

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

“ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



Ecomorfología de la alimentación de la nutria marina
Lontra felina (Molina, 1782) (Carnivora: Mustelidae)

Tesis para optar el título de Licenciado en Biología

Luis Leonardo Hostos Olivera

Lima, Perú

2021

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
1. <i>Anatomía, ecología y evolución de las nutrias</i>	3
2. <i>Lontra felina, la nutria marina sudamericana.....</i>	4
3. <i>El estudio ecomorfológico y la alimentación en las nutrias</i>	6
II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	8
III. MATERIALES Y MÉTODOS	9
1. <i>Especímenes</i>	9
2. <i>Análisis de morfometría geométrica</i>	11
3. <i>Mapeo filogenético y clasificación dietaria.....</i>	12
4. <i>Variación geográfica y sexual en forma y tamaño.....</i>	14
IV. RESULTADOS.....	14
1. <i>Descripción anatómica del cráneo y la mandíbula de Lontra felina</i>	14
2. <i>Análisis morfométricos interespecíficos</i>	15
2.1. <i>Morfología mandibular</i>	15
2.2. <i>Morfología craneal</i>	18
3. <i>Análisis morfométricos intraespecíficos.....</i>	23
3.1. <i>Variación en forma</i>	23
3.2. <i>Variación en tamaño.....</i>	29
V. DISCUSIÓN	31
1. <i>Lontra felina y los ecomorfotipos de alimentación</i>	31
1.1. <i>Señal filogenética en la morfología craneal de los mustélidos</i>	34
2. <i>Variación intraespecífica en la morfología craneal y mandibular</i>	35
3. <i>Divergencia morfológica sugiere proceso de especiación entre poblaciones</i>	38
VI. CONCLUSIONES	40
VII. ANEXOS	41
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

RESUMEN

La nutria marina, *Lontra felina*, es un carnívoro generalista con marcadas diferencias en la dieta a lo largo de su distribución en las costas del Pacífico sudeste, pues las poblaciones del norte (Perú) son principalmente piscívoras, mientras que las del sur (Chile) son predominantemente durófagas (e.g. crustáceos). Diferencias alimenticias existen entre especies vivientes de nutrias (Lutrinae) y han sido asociadas a disparidad en las proporciones del cráneo y la mandíbula. Dado que *L. felina* no ha sido incluida en análisis cuantitativos, se desconoce si su anatomía corresponde con alguno de los ecomorfotipos establecidos para las nutrias –piscívoro o durófago– y si éste presenta variaciones geográficas o sexuales. El objetivo de este estudio fue establecer el ecomorfotipo de alimentación de *Lontra felina* en un contexto filogenético e investigar su variación morfológica intraespecífica. Utilizando morfometría geométrica, se cuantificó la morfología craneal y mandibular de especímenes de *Lontra felina* de Perú y Chile y otras 15 especies de mustélidos. La comparación interespecífica se realizó mediante análisis de componentes principales con mapeo filogenético y las variaciones intraespecíficas se evaluaron usando análisis discriminantes y pruebas de t. Los análisis morfométricos demostraron que la nutria marina presenta un ecomorfotipo alimenticio mixto, con características tanto del piscívoro (cráneos más alargados, planos y estrechos, mandíbulas más alargadas y procesos angulares más grandes) como del durófago (cráneos más cortos, convexos y anchos, áreas molariformes más grandes y mandíbulas más cortas). Los análisis intraespecíficos indicaron la ausencia de dimorfismo sexual, pero revelaron diferencias geográficas en la forma asociadas a la variación latitudinal en la dieta entre Perú y Chile. Así, las poblaciones de Perú exhibieron cráneos más alargados y estrechos, propios del ecomorfotipo piscívoro, y, las de Chile, cráneos más cortos y anchos, típicos del ecomorfotipo durófago. Considerando las diferencias genéticas previamente reportadas, nuestros resultados apoyan la existencia de un proceso de especiación alopátrica en marcha conducido por la dieta y cuyo conocimiento es de relevancia para su conservación.

Palabras clave: *Lontra felina*, nutria marina, ecomorfología, alimentación, variación intraespecífica, morfometría geométrica

ABSTRACT

The marine otter, *Lontra felina*, is a generalist carnivore with marked differences in diet throughout its distribution on the southeastern Pacific coasts, as northern populations (Peru) are mainly piscivorous, while southern populations (Chile) are predominantly durophagous (e.g. crustaceans). Feeding differences exist between extant species of otters (Lutrinae) and have been associated with disparity in the proportions of the skull and mandible. Given that *L. felina* has not been included in quantitative analyzes, it is unknown whether its anatomy corresponds to any of the ecomorphotypes established for otters –piscivore or durophagous– and if it presents geographic or sexual variations. The objective of this study was to establish the feeding ecomorphotype of *Lontra felina* in a phylogenetic context and to investigate its intraspecific morphological variation. Using geometric morphometrics, the cranial and mandibular morphology of specimens of *Lontra felina* from Peru and Chile and 15 other mustelid species were quantified. The interspecific comparison was approached by principal component analysis with phylogenetic mapping and intraspecific variations were evaluated using discriminant analyzes and t tests. The morphometric analyzes showed that the marine otter presents a mixed feeding ecomorphotype, with characteristics of both the piscivore (more elongated, flat and narrow skulls, more elongated jaws and larger angular processes) and the durophagous (shorter, convex and wider skulls, larger molariform areas and shorter jaws). The intraspecific analyzes indicated the absence of sexual dimorphism, but revealed geographic differences in shape associated with the latitudinal variation in the diet between Peru and Chile. Thus, Peruvian populations exhibited longer and narrower skulls, characteristic of the piscivorous ecomorphotype, and Chilean populations, shorter and wider skulls, typical of the durophagous ecomorphotype. Considering the genetic differences previously reported, our results support the existence of an ongoing allopatric speciation process driven by the diet and whose knowledge is of relevance for its conservation.

Keywords: *Lontra felina*, marine otter, ecomorphology, feeding, intraspecific variation, geometric morphometrics

I. INTRODUCCIÓN

1. Anatomía, ecología y evolución de las nutrias

Las nutrias (Lutrinae) constituyen un clado de mamíferos secundariamente acuáticos que se distribuyen en América, Europa, Asia y África y ocupan tanto hábitats marino-costeros como continentales (1). Junto a los pinnípedos, son los únicos carnívoros adaptados a un estilo de vida semiacuático, lo cual se refleja en sus distintivas características anatómicas (1,2).

El cráneo de las nutrias se caracteriza por ser ligeramente aplanado con una caja craneana alargada, grandes canales infraorbitarios, arcos cigomáticos relativamente delgados, el inion ubicado anterior a las crestas nucales y el proceso mastoideo expandido ventralmente debajo del meato auditivo (Anexo 1) (2,3). Las mandíbulas poseen ramas cortas con una región sinfisaria procumbente que optimiza la forma hidrodinámica del cráneo (2). Con respecto a la dentición, la fórmula dental más común entre las nutrias es 3.1.4.1/3.1.3.2 para el número de incisivos, caninos, premolares y molares en el cráneo y la mandíbula, respectivamente (1,4).

Con respecto al post-cráneo, las nutrias poseen rasgos que han sido estrechamente relacionados con su adaptación a la vida acuática. En las extremidades, la presencia de húmeros, radios y ulnas sigmoideos, fémures cortos y robustos con el trocánter mayor y la tuberosidad femoral bien desarrollados y tibias con la diáfisis curvada se relacionan a la mejora en la acción de propulsión por los miembros anteriores y la acción de remo por los miembros posteriores (2,5). Por otro lado, el aplanamiento dorsoventral de las falanges está vinculado al desarrollo de membranas interdigitales en manos y pies, característica importante en la propulsión natatoria (2). Finalmente, las vértebras caudales presentan procesos trasversos expandidos y bifurcados (al igual que en otros mamíferos semiacuáticos), los cuales implican la presencia de una cola poderosa que proporciona un mayor empuje durante el nado (2,6).

Lutrinae es uno de los clados de mamíferos de más reciente divergencia y retorno al ambiente acuático, con una historia evolutiva que se inició hace 20 a 25 millones de años en Eurasia cuando el clado lutrino se separó de otros mustélidos (7). Entre las

especies fósiles de mayor relevancia ecomorfológica se encuentran *Teruelictis riparius* y *Siamogale melilutra*, ambas del Mioceno tardío. La primera poseía una dentición típicamente lutrina y un esqueleto postcraneal mucho más ligero que el de las especies actuales, el cual se relaciona a un estilo de vida más terrestre debido a que la mayor robustez ósea de los mustélidos semiacuáticos cumple un rol de lastre durante el buceo (5,8). Esto sugiere fuertemente la posibilidad de que el estilo de vida acuático de las nutrias haya aparecido después del desarrollo inicial de la morfología dental distintiva del grupo (5). La segunda presenta rasgos craneales lutrinos y dentición bunodonte, similar a aquella de los tejones (Melinae), que junto a su tamaño corporal gigante y elevada fuerza mandibular representan una ecomorfolología de alimentación durófaga sin análogos vivos (3,9).

La evolución de las nutrias condujo a tres grupos principales, en base al consenso de análisis moleculares y morfológicos: (i) un clado que contiene a la nutria gigante amazónica (*Pteronura*), (ii) un clado compuesto por las nutrias americanas (*Lontra*) y (iii) un clado que agrupa a la nutria marina del Pacífico Norte (*Enhydra*) y a las nutrias de río de Eurasia y África (*Aonyx*, *Hydrictis*, *Lutra* y *Lutrogale*) (7,10,11). De esta filogenia, los taxones sudamericanos *Lontra felina*, *Lontra provocax* y *Lontra longicaudis* parecen haber divergido de la nutria de río norteamericana (*L. canadensis*) hace aproximadamente 2.8–3.4 millones de años, lo cual sugiere que su ancestro emigró a lo largo del istmo de Panamá durante el Gran Intercambio Biótico Americano (7). Entre las especies de nutrias que surgieron a partir de la colonización de esta parte del continente, *L. felina* es particularmente interesante puesto que parece ser la especie de mamífero que más recientemente se ha adaptado al hábitat marino (12).

2. *Lontra felina*, la nutria marina sudamericana

La nutria marina (*Lontra felina*) se distribuye a lo largo de más de 5000 km en las costas del océano Pacífico de Sudamérica, desde Chimbote (9°00'S) en Perú hasta la isla de Chiloé (43°26'S) en el sur de Chile (Anexo 2, basado en la distribución continua de *L. felina* descrita por Valqui (2012)) (12). Su hábitat está conformado esencialmente por parches rocosos de litoral que brindan áreas protegidas dentro de cuevas con lugares para descanso y reproducción, alternados con playas de arena que parecen actuar

como barreras de dispersión al restringir el flujo génico (12,13). A pesar de su presunta completa adaptación al ecosistema marino, *L. felina* ha sido reportada ocupando cuerpos de agua dulce en los Andes del sur del Perú (12,14), lo cual probablemente refleja su reciente divergencia de la nutria de río *L. provocax* durante el Pleistoceno, hace aproximadamente 900 mil años (13,15,16).

Con un peso promedio de 4.5 kg y una longitud total promedio de 100 cm, la nutria marina posee una masa corporal muy por debajo del límite mínimo establecido para los mamíferos acuáticos y es considerada el mamífero marino más pequeño del mundo (12,17). Al ser relativamente pequeña y con poca grasa corporal, contrarresta la pérdida de calor que sufre por el ambiente frío del Sistema de la Corriente de Humboldt pasando solamente el 20% de su tiempo en el agua y manteniendo un alto metabolismo a través del consumo de grandes cantidades de alimento (12,18,19).

Estudios previos sobre la ecología alimenticia de la nutria marina han determinado que se alimenta principalmente de peces y crustáceos (18,20–22). No obstante, se ha reportado también el consumo ocasional de moluscos, aves, micro-mamíferos y frutas, por lo cual se le ha conferido un comportamiento de alimentación oportunista (12,23,24). Por otro lado, se conoce que la composición de su dieta varía latitudinalmente, con un mayor porcentaje de consumo de peces hacia el norte de su distribución (en las poblaciones de Perú) y un mayor porcentaje de consumo de crustáceos hacia al sur (en las poblaciones de Chile) (25). Esta variabilidad trófica latitudinal no es excepcional de encontrar en *L. felina* dada su ecología generalista que le puede permitir variar su dieta en función de la disponibilidad de recursos de su hábitat (18). Sin embargo, cobra interés y relevancia al considerar que se han encontrado marcadas diferencias genéticas entre las poblaciones de Perú y Chile, las cuales fueron definidas como dos unidades evolutivamente significativas que concuerdan con la división de subespecies (*L. f. peruviansis* y *L. f. felina*) sugerida en estudios anteriores en base a diferencias en la longitud y el color del pelaje (13). De esta manera, la variación trófica y genética entre ambos grupos poblacionales podría sugerir la ocurrencia de un proceso subyacente a la ecología y evolución de esta especie, el cual sería necesario explorar con detenimiento.

Recientemente se han incrementado los estudios sobre *Lontra felina*, pero aún quedan vacíos en el conocimiento de su morfología. En ausencia de estudios morfométricos, no se ha reportado la existencia de dimorfismo sexual en la especie (12). Asimismo, la variación morfológica entre poblaciones de distintas regiones geográficas no ha sido investigada, a pesar de las diferencias genéticas reportadas entre las poblaciones de Perú y Chile (13). Estos aspectos de la variabilidad morfológica intraespecífica (variación sexual y geográfica) ya han sido estudiados en los taxones lutrinos *Lontra longicaudis*, *Enhydra lutris* y *Lutra lutra*, en los que se encontró ligeras diferencias en el tamaño y la forma cráneo-mandibular entre sexos (mayor tamaño en machos) y diferencias morfológicas notables entre subespecies que ocupan diferentes zonas a lo largo de su distribución (26–29).

La escasa información sobre la morfología de la nutria marina, sumada a su reciente adaptación al hábitat marino, su tamaño corporal muy pequeño, su amplia variedad dietética y su comportamiento oportunista, hacen que sea de gran interés para el estudio ecomorfológico, pues ofrece una oportunidad para investigar cómo los rasgos morfológicos se relacionan con la ecología de alimentación en el Sistema de Humboldt.

3. El estudio ecomorfológico y la alimentación en las nutrias

Si a lo largo del tiempo la selección natural ha actuado para permitir que las nutrias se alimenten de manera óptima de sus diferentes presas, estos mamíferos acuáticos deberían exhibir una variedad morfológica craneal que corresponda a la variación en su dieta y comportamiento alimenticio. Estas interacciones eco-evolutivas son estudiadas por la ecomorfología, la cual busca establecer las relaciones evolutivas entre la morfología y la ecología de los organismos (30). En particular, las aproximaciones ecomorfológicas se basan en cuantificar la variación de la forma y evaluar en qué medida dicha variación es atribuible al ambiente (factor ecológico) y a sus relaciones de parentesco (factor filogenético) (30). De este modo, se puede estudiar la relación forma-función y vincular las características anatómicas a funciones ecológicas esenciales como la alimentación (9,27,31–34).

La diversidad morfológica y comportamental en las nutrias se puede ver reflejada en su dieta y estrategias de forrajeo, por lo que han sido categorizadas en dos

ecomorfotipos de alimentación: los piscívoros, con depredación orientada hacia la boca, y los durófagos, con depredación orientada hacia las manos (31,32). El ecomorfotipo piscívoro se caracteriza por sus cráneos con rostros largos y mandíbulas alargadas que proporcionan una mayor velocidad de captura y dientes postcaninos con cúspides afiladas ideales para cortar. Esta condición se encuentra en especies que se alimentan principalmente de peces (e.g. *Lontra canadensis* y *Pteronura brasiliensis*) y utilizan la boca para capturar presas pelágicas en movimiento (31,32). El ecomorfotipo durófago se caracteriza por sus cráneos y mandíbulas más cortos que otorgan una mayor fuerza de mordida y una dentición bunodonte con superficies oclusales amplias y planas que sirven para triturar las presas. Esta condición se encuentra en especies que se alimentan principalmente de invertebrados de cuerpo duro (e.g. *Enhydra lutris* y *Aonyx cinereus*) y utilizan las manos para capturar presas bentónicas de cuerpo duro no elusivas (31,32). Cabe precisar que las distintas ecologías dietarias también están asociadas a cambios en el complejo muscular masticatorio, el cual está constituido por los músculos temporal, masetero y pterigoideos, encargados del cierre mandibular, y el músculo digástrico, encargado de la apertura mandibular (2). Las especies restantes de nutrias aún no han sido evaluadas bajo este contexto ecomorfológico y se mantiene la incertidumbre acerca del ecomorfotipo que poseen, si existen otros además de los dos descritos y si la diferenciación en el ecomorfotipo alimenticio evolucionó solo una o más veces en la evolución del clado Lutrinae.

Uno de los principales alcances en la ecomorfología de la alimentación corresponde a la determinación del nicho trófico utilizado por las especies. La finalidad es identificar los patrones de variación morfológica intraespecífica relacionados con la dieta y el comportamiento alimenticio, y utilizarlos para explicar la amplitud del nicho trófico (30,35). Según Van Valen (1965), las especies con nichos tróficos más amplios son morfológicamente más variables que aquellas con nichos más estrechos. En este sentido, la variación morfológica entre individuos permite conocer la amplitud del nicho trófico y, en consecuencia, el grado de especialización trófica de un taxón en particular (35). El análisis de este atributo ecomorfológico tiene importancia tanto a nivel interespecífico, para entender cómo varía el nicho trófico a lo largo de la

filogenia, como a nivel intraespecífico, para predecir si la supervivencia de una especie se vería afectada por cambios en la disponibilidad de recursos en su hábitat (30,35). No obstante, son pocos los estudios que exploran ambos aspectos de la diversidad ecomorfológica.

El presente estudio tiene el objetivo de explorar cuantitativamente la morfología cráneo-mandibular de la nutria marina (*Lontra felina*) utilizando análisis de morfometría geométrica para caracterizar su ecomorfotipo de alimentación y el rango de variación que presenta a lo largo del Sistema de la Corriente de Humboldt.

II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

1. Pregunta de investigación

Comparaciones preliminares parecen indicar que el cráneo de *Lontra felina* posee características mixtas, ya que es relativamente alargado como el morfotipo piscívoro y a la vez convexo y robusto como las formas durófagas; sin embargo, esto no ha sido explorado mediante análisis cuantitativos. Debido a su amplia variedad dietética, su comportamiento aparentemente oportunista y la escasa información en torno a su morfología, nos planteamos las siguientes preguntas: ¿cuál es el nicho trófico de la nutria marina según su morfología cráneo-mandibular?, ¿existen variaciones en su morfología a lo largo de su distribución? Para responder a estas interrogantes, proponemos como pregunta de investigación principal: ¿cuál es el ecomorfotipo de alimentación de *Lontra felina* en el Sistema de la Corriente de Humboldt? Con este fin, se comparará su morfología cráneo-mandibular con la de otras especies de nutrias y se investigará la variación morfológica intraespecífica (entre sexos y entre las poblaciones de Perú y Chile).

2. Hipótesis

Predecimos que la nutria marina (*Lontra felina*) presenta un ecomorfotipo de alimentación predominantemente piscívoro. Sin embargo, pensamos que podría presentar diferencias en la morfología cráneo-mandibular entre las poblaciones de Perú y Chile, asociadas a nichos tróficos disimiles. Este resultado estaría relacionado a la variación genética previamente reportada (13) y a la variación en la composición de

la dieta entre las nutrias marinas del norte (mayor consumo de peces) y del sur (mayor consumo de crustáceos) (25). En este sentido, las interpretaciones serían de carácter evolutivo, pues implicarían la existencia de un proceso de especiación en marcha.

Adicionalmente, se espera no encontrar diferencias morfológicas cráneo-mandibulares entre sexos. Este resultado coincidiría con lo reportado por Law & Mehta (2018), quienes explican que el amplio rango dietético y la mayor abundancia de presas en ambientes acuáticos disminuyen la competencia intersexual en Lutrinae y mantienen un menor grado de dimorfismo sexual en las nutrias con respecto a los carnívoros completamente terrestres del clado Musteloidea (34).

3. Objetivos

3.1. Objetivo general:

Caracterizar el ecomorfotipo de la alimentación de la nutria marina (*Lontra felina*) a lo largo de su distribución.

3.2. Objetivos específicos:

- a. Comparar el ecomorfotipo craneal y mandibular de *Lontra felina* con el de otras especies del clado Lutrinae dentro de un contexto filogenético.
- b. Comparar la morfología del cráneo y la mandíbula entre los sexos y las poblaciones de Perú y Chile de *Lontra felina*.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Especímenes

Se examinaron los cráneos y las mandíbulas de 55 especímenes de *Lontra felina* de localidades a lo largo de su distribución (Anexos 2 y 3). Se tomaron fotografías de las vistas dorsal, lateral y ventral del cráneo y la vista lateral de la mandíbula, con todos los especímenes en la misma posición, orientados en un ángulo de 90°, a una distancia de 30-40 cm desde la cámara digital e incluyendo una escala de referencia. Para la comparación morfológica interespecífica, se recopilaron imágenes digitales (en las cuatro vistas) de 120 especímenes de colecciones virtuales que representan otras 15 especies actuales dentro del clado Mustelidae: las nutrias *Lontra provocax* (n=2),

Lontra longicaudis (n=24), *Lontra canadensis* (n=5), *Lutra lutra* (n=12), *Aonyx cinereus* (n=12), *Aonyx capensis* (n=4), *Enhydra lutris* (n=8) y *Pteronura brasiliensis* (n=1) y los mustélidos no lutrinos *Neovison vison* (n=9), *Mustela frenata* (n=11), *Mustela erminea* (n=9), *Mustela nivalis* (n=9), *Eira barbara* (n=7), *Gulo gulo* (n=2) y *Martes americana* (n=5). Los especímenes se encuentran almacenados en las colecciones del Laboratorio de Biogeociencias de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH), el Centro para la Sostenibilidad Ambiental de la UPCH, la ONG Pro Delphinus, la ONG ACOREMA, el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, el Museo de Historia Natural de Valparaíso, el Museo Nacional de Historia Natural de Chile, el Museo de Historia Natural Río Seco, el Centro de Investigación para la Sustentabilidad de la Universidad Andrés Bello, el Museo Field de Historia Natural, el Museo Nacional Smithsoniano de Historia Natural, el Museo de Historia Natural y Cultura de Burke, el Museo de Historia Natural de Idaho, el Museo de Historia Natural de Florida, el Museo Carnegie de Historia Natural, la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la Universidad Nacional Autónoma de México, el Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, el Centro de Biodiversidad Naturalis, el Museo de Naturaleza y Ciencia de Denver, la Academia de Ciencias de Chicago, el Museo de Zoología de Vertebrados de la UC Berkeley, las colecciones virtuales Animal Diversity Web del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, BioWeb Ecuador del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, el Archivo Fotográfico de Cráneos de Mamíferos de Japón y las colecciones personales de Suzanne M. Abel (BoneID), Richard Lawrence (Flickr), Paolo Viscardi (Zygoma) y Gabriel Arcaya Morales.

Todas las muestras pertenecieron a individuos adultos, identificados en base al cierre completo de las suturas craneales (4). La categoría adulta se utiliza para evitar los errores asociados a las modificaciones que experimenta el cráneo durante el desarrollo ontogenético del individuo (26,29,34). Debido al limitado número de especímenes disponibles, se incluyeron ambos sexos en los análisis. El factor sexual no afecta en gran medida la diferenciación morfológica entre las especies evaluadas dado que el dimorfismo sexual en los mustélidos y, sobre todo en las nutrias, se da principalmente en relación al tamaño, mas no a la forma (34).

2. Análisis de morfometría geométrica

En este estudio, la cuantificación de la forma fue realizada utilizando el método de la morfometría geométrica. A diferencia de la morfometría tradicional basada en mediciones lineales entre puntos anatómicos, la morfometría geométrica utiliza coordenadas en el espacio bi o tridimensional de un conjunto de *landmarks* (puntos de referencia en sitios homólogos) y *semi-landmarks* (contornos localizados entre *landmarks*) que hacen posible capturar con mayor precisión la geometría de las estructuras biológicas (36). Asimismo, este método permite separar el tamaño y la forma con implicaciones matemáticas, de modo que la variación en tamaño se independice de la variación en forma (36). En este contexto, la morfometría geométrica proporciona una técnica poderosa para estudiar de manera integral la variación de la forma biológica. La aplicación de la morfometría geométrica en el estudio ecomorfológico radica en buscar patrones que permitan asociar los atributos anatómicos expresados en los morfoespacios (i.e. espacios que describen y relacionan los fenotipos) con la ecología (dieta, hábitat, modo de locomoción, etc.) de determinados taxa, considerando su historia evolutiva al mapear la filogenia del grupo estudiado (30).

Para los análisis morfométricos, se seleccionaron landmarks (LMs) y semi-landmarks (SLMs) considerando puntos homólogos observables y repetibles en todos los especímenes. Los puntos escogidos corresponden a regiones asociadas a la mecánica de masticación y, por ende, a su rol potencial en la alimentación (27,32–34). Mediante los softwares TpsUtil32 (37) y TpsDig232 (38), se digitalizaron 10 LMs y 50 SLMs en la vista lateral de la mandíbula, 21 LMs y 20 SLMs en la vista ventral del cráneo, 14 LMs y 96 SLMs en la vista dorsal del cráneo y 11 LMs y 65 SLMs en la vista lateral del cráneo (Anexos 4 y 5). Después de la digitalización, se aplicó el ajuste de superposición generalizado de Procrustes sobre todas las configuraciones de puntos seleccionados a través del software MorphoJ (39). Este método consiste en superponer los centros geométricos o “centroides” de cada configuración por medio de operaciones matemáticas, de manera de llevarlas a un tamaño, una posición y una orientación común para remover o minimizar la información no asociada a la forma biológica como

como son los efectos de escala, traslación y rotación (36,40). Posteriormente, se ordenaron los datos morfométricos y sus interrelaciones en matrices de covarianza, las cuales sirvieron para realizar los análisis de componentes principales (PCA) que permiten resumir y visualizar la variación morfológica (40). Cabe señalar que, bajo el contexto de morfometría geométrica, es importante utilizar matrices de covarianza y no de correlación para los análisis, puesto que debe mantenerse la escala de las variables en todas las coordenadas de todos los landmarks (41).

A pesar de haber extraído los efectos del tamaño sobre la forma mediante el ajuste de Procrustes, los datos morfométricos aún pueden contener un componente de variación de forma relacionada con el tamaño debido a los efectos de la alometría (36,42). Esta variación de forma alométrica puede influir sobre los resultados y alterar los cambios morfológicos (41,42). Por ello, se aplicaron procedimientos de corrección del tamaño –descritos y empleados en estudios previos (41–43)– que permitan identificar y eliminar el factor alométrico de la variación de forma. En cada una de las vistas, se realizaron análisis de regresión multivariada de las coordenadas de Procrustes sobre el tamaño del centroide (Anexo 6), siendo este último transformado con función logarítmica dado el amplio rango de tamaños de las especies evaluadas (42). La regresión multivariada proporciona un método útil para la corrección de tamaño, ya que divide la variación total de cada variable morfológica en componentes predictivos, que corresponden a la variación alométrica de forma, y componentes residuales, que abarcan la variación no alométrica (42). Por tanto, dado que se encontró influencia del tamaño sobre la forma en todos los casos, tanto a nivel inter e intraespecífico (Anexo 6), se procedió a utilizar los residuales de los análisis de regresión como datos de forma corregidos por tamaño para generar nuevas matrices de covarianza y obtener PCAs sin efecto alométrico.

3. Mapeo filogenético y clasificación dietaria

Para comparar el ecomorfotipo craneal y mandibular de *Lontra felina* con el de otras especies de nutrias, se generaron valores promedio de forma por especie (sin separar por sexo) y se mapeó la filogenia y la dieta en el morfoespacio de los PCAs de las cuatro vistas utilizando MorphoJ (44).

El mapeo filogenético consiste en la proyección del árbol filogenético sobre el espacio morfométrico para visualizar la historia evolutiva de los taxones y analizar el vínculo entre sus relaciones de parentesco y las distancias morfométricas (36,44). A través de este procedimiento, es posible evaluar la existencia de señal filogenética, la cual describe el grado en que la relación filogenética entre taxones se asocia con su similitud fenotípica, es decir, qué tan fenotípicamente similares son los taxones estrechamente relacionados (36,44). Para añadir el contexto filogenético en nuestros análisis, primero se reconstruyeron las relaciones de parentesco a partir de la hipótesis filogenética generada para el clado Musteloidea por Law et al. (2018) en base a datos moleculares obtenidos de 46 genes (42 nucleares y 4 mitocondriales) (11). Luego, se realizó el mapeo filogenético en MorphoJ usando el método de parsimonia de cambio cuadrado, tal como es descrito por Klingenberg & Gidaszewski (2010), y se evaluó la señal filogenética mediante la prueba de permutación multivariada implementada en el mismo software (44). Esta prueba simula la hipótesis nula de la ausencia total de estructura filogenética al intercambiar aleatoriamente (10 000 iteraciones) los datos morfométricos entre los taxones terminales del árbol filogenético y calcular la longitud total del árbol en unidades de distancia morfométrica (44). Por lo tanto, si una mayor proporción de conjuntos de datos permutados resultan en un árbol más largo que el obtenido originalmente, se rechaza la hipótesis nula y se indica la presencia de señal filogenética en el análisis (44). Esta metodología ha sido empleada ampliamente por estudios de biología evolutiva en diferentes taxa para probar la señal filogenética en datos multidimensionales de forma (41,45–47).

Para la representación de la dieta, se revisó en la literatura la ecología alimenticia de las especies evaluadas (1) y se las clasificó en tres categorías dietarias (Anexo 7): carnívoro terrestre (dieta con más del 50% de vertebrados y/o invertebrados terrestres), carnívoro acuático-durófago (dieta con más del 50% de presas acuáticas, predominancia de invertebrados de cuerpo duro) y carnívoro acuático-piscívoro (dieta con más del 50% de presas acuáticas, predominancia de peces). Esta clasificación dietaria se realizó considerando clasificaciones previas empleadas en estudios ecomorfológicos en nutrias (9,32,33). Cabe añadir que se incluyeron abreviaturas para identificar a cada especie evaluada en los análisis (lista de abreviaturas en Anexo 7).

4. Variación geográfica y sexual en forma y tamaño

Para investigar la variación intraespecífica, se analizó independientemente los cráneos y las mandíbulas de los 55 especímenes adultos de *Lontra felina* (37 de Perú y 18 de Chile; 15 machos, 15 hembras y 25 sin identificación sexual) (Anexo 3). La variación en la forma cráneo-mandibular entre regiones y sexos se evaluó en MorphoJ a través de PCAs de cada una de las vistas y se probó la diferenciación estadística entre grupos mediante análisis de función discriminante (DFA) con los valores residuales de las regresiones multivariadas de independencia forma-tamaño. La variación en el tamaño cráneo-mandibular se evaluó estadísticamente a partir de pruebas t de Student (t-test) entre regiones geográficas y entre sexos con los valores de tamaño del centroide (adimensional) para las cuatro vistas utilizando el software PAST (48). El tamaño del centroide es la medida del tamaño usado en morfometría geométrica y equivale a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado desde el centroide hacia cada landmark (36,40). Además, se realizaron pruebas de Lilliefors para evaluar la normalidad y pruebas de Levene para probar la homocedasticidad (homogeneidad de varianza) de los conjuntos de datos del tamaño del centroide en PAST. Cabe precisar que los registros de nutria marina sin identificación sexual fueron omitidos de los análisis estadísticos para la variable categórica de sexo.

IV. RESULTADOS

1. Descripción anatómica del cráneo y la mandíbula de *Lontra felina*

El cráneo de la nutria marina es pequeño, bajo y aplanado dorsoventralmente, aunque ligeramente convexo debido a una leve inclinación de las regiones rostral y parietal (Anexo 1). La caja craneana es relativamente alargada, con los huesos parietales dorsolateralmente convexos, lo cual le da un aspecto redondeado desde la vista dorsal. Las crestas sagitales y nucales se encuentran poco desarrolladas y, al igual que en las demás especies de nutrias, el inion se ubica anterior a las crestas nucales. Los procesos mastoideos son cortos, poco desarrollados y direccionados anteriormente, mientras que los procesos yugulares están bien desarrollados y extendidos ventralmente. En la vista ventral, presenta un área basioccipital expandida, bulas auditivas cortas y planas, la región palatina levemente estrecha y los procesos

pterigoides aguzados y alargados. La región frontal es relativamente ancha con una constricción postorbitaria corta, huesos frontales ligeramente cóncavos y procesos supraorbitarios con protuberancias conspicuas y puntiagudas. Los arcos cigomáticos son largos y delgados, formando fosas temporales amplias, y presentan procesos suborbitarios grandes y triangulares sobre la superficie dorsal de los yugales.

La mandíbula es relativamente alargada y estrecha, con una sínfisis mandibular alargada que se extiende hasta el borde posterior del segundo premolar inferior (p2). La rama mandibular es corta con una fosa masetérica poco profunda y bordeada ventralmente por una plataforma robusta que se extiende en dirección lateral. El proceso coronoides posee una forma ahusada con el extremo distal estrecho y una proyección predominantemente anterior. El proceso angular es prominente y alcanza el límite posterior de la articulación mandibular. El proceso condiloide presenta una forma ovalada y su borde dorsal se ubica a la misma altura que el borde alveolar.

La dentición de la nutria marina se caracteriza por la presencia de dientes relativamente grandes que completan una cantidad total de entre 34 y 36 (fórmula dental: i 3/3, c 1/1, p 3-4/3, m 1/2), y cuyas particularidades se centran en los molariformes (premolares y molares). El primer premolar superior (P1) destaca por estar ausente ocasionalmente, dado que se pueden encontrar cráneos de *L. felina* sin los alveolos del P1. El primer molar superior (M1) es estrecho mesiodistalmente y curvado desde la vista oclusal. En cuanto a los carnasiales, el cuarto premolar superior (P4) es estrecho y posee un parastilo prominente que sobresale lateralmente desde la vista oclusal, mientras que el primer molar inferior (m1) es alargado y estrecho.

2. Análisis morfométricos interespecíficos

2.1. Morfología mandibular

El PCA de la mandíbula en vista lateral de las 16 especies de mustélidos muestra que los dos primeros componentes principales explican el 74.2% de la varianza total (Figura 1). El PC1 se correlaciona principalmente con la longitud de la mandíbula, la altura y la proyección del proceso coronoides, el tamaño y la posición del proceso angular y la distancia del premolar 4 (p4) al canino. Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan mandíbulas alargadas, procesos coronoides bajos y

proyectados anteriormente, procesos angulares grandes que alcanzan el límite posterior de la articulación mandibular y una mayor distancia entre el p4 y el canino, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen mandíbulas cortas, procesos coronoides altos y proyectados posteriormente, procesos angulares pequeños con una ubicación anterior al límite posterior de la articulación mandibular y una menor distancia entre el p4 y el canino. El PC2 describe la variación en la altura del cuerpo mandibular y la posición de la articulación mandibular relativa a la altura de la serie dentaria. Las especies con valores bajos del PC2 presentan cuerpos mandibulares comparativamente bajos y la articulación mandibular ubicada a la misma altura de la serie dentaria, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cuerpos mandibulares altos y la articulación mandibular ubicada por encima de la serie dentaria.

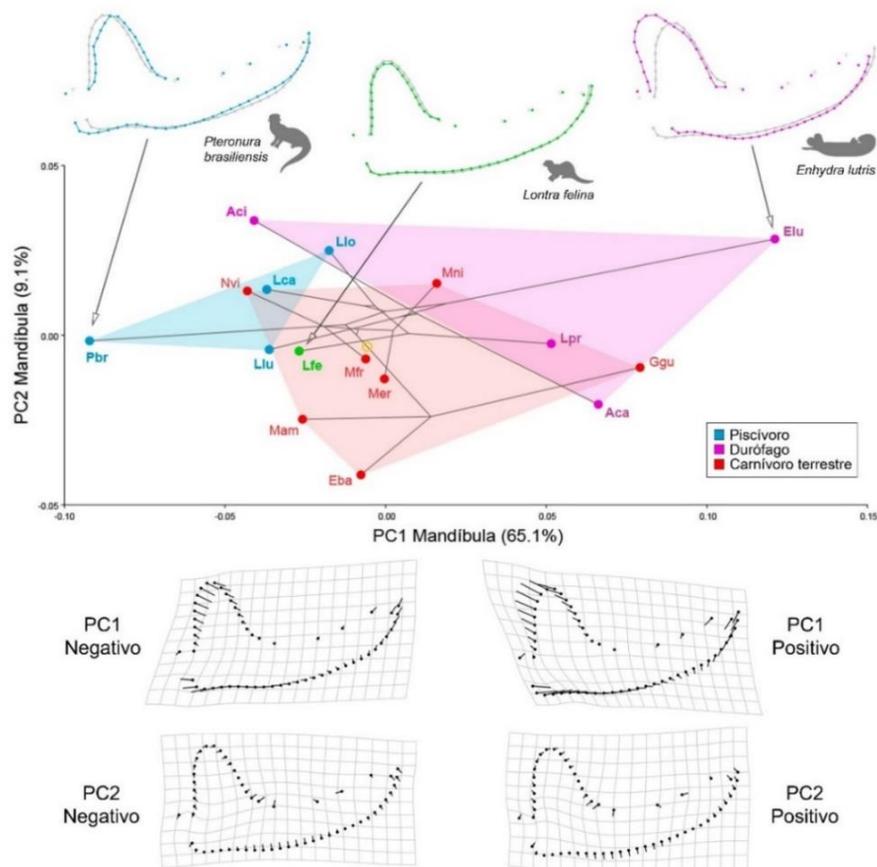


Figura 1. Análisis de componentes principales (PCA) interespecífico de la morfología de la mandíbula en vista lateral con el mapeo de la filogenia y la dieta. El círculo amarillo sobre las líneas conectadas representa la raíz del árbol filogenético. En la parte inferior, se muestran las

grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal. Prueba de permutación contra la hipótesis nula de ausencia de señal filogenética ($p=0.9312$).

En el gráfico se observa que las nutrias piscívoras (*Pteronura*, *Lutra*, *Lontra canadensis* y *L. longicaudis*), las nutrias durófagas (*Enhydra*, *Aonyx* y *Lontra provocax*) y los otros mustélidos con carnivoría terrestre (*Martes*, *Gulo*, *Eira*, *Mustela* y *Neovison*) no ocupan áreas exclusivas del filomorfoespacio mandibular (Figura 1). *Lontra felina* se localiza dentro del morfoespacio de los carnívoros terrestres, aunque relativamente cerca de las regiones asociadas a morfologías piscívoras. La superposición del morfotipo piscívoro con el durófago se origina por la combinación de sus valores más altos del PC1 y PC2, correspondientes a *L. longicaudis*. Este morfoespacio de los piscívoros es más pequeño en comparación con el de las otras categorías dietarias; no obstante, la amplia variación morfológica que expresan las formas durófagas depende básicamente de *A. cinereus*, el cual representa el único durófago con valores negativos del PC1.

La definición del ecomorfotipo piscívoro se da por los valores negativos del PC1 (i.e. mandíbulas alargadas con procesos coronoides bajos y proyectados anteriormente, procesos angulares grandes que alcanzan el límite posterior de la articulación mandibular y una mayor distancia entre el p4 y el canino), mientras que la definición del ecomorfotipo durófago se da por los valores positivos del PC1 (i.e. mandíbulas cortas con procesos coronoides altos y proyectados posteriormente, procesos angulares pequeños con una ubicación anterior al límite posterior de la articulación mandibular y una menor distancia entre el p4 y el canino). Debido a sus posiciones extremas, *P. brasiliensis* representa la especie morfológicamente más piscívora y *E. lutris*, la más durófaga.

Por otro lado, la prueba de permutación indica que la morfología mandibular de los mustélidos evaluados no se correlaciona significativamente con la filogenia ($p=0.9312$, Figura 1). Incluso, este mapeo revela una evolución divergente entre los taxones hermanos *L. felina* y *L. provocax*, donde el primero se direcciona hacia el ecomorfotipo piscívoro, mientras que el segundo lo hace hacia el ecomorfotipo

durófago, reflejando así una estrecha relación entre la diferenciación morfológica de las mandíbulas y la ecología alimenticia en las nutrias.

2.2. Morfología craneal

Los PCA del cráneo en vista ventral, dorsal y lateral muestran que una gran proporción de la varianza total es explicada por los dos primeros componentes principales: 74.6% (Figura 2), 67.6% (Figura 3) y 69% (Figura 4), respectivamente.

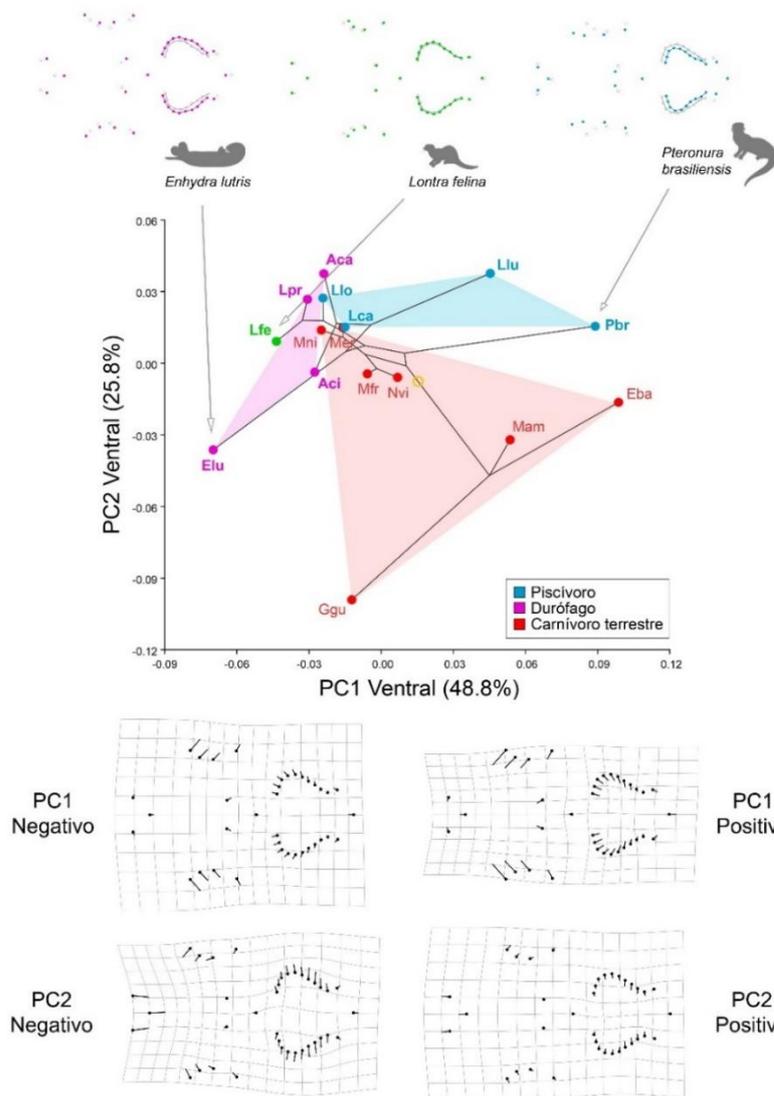


Figura 2. Análisis de componentes principales (PCA) interespecífico de la morfología del cráneo en vista ventral con el mapeo de la filogenia y la dieta. El círculo amarillo sobre las líneas conectadas representa la raíz del árbol filogenético. En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal. Prueba de permutación contra la hipótesis nula de ausencia de señal filogenética ($p=0.1188$).

Desde la perspectiva ventral, el PC1 se correlaciona con el ancho mastoideo, el ancho bizigomático y el tamaño de las áreas de molariformes (premolares y molares) y de la región del premaxilar y los caninos (Figura 2). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan mayores valores en el ancho mastoideo y el ancho bizigomático, áreas molariformes grandes y la región premaxilar-canina retraída posteriormente, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen menores valores en el ancho mastoideo y el ancho bizigomático, áreas molariformes reducidas y la región premaxilar-canina extendida distalmente. El PC2 describe principalmente la variación en la longitud de la caja craneana y, en menor medida, el ancho rostral en los molariformes (Figura 2). Las especies con valores bajos del PC2 presentan cajas craneanas cortas y rostros relativamente anchos a la altura de los molariformes, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cajas craneanas alargadas y rostros comparativamente estrechos en los molariformes. *Lontra felina* presenta valores negativos del PC1 y se ubica cerca de las regiones asociadas a las morfologías durófagas en esta vista.

Desde la perspectiva dorsal, el PC1 se correlaciona con el ancho de la caja craneana, la longitud del rostro y la posición del inion relativa a las crestas nucales (Figura 3). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan cajas craneanas estrechas, rostros alargados y el inion ubicado posterior a las crestas nucales, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen cajas craneanas anchas, rostros cortos y el inion ubicado anterior a las crestas nucales. El PC2 describe principalmente la variación en la longitud y el ancho de la caja craneana, el ancho bizigomático, el ancho supraorbital y la posición de las crestas frontales (Figura 3). Las especies con valores bajos del PC2 presentan cajas craneanas alargadas y estrechas, crestas frontales ubicadas anteriormente y menores valores en el ancho bizigomático y el ancho supraorbital, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cajas craneanas cortas y anchas, crestas frontales relativamente posteriores y mayores valores en el ancho bizigomático y el ancho supraorbital. Al igual que en la vista ventral, *Lontra felina* se localiza en regiones del morfoespacio vinculadas a las formas durófagas desde la vista dorsal, con valores positivos del PC2.

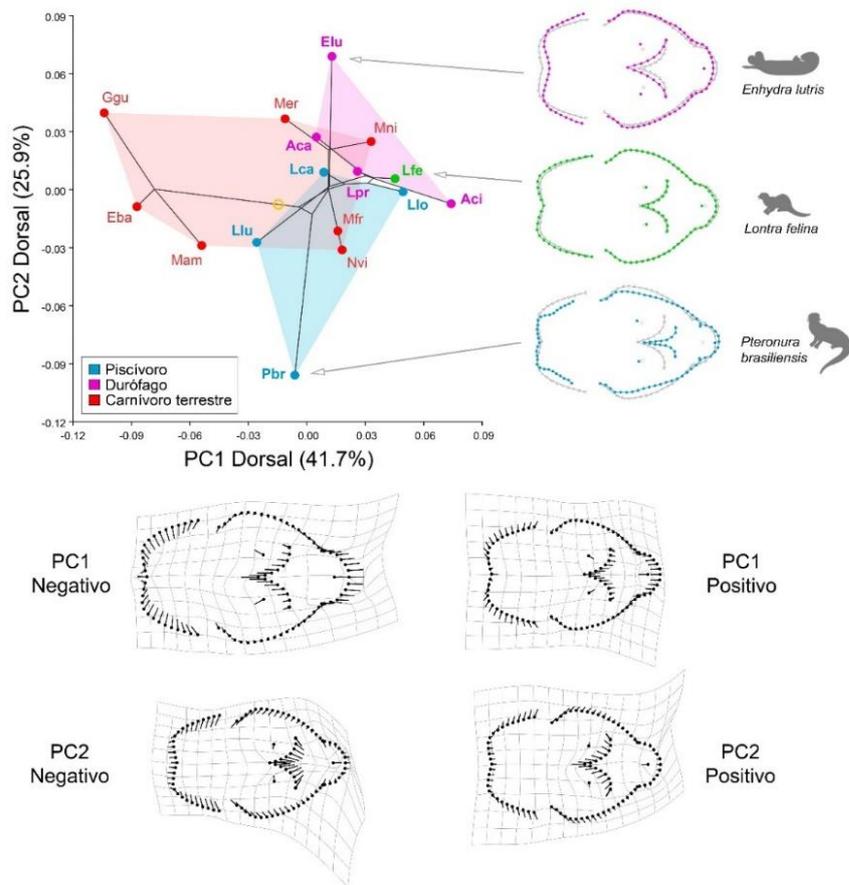


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) interespecífico de la morfología del cráneo en vista dorsal con el mapeo de la filogenia y la dieta. El círculo amarillo sobre las líneas conectadas representa la raíz del árbol filogenético. En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal. Prueba de permutación contra la hipótesis nula de ausencia de señal filogenética ($p=0.0030$).

Desde la perspectiva lateral, el PC1 se correlaciona con la longitud de la caja craneana, el tamaño del rostro y la posición relativa del arco cigomático y el proceso mastoideo (Figura 4). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan cajas craneanas cortas, rostros grandes y una ubicación proporcionalmente más caudal del arco cigomático y el proceso mastoideo, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen cajas craneanas alargadas, rostros comparativamente pequeños y una ubicación proporcionalmente más rostral del arco cigomático y el proceso mastoideo. El PC2 describe la variación en la altura y forma del cráneo y la posición relativa de la región occipital y rostral en el cráneo (Figura 4). Las especies con valores bajos del PC2 presentan cráneos altos y convexos con planos occipitales

y rostrales orientados más ventralmente, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cráneos bajos y planos y un giro anterodorsal del rostro y posterodorsal del plano occipital en relación al eje longitudinal del cráneo. A diferencia de las vistas ventral y dorsal, *Lontra felina* se encuentra en zonas del morfoespacio asociadas a morfologías piscívoras desde la vista lateral, con valores positivos del PC2.

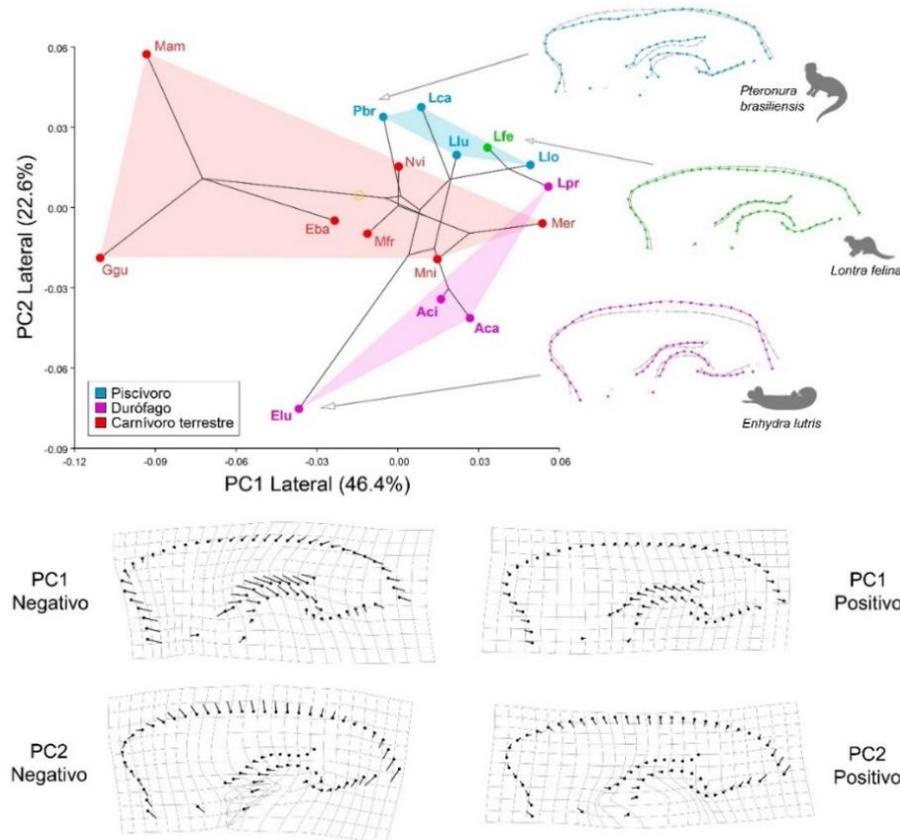


Figura 4. Análisis de componentes principales (PCA) interespecífico de la morfología del cráneo en vista lateral con el mapeo de la filogenia y la dieta. El círculo amarillo sobre las líneas conectadas representa la raíz del árbol filogenético. En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal. Prueba de permutación contra la hipótesis nula de ausencia de señal filogenética ($p=0.0108$).

Los filomorfoespacios de las tres vistas craneales revelaron la ausencia de cambios sustanciales entre la carnivoría terrestre y la carnivoría acuática en los mustélidos dada la superposición entre las tres categorías dietarias definidas (piscívoros, durófagos y carnívoros terrestres). Sin embargo, se observa una distinción en la ocupación del morfoespacio craneal entre el clado Guloninae (*Martes*, *Gulo* y *Eira*) y

el clado Mustelinae + Lutrinae, determinada principalmente por el PC1 en las perspectivas dorsal y lateral y por el PC2 desde la perspectiva ventral. De esta manera, las nutrias (Lutrinae) y los visones y comadrejas (Mustelinae) comparten rasgos asociados a valores positivos del PC1 en vista dorsal y lateral y valores positivos del PC2 en vista ventral (i.e. cajas craneanas anchas y alargadas, rostros cortos, pequeños y estrechos a la altura de los molariformes, el inion situado en una posición menos posterior en relación a las crestas nucales y una ubicación proporcionalmente más rostral del arco cigomático y el proceso mastoideo). La diferenciación entre estos clados se respalda también en la existencia de señal filogenética en la morfología craneal de los mustélidos, tal como lo indican las pruebas de permutación de la vista dorsal ($p=0.003$, Figura 3) y de la vista lateral ($p=0.0108$, Figura 4). La prueba de permutación de la vista ventral no resultó estadísticamente significativa ($p=0.1188$, Figura 2).

Por otro lado, las morfologías de los carnívoros acuáticos –piscívoros y durófagos– son distinguibles por el PC1 desde la vista ventral y por el PC2 desde las vistas dorsal y lateral. Los piscívoros poseen valores positivos del PC1 en vista ventral, valores negativos del PC2 en vista dorsal y valores positivos del PC2 en vista lateral (i.e. cráneos bajos y planos con cajas craneanas alargadas y estrechas, menores valores en el ancho mastoideo, el ancho bizigomático y el ancho supraorbital, crestas frontales ubicadas anteriormente, áreas molariformes reducidas, la región premaxilar-canina extendida distalmente y un giro anterodorsal del rostro y posterodorsal del plano occipital en relación al eje longitudinal del cráneo), mientras que los durófagos tienen valores negativos del PC1 en vista ventral, valores positivos del PC2 en vista dorsal y valores negativos del PC2 en vista lateral (i.e. cráneos altos y convexos con cajas craneanas cortas y anchas, mayores valores en el ancho mastoideo, el ancho bizigomático y el ancho supraorbital, crestas frontales relativamente posteriores, áreas molariformes grandes, la región premaxilar-canina retraída posteriormente y planos occipitales y rostrales del cráneo orientados más ventralmente). Las excepciones son *L. canadensis*, *L. longicaudis* y *L. provocax*, ya que los dos primeros son los únicos piscívoros con valores positivos del PC2 en la perspectiva dorsal y valores negativos del PC1 en la perspectiva ventral y el último

es el único durófago con valores positivos del PC2 en la perspectiva lateral. En adición a ello, a partir del PC1 de la vista ventral y el PC2 de las vistas dorsal y lateral, se pueden identificar morfologías extremas que definen el ecomorfotipo piscívoro (*P. brasiliensis*) y durófago (*E. lutris*). Con respecto a *L. felina*, ésta se localiza en regiones asociadas a morfologías piscívoras desde la vista lateral, pero también se ubica cerca de las formas durófagas desde las vistas dorsal y ventral, por lo cual refleja características craneales mixtas de los dos ecomorfotipos acuáticos (i.e. cráneo bajo, plano y ligeramente ancho con una caja craneana ancha y alargada, un rostro comparativamente corto y pequeño, áreas molariformes relativamente grandes, la región premaxilar-canina retraída posteriormente y una ubicación más rostral del arco cigomático y el proceso mastoideo).

3. Análisis morfométricos intraespecíficos

3.1. Variación en forma

Los PCA del cráneo (a excepción de la vista lateral) y la mandíbula de los 55 individuos de *Lontra felina* indican que una pequeña proporción de la varianza es explicada por los dos primeros componentes principales: 50.8% (mandíbula lateral, Figura 5), 41.3% (cráneo ventral, Figura 6) y 54.6% (cráneo dorsal, Figura 7). Los dos primeros PCs del PCA del cráneo en vista lateral sí representan un mayor porcentaje de la variación morfológica, ya que explican el 80.6% de la varianza total (Figura 8).

En la vista lateral de la mandíbula, el PC1 se correlaciona con la proyección del proceso coronoides, el tamaño y posición del proceso angular y la posición relativa de los alveolos dentarios (Figura 5). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan procesos coronoides proyectados anteriormente, procesos angulares comparativamente grandes que alcanzan el límite posterior de la articulación mandibular y alveolos dentarios con una posición relativamente más anterior, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen procesos coronoides proyectados posteriormente, procesos angulares pequeños con una ubicación anterior al límite posterior de la articulación mandibular y alveolos dentarios con una posición relativamente más posterior. El PC2 describe la variación en la retracción dorsal del proceso angular y la posición de la articulación mandibular relativa a la

altura de la serie dentaria (Figura 5). Las especies con valores bajos del PC2 presentan procesos angulares retraídos dorsalmente por encima de la base de la mandíbula y la articulación mandibular ubicada por encima de la serie dentaria, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen procesos angulares sin retracción dorsal y la articulación mandibular ubicada a la misma altura de la serie dentaria.

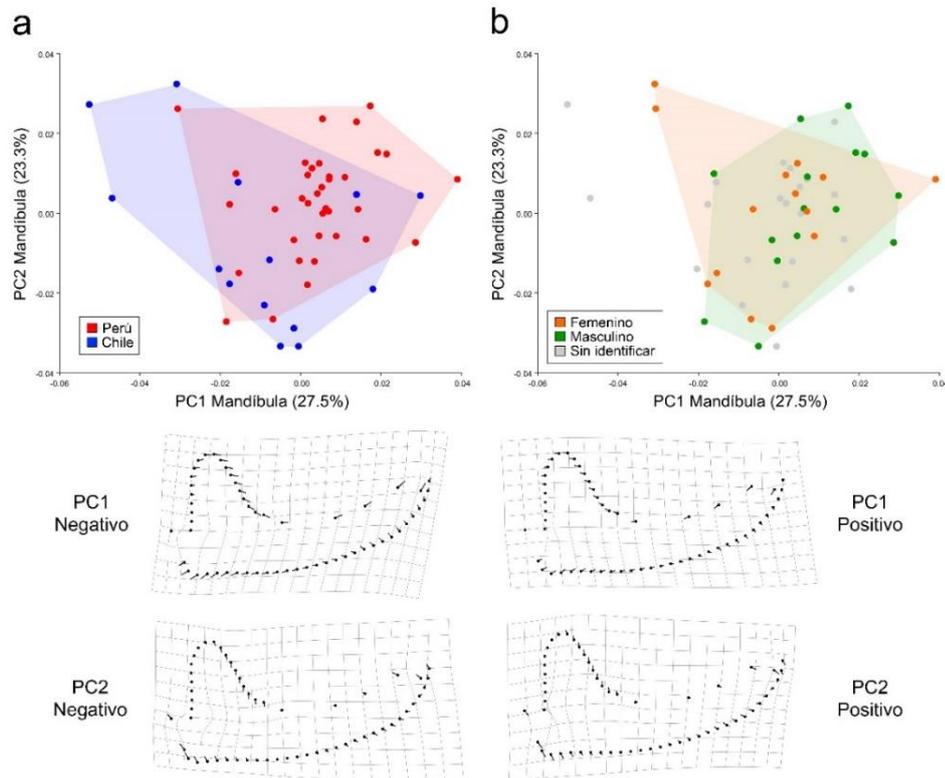


Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) intraespecífico de la morfología de la mandíbula en vista lateral de *Lontra felina*. **a** PCA entre regiones geográficas (Perú y Chile). **b** PCA entre sexos (femenino y masculino). En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal.

En la vista ventral del cráneo, el PC1 se correlaciona principalmente con la longitud relativa de los pterigoides y, en menor medida, con el ancho mastoideo, el ancho bizigomático y el tamaño relativo de la región del premaxilar y los caninos (Figura 6). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan pterigoides comparativamente cortos, mayores valores en el ancho mastoideo y el ancho bizigomático y la región premaxilar-canina retraída posteriormente, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen pterigoides comparativamente

alargados, menores valores en el ancho mastoideo y el ancho bizigomático y la región premaxilar-canina extendida distalmente. El PC2 describe fundamentalmente la variación en la longitud de la caja craneana (Figura 6). Las especies con valores bajos del PC2 presentan cajas craneanas relativamente alargadas, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cajas craneanas relativamente cortas.

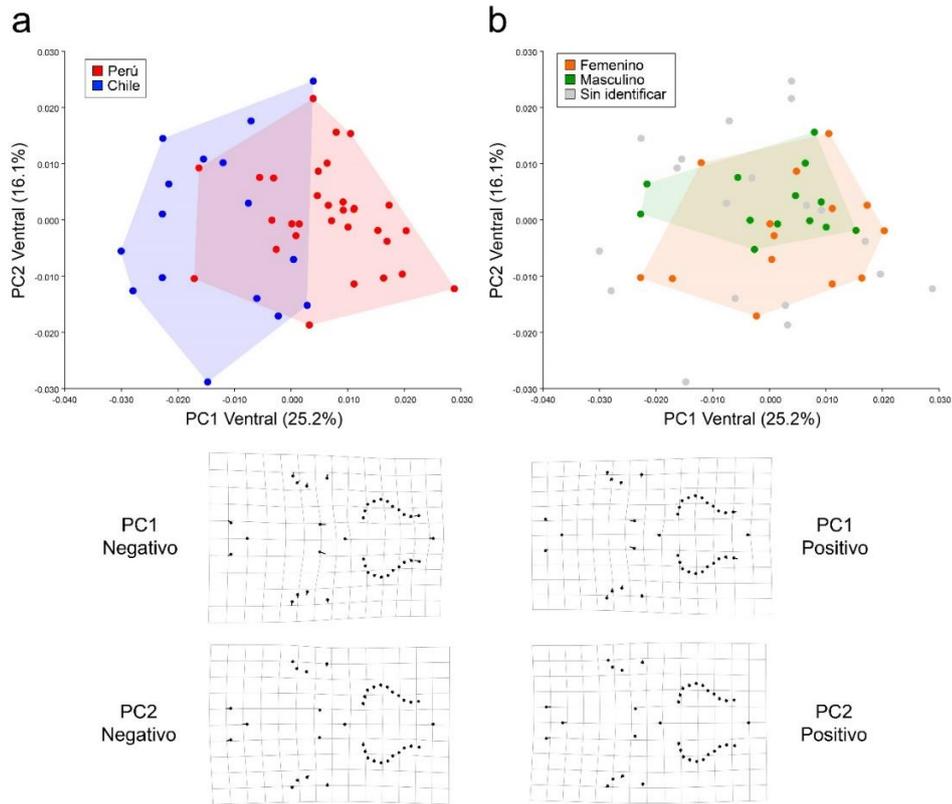


Figura 6. Análisis de componentes principales (PCA) intraespecífico de la morfología del cráneo en vista ventral de *Lontra felina*. **a** PCA entre regiones geográficas (Perú y Chile). **b** PCA entre sexos (femenino y masculino). En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal.

En la vista dorsal del cráneo, el PC1 se correlaciona con la posición relativa de las crestas frontales y la longitud relativa del hocico (Figura 7). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan crestas frontales ubicadas anteriormente y hocicos proporcionalmente cortos, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen crestas frontales relativamente posteriores y hocicos comparativamente alargados. El PC2 describe principalmente la variación en la posición relativa de la caja craneana y la región frontal con respecto al plano sagital del cráneo (Figura 7).

Las especies con valores bajos del PC2 presentan cajas craneanas dirigidas hacia el lado derecho y la región frontal más orientada hacia el lado izquierdo, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen estas regiones en direcciones contrarias a las antes mencionadas. Estas diferencias que se observan entre individuos parecen estar atribuidas a una moderada asimetría craneal.

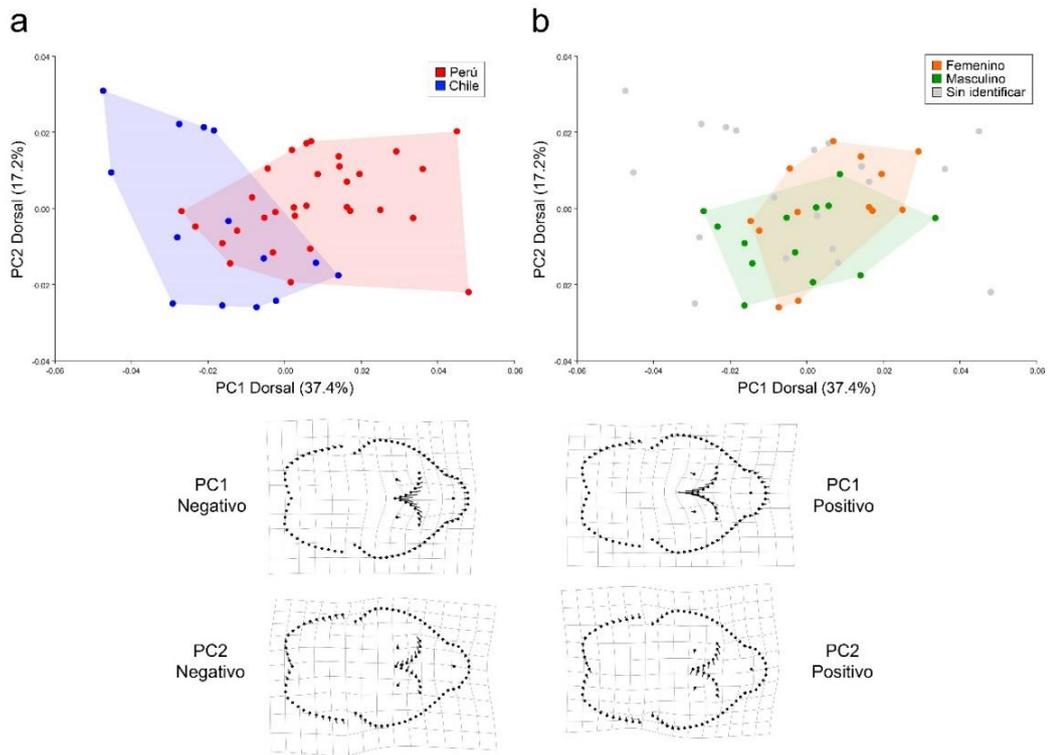


Figura 7. Análisis de componentes principales (PCA) intraespecífico de la morfología del cráneo en vista dorsal de *Lontra felina*. **a** PCA entre regiones geográficas (Perú y Chile). **b** PCA entre sexos (femenino y masculino). En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal.

En la vista lateral del cráneo, el PC1 se correlaciona con la extensión caudal de la región parietal, el tamaño del rostro y la posición relativa del arco cigomático y el proceso mastoideo con respecto al plano frontal del cráneo (Figura 8). Las especies en el extremo negativo del PC1 presentan regiones parietales extendidas caudalmente, rostros relativamente grandes y una ubicación proporcionalmente más caudal del arco cigomático y el proceso mastoideo, mientras que aquellas en el extremo positivo del PC1 poseen regiones parietales retraídas anteriormente, rostros comparativamente pequeños y una ubicación más rostral del arco cigomático

y el proceso mastoideo. El PC2 describe la variación en la altura y forma del cráneo y la posición relativa del arco cigomático y el proceso mastoideo con respecto al plano transversal del cráneo (Figura 8). Las especies con valores bajos del PC2 presentan cráneos altos y convexos y una ubicación proporcionalmente más ventral del arco cigomático y el proceso mastoideo, mientras que aquellas con valores altos del PC2 poseen cráneos bajos y planos y una ubicación más dorsal del arco cigomático y el proceso mastoideo.

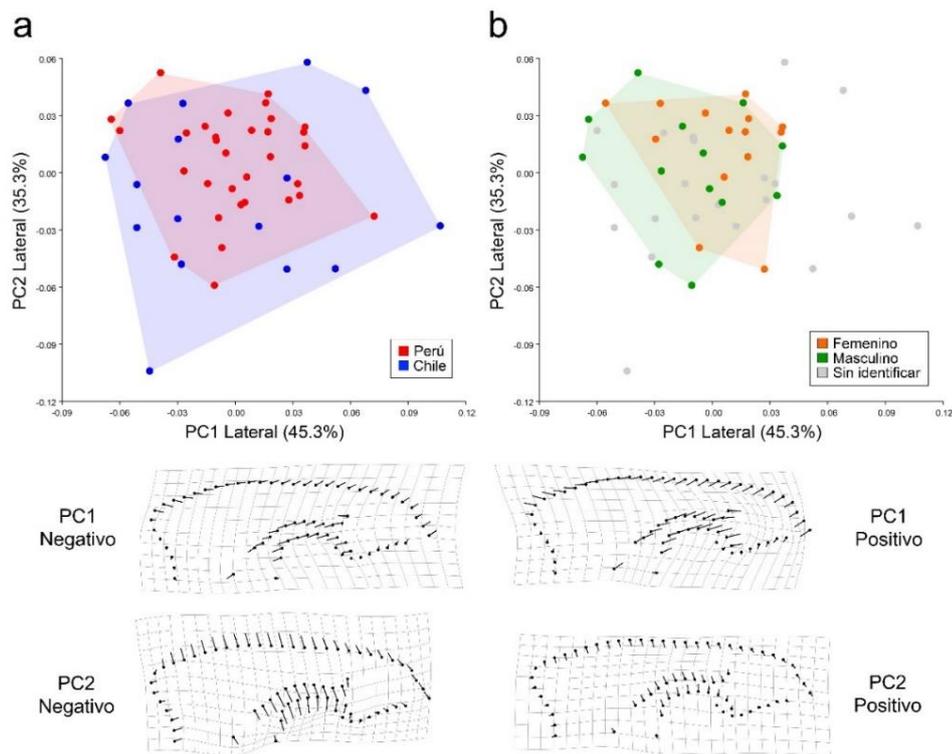


Figura 8. Análisis de componentes principales (PCA) intraespecífico de la morfología del cráneo en vista lateral de *Lontra felina*. **a** PCA entre regiones geográficas (Perú y Chile). **b** PCA entre sexos (femenino y masculino). En la parte inferior, se muestran las grillas de deformación para los valores mínimos y máximos de cada componente principal.

Los gráficos de la variación morfológica entre regiones geográficas muestran una distinción en el morfoespacio craneal ocupado por las nutrias marinas de Perú y Chile, a partir del PC1 de las vistas ventral (Figura 6a) y dorsal (Figura 7a). Las nutrias peruanas poseen valores positivos del PC1 en ambas perspectivas (i.e. cráneos proporcionalmente estrechos con hocicos alargados, la región premaxilar-canina extendida distalmente, pterigoides comparativamente alargados y crestas frontales

relativamente posteriores), mientras que las nutrias chilenas poseen valores negativos del PC1 en los dos casos (cráneos proporcionalmente anchos con hocicos cortos, la región premaxilar-canina retraída posteriormente, pterigoides comparativamente cortos y crestas frontales ubicadas anteriormente). Estas observaciones se corroboran por los análisis de función discriminante (DFA) que revelan diferencias significativas en las distancias de Procrustes entre regiones de cada vista (ventral: $p < 0.0001$, Tabla 1B; dorsal: $p = 0.0001$, Tabla 1C). Por otro lado, a pesar de encontrar una diferenciación significativa en la forma mandibular entre Perú y Chile ($p = 0.004$, Tabla 1A), tanto en el PCA de la vista lateral de la mandíbula como en la del cráneo, se observa que los individuos de ambas regiones ocupan áreas muy similares en el espacio morfológico. Asimismo, el DFA para la perspectiva lateral del cráneo señaló que no hay diferencias significativas en la forma craneal entre estas unidades geográficas ($p = 0.13$, Tabla 1D).

En cuanto a la variación morfológica entre sexos, los gráficos de las cuatro vistas mostraron una variación continua en el morfoespacio entre machos y hembras, lo que señalaría la ausencia de dimorfismo sexual en forma (Figuras 5b, 6b, 7b y 8b). Esto se confirma por los análisis discriminantes que revelaron que no hay diferencias significativas en las distancias de Procrustes de ninguna estructura entre sexos (mandíbula lateral: $p = 0.2449$, cráneo ventral: $p = 0.3796$, cráneo dorsal: $p = 0.1247$, cráneo lateral: $p = 0.1485$, Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de Función Discriminante (DFA) para la diferenciación intraespecífica en la forma del cráneo y la mandíbula de *Lontra felina* entre regiones geográficas y entre sexos. Se muestran las diferencias entre medias para las distancias de Procrustes, junto a sus valores de p correspondientes obtenidos a partir de pruebas de permutación con 10 000 iteraciones. El asterisco (*) indica los valores significativos ($p \leq 0.05$).

A. Vista Lateral de la Mandíbula		
	Distancia de Procrustes	Valor de p
Perú – Chile	0.01890635	0.0040*
Hembra – Macho	0.01355687	0.2449
B. Vista Ventral del Cráneo		
	Distancia de Procrustes	Valor de p
Perú – Chile	0.02041394	< 0.0001*
Hembra – Macho	0.00937937	0.3796

C. Vista Dorsal del Cráneo		
	Distancia de Procrustes	Valor de <i>p</i>
Perú – Chile	0.02713718	0.0001*
Hembra – Macho	0.01453546	0.1247
D. Vista Lateral del Cráneo		
	Distancia de Procrustes	Valor de <i>p</i>
Perú – Chile	0.02307305	0.1300
Hembra – Macho	0.02434931	0.1485

3.2. Variación en tamaño

Las pruebas de Lilliefors y Levene señalaron que se cumplen los supuestos de normalidad y homocedasticidad, respectivamente, para todos los conjuntos de datos ($p > 0.05$, Tabla 2), a excepción de la comparación entre regiones para la vista dorsal del cráneo ($p = 0.0098$, Tabla 2C), donde no se encontró homogeneidad de varianza. Por tanto, para evaluar la diferenciación entre grupos en este caso, se utilizó una prueba t de Student modificada para varianzas desiguales (prueba t de Welch).

Los resultados de las pruebas t de Student para el tamaño del centroide (TC) indicaron que existen diferencias significativas en el tamaño craneal entre regiones geográficas (ventral: $t(46) = 3.75$, $p = 0.0005$, Tabla 2B; dorsal: $t(44) = 4.56$, $p < 0.0001$, Tabla 2C; lateral: $t(47) = 2.24$, $p = 0.0301$, Tabla 2D), mas no en el tamaño mandibular (mandíbula: $t(49) = 1.99$, $p = 0.0528$, Tabla 2A). De esta manera, se encontró que las nutrias marinas de Perú (media TC ventral = 20.16, media TC dorsal = 38.44, media TC lateral = 25.89) presentaron cráneos más grandes que las nutrias marinas de Chile (media TC ventral = 18.83, media TC dorsal = 36.36, media TC lateral = 24.81) para las tres vistas. Asimismo, los análisis de regresión forma-tamaño entre las poblaciones peruanas y chilenas señalaron que las diferencias encontradas en el tamaño craneal estarían influenciando cambios en la forma desde las vistas ventral (Anexo 8B) y dorsal (Anexo 8C), donde los individuos con cráneos más grandes (Perú) muestran formas diferentes a los individuos con cráneos más pequeños (Chile).

Por otro lado, se encontró una diferenciación significativa en el tamaño mandibular entre sexos (mandíbula: $t(28) = 2.18$, $p = 0.0381$, Tabla 2A), pero no en el tamaño craneal (ventral: $t(26) = 1.35$, $p = 0.1899$, Tabla 2B; dorsal: $t(25) = 1.16$, $p = 0.2574$, Tabla 2C; lateral: $t(26) = 1.94$, $p = 0.0633$, Tabla 2D). A partir de esta perspectiva, se

obtuvo que los machos (media TC mandíbula = 16.10) poseen mandíbulas más grandes que las hembras (media TC mandíbula = 15.33). De hecho, se observa en los análisis de regresión forma-tamaño entre sexos que existen muy ligeras diferencias morfológicas desde la vista lateral de la mandíbula (Anexo 8E) y el cráneo (Anexo 8H), pero que dependen solamente de la variación en el tamaño.

Tabla 2. Análisis estadísticos para la diferenciación intraespecífica en el tamaño del cráneo y la mandíbula (tamaño del centroide) de *Lontra felina* entre regiones geográficas y entre sexos. Se muestran los valores del tamaño muestral (n), la media, el error estándar (ES) y la diferencia entre medias, además del estadístico t y el valor de p provenientes de la prueba t de Student. Las celdas grises contienen los valores de p correspondientes a la prueba de normalidad de Lilliefors y a la prueba de homocedasticidad de Levene. El asterisco (*) indica los valores significativos ($p \leq 0.05$).

A. Vista Lateral de la Mandíbula								
	n	Media	ES	Dif. Medias	t	Valor p	Lilliefors	Levene
Perú	36	15.81	0.14	0.71	1.99	0.0528	0.4405	0.0598
Chile	14	15.10	0.46					
Hembra	14	15.33	0.31	0.77	2.18	0.0381*	0.7504	0.0995
Macho	15	16.10	0.18					
B. Vista Ventral del Cráneo								
	n	Media	ES	Dif. Medias	t	Valor p	Lilliefors	Levene
Perú	31	20.16	0.23	1.33	3.75	0.0005*	0.6737	0.1552
Chile	16	18.83	0.20					
Hembra	14	19.82	0.21	0.52	1.35	0.1899	0.1216	0.0775
Macho	13	20.34	0.33					
C. Vista Dorsal del Cráneo								
	n	Media	ES	Dif. Medias	t	Valor p	Lilliefors	Levene
Perú	31	38.44	0.38	2.09	4.56	<.0001*	0.6294	0.0098*
Chile	14	36.36	0.26					
Hembra	13	38.04	0.46	0.89	1.16	0.2574	0.6709	0.1793
Macho	13	38.93	0.62					
D. Vista Lateral del Cráneo								
	n	Media	ES	Dif. Medias	t	Valor p	Lilliefors	Levene
Perú	32	25.89	0.23	1.08	2.24	0.0301*	0.3019	0.2206
Chile	16	24.81	0.51					
Hembra	14	24.95	0.54	1.27	1.94	0.0633	0.2876	0.5234
Macho	13	26.22	0.35					

V. DISCUSIÓN

1. *Lontra felina* y los ecomorfotipos de alimentación

Los análisis morfométricos cráneo-mandibulares realizados en esta investigación indican que la nutria marina sudamericana (*Lontra felina*) presenta un ecomorfotipo alimenticio particular y mixto como consecuencia de compartir características con los dos ecomorfotipos acuáticos identificados, el piscívoro y el durófago.

Entre los rasgos de la nutria marina que se encuentran asociados a la piscivoría destacan su cráneo bajo y plano con una caja craneana alargada y una ubicación proporcionalmente más rostral del arco cigomático y el proceso mastoideo, y sus mandíbulas alargadas con procesos coronoides bajos y proyectados anteriormente y procesos angulares con una extensión relativamente posterior. En las especies de nutrias que se alimentan principalmente de peces (*Pteronura*, *Lutra*, *Lontra canadensis* y *L. longicaudis*), estas características son más extremas, pues su menor altura, convexidad y ancho del cráneo, su mayor longitud cráneo-mandibular y sus procesos coronoides más bajos y proyectados anteriormente les atribuyen una forma aún más hidrodinámica –dentro de los carnívoros acuáticos– que facilita la captura de presas pelágicas en movimiento utilizando solamente sus dientes y mandíbulas (2,32,49). Asimismo, las nutrias piscívoras poseen cajas craneanas más alargadas y crestas frontales ubicadas más anteriormente que incrementan el área de fijación de los músculos temporales y, por consiguiente, aumentan su tamaño (2,32). La presencia de músculos temporales más grandes permite desviar la fuerza ejercida para levantar las mandíbulas hacia la región anterior mandibular cerca de los caninos (2,32). Sumado a ello, la extensión más distal de la región premaxilar-canina en el cráneo y la mayor distancia entre el p4 y el canino en las mandíbulas de los piscívoros sugieren una posición comparativamente más anterior de la dentición canina. Estas características benefician su estrategia alimenticia de captura por “chasquido” o *snapping*, en la cual los caninos protagonizan la perforación y la mordida inicial de las presas (32,49). Por otro lado, sus mandíbulas más alargadas y sus procesos angulares más extendidos posteriormente son indicativos de músculos digástricos más grandes que facilitan la apertura mandibular (2,32). Esta mayor

longitud de las mandíbulas se correlaciona también con un sitio de mordida ubicado más lejos de la articulación mandibular (32). Todos estos rasgos morfológicos exhibidos por los piscívoros se traducen en una alta velocidad de mordida, lo cual es ventajoso para depredadores que capturan presas rápidas y elusivas como los peces (31). En *Lontra felina*, sus características anatómicas se traducen en una forma craneal y mandibular altamente hidrodinámica, una mayor importancia de los músculos temporales para el cierre mandibular y una alta velocidad de mordida que optimiza la captura de peces mediante movimientos rápidos hacia adelante de las mandíbulas (“snapping”) (2,31,32,49). Cabe mencionar que, como en cualquier sistema de palanca, las mandíbulas presentan una compensación o trade-off mecánico entre la velocidad y la fuerza; por ende, los piscívoros maximizan la velocidad mandibular, a expensas de la fuerza de mordida (30,32). Entre los taxones evaluados, la nutria de río gigante (*Pteronura brasiliensis*) representa la especie morfológicamente más piscívora dado que posee los valores más extremos para este ecomorfotipo (Figuras 1-4), lo cual concuerda con su dieta compuesta casi exclusivamente de peces (1).

En comparación con las demás nutrias piscívoras evaluadas, *L. felina* posee cráneos ligeramente más anchos, rostros más cortos y pequeños y áreas molariformes relativamente más grandes, los cuales son características asociadas al ecomorfotipo durófago. En las especies de nutrias que consumen principalmente invertebrados de cuerpo duro (*Enhydra*, *Aonyx* y *Lontra provocax*), las mandíbulas con procesos coronoides más altos y proyectados más posteriormente incrementan el área de inserción de los músculos maseteros (la fosa masetérica de la rama mandibular) y, en consecuencia, aumentan su tamaño (2,32). A diferencia de los piscívoros, las nutrias durófagas poseen cajas craneanas más cortas y crestas frontales relativamente más posteriores que disminuyen el tamaño de los músculos temporales. Estas dos características (músculos maseteros más grandes y temporales más pequeños) le confieren a la musculatura masetérica una mayor importancia durante el cierre de la mandíbula en la durofagia (2,27,32). Asimismo, la presencia de músculos maseteros más grandes e importantes permite desviar la fuerza ejercida para levantar las mandíbulas hacia la región posterior mandibular

cerca de los molares (32). Las nutrias durófagas poseen áreas molariformes más grandes –típico de la dentición bunodonte– que proporcionan una mayor superficie oclusal sobre la cual aplastar y triturar exoesqueletos duros de moluscos, equinodermos y crustáceos (2,31,32). Además, sus mandíbulas más cortas se correlacionan con un sitio de mordida ubicado más cerca de la articulación mandibular que, sumado a sus demás rasgos morfológicos, les permiten a los durófagos maximizar la fuerza de mordida, a expensas de la velocidad (30,32). Ante las mayores cargas dorsoventrales supuestas por el incremento en la fuerza de mordida, las especies durófagas presentan cráneos más altos, convexos, anchos y cortos y mandíbulas más robustas que les atribuyen una mayor resistencia cráneo-mandibular (32). Entre los taxones evaluados, la nutria marina del Pacífico norte (*Enhydra lutris*) representa la especie morfológicamente más durófaga debido a que posee los valores más extremos para este ecomorfotipo (Figuras 1-4). Este resultado coincide con su ecología trófica, ya que se alimenta casi exclusivamente de invertebrados bentónicos (1,27).

Si bien ambos ecomorfotipos son claramente distinguibles, los análisis morfométricos muestran que las nueve especies de nutrias evaluadas forman una gradiente ecomorfológica que va desde la piscivoría hasta la durofagia, pero que no es restrictiva a incluir otros ítems en la dieta. Es así que, además de peces e invertebrados duros, muchas de estas especies incorporan una gran variedad de presas a su dieta –entre anfibios, aves, reptiles, insectos y pequeños mamíferos– que les otorga un espectro alimenticio más amplio y diverso que el de taxones más especializados como *E. lutris* y *P. brasiliensis* (1,32). Por ejemplo, *L. felina* consume ocasionalmente y de manera oportunista moluscos, aves, micro-mamíferos y frutas, e incluso, las poblaciones que habitan ambientes de agua dulce en los Andes del sur de Perú –en la laguna Mamacocha, a 1700 msnm– llegan a alimentarse principalmente de insectos (libélulas) y gasterópodos (caracoles) (12,14,50). Esta versatilidad alimenticia, basada en la disponibilidad de presas (12,18), puede estar relacionada a la posición de la nutria marina en una zona intermedia dentro de la gradiente ecomorfológica de las nutrias, donde se sitúa bajo algunas perspectivas cerca de las regiones del morfoespacio asociada a los piscívoros (Figuras 1 y 4) y, en

otras, cerca de las zonas vinculadas con los durófagos (Figuras 2 y 3). Cabe resaltar que este ecomorfotipo alimenticio propio de la nutria marina *L. felina* difiere notablemente en cuanto a la forma mandibular de su taxón hermano, la nutria de río patagónica *L. provocax*. Esto podría sugerir que uno de los factores ecológicos que favorecieron su reciente divergencia –hace aproximadamente 900 mil años (13,15,16)– fue una diferenciación ecomorfológica influenciada por competencia interespecífica por el alimento.

Un caso particular dentro de esta gradiente es el de la nutria asiática de uñas pequeñas (*A. cinereus*), la cual emplea la estrategia de dejar bajo el sol los bivalvos que captura para que se abran con el calor y así consumirlos sin tener que triturar sus conchas duras, tal como sí lo hace *E. lutris* (51). Este cambio en la estrategia de alimentación podría estar influyendo sobre su morfología y demostrando su ubicación lejos del morfotipo extremo durófago en algunas de las vistas.

Las posiciones excepcionales de las nutrias de río *L. canadensis*, *L. longicaudis* y *L. provocax* en los filomorfoespacios de las tres perspectivas craneales, donde se alejan de los morfotipos extremos correspondientes a su ecología alimenticia (piscivoría para *L. canadensis* y *L. longicaudis* y durofagia para *L. provocax*), parecen estar relacionadas principalmente con la filogenia, puesto que se observan formas similares –ubicación cercana en el morfoespacio– entre los taxones cercanamente relacionados del clado *Lontra*. Por lo tanto, se puede inferir que la variación de la morfología craneal en las nutrias se encuentra influenciada no solo por su ecología, sino también en cierta medida por su historia evolutiva, reflejando así tanto una señal filogenética como ecológica.

1.1. Señal filogenética en la morfología craneal de los mustélidos

Las modificaciones craneales y mandibulares entre los clados de Mustelidae están estrechamente relacionadas a la dieta y las estrategias de alimentación (2,33); no obstante, estudios recientes han evidenciado que estas tendencias ecológicas vinculadas a la alimentación se encuentran restringidas fuertemente por la historia evolutiva (52). En este sentido, nuestros análisis morfométricos del cráneo y la mandíbula mostraron una superposición en el área del filomorfoespacio ocupada

por los taxones de los clados Mustelinae (visones y comadrejas) y Lutrinae (nutrias) y, al mismo tiempo, revelaron una marcada diferenciación entre el morfoespacio ocupado por ellos dos y el del clado Guloninae (*Martes*, *Gulo* y *Eira*). Estas observaciones señalan que los mustelinos y los lutrinos comparten un patrón morfológico craneal similar compuesto por cajas craneanas más anchas y alargadas, rostros más cortos y pequeños y una ubicación más anterior del arco cigomático en comparación con los demás mustélidos, lo cual respalda la existencia de señal filogenética en la morfología craneal del clado Mustelidae como lo indican las pruebas de permutación realizadas. Asimismo, este hallazgo concuerda con Law (2019), quién encontró que durante la Transición Climática del Mioceno Medio – hace aproximadamente 14 millones de años– ocurrió dentro de Mustelidae un cambio evolutivo en la forma craneal hacia el clado conformado por Ictonychinae, Mustelinae y Lutrinae, relacionado al ensanchamiento del cráneo y el acortamiento del rostro (52). De esta manera, las similitudes entre los clados hermanos Mustelinae y Lutrinae apoyan la idea sugerida por estudios previos sobre que la transición hacia el estilo de vida acuático en los mustélidos –representado por las nutrias– requirió cambios craneales relativamente simples (2). De hecho, Law (2019) encontró que los lutrinos se diferenciaron de los mustelinos existentes principalmente por cuerpos más grandes y robustos (52), sugiriendo que la transición a la vida acuática habría sido protagonizada por cambios en la forma y el tamaño corporal.

2. Variación intraespecífica en la morfología craneal y mandibular

Esta investigación representa el primer estudio que utiliza herramientas de morfometría geométrica para describir la variación geográfica y sexual de *L. felina* a lo largo de su distribución. Los resultados sugieren la ausencia de dimorfismo sexual en la forma cráneo-mandibular, con diferencias sutiles en cuanto al tamaño, y revelan la existencia de variabilidad morfológica en la forma y el tamaño del cráneo entre las poblaciones de Perú y Chile, mas no en relación a la mandíbula.

En cuanto a la variación morfológica entre sexos, nuestros resultados indicaron la ausencia de dimorfismo sexual en la forma y el tamaño craneal de *Lontra felina*, aunque mostraron señales mínimas de diferenciación en la morfología mandibular que

dependen únicamente del tamaño. Esta variabilidad casi inexistente puede ser atribuida a diversos factores ambientales e históricos que, según estudios previos, propician la presencia de un menor grado de dimorfismo sexual en las nutrias con respecto a los carnívoros completamente terrestres del clado Musteloidea (34). Law & Mehta (2018) señalaron que el amplio rango dietético y la mayor abundancia de presas en ambientes acuáticos contribuyen a la disminución de la competencia intersexual en Lutrinae, por lo cual es más probable que las especies de nutrias presenten pocas o nulas diferencias entre sexos. En este sentido, se ha reportado para *Lontra longicaudis* y *Lutra lutra*, la existencia de un sutil dimorfismo sexual en la forma y el tamaño craneo-mandibular, siendo los cambios en forma menores a los cambios en tamaño (26,28). En el caso de *L. felina*, su amplia variedad dietética, su comportamiento oportunista y la alta abundancia de presas en el hábitat marino-costero del Sistema de la Corriente de Humboldt explicarían la potencial ausencia de dimorfismo sexual en la especie.

La variación geográfica en la morfología craneal y mandibular ha sido estudiada previamente en otras especies de nutrias usando morfometría geométrica. Hernández-Romero et al. (2015) reportaron que existen diferencias en la forma y el tamaño craneo-mandibular de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) entre unidades geográficas, con un patrón que sigue la regla de Bergmann (a mayor latitud, mayor tamaño corporal), y atribuyó esta variación a la presencia de barreras geográficas, la configuración espacial de las regiones hidrológicas y/o las grandes distancias entre las poblaciones a lo largo de la distribución de la especie (26). Asimismo, Lau et al. (2017) examinaron la morfología craneo-dental de la nutria euroasiática (*Lutra lutra*) y encontró diferencias en la forma entre las poblaciones de Corea, Japón y Taiwán, las cuales probablemente serían el resultado de las divergencias influenciadas por la separación geográfica y la adaptación a distintos ambientes (29). De igual manera, Campbell & Santana (2017) reportaron la presencia de diferencias morfológicas craneales entre dos subespecies de la nutria marina del Pacífico Norte (*E. lutris*) con distribuciones distintas y que difieren en su ecología dietaria, una generalista (*E. l. kenyoni*) y otra especialista (*E. l. nereis*) (27).

Nuestros resultados revelaron diferencias geográficas significativas en la forma craneal de *L. felina* asociadas a la variación latitudinal en la dieta entre las poblaciones de Perú y Chile (Figura 9). Por un lado, las nutrias peruanas exhibieron cráneos proporcionalmente más estrechos y rostros más extendidos distalmente –propios del ecomorfotipo piscívoro– que favorecen su forma hidrodinámica y les conceden una mayor ventaja para capturar presas rápidas y elusivas con los caninos, otorgándoles una mejor condición para la piscivoría (2,32). Por otro lado, las nutrias chilenas exhibieron cráneos más anchos y rostros más cortos –típicos del ecomorfotipo durófago– que, sumados a sus músculos temporales aparentemente más grandes, les proporcionan una mayor resistencia craneal y una mayor fuerza de mordida para alimentarse de manera más eficiente de invertebrados de cuerpo duro (31,32). Esta diferenciación coincide precisamente con la variación en la composición de la dieta entre ambas poblaciones, pues las nutrias marinas del norte (Perú) son principalmente piscívoras (consumen en mayor proporción peces), mientras que las del sur (Chile) son más durófagas (consumen mayoritariamente crustáceos) (12,18,22,25). De esta manera, se puede establecer que existe una relación estrecha entre la variabilidad morfológica, la alimentación y la geografía de *L. felina*.

Adicionalmente, las comparaciones en el tamaño geométrico craneal y los análisis de regresión forma-tamaño señalan que estas diferencias morfológicas en *L. felina* están vinculadas a través de una relación alométrica, en la cual la forma del cráneo cambia en conjunto con el tamaño. En este sentido, se encontró que las nutrias marinas de Perú poseen cráneos ligeramente más grandes que las nutrias marinas de Chile. Estos cambios en el tamaño craneal pueden estar influenciados por múltiples factores, aunque existen aspectos de la alimentación y la energética del forrajeo que podrían ejercer presiones ecológicas sobre este rasgo morfológico. En el caso de la piscivoría, la estrategia alimenticia empleada para capturar presas elusivas supone un alto costo energético debido a los mayores tiempos de inmersión destinados a la búsqueda y persecución del alimento (18), por lo que la presencia de cráneos más grandes en las nutrias con dietas predominantemente piscívoras podría permitirles compensar el balance energético al expandir el rango de tamaños de presas potenciales (53) y hacer posible el consumo de presas más grandes con mayor aporte de energía (31,32). Esto

cobra una mayor relevancia si se considera la necesidad de la nutria marina de optimizar la producción de calor para contrarrestar la pérdida que sufre por el ambiente frío del Sistema de Humboldt (12,19).

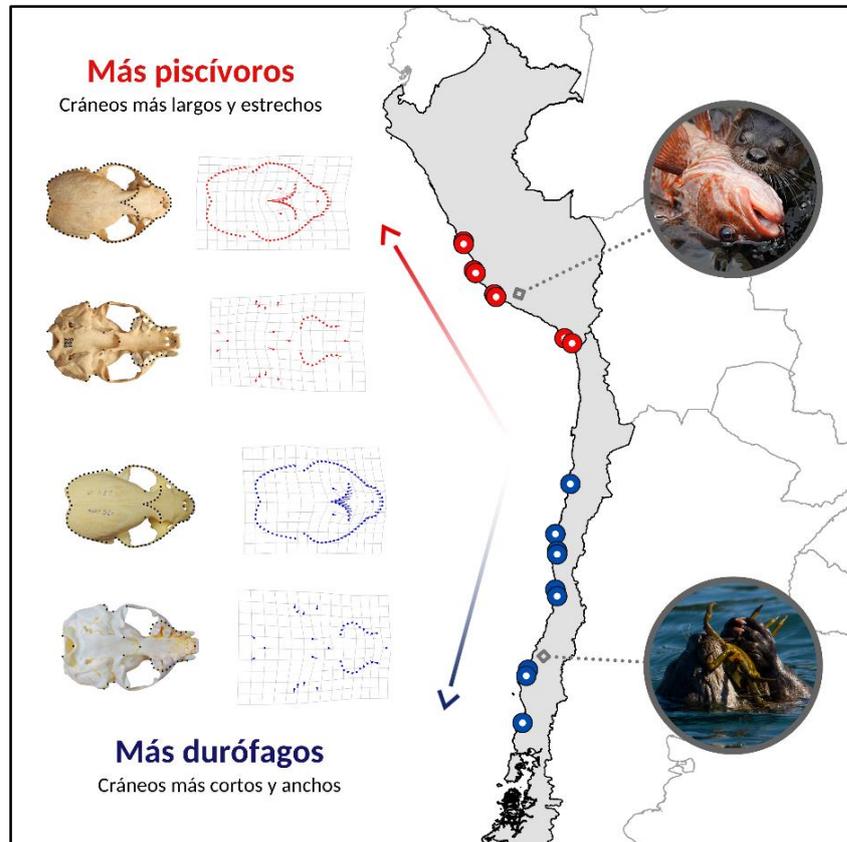


Figura 9. Variación morfológica craneal asociada a la dieta y la región geográfica, observada entre las poblaciones de Perú y Chile de *Lontra felina*.

3. Divergencia morfológica sugiere proceso de especiación entre poblaciones

La variación geográfica en la morfología craneal reportada en este estudio coincide con los datos moleculares de Vianna et al. (2010), quienes encontraron marcadas diferencias genéticas entre las poblaciones peruanas y chilenas de *L. felina*. En base a sus análisis filogenéticos, los autores observaron dos grandes haplogrupos divergentes, uno compuesto por haplotipos exclusivamente de Perú y el otro con todos los haplotipos de Chile, y los definieron como dos unidades evolutivamente significativas tras identificar entre ellas la presencia de extensas playas de arena que actúan como barreras geográficas a la dispersión (13). Precisamente, la zona conformada por el sur de la costa peruana y el norte de Chile (latitud 17° a 19° S) está

compuesta por playas de arena de hasta 56 km de longitud que pueden constituir barreras físicas permanentes para *L. felina* dada su dependencia de los parches rocosos de litoral y favorecer el aislamiento genético entre ambos grupos poblacionales (12,13). Además, el tiempo de divergencia entre los haplogrupos peruanos y chilenos fue estimado en aproximadamente 500 mil años (13), por lo que resulta interesante plantear que este fue un tiempo suficiente para la divergencia tanto morfológica como genética de las poblaciones de *L. felina* a lo largo de su distribución en el Sistema de Humboldt. Esta separación también concuerda con la división de subespecies sugerida en estudios anteriores: *L. f. peruviansis* (la nutria marina del norte) y *L. f. felina* (la nutria marina del sur) (13).

De esta manera, la congruencia entre la variación morfológica –influenciada por la dieta– y la variación genética entre las poblaciones de Perú y Chile de *L. felina* apoya la existencia de un proceso de especiación alopátrica en marcha, el cual actualmente sería de relevancia para su conservación dado que se encuentra catalogada como especie “En Peligro” debido a la pérdida y explotación de su hábitat según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (54). Para dar mayor soporte a estos hallazgos, estudios posteriores deben utilizar un enfoque integrativo de técnicas de filogeografía y morfometría geométrica para estudiar si la variabilidad genética y morfológica de *Lontra felina* es consistente en un contexto geográfico, abarcando además un muestreo representativo para toda la distribución de la especie, con énfasis en los extremos norte (Chimbote) y sur (isla de Chiloé). Asimismo, esto último permitiría determinar si estuviera ocurriendo en su lugar un caso de gradación latitudinal, en el cual los individuos que habitan en los extremos de la distribución de la especie exhiben una mayor diferenciación morfológica, no solo por la distancia geográfica entre ellos, sino también por las diferentes y/o subóptimas condiciones ambientales a las que probablemente estén sujetos (55).

VI. CONCLUSIONES

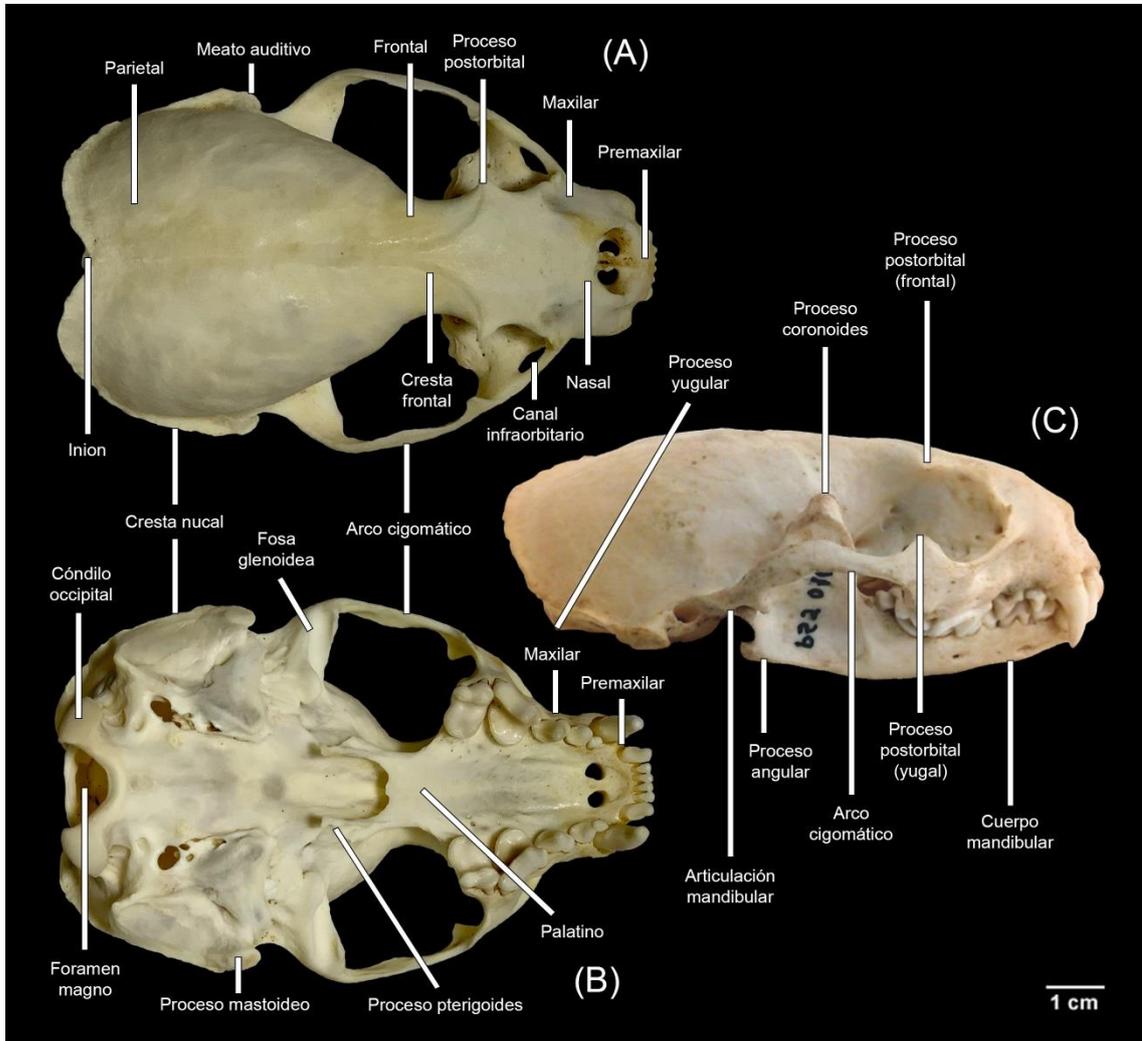
Los análisis morfométricos del cráneo y la mandíbula demostraron que la nutria marina (*Lontra felina*) presenta un ecomorfotipo de alimentación mixto, con características tanto del ecomorfotipo piscívoro (cráneos planos y estrechos, cajas craneanas más alargadas, mandíbulas más alargadas y procesos angulares más grandes) como del ecomorfotipo durófago (cráneos más cortos, convexos y anchos, áreas molariformes más grandes y mandíbulas más cortas).

Los análisis intraespecíficos de *L. felina* indicaron una potencial ausencia de dimorfismo sexual a nivel cráneo-mandibular, pero revelaron diferencias geográficas en su morfología craneal asociadas a la variación en la dieta entre Perú y Chile. De esta manera, las poblaciones de Perú exhibieron cráneos más alargados y estrechos, propios del ecomorfotipo piscívoro, y las poblaciones de Chile, cráneos más cortos y anchos, típicos del ecomorfotipo durófago.

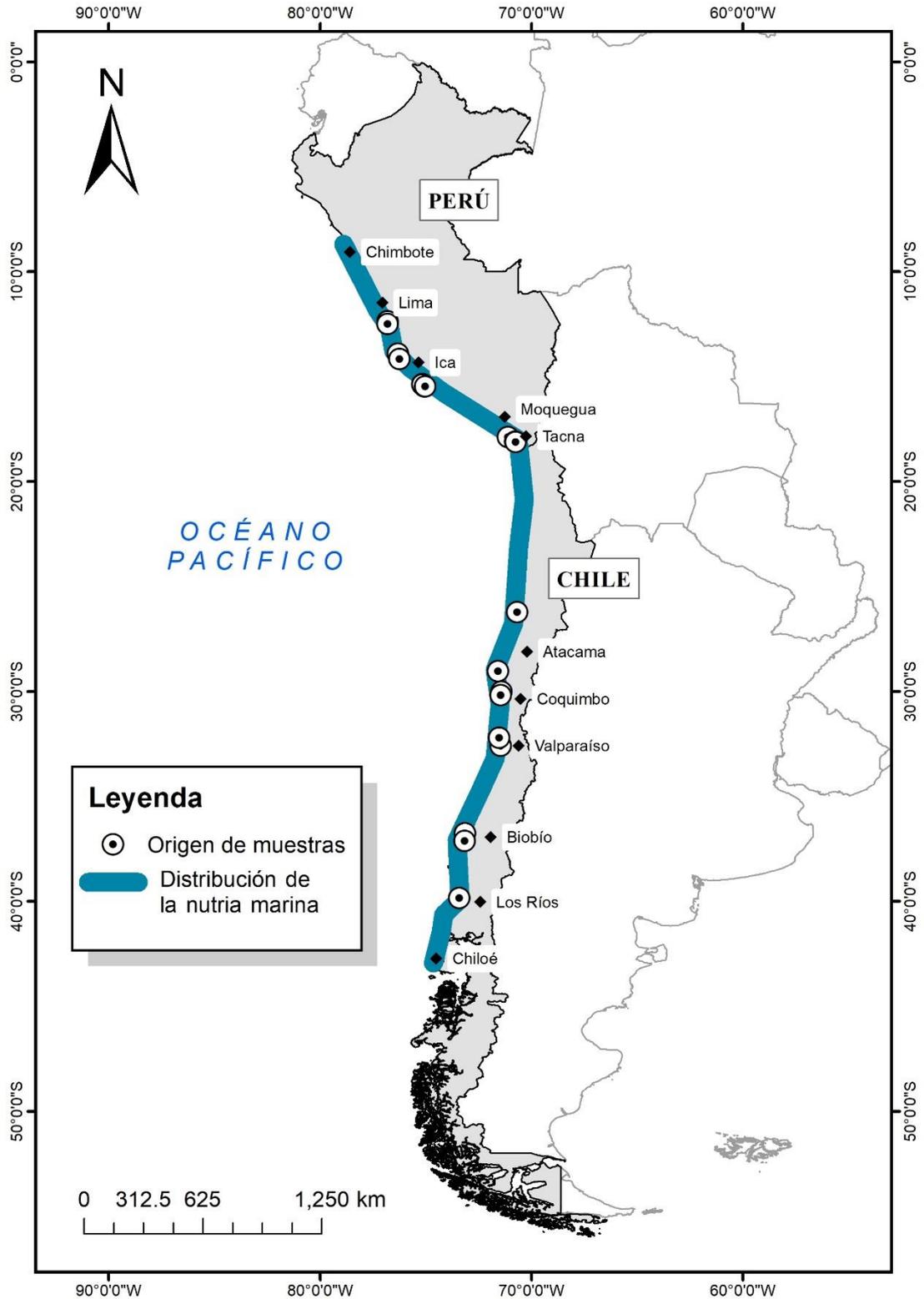
Los resultados de este estudio son congruentes con la variabilidad genética previamente reportada entre las poblaciones peruanas y chilenas de *L. felina*, lo cual sugiere la existencia de un proceso de especiación alopátrica en marcha conducido por la dieta y cuyo conocimiento es de relevancia para la conservación de la especie.

VII. ANEXOS

Anexo 1. Elementos cráneo-mandibulares de *Lontra felina* desde las vistas (A) dorsal, (B) ventral y (C) lateral.



Anexo 2. Distribución geográfica de *Lontra felina*, indicando el origen (localidad) de los especímenes. Basada en la distribución continua de la especie, descrita en Valqui (2012).



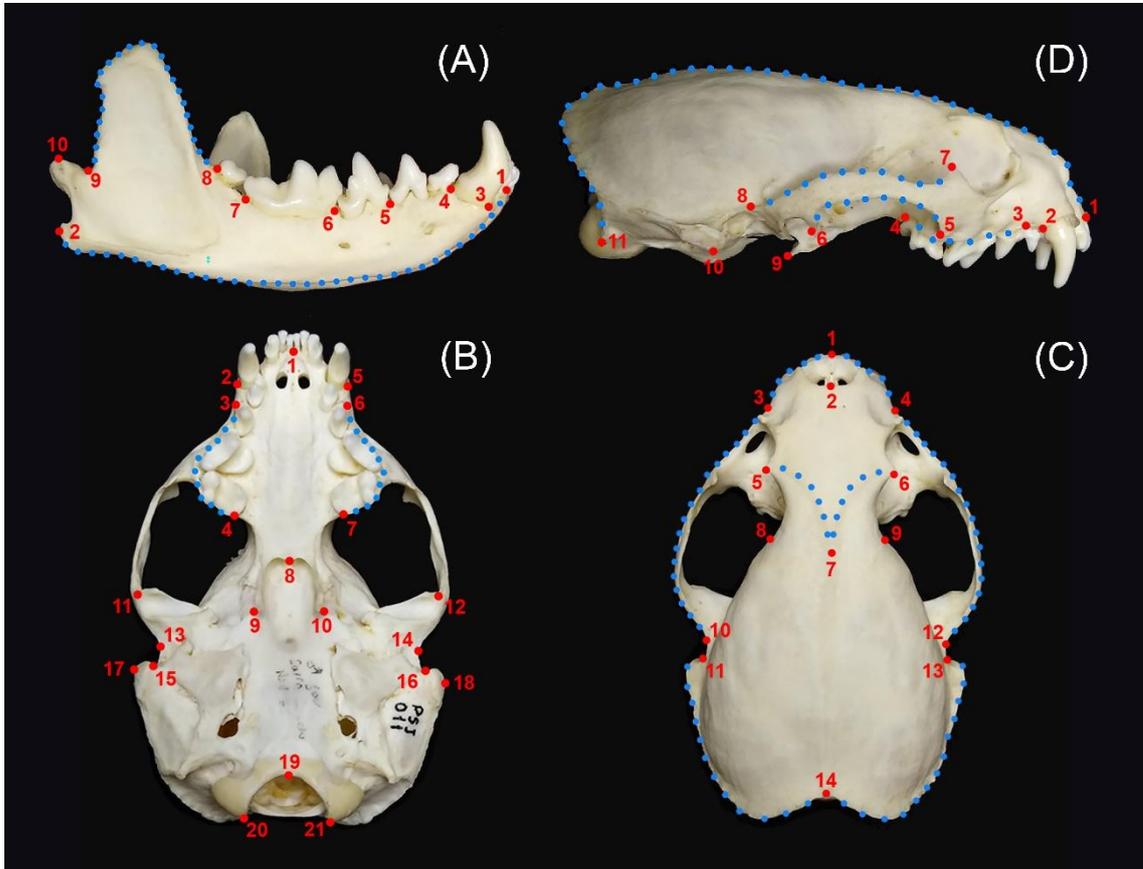
Anexo 3. Lista de especímenes de *Lontra felina* utilizados en este estudio. Se incluye la colección, el código, el sexo (M = masculino, F = femenino, s/i = sin identificar) y la localización que corresponde a cada espécimen.

Colecciones: Laboratorio de Biogeociencias de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (BGC-UPCH), Centro para la Sostenibilidad Ambiental de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (CSA-UPCH), ONG Pro Delphinus (PDELP), ONG Áreas Costeras y Recursos Marinos (ACOREMA), Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Museo de Historia Natural de Valparaíso (MHNV), Colección Mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHN), Colección de Vertebrados del Museo de Historia Natural Río Seco (MFSI), Centro de Investigación para la Sustentabilidad de la Universidad Andrés Bello (CIS-UAB) y la colección privada de Gabriel Arcaya Morales (CP-GAM).

N°	Colección	Código	Sexo	Localización
1	BGC-UPCH	JV001	F	Perú
2	BGC-UPCH	JV002	M	Ilo, Moquegua, Perú
3	BGC-UPCH	JV006	s/i	Perú
4	BGC-UPCH	JV007	s/i	Perú
5	BGC-UPCH	LH001	F	Lagunillas, Ica, Perú
6	CSA-UPCH	PSJ001	s/i	Marcona, Ica, Perú
7	CSA-UPCH	PSJ003	M	Playa Hermosa, Ica, Perú
8	CSA-UPCH	PSJ004	F	Marcona, Ica, Perú
9	CSA-UPCH	PSJ005	s/i	Marcona, Ica, Perú
10	CSA-UPCH	PSJ006	M	Marcona, Ica, Perú
11	CSA-UPCH	PSJ007	F	Marcona, Ica, Perú
12	CSA-UPCH	PSJ008	M	Base Naval, Ica, Perú
13	CSA-UPCH	PSJ010	M	Tres Hermanas, Ica, Perú
14	CSA-UPCH	PSJ011	M	Carro Caído, Ica, Perú
15	CSA-UPCH	PSJ012	M	Marcona, Ica, Perú
16	CSA-UPCH	PSJ014	s/i	Marcona, Ica, Perú
17	PDELP	FBR3335	F	Ite, Tacna, Perú
18	PDELP	FBR3336	s/i	Tres Cruces, Tacna, Perú
19	PDELP	JCM7	F	Ite, Tacna, Perú
20	PDELP	JCM48	F	Ite, Tacna, Perú
21	PDELP	NAP124	M	Ilo, Moquegua, Perú
22	PDELP	NAP125	F	Ilo, Moquegua, Perú
23	PDELP	NAP127	M	Ilo, Moquegua, Perú

24	PDELP	NAP130	s/i	Ilo, Moquegua, Perú
25	PDELP	NAP132	M	Vila Vila, Tacna, Perú
26	PDELP	NOE008	F	Punta Picata, Tacna, Perú
27	PDELP	NOE214	M	Vila Vila, Tacna, Perú
28	PDELP	TSY076	F	Ite, Tacna, Perú
29	ACOREMA	CR045	M	Paracas, Ica, Perú
30	ACOREMA	CR056	s/i	Lagunillas, Ica, Perú
31	ACOREMA	CR172	M	El Chucho, Ica, Perú
32	ACOREMA	CR181	s/i	Paracas, Ica, Perú
33	ACOREMA	CR541	s/i	Paracas, Ica, Perú
34	ACOREMA	CR543	s/i	Paracas, Ica, Perú
35	CP-GAM	CO-GA001	F	Playa El Puerto, Lima, Perú
36	MUSM	23103	s/i	Nazca, Ica, Perú
37	MUSM	24338	s/i	Playa Las Ninfas, Lima, Perú
38	MHNV	352	s/i	Concepción, Biobío, Chile
39	MHNV	353	F	Isla Chañaral, Atacama, Chile
40	MNHN	524	M	Chile
41	MNHN	1529	s/i	Chile
42	MNHN	1589	s/i	Isla Cachagua, Valparaíso, Chile
43	MNHN	1908	F	Isla Chañaral, Atacama, Chile
44	MNHN	1909	F	Isla Chañaral, Atacama, Chile
45	MNHN	1910	M	Isla Chañaral, Atacama, Chile
46	MNHN	1911	F	Isla Chañaral, Atacama, Chile
47	MFSI	MU-0001	s/i	Playa San Ignacio, Los Ríos, Chile
48	CIS-UAB	LFCRAN1	s/i	Puquén, Valparaíso, Chile
49	CIS-UAB	LFCRAN3	s/i	Playa Colcura, Biobío, Chile
50	CIS-UAB	LFCRAN6	s/i	Panul, Coquimbo, Chile
51	CIS-UAB	LFCRAN7	s/i	Chile
52	CIS-UAB	LFCRAN8	s/i	Chile
53	CIS-UAB	LF39	s/i	Puquén, Valparaíso, Chile
54	CIS-UAB	LF63	s/i	Pan de Azúcar, Atacama, Chile
55	CIS-UAB	KIKE	s/i	Guanaqueros, Coquimbo, Chile

Anexo 4. Landmarks (rojo) y semi-landmarks (celeste) digitalizados en la vista (A) lateral de la mandíbula, (B) ventral del cráneo, (C) dorsal del cráneo y (D) lateral del cráneo para los análisis de morfometría geométrica (*Nutria marina*, *Lontra felina*).



Anexo 5. Descripción de landmarks y semi-landmarks utilizados. Los semi-landmarks se encuentran en cursiva.

Vista Lateral de la Mandíbula	
1	Punto más rostral del alvéolo del incisivo 3 (i3)
2	Punto más caudal del proceso angular
3	Punto más rostral del alvéolo canino
4	Punto más caudal del alvéolo canino
5	Punto más rostral del alvéolo del premolar 3 (p3)
6	Punto más rostral de los alvéolos carnasiales
7	Punto más caudal de los alvéolos carnasiales
8	Punto más caudal del alvéolo del último molar
9	Punto más ventral de la escotadura mandibular
10	Punto más dorsal del proceso condiloide
1-2	<i>Borde ventral de la mandíbula</i>
8-9	<i>Borde dorsal del proceso coronoide</i>

Vista Ventral del Cráneo	
1	Punto más caudal en el medio de la fila de alvéolos incisivos
2	Punto más caudo-lateral del alvéolo canino (derecha)
3	Punto más rostro-lateral de los alvéolos del premolar 3 (P3) (derecha)
4	Punto más caudo-medial de los alvéolos del último molar (derecha)
5	Punto más caudo-lateral del alvéolo canino (izquierda)
6	Punto más rostro-lateral de los alvéolos del premolar 3 (P3) (izquierda)
7	Punto más caudo-medial de los alvéolos del último molar (izquierda)
8	Punto más caudal de la sutura interpalatina
9	Punta del proceso pterigoides (derecha)
10	Punta del proceso pterigoides (izquierda)
11	Punto más rostro-lateral de la fosa glenoidea (derecha)
12	Punto más rostro-lateral de la fosa glenoidea (izquierda)
13	Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (derecha)
14	Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (izquierda)
15	Intersección entre el proceso mastoideo y el perfil craneal (derecha)
16	Intersección entre el proceso mastoideo y el perfil craneal (izquierda)
17	Punto más lateral del proceso mastoideo (derecha)
18	Punto más lateral del proceso mastoideo (izquierda)
19	Punto más rostral del foramen magno
20	Punto más caudal del cóndilo occipital (derecha)
21	Punto más caudal del cóndilo occipital (izquierda)
3-4	<i>Borde alveolar externo (derecha)</i>
6-7	<i>Borde alveolar externo (izquierda)</i>

Vista Dorsal del Cráneo	
1	Punto medio en el borde rostral de los premaxilares
2	Punto más rostral de la sutura internasal
3	Punto más rostral de la inserción del yugal en el maxilar (izquierda)
4	Punto más rostral de la inserción del yugal en el maxilar (derecha)
5	Punta del proceso postorbital del frontal (izquierda)
6	Punta del proceso postorbital del frontal (derecha)
7	Intersección de las crestas frontales
8	Punto más caudal del borde externo del frontal (izquierda)
9	Punto más caudal del borde externo del frontal (derecha)
10	Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (izquierda)
11	Intersección entre el proceso mastoideo y el perfil craneal (izquierda)
12	Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (derecha)
13	Intersección entre el proceso mastoideo y el perfil craneal (derecha)
14	Intersección entre la cresta sagital y la cresta nugal
1-10	<i>Borde rostro-lateral del cráneo desde el premaxilar hasta el escamoso (izquierda)</i>
1-12	<i>Borde rostro-lateral del cráneo desde el premaxilar hasta el escamoso (derecha)</i>
5-7	<i>Cresta frontal (izquierda)</i>
6-7	<i>Cresta frontal (derecha)</i>
11-14	<i>Cresta nugal (izquierda)</i>
13-14	<i>Cresta nugal (derecha)</i>

Vista Lateral del Cráneo	
1	Punto más rostral del alvéolo del incisivo 3 (I3)
2	Punto más caudal del alvéolo canino
3	Punto más rostral de los alvéolos del premolar 3 (P3)
4	Punto más caudal de los alvéolos del último molar
5	Punta del proceso maxilar del yugal
6	Punto más rostro-ventral de la fosa glenoidea
7	Punta del proceso postorbital del yugal
8	Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso
9	Punta del proceso pterigoides
10	Punto más ventral del proceso mastoideo
11	Punta del proceso yugular del occipital
1-11	<i>Borde dorsal del cráneo</i>
3-4	<i>Borde alveolar externo</i>
5-6	<i>Borde ventral del arco cigomático</i>
7-8	<i>Borde dorsal del arco cigomático</i>

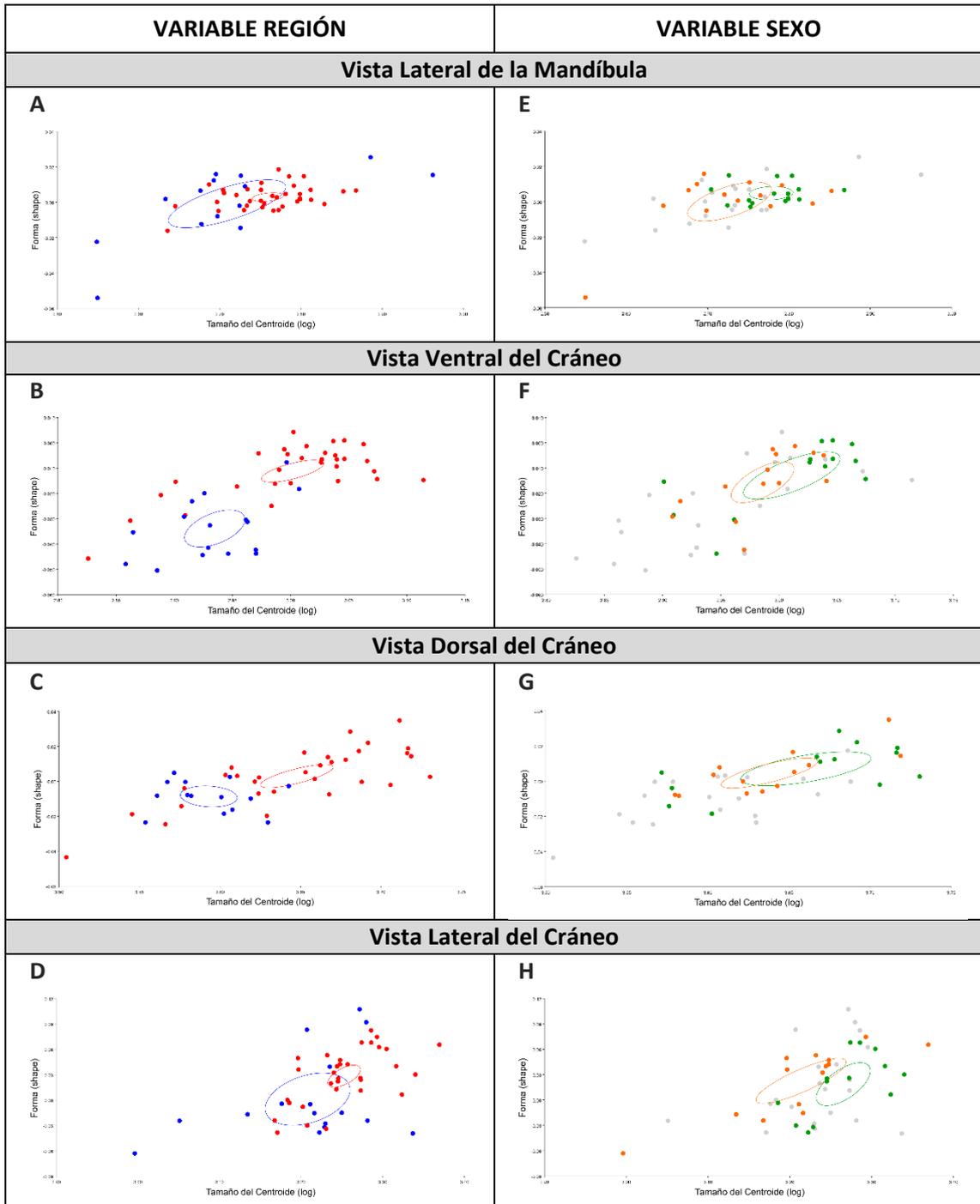
Anexo 6. Análisis de Regresión Multivariada de la forma (coordenadas de Procrustes) sobre el tamaño (logaritmo del tamaño del centroide), a nivel inter e intraespecífico. Las pruebas de permutación contra la hipótesis nula de independencia se computaron con 10 000 iteraciones. El asterisco (*) indica los valores significativos.

NIVEL INTERESPECÍFICO			NIVEL INTRAESPECÍFICO		
Vista Lateral de la Mandíbula					
A	Fuente	Sum. Cuadrados	E	Fuente	Sum. Cuadrados
	Modelo	0.08371296		Modelo	0.00262937
	Residual	0.41393190		Residual	0.05568554
	Total	0.49764487		Total	0.05831490
	% Predicción de alometría	16.8218 %		% Predicción de alometría	4.5089 %
	Prueba de permutación			Prueba de permutación	
	Valor de p	< 0.0001*		Valor de p	0.0331*
Vista Ventral del Cráneo					
B	Fuente	Sum. Cuadrados	F	Fuente	Sum. Cuadrados
	Modelo	0.33047603		Modelo	0.00579590
	Residual	0.54930289		Residual	0.03508598
	Total	0.87977892		Total	0.04088188
	% Predicción de alometría	37.5635 %		% Predicción de alometría	14.1772 %
	Prueba de permutación			Prueba de permutación	
	Valor de p	< 0.0001*		Valor de p	< 0.0001*
Vista Dorsal del Cráneo					
C	Fuente	Sum. Cuadrados	G	Fuente	Sum. Cuadrados
	Modelo	0.23975447		Modelo	0.00536407
	Residual	0.53130678		Residual	0.05461356
	Total	0.77106125		Total	0.05997764
	% Predicción de alometría	31.0941 %		% Predicción de alometría	8.9435 %
	Prueba de permutación			Prueba de permutación	
	Valor de p	< 0.0001*		Valor de p	0.0018*
Vista Lateral del Cráneo					
D	Fuente	Sum. Cuadrados	H	Fuente	Sum. Cuadrados
	Modelo	0.16521716		Modelo	0.02126420
	Residual	0.75465880		Residual	0.14605088
	Total	0.91987596		Total	0.16731508
	% Predicción de alometría	17.9608 %		% Predicción de alometría	12.7091 %
	Prueba de permutación			Prueba de permutación	
	Valor de p	< 0.0001*		Valor de p	0.0007*

Anexo 7. Especies de mustélidos (Mustelidae) analizadas en este estudio, clasificadas según su categoría dietaria basada en la literatura. Se incluye la abreviatura utilizada para identificar a cada especie en los análisis morfométricos.

Género	Especie	Abrev.	Biogeografía	Categoría Dietaria
<i>Martes</i>	<i>americana</i>	Mam	Norteamérica	Carnívoro terrestre
<i>Gulo</i>	<i>gulo</i>	Ggu	Eurasia, Norteamérica	Carnívoro terrestre
<i>Eira</i>	<i>barbara</i>	Eba	México, Sudamérica	Carnívoro terrestre
<i>Mustela</i>	<i>nivalis</i>	Mni	Eurasia, Norteamérica	Carnívoro terrestre
<i>Mustela</i>	<i>erminea</i>	Mer	Eurasia, Norteamérica	Carnívoro terrestre
<i>Mustela</i>	<i>frenata</i>	Mfr	América	Carnívoro terrestre
<i>Neovison</i>	<i>vison</i>	Nvi	América, Europa	Carnívoro terrestre
<i>Pteronura</i>	<i>brasiliensis</i>	Pbr	Sudamérica	Carnívoro acuático-Piscívoro
<i>Enhydra</i>	<i>lutris</i>	Elu	Pacífico norte	Carnívoro acuático-Durófago
<i>Aonyx</i>	<i>capensis</i>	Aca	África subsahariana	Carnívoro acuático-Durófago
<i>Aonyx</i>	<i>cinereus</i>	Aci	Sudeste de Asia	Carnívoro acuático-Durófago
<i>Lutra</i>	<i>lutra</i>	Llu	Eurasia, África norte	Carnívoro acuático-Piscívoro
<i>Lontra</i>	<i>canadensis</i>	Lca	Norteamérica	Carnívoro acuático-Piscívoro
<i>Lontra</i>	<i>longicaudis</i>	Llo	México, Sudamérica	Carnívoro acuático-Piscívoro
<i>Lontra</i>	<i>provocax</i>	Lpr	Chile, Argentina	Carnívoro acuático-Durófago
<i>Lontra</i>	<i>felina</i>	Lfe	Pacífico sudeste	Este estudio

Anexo 8. Gráficos de los análisis de Regresión Multivariada de la forma sobre el tamaño para los 55 especímenes de *Lontra felina*, considerando las variables de región y sexo. Los diferentes colores representan las categorías de región: Perú (rojo) y Chile (azul), y las categorías de sexo: hembra (naranja), macho (verde) y sin identificación sexual (gris). Las elipses de confianza del 90% se calcularon para la media de cada categoría.



VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Kruuk H. Otters: Ecology, behaviour and conservation. 2006.
2. Kitchener AC, Meloro C, Williams TM. Form and function of the musteloids. In: Macdonald DW, Newman C, Harrington LA, editors. *Biology and Conservation of Musteloids*. Oxford University Press; 2017. p. 92–128.
3. Wang X, Grohé C, Su DF, White SC, Ji X, Kelley J, et al. A new otter of giant size, *Siamogale melilutra* sp. nov. (Lutrinae: Mustelidae: Carnivora), from the latest Miocene Shuitangba site in north-eastern Yunnan, south-western China, and a total-evidence phylogeny of lutrines. *J Syst Palaeontol*. 2018;16(1):39–65.
4. Van Zyll de Jong CG. A systematic review of the Nearctic and Neotropical River otters (genus *Lutra*, Mustelidae Carnivora). Toronto: Royal Ontario Museum; 1972. 114 p.
5. Salesa MJ, Antón M, Siliceo G, Pesquero MD, Morales J, Alcalá L. A non-aquatic otter (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) from the late miocene (Vallesian, MN 10) of La Roma 2 (Alfambra, Teruel, Spain): Systematics and functional anatomy. *Zool J Linn Soc*. 2013;169(2):448–82.
6. Lambert O, Bianucci G, Salas-Gismondi R, Di Celma C, Steurbaut E, Urbina M, et al. An Amphibious Whale from the Middle Eocene of Peru Reveals Early South Pacific Dispersal of Quadrupedal Cetaceans. *Curr Biol*. 2019;(29):1–8.
7. Koepfli KP, Deere KA, Slater GJ, Begg C, Begg K, Grassman L, et al. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BMC Biol*. 2008;6:1–22.
8. Botton-Divet L, Cornette R, Fabre AC, Herrel A, Houssaye A. Morphological analysis of long bones in semi-aquatic mustelids and their terrestrial relatives. *Integr Comp Biol*. 2016;56(6):1298–309.
9. Tseng ZJ, Su DF, Wang X, White SC, Ji X. Feeding capability in the extinct giant *Siamogale melilutra* and comparative mandibular biomechanics of living Lutrinae. *Sci Rep*. 2017;1–10.

10. Van Zyll de Jong CG. A phylogenetic study of the Lutrinae (Carnivora; Mustelidae) using morphological data. *Can J Zool.* 1987;65:2536–44.
11. Law CJ, Slater GJ, Mehta RS. Lineage Diversity and Size Disparity in Musteloidea: Testing Patterns of Adaptive Radiation Using Molecular and Fossil-Based Methods. *Syst Biol.* 2018;67(1):127–44.
12. Valqui J. The marine otter *Lontra felina* (Molina, 1782): A review of its present status and implications for future conservation. *Mamm Biol.* 2012;77(2):75–83.
13. Vianna JA, Ayerdi P, Medina-Vogel G, Mangel JC, Zeballos H, Apaza M, et al. Phylogeography of the marine otter (*Lontra felina*): Historical and contemporary factors determining its distribution. *J Hered.* 2010;101(6):676–89.
14. Zanabria Alarcon U. Caracterización hidrobiológica (perifiton, bentos, necton y flora acuática) para la determinación de elementos de conservación en el río y Laguna Mamacocha, y el Río Colca (sector de Carihua) en el distrito de Ayo, provincia de Castilla, Arequipa. Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa; 2019.
15. Vianna JA, Medina-vogel G, Chehébar C, Sielfeld W, Olavarría C. Phylogeography of the Patagonian otter *Lontra provocax*: adaptive divergence to marine habitat or signature of southern glacial refugia? *BMC Evol Biol.* 2011;11(53).
16. Trinca CS, De Thoisy B, Rosas F, Waldemarin H, Koepfli KP, Vianna JA, et al. Phylogeography and Demographic History of the Neotropical Otter (*Lontra longicaudis*). *J Hered.* 2018;103(4):479–92.
17. Goldbogen JA. Physiological constraints on marine mammal body size. Vol. 115, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* National Academy of Sciences; 2018. p. 3995–7.
18. Medina-Vogel G, Delgado C, Alvarez R, Bartheld JL. Feeding ecology of the Marine Otter (*Lutra felina*) in a rocky seashore of the South of Chile. *Mar Mammal Sci.* 2004;20(1):134–44.
19. Medina-Vogel G, Boher F, Flores G, Santivañez A, Soto-Azat C. Spacing behavior of marine otters (*Lontra felina*) in relation to land refuges and fishery waste in Central

- Chile. *J Mammal.* 2007;88(2):487–94.
20. Córdova O, Rau JR, Suazo CG, Arriagada A. Estudio comparativo de la ecología alimentaria del depredador de alto nivel trófico *Lontra felina* (Molina, 1782) (Carnivora: Mustelidae) en Chile. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 2009;44(2):429–38.
 21. Biffi D, Iannaccone J. Variabilidad trófica de *Lontra felina* (Molina 1782) (Carnivora: Mustelidae) en dos poblaciones de Tacna (Perú) entre agosto y diciembre de 2006. *Mastozoología Neotrop.* 2010;17(1):11–7.
 22. Poblete AA, Górski K, Moscoso J. Estimation of the diet of chungungo *Lontra felina* (Molina, 1782) in two locations of the coast of the Biobío region, Chile. *Gayana.* 2019;83(1):1–9.
 23. Larivière S. *Lontra felina*. *Mammalian Species.* 1998. p. 1–9.
 24. Mattern T, Ellenberg U, Luna-Jorquera G. A South American otter *Lontra felina* preys upon chicks of the Peruvian diving petrel *Pelecanoides garnotii*. *Mar Ornithol.* 2002;30:95–6.
 25. Mangel JC, Whitty T, Medina-Vogel G, Alfaro-Shigueto J, Cáceres C, Godley BJ. Latitudinal variation in diet and patterns of human interaction in the marine otter. *Mar Mammal Sci.* 2011;27(2):1–12.
 26. Hernández-Romero PC, Guerrero JA, Valdespino C. Morphological variability of the cranium of *Lontra longicaudis* (Carnivora: Mustelidae): A morphometric and geographic analysis. *Zool Stud.* 2015;54(1).
 27. Campbell KM, Santana SE. Do differences in skull morphology and bite performance explain dietary specialization in sea otters? *J Mammal.* 2017;98(5):1408–16.
 28. Lau ACC, Asahara M, Han SY, Kimura J. Sexual dimorphism of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in South Korea: Craniodental geometric morphometry. *J Vet Med Sci.* 2016;78(6):1007–11.
 29. Lau ACC, Asahara M, Han SY, Kimura J. Geographic variation of craniodental morphology of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in East Asia. *J Vet Med Sci.*

- 2017;79(1):144–52.
30. Vizcaíno SF, Bargo MS, Cassini GH, Toledo N. Forma y función en paleobiología de vertebrados. 1st ed. La Plata: EDULP; 2016. 44–46 p.
 31. Timm-Davis LL, Dewitt TJ, Marshall CD. Divergent skull morphology supports two trophic specializations in Otters (Lutrinae). *PLoS One*. 2015;10(12):1–18.
 32. Timm LL. Feeding Biomechanics & Craniodental Morphology in Otters (Lutrinae). Texas A & M University; 2013.
 33. Law CJ, Duran E, Hung N, Richards E, Santillan I, Mehta RS. Effects of diet on cranial morphology and biting ability in musteloid mammals. *J Evol Biol*. 2018;31(12):1918–31.
 34. Law CJ, Mehta RS. Carnivory maintains cranial dimorphism between males and females: Evidence for niche divergence in extant Musteloidea. *Evolution (N Y)*. 2018;72(9):1950–61.
 35. Prado AVR, Goulart E, Pagotto JPA. Ecomorphology and use of food resources: Inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotrop Ichthyol*. 2016;14(4).
 36. Zelditch M, Swiderski D, Sheets H, Fink W. *Geometric Morphometrics for Biologists*. 2004.
 37. Rohlf FJ. TpsUtil Ver. 32 [Internet]. Stony Brook Morphometrics. 2019. Available from: <https://life.bio.sunysb.edu/morph/>
 38. Rohlf FJ. TpsDig Ver. 2.32 [Internet]. Stony Brook Morphometrics. 2019. Available from: <https://life.bio.sunysb.edu/morph/>
 39. Klingenberg CP. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour*. 2011;11(2):353–7.
 40. Toro Ibacache MV, Manriquez Soto G, Suazo Galdames I. Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *Int J Morphol*. 2010;28(4):977–90.

41. Klingenberg CP, Marugán-Lobón J. Evolutionary Covariation in Geometric Morphometric Data: Analyzing Integration, Modularity, and Allometry in a Phylogenetic Context. *Syst Biol.* 2013;62(4):591–610.
42. Klingenberg CP. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Dev Genes Evol.* 2016;226(3):113–37.
43. Sherratt E, Gower DJ, Klingenberg CP, Wilkinson M. Evolution of Cranial Shape in Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *Evol Biol.* 2014;41(4):528–45.
44. Klingenberg CP, Gidaszewski NA. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst Biol.* 2010;59(3):245–61.
45. Chazot N, Panara S, Zilbermann N, Blandin P, Le Poul Y, Cornette R, et al. Morpho morphometrics: Shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in *Morpho* butterflies. *Evolution (N Y).* 2016;70(1):181–94.
46. Tarquini J. Femoral Shape in Procyonids (Carnivora, Procyonidae): Morphofunctional Implications, Size and Phylogenetic Signal. *J Mamm Evol.* 2019;28(1):159–71.
47. Kerschbaumer M, Pfingstl T. Testing for phylogenetic signal in claws suggests great influence of ecology on Caribbean intertidal arthropods (Acari, Oribatida). *Sci Rep.* 2021;11(1):1–12.
48. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron.* 2001;4(1):178.
49. Hocking DP, Marx FG, Park T, Fitzgerald EMG, Evans AR. A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals. *Proc R Soc B Biol Sci.* 2017;284(1850).
50. Valqui J, Zeballos H, Zanabria Alarcon U, Gonzales FN, Ruelas-Cabana C, Arce Merma A, et al. Estudio de la dieta de la nutria marina “*Lontra felina*” (Molina 1782) en la cuenca de los ríos Colca-Majes y en la laguna Mamacochoa, Arequipa. Simposio: Investigación y Conservación de las Nutrias de Latinoamérica, XII Congreso de la Sociedad Latinoamericana de Especialistas en Mamíferos Acuáticos. Lima-Perú;

2018.

51. Larivière S. *Amblonyx cinereus*. Mamm Species. 2003;720(720):1–5.
52. Law CJ. Evolutionary shifts in extant mustelid (Mustelidae: Carnivora) cranial shape, body size and body shape coincide with the Mid-Miocene Climate Transition. Biol Lett. 2019;15(5).
53. Van Valkenburgh B. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. Integr Comp Biol. 2007;47(1):147–63.
54. Valqui J, Rheingantz M. *Lontra felina*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2015.
55. Hardie DC, Hutchings JA. Evolutionary ecology at the extremes of species' ranges. Environ Rev. 2010;18(1):1–20.