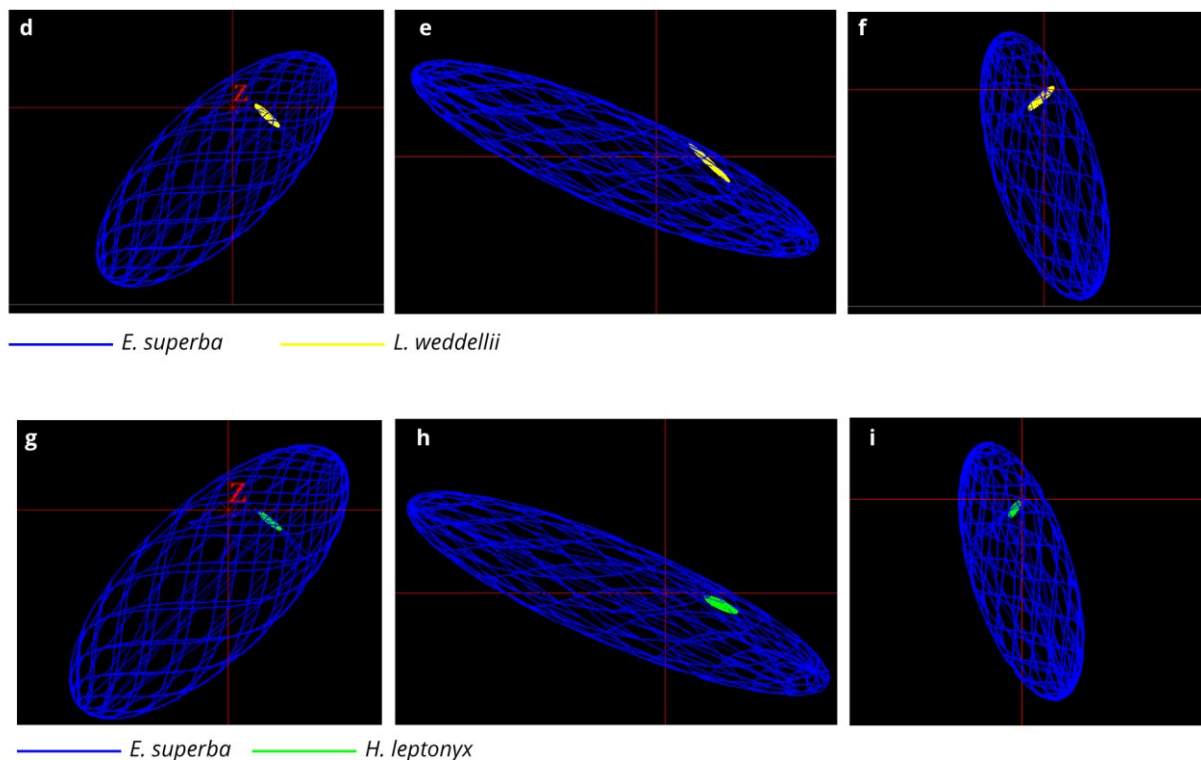


Fig. 13. Representación tridimensional del solapamiento de los hipervolumenes de nicho ambiental entre las tres especies de fócidos y *Euphausia superba* (kril). Se muestran las áreas de intersección entre el nicho del kril (hipervolumen en color azul), y el de cada especie de foca: **(a-c)** *Lobodon carcinophaga* (foca cangrejera, en color rosado); **(d-f)** *Leptonychotes weddellii* (foca de Weddell, en color amarillo); **(g-i)** *Hydrurga leptonyx* (foca leopardo, en color verde). Las columnas representan las diferentes perspectivas tridimensionales: (a, d, g) vista sobre los ejes X e Y; (b, e, h) vista sobre los ejes X y Z; y (c, f, i) vista sobre los ejes Y y Z.

Para *H. leptonyx* y *L. weddellii*, el solapamiento contenido fue del 100%, lo que significa que la totalidad de sus hipervolumenes se encuentran contenidos dentro del hipervolumen de nicho de *E. superba*. A pesar de esta contención total, sus nichos son tan pequeños que el solapamiento global es casi nulo (0,03% y 0,04%, respectivamente). Esto se observa claramente en la Figura 13, donde los hipervolumenes de *L. weddellii* e *H. leptonyx* son visiblemente pequeños en relación al nicho del *E. superba*, que los contiene por completo. En cuanto a la superposición de nicho exclusivamente entre las especies de fócidos, los resultados y su representación tridimensional (Tabla 5, Fig. 14) revelan que el nicho de *L. carcinophaga* (VF = 61,9) es significativamente mayor y contiene por completo (100% de solapamiento) los nichos más pequeños de *H. leptonyx* (VF=0,2) y *L. weddellii* (VF=0,057) (Fig. 15).

Comparación	Vol. (A)	Vol. (B)	Vol. Intersec. (VO)	Solap. B en A	Solap. A en B
<i>L. carc</i> (A) $\cap$ <i>H. lept</i> (B)	61,9	0,2	0,2	0,32%	100%
<i>L. carc</i> (A) $\cap$ <i>L. wedd</i> (B)	61,9	0,057	0,057	0,09%	100%
<i>H. lept</i> (A) $\cap$ <i>L. wedd</i> (B)	0,2	0,057	0,019	9,59%	33,56%

Tabla 5. Resultados del análisis de solapamiento de nicho EMV (Elipsoide de Mínimo Volumen) entre las distintas especies de foca. Se detallan los volúmenes de nicho calculados, y los porcentajes de solapamiento. Los nombres de las especies se presentan abreviados: *L. carc* (*Lobodon carcinophaga*), *H. lept* (*Hydrurga leptonyx*), *L. wedd* (*Leptonychotes weddellii*).

La superposición entre las dos especies con los nichos más pequeños (*H. leptonyx* y *L. weddellii*) es parcial. El volumen de intersección ($VO=0,019$) representa un 33,56% del nicho total de *L. weddellii*, pero solo un 9,59% del nicho de *H. leptonyx*. Dado que ambos nichos (*H. leptonyx* y *L. weddellii*) están 100% contenidos en el de *L. carcinophaga*, este volumen de intersección (0,019) representa el núcleo ambiental compartido por las tres especies.

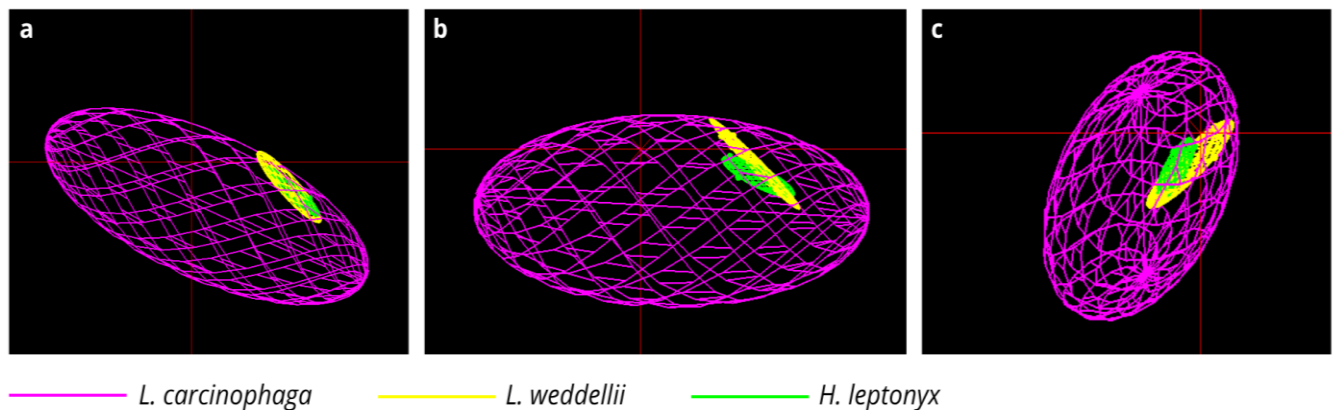


Fig. 14. Solapamiento de nicho entre fócidos. Representación tridimensional del solapamiento de los hipervolúmenes de nicho ambiental entre *Lobodon carcinophaga* (foca cangrejera), *Hydrurga leptonyx* (foca leopardo) y *Leptonychotes weddellii* (foca de Weddell). Se muestran las áreas de intersección entre los hipervolúmenes desde diferentes perspectivas: a) vista sobre los ejes X e Y, b) vista sobre los ejes X y Z, y c) vista sobre los ejes Y y Z.

El nicho de *L. carcinophaga* ($VF=61,9$) contiene por completo los nichos de *H. leptonyx* ($VF=0,2$) y *L. weddellii* ($VF=0,057$). El volumen de intersección ($VO = 0,019$) representa el núcleo ambiental compartido, que equivale al 33,56% del nicho de *L. weddellii* y al 9,59% del nicho de *H. leptonyx*. En contraste, este mismo núcleo representa apenas el 0,03% del nicho total de *L. carcinophaga*.

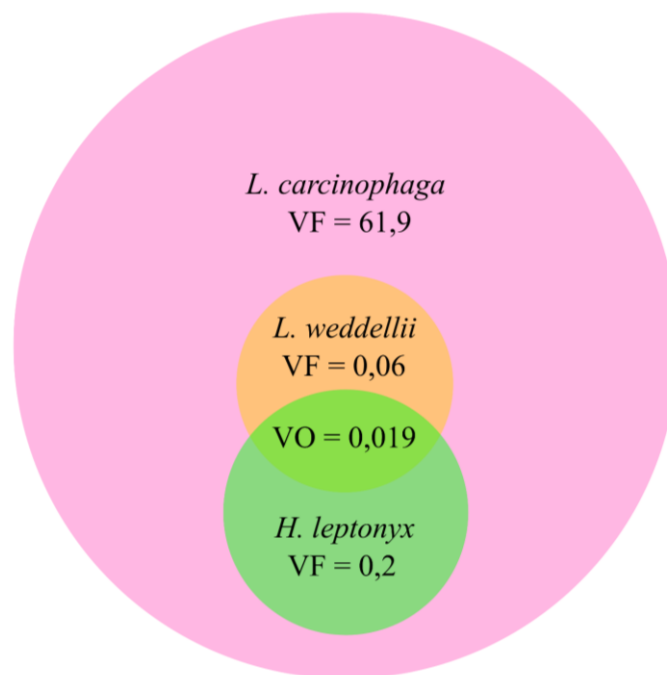


Fig. 15. Diagrama de Euler del solapamiento de nicho ambiental entre las tres especies de fócidos, basado en los resultados de la Tabla 5. Los valores indican el volumen de nicho absoluto (VF).

4. Discusión

Esta investigación arrojó dos resultados principales; en primer lugar, se identificó un conjunto de variables claves asociadas a la abundancia de fócidos en los mares que rodean a la Antártida. En segundo lugar, el análisis de nicho refutó nuestra hipótesis inicial, al presentar un hallazgo inesperado: la especialista trófica *L. carcinophaga* no mostró el mayor solapamiento con *E. superba*, mientras que las generalistas tróficas *H. leptonyx* y *L. weddellii* mostraron una contención total dentro de su hipervolumen ambiental. A continuación, discutiremos el rol de las variables ambientales, la partición de nicho y esta paradoja de especialización; y finalmente, explicaremos cómo los hallazgos de este estudio relacionan la vulnerabilidad de estas especies al entorno ambiental cambiante en el que nos encontramos.

4.1 Variables ambientales asociados a la abundancia de focas

Espesor del hielo marino

De las seis variables preseleccionadas, el espesor del hielo marino destacó como el predictor con el mayor efecto positivo. Este hallazgo es consistente con lo documentado por Siniff *et al.*, (1979) y Forcada *et al.*, (2012) donde el hielo es esencial como sitio de reproducción y descanso para las focas, pero también representan lugares de protección de los depredadores. Además, el espesor y la complejidad del hielo marino están asociados directamente a la biomasa de *E. superba*, representando un hábitat ideal para el reclutamiento de larvas y juveniles en invierno, factor clave para la disponibilidad de alimento en las temporadas siguientes (Veitia *et al.*, 2025). Aunque nuestros datos corresponden a registros estivales, es importante destacar que las algas asociadas al hielo marino pueden representar hasta el 88% del carbono asimilado por larvas y juveniles de *E. superba* durante la supervivencia invernal, donde la producción pelágica es baja (Kohlbach *et al.*, 2017). Esta dependencia es fundamental para el éxito del reclutamiento hasta la primavera (Veytia *et al.*, 2021). Probablemente el espesor del hielo marino detectado en nuestro modelo actúe como un indicador retrospectivo de inviernos favorables que resultaron en una mayor biomasa de *E. superba* disponible durante el verano, explicando así las mayores concentraciones de focas observadas en asociación con estas áreas. Entre los factores de importancia física y ecológica directamente relacionados con el hielo marino, se encuentran las polinias; áreas de aguas abiertas rodeadas de hielo marino que actúan como una suerte de oasis en el mar congelado, con valores de productividad elevados (Moreau *et al.*, 2019). Estas regiones presentan elevada disponibilidad de nutrientes que favorece las floraciones algales (Moreau *et al.*, 2019). Dichas floraciones, junto con las algas que crecen directamente sobre el hielo adyacente, constituyen la principal fuente de alimento para el zooplancton, incluido *E. superba* (Moreau *et al.*, 2019; Santora y Veit, 2013).

Hierro disuelto en profundidad media

Junto con el espesor del hielo marino, la concentración de hierro disuelto en profundidad media destacó en nuestro modelo como un predictor positivo y significativo de la abundancia de fócidos. Los mares que rodean a la Antártida están catalogados de forma unánime por la bibliografía como una región de altos nutrientes y baja clorofila, HNLC por sus siglas en inglés (Street y Paytan, 2005; Bazzani *et al.*, 2023). Si bien representa uno de los ecosistemas más vastos y ricos en macronutrientes como nitrato y fosfato, el hierro es ampliamente reconocido como un micronutriente crítico, que limita el crecimiento del fitoplancton tanto en los mares que rodean a la Antártida como en muchas otras regiones oceánicas. Esto se debe a que, a pesar de ser un elemento abundante, su solubilidad en el agua de mar es baja, restringiendo su disponibilidad (Street y Paytan,

2005). Esta limitación por hierro moldea la productividad primaria, la estructura de los ecosistemas y el papel del océano en el ciclo global del carbono (Bazzani *et al.*, 2023).

La significancia del hierro disuelto en profundidad media como predictor, subraya la conexión entre la biogeoquímica del elemento, y los niveles tróficos superiores. Aunque el hierro es limitante en los océanos, su perfil vertical suele mostrar un enriquecimiento en aguas subsuperficiales y de profundidad media (Street y Paytan, 2005). Este proviene de la regeneración biológica de la materia orgánica que se exporta desde la superficie, del aporte de fuentes bentónicas de los márgenes continentales, y de fuentes hidrotermales submarinas (Street y Paytan, 2005; Tagliabue *et. al.*, 2010). Estudios recientes demostraron que las fuentes hidrotermales submarinas contribuyen significativamente al hierro disuelto en los mares que rodean a la Antártida; este aporte de profundidad, junto con el hierro regenerado biológicamente, enriquece el reservorio subsuperficial y sustenta la productividad primaria (Tagliabue *et. al.*, 2010; Schine *et al.*, 2021). Procesos físicos como la mezcla invernal profunda y el afloramiento², son los mecanismos clave que transportan este hierro desde la profundidad media hacia la zona eufótica (Talley, 2013). Por lo tanto, la correlación encontrada no reflejaría un efecto directo del hierro profundo sobre las focas: aunque la abundancia de focas en verano depende de la productividad superficial, la concentración de hierro en profundidad actuaría como un indicador de la fertilidad subyacente de la región. Aguas subsuperficiales más ricas en hierro tienen el potencial de sostener una mayor productividad primaria, que a su vez soporta mayores poblaciones de *E. superba*, recurso del que dependen las focas (Laws, 1984; Holm-Hansen, 1985; Trathan y Hill, 2016).

Sin embargo, la dinámica de los micronutrientes en los mares que rodean a la Antártida es compleja. Estudios del fitoplancton demuestran que la limitación no se restringe solo al hierro: otros elementos como zinc, cobalto y vitamina B12 también pueden ser limitantes (Koch y Trimborn, 2019). La limitación por hierro puede generar una co-limitación bioquímicamente dependiente de otros metales traza (Zn, Mn, Co, Cu), afectando la capacidad celular de las diatomeas para adquirirlos (Saito *et al.*, 2008). Si bien este estudio no realizó análisis metabólicos, se puede inferir por qué la concentración de hierro es un factor determinante para la red trófica y, por ende, para la abundancia de focas. La explicación podría no ser solo la deficiencia de hierro en sí, sino un resultado combinado: esa deficiencia podría limitar la capacidad del fitoplancton para aprovechar otros metales traza, como el zinc (Saito *et al.*, 2008) lo cual impacta en la base de la red trófica y se transfiere a los niveles superiores.

² Proceso oceanográfico por el cual aguas profundas, frías y ricas en nutrientes ascienden a la superficie, fertilizando la zona eufótica.

Velocidad del agua

La velocidad del agua superficial también mostró una asociación positiva y significativa con la abundancia de fócidos. Esta variable actúa como un indicador de la dinámica oceanográfica de la región, reflejando procesos físicos como corrientes, mezcla vertical y afloramientos que son cruciales para la productividad primaria antártica (Strass *et al.*, 2002). El "efecto de masa de isla" es conocido en islas subantárticas como la isla Georgia del Sur, donde la interacción de la CCA con la plataforma insular genera blooms masivos de fitoplancton que sustentan una alta biomasa de *E. superba* y atraen a depredadores superiores, incluyendo las especies observadas en nuestro estudio (Sullivan *et al.*, 1993). Un ejemplo de cómo la dinámica oceanográfica estructura los ecosistemas se observa en la interacción de la CCA con la topografía submarina, como las islas y montes submarinos. Aunque tradicionalmente se pensaba que solo las islas generaban blooms masivos (Sullivan *et al.*, 1993), estudios recientes han demostrado que la interacción de la ACC con montes submarinos también puede generar floraciones algales significativas, aunque menos intensas que las de las islas (Sergi *et al.*, 2020).

Estos blooms inducidos por la topografía, al fertilizar las aguas superficiales, crean campos de forrajeo que son activamente explotados por depredadores marinos. Sergi *et al.* (2020) demostraron que ciertas áreas de los mares que rodean a la Antártida sostienen estos blooms moderados originados en montes submarinos, coincidiendo con las áreas de alimentación de varias especies de fócidos y pingüinos. Por lo tanto, la asociación positiva entre la velocidad del agua y la abundancia de focas en nuestro modelo podría estar indicando la preferencia de las focas por estas zonas de interacción corriente-topografía, que actúan como hotspots biológicos predecibles al concentrar la productividad primaria y, consecuentemente, a *E. superba* (Santora y Veit, 2013). Por último, las regiones frontales de la CCA, como el Frente Sur, relevante en nuestra área de estudio, son dinámicas y presentan mayores concentraciones de clorofila y producción primaria. Esto se debe a procesos de mesoescala como la circulación transversal, que genera afloramiento y hundimiento, aumentando la estratificación y creando una capa de mezcla superficial más somera, lo que favorecen el crecimiento del fitoplancton (Strass *et al.*, 2002).

Productividad primaria superficial

Nuestros resultados identifican a la productividad primaria superficial como un predictor positivo y estadísticamente significativo de la abundancia de fócidos. A primera vista, esta asociación es directa: la productividad primaria (PP) constituye la base de la red trófica antártica, sustentando al *E. superba* y, consecuentemente, a las focas (Laws, 1984; Holm-Hansen, 1985; Trathan y Hill, 2016). Esta PP sostiene a la comunidad zooplanctónica principal, que incluye

eufáusidos, copépodos, salpas y pterópodos (Atkinson *et al.*, 2012). Sin embargo, esta variable es compleja, ya que su magnitud depende directamente de otros predictores que resultaron significativos en nuestro modelo como: la disponibilidad de hierro, la dinámica del hielo y la velocidad del agua. Por lo tanto, más que una relación simple, esta variable debería interpretarse como un indicador de hotspots de forrajeo. Lo que nuestro modelo sugiere es que la abundancia de focas responde a la PP porque esta variable actúa como un indicador de las zonas donde la dinámica física como la interacción de la CCA con la topografía o la circulación en los frentes, concentra los nutrientes. Por ende, agrega biomasa a la comunidad zooplanctónica (Atkinson *et al.*, 2012; Johnston *et al.*, 2022), creando así las zonas de alimentación predecibles que las focas necesitan para sustentarse.

La relación entre la PP y el espesor del hielo marino también es compleja, ya que el hielo es un factor clave que genera heterogeneidad ambiental. El hielo crea hábitats para las algas (Kohlbach *et al.*, 2017) y modula la luz y los nutrientes para el fitoplancton, especialmente en zonas productivas como las polinias (Arrigo *et al.*, 1997; Santora y Veit, 2013; Moreau *et al.*, 2019). Nuestro modelo captura esta complejidad al predecir una máxima abundancia de fócidos asociada a un espesor de hielo de ~ 2 metros (Tabla 2). Este espesor podría representar un balance ecológico óptimo: hielo suficientemente estable como plataforma para las focas (Forcada *et al.*, 2012) y para el hábitat invernal de *E. superba* (Kohlbach *et al.*, 2017), pero correspondiendo a su vez a hielo de primer año, que suele ser más productivo que el hielo multianual (Arrigo *et al.*, 1997). Es importante resaltar que existe en este ecosistema una retroalimentación positiva donde el zooplancton no solo consume fitoplancton, sino que también estimula la PP al regenerar nitrógeno (Richardson, 2008). Los procesos biológicos diarios de *E. superba*, como la alimentación, y la migración vertical, son cruciales para la transferencia de materia orgánica al océano profundo, contribuyendo al mantenimiento de comunidades bentónicas (Ruhl y Smith, 2004) y a la bomba biológica de carbono (Johnston *et al.*, 2022).

Temperatura del aire y concentración de silicato marino

Finalmente, es pertinente discutir por qué dos de los predictores del modelo multivariado no resultaron estadísticamente significativos: la temperatura del aire y la concentración de silicato en profundidad media. Los cambios de temperatura han sido probados como uno de los factores más importantes de modificación de la comunidad de zooplancton en los mares que rodean a la Antártida en las últimas décadas (Richardson, 2008; Atkinson *et al.*, 2019; Johnston *et al.*, 2022). El hecho de que la temperatura del aire no resultara significativa en nuestro modelo no implica que carezca de importancia ecológica. Es probable que su efecto esté enmascarado o contenido dentro de otra

variable del modelo, como el espesor del hielo marino, que resultó ser el predictor más robusto del modelo y está intrínsecamente relacionado con la temperatura del aire. Por lo tanto, el modelo probablemente seleccionó el espesor del hielo como un indicador directo y biológicamente relevante del hábitat de descanso, cría y alimentación de las focas, volviendo redundante la inclusión de la temperatura del aire.

El silicato disuelto en el agua de mar por otro lado, en su forma soluble, es un nutriente importante en los mares que rodean a la Antártida, especialmente para el grupo dominante que constituye el fitoplancton antártico: las diatomeas (Takeda, 1998). Su falta de significancia estadística en el modelo multivariado (Tabla 1), si bien puede ser inesperada, es coherente con la biogeoquímica de los mares que rodean a la Antártida (Holm-Hansen, 1985). Esta región es un sistema de altos nutrientes y baja clorofila, donde la biomasa fitoplanctónica está limitada por la disponibilidad de hierro (que sí fue significativo) y no por macronutrientes como el silicato, que se encuentran en abundancia (Street y Paytan, 2005; Bazzani *et al.*, 2023). De hecho, la limitación por hierro altera la fisiología de las diatomeas y su consumo de nutrientes. Takeda (1998) demostró experimentalmente que, bajo deficiencia de hierro, las diatomeas antárticas consumen el doble de silicato en proporción al nitrato y fosfato que las diatomeas con suficiente hierro. Esto sugiere que la disponibilidad de silicato *per se* no es el factor que controla la abundancia de la red trófica. Dado que el modelo sí capturó la significancia del hierro y de la productividad primaria, es probable que la variable silicato no aportara información explicativa adicional significativa en este contexto.

4.2 Modelado de nicho y superposición

El análisis de contención (Tabla 4) reveló que, en contra de lo esperado, la especialista trófica *L. carcinophaga* no fue la que mostró mayor superposición con el *E. superba*. Su nicho presentó un 81.01% de solapamiento con el nicho del kril, mientras que las especies con dietas más plásticas (*H. leptonyx* y *L. weddellii*) mostraron una contención total del 100% dentro del nicho del kril. Además, se observó un patrón inverso entre la especialización trófica y la ambiental. Es importante destacar que este patrón inesperado surge de nuestros datos, circunscritos al verano austral, y a un relevamiento de tipo oportunista. En este contexto, la especialista trófica demostró ser una generalista ambiental, mientras que las generalistas tróficas se comportaron como especialistas ambientales.

Estos hallazgos, aunque inesperados, son coherentes si se analizan las adaptaciones de las especies; la aparente falta de solapamiento total de *L. carcinophaga* con el *E. superba* y su amplio nicho ambiental se pueden explicar por su forma de alimentación (King, 1961; Laws, 1977). Al habernos centrado en registros de alta densidad de *E. superba* (>100 ind/m²) para el estudio, es

probable que *L. carcinophaga*, con sus adaptaciones para alimentarse de forma altamente eficiente, no requiera necesariamente de estos hotspots, y pueda estar explotando el kril en densidades menores, distribuyéndose más allá de los puntos de alta densidad que definen el nicho de *E. superba* en este trabajo. Por otro lado, que las generalistas tróficas, *H. leptonyx* y *L. weddellii*, muestren un 100% de contención y nichos tan pequeños sugiere que al menos en verano, sí dependen de hotspots ambientales (Santora y Veit, 2013), pero no necesariamente los mismos. Nuestros datos descriptivos (Tabla 2) así lo confirman: *L. weddellii* se asoció a las condiciones más frías y de mayor espesor de hielo mientras que *H. leptonyx* se asoció a las concentraciones promedio más altas de productividad primaria.

Estos patrones de segregación apoyan la idea general de que los depredadores en los mares que rodean a la Antártida concentran su actividad en áreas donde los procesos oceanográficos favorecen la agregación de presas (Santora y Veit, 2013), y que la existencia de estos hotspots persistentes es crucial para especies longevas y adaptadas a ecosistemas extremos, como son los mamíferos marinos antárticos (Costa 1993; Costa y Crocker 1996; Forcada *et al.*, 2008). De hecho, esta segregación de nicho también fue verificada en ballenas, que compiten por el mismo recurso trófico (Alvarez y Orgeira 2022). Lo que nuestro trabajo informa es que estos hotspots no son uniformes. La segregación espacial que encontramos, con *L. weddellii* seleccionando hielo compacto y *H. leptonyx* seleccionando hotspots de productividad, apoya la idea de una partición de nicho, patrón que se alinea con estudios invernales (Czapanskiy *et al.*, 2024) y con la selección diferencial de hotspots entre depredadores (Santora y Veit, 2013).

Esta especialización ambiental aporta una nueva perspectiva sobre la competencia interespecífica planteada en nuestra hipótesis. Nuestros resultados indican una partición de nicho que trasciende la dieta y se define por el espacio: la competencia directa que esperábamos por el kril parece mitigarse. La especialista trófica más estricta *L. carcinophaga* lo consume en todas partes siendo una generalista ambiental; mientras que, las generalistas tróficas lo consumen solo en hotspots productivos específicos, donde además acceden a sus otras presas principales, como peces en el caso de *L. weddellii*, u otros vertebrados en el caso de *H. leptonyx*, siendo así especialistas ambientales (Siniff, 1991).

4.3 Relación con el Cambio climático

Los mares que rodean la Antártida son muy importantes para la regulación del CO₂ atmosférico (Marshall y Speer, 2012; Williams *et al.*, 2023). Actúan como el principal sumidero de carbono antropogénico y calor del planeta (Frölicher *et al.*, 2015; Johnston *et al.*, 2022). Esta capacidad de absorción enfrenta un futuro incierto, ya que la circulación está siendo alterada por dos fuerzas

climáticas opuestas: el fortalecimiento de los vientos que intensifica el afloramiento y el aumento del deshielo que incrementa la estratificación de los mares (Talley, 2013; Menviel y Spence, 2024). Estos cambios globales impactan sobre los cuatro predictores claves que nuestro modelo identificó como positivamente asociados a la abundancia de fócidos ya que, no sólo amenazan el espesor del hielo marino, sino que alteran la velocidad del agua y los procesos de afloramiento que determinan la disponibilidad de hierro disuelto y, consecuentemente, la productividad primaria (Talley, 2013).

Este escenario es particularmente relevante en la Península Antártica, un área clave de nuestro estudio catalogada como región que experimenta un calentamiento acelerado (Vaughan *et al.*, 2003; Siegert *et al.*, 2019). En la Península Antártica, el hielo marino, hábitat esencial para los fócidos, está sometido a un rápido declive desde 2014 (Crosta *et al.*, 2022), tendencia que amenaza la red trófica local (Johnston *et al.*, 2022). El calentamiento superficial se correlaciona negativamente con la abundancia de *E. superba*, impulsando un repliegue de su distribución ~440 km hacia latitudes australes (Richardson, 2008; Atkinson *et al.*, 2019) y provocando un cambio de régimen donde el kril podría ser reemplazado por otros integrantes de la comunidad de meso zooplancton como salpas, o copépodos (Johnston *et al.*, 2022).

Nuestros resultados muestran que los fócidos antárticos dependen de un delicado balance de variables ambientales (hielo, nutrientes y dinámica física) que se encuentran bajo una amenaza climática vigente, lo que sugiere una vulnerabilidad más compleja que la sola especialización dietaria. *L. carcinophaga* enfrenta la amenaza directa al ser una especialista estricta (King, 1961; Laws, 1977; Siniff, 1991), el repliegue de *E. superba* (Atkinson *et al.*, 2019) y la pérdida de su hábitat de hielo (Forcada *et al.*, 2012) constituyen una amenaza doble. Sin embargo, nuestros resultados contraintuitivos del modelado de nicho revelan una vulnerabilidad inesperada para las otras dos especies. Así, *H. leptonyx* y *L. weddellii*, a pesar de tener dietas más plásticas (Plötz, 1986; Hall-Aspland y Rogers, 2004), demostraron ser especialistas ambientales con nichos restrictivos. Tal como señalan diversos autores, los depredadores tope dependen de la persistencia de hotspots predecibles (Forcada *et al.*, 2008; Santora y Veit, 2013). Nuestros hallazgos sugieren que estos nichos restrictivos dependen de condiciones muy específicas, las cuales son susceptibles a migración o desaparición en un escenario de cambio climático (Vaughan *et al.*, 2003). Por lo tanto, aunque las tres especies están catalogadas como de "preocupación menor" (IUCN, 2025), nuestros hallazgos sugieren que las tres enfrentan riesgos severos: *L. carcinophaga* por su especialización trófica, y *H. leptonyx* y *L. weddellii* por su especialización ambiental, que se traduce en una dependencia de hotspots ricos en presas y vulnerables al cambio climático.

4.4 Limitaciones del trabajo e implicancias futuras

Es importante reconocer que este estudio presenta limitaciones logísticas que definen el alcance de sus conclusiones. La principal es la naturaleza oportunista del relevamiento, ya que la derrota del RHAI responde a objetivos logísticos y no a un diseño de transectas sistemáticas. Asimismo, los datos se restringen exclusivamente al verano austral (Campañas Antárticas de Verano), impidiendo realizar inferencias sobre la distribución invernal, un período donde las asociaciones predador-presa pueden variar significativamente, como lo demuestran los hallazgos de Czapanskiy *et al.* (2024). Para superar estas limitaciones, se proyecta una línea de investigación sostenida en el tiempo a través del proyecto de Relevamiento de Aves y Mamíferos Marinos del Instituto Antártico Argentino (IAA). A corto plazo, se buscará integrar los datos de este estudio con los registros de otros equipos del IAA que monitorean focidos en las bases antárticas, enriqueciendo así la cobertura espacial. Metodológicamente, se planea complementar los análisis de nicho con modelos de máxima entropía para generar mapas bidimensionales de probabilidad de ocurrencia. Esta línea de investigación genera información que están al servicio de los tomadores de decisiones, articulando nuestros hallazgos con datos de otras especies para el diseño de áreas marinas protegidas. Este trabajo es particularmente relevante para la propuesta de designación del Área Marina Protegida de la Región de la Península Antártica Occidental, una iniciativa conjunta de Argentina y Chile actualmente en debate en la Convención para la Conservación de los Recursos Marinos Antárticos (Capurro, 2021).

5. Conclusiones

Este estudio confirmó que la distribución de los fócidos antárticos en el Mar de Weddell y la Península Antártica responde directamente tanto a factores clave del hábitat físico como de la red trófica. La abundancia de las focas estuvo principal y positivamente asociada al espesor del hielo marino, y secundariamente a variables que sustentan la productividad primaria, como el hierro disuelto y la velocidad del agua. El modelado de nicho, sin embargo, refutó la hipótesis inicial al presentar un hallazgo contraintuitivo. En contra de lo esperado, la especialista trófica *L. carcinophaga* no fue la que mostró la mayor dependencia, solapando su nicho solo en un 81.01% con el de *E. superba*. Inesperadamente, fueron los nichos de *H. leptonyx* y *L. weddellii* los que mostraron una contención total del 100% dentro de los hotspots de *E. superba* de alta densidad.

Adicionalmente, el análisis de la superposición entre las propias especies de fócidos reveló una clara jerarquía en la amplitud del nicho ambiental y una paradoja ecológica: el patrón de especialización ambiental resultó ser inverso al de la especialización dietaria en este trabajo. *L. carcinophaga*, una estricta especialista trófica, se comportó como una generalista ambiental, ocupando el nicho más amplio. Inversamente, *H. leptonyx*, una reconocida generalista trófica, demostró ser una especialista ambiental, restringida a un nicho mucho más pequeño y asociado a la alta productividad. *Leptonychotes weddellii* también presentó un nicho ambiental marcadamente restrictivo, asociado a condiciones de hielo espeso y bajas temperaturas.

Estos hallazgos demuestran que la vulnerabilidad de estas especies al cambio climático es más compleja de lo que sugiere su dieta. *L. carcinophaga* enfrenta un riesgo directo por su doble dependencia del hielo marino y del *E. superba*. Por otro lado, *H. leptonyx* y *L. weddellii*, si bien tienen una dieta más plástica, enfrentan un riesgo importante debido a su especialización ambiental y su dependencia de hotspots específicos, los cuales son altamente susceptibles a la migración o desaparición en un contexto de calentamiento acelerado.

Este trabajo provee información nueva sobre la partición de nicho en depredadores antárticos. Los resultados subrayan la necesidad de concretar medidas de conservación amplias, como la propuesta del Área Marina Protegida de la Región de la Península Antártica Occidental, para proteger no solo los recursos, sino la heterogeneidad de hábitats de los que dependen las distintas estrategias de supervivencia de estas especies.

Referencias

- Alvarez, F., y Orgeira, J. L. (2022). Krill finder: spatial distribution of sympatric fin (*Balaenoptera physalus*) and humpback (*Megaptera novaeangliae*) whales in the Southern Ocean. *Polar Biology*, 45(8), 1427-1440. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03080-x>
- Arrigo, K., Worthen, D., Lizotte, M., Dixon, P., y Dieckmann, G. (1997). Primary Production in Antarctic Sea Ice. *Science*, 276(5311), 394-397. <https://doi.org/10.1126/science.276.5311.394>
- Assis, J., Fernández Bejarano, S.J., Salazar, V.W., Schepers, L., Gouvêa, L., Fragkopoulou, E., Leclercq, F., Vanhoorne, B., Tyberghein, L., Serrão, E.A., Verbruggen, H., De Clerck, O. (2024). Bio-ORACLE v3.0. Pushing marine data layers to the CMIP6 Earth system models of climate change research. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/geb.13813>
- Atkinson, A., Hill, S. L., Pakhomov, E. A., Siegel, V., Anadon, R., Chiba, S., y Ward, P. (2017). krillBASE: a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016. *Earth System Science Data*, 9(1), 193–210. <https://doi.org/10.5194/essd-9-193-2017>
- Atkinson, A., Hill, S., Pakhomov, E., Siegel, V., Reiss, C., Loeb, V., *et al.* (2019). krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming. *Nature Climate Change*, 9, 142–147. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0370-z>
- Atkinson, A., Ward, P., Hunt, B. P. V., Pakhomov, E. A., y Hosie, G. W. (2012). An overview of Southern Ocean zooplankton data: abundance, biomass, feeding and functional relationships. *CCAMLR Science*, 19, 171-218. https://www.ccamlr.org/en/publications/science_journal/ccamlr-science-volume-19/171-218
- Bastida, R., y Rodríguez, D. (2003). *Mamíferos marinos de Patagonia y Antártida*. Vazquez Mazzini.
- Bazzani, E., Lauritano, C., y Saggiomo, M. (2023). Southern Ocean Iron Limitation of Primary Production between Past Knowledge and Future Projections. *Journal of Marine Science and Engineering*. <https://doi.org/10.3390/jmse11020272>
- Capurro, A. P. (2021). The fragile Antarctic Peninsula: conserving biodiversity through marine protected areas. *Latin America's Environmental Policies in Global Perspective*, Wilson Center: Washington, DC, USA, 1-20.
- Casaux, R., Baroni, A., Ramón, A., Carlini, A., Bertolin, M., y DiPrinzio, C. (2009). Diet of the Leopard Seal (*Hydrurga leptonyx*) at the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 32, 307–310. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0567-0>

- Casaux, R., Carlini, A., Corbalán, A., Bertolín, L., y DiPrinzio, C. (2009). The diet of the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) at Laurie Island, South Orkney Islands. *Polar Biology*, 32, 833–838. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0583-8>
- CCRVMA (2025). *Toothfish fisheries*. Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos. <https://www.ccamlr.org/es/fisheries/toothfish-fisheries>
- CCRVMA. (2023). *krill fishery report 2023 – Statistical Area 48*. Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA). https://fishdocs.ccamlr.org/FishRep_48_KRI_2023.html#2_Reported_catch
- Clark-Wolf, T., Holt, K., Johansson, E., Nisi, A., Rafiq, K., West, L., Boersma, P., Hazen, E., Moore, S., y Abrahms, B. (2024). The capacity of sentinel species to detect changes in environmental conditions and ecosystem structure. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14669>
- Costa, D. P. (1993). The secret life of marine mammals: Novel tools for studying their behavior and biology at sea. *Oceanography*, 6(3), 120-128. <https://doi.org/10.5670/oceanog.1993.07>
- Costa, D. P., y Crocker, D. E. (1996). Marine mammals of the Southern Ocean. In R. Ross, E. Hofmann, y L. Quentiin (Eds.), *Foundations for ecological research west of the Antarctica peninsula* (pp. 287–301). American Geophysical Union.
- Crosta, X., Kohfeld, K., Bostock, H., Chadwick, M., Du Vivier, A., Esper, O., ... y Yang, J. (2022). Antarctic sea ice over the past 130 000 years – Part 1: a review of what proxy records tell us. *Climate of the Past*. <https://doi.org/10.5194/cp-18-1729-2022>
- Czapanskiy, M., Santora, J., Dietrich, K., Cimino, M., Hazen, E., Reiss, C., y Veit, R. (2024). Sea-ice and macrozooplankton distribution as determinants of top predator community structure in Antarctic winter. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps14609>
- Dalziel, I. W. (2014). Drake Passage and the Scotia arc: A tortuous space-time gateway for the Antarctic Circumpolar Current. *Geology*, 42(4), 367-368. <https://doi.org/10.1130/focus042014.1>
- Dawson, S., Wade, P., Slooten, E., y Barlow, J. (2008). Design and field methods for sighting surveys of cetaceans in coastal and riverine habitats. *Mammal Review*, 38, 19-49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00119.x>
- Donohue, K. A., Tracey, K. L., Watts, D. R., Chidichimo, M. P., y Chereskin, T. K. (2016). Mean antarctic circumpolar current transport measured in drake passage. *Geophysical Research Letters*, 43(22), 11-760. <https://doi.org/10.1002/2016GL070319>
- Fenwick, G. D. (1973). *Breeding biology and population dynamics of the Weddell seal, Leptonychotes weddelli: a review*.

- Forcada, J., Trathan, P. N., Boveng, P. L., Boyd, I. L., Burns, J. M., Costa, D. P., y Southwell, C. J. (2012). Responses of Antarctic pack-ice seals to environmental change and increasing krill fishing. *Biology Conservation*, 149, 40–50. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.002>
- Forcada, J., Trathan, P. N., y Murphy, E. J. (2008). Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology*, 14, 2473–2488.
- Fraser, W. R., y Hofmann, E. E. (2003). A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 1–15. <https://doi.org/10.3354/meps265001>
- Frölicher, T. L., Sarmiento, J. L., Paynter, D. J., Dunne, J. P., Krasting, J. P., y Winton, M. (2015). Dominance of the Southern Ocean in Anthropogenic Carbon and Heat Uptake in CMIP5 Models. *Journal of Climate*, 28(2), 862–886. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-14-00117.1>
- Hall-Aspland, S., y Rogers, T. (2004). Summer diet of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Eastern Antarctica. *Polar Biology*, 27, 729–734. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0662-9>
- Hobbs, W., Massom, R., Stammerjohn, S., Reid, P., Williams, G., y Meier, W. (2016). A review of recent changes in Southern Ocean sea ice, their drivers and forcings. *Global and Planetary Change*, 143, 228–250. <https://doi.org/10.1016/J.GLOPLACHA.2016.06.008>
- Holm-Hansen, O. (1985). Nutrient Cycles in Antarctic Marine Ecosystems. https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_2
- Hombron, J. B., y Jacquinet, H. (1842). *Description de quelques especes nouvelles de mammiferes et d'oiseaux*. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. 2e série, 18, 312–322
- Hoppema, M., Bakker, K., Heuven, S., Ooijen, J., y Baar, H. (2015). Distributions, trends and inter-annual variability of nutrients along a repeat section through the Weddell Sea (1996–2011). *Marine Chemistry*, 177, 545–553. <https://doi.org/10.1016/J.MARCHEM.2015.08.007>
- Hortal, J., De Bello, F., Diniz-Filho, J. A. F., Lewinsohn, T. M., Lobo, J. M., y Ladle, R. J. (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1), 523–549. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054400>
- Hückstädt, L., McCarthy, M., Koch, P., y Costa, D. (2017). What difference does a century make? Shifts in the ecosystem structure of the Ross Sea, Antarctica, as evidenced from a sentinel species, the Weddell seal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0927>

- Hyogo, S., Nakayama, Y., y Mensah, V. (2024). Modeling Ocean Circulation and Ice Shelf Melt in the Bellingshausen Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. <https://doi.org/10.1029/2022jc019275>.
- IUCN. (2025). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2025-1*. <https://www.iucnredlist.org>
- Jessopp, M. J., Forcada, J., Reid, K., Trathan, P. N., y Murphy, E. J. (2004). Winter dispersal of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*): environmental factors influencing demographics and seasonal abundance. *Journal of Zoology*, 263(3), 251-258. <https://doi.org/10.1017/S0952836904005102>
- Johnston, N. M., Murphy, E. J., Atkinson, A., Constable, A. J., Cotté, C., Cox, M., y Yang, G. (2022). Status, change, and futures of zooplankton in the Southern Ocean. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 624692. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624692>
- King, J. (1961). The feeding mechanism and jaws of the crabeater seal (*Lobodon carcinophagus*). *Mammalia*, 25(4), 462–466. <https://doi.org/10.1515/mamm.1961.25.4.462>
- Koch, F., y Trimborn, S. (2019). Limitation by Fe, Zn, Co, and B12 Results in Similar Physiological Responses in Two Antarctic Phytoplankton Species. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00514>
- Kohlbach, D., Lange, B., Schaafsma, F., David, C., Vortkamp, M., Graeve, M., Van Franeker, J., Krumpen, T., y Flores, H. (2017). Ice Algae-Produced Carbon Is Critical for Overwintering of Antarctic krill *Euphausia superba*. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00310>
- Kooyman, G. L. (1969). The Weddell seal. *Scientific American*, 221, 100–107.
- Laws, R. M. (1977). Seals and whales of the Southern Ocean. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 81–96. <https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0073>
- Laws, R. M. (1984). *Antarctic Ecology*. Academic Press.
- Leaper, R., y Miller, C. (2011). Management of Antarctic baleen whales amid past exploitation, current threats and complex marine ecosystems. *Antarctic Science*, 23, 503–529. <https://doi.org/10.1017/S0954102011000708>
- Lesson, R. P. (1826). En F. Cuvier, *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, Vol. 39, p. 542. Versalles y París.
- Libertelli, M. M., Orgeira, J. L., y Alvarez, F. (2024). The explorer king: southern report of the king penguin (*Aptenodytes patagonicus*) in the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 36(3), 145-148. <https://doi.org/10.1017/S0954102023000354>

- Menviel, L., y Spence, P. (2024). Southern Ocean circulation's impact on atmospheric CO₂ concentration. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1328534>
- Moreau, S., Lannuzel, D., Janssens, J., Arroyo, M., Corkill, M., Cougnon, E., ... y Tilbrook, B. (2019). Sea Ice Meltwater and Circumpolar Deep Water Drive Contrasting Productivity in Three Antarctic Polynyas. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. <https://doi.org/10.1029/2019jc015071>
- Orgeira, J. L. (2015). *Guía de Campo para la identificación de Aves Antárticas*. Dirección Nacional del Antártico. Instituto Antártico Argentino.
- Plötz, J. (1986). Summer diet of Weddell Seals (*Leptonychotes weddelli*) in the eastern and southern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 6, 97–102. <https://doi.org/10.1007/BF00258259>
- Qiao, H., Peterson, A. T., Campbell, L. P., Soberón, J., Ji, L., y Escobar, L. E. (2016). NicheA: Creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography*, 39(8), 805-813.
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing (Version 4.3.3)* [Computer software] . R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Richardson, A. J. (2008). In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 279–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Rignot, E., Mouginot, J., Scheuchl, B., Van Den Broeke, M., Van Wessem, M., y Morlighem, M. (2019). Four decades of Antarctic Ice Sheet mass balance from 1979–2017. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 1095 - 1103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812883116>
- Rogers, T. L., Hogg, C. J., y Irvine, A. (2005). Spatial movement of adult leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) in Prydz Bay, Eastern Antarctica. *Polar Biology*, 28, 456–463. <https://doi.org/10.1007/s00300-004-0703-4>
- Ruhl, H., y Smith, K. (2004). Shifts in Deep-Sea Community Structure Linked to Climate and Food Supply. *Science*, 305, 513 - 515. <https://doi.org/10.1126/science.1099759>
- Saito, M., Goepfert, T., y Ritt, J. (2008). Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnology and Oceanography*, 53. <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.1.0276>
- Santa Cruz, F., Ernst, B., Arata, J. A., y Parada, C. (2018). Spatial and temporal dynamics of the Antarctic krill fishery in fishing hotspots in the Bransfield Strait and South Shetland Islands. *Fisheries Research*, 208, 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.07.020>
- Santora, J., y Veit, R. (2013). Spatio-temporal persistence of top predator hotspots near the Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, 487, 287-304. <https://doi.org/10.3354/meps10350>

- Savigny, C. (2021). *Aves del Atlántico Sudoccidental costly Antártida*. Ediciones LBN.
- Schiermeier, Q. (2010). Ecologists fear Antarctic krill crisis. *Nature*, 467, 15. <https://doi.org/10.1038/467015a>
- Schine, C., Alderkamp, A., Van Dijken, G., Gerringa, L., Sergi, S., Laan, P., ... y Arrigo, K. (2021). Massive Southern Ocean phytoplankton bloom fed by iron of possible hydrothermal origin. *Nature Communications*, 12. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21339-5>
- Sergi, S., Baudena, A., Cotté, C., Ardyna, M., Blain, S., y d'Ovidio, F. (2020). Interaction of the Antarctic Circumpolar Current With Seamounts Fuels Moderate Blooms but Vast Foraging Grounds for Multiple Marine Predators. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00416>
- Shahidi, F., y Abad, A. (2024). Why is Antarctic krill (*Euphasia superba*) oil in the spotlight? A review. *Food Production, Processing and Nutrition*, 6(1), 88. <https://doi.org/10.1186/s43014-024-00260-6>
- Siegert, M., Atkinson, A., Banwell, A., Brandon, M., Convey, P., Davies, B., et al. (2019). The Antarctic Peninsula under a 1.5 °C global warming scenario. *Frontiers in Environmental Science*, 7, 102. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00102>
- Siniff, D. B. (1991). An Overview of the Ecology of Antarctic Seals. *American Zoologist*, 31, 143–149. <https://doi.org/10.1093/icb/31.1.143>
- Siniff, D. B., y Stone, S. (1985). The Role of the Leopard Seal in the Tropho-Dynamics of the Antarctic Marine Ecosystem. In: Siegfried, W. R., Condry, P. R., y Laws, R. M. (Eds.), *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_75
- Siniff, D. B., Stirling, I., Bengston, J. L., y Reichle, R. A. (1979). Social and reproductive behavior of crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) during the austral spring. *Canadian Journal of Zoology*, 57(11), 2243–2255. <https://doi.org/10.1139/z79-292>
- Sokolov, S., y Rintoul, S. (2009). Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 1. Mean circumpolar paths. *Journal of Geophysical Research*, 114. <https://doi.org/10.1029/2008JC005108>
- Southwell, C., Kerry, K., Ensor, P., Woehler, E. J., y Rogers, T. (2003). The timing of pupping by pack-ice seals in East Antarctica. *Polar Biology*, 26, 648-652. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0534-8>
- Spence, P., Holmes, R., Hogg, A., Gri, S., Stewart, K., y England, M. (2017). Localized rapid warming of West Antarctic subsurface waters by remote winds. *Nature Climate Change*, 7, 595-603. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE3335>

- Strass, V., Garabato, A., Pollard, R., Fischer, H., Hense, I., Allen, J., Read, J., Leach, H., y Smetacek, V. (2002). Mesoscale frontal dynamics: shaping the environment of primary production in the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-sea Research Part II-topical Studies in Oceanography*, 49, 3735-3769. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00109-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00109-1)
- Street, J. H., y Paytan, A. (2005). Iron, Phytoplankton Growth, and the Carbon Cycle. In *Metal Ions in Biological Systems, Volume 43— Biogeochemical Cycles of Elements* (pp. 153–193). CRC Press.
- Sullivan, C. W., Arrigo, K. R., McClain, C. R., Comiso, J. C., and Firestone, J. (1993). Distributions of phytoplankton blooms in the Southern Ocean. *Science*, 262, 1832–1837.
- Tagliabue, A., Bopp, L., Dutay, J., Bowie, A., Chever, F., Jean-Baptiste, P., ... y Jeandel, C. (2010). Hydrothermal contribution to the oceanic dissolved iron inventory. *Nature Geoscience*, 3, 252-256. <https://doi.org/10.1038/ngeo818>
- Takeda, S. (1998). Influence of iron availability on nutrient consumption ratio of diatoms in oceanic waters. *Nature*, 393, 774-777. <https://doi.org/10.1038/31674>
- Talley, L. D. (2013). Closure of the global overturning circulation through the Indian, Pacific, and Southern Oceans: Schematics and transports. *Oceanography*, 26(1), 80-97. [suspicious link removed]
- Testa, J. W., Oehlert, G., Ainley, D. G., Bengtson, J. L., Siniff, D. B., Laws, R. M., y Rounsevell, D. (1991). Temporal Variability in Antarctic Marine Ecosystems: Periodic Fluctuations in the Phocid Seals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 631–639. <https://doi.org/10.1139/f91-081>
- Testa, J. W., y Siniff, D. B. (1987). Population dynamics of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) in McMurdo Sound, Antarctica. *Ecology Monographs*, 57, 149–165. <https://doi.org/10.2307/1942622>
- Thomas, J. A., y Rogers, T. (2009). Ross seal: *Ommatophoca rossii*. In *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 988-990). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00226-1>
- Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, A., Lotze, H. K., Ricard, D., Vanden Berghe, E., y Worm, B. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature*, 466, 1098–1101.
- Trathan, P. N., y Hill, S. L. (2016). The Importance of krill Predation in the Southern Ocean. In: Siegel, V. (Ed.), *Biology and Ecology of Antarctic krill*. Advances in Polar Ecology. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29279-3_9

- Vaughan, D. G., Marshall, G. J., Connolley, W. M., et al. (2003). Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic Change*, 60, 243–274. <https://doi.org/10.1023/A:1026021217991>
- Veytia, D., Bestley, S., Kawaguchi, S., Meiners, K., Murphy, E., Fraser, A., ... y Corney, S. (2021). Overwinter sea-ice characteristics important for Antarctic krill recruitment in the southwest Atlantic. *Ecological Indicators*, 129, 107934. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107934>
- Wege, M., Salas, L., y Larue, M. (2021). Ice matters: life-history strategies of two Antarctic seals dictate climate change eventualities in the Weddell Sea. *Global Change Biology*, 27, 6252–6262. <https://doi.org/10.1111/gcb.15828>
- Williams, R., Ceppi, P., Roussenov, V., Katavouta, A., y Meijers, A. (2023). The role of the Southern Ocean in the global climate response to carbon emissions. *Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences*, 381. <https://doi.org/10.1098/rsta.2022.0062>
- Wouters, B., Martín-Español, A., Helm, V., Flament, T., Wessem, J., Ligtenberg, S., Broeke, M., y Bamber, J. (2015). Dynamic thinning of glaciers on the Southern Antarctic Peninsula. *Science*, 348, 899 - 903. <https://doi.org/10.1126/science.aaa5727>.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., y Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York. <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b01>

