



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Tesis de grado de la Licenciatura en Ciencias Biológicas

APORTES ORGÁNICOS DEL CANAL ANDREONI Y SU INFLUENCIA TRÓFICA EN LA BIOTA DE PLAYAS ARENOSAS

Nicolás Seltnercich Trujillo

Orientador: **Dr. Diego Lercari**

Coorientador: **Dr. Leandro Bergamino**

Laboratorio de Ciencias del Mar (UNDECIMAR)

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Tribunal: Dres. Omar Defeo, Iván González-Bergonzoni & Leandro Bergamino

Montevideo, 2024

Agradecimientos

Quiero agradecer a los tutores que me guiaron en este trabajo: Diego Lercari y Leandro Bergamino. A Diego, por abrirme las puertas de UNDECIMAR, e integrarme en los múltiples proyectos del grupo de trabajo y en las ciencias del mar en general. A Leandro, por su seguimiento y motivación, y por transmitirme su entusiasmo por la ecología isotópica. ¡Muchas gracias!

A los evaluadores de este trabajo, Omar e Iván, por tomarse el tiempo de leerlo en una época del año complicada y enriquecerlo con sus precisos comentarios.

A todo el equipo de UNDECIMAR: Eleo, Sofi, Juan, Gabi, Juli, Gustavo, Bernardo, Lourdes e Ivana, por acompañarme, ayudarme y brindarme un espacio tan agradable para trabajar.

A mis amigos de la vida. A los que me acompañan desde la escuela: Taba, Diego y Nicofer. A hermanos que conocí en el liceo: Agus, Puente, Santi, Sarachu, Vale. A muchos que conocí en la facu, e hicieron de esta una carrera tremendamente disfrutable: Joaco, Maby, Cami, Sancho, Lusi, Marce, Giu, Marti, Romi, Facu, Nico, Bruno, Guille, Nacho, Rafa, Majo, Clara y tantos más! ¡Miles de gracias!

A Cami, por aparecer, por invitarme a pensar, y por el cariño de todos los días.

A mi familia, por su apoyo constante. A mi mamá, que me inculcó el gusto por la ciencia desde chico. A mi hermana, por su acompañamiento de siempre. A Pri y Manu por aparecer por sorpresa y llenarlo todo de alegría. ¡Gracias por todo!

A la Universidad de la República, por brindarme una educación de calidad y de forma gratuita.

Esta tesis se la dedico a mi papá. Con él hice mis primeras “salidas de campo”. Me inculcó el gusto por caminar por la playa y descubrir qué trajo el mar.

Índice de contenidos

Resumen.....	4
1. INTRODUCCIÓN.....	5
2. OBJETIVO.....	9
3. METODOLOGÍA.....	10
3.1. Área de estudio.....	10
3.3. Colecta y procesamiento de muestras.....	10
3.4. Análisis de datos.....	14
4. RESULTADOS.....	17
4.1. Composición isotópica de los recursos basales.....	17
4.2. Composición isotópica de consumidores.....	19
4.3. Contribución de las fuentes características a la dieta de los consumidores.....	21
4.4. Cálculo de posición trófica.....	24
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	27
5.1. Discusión general.....	27
5.2. Limitaciones.....	32
5.3. Conclusión.....	33
5.4. Perspectivas.....	33
6. BIBLIOGRAFÍA.....	35

Resumen

Las playas de arena son ecosistemas de alto intercambio de materia y energía entre los medios terrestre y marino. En playas donde desembocan cauces fluviales, se genera un aporte de materia orgánica terrestre a la costa. Este subsidio terrígeno es especialmente relevante para la macrofauna bentónica, que cumple importantes funciones ecosistémicas ingresando este material a la red trófica. Dado que el ser humano modifica el paisaje alterando la llegada de cauces fluviales a la playa, es relevante entender cómo estas acciones modifican la oferta de recursos en la playa, y de qué manera afecta a la red trófica. Este trabajo tiene por objetivo caracterizar la oferta de materia orgánica en la desembocadura del Canal Andreoni y la playa adyacente, y evaluar su importancia relativa en la dieta del crustáceo isópodo *Excirolana armata* y el gusano poliqueto *Thoracophelia furcifera*, dos especies de macroinvertebrados de hábitos alimenticios diferentes, así como calcular el nivel trófico de cada especie. Para identificar las fuentes de materia orgánica consumidas por las especies, se utilizaron isótopos estables de carbono y nitrógeno, que aportan información integrada espacio-temporalmente sobre las relaciones tróficas de los organismos. Se recolectaron muestras de *E. armata*, *T. furcifera* y posibles fuentes de materia orgánica en tres sitios a lo largo de la playa: “Andreoni” (en la desembocadura del Canal), “Coronilla” (1.9 km al este) y “Barra” (12.8 km al este). Luego de obtener los valores isotópicos de cada muestra, se agruparon las fuentes colectadas según su similitud isotópica y rol ecológico, y se analizaron las diferencias entre sitios y entre especies. Paralelamente, se analizó la contribución relativa de cada fuente a la dieta de ambos consumidores mediante un modelo de mezcla isotópica (simmr), y se calculó la posición trófica de cada especie. Los resultados revelaron que la distancia a la desembocadura del Canal Andreoni influye en la asimilación de materia orgánica por parte de ambas especies: en las zonas cercanas a la desembocadura, las plantas de fotosíntesis C3, como macrófitas y juncáceas arrastradas por el Canal Andreoni, mostraron una mayor contribución relativa a la biomasa de estos consumidores. Estos cambios en la incorporación de material vegetal se vieron reflejados en dos especies que no solo tienen hábitos alimenticios distintos, sino que pertenecen a niveles tróficos diferentes, debido al alto consumo de carroña por parte de *T. furcifera* evidenciado en el modelo de mezcla. De esta forma, se demuestra que los efectos del Canal escalan, al menos, a niveles intermedios de la red trófica. Se subraya el papel del subsidio espacial en la playa, poniendo de manifiesto que los efectos de una modificación humana pueden influir a varias escalas en el ecosistema.

La interfase terrestre/marina ocupa un 8% de la superficie total del planeta (Ray & Hayden, 1992), y las playas arenosas cubren un 31% de esta zona no cubierta por hielo (Luijendijk *et al.*, 2018). En las playas existe un alto intercambio de materia y energía entre el medio terrestre y el acuático, a través de vectores físicos, como el viento y el agua; o biológicos, mediante el desplazamiento de consumidores (Polis *et al.*, 1997; Colombini & Chelazzi, 2003). Además de ser uno de los sitios preferidos para el turismo a nivel global albergando una gran cantidad de actividades recreativas, las playas sirven como hábitat para numerosas especies, desde las más visibles, como almejas, caracoles, insectos, cangrejos y gusanos, hasta otras diminutas, como protozoarios, bacterias y plantas microscópicas (McLachlan & Defeo, 2018). Todas estas especies residentes del intermareal interactúan entre sí y con otras que se mueven entre las dunas y la zona de rompiente, formando complejas redes tróficas que integran todo el ecosistema (McLachlan & Defeo, 2018).

Las playas de arena son, en general, ecosistemas de baja producción primaria *in situ*, en parte debido a que la estructura y dinámica de los sedimentos arenosos y húmedos favorecen una eficiente descomposición y eliminación de la materia orgánica (Scott *et al.*, 1996) evitando su acumulación, y por tanto, la disponibilidad de nutrientes. De esta forma, la producción primaria local se restringe a unos pocos grupos, especialmente de diatomeas que habitan la zona de rompiente en ciertas playas (Odebrecht *et al.*, 2014). Sin embargo, se trata de sistemas abiertos, y en ellos existe un alto intercambio de materia con los sistemas adyacentes, más productivos (Colombini & Chelazzi, 2003; Polis *et al.*, 1997; Polis & Hurd, 1996; Schlacher & Connolly, 2009). Tradicionalmente, se ha puesto énfasis en la dependencia de estos sistemas para con el mar contiguo, desde donde llega plancton, macrófitas, carroña, heces y materia orgánica disuelta o particulada (Colombini & Chelazzi, 2003; Polis *et al.*, 1997; Polis & Hurd, 1996). Esta contribución de material orgánico es fundamental para varios organismos de la biota local, y muchos de ellos incluso han adaptado su ciclo de vida dependiendo de este aporte (Colombini & Chelazzi, 2003). Esto es particularmente relevante en macroinvertebrados detritívoros, que se alimentan directamente de materia orgánica en descomposición. Dado que estos organismos representan un grupo funcional dominante dentro de la biota de las playas (Boaventura *et al.*, 1999; Hagen *et al.*, 2012), este subsidio de material orgánico se vuelve clave para estructurar la red trófica de todo el ecosistema (Colombini & Chelazzi, 2003; Polis *et al.*, 1997). Polis *et al.* (1997) definen a este flujo de recursos desde un primer hábitat donante a un consumidor de un segundo hábitat recipiente como “*subsidio espacial*”.

Por otro lado, en playas donde existen desembocaduras fluviales al océano, se constituye un importante nexo entre el sistema acuático y el terrestre, incorporándose nutrientes inorgánicos y materia orgánica de origen terrígeno a la costa (Schlacher & Connolly, 2009). La magnitud de este subsidio varía estacionalmente, dependiendo del régimen hidrológico (García *et al.*, 2019). Este subsidio terrestre es complementario a los aportes marinos, y su importancia es cada vez más aceptada en la comunidad científica, al evidenciarse su marcada influencia en la red trófica de sistemas costeros (Bergamino *et al.*, 2012; Colombini *et al.*, 2011; Schlacher & Connolly, 2009). La forma más evidente en que este aporte orgánico afecta la red trófica es al maximizar la oferta de recursos para los consumidores locales (Bergamino *et al.*, 2012; Polis *et al.*, 1997; Schlacher & Connolly, 2009). Sin embargo, existen otras formas en las que el subsidio terrestre causa alteraciones en el sitio, generando cambios en los regímenes nutricionales, amplitud de nicho de las especies (Carcedo *et al.*, 2024; Ortega-Cisneros *et al.*, 2017), o incluso modificaciones en las relaciones predador-presa, ya que los invertebrados atraídos por una mayor oferta orgánica pueden ser consumidos por peces o aves costeras (Schlacher *et al.*, 2017; Schooler *et al.*, 2024). Además, estos nexos también son responsables de la llegada de aguas residuales o residuos sólidos a la playa, producto de contaminación antropogénica río arriba (Schlacher *et al.*, 2005; Schlacher & Connolly, 2009). Dado a que estos fenómenos en la playa tienen su origen en alteraciones que ocurren a una escala mayor al propio ecosistema, pueden considerarse como presiones exógenas (Elliot *et al.*, 2011), que pueden generar cambios profundos en las dinámicas tróficas y en la estabilidad de los ecosistemas costeros (Jorge-Romero *et al.*, 2022).

En ecología, los isótopos estables permiten rastrear el ciclo de nutrientes y conocer el origen y destino de los elementos que circulan en la biosfera (Fry, 2006). El uso de isótopos estables ha crecido sustancialmente en las últimas décadas, ya que son herramientas útiles para proporcionar información integrada en tiempo y espacio sobre las relaciones tróficas entre organismos (Layman *et al.*, 2012), y diversos antecedentes los han aplicado en ecosistemas costeros para evidenciar flujos de materia y energía con sistemas adyacentes (Bergamino *et al.*, 2011; Carcedo *et al.*, 2024; Colombini & Chelazzi, 2003; García *et al.*, 2015; García *et al.*, 2019; Gaston *et al.*, 2006; Ortega-Cisneros *et al.*, 2017; Porter *et al.*, 2014; Savage, 2005; Schlacher & Connolly, 2009). Dos de los isótopos más ampliamente utilizados en estudios de este tipo son el carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). Los isótopos de carbono se utilizan para determinar la fuente de materia orgánica consumida por los organismos debido a la estrecha relación entre el $\delta^{13}\text{C}$ de los consumidores y su fuente de alimento, con diferencias marcadas entre los productores primarios según el tipo de fotosíntesis, el origen y la disponibilidad de CO_2 (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry,

1987). Los isótopos de nitrógeno se emplean para estimar la posición trófica, ya que existen procesos de desaminación y transaminación que enriquecen el $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos de los consumidores con respecto a su dieta, en una proporción que se mantiene a lo largo de las transferencias tróficas (DeNiro & Epstein, 1981; Peterson & Fry, 1987).

El área de interés de este trabajo es la zona costera de La Coronilla-Barra del Chuy, en el departamento de Rocha, al este de Uruguay. Esta playa se ve afectada por la descarga del Canal Andreoni (en adelante, Canal); un canal artificial que oficia como sistema de drenaje de una zona utilizada para agricultura y cría de ganado. Algunos de sus efectos involucran una disminución de la estabilidad, complejidad y resiliencia del ecosistema en la proximidad del Canal (Jorge-Romero *et al.*, 2019). Por otra parte, dado que la mayoría de las especies de la macrofauna bentónica costera son de movilidad restringida, dependen de la materia orgánica disponible en su cercanía, que puede provenir de aportes marinos o del Canal. Esto ha motivado varios trabajos en la región, que evaluaron el efecto de la descarga de agua dulce en la ecología trófica de la biota local. Algunas de las especies estudiadas en esta playa han sido los crustáceos *Emerita brasiliensis* (Lercari & Defeo, 1999) y *Excirolana armata* (Bergamino *et al.*, 2012; Lozoya & Defeo, 2006); las almejas *Mesodesma mactroides* (Defeo *et al.*, 1986) y *Donax hanleyanus* (Defeo & De Álava, 1995), todos habitantes permanentes de este lugar. Bergamino *et al.* (2012) utilizaron isótopos estables de carbono y nitrógeno para evaluar la importancia relativa del subsidio del Canal en la dieta de *Excirolana armata* en diferentes puntos a lo largo de la playa, observándose una relación entre la distancia al Canal y la contribución de materia orgánica de origen terrígeno a la dieta de esta especie. Sin embargo, no se ha profundizado sobre cuáles son específicamente las fuentes provenientes del Canal que generan esta variabilidad, y sobre cómo se integra esta materia orgánica en la red trófica. Esta falta de información representa un vacío en el entendimiento de la utilización de recursos y la dinámica trófica en las playas arenosas ante un subsidio espacial.

En esta Tesis se identifican las principales fuentes dentro de los aportes terrígenos y marinos, y se evalúa su importancia relativa en cada sitio y en la dieta de dos macroinvertebrados habitantes del intermareal: el crustáceo isópodo *Excirolana armata*, comúnmente conocido como piojo de arena, y el gusano poliqueto *Thoracophelia furcifera* (anteriormente conocido como *Euzonus furcifera* o *Euzonus furciferus*), que no posee un nombre común ampliamente reconocido en español debido a su baja notoriedad, pero que en inglés es ocasionalmente referido como “blood worm”. La elección de estas especies se basa, por un lado, en su potencial como bioindicadores debido a sus ciclos de vida cortos, que permiten observar respuestas a corto plazo a estresores ambientales, y a su pequeño

tamaño, que facilita su captura y manejo (Costa *et al.*, 2020). Por otro lado, los isópodos del género *Excirolana* son algunos de los macroinvertebrados más ubicuos en playas arenosas a nivel mundial, y cumplen un importante rol en la producción secundaria de los ecosistemas costeros (McLachlan & Defeo, 2018). Además, realizar un nuevo estudio en *Excirolana armata* utilizando puntos de muestreo cercanos a los de Bergamino *et al.* (2012) tiene el potencial de complementar la información obtenida en dicho trabajo. Por último, el uso de *T. furcifera* permite contrastar dos especies con hábitos alimenticios distintos. Mientras que *E. armata* complementa la detritivoría con un comportamiento de consumidor activo, nadando rápidamente en la zona intermareal para perseguir presas o alimentarse de carroña expuesta en la superficie (Yannicelli *et al.*, 2002), *T. furcifera* es un sedimentívoro que se entierra y consume materia orgánica presente en el sedimento (Fauchald & Jumars, 1979; de Souza & Borzone, 2007).

En cuanto a la posición trófica de las especies, *E. armata* ha sido descrito previamente como un consumidor primario (Bergamino *et al.*, 2011; Lercari *et al.*, 2010). Aunque estos datos sugieren que se alimenta principalmente de detritus, la relación entre su comportamiento alimenticio y su posición trófica no ha sido explorada en detalle. Por su parte, la posición trófica de *T. furcifera* es menos obvia, ya que existen antecedentes en este mismo sitio que lo reportan como un consumidor primario (Lercari *et al.*, 2010) mientras otros sugieren un nivel trófico intermedio (Bergamino *et al.*, 2011). Esta especie ha sido descrita como de alimentación generalista, lo que presupone un consumo poco selectivo de materia orgánica del sedimento (Fauchald & Jumars, 1979). Suponer un nivel trófico relativamente elevado (intermedio) contrasta con esta idea y plantea preguntas sobre la naturaleza de su dieta. Evaluar las fuentes de alimento de *T. furcifera* también nos permitirá aclarar este aparente contraste y profundizar en su posición dentro de la red trófica del ecosistema.

Caracterizar la oferta de materia orgánica en la desembocadura del Canal Andreoni y la playa adyacente, evaluar su importancia relativa en la dieta de dos especies residentes de diferentes hábitos tróficos, y calcular su posición trófica, mediante la utilización de isótopos estables.

Específicamente, se busca:

- Caracterizar isotópicamente los principales componentes de la materia orgánica disponible en la playa, y estudiar sus cambios a nivel espacial a diferentes distancias con respecto a la desembocadura del Canal.
- Evaluar diferencias entre los valores isotópicos de *Excirolana armata* y *Thoracophelia furcifera*.
- Analizar cambios en la contribución relativa de las fuentes de materia orgánica en *Excirolana armata* y *Thoracophelia furcifera* en tres puntos diferentes a lo largo de la playa.
- Calcular el nivel trófico de *Excirolana armata* y *Thoracophelia furcifera* en todos los puntos de la playa.

Como hipótesis de este trabajo, a nivel general, se espera que tanto la dieta de *E. armata* como la de *T. furcifera* sea diferente entre los distintos puntos a lo largo de la franja costera, viéndose reflejada en cambios en sus valores isotópicos. Específicamente, se espera que en los puntos más cercanos al Canal, las fuentes de materia orgánica de origen terrestre representen un mayor porcentaje de la dieta de ambas especies en comparación a puntos más alejados. Se espera, a su vez, diferencias entre las especies en cuanto a la composición de su dieta, dadas por sus disímiles hábitos alimenticios. De esta forma, se espera un aprovechamiento diferencial de las fuentes basales de materia orgánica y posibles diferencias en los niveles tróficos que ocupan.

3.1. Área de estudio

El área de estudio abarca 22 km de playa arenosa ininterrumpida en la zona comprendida entre La Coronilla y Barra del Chuy (en adelante LCBC) a lo largo de la costa Atlántica del Uruguay. Esta playa disipativa presenta una amplia zona de swash (≈ 12 m), pendiente suave y arenas bien seleccionadas (tamaño de grano $\approx 0,20$ mm) (Lercari & Defeo, 2006). Está delimitada al norte por la descarga del Arroyo Chuy, y al sur por la del Canal Andreoni. El Canal tiene una dirección de descarga predominante hacia el noreste, que genera un gradiente de salinidad a lo largo de la playa de LCBC (Lercari & Defeo, 1999).

3.2. Estrategia metodológica

Se trabajó con un análisis combinado de isótopos estables de carbono y nitrógeno, para profundizar tanto sobre el origen de la materia orgánica asimilada por *E. armata* y *T. furcifera*, como sobre su nivel trófico. Colectando muestras de un determinado consumidor y sus posibles fuentes de materia orgánica, es posible construir modelos de mezcla isotópica para cuantificar de manera precisa la contribución relativa de cada fuente a la dieta del organismo modelo, generando una visión integrada de su ecología trófica (Phillips *et al.*, 2014). Para construir estos modelos, se consideran factores de enriquecimiento trófico (TEF, por sus siglas en inglés) de los isótopos de carbono y nitrógeno, que varían de acuerdo al tipo de alimentación del organismo modelo, al ambiente en el que vive, y al tejido utilizado para la muestra (McCutchan *et al.*, 2003; Stephens *et al.*, 2022).

3.3. Colecta y procesamiento de muestras

La colecta de muestras para el análisis de isótopos estables se realizó el día 22 de noviembre de 2023, en cuatro sitios de muestreo (Fig. 1). Tres de ellos estuvieron localizados a lo largo de LCBC, con diferente grado de impacto potencial de parte del Canal Andreoni según Lercari *et al.* (2002): “Barra del Chuy” ($33^{\circ}48'22.3''\text{S}$ $53^{\circ}26'21.9''\text{W}$) a 12.8 km de la desembocadura del Canal hacia el noreste, sitio de bajo impacto; “Coronilla” ($33^{\circ}53'15.5''\text{S}$ $53^{\circ}30'14.6''\text{W}$), a 1.9 km al noreste de la desembocadura, sitio de impacto moderado; y “Andreoni” ($33^{\circ}54'14.5''\text{S}$ $53^{\circ}30'40.6''\text{W}$) en la propia desembocadura del Canal, sitio de alto impacto. El cuarto sitio (“Canal” ($33^{\circ}53'51.1''\text{S}$ $53^{\circ}31'28.0''\text{W}$)) es un punto alejado a 1.4 km de la desembocadura, bajo el puente de la Ruta 9 sobre el Canal Andreoni.

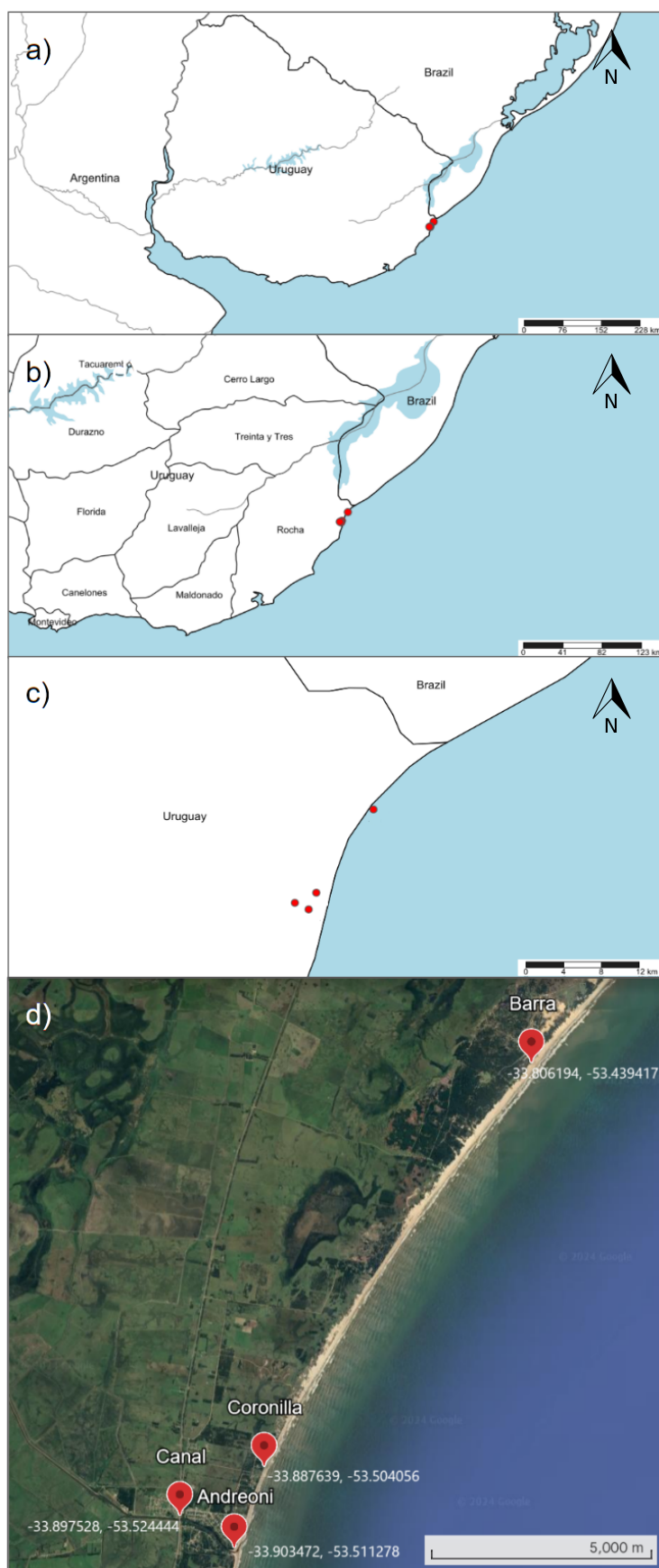


Fig. 1: a) b) y c) Ubicación geográfica de los sitios de muestreo (marcados en rojo). d) Imagen de los sitios de muestreo extraída de Google Earth correspondiente al 28/9/2023, indicando su nombre y coordenadas.

En los tres sitios sobre la costa, se colectaron muestras de fuentes de materia orgánica producidas en la playa, en el mar adyacente y fuentes autóctonas que llegan a través del Canal, las cuales se denominarán “fuentes basales”. Estas fuentes basales fueron elegidas en base a revisión bibliográfica y observaciones o testimonios personales sobre plantas, algas o animales en descomposición habituales en la playa de LCBC, o que llegan a menudo arrastrados por el Canal. Al momento del muestreo, se colectaron todas aquellas fuentes que potencialmente podrían formar parte de la alimentación de las especies, mediante colecta manual y posterior almacenado en sobres de aluminio, que se mantuvieron en frío en una conservadora. También se colectó en cada punto una muestra de sedimento en tubos falcon, y tres muestras de agua en bidones, que fueron cubiertos por nylon negro para evitar su exposición al sol. Las muestras de agua fueron posteriormente filtradas en el laboratorio mediante filtros Whatman GF/C (prelavados con agua destilada y quemados a 450 °C) para obtener el material orgánico particulado (en adelante POM, por su sigla en inglés), el cual se almacenó en sobres de aluminio. Es importante aclarar que, para evitar la repetición de muestras, aquellas fuentes que ya fueron recolectadas en algún sitio, no se colectaron nuevamente en los otros sitios aún si estuvieran presentes, ya que se asume que no existe variación isotópica entre una misma fuente en los diferentes lugares. Esto no aplica para POM, ya que su composición puede ser altamente variable dependiendo de la proporción de componentes marinos o terrestres (Dias *et al.*, 2016; Ortega-Cisneros *et al.*, 2017) y por ende sus valores isotópicos también pueden diferir. En el Canal, únicamente se tomaron muestras de agua para obtener el material orgánico particulado, y de sedimento. Se complementó el muestreo recolectando macroalgas características de la costa de Rocha en la punta rocosa de la Playa de los Pescadores de Punta del Diablo, entendiendo que estas macroalgas son fuentes orgánicas habituales de la playa de LCBC, que pueden ser importantes en la dieta de macroinvertebrados costeros (Colombini *et al.*, 2011), pero que no habían sido encontradas el día del muestreo.

Las fuentes basales colectadas fueron: sedimento (SED), *Acacia longifolia* viva (ALV), y muerta (ALM), gramíneas del género *Cortaderia* popularmente llamadas “cola de zorro” (COR), pasto dibujante *Panicum racemosum* (PRA), excremento de ganado *Bos taurus* (BOS), plantas “lentejitas” *Lemna sp.* (LEM), plantas “repollito” *Pistia stratiotes* (PST), huevos de rajiforme (HMR), huevos de caracol negro *Pachycymbiola brasiliana* (HCA), tejido muscular de “chucho” *Myliobatis sp.* (MYL), de “mochuelo” *Genidens barbatus* (GEN) y pingüino *Spheniscus sp.* (SPH), pelo de pinípedo (PLO), materia orgánica batida en forma de espuma (ESP), hidrozoarios *Ectopleura crocea* (HYD), materia orgánica particulada en agua (POM), juncos *Schoenoplectus californicus* (SCH), juncos senescentes encontrados

en la resaca, no identificados a nivel especie (JRE), y las macroalgas *Ulva sp.* (ULV), *Grateloupia turuturu* (GTU), *Jania sp.* (JAN), y *Grateloupia filicina* (GFI).

En cada uno de los sitios sobre la costa, se capturaron individuos de *E. armata* y *T. furcifera*. Estas especies son abundantes en la zona de estudio, y dado que se tiene que llegar a un peso de biomasa específico para cumplir requisitos metodológicos de sensibilidad al tamaño de la muestra para análisis de isótopos estables, la colecta se realizó hasta llegar al peso requerido. La forma de colecta fue mediante la excavación de la arena superficial de la zona intermareal con una pala, y el posterior tamizado de la arena en agua oceánica con una malla de 1 mm. Los individuos colectados fueron almacenados en sobres de papel de aluminio, se dejaron 24 horas en reposo esperando que vacíen su contenido estomacal, y luego se mantuvieron en frío.

Una vez almacenadas las muestras, fueron preparadas para el análisis isotópico. Para esto, se descongelaron y se secaron en una estufa a 50° por 24 horas. Pasado el tiempo, fueron retiradas y molidas utilizando un mortero de ágata, para luego empaquetarse en cápsulas de estaño respetando los pesos indicados para el análisis isotópico de cada tejido (~1 mg para tejido animal, ~2-3 mg para tejido vegetal y ~20 mg para sedimentos). Para las muestras de las especies macrofaunísticas consideradas (*E. armata* y *T. furcifera*), se utilizó el cuerpo completo, para los animales de la carroña, músculo, y para las plantas, algas, hidrozoarios y huevos se cortaron pequeños fragmentos con tijeras. No se realizó extracción de lípidos de las muestras de consumidores dada la baja relación C/N (3–5), indicador de bajo contenido lipídico (Post et al., 2007). Estas cápsulas se enviaron al laboratorio Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California (UC Davis Stable Isotope Facility), en Estados Unidos, para el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Este análisis utiliza un sistema que combina un analizador elemental (PDZ Europa ANCA-GSL) con un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas (PDZ Europa 20-20 IRMS). Los valores se calcularon a partir de curvas de calibración lineal construidas con materiales de referencia estándar de composición conocida. Estos materiales de referencia fueron previamente calibrados contra materiales de referencia internacionales, incluidos: IAEA-600, USGS-40, USGS-41, USGS-42, USGS-43, USGS-61, USGS-64 y USGS-65. Las desviaciones estándar a largo plazo de los estándares internos utilizados en el laboratorio son de 0.2‰ para carbono y 0.3‰ para nitrógeno.



Fig. 2: a) Imagen de la playa LCBC en el sitio Andreoni, notándose la línea de resaca. b) Ejemplar de *Thoracophelia furcifera*.

Las composiciones isotópicas de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) fueron expresadas como la diferencia entre la relación isótopo pesado/isótopo liviano para la muestra, y la relación isótopo pesado/isótopo liviano de los valores de referencia de cada elemento (Vienna PeeDee Belemnite para el carbono, y el N^2 atmosférico para el nitrógeno). La ecuación es la siguiente:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$$

Donde R es la razón entre el isótopo pesado y el liviano ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$).

3.4. Análisis de datos

El análisis estadístico de datos se realizó mediante RStudio (RStudio Team 2016). En primer lugar, se evaluó la composición isotópica de las fuentes basales de materia orgánica para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Posteriormente, se aplicó un agrupamiento jerárquico de las fuentes basales utilizando el método de Ward con distancias euclidianas, buscando identificar aquellos grupos de fuentes con menor varianza isotópica (Colombini *et al.*, 2011; Le Loc'h *et al.*, 2008; Ward, 1963). Se definieron grupos de fuentes, a las que nos referiremos como “fuentes características” los cuales posteriormente fueron revisados para evaluar que la similitud isotópica coincidiera a su vez con alguna similitud en cuanto al origen de la materia orgánica, o el tipo de tejido. El número de grupos elegido (6) busca mantener un equilibrio entre la diversidad de estas fuentes y la robustez del modelo (Phillips *et al.*, 2014). Las muestras de POM no fueron incluidas en los grupos, ya que se consideraron individualmente en cada sitio.

Para comparar la dieta de *E. armata* y *T. furcifera*, se creó un biplot de espacio isotópico ubicando a ambos consumidores entre las fuentes características en cada uno de los tres sitios en LCBC, y se evaluaron las diferencias en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre especies. Tras verificar que los datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ no cumplieran los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, se utilizó un Análisis de Varianza Permutacional Multivariado (PERMANOVA) para comparar diferencias significativas en estos valores, transformados en distancias euclídeas, tanto entre especies en cada sitio como entre sitios para cada especie. Según Anderson *et al.* (2017), cuando se utiliza PERMANOVA con una sola variable y distancias euclídeas, el análisis es matemáticamente equivalente a un ANOVA univariado clásico, generando un estadístico F idéntico. Dado que PERMANOVA obtiene los valores p mediante permutaciones, se evita la necesidad de asumir normalidad en los datos.

Para evaluar la fiabilidad de las fuentes colectadas, se ubicó a los consumidores dentro de polígonos formados por la distribución de las fuentes características, que determinan los límites de los posibles valores isotópicos de las fuentes en el espacio biplot de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, permitiendo explicar los valores isotópicos observados en los consumidores (Phillips *et al.*, 2014). La ubicación de los consumidores en este polígono incluye una corrección de sus valores isotópicos de acuerdo a los TEF elegidos para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, que en este caso fueron, los propuestos por McCutchan *et al.* (2003) para muestras de cuerpo completo: 0.3‰ ($\pm 0.14\text{‰}$) para $\delta^{13}\text{C}$ y 2.1‰ ($\pm 0.21\text{‰}$) para $\delta^{15}\text{N}$.

Para cuantificar la contribución de las fuentes alimenticias potenciales a la dieta de *E. armata* y *T. furcifera*, se crearon modelos de mezcla bayesianos con el paquete simmr de R (Govan *et al.*, 2023) de seis fuentes para cada especie en cada uno de los sitios de LCBC: Andreoni, Coronilla y Barra. Las cinco primeras fuentes correspondieron a aquellas fuentes características definidas mediante el análisis de agrupamiento jerárquico de las fuentes basales, que agrupan muestras con características similares en cuanto al tipo de tejido u origen. La sexta fuente fue el POM específico de cada sitio. Para cada sitio, se crearon modelos tanto para *T. furcifera* como *E. armata*, a fin de evaluar la importancia relativa de cada una de estas fuentes a cada consumidor, y cómo varía dicha importancia entre sitios. Los TEF ingresados al modelo fueron, nuevamente, los propuestos por McCutchan *et al.* (2003) para muestras de cuerpo completo. Se analizó la diferencia entre la contribución de las fuentes en cada modelo mediante una matriz de correlación, donde valores cercanos a 1 o -1 indican una alta similitud o competencia entre fuentes, respectivamente (Govan *et al.*, 2023). Correlaciones absolutas mayores a ± 0.7 indicarían una alta similitud isotópica, lo que sugiere que el modelo tiene dificultades para diferenciarlas. La importancia relativa de cada

fuelle se evaluó utilizando la mediana de la contribución como medida de tendencia central, acompañada de sus respectivos intervalos de credibilidad (ICr) al 95% (percentiles 2.5% - 97.5%), como una medida de la incertidumbre asociada.

Se estimó la posición trófica (L) de *E. armata* y *T. furcifera* utilizando la fórmula propuesta por Lubetkin & Simenstead (2004), y utilizada por Colombini *et al.* (2011) para asignar niveles tróficos en ecosistemas de playas arenosas:

$$L = f_1L_1 + f_2L_2 + f_3L_3 + f_4L_4 + f_5L_5 + f_6L_6 + 1$$

Siendo L la posición trófica de cada elemento, y f la contribución relativa de cada fuente de materia orgánica a la dieta de los consumidores. La contribución relativa de las fuentes se obtuvo de realizar un modelo de mezcla con las fuentes características obtenidas del agrupamiento jerárquico (Colombini *et al.*, 2011). Los valores de L fueron de 1 para aquellas fuentes características que comprenden productores primarios, y 3 para las compuestas por carroña.

4.1. Composición isotópica de los recursos basales

Se colectaron fuentes basales que incluyen tejido animal, vegetal y material orgánico particulado (Tabla 1). Las muestras de sedimento no pudieron ser consideradas en el análisis debido a que su contenido de carbono y nitrógeno estuvo por debajo del umbral de detección, por lo que fue insuficiente para obtener valores de su composición isotópica. El rango isotópico de carbono abarcó un total de 18.15‰, desde el mínimo registrado de -30.88‰, correspondiente a muestras de *Acacia longifolia* vivas, hasta el máximo de -11.54‰, correspondiente a la macroalga *Grateloupia filicina*. En cuanto al nitrógeno, se observó un rango total de 16.43‰, con un valor mínimo de -0.70‰ en *Acacia longifolia* viva, y un máximo de 15.73‰, en una muestra de huevo de rajiforme.

En cuanto al agrupamiento (Fig. 3), el primer grupo estuvo compuesto en su mayoría por material vegetal de origen terrestre con fotosíntesis de tipo C3 (C3T), e incluyó las muestras de *Acacia longifolia* viva y muerta, así como el excremento de *Bos taurus*, con valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -27.95‰ y de $\delta^{15}\text{N}$ de 6.89‰. El segundo grupo estuvo compuesto por plantas C3 asociadas a ambientes de agua dulce transportadas por el canal (C3C). Este grupo incluyó muestras de las macrófitas flotantes *Lemna sp.*, *Pistia stratiotes*, y juncos como *Schoenoplectus* y juncos sin identificar encontrados en la resaca, con valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -28.37‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 6.89‰. Un tercer grupo agrupó exclusivamente a plantas C4 (C4), y estuvo compuesto por las gramíneas del género *Cortaderia* y el pasto dibujante *Panicum racemosum*, teniendo valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de -13.03‰ y 1.99‰, respectivamente. El cuarto agrupamiento incluyó varias fuentes basales de material animal en descomposición, y comprendió las muestras de tejido muscular de *Spheniscus sp.*, *Myliobatis sp.*, y los huevos de rajiformes y *Pachycymbiola brasiliana*, con valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -14.07‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 15.09‰. Se definió a este grupo como “carroña” (CAR) siguiendo la definición de Wilson & Wolkovich (2011), quienes la describen como detritos compuestos por materia animal muerta. El quinto grupo (MAC), estuvo compuesto por todas las especies de macroalgas colectadas: *Ulva sp.*, *Grateloupia turuturu*, *Grateloupia filicina* y *Jania sp.*, además de la muestra del hidrozoario *Ectopleura crocea*. Los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ fueron de -14.28‰ y de $\delta^{15}\text{N}$ de 9.57‰. Finalmente, el sexto grupo (INT) estuvo formado por fuentes con valores isotópicos intermedios, incluyendo muestras de material animal de *Genidens barbatus*, pelo de pinípedo y espuma. Los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron de -22.07‰ y 7.54‰, respectivamente.

Tabla 1: Fuentes basales colectadas a lo largo de LCBC en noviembre de 2023, separadas por grupo, con sus valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ($\pm$ desvío estándar). Se exceptúan las muestras de sedimento.

Fuentes	$\delta^{13}\text{C}$ promedio (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ promedio (‰)
Plantas C3 terrestres (C3T)	-27.95 (± 2.12)	0.07 (± 1.05)
<i>Acacia longifolia</i> (ALV, viva)	-30.46 (± 0.37)	-0.21 (± 0.63)
<i>Acacia longifolia</i> (ALM, muerta)	-27.58 (± 0.05)	-0.91 (± 0.21)
<i>Bos taurus</i> ¹ (BOS)	-25.79 (± 1.10)	1.33 (± 0.10)
Plantas C3 asociadas al Canal (C3C)	-28.37 (± 0.63)	6.89 (± 2.39)
<i>Pistia stratiotes</i> (PST)	-27.96 (± 0.18)	7.59 (± 0.29)
<i>Lemna</i> sp. (LEM)	-28.95 (± 0.76)	10.03 (± 0.50)
Juncos de la resaca (JRE)	-27.76 (± 0.07)	6.16 (± 0.26)
<i>Schoenoplectus californicus</i> (SCH)	-28.80 (± 0.09)	3.78 (± 0.37)
Plantas C4 (C4)	-13.03 (± 0.24)	2.00 (± 0.94)
<i>Cortaderia</i> sp. (COR)	-13.19 (± 0.14)	2.41 (± 1.10)
<i>Panicum racemosum</i> (PRA)	-12.85 (± 0.19)	1.57 (± 0.67)
Carroña (CAR)	-14.07 (± 0.87)	15.09 (± 0.51)
<i>Spheniscus</i> sp. (SPH)	-14.09 (± 0.26)	14.61 (± 0.32)
<i>Myiobatis</i> sp. (MYL)	-12.99 (± 0.08)	15.24 (± 0.02)
Huevo de rajiforme (HMR)	-14.19 (± 0.02)	15.71 (± 0.02)
Huevo de <i>Pachycymbiola brasiliana</i> (HCA)	-15.00 (± 0.10)	14.80 (± 0.04)
Macroalgas e hidrozoario (MAC)	-14.28 (± 2.10)	9.57 (± 0.92)
<i>Ulva</i> sp. (ULV)	-14.31 (± 0.12)	8.54 (± 0.09)
<i>Grateloupia turuturu</i> (GTU)	-12.24 (± 0.10)	9.79 (± 0.10)
<i>Grateloupia filicina</i> (GFI)	-12.59 (± 0.95)	9.88 (± 0.20)
<i>Jania</i> sp. (JAN)	-14.47 (± 0.05)	9.91 (± 0.06)
<i>Ectopleura crocea</i> (HYD)	-17.77 (± 0.46)	9.70 (± 0.10)
Fuentes de valores intermedios (INT)	-22.07 (± 1.24)	7.54 (± 1.93)
Pelo de pinípedo (PLO)	-20.64 (± 0.69)	6.65 (± 0.10)
<i>Genidens barbatus</i> (GEN)	-22.74 (± 1.03)	10.05 (± 0.08)
Espuma (ESP)	-22.82 (± 0.30)	5.90 (± 0.50)
Materia orgánica particulada de Andreoni (POM-A)	-21.45 (± 2.71)	7.64 (± 0.43)
Materia orgánica particulada de Coronilla (POM-C)	-20.22 (± 1.14)	6.28 (± 2.10)
Materia orgánica particulada de Barra (POM-B)	-19.68 (± 0.45)	8.05 (± 0.22)
Materia orgánica del Canal (POM-T)	-25.85 (± 0.49)	2.99 (± 1.96)

¹ El tejido muestreado son fecas del animal.

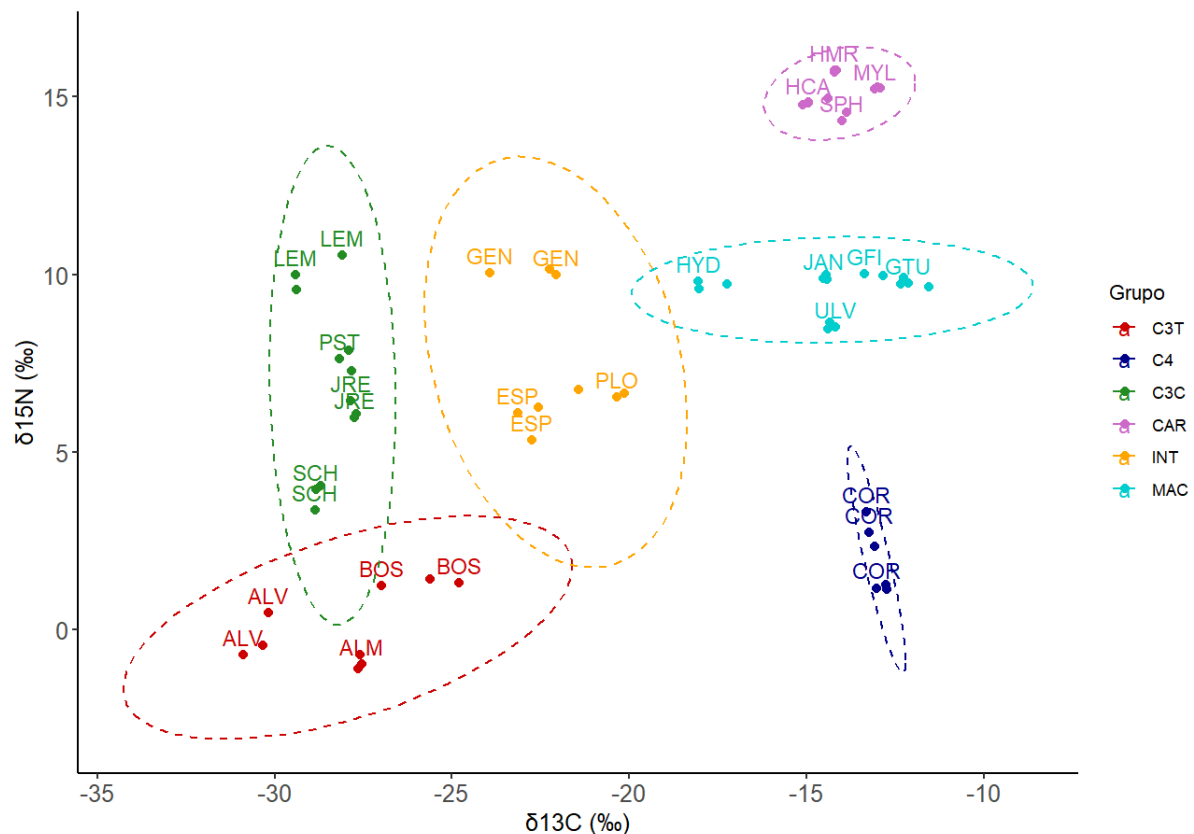


Fig. 3. Biplot de valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que exhibe los resultados del agrupamiento jerárquico de afinidades isotópicas. **C3T:** Plantas de fotosíntesis C3 y origen terrestre; **C4:** Plantas de fotosíntesis C4; **C3C:** Plantas de fotosíntesis C3 de ambientes dulceacuicolas que llegan a través del Canal; **CAR:** Carroña; **INT:** Fuentes de valores isotópicos intermedios; **MAC:** Macroalgas e hidrozoarios. La distribución de los valores de cada grupo está representada mediante una elipse que indica un intervalo de probabilidad del 95%.

4.2. Composición isotópica de consumidores

Excirolana armata en Andreoni tuvo un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de 1.35‰ (-22.18‰ a -20.83‰), mientras que el rango de $\delta^{15}\text{N}$ fue de 0.88‰ (9.82‰ a 10.70‰). En el sitio Coronilla, tuvo un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de 1.71‰ (-22.25‰ a -20.54‰) y un rango de $\delta^{15}\text{N}$ de 1.01‰ (9.50‰ a 10.51‰). Por último en Barra, el rango de $\delta^{13}\text{C}$ fue de 2.68‰ (-20.55‰ a -17.87‰), y el de $\delta^{15}\text{N}$ fue de 1.80‰ (9.91‰ a 11.71‰). En cuanto a *T. furcifera*, en Andreoni, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ variaron 0.24‰ (-18.01‰ a -17.77‰), mientras que el $\delta^{15}\text{N}$ tuvo un rango de 0.36‰ (13.05‰ a 13.41‰). En Coronilla, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ exhibieron un rango de 0.84‰ (-17.97‰ a -17.13‰), y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron 0.85‰ (12.79‰ a 13.64‰). Para Barra, por último, el $\delta^{13}\text{C}$ varió 0.76‰ (-16.45‰ a -15.69‰), y el $\delta^{15}\text{N}$ varió 0.70‰ (13.15‰ a 13.85‰) (Fig. 4).

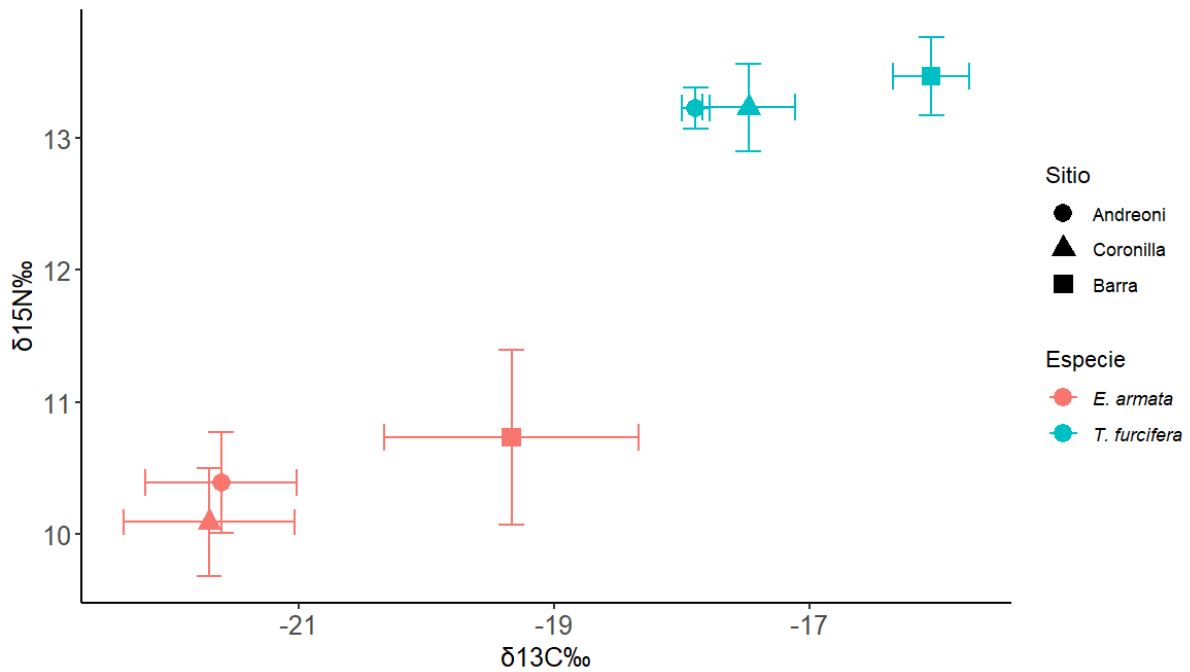


Fig. 4: Dispersión de valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *E. armata* y *T. furcifera* en cada sitio a lo largo de LCBC, en noviembre de 2023.

Los análisis PERMANOVA evidenciaron que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ tanto de *E. armata* como de *T. furcifera* fueron significativamente mayores en Barra en comparación con Coronilla y Andreoni. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre Coronilla y Andreoni. En cuanto a la composición de $\delta^{15}\text{N}$, no existieron diferencias significativas entre sitios para ninguna de las dos especies (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen estadístico del Análisis de Varianza Permutacional Multivariado (PERMANOVA) para la evaluación de diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los sitios Barra (BAR), Coronilla (COR) y Andreoni (AND), tanto para *Excirolana armata* como *Thoracophelia furcifera*. **F:** valor estadístico de la prueba; **gl:** grado de libertad; **p-valor:** valor de probabilidad. En negrita se muestran los valores significativos (p-valor menor a 0.05).

F (gl)		p-valor		
		AND-COR	COR-BAR	BAR-AND
<i>E. armata</i>				
δ13C	15.03 (2)	0.875	0.021	0.008
δ15N	2.05 (2)	0.278	0.107	0.342
<i>T. furcifera</i>				
δ13C	60.71 (2)	0.060	0.011	0.008
δ15N	1.31 (2)	0.976	0.241	0.127

La composición isotópica de *T. furcifera* y *E. armata* mostró diferencias significativas entre ambos consumidores en cada uno de los tres sitios de muestreo, tanto para sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 3).

Tabla 3. Resumen estadístico del Análisis de Varianza Permutacional Multivariado (PERMANOVA) para la evaluación de diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las especies *Excirolana armata* (EXC) y *Thoracophelia furcifera* (THO), en los sitios Barra, Coronilla y Andreoni. **F**: valor estadístico de la prueba; **gl**: grado de libertad; **p-valor**: valor de probabilidad. En negrita se muestran los valores significativos (p-valor menor a 0.05).

	F (gl)	p-valor
EXC-THO		
Andreoni		
$\delta^{13}\text{C}$	190.64 (1)	0.007
$\delta^{15}\text{N}$	235.24 (1)	0.010
Coronilla		
$\delta^{13}\text{C}$	153.52 (1)	0.008
$\delta^{15}\text{N}$	178.07 (1)	0.010
Barra		
$\delta^{13}\text{C}$	49.859 (1)	0.011
$\delta^{15}\text{N}$	70.937 (1)	0.009

4.3. Contribución de las fuentes características a la dieta de los consumidores

El modelo de mezcla isotópico con C3C, C3T, C4, CAR, MAC y el POM de cada sitio como fuentes permitió ubicar a *E. armata* (Fig. 5) y *T. furcifera* (Fig. 6) entre sus potenciales fuentes de materia orgánica. Al trazar un polígono hipotético entre las fuentes ingresadas, las réplicas de los consumidores macrofaunísticos quedan contenidas (Phillips *et al.*, 2014).

En todos los modelos de mezcla, la contribución relativa de las fuentes mostró una correlación baja o moderada (>-0.7 , <0.7), sugiriendo que las fuentes fueron relativamente bien diferenciadas por el modelo. Para *E. armata* (Fig. 7), en Andreoni, la fuente característica con mayor contribución fue el grupo de plantas C3 provenientes del canal (C3C), con una mediana del 23.8% (ICr 95%: 2.7% - 48.9%). Esta fue seguida por la carroña (CAR), con una mediana del 18.8% (ICr 95%: 2.7% - 39.5%), y el material orgánico particulado (POM-A), que presentó una mediana del 16.7% (ICr 95%: 2.0% - 62.3%). En Coronilla, la mayor contribución también correspondió a C3C, con una mediana del 29.8% (ICr 95%: 3.6% - 52.9%), mientras que CAR (17.2%, ICr 95%: 2.5% - 39.5%) y POM-C (12.8%, ICr 95%: 1.7% - 48.2%) ocuparon el segundo y tercer lugar, respectivamente. En Barra, CAR fue la fuente de mayor importancia relativa, con una mediana del 21.5% (ICr 95%: 2.7% - 46.1%), seguido de POM-B (18.6%, ICr 95%: 2.1% - 70.2%) y C3C (14.2%, ICr 95%: 2.0% - 36.8%).

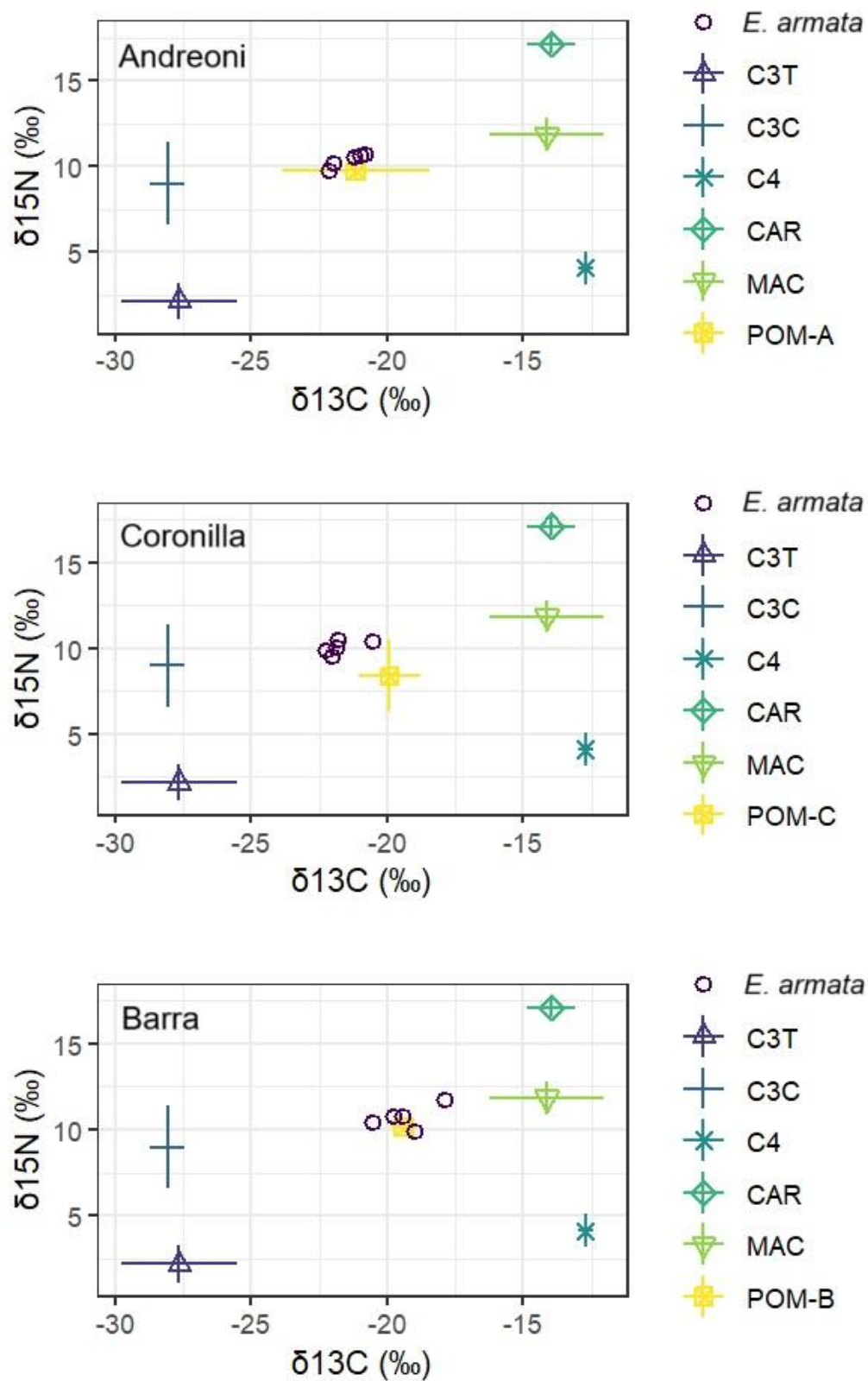


Fig. 5. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *Excirolana armata* y las fuentes características ingresadas al modelo de mezcla en los sitios Andreoni, Coronilla y Barra. **C3T**: Plantas de fotosíntesis C3 y origen terrestre; **C4**: Plantas de fotosíntesis C4; **C3C**: Plantas de fotosíntesis C3 de ambientes dulceacuícolas que llegan a través del Canal; **CAR**: Carroña; **MAC**: Macroalgas e hidrozoarios; **POM**: Materia orgánica particulada en **A**: Andreoni, **C**: Coronilla y **B**: Barra.

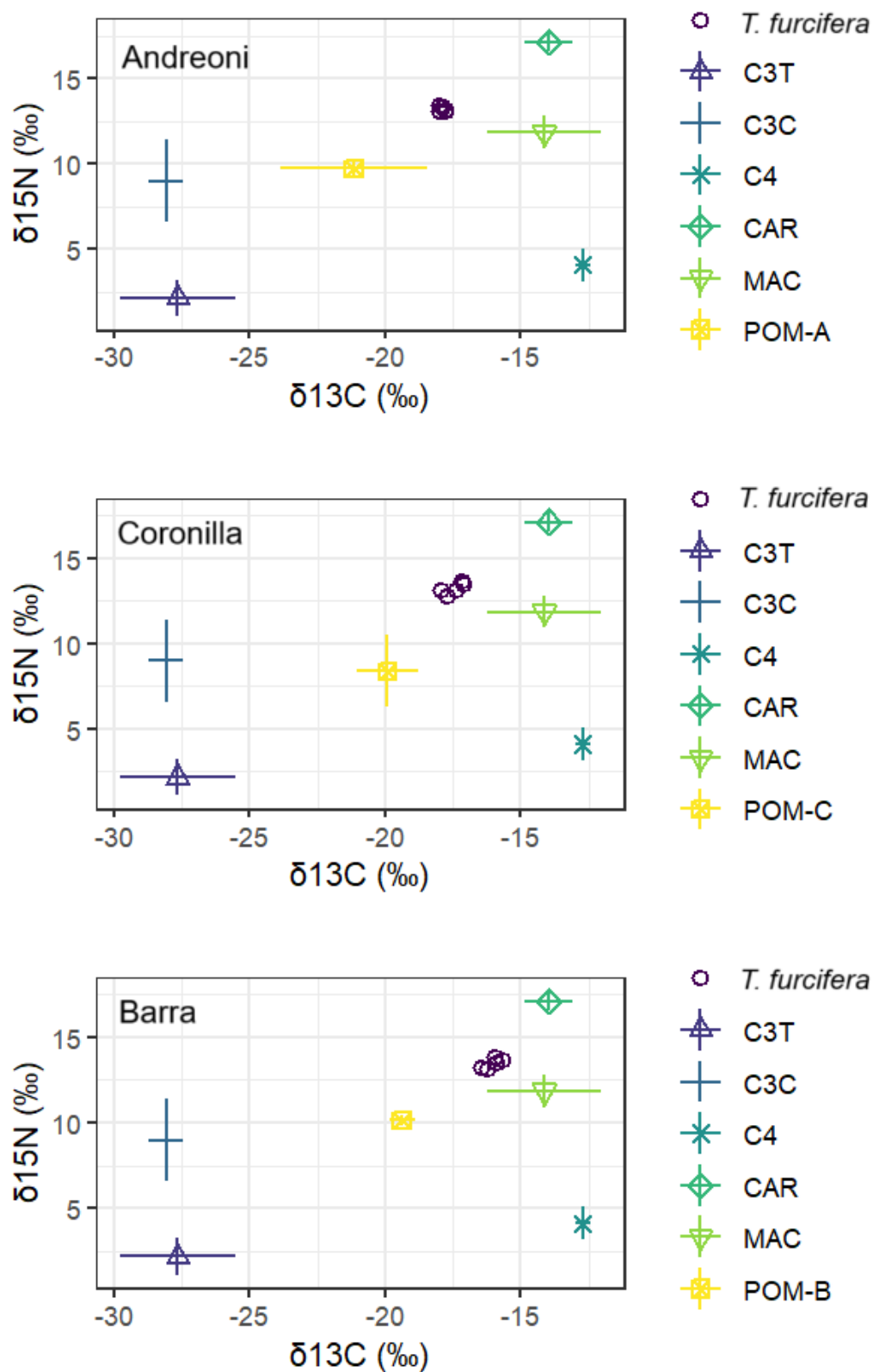


Fig. 6. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *Thoracophelia furcifera* y las fuentes características ingresadas al modelo de mezcla en los sitios Andreoni, Coronilla y Barra. **C3T**: Plantas de fotosíntesis C3 y origen terrestre; **C4**: Plantas de fotosíntesis C4; **C3C**: Plantas de fotosíntesis C3 de ambientes dulceacuícolas que llegan a través del Canal; **CAR**: Carroña; **MAC**: Macroalgas e hidrozoarios; **POM**: Materia orgánica particulada en **A**: Andreoni, **C**: Coronilla y **B**: Barra.

T. furcifera (Fig. 8), presentó a la carroña (CAR) como la fuente característica más contribuyente en su biomasa, en todos los sitios. En Andreoni, CAR representó una mediana del 52.4% (ICr 95%: 10.0% - 66.1%), seguida por C3C (11.5%, ICr 95%: 1.6% - 25.5%) y POM-A (9.6%, ICr 95%: 1.4% - 33.9%). En Coronilla, CAR mantuvo su predominio con un 53.4% (ICr 95%: 9.5% - 68.1%), seguido por C3C (10.4%, ICr 95%: 1.6% - 23.8%) y MAC (9.3%, ICr 95%: 1.3% - 39.9%). En Barra, CAR alcanzó un 56.8% (ICr 95%: 18.0% - 71.2%), seguido por MAC (10.1%, ICr 95%: 1.4% - 40.9%) y POM-B (9.1%, ICr 95%: 1.4% - 31.8%).

4.4. Cálculo de posición trófica

El cálculo de posición trófica utilizando a C3T, C3C, C4, MAC y cada POM como elementos L=1, y a CAR como elemento de L=3, ubicó a *Excirolana armata* como un consumidor primario en los tres sitios, con valores de L de 2.38 en Andreoni, 2.36 en Coronilla y 2.43 en Barra. *Thoracophelia furcifera*, por su parte, obtuvo valores de L correspondiente a posiciones intermedias dentro de la red trófica; 2.98 en Andreoni, 2.97 en Coronilla y 3.01 en Barra.

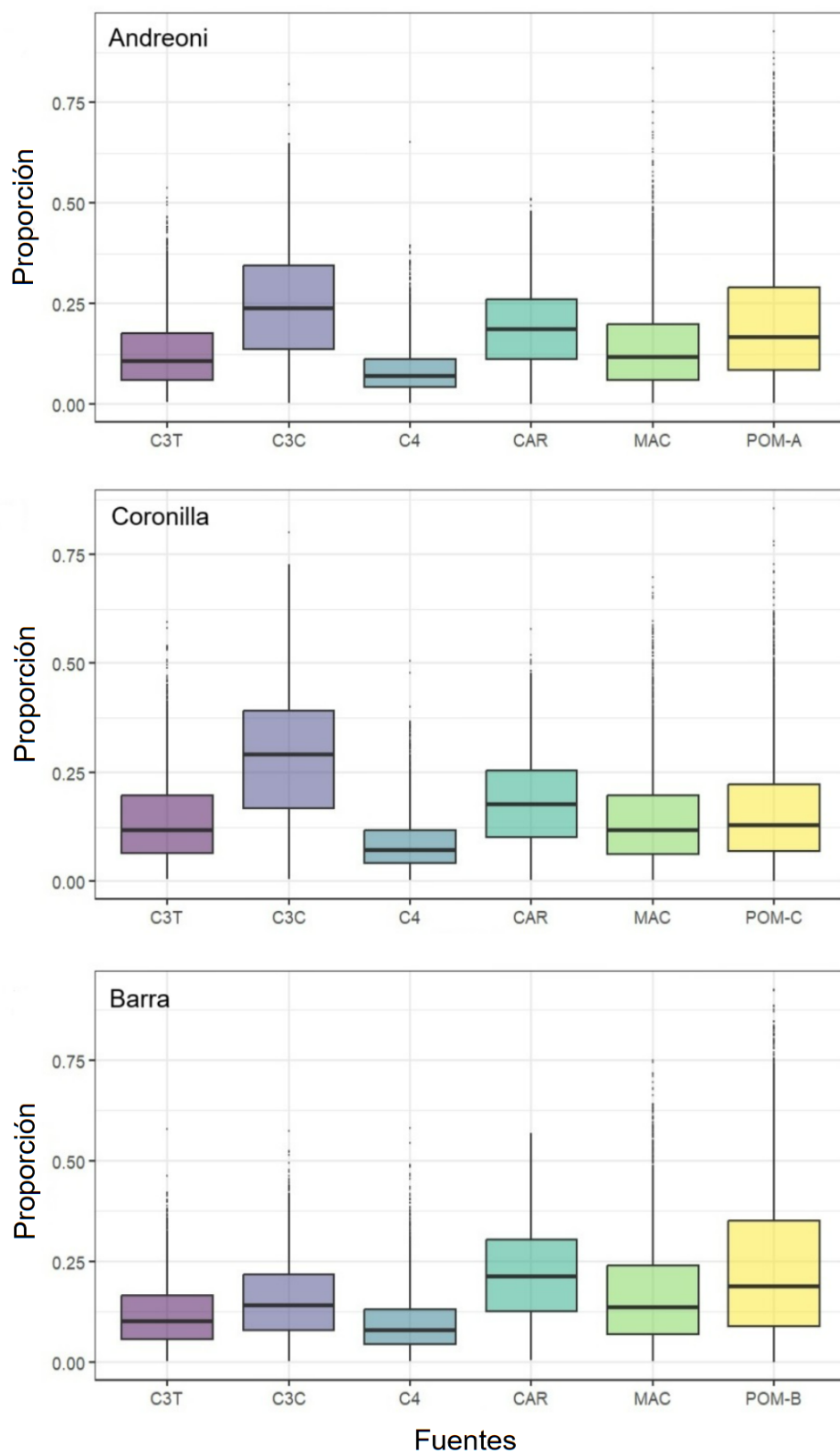


Fig. 7. Contribución relativa de cada fuente característica de materia orgánica a la dieta de *Excirolana armata* en los sitios Andreoni, Coronilla y Barra. **C3T**: Plantas de fotosíntesis C3 y origen terrestre; **C4**: Plantas de fotosíntesis C4; **C3C**: Plantas de fotosíntesis C3 de ambientes dulceacuícolas que llegan a través del Canal; **CAR**: Carroña; **MAC**: Macroalgas e hidrozoarios; **POM**: Materia orgánica particulada en **A**: Andreoni, **C**: Coronilla y **B**: Barra. Los límites de las cajas representan el percentil 25 y el percentil 75, la línea horizontal corresponde a la mediana, y los bigotes indican los percentiles 2.5 y 97.5 estimados por el modelo simmr.

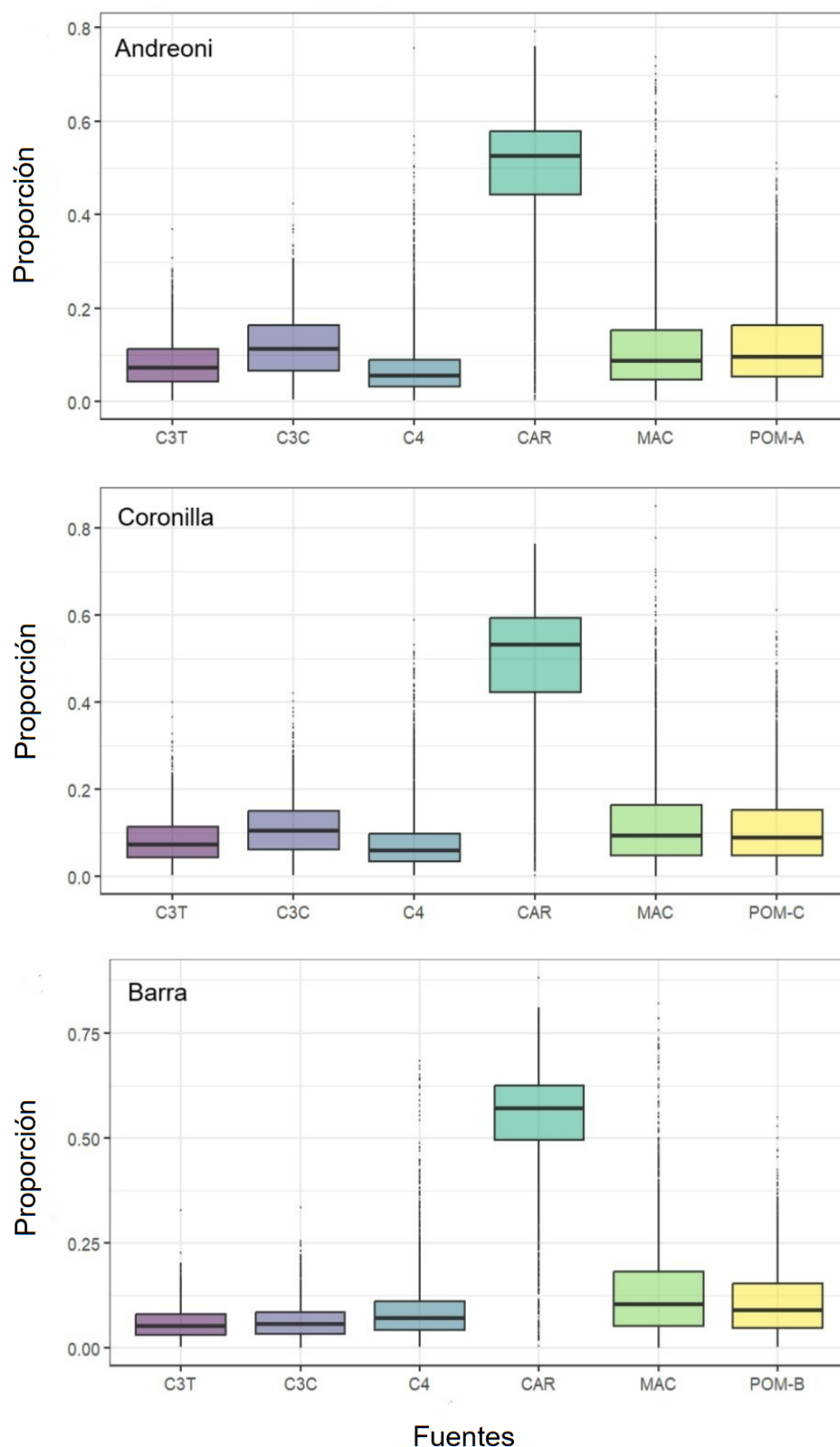


Fig. 8. Contribución relativa de cada fuente característica de materia orgánica a la dieta de *Thoracophelia furcifera* en los sitios Andreoni, Coronilla y Barra. **C3T**: Plantas de fotosíntesis C3 y origen terrestre; **C4**: Plantas de fotosíntesis C4; **C3C**: Plantas de fotosíntesis C3 de ambientes dulceacuícolas que llegan a través del Canal; **CAR**: Carroña; **MAC**: Macroalgas e hidrozoarios; **POM**: Materia orgánica particulada en **A**: Andreoni, **C**: Coronilla y **B**: Barra. Los límites de las cajas representan el percentil 25 y el percentil 75, la línea horizontal corresponde a la mediana, y los bigotes indican los percentiles 2.5 y 97.5 estimados por el modelo simmr.

5.1. Discusión general

Los resultados de este trabajo evidenciaron una variación en la composición isotópica de los consumidores en función de la distancia a la desembocadura del Canal Andreoni. En este sentido, se sustenta la hipótesis de que la distancia a la desembocadura del Canal influye sobre la disponibilidad de recursos locales, y consecuentemente la alimentación de la macrobiota residente. También se logró evidenciar que las macrófitas y juncáceas que llegan arrastradas desde el Canal son altamente asimiladas por *E. armata* y *T. furcifera* en la zona adyacente a la desembocadura, siendo un factor importante en la variabilidad de la composición isotópica de estos consumidores a lo largo de la playa. En contraparte, la vegetación terrestre de tipo C3 y C4, y las macroalgas, no mostraron un rol importante en la dieta de las especies. Estos cambios en la incorporación de material vegetal se vieron reflejados en la dieta de dos especies que no solo tienen hábitos alimenticios distintos, sino que se alimentan a niveles tróficos diferentes, debido al alto consumo de carroña por parte de *T. furcifera*. Jorge-Romero *et al.* (2022) plantean el concepto de presión exógena no manejada (Elliot *et al.*, 2011) utilizando al Canal Andreoni como ejemplo de cómo fenómenos externos pueden afectar ecosistemas costeros. En este contexto, este trabajo contribuye al entendimiento del rol de las modificaciones exógenas en los ecosistemas, profundizando en sus efectos en su red trófica.

Con respecto a los recursos de materia orgánica, se logró coleccionar un repertorio de fuentes basales que representa de manera fiel la oferta de materia consumida por *Excirolana armata* y *Thoracophelia furcifera* en la playa. Esto se respalda al trazar un polígono entre las fuentes características resultantes del agrupamiento jerárquico y observar que los consumidores se ubican dentro de este polígono, lo que constituye un buen indicador de la relación entre las fuentes y los consumidores (Phillips *et al.*, 2014). La clasificación jerárquica utilizada permitió agrupar fuentes no sólo en términos de sus valores isotópicos, sino también en función de su origen y características ecológicas (Colombini *et al.*, 2011). Esto se evidencia en los distintos grupos que emergen, cuyos componentes tienen en común el tipo de tejido (animal o vegetal), la vía fotosintética, o el entorno (marino o terrestre).

La agrupación de la carroña (CAR) agrupó la mayoría del material de origen animal, y se caracterizó por valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$, lo cual es consistente con su posición trófica elevada, dado que los organismos en niveles tróficos superiores tienden a acumular

isótopos pesados de nitrógeno (Post, 2002). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la carroña pueden ser más variables, dependiendo de su composición específica (Hocking *et al.*, 2007), que puede variar estacionalmente (Bessa *et al.*, 2014). Es interesante destacar que algunos tejidos animales, como el pelo de pinnípedos, el pez *Genidens barbatus*, y el hidrozooario *Ectopleura crocea* no se agruparon con el resto de la carroña. Las diferencias en los valores isotópicos entre estas muestras y el grupo CAR pueden explicarse por variaciones en la dieta de las especies, o por el tipo de tejido analizado, dado que el fraccionamiento isotópico no es uniforme entre diferentes tipos de tejidos, como pelo y músculo, por ejemplo (DeNiro & Epstein, 1981).

La agrupación jerárquica distinguió a las plantas de acuerdo al tipo de fotosíntesis. Las plantas C4, que utilizan la enzima PEP carboxilasa para la fijación de carbono, muestran valores de $\delta^{13}\text{C}$ más positivos que las C3, típicamente en torno a -14‰ (Bender, 1968), similares a los obtenidos en este trabajo. Antecedentes que agrupan jerárquicamente plantas costeras, también generaron grupos compuestos exclusivamente por plantas con este tipo de fotosíntesis (Colombini *et al.*, 2011). Por otra parte, las plantas C3, que utilizan la enzima RuBisCO para la fijación del CO_2 y tienden a mostrar valores de $\delta^{13}\text{C}$ en torno a -28‰ (Bender, 1968; O'Leary, 1988), se dividieron de acuerdo a su origen, terrestre o acuático. El grupo C3T incluyó tanto vegetación terrestre como excremento de *Bos taurus*, lo que coincide con trabajos anteriores que asocian este tipo de excretas con la vegetación terrestre (Colombini *et al.*, 2011). En contraste, las plantas C3 asociadas a ambientes acuáticos (C3C), como las macrófitas flotantes y juncáceas del Canal, si bien realizan el mismo tipo de fotosíntesis, mostraron un notable enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$, posiblemente debido a la influencia de nutrientes en el agua, particularmente en zonas con actividad agropecuaria (Chappuis *et al.*, 2017). Este patrón de enriquecimiento isotópico en $\delta^{15}\text{N}$ es consistente con estudios previos que han observado que los ambientes acuáticos tienden a reflejar una mayor exposición a fuentes externas de nutrientes, lo que los diferencia de los sistemas terrestres, donde los valores de $\delta^{15}\text{N}$ son generalmente más bajos (García *et al.*, 2019). Un cuarto grupo centrado en material vegetal agrupó a todas las macroalgas (MAC). Estas algas suelen tener valores relativamente enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a plantas vasculares, debido, en gran medida, a que tienen acceso a diversas formas de carbono inorgánico disuelto (como bicarbonato y CO_2) que están más enriquecidas en $\delta^{13}\text{C}$ en comparación con el CO_2 atmosférico, que es la principal fuente de carbono para las plantas terrestres (Raven *et al.*, 2002).

Algunos casos dentro del agrupamiento jerárquico presentaron particularidades relacionadas con su origen ecológico o funcional. Por ejemplo, los huevos de *Pachycimbiola*

brasiliiana y rajiformes se agruparon con la carroña (CAR) debido a sus valores elevados de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Aunque la carroña puede definirse como cualquier detrito compuesto enteramente por materia animal muerta (Wilson & Wolkovich, 2011), los huevos de rajiformes y *P. brasiliiana* caen en una zona difusa. Si bien son de origen animal, no encajan completamente en la definición clásica de carroña, que generalmente se refiere a organismos o partes de ellos tras su muerte. La composición de estos huevos, rica en quitina y colágeno para rajiformes y *P. brasiliiana*, respectivamente (Hunt, 1985; Masuelli et al., 2024), contrasta marcadamente con el material de la carroña convencional, compuesto mayormente por tejidos blandos o músculo-esqueléticos. Otro caso es el hidrozoario *Ectopleura crocea*, que fue agrupado con las macroalgas a pesar de ser un organismo animal. Esto sugiere que, aunque el agrupamiento isotópico es útil, ciertas fuentes pueden no representar con precisión las dinámicas ecológicas de los grupos en los que fueron incluidas. Un ejemplo más es el grupo INT, cuyos valores isotópicos intermedios abarcan una diversidad de muestras que impide asignarle un grupo ecológico definido. Este es un factor a considerar, ya que algunas de las fuentes incluidas en este grupo, como las muestras de *G. barbus* (un pez que frecuentemente aparece en descomposición en la costa uruguaya), son potencialmente consumidas como carroña. Sin embargo, al quedar contenido en el grupo INT, no fue considerado para el modelo de mezcla.

El grupo INT presentó valores isotópicos promedio similares a los de la materia orgánica particulada de los tres sitios de la playa. Si se considera también la materia orgánica particulada del Canal, se observa un decrecimiento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ desde el Canal hacia Barra, el sitio más oceánico. Esta tendencia coincide con lo reportado por Bergamino et al. (2012) para la materia orgánica particulada en este mismo sitio, donde se obtuvo valores de POM similares en cada sitio ($-23.06\text{‰} \pm 1.03$ para Andreoni; $20.32\text{‰} \pm 0.74$ para Coronilla y $-18.56\text{‰} \pm 0.44$ para Barra). Los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ reflejan una distribución de valores que es habitual en ambientes donde hay entradas de agua dulce al océano, dado que el POM más cercano al ambiente continental tiene un mayor componente de vegetación terrestre que el POM de ambientes más oceánicos, y por ende valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos en comparación (Dias et al., 2016; García et al., 2019; Gaston et al., 2006; Ortega-Cisneros et al., 2017). En Barra, los valores de POM obtenidos son típicos de ambientes marinos, con alto contenido de fitoplancton (Kang et al., 1999). Esto, además, es consistente con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos para las plantas C3 en este trabajo (C3T: -28.37‰ , y C3C: -27.95‰) más negativos que los del material vegetal de origen marino obtenido, en nuestro caso, las macroalgas (-14.28‰). Por otro lado, lo contrario ocurre con los valores de $\delta^{15}\text{N}$, que aumentan a medida que nos alejamos del Canal, exceptuando los puntos Coronilla y Andreoni, que están muy cercanos entre sí. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$

volviéndose más altos a menor distancia al Canal pueden ser resultado de un aporte antropogénico de nutrientes al curso de agua, por descarga de efluentes, desechos de actividad ganadera, o el uso de fertilizantes en cultivos de arroz comunes en la zona (Irisarri *et al.*, 2007).

En cuanto a la comparación entre la composición isotópica de los consumidores *E. armata* y *T. furcifera*, se evidenciaron diferencias significativas entre ambos en los tres sitios de colecta, tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$. Esta diferencia también se refleja en las posiciones tróficas calculadas: *T. furcifera* mostró valores correspondiente a un nivel trófico superior al de *E. armata* en todos los puntos de la playa. A su vez, cada una de las especies mantuvo su posición trófica en cada uno de los puntos, lo cual se acompaña con la ausencia de diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre sitios, y es consistente con lo reportado por Lercari *et al.* (2010), donde se indica que ambas especies tienen un bajo índice de omnivoría, es decir, que sus interacciones tróficas se concentran en un único nivel.

Los valores de posición trófica obtenidos para *E. armata* son consistentes con estudios previos en esta misma playa, confirmando su rol como consumidor primario (Bergamino *et al.*, 2011; Lercari *et al.*, 2010). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para *E. armata* fueron significativamente más bajos en Andreoni y Coronilla en comparación a Barra, evidenciando un origen marcadamente diferente de la materia orgánica asimilada en este último punto. Esto queda demostrado con los resultados del modelo de mezcla, donde se observa que esa diferencia se corresponde con un alto consumo de restos de juncáceas y macrófitas flotantes en los puntos Andreoni y Coronilla. Estas plantas son abundantes en cauces fluviales de nuestro país, y aumentan su abundancia en función de la disponibilidad de nutrientes (Perdomo *et al.*, 2008). Esto se ve potenciado en cauces fluviales como el de Andreoni, donde existe un aumento de nutrientes en el agua por desechos de actividad ganadera (Irisarri *et al.*, 2007). *Pistia stratiotes* y *Lemna sp.* tienen altos contenidos proteicos y valor nutricional (Palafox *et al.*, 2005; Wasagu *et al.*, 2014), por lo que podría existir cierta selectividad por parte de la macrofauna por estas fuentes en caso de estar presentes.

Por otra parte, la carroña, que se esperaba tuviera un papel preponderante en la dieta de *E. armata* debido a sus hábitos carroñeros reportados en diversos estudios (McLachlan & Defeo, 2018; Yannicelli *et al.*, 2002), mostró una menor contribución en todos los sitios. Esto podría deberse a que la carroña es una fuente altamente fluctuante, la cual puede variar considerablemente a lo largo del tiempo (Bessa *et al.*, 2014; Colombini & Chelazzi, 2003; Hyndes *et al.*, 2022; Polis & Hurd, 1996; Schlacher *et al.*, 2013). Como no toda la carroña

puede ser igualmente palatable para *E. armata*, es posible que el día de muestreo las fuentes de carroña preferidas por este isópodo no estuvieran presentes, o incluso que hubiera fuentes potencialmente palatables que quedaron por fuera del grupo en el agrupamiento jerárquico, como el caso del mochuelo *G. barbus*. Esto contrasta con antecedentes que plantean que este isópodo es poco selectivo en cuanto a la elección de la carroña consumida (Dugan *et al.*, 2003; Schlacher *et al.*, 2013).

Por otro lado, *T. furcifera* presentó valores que lo posicionarían en un nivel intermedio dentro de la red trófica, que se alinean con lo reportado por Bergamino *et al.* (2011). En general, los niveles tróficos elevados sugieren un alto consumo de material animal, ya sea por predación o consumo de carroña (Post, 2002). En el caso de este poliqueto, los resultados del modelo de mezcla sugieren que el consumo de carroña sería el principal responsable de este elevado nivel trófico a lo largo de la playa. Este resultado plantea preguntas, ya que *T. furcifera* no es un consumidor activo. De hecho, su distribución está restringida al intermareal medio, y sus principales movimientos son entre el agua y el sedimento en busca de mejores condiciones físicas o de oxigenación (Seike, 2008; Parapar, 2021). Además, Fauchald y Jumars (1979) describen a este grupo como excavadores móviles que ingieren sedimento de forma generalista, alimentándose de la materia orgánica presente en él, sin discriminar entre componentes (Kemp, 1986). Esto plantea dudas sobre si el poliqueto realmente selecciona la carroña en detrimento de otros detritos en el sedimento.

En este contexto, surge una hipótesis principal para explicar los resultados observados: que en el sedimento haya una cantidad significativa de material animal en descomposición, el cual, debido a un posible mecanismo de selectividad digestiva (mencionado por Fauchald y Jumars (1979), pero no explorado), sea asimilado de manera más eficiente que otros detritos. Sin embargo, cabe señalar una alternativa complementaria: en el sedimento ocurren procesos microbianos, como la desnitrificación o amonificación, que enriquecen el isótopo pesado de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en la materia orgánica, incluso si esta no es de origen animal (Bedard-Haughn *et al.*, 2003; Delwiche & Stein, 1970). La imposibilidad de analizar las muestras de sedimento en este estudio dificulta discernir hasta qué punto los valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$ reflejan una alta asimilación de carroña o son el resultado de procesos isotópicos que afectan al detritus del sedimento. Por lo tanto, aunque los resultados sugieren un alto consumo de material animal, no se puede confirmar en qué medida este resultado se atribuye a una dieta basada en carroña o a una combinación de ambos factores.

Más allá de que la carroña fue la fuente predominante en la dieta de *T. furcifera* en todos los sitios, se logra ver un incremento en el consumo de restos de juncáceas y macrófitas C3C

en los puntos adyacentes al Canal con respecto a Barra, similar a lo ocurrido para *E. armata*, y consistente con las diferencias significativas en los niveles de $\delta^{13}\text{C}$ observados para esta especie. El consumo de otras fuentes de material vegetal, como las plantas C3 terrestres, las C4, las macroalgas o el POM, fue similar en todos los sitios.

5.2. Limitaciones

El agrupamiento jerárquico realizado para obtener las fuentes características a ingresar en el modelo de mezcla tiene ciertas limitaciones. Primero, los modelos de mezcla permiten incluir un máximo de alrededor de seis fuentes para evitar solapamientos y asegurar que las fuentes sean lo suficientemente distintas entre sí (Phillips *et al.*, 2014). Aunque las fuentes elegidas fueron adecuadas para representar la dieta de las especies, este límite impide una mayor diferenciación, como separar juncáceas de macrófitas. Además, aunque los grupos reflejan un origen funcional similar, puede haber fuentes funcionalmente distintas pero con valores isotópicos parecidos en el mismo grupo (como *Ectopleura crocea* en el grupo de macrófitas). Estas limitaciones son ineludibles cuando las fuentes se ubican muy próximas en el espacio isotópico, y la solución radica en un conocimiento profundo del sistema, el origen de las fuentes y lo que las especies pueden o no consumir (Parnell *et al.*, 2013; Phillips *et al.*, 2014).

Una limitación adicional fue la imposibilidad de incluir las muestras colectadas de sedimento en el análisis. La razón de que las muestras tuvieran valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ inferiores al umbral de detección probablemente radica en que la arena elimina muy eficientemente los nutrientes (Scott *et al.*, 1996), lo que resulta en concentraciones más bajas de estos elementos en comparación con otros tipos de sedimento. Así, aunque se respetó el peso indicado por el laboratorio, la baja concentración de materia orgánica puede haber llevado a resultados indetectables. Dado que *T. furcifera* es una especie sedimentívora, contar con estas muestras habría permitido obtener una visión más detallada de su dieta y evaluar directamente las características isotópicas del sedimento. Esto permitiría evaluar hasta qué punto los valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$ corresponden a un alto consumo de material animal en descomposición, o se atribuyen procesos microbianos en el sedimento. En el futuro, sería importante incluir estas muestras, y algunas estrategias para obtener valores detectables serían enviar muestras de mayor peso (si el laboratorio lo permite) o concentrar la materia orgánica mediante un lavado previo con ácido clorhídrico (HCl), que elimina los carbonatos inorgánicos y reduce el peso no relevante de la muestra (Jacob *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2016).

Por otro lado, cabe aclarar que, dado que las muestras fueron colectadas en una única salida de campo, estos resultados no pueden extrapolarse a una tendencia anual, ya que si bien los isótopos estables revelan información trófica integrada en el tiempo, esto depende de la tasa de renovación de cada tejido (Fry, 2006). Esto es aún más importante tomando en cuenta que algunas de las fuentes importantes en la dieta de las especies, como la carroña, son altamente fluctuantes temporalmente. Además, el caudal de descarga del Canal también está sometido a variaciones temporales asociadas a precipitaciones, lo cual se ha visto influye en la ecología trófica de la comunidad local (García *et al.*, 2019).

5.3. Conclusión

Los resultados de este trabajo evidencian que la influencia de la descarga del Canal Andreoni se refleja en varios niveles dentro de la red trófica, ya que dos especies de diferentes hábitos alimenticios y niveles tróficos mostraron diferencias en su asimilación de materia orgánica en función de la distancia a su desembocadura. Las macrófitas flotantes y las juncáceas son las fuentes causantes de este cambio. De esta manera, este trabajo profundiza sobre el rol del subsidio espacial generado por el Canal Andreoni a la playa, aportando información sobre su integración en la red trófica, y sobre cuáles son las fuentes basales de materia orgánica causantes de este fenómeno. Este estudio aporta evidencia adicional sobre las implicancias de las modificaciones humanas en los sistemas costeros y cómo estas alteraciones pueden afectar la dinámica trófica de estos ecosistemas.

5.4. Perspectivas

Se recomienda realizar estudios experimentales con estas especies, para poder profundizar sobre las inferencias realizadas en cuanto a su alimentación. Los experimentos en micro o mesocosmos proporcionando diferentes tipos de alimento han probado ser una herramienta útil a la hora de analizar preferencias en la dieta, e incluso relacionarlas con indicadores como tamaño corporal, mortalidad o estrés fisiológico (Garrison *et al.*, 2022; Gorokhova *et al.*, 2013; Karlson *et al.*, 2018). Además, observar a los individuos en condiciones controladas permitiría profundizar sobre los mecanismos de selección de la dieta, y por ejemplo, ahondar profundizar sobre la potencial selectividad por la carroña en *T. furcifera*. Cabe aclarar que los abordajes experimentales no pueden reproducir completamente las dinámica físico-química o de oferta de alimento en un ecosistema extremadamente cambiante, por lo que, aunque permiten realizar inferencias valiosas, deben considerarse como complementarios y no sustitutivos del trabajo de campo.

Por otra parte, conviene recordar que los isótopos estables, en definitiva, son una herramienta más en el análisis de redes tróficas, más no la única verdad. Siempre que sea posible, el análisis de isótopos estables debe complementarse con información adicional, como el análisis de dieta u otros datos sobre el comportamiento alimenticio (Layman & Post, 2008; Layman *et al.*, 2012). En el futuro, sería deseable adicionar al análisis isotópico otros análisis de dieta tradicionales, como el análisis de fecas. Esto no sólo otorgaría una visión complementaria sobre las relaciones tróficas de los organismos, sino que también permitiría potenciar muchos de los enfoques empleados en el análisis isotópico, que requieren información específica sobre las dietas de los consumidores para parametrizar los modelos, por ejemplo, seleccionando las posibles fuentes de materia orgánica a ingresar en los modelos de mezcla, y definiendo valores previos de fraccionamiento isotópico (Layman *et al.*, 2012).

Por último, este trabajo refleja la necesidad de abordar el estudio de las playas desde una perspectiva que considere escalas espacio-temporales adecuadas y trascienda los límites tradicionales de la playa como ecosistema, al aportar nueva evidencia sobre cómo las modificaciones humanas externas tienen efectos significativos sobre las dinámicas de la red trófica local (Jorge-Romero *et al.*, 2022). En este sentido, es clave considerar a las playas como sistemas socioeconómicos, donde las actividades humanas y los procesos ecológicos están estrechamente vinculados (Defeo *et al.*, 2021).

- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). Wiley StatsRef: *Statistics Reference Online*, 1–15.
doi:10.1002/9781118445112.stat078
- Bedard-Haughn, A., van Groenigen, J. W., & van Kessel, C. (2003). Tracing 15N through landscapes: potential uses and precautions. *Journal of Hydrology*, 272(1-4), 175–190. doi:10.1016/s0022-1694(02)00263-9
- Bender, M. M. (1968). Mass Spectrometric Studies of Carbon 13 Variations in Corn and Other Grasses. *Radiocarbon*, 10(2), 468-472.
<https://doi.org/10.1017/S0033822200011103>
- Bergamino, L., Lercari, D., & Defeo, O. (2011). Food web structure of sandy beaches: Temporal and spatial variation using stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(4), 536-543. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.007>
- Bergamino, L., Lercari, D., & Defeo, O. (2012). Terrestrial trophic subsidy in sandy beaches: Evidence from stable isotope analysis in organic matter sources and isopod *Excirolana armata*. *Aquatic Biology*, 14(2), 129-134. <https://doi.org/10.3354/ab00392>
- Bessa, F., Baeta, A., & Marques, J. C. (2014). Niche segregation amongst sympatric species at exposed sandy shores with contrasting wrack availabilities illustrated by stable isotopic analysis. *Ecological Indicators*, 36, 694-702.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.026>
- Boaventura, D., Cancela Da Fonseca, L., & Teles-Ferreira, C. (1999). Trophic structure of macrobenthic communities on the Portuguese coast. A review of lagoonal, estuarine and rocky littoral habitats. *Acta Oecologica*, 20(4), 407-415.
[https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00127-7](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00127-7)
- Carcedo, M. C., Scotti, M., Ito, M., Blasina, G., Molina, J. M., Martínez, A., ... & Fiori, S. M. (2024). Niche width and overlap of benthic invertebrates in surf zones increase with

- distance from the estuarine source of organic matter. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 298, 108620.
- Chappuis, E., Serriñá, V., Martí, E., Ballesteros, E., & Gacia, E. (2017). Decrypting stable-isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) variability in aquatic plants. *Freshwater Biology*, 62(11), 1807-1818. <https://doi.org/10.1111/fwb.12996>
- Colombini, I., Brilli, M., Fallaci, M., Gagnarli, E., & Chelazzi, L. (2011). Food webs of a sandy beach macroinvertebrate community using stable isotopes analysis. *Acta Oecologica*, 37(5), 422-432. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.05.010>
- Colombini, I. & Chelazzi, L.. (2003). Influence of marine allochthonous input on sandy beach communities. En *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 41* (0 ed., pp. 123-127). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780203180570-21>
- Costa, L. L., Zalmon, I. R., Fanini, L., & Defeo, O. (2020). Macroinvertebrates as indicators of human disturbances on sandy beaches: A global review. *Ecological Indicators*, 118, 106764. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106764>
- Davis, M. J., Woo I., de la Cruz S. E. W., Ellings, C. S., Hodgson, S., & Nakai, G. 2024. Allochthonous marsh subsidies enhances food web productivity in an estuary and its surrounding ecosystem mosaic. *PLoS ONE* 19(2): e0296836. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0296836>
- Delwiche, C. C., & Steyn, P. L. (1970). Nitrogen isotope fractionation in soils and microbial reactions. *Environmental Science & Technology*, 4(11), 929-935.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495–506. doi:10.1016/0016-7037(78)90199-0
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45(3), 341–351. doi:10.1016/0016-7037(81)90244-1
- Defeo, O., & De Álava, A. (1995). Effects of human activities on long-term trends in sandy

- beach populations: the wedge clam *Donax hanleyanus* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 123, 73-82. <https://doi.org/10.3354/meps123073>
- Defeo, O., Layerle, C., & Masello, A. (1986). Spatial and temporal structure of the yellow clam *Mesodesma mactroides* (Deshayes, 1854) in Uruguay. *Medio Ambiente (Chile)*, 8(1), 48-57.
- Defeo, O., McLachlan, A., Armitage, D., Elliott, M., & Pittman, J. (2021). Sandy beach social–ecological systems at risk: regime shifts, collapses, and governance challenges. *Frontiers in Ecology and the Environment*. doi:10.1002/fee.2406
- Dias, E., Morais, P., Cotter, A., Antunes, C., & Hoffman, J. (2016). Estuarine consumers utilize marine, estuarine and terrestrial organic matter and provide connectivity among these food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 21-34. <https://doi.org/10.3354/meps11794>
- Dugan, J. E., Hubbard, D. M., McCrary, M. D., & Pierson, M. O. (2003). The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58, 25–40. doi:10.1016/s0272-7714(03)00045-3
- Elliott, M. (2011). Marine science and management means tackling exogenic unmanaged pressures and endogenic managed pressures – A numbered guide. *Marine Pollution Bulletin*, 62(4), 651–655. doi:10.1016/j.marpolbul.2010.11.0
- Fauchald, K., & Jumars, P. A. (1979). The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17, 193-84.
- Fry, B. (2006). Stable Isotope Ecology. *Springer New York*. <https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8>
- Garcia, A. F. S., Pasquaud, S., Cabral, H., Garcia, A. M., dos Santos, M. L., & Vieira, J. P. (2019). Assimilation of allochthonous matter by estuarine consumers during the 2015 El Niño event. *Estuaries and Coasts*, 42(5), 1281-1296.
- Garcia, A. M., Oliveira, M. C. L. M., Odebrecht, C., Colling, J. L. A., Vieira, J. P., Rodrigues,

- F. L., & Bastos, R. F. (2019). Allochthonous versus autochthonous organic matter sustaining macroconsumers in a subtropical sandy beach revealed by stable isotopes. *Marine Biology Research*, 15(3), 241-258.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2019.1627559>
- Garrison, J. A., Karlson, A. M. L., & Nascimento, F. J. A. (2022). Amphipod Isotope Composition, Condition and Reproduction in Contrasting Sediments: A Reciprocal Transfer Experiment. *Frontiers in Marine Science*, 9, 789700.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2022.789700>
- Gaston, T. F., Schlacher, T. A., & Connolly, R. M. (2006). Flood discharges of a small river into open coastal waters: Plume traits and material fate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(1-2), 4-9. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.03.015>
- Gorokhova, E., Löf, M., Reutgard, M., Lindström, M., & Sundelin, B. (2013). Exposure to contaminants exacerbates oxidative stress in amphipod *Monoporeia affinis* subjected to fluctuating hypoxia. *Aquatic Toxicology*, 127, 46-53.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.01.022>
- Goto, A. S., Miura, K., Korenaga, T., Hasegawa, T., Ohkouchi, N., & Chikaraishi, Y. (2018). Fractionation of stable nitrogen isotopes ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) during enzymatic deamination of glutamic acid: Implications for mass and energy transfers in the biosphere. *Geochemical Journal*, 52(3), 273-280. <https://doi.org/10.2343/geochemj.2.0513>
- Govan, E., Jackson, A. L., Inger, R., Bearhop, S., & Parnell, A. C. (2023). simmr: A package for fitting Stable Isotope Mixing Models in R. arXiv preprint arXiv:2306.07817.
<http://dx.doi.org/10.48550/arXiv.2306.07817>
- Hagen, E. M., McCluney, K. E., Wyant, K. A., Soykan, C. U., Keller, A. C., Luttermoser, K. C., Holmes, E. J., Moore, J. C., & Sabo, J. L. (2012). A meta-analysis of the effects of detritus on primary producers and consumers in marine, freshwater, and terrestrial ecosystems. *Oikos*, 121(10), 1507-1515.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19666.x>

- Hocking, M. D., Darimont, C. T., Christie, K. S., & Reimchen, T. E. (2007). Niche variation in burying beetles (*Nicrophorus* spp.) associated with marine and terrestrial carrion. *Canadian Journal of Zoology*, 85(3), 437-442. <https://doi.org/10.1139/z07-016>
- Hyndes, G. A., Berdan, E. L., Duarte, C., Dugan, J. E., Emery, K. A., Hambäck, P. A., ... & Schlacher, T. A. (2022). The role of inputs of marine wrack and carrion in sandy-beach ecosystems: a global review. *Biological Reviews*, 97(6), 2127-2161. <https://doi.org/10.1111/brv.12886>
- Irisarri, P., Gonnet, S., Deambrosi, E., & Monza, J. (2006). Cyanobacterial inoculation and nitrogen fertilization in rice. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23(2), 237–242. doi:10.1007/s11274-006-9219-0
- Jacob, U., Mintenbeck, K., Brey, T., Knust, R., & Beyer, K. (2005). Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 251-253.
- Jorge-Romero, G., Elliott, M., & Defeo, O. (2022). Managing beyond ecosystem limits at the land-sea interface: The case of sandy beaches. *Marine Pollution Bulletin*, 181, 113838. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113838>
- Jorge-Romero, G., Lercari, D., Ortega, L., & Defeo, O. (2019). Long-term ecological footprints of a man-made freshwater discharge onto a sandy beach ecosystem. *Ecological indicators*, 96, 412-420. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.024>
- Kang, C., Sauriau, P., Richard, P., & Blanchard, G. (1999). Food sources of an infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 147-158. <https://doi.org/10.3354/meps187147>
- Karlson, A. M. L., Reutgard, M., Garbaras, A., & Gorokhova, E. (2018). Isotopic niche reflects stress-induced variability in physiological status. *Royal Society Open Science*, 5(2), 171398. <https://doi.org/10.1098/rsos.171398>

- Kemp, P. F. (1986). Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete *Euzonus mucronata* (Treadwell). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 99(1), 49–61. doi:10.1016/0022-0981(86)90020-1
- Kim, M. S., Lee, W. S., Suresh Kumar, K., Shin, K. H., Robarge, W., Kim, M., & Lee, S. R. (2016). Effects of HCl pretreatment, drying, and storage on the stable isotope ratios of soil and sediment samples. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 30(13), 1567-1575.
- Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M., & Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3), 545-562.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Layman, C. A. & Post, D. M. (2008). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?: Reply. *Ecology* 89, 2358-2359.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Le Loc'h, F., Hily, C., & Grall, J. (2008). Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Marine Systems*, 72(1-4), 17-34.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.05.011>
- Lercari, D., Bergamino, L., & Defeo, O. (2010). Trophic models in sandy beaches with contrasting morphodynamics: Comparing ecosystem structure and biomass flow. *Ecological Modelling*, 221(23), 2751-2759.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.027>
- Lercari, D., & Defeo, O. (1999). Effects of Freshwater Discharge in Sandy Beach Populations: The Mole Crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49(4), 457-468. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0521>
- Lercari, D., & Defeo, O. (2006). Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach

- macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(1-2), 27-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.12.017>
- Lercari, D., Defeo, O., & Celentano, E. (2002). Consequences of a freshwater canal discharge on the benthic community and its habitat on an exposed sandy beach. *Marine Pollution Bulletin*, 44(12), 1397–1404. doi:10.1016/s0025-326x(02)00304-1
- Lozoya, J. P., & Defeo, O. (2006). Effects of a freshwater canal discharge on an ovoviviparous isopod inhabiting an exposed sandy beach. *Marine and Freshwater Research*, 57(4), 421. <https://doi.org/10.1071/MF05067>
- Lubetkin, S. C., & Simenstad, C. A. (2004). Multi-source mixing models to quantify food web sources and pathways. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 996–1008. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00957.x
- Luijendijk, A., Hagenaars, G., Ranasinghe, R., Baart, F., Donchyts, G., & Aarninkhof, S. (2018). The State of the World's Beaches. *Scientific Reports*, 8(1), 6641. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24630-6>
- Masuelli, M. A., Lazo, L., Becerra, F., Torres, F., Illanes, C. O., Takara, A., Auad, M. L., & Bercea, M. (2024). Physical and Chemical Properties of *Pachycymbiola brasiliiana* Eggshells—From Application to Separative Processes. *Processes*, 12(4), 814. <https://doi.org/10.3390/pr12040814>
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- McLachlan, A., & Defeo, O. (2018). The Ecology of Sandy Shores. *Elsevier*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809467-9.00001-1>
- Miura, K., & Goto, A. S. (2012). Stable nitrogen isotopic fractionation associated with transamination of glutamic acid to aspartic acid: Implications for understanding ¹⁵N trophic enrichment in ecological food webs (0). The Japanese Association of Organic Geochemists. https://doi.org/10.20612/rog.28.0_13

- Odebrecht, C., Du Preez, D. R., Abreu, P. C., & Campbell, E. E. (2014). Surf zone diatoms: A review of the drivers, patterns and role in sandy beaches food chains. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150, 24-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.07.011>
- O'Leary, M. H. (1988). Carbon Isotopes in Photosynthesis. *BioScience*, 38(5), 328-336. <https://doi.org/10.2307/1310735>
- Ortega-Cisneros, K., De Lecea, A. M., Smit, A. J., & Schoeman, D. S. (2017). Resource utilization and trophic niche width in sandy beach macrobenthos from an oligotrophic coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 184, 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.11.011>
- Palafox, P., Cruz, R., & Cutiño, E. (2005). Perspectivas de la Lemna sp. Para la alimentación de peces. *REDVET. Revista Electrónica de Veterinaria* 2005, VI(3).
- Parapar, Martínez, A., & Moreira, J. (2021). On the Systematics and Biodiversity of the Opheliidae and Scalibregmatidae. *Diversity*, 13(2), 87. <https://doi.org/10.3390/d13020087>
- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J., & Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6), 387-399. <https://doi.org/10.1002/env.2221>
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 293-320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., Semmens, B. X., & Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10), 823-835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- Polis, G. A., Anderson, W. B., & Holt, R. D. (1997). Toward an Integration of Landscape and Food Web Ecology: The Dynamics of Spatially Subsidized Food Webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289-316.

<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>

Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1996). Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities. *The American Naturalist*, 147(3), 396-423.

<https://doi.org/10.1086/285858>

Porter, S. N., Kaehler, S., Branch, G. M., & Sink, K. J. (2014). Riverine subsidies for inshore filter-feeder communities: potential influences on trophic patterns among bioregions. *Marine Ecology Progress Series*, 498, 13-26.

Post, D. M. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, 83(3), 703. <https://doi.org/10.2307/3071875>

Post D. M., Layman C. A., Arrington D. A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152(1):179–189

Perdomo, S., Fujita, M., Ike, M., & Tateda, M. (2008). Growth Dynamics of Pistia stratiotes in Temperate Climate. *Wastewater Treatment, Plant Dynamics and Management in Constructed and Natural Wetlands*, 277–287. doi:10.1007/978-1-4020-8235-1_24

Raven, J. A., Johnston, A. M., Kübler, J. E., Korb, R., McInroy, S. G., Handley, L. L., Scrimgeour, C. M., Walker, D. I., Beardall, J., Vanderklift, M., Fredriksen, S., & Dunton, K. H. (2002). Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology*, 29(3), 355.

<https://doi.org/10.1071/pp01201>

Ray, G. C., & Hayden, B. P. (1992). Coastal Zone Ecotones. En A. J. Hansen & F. Di Castri (Eds.), *Landscape Boundaries* (Vol. 92, pp. 403-420). Springer New York.

https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2804-2_21

RStudio Team. (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA.

Schlacher, T. A., & Connolly, R. M. (2009). Land–Ocean Coupling of Carbon and Nitrogen Fluxes on Sandy Beaches. *Ecosystems*, 12(2), 311-321.

<https://doi.org/10.1007/s10021-008-9224-2>

Schlacher, T. A., Hutton, B. M., Gilby, B. L., Porch, N., Maguire, G. S., Maslo, B., Connolly, R. M., Olds, A. D., & Weston, M. A. (2017). Algal subsidies enhance invertebrate prey for threatened shorebirds: A novel conservation tool on ocean beaches? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 191, 28-38.

<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.04.004>

Schlacher, T. A., Liddell, B., Gaston, T. F., & Schlacher-Hoenlinger, M. (2005). Fish track wastewater pollution to estuaries. *Oecologia*, 144(4), 570-584.

<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0041-4>

Schlacher, T. A., Strydom, S., & Connolly, R. M. (2013). Multiple scavengers respond rapidly to pulsed carrion resources at the land–ocean interface. *Acta Oecologica*, 48, 7-12.

<https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.01.007>

Schooler, N. K., Emery, K. A., Dugan, J. E., Miller, R. J., Schroeder, D. M., Madden, J. R., & Page, H. M. (2024). Cross-ecosystem trophic subsidies to sandy beaches support surf zone fish. *Marine Biology*, 171(9), 184.

<https://doi.org/10.1007/s00227-024-04499-y>

Scott, N. A., Cole, C. V., Elliott, E. T., & Huffman, S. A. (1996). Soil Textural Control on Decomposition and Soil Organic Matter Dynamics. *Soil Science Society of America Journal*, 60(4), 1102-1109.

<https://doi.org/10.2136/sssaj1996.03615995006000040020x>

Seike, K. (2008). Burrowing behaviour inferred from feeding traces of the opheliid polychaete *Euzonus* sp. as response to beach morphodynamics. *Marine Biology*, 153(6), 1199–1206. doi:10.1007/s00227-007-0893-8

Stephens, R. B., Ouimette, A. P., Hobbie, E. A., & Rowe, R. J. (2022). Reevaluating trophic discrimination factors ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) for diet reconstruction. *Ecological Monographs*, 92(3), e1525. <https://doi.org/10.1002/ecm.1525>

Hunt, S. (1985). The Selachian Egg Case Collagen. In *Biology of Invertebrate and Lower*

Vertebrate Collagens (pp. 409-434). Springer US.

https://doi.org/10.1007/978-1-4684-7636-1_36

Ward, J. H. (1963). Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association*, 58(301), 236-244.

<https://doi.org/10.1080/01621459.1963.10500845>

Wasagu, R. S., Lawal, M., Shehu, S., Alfa, H. H., & Muhammad, C. (2014). Nutritive values, Mineral and Antioxidant properties of *Pistia stratiotes* (Water lettuce). *Nigerian Journal of Basic and Applied Sciences*, 21(4), 253.

<https://doi.org/10.4314/njbas.v21i4.2>

Wilson, E. E., & Wolkovich, E. M. (2011). Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 129–135.

doi:10.1016/j.tree.2010.12.011

Yannicelli, B., Palacios, R., & Giménez, L. (2002). Swimming ability and burrowing time of two cirolanid isopods from different levels of exposed sandy beaches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 273(1), 73-88.

[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00146-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00146-6)