



FACULTAD DE
CIENCIAS

UDELAR | fcien.edu.uy



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Tesina para optar al título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Hábitos alimenticios del chorlo pampa, playerito canela y playerito pectoral en la Laguna de Castillos, Uruguay

Micaela Bugallo Toscano



Tutora: Dra. Valentina Franco-Trecu

Co-tutor: Dr. Joaquín Aldabe

Montevideo, Uruguay

2025

Agradecimientos

A Valen y Joaco, por su dedicación y paciencia para enseñarme y hacer este trabajo juntos. Les agradezco de corazón sus enseñanzas y todo lo compartido.

A los miembros del tribunal, Federico y Leandro, por enriquecer el trabajo con sus comentarios y por sus grandes aportes.

A Laura del Puerto, del Departamento Sistemas Agrarios y Paisajes Culturales del CURE Rocha, por brindarnos el acceso al Laboratorio para realizar el trabajo del procesado de las muestras en laboratorio.

A las grandes amistades que formé en facultad, por estar siempre al firme y pendientes, por su compañía y sus consejos.

A mis amigas de la vida, mi pareja y mi familia, que siempre estuvieron para apoyarme en mis momentos buenos y de crisis, que me ayudaron a atravesar la carrera y la tesina de una forma más amena. Gracias por el apoyo incondicional

ÍNDICE

Resumen	5
I. Introducción	6
I.I. Ecología trófica e isótopos estables en Aves.....	6
I.II. Aves migratorias.....	9
I.III. Especies objeto de estudio.....	11
II. Objetivos	12
II.I. Objetivo General.....	12
II.II. Objetivos Específicos.....	12
III. Materiales y Métodos	13
III.I. Colecta de muestras.....	13
III.II. Procesamiento de muestras y análisis de isótopos estables.....	15
III.III. Análisis de datos.....	16
III.III.I. Uso del espacio del nicho isotópico.....	16
III.III.II. Composición de la dieta.....	17
III.III.III. Especialización trófica individual.....	17
IV. Resultados	19
IV.I. Uso del espacio del nicho isotópico.....	23
IV.II. Composición de la dieta.....	27
IV.III. Especialización trófica individual.....	27
V. Discusión	31
V.I. Nicho isotópico.....	31

V.II. Composición de la dieta.....	34
V.III. Especialización trófica individual.....	34
VI. Referencias bibliográficas.....	38

Resumen

La ecología trófica es una disciplina que estudia las interacciones tróficas entre los organismos y su entorno. El estudio de los hábitos tróficos nos permite comprender la ecología de las especies, las interacciones tróficas dentro de una comunidad y su impacto en el funcionamiento del ecosistema. En el presente trabajo se estudiaron los hábitos tróficos de tres aves migratorias en su época no reproductiva en la Laguna de Castillos, Uruguay; *Pluvialis dominica*, *Calidris subruficollis* y *Calidris melanotos*. El análisis se realizó mediante el análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas, estimando el nicho trófico de cada especie, el solapamiento entre los mismos, y la composición de la dieta de cada población. Por otro lado, se estimó si existía especialización trófica individual (ITS) y cuál fue la contribución relativa de cada nicho individual al nicho poblacional (RINI). Nuestros resultados muestran que aunque las tres especies coexisten en el mismo espacio, existe una segregación a nivel de microhábitat dada por los hábitos tróficos. En particular, *C. melanotos* consume principalmente recursos acuáticos mientras que *P. dominica* y *C. subruficollis*, recursos terrestres. Finalmente, se encontró que estas especies se comportan como generalistas a nivel poblacional pero como especialistas a nivel individual, subrayando la importancia de considerar la variación intraespecífica dentro de poblaciones generalistas. Estos hallazgos resaltan la importancia del estudio de los hábitos tróficos para comprender la ecología de las especies.

I. Introducción

Las interacciones interespecíficas juegan un papel importante en la regulación del flujo de energía entre los distintos niveles tróficos, moldeando las dinámicas poblacionales, la estructura de las comunidades y la mayoría de los procesos ecosistémicos (Holt *et al.*, 2002; Begon *et al.*, 2006). Los diversos aspectos relacionados con la obtención del alimento constituyen importantes dimensiones del nicho ecológico de cada especie (Schoener, 1974). Por este motivo, determinar la dieta de las especies proporciona información esencial para comprender las interacciones comunitarias, así como la estructura trófica y su dinámica (Nielsen *et al.*, 2018).

I.1. Ecología trófica e isótopos estables en Aves

Las aves poseen especies que pueden ocupar diversos niveles tróficos en las redes comunitarias, actuando como consumidores primarios, secundarios, terciarios e incluso como depredadores tope. Por lo tanto, desempeñan varios roles funcionales en los ecosistemas, ya que hay especies carnívoras, omnívoras y herbívoras, así como dispersoras de semillas, polinizadoras y carroñeras, entre otras (Whelan *et al.*, 2016).

El análisis de isótopos estables, principalmente de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), ha sido ampliamente utilizado en estudios de ecología trófica desde la década de 1990 como una técnica complementaria a los métodos convencionales para estudiar la dieta (Karnovsky *et al.*, 2012; Layman *et al.*, 2012; Faria *et al.*, 2018). Los isótopos son átomos con el mismo número de electrones y protones, pero difieren en el número de neutrones (Sulzman, 2007). Los isótopos estables de un mismo elemento son químicamente equivalentes, pero poseen diferentes masas atómicas, dando lugar a diferentes comportamientos en reacciones químicas. Esto lleva a que existan variaciones en las proporciones de isótopos pesados (de mayor peso atómico) a livianos (de menor peso atómico), en los compuestos orgánicos (Ben-David & Flaherty, 2012). De esta forma, la

composición isotópica en el tejido de un organismo refleja la relación de isótopos pesados y livianos de los sustratos de su dieta (Bearhop *et al.*, 2004), aunque con cierta diferencia debida a distintos procesos metabólicos. Esta diferencia es la que se conoce como fraccionamiento isotópico (Hobson, 2005a), o factor de enriquecimiento trófico (Caut *et al.*, 2009).

El $\delta^{13}\text{C}$ se utiliza para identificar el origen de la productividad primaria, diferenciando entre ambientes marinos y de agua dulce, terrestres y acuáticos, bentónicos y pelágicos (France, 1995; Fry, 2006). Por otro lado, el $\delta^{15}\text{N}$ proporciona información sobre el nivel trófico de los organismos, permitiendo evaluar su posición y rol dentro de la red trófica (Post, 2002; Hussey *et al.*, 2014). Mientras que los métodos tradicionales, como el análisis fecal o las regurgitaciones, proporcionan una "fotografía" instantánea de los alimentos ingeridos recientemente, los isótopos estables integran información de la dieta en diferentes ventanas temporales, dependiendo de la tasa de crecimiento o renovación de los tejidos analizados (Peterson & Fry, 1987; Hobson *et al.*, 1997; Bugoni *et al.*, 2008). Todas estas características hacen del análisis de isótopos estables una excelente herramienta para estudiar las relaciones tróficas y el nicho trófico de las especies (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). El nicho isotópico puede resultar de varios factores ecológicos y ambientales que influyen el flujo de elementos a través de los sistemas biológicos (Araujo *et al.*, 2007), pero cuando está impulsado principalmente por interacciones consumidor-recurso, el nicho isotópico hace referencia al nicho trófico (Bearhop *et al.*, 2004).

En aves, los tejidos comúnmente utilizados para el análisis de isótopos estables son la sangre y las plumas, ya que permiten el muestreo no destructivo de organismos vivos y pueden proporcionar información sobre cambios estacionales en la dieta (Hobson & Clark, 1993; Bugoni *et al.*, 2008; Cherel *et al.*, 2014; Vander *et al.*, 2015). Las plumas, al ser queratinosas y metabólicamente inertes, después de su síntesis conservan un registro isotópico que refleja las condiciones tróficas en el momento de su formación (Hobson, 1999;

Greaves *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2005). Las muestras de sangre, por otro lado, reflejan la dieta de manera diferente según la fracción estudiada; el plasma proporciona información sobre la dieta de los últimos días, mientras que los glóbulos rojos integran un período más prolongado, de varias semanas (Hobson & Clark, 1993; Bearhop *et al.*, 2002). Esta característica hace que la sangre sea útil para detectar cambios recientes en la alimentación y evaluar variaciones estacionales dentro de un mismo individuo (Vander *et al.*, 2015). Sin embargo, el muestreo de sangre presenta mayores dificultades de muestreo y es más invasivo que el de plumas (Fair *et al.*, 2010).

Las estrategias alimenticias de cada especie dependen de una variedad de factores ecológicos, evolutivos y ambientales, como su morfología, la disponibilidad de recursos (Roughgarden, 1972), la competencia intra e interespecífica (Pianka, 1981; Tilman, 1982), factores climáticos y ambientales (Visser *et al.*, 1998), entre otros. Incluso, en poblaciones generalistas (que utilizan una gran diversidad de recursos) es posible encontrar diferencias en la dieta entre individuos (Bolnick *et al.*, 2003, Araujo *et al.*, 2011). Esto se define como especialización trófica individual (*Individual trophic specialization*, ITS), y refiere a la variación en el uso de recursos entre los individuos de una población por razones no atribuibles al sexo, edad o morfología de los individuos (Bolnick *et al.*, 2003). El análisis de isótopos estables nos permite identificar individuos con diferentes grados de especialización por medio del uso de medidas repetidas, ya sea de un tejido de crecimiento continuo (i.e. plumas) o por muestreos sucesivos en el tiempo de un mismo tejido (i.e. sangre) (Bolnick *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2011; Costa-Pereira & Araujo, 2022).

I.II. Aves migratorias

Las aves migratorias son especies que realizan desplazamientos estacionales regulares entre sus áreas de reproducción y sus zonas de invernada. Estos movimientos están impulsados principalmente por la búsqueda de recursos y condiciones climáticas favorables, permitiéndoles explotar recursos de diferentes ecosistemas (Newton, 2008; Martínez, 2016), y por ende actúan como conectores biológicos entre los mismos (Green *et al.*, 2002; Wenny *et al.*, 2011). Por estos motivos, pueden vincular procesos y flujos de energía entre diferentes ambientes, separados incluso por grandes distancias (Whelan *et al.*, 2008).

Durante la migración, las aves presentan demandas energéticas excepcionalmente altas, ya que viajan largas distancias hacia su sitio de invernada, pudiendo realizar paradas en el camino (Martínez, 2016). Las zonas de invernada son regiones a donde las aves migratorias se desplazan para pasar la época no reproductiva, buscando condiciones climáticas favorables y alimento para recuperar energía antes de la siguiente temporada reproductiva (Newton, 2008). Los sitios de parada suelen ser particularmente productivos, proporcionando a las aves una oportunidad crucial para reabastecerse rápidamente de la energía necesaria para continuar sus rutas migratorias (Lucero-Torres, 2022). En este contexto, el éxito migratorio de las aves depende de la disponibilidad y la calidad de los recursos alimenticios a lo largo de su ruta migratoria, que determinan su capacidad para acumular las reservas necesarias para los largos vuelos (Bairlein, 2002). La alimentación durante la migración también juega un rol fundamental en el éxito reproductivo posterior; ya que influye en la condición física con que las aves llegan a las áreas de reproducción; en general las hembras con una mejor condición física suelen tener mayor éxito en la puesta de huevos y en la crianza (Drent *et al.*, 2003).

En el continente americano, las aves migratorias se dividen en dos grupos: las especies neotropicales, que anidan en América del Sur (endémicas de esta región), y las

especies neárticas o boreales, que se reproducen y crían en la tundra ártica durante el verano boreal y luego migran hacia el hemisferio sur durante el verano austral, en su temporada no reproductiva (Myers & Myers, 1979). Por su ubicación geográfica, Uruguay es un sitio de paso e internada de numerosas aves migratorias, tanto las provenientes del hemisferio norte (migrantes neárticas neotropicales) como las del extremo sur de nuestro continente (migrantes neotropicales neotropicales) (Clara & Maneyro, 1999). En la región sureste de Sudamérica, los pastizales del Río de la Plata son especialmente extensos, representando una parte significativa de este ecosistema en el Neotrópico. Esta área alberga una diversidad considerable de aves, contando con la presencia regular de 109 especies de pastizales. De estas, 83 especies se encuentran todo el año en Uruguay, y aproximadamente 23 de ellas llevan a cabo comportamientos migratorios (Aldabe, 2016).

Las aves playeras son aquellas que dependen de ambientes acuáticos y costeros, como humedales o playas. Muchas de estas aves son migratorias y utilizan esos ambientes durante sus períodos de internada (Aldabe *et al.*, 2017). En Uruguay, la mayoría se concentran en áreas como desembocaduras de ríos en el mar, lagunas costeras y playas de baja energía. Entre estos sitios, destacan la Laguna de Rocha, el Arroyo Valizas, Laguna de Castillos, la costa de la Laguna Merín, y las barras de las lagunas Garzón y José Ignacio, entre otros (Clara & Maneyro, 1999; Aldabe *et al.* 2006). La mayoría de aves playeras que migran, utilizan principalmente humedales al ser ambientes dinámicos de alta productividad y diversidad de invertebrados (Davis & Smith, 2001, Anderson & Davis, 2013). En consecuencia, se encuentran con variaciones en la disponibilidad de recursos en estos ambientes y la mayoría de las aves tiende a tener dietas generalistas para suplir sus requerimientos nutricionales (Faria *et al.*, 2018).

I.III. Especies objeto de estudio

Los chorlos y playeros, pertenecientes a las familias Charadriidae y Scolopacidae, se caracterizan por realizar migraciones de larga distancia. El playerito canela (*Calidris subruficollis*), el playerito pectoral (*Calidris melanotos*), y el chorlo pampa (*Pluvialis dominica*), son especies migratorias de larga distancia que nidifican en la tundra del Ártico durante el invierno austral, y habitan los pastizales costeros del Río de la Plata durante el verano austral (Myers & Myers, 1979). Son especies que anualmente vuelan más de 15.000 km desde el norte de Estados Unidos y Canadá, donde se reproducen, hacia las costas uruguayas, argentinas y brasileras. Estas especies se encuentran entre las 19 migrantes neárticos que llegan a Uruguay; vienen a las lagunas costeras entre octubre y febrero en búsqueda de un clima más atractivo que el invierno boreal y con una mayor disponibilidad de alimento para mudar las plumas de vuelo durante su temporada no reproductiva (Lanctot *et al.*, 2016). Eligen como hábitat los pastizales costeros cercanos a cuerpos de agua; la mayoría de los registros de estas especies en Uruguay son provenientes del sistema de lagunas costeras salobres del sureste (Lagunas de Rocha, Castillos y Garzón) (Blanco *et al.*, 2004; Aldabe *et al.*, 2019; Lanctot *et al.*, 2016). A su vez, el 90% de los sitios donde las especies fueron registradas son zonas de pastoreo para el ganado y se caracterizaban por el predominio de vegetación de menos de 10 cm de altura, principalmente gramíneas y dicotiledóneas halófitas e hidrófitas (Blanco *et al.*, 2004; Aldabe *et al.*, 2019).

Estudios previos muestran que *C. subruficollis* y *P. dominica*, en sus zonas de invernada, se alimentan de una variedad de artrópodos, predominando coleópteros, lepidópteros y hormigas (Isacch *et al.*, 2005; Faria *et al.*, 2018). Además, *C. subruficollis* se asocia a *P. dominica* aparentemente para reducir el riesgo de depredación, ya que se ha sugerido que *C. subruficollis* se beneficia de la mayor vigilancia de *P. dominica* (Aldabe com. pers.). Este comportamiento determina que grupos de individuos de ambas especies suelen forrajear juntos. A su vez es importante destacar que *P. dominica* es una especie territorial y

tiende a expulsar a algunos individuos de su misma especie de su territorio, mientras que se asocia con *C. subruficollis* (Aldabe com. pers.). Por otro lado, *C. melanotos*, que comparte hábitat con estas especies, se segrega hacia áreas más húmedas y su dieta en Argentina se compone de diversos invertebrados y semillas (Ronchi-Virgolini *et al.*, 2010). Sin embargo, no existen estudios que muestren diferenciación de dieta ni de microhábitat entre *C. melanotos* y las otras dos especies en las áreas de invernada. Además, no hay información sobre el beneficio que pueda tener *P. dominica* en su asociación con *C. subruficollis*. Existe la posibilidad que estas últimas se alimentan de presas diferentes, aunque compartan hábitat; sin embargo esto no ha sido suficientemente explorado.

En este sentido, este trabajo se propone, mediante la técnica de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas, evaluar si existe segregación de dieta y microhábitat de estas tres especies de aves en un sitio de invernada en Uruguay, aportando información sobre sus hábitos alimenticios en nuestro país.

II. Objetivos

II.I. Objetivo General

Describir aspectos de los hábitos alimenticios de *P. dominica*, *C. subruficollis* y *C. melanotos* en Uruguay mediante la técnica de isótopos estables.

II.II. Objetivos específicos

II.II.I. Describir la estructura trófica del gremio conformado por *P. dominica*, *C. subruficollis* y *C. melanotos*,

II.II.II. Estimar el nicho isotópico de las tres especies y evaluar su solapamiento

II.II.III. Determinar la composición de la dieta de cada especie

II.II.IV. Analizar la existencia de grados de especialización trófica individual en las tres especies

III. Materiales y métodos

III.1. Colecta de muestras

La colecta de muestras se realizó en el marco del proyecto “Aves Playeras de Pastizal y Manejo de Pastizales en Lagunas Costeras de Uruguay”, a cargo de Joaquín Aldabe, financiado por US Fish and Wildlife Service. El muestreo se llevó a cabo en la Laguna de Castillos (34°19’S - 53°55’W), en el departamento de Rocha, en enero de 2024. La Laguna de Castillos (Fig. 1) forma parte de una cadena de lagunas costeras paralela a la costa atlántica uruguaya, que se continúa en la costa del estado Río Grande do Sul (Brasil) (Casaubou *et al.*, 2010); esta laguna se conecta con el Océano Atlántico a través del arroyo Valizas, el cual experimenta ciclos de apertura y cierre de su barra en la desembocadura (Blanco *et al.*, 2004). Es una laguna reconocida como área importante para la conservación de aves (IBA–UY020) por su importancia ornitológica (Aldabe *et al.*, 2009) y pertenece al Sistema Nacional de Áreas Protegidas, bajo la categoría “Paisaje Protegido” (SNAP, 2020). Este sitio fue elegido por su relevancia ecológica para aves migratorias. Las capturas fueron realizadas en un ambiente de pastizales cortos en una planicie de inundación. En el área hay microrelieves que forman charcos temporales relativamente pequeños (50 x 50 m, aproximadamente) en una matriz de pastizales sin agua encharcada.



Figura 1. Pastizales en la Laguna de Castillos, Rocha, Uruguay. Son ambientes utilizados como áreas de invernada por aves migratorias como *Calidris subruficollis*, *Pluvialis dominica* y *Calidris melanotos*. Imagen extraída de Red Hemisférica de Reservas para Aves Playeras (WHSRN)

Las aves fueron capturadas con la técnica “*wilsternet*” que consiste de una red de 25 m de largo y 3,5 m de alto, sostenida por parantes que trabajan con un sistema de poleas a favor del viento. En este método es necesario atraer a las aves utilizando señuelos (maquetas de aves simulando un bando), y emitiendo la vocalización de la especie de interés a través de un parlante. Cuando las aves se aproximan al bando, volando a baja altura para detenerse, se activa la red atrapándolas debajo de la misma (Koopman & Hulscher, 1979). A las aves capturadas se les extrajeron dos (para balancear ambas alas) plumas primarias nuevas mudadas en Uruguay. Las mismas se guardaron en sobres de papel, etiquetados correctamente, hasta su posterior procesado en laboratorio. Además, cada individuo fue pesado, anillado y liberado. Se colectaron presas potenciales de estas especies para el estudio utilizando métodos de muestreo como *pitfalls*, red entomológica y colecta manual, abarcando los distintos ambientes (aéreo, acuático, y terrestre) para representar la diversidad de ambientes potenciales.

III.II. Procesamiento de muestras y análisis de isótopos estables

Una vez en el laboratorio, las plumas fueron limpiadas siguiendo un protocolo estándar, utilizando una mezcla de cloroformo y metanol (2:1), sonicadas por 3 minutos (Baño de Ultrasonido Scientz), enjuagadas dos veces con metanol y secadas a 50°C por 24 horas en una estufa Thermo. Cada pluma fue pesada y, de acuerdo con su peso, se segmentó en 3 o 4 secciones, asegurando que todas las porciones tuvieran el mismo peso y permitiendo obtener medidas repetidas por individuo. En particular, la pluma primaria de *Pluvialis dominica* se cortó en 4 secciones, mientras que las plumas primarias de *Calidris melanotos* y *Calidris subruficollis* se dividieron en 3 secciones. La ventana temporal que representa cada porción es de aproximadamente dos días. Cada porción de pluma se colocó en un tubo Eppendorf, donde se cortó con tijeras de precisión para moler la pluma homogéneamente. Las presas fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible en una lupa (Nikon SMZ 745T), y fueron colocadas en tubos Eppendorf separadas según Orden, Suborden o Familia. A continuación, fueron secadas a 50°C por 24 horas y posteriormente fueron molidas con tijeras de precisión. Todas las muestras se enviaron al Centro de Isótopos Estables, Universidad de Nuevo México (<http://csi.unm.edu/>) para realizar el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Las muestras fueron analizadas en un espectrómetro de masa de flujo continuo para determinar las abundancias de los isótopos de Nitrógeno y Carbono, con una precisión analítica $\pm 0,1\%$ para ambos isótopos. Las proporciones isotópicas resultantes fueron expresadas en la notación delta (δ) en partes por mil (‰) según la ecuación: $\delta X = [(R_{muestra}/R_{estandar}) - 1] \times 1000$; donde X corresponde a ^{15}N o ^{13}C , $R_{muestra}$ a la proporción entre el isótopo pesado y el isótopo ligero de la muestra ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) y $R_{estandar}$ a la proporción entre el isótopo pesado y el isótopo ligero de los estándares de referencia, que son el nitrógeno atmosférico para ^{15}N y Pee Dee Belemnite (PDB) para ^{13}C .

III.III. Análisis de datos

Para evaluar diferencias entre especies se analizó los valores isotópicos de la porción distal de cada pluma, que abarca una ventana temporal de dos días. Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) y pruebas post-hoc de Tukey HSD (*Honest Significant Difference*) para evaluar las diferencias de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre las tres especies.

Se calcularon las métricas de Layman (Layman *et al.* 2007) para describir la estructura trófica del gremio para las porciones distales. El rango de $\delta^{13}\text{C}$ (CR) refiere a la distancia entre el mayor y el menor valor de $\delta^{13}\text{C}$ y refleja la diversidad de recursos basales, mientras que el rango de $\delta^{15}\text{N}$ (NR) es la distancia entre el mayor y el menor valor de $\delta^{15}\text{N}$ y representa la diversidad de niveles tróficos utilizados. La distancia media al vecino más cercano (NND) es el promedio de las distancias euclidianas de cada especie a su vecino más cercano en el espacio isotópico; valores menores de NND reflejan un alto grado de empaquetamiento trófico de las especies. La desviación estándar de la distancia media al vecino más cercano (SDNND) indica que tan uniforme es la distribución de los nichos isotópicos de las especies (Layman *et al.* 2007).

III.III.I. Espacio de nicho isotópico

El nicho isotópico poblacional de cada especie se estimó utilizando las Elipses Bayesianas de Isótopos Estables en R (SIBER) con un intervalo de confianza del 75%, como se recomienda en Jackson *et al.* (2011); este intervalo permite comparaciones robustas entre especies sin que las estimaciones se vean afectadas por *outliers*. Además se evaluó el solapamiento entre cada par de especies a partir de las áreas de elipse estándar corregidas (Standard Ellipse Area, SEA). Dado que el SEA suele subestimarse cuando el tamaño de muestra es menor a 30, Jackson *et al.* (2011) propusieron una corrección conocida como SEAc (Standard Ellipse Area corrected for small sample sizes), para aplicarse en casos de

tamaños de muestra pequeños. Este método es una versión Bayesiana de las métricas de Layman que permite incorporar incertidumbres como sesgos de muestreo y tamaños de muestra pequeños a las métricas de nicho (Jackson *et al.*, 2011).

III.III.II. Composición de la dieta

La composición de la dieta para cada especie se estimó por medio de modelos de mezcla (Phillips & Gregg, 2003; Phillips *et al.*, 2005), utilizando la porción distal de plumas generadas en Uruguay. Se utilizó el paquete *simmr* (Parnell *et al.*, 2010, 2013) donde se incorporaron las medias y desvíos de las firmas isotópicas de los individuos de cada especie de ave, la media y desvío de las firmas isotópicas de las potenciales presas y un factor de enriquecimiento trófico (TEF), que en caso de no existir para las especies objeto de estudio, se utilizan valores de especies cercanas (Caut *et al.* 2009). En este caso, utilizamos un valor de TEF para tejidos queratinosos de aves omnívoras, con valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de $1,4\text{‰} \pm 0,3$ y $3,3\text{‰} \pm 0,3$, respectivamente (Stephens *et al.* 2023). Las presas fueron agrupadas según el menor nivel taxonómico posible (orden, suborden, familia). Para cada especie se limitaron las presas potenciales que se incluyeron en el modelo de acuerdo a las firmas isotópicas y su representación en el paisaje isotópico. Esta limitación se realiza para mejorar la precisión con que se estima la importancia relativa de las diferentes presas (Phillips *et al.*, 2014)

III.III.III. Especialización trófica individual

Para los análisis a nivel individual, fueron utilizados todas las porciones de la pluma por individuo. Se estimó el ITS para cada especie (Bolnick *et al.*, 2002). TNW (*Total Niche Width*) es la amplitud total del nicho poblacional y corresponde a la suma de dos componentes de varianza: la varianza en el uso de recursos a nivel individual (*Within-Individual Component*, WIC), y la varianza entre individuos (*Between-Individual Component*, BIC) (Roughgarden, 1972). Por tanto, TNW se define como la suma de WIC y

BIC, y la ITS como BIC/TNW, que varía entre 0 (especialización trófica individual nula) y 1 (alta especialización trófica individual). Para cada especie se estimó el grado de ITS en relación al origen de los recursos consumidos ($\delta^{13}\text{C}$) y así como a los niveles tróficos ($\delta^{15}\text{N}$) con el paquete RinSp (Zaccarelli *et al.*, 2013). Este paquete realiza un remuestreo Monte Carlo evaluando la significancia estadística del índice ITS frente a la hipótesis nula de que los individuos de la población son generalistas.

Se calculó el RINI (*Relative Individual Niche Index*), un índice que cuantifica la proporción del área de la elipse bayesiana de cada individuo en relación con el área total del nicho poblacional (TNW); definida como la unión de las elipses de todos los individuos de la población (Sheppard *et al.*, 2018). El área total se calculó utilizando la función `union.owin` del paquete de R `spatstat` (Baddeley *et al.*, 2015). Este índice permite evaluar la contribución relativa de cada individuo al nicho poblacional; valores cercanos a 0 indican individuos altamente especializados y valores cercanos a 1 indican individuos más generalistas y con mayor solapamiento con la población (Sheppard *et al.*, 2018). Todos los análisis de datos se realizaron en el software libre R (R Core Team, 2023).

IV. Resultados

Durante el muestreo, se capturaron ocho ejemplares de *Pluvialis dominica*, diez de *Calidris melanotos* y nueve de *Calidris subruficollis* de los que se obtuvo una pluma. Además, se encontraron dos plumas primarias en el suelo, lejos del área de colecta, pertenecientes a *C. subruficollis* que fueron incluidas en el análisis. Esto resultó en un total de 29 plumas para el análisis. En relación a las potenciales presas, se obtuvieron 43 muestras pertenecientes a 9 órdenes diferentes. Las presas fueron identificadas al menor nivel taxonómico posible (orden, suborden o familia), y en caso de ser necesario, fueron agrupadas.

No se encontraron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las tres especies (p -valor = 0,46). La media para *C. melanotos* fue 10,06‰ (SD= 1,19), para *C. subruficollis* 9,61‰ (1,25) y para *P. dominica* 9,47‰ (0,26) (Figura 2). El rango de $\delta^{15}\text{N}$, que indica la diversidad de niveles tróficos consumidos, fue mayor en *C. melanotos*, mientras que en *P. dominica* fue el menor (Tabla 1). Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre las tres especies ($p < 0.001$). *C. melanotos* (media \pm SD= -21,85‰ \pm 1,82) se diferenció significativamente de *P. dominica* (-17,53‰ \pm 2,17) y *C. subruficollis* (-18,09‰ \pm 2,68) ($p < 0.001$ en ambos casos). Sin embargo, entre *P. dominica* y *C. subruficollis* no se observaron diferencias significativas ($p = 0,86$) (Figura 2). *C. subruficollis* tuvo el rango de $\delta^{13}\text{C}$ más grande (Tabla 1), sugiriendo que es la especie que explotó una mayor variedad ambientes, mientras que *C. melanotos* tuvo el rango más acotado.

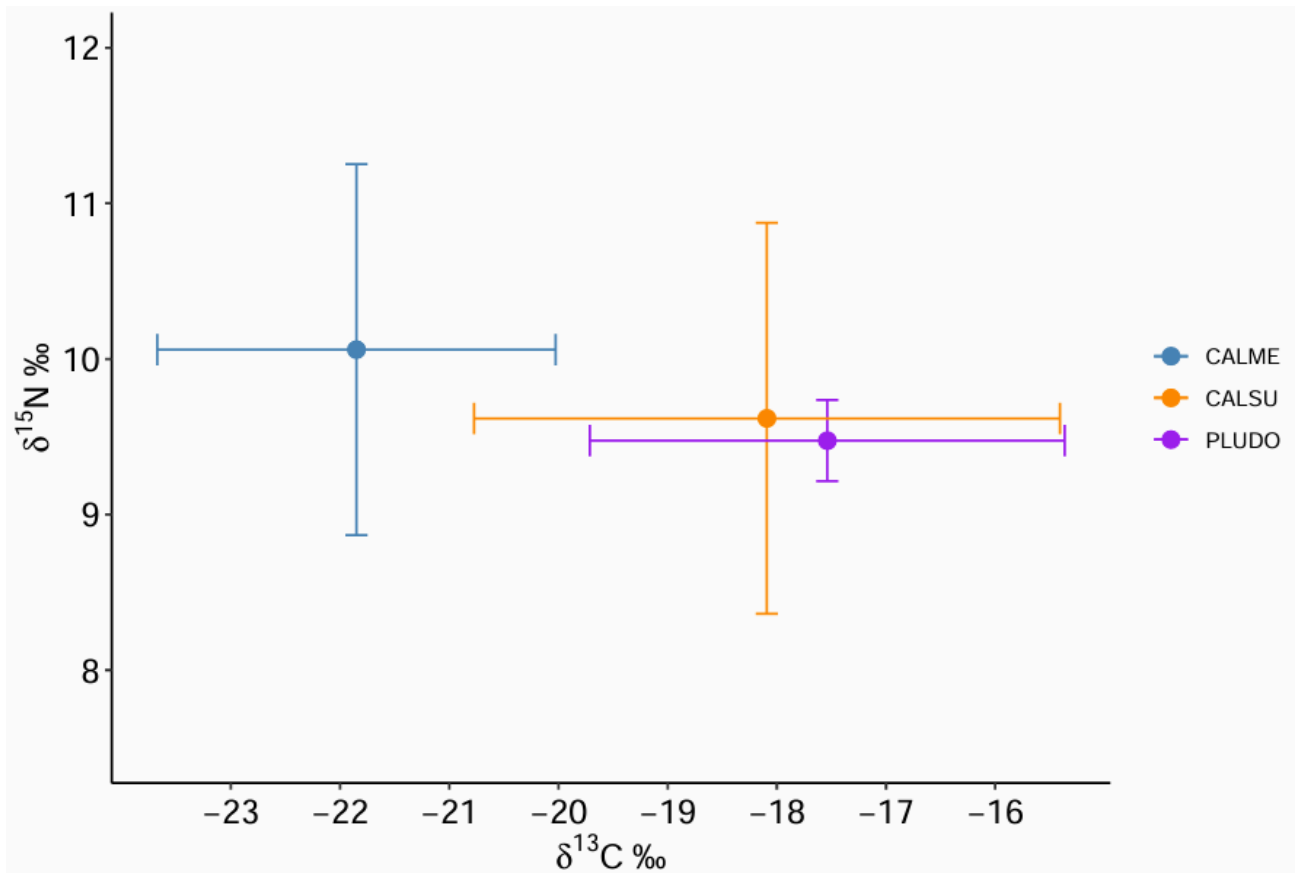


Figura 2. Media y desvío de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos de las porciones distales de las plumas primarias de *C. melanotos* (CALME), *C. subruficollis* (CALSU) y *P. dominica* (PLUDO).

Tabla 1. Rango de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para las porciones distales de las plumas primarias de *C. melanotos*, *C. subruficollis* y *P. dominica*.

Especie	Rango $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Rango $\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>C. melanotos</i>	4,2	6,5
<i>C. subruficollis</i>	3,8	11,1
<i>P. dominica</i>	0,9	7,0

Considerando todos los individuos sin discriminar por especie, el rango de $\delta^{15}\text{N}$ (4,6‰) fue menor que el de $\delta^{13}\text{C}$ (12,5‰). El mayor rango de $\delta^{13}\text{C}$ sugiere que las especies utilizan recursos que abarcaron una variedad de ambientes. Por otro lado, el rango de $\delta^{15}\text{N}$ indica que sus dietas abarcan dos niveles tróficos. Además, la distancia media al vecino más cercano (NND) de 0,71 y un SDNND de 0,63 a nivel de gremio, sugieren una distancia moderada entre especies.

IV.1 Espacio de nicho isotópico

En cuanto a las áreas de elipses bayesianas, que representan la amplitud del nicho isotópico, *C. subruficollis* presentó el área de elipse más grande (11,46‰²), seguida por *C. melanotos* (7,34‰²) y *P. dominica* con el valor más pequeño (1,12‰² ; Figura 3). Por lo tanto, *C. subruficollis* tuvo el nicho isotópico más amplio de las tres especies, mientras que *P. dominica* el más acotado.

Con respecto al solapamiento de los nichos isotópicos, *C. subruficollis* abarcó el 100% del área de *P. dominica* y el 69,2% del área de *C. melanotos*. Esto implica que el nicho isotópico de *C. subruficollis* engloba al de *P. dominica*. Las especies que menos solapamiento tuvieron fueron *C. melanotos* y *P. dominica*, en particular, el 4,9% del área de *C. melanotos* está ocupada por *P. dominica*. A su vez, hay un espacio del nicho isotópico compartido entre las 3 especies, sugiriendo una compartición de recursos parcial. El área compartida entre las tres especies representa una fracción considerable del nicho de *P. dominica* (32%), mientras que para *C. melanotos* y *C. subruficollis* este solapamiento es mucho menor (5% y <5%, respectivamente). Este porcentaje es evidente ya que las tres especies coexisten en sus áreas de invernada y como *P. dominica* tuvo un nicho isotópico muy acotado, el área de solapamiento compartido representa un gran porcentaje de su área.

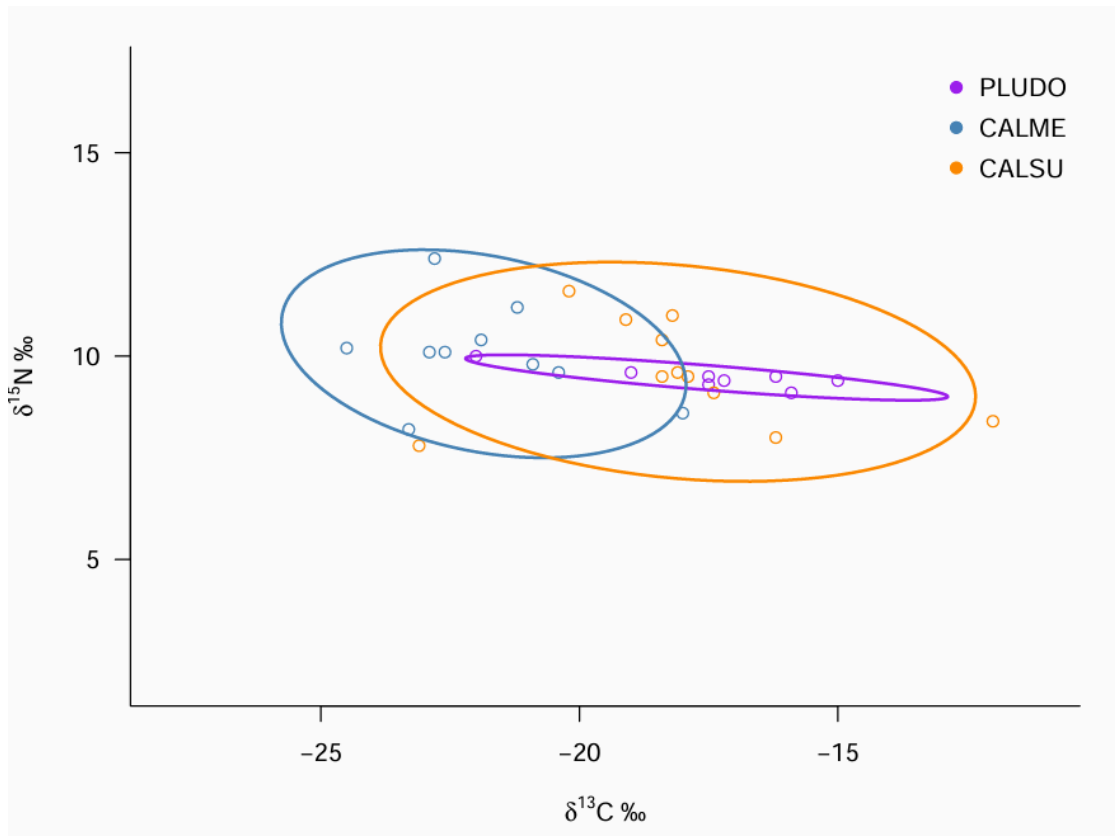


Figura 3. Áreas de elipse estándar generadas a partir de los valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de plumas primarias de *C. melanotos* (CALME), *C. subruficollis*, (CALSU) y *P.dominica* (PLUDO)

Tabla 2. Solapamiento del nicho isotópico entre especies representado en proporciones. Los valores reflejan los solapamientos de las áreas de elipse estándar corregidas (SEAc) entre pares de especies. La diagonal superior indica la proporción del área de la especie de la fila que se solapa con la especie de la columna. La diagonal inferior indica la proporción del área de la especie de la columna que se solapa con la especie de la fila.

	<i>P. dominica</i>	<i>C. subruficollis</i>	<i>C. melanotos</i>
<i>P. dominica</i>	1	1	0,320
<i>C. subruficollis</i>	0,098	1	0,340
<i>C. melanotos</i>	0,049	0,535	1

IV.II Composición de la dieta

Las presas acuáticas (huevos de caracol, ranas, daphnias y larvas de mosquito), tuvieron en promedio, valores más empobrecidos en $\delta^{13}\text{C}$ (-22,4‰) que las presas terrestres (-18,8‰) (ver Tabla 3) (Figura 4).

Tabla 3. Medias y desvíos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para las diferentes presas potenciales: huevos de caracol (Familia Ampullariidae), ranas (Orden Anura), arañas (Orden Araneae), moscas (Suborden Brachycera), saltamontes (Suborden Ortoptera), chicharras (Familias Cicadellidae y Delphacidae), daphnias (Orden Cladocera), escarabajos picudos (Familia Curculionidae), grillos topo (Suborden Ensifera), hormigas (Familia Formicidae), larvas de mosquito (Suborden Nematocera), lombrices de tierra (Familia Lumbricidae), mosquitos (Suborden Nematocera), ninfas de chicharra (Familia Cicadellidae) y larvas de escarabajo (Familia Scarabaeidae). En azul se destacan las presas acuáticas.

menor nivel taxonómico de las potenciales presas	Media (desvío estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Media y desvío estándar de $\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Ampullariidae	-22,2 (1,0)	6,0 (0,8)
Anura	-19,6 (0,0)	6,6 (0,0)
Araneae	-20,8 (2,1)	7,6 (0,8)
Brachycera	-18,0 (2,3)	8,0 (1,3)
Caelifera	-15,2 (1,0)	1,2 (0,6)
Cicadellidae	-14,2 (2,0)	1,3 (1,4)
Cladocera	-24,7 (0,0)	7,6 (0,0)
Curculionidae	-25,2 (0,0)	0,7 (0,0)
Delphacidae	-11,6 (0,4)	-0,2 (0,3)
Ensifera	-24,1 (0,0)	6,3 (0,0)
Formicidae	-20,2 (3,3)	-1,1 (0,0)
Larva Nematocera	-23,1 (0,0)	4,5 (0,0)
Lumbricidae	-16,0 (0,5)	7,1 (1,5)
Nematocera	-18,6 (1,7)	7,0 (0,0)
Ninfa Cicadellidae	-25,6 (0,0)	4,3 (0,0)
Scarabidae	-16,6 (0,3)	5,5 (0,3)

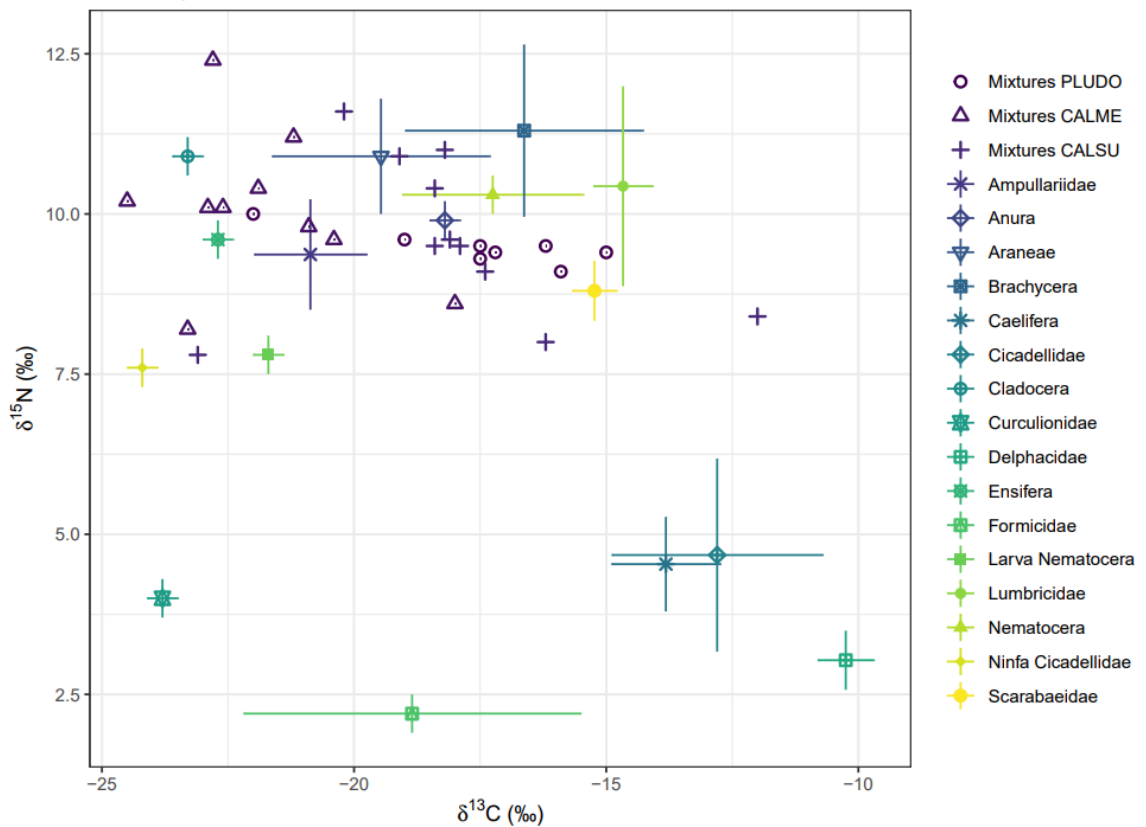


Figura 4. Biplot de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ que contiene la firma isotópica de la porción distal de plumas de 10 individuos de *C. melanotos* (triángulo), 8 individuos de *P. dominica* (círculo), 11 individuos de *C. subruficollis* (cruz), y de sus potenciales presas: huevos de caracol (Familia Ampullariidae), ranas (Orden Anura), arañas (Orden Araneae), moscas (Suborden Brachycera), saltamontes (Suborden Ortoptera), chicharras (Familias Cicadellidae y Delphacidae), daphnias (Orden Cladocera), escarabajos picudos (Familia Curculionidae), grillos topo (Suborden Ensifera), hormigas (Familia Formicidae), larvas de mosquito (Suborden Nematocera), lombrices de tierra (Familia Lumbricidae), mosquitos (Suborden Nematocera), ninfas de chicharra (Familia Cicadellidae) y larvas de escarabajo (Familia Scarabaeidae). Para cada presa se representa la media con un símbolo y el desvío estándar como barras de error.

En relación a la composición de la dieta, *C. melanotos* consumió principalmente presas acuáticas (daphnias, huevos de caracol, ranas y larvas de mosquito), siendo la daphnia la que tuvo mayor importancia relativa (Figura 5), y presas terrestres como arañas y ninfas de chicharra, y en menor medida moscas, mosquitos y escarabajos. Para *P. dominica* la presa con mayor importancia relativa fue la larva de escarabajo, aunque también consumió otras

presas terrestres y acuáticas (Figura 6). *C. subruficollis* fue la especie que se alimentó de una mayor diversidad de presas, incluyendo presas acuáticas y terrestres, pero con alta importancia de presas terrestres como moscas, mosquitos, arañas y lombrices (Figura 7). En *C. subruficollis* ninguna presa fue la principal, ya que ninguna tuvo una importancia relativa mayor al 10%.

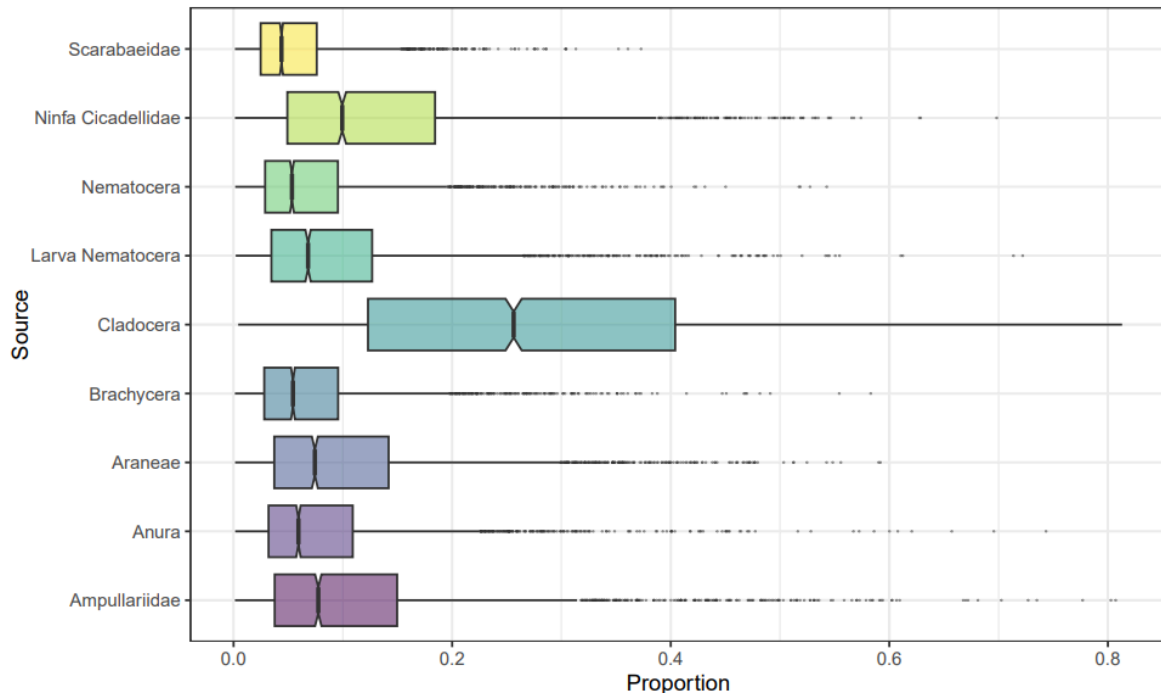


Figura 5. Composición de la dieta en proporciones para *C. melanotos*, obtenidas mediante modelos de mezcla. En el eje x se representan las proporciones de cada fuente (Proportion), mientras que en el eje y se muestran las distintas presas (Source).

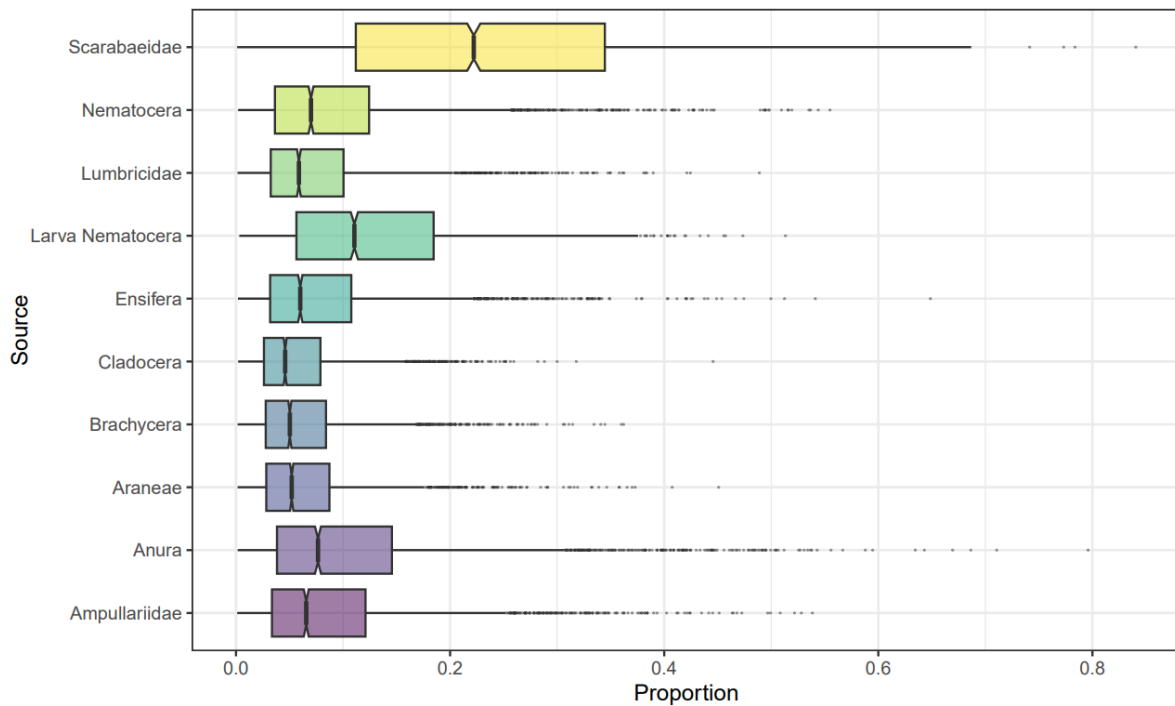


Figura 6. Composición de la dieta en proporciones para *P. dominica*, obtenidas mediante modelos de mezcla. En el eje x se representan las proporciones de cada fuente (Proportion), mientras que en el eje y se muestran las distintas presas (Source).

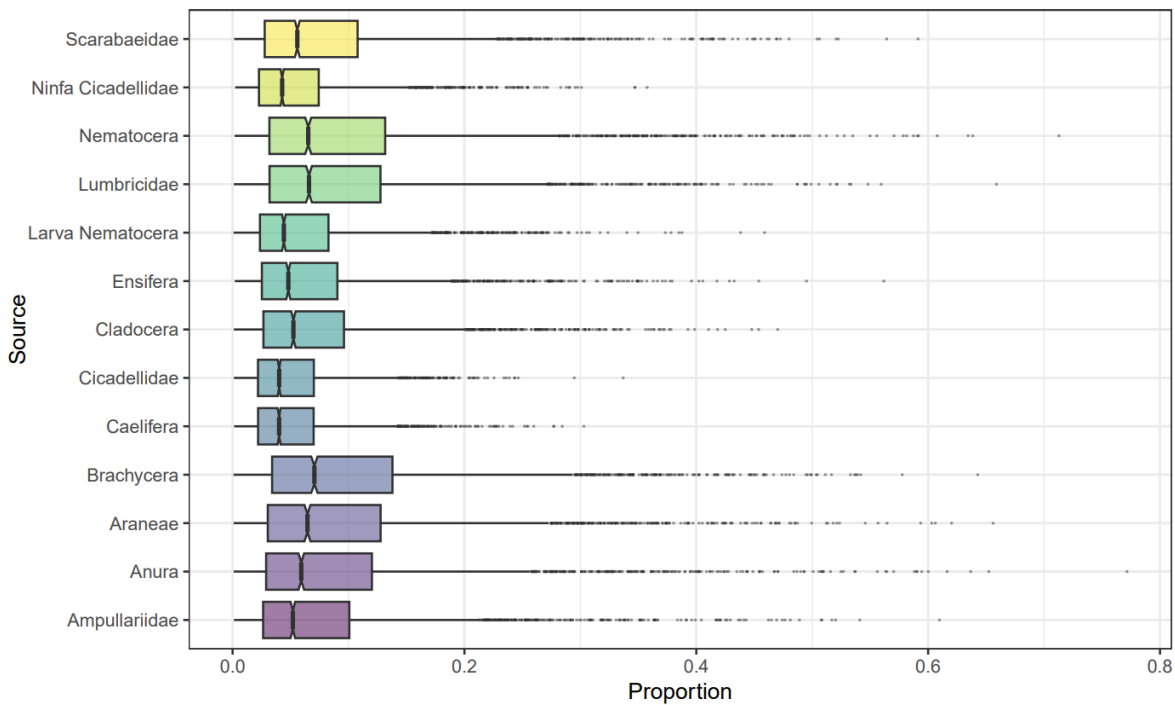


Figura 7. Composición de la dieta en proporciones para *C. subruficollis*, obtenidas mediante modelos de mezcla. En el eje x se representan las proporciones de cada fuente (Proportion), mientras que en el eje y se muestran las distintas presas (Source).

IV.III Especialización trófica individual

Considerando las distintas porciones de una pluma para cada individuo, en *C. melanotos*, los rangos de $\delta^{13}\text{C}$ oscilaron entre 0,4‰ y 3,7‰ (media = 1,47‰ \pm 1,16). Para *C. subruficollis*, los valores variaron desde 0,1‰ hasta 2,1‰ (1,05‰ \pm 0,56), mientras que en *P. dominica* los rangos estuvieron entre 0,2‰ y 3,1‰ (1,11‰ \pm 0,93) (Figura 8). Por otro lado, los rangos de $\delta^{15}\text{N}$ de *C. melanotos* oscilaron entre 0,3‰ y 10,2‰ (media = 1,63‰ \pm 3,03), entre 0,1‰ y 9,8‰ (2,89‰ \pm 3,61) para *C. subruficollis*, y entre 0,1‰ y 8,6‰ (2,38‰ \pm 3,53) para *P. dominica* (Figura 9). La variación intraespecífica en ambos isótopos sugiere un uso diferencial del nicho isotópico por parte de los individuos dentro de cada especie.

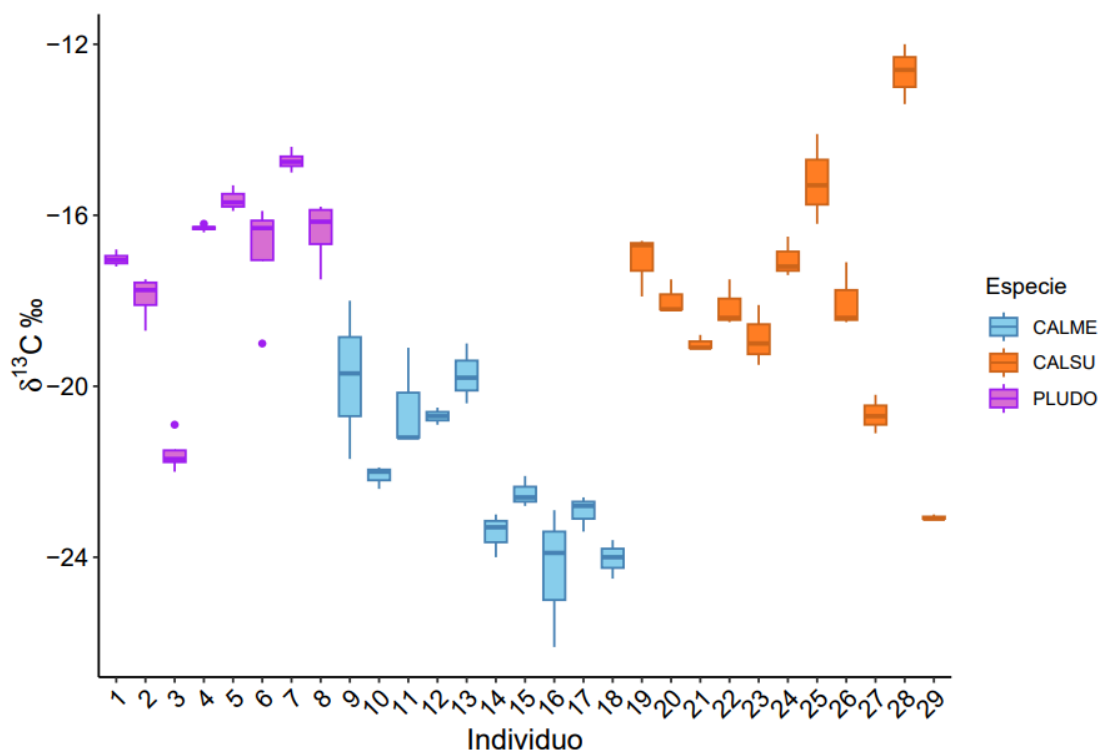


Figura 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la pluma primaria para cada individuo de las tres especies estudiadas; *P. dominica* (PLUDO), *C. melanotos* (CALME) y *C. subruficollis* (CALSU).

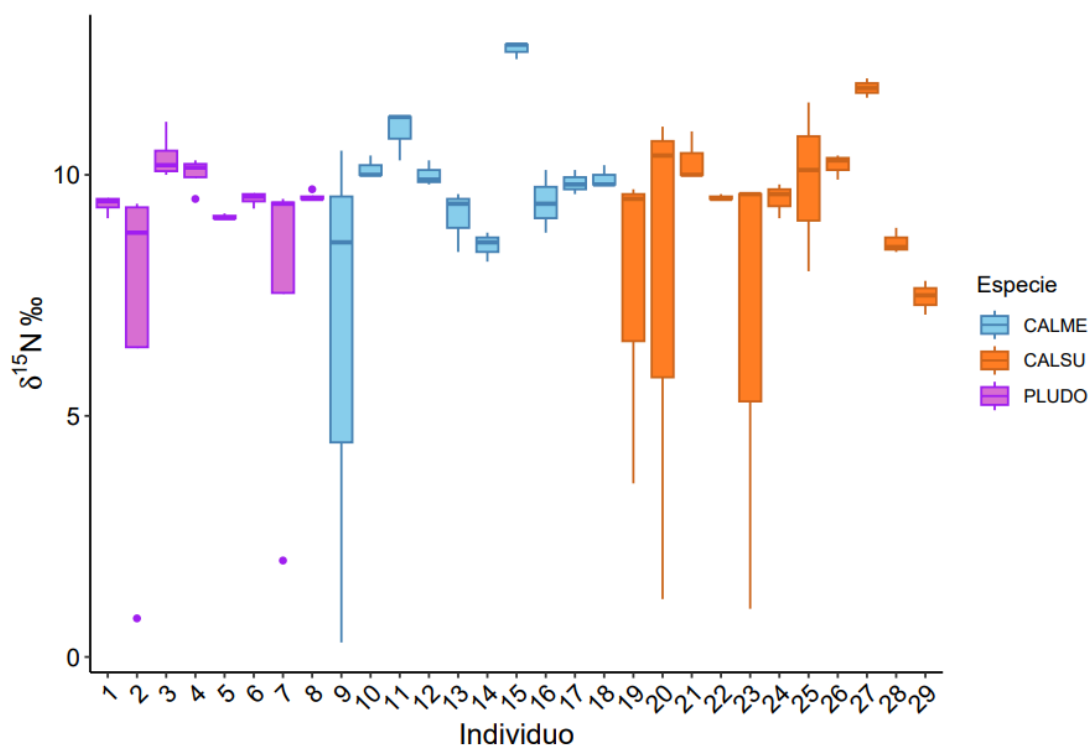


Figura 9. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la pluma primaria para cada individuo de las tres especies estudiadas; *P. dominica* (PLUDO), *C. melanotos* (CALME) y *C. subruficollis* (CALSU).

El grado de especialización trófica a nivel individual en $\delta^{13}\text{C}$ fue de 0,8 para *C. melanotos*, 0,96 para *C. subruficollis* y 0,91 para *P. dominica*. Valores cercanos a 1 sugieren especialización trófica individual en este eje. Para el $\delta^{13}\text{C}$, las 3 especies tuvieron una baja varianza intraindividual en comparación con la varianza interindividual, indicando mayor segregación de los individuos. Para el $\delta^{15}\text{N}$ ninguna de las especies mostró un alto grado de especialización trófica individual (ver Tabla 4).

Tabla 4. Valores de los componentes de varianza intra (WIC) e interindividual (BIC), amplitud total del nicho (TNW=BIC+WIC) y especialización trófica individual (ITS = WIC/TNW) a nivel unidimensional para el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ en 3 especies (*Calidris melanotos*, *Calidris subruficollis* y *Pluvialis dominica*)

	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
	WIC	BIC	TNW	ITS	WIC	BIC	TNW	ITS
<i>C. melanotos</i>	0.59	2.65	3.24	0.81	2.05	2.24	4.30	0.52
<i>C. subruficollis</i>	0.25	6.60	6.85	0.96	4.28	2.18	6.46	0.33
<i>P. dominica</i>	0.35	3.90	4.25	0.91	3.35	1.40	4.76	0.29

En relación al aporte de los individuos al área del nicho total se observó una alta variabilidad, incluso a nivel intra-específico. En *P. dominica*, los individuos aportaron entre 0,008 y 0,585 (media = $0,136 \pm 0,206$). En *C. melanotos*, los aportes variaron desde 0,002 hasta 0,944 ($0,115 \pm 0,277$), mientras que en *C. subruficollis*, los valores fluctuaron entre 0,001 y 0,595 ($0,127 \pm 0,219$). En este sentido, los individuos que más contribuyen al TNW de su respectiva especie son el 9 de *C. melanotos* (0,944), los individuos 2 y 7 de *P. dominica* (0,297 y 0,585, respectivamente) y los individuos 19 y 23 de *C. subruficollis* (0,595 y 0,582, respectivamente) (Tabla 5).

Tabla 5. Proporción del área de elipse bayesiana de un individuo en relación con el área total del nicho poblacional en orden ascendente para *P. dominica*, *C. melanotos* y *C. subruficollis*, con sus respectivas medias, desvíos estándar y rangos.

<i>Pluvialis dominica</i>		<i>Calidris melanotos</i>		<i>Calidris subruficollis</i>	
ID	ID/TNW	ID	ID/TNW	ID	ID/TNW
5	0,008	12	0,002	22	0,001
4	0,008	15	0,007	29	0,005
1	0,014	10	0,007	28	0,012
3	0,030	18	0,007	26	0,013
8	0,043	17	0,015	27	0,019
6	0,105	13	0,019	21	0,020
2	0,297	14	0,024	24	0,023
7	0,585	16	0,042	20	0,031
		11	0,084	25	0,095
		9	0,944	23	0,582
				19	0,595
Media y desvío estándar	min-max	Media y desvío estándar	min-max	Media y desvío estándar	min-max
0,136 ± 0,206	0,005-0,585	0,115 ± 0,292	0,002-0,944	0,127 ± 0,218	0,001-0,595

V. Discusión

Los resultados muestran diferencias en el uso de los recursos tróficos por parte de *C. melanotos*, *C. subruficollis* y *P. dominica* en un área de invernada de Uruguay, durante una corta ventana temporal. En particular, *C. melanotos* consume principalmente recursos en microhábitats acuáticos, mientras que *C. subruficollis* y *P. dominica*, recursos terrestres, sin segregarse isotópicamente, pero con algunas diferencias en la composición de la dieta. Además, se evidencian distintos grados de especialización trófica individual en estas especies.

V.I. Nicho isotópico

La diversificación en el gremio fue mayor en términos del ambiente utilizado (CR = 12,5‰) que en los niveles tróficos que abarcaron sus dietas (NR = 4,6‰). A su vez, hubo un bajo empaquetamiento trófico entre las 3 especies (NND), indicando que hubo cierta segregación en el uso de los recursos a pequeña escala. Es probable que algunas presas o ambientes sean menos atractivos o menos accesibles para una u otra especie, debido a sus adaptaciones comportamentales, morfológicas y/o fisiológicas que determinan su acceso a esos recursos (Schoener, 1974; Pianka, 1974). Por ejemplo, *Calidris melanotos* tiene un pico largo y ligeramente curvado, adaptado para explorar áreas fangosas y húmedas, lo que le permite acceder con mayor facilidad a presas acuáticas (Farmer *et al.*, 2020), mientras que las otras especies detectan presas visualmente sin introducir su pico en el sustrato (Johnson *et al.* 2024; McCarty *et al.*, 2020).

Los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ de *C. subruficollis* y *P. dominica* sugieren que ambas especies presentan una dieta basada principalmente en recursos terrestres, mientras que *C. melanotos* en recursos acuáticos (Peterson & Fry, 1987). Sin embargo, *C. subruficollis*

utilizó mayor cantidad de ambientes o recursos con diferentes orígenes de productividad primaria que *P. dominica* (mayor rango de $\delta^{13}\text{C}$) (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Estos resultados concuerdan con lo que se observa en campo en las áreas de invernada (Aldabe obs. pers.); ya que es frecuente ver a *C. melanotos* en zonas húmedas inundadas o en charcos temporales. Por otro lado, *P. dominica* y *C. subruficollis* suelen observarse juntas en pequeños grupos en pastos secos (Myers & Myers, 1979; Blanco *et al.*, 1993; Aldabe, 2016). No obstante, dado que la pluma analizada se sintetiza en aproximadamente una semana (Aldabe obs. pers.), las diferencias observadas reflejan una escala temporal muy acotada que en términos generales no coincide con lo que se observa en campo ya que *P. dominica* es una especie flexible a nivel de uso de macrohábitat. Esta especie puede utilizar playas arenosas, pastizales y lagunas, mientras que *C. subruficollis* utiliza exclusivamente pastizales (Aldabe *et al.*, 2017).

Las firmas isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ indican que, si bien las tres especies analizadas consumieron presas de niveles tróficos similares en promedio, presentaron diferencias en la diversidad de los niveles utilizados. En particular, el amplio rango de $\delta^{15}\text{N}$ observado en *C. subruficollis* y *C. melanotos* sugiere que ambas especies se comportaron como omnívoras, ya que se alimentaron a lo largo de una amplia gama trófica (Pimm, 1978). Sin embargo, aunque *P. dominica* en este estudio tuvo un rango de $\delta^{15}\text{N}$ muy acotado, estudios previos reportan que esta especie introduce en su dieta semillas, bayas y fragmentos de plantas (Isaach *et al.*, 2005, Johnson *et al.*, 2020). Se ha documentado que las aves playeras incluyen semillas y material vegetal en su dieta, aunque generalmente en bajas proporciones (Baker, 1977; Bueno-Soria *et al.*, 2005; Isaach *et al.*, 2005). Se ha propuesto que este consumo responde a la alta disponibilidad de semillas, lo que permite un aprovechamiento con bajo costo energético, o que su ingesta es accidental al forrajear en el sustrato (Senner *et al.*, 1989). Los distintos ambientes a los que estas aves están expuestas a lo largo de su ciclo de vida podrían favorecer el desarrollo de una estrategia omnívora

como una adaptación a la variabilidad en la disponibilidad de recursos según la región o el ambiente (Polis & Strong, 1996). Estudios posteriores donde sea posible muestrear estos individuos dentro de una ventana temporal mayor, pueden brindar más información acerca de la consistencia temporal en los hábitos tróficos de estas especies.

El mayor nicho isotópico lo tuvo *C. subruficollis*, indicando que esta especie explotó una mayor diversidad de recursos (Fry, 2007; Newsome *et al.*, 2007), mientras que *P. dominica* tuvo el nicho isotópico más pequeño, utilizando una menor diversidad de recursos. En cuanto al solapamiento entre los nichos isotópicos, el de *P. dominica* se encontró 100% solapado con el de *C. subruficollis*, sugiriendo que se alimentaron de recursos similares, sin embargo el área solapada representa para *C. subruficollis* sólo el 10%, indicando que realiza un uso del espacio isotópico mayor. El solapamiento aquí reportado es congruente con antecedentes para estas especies en Brasil (Faria *et al.*, 2018), donde se encontró solapamiento del nicho isotópico entre las dos especies, pero en este estudio, el nicho isotópico de *C. subruficollis* se solapó en un 90% con el de *P. dominica*, mientras que el área solapada representó el 40% para *P. dominica*. Es probable que no exista competencia entre estas dos especies debido a la alta disponibilidad de recursos en sus áreas de invernada (Pianka, 1974; Schoener, 1974; Wiens, 1989).

Por otra parte, más del 50% del área del nicho isotópico de *C. melanotos* se solapó con el área de *C. subruficollis*. Esto indica que hay individuos en ambas especies que utilizaron una mezcla de recursos terrestres y acuáticos. En cambio, *C. melanotos* tuvo sólo 5% de solapamiento con *P. dominica*, probablemente porque pocos individuos de *P. dominica* incluyeron recursos acuáticos en su dieta. Finalmente, hubo un área del paisaje isotópico compartida entre las tres especies, indicando que hubo recursos compartidos entre las tres (Schoener, 1971).

V.II. Composición de la dieta

Los modelos de mezcla evidencian que, a nivel poblacional, las tres especies presentan un comportamiento trófico generalista. Las tres especies consumen una amplia diversidad de presas, sin presentar una presa principal (>30%). A su vez, encontramos una diferencia en el uso de los recursos por parte de las especies; *C. melanotos* consumió principalmente presas acuáticas (60%), mientras que *C. subruficollis* y *P. dominica* presas terrestres (70% y 60% respectivamente). Nuestros resultados coinciden con estudios previos que califican a estas especies como generalistas (Isaach *et al.*, 2005; Faria *et al.*, 2018; Farmer *et al.*, 2020; Johnson *et al.*, 2024).

C. subruficollis fue la especie que tuvo una mayor diversidad de presas en su dieta. Si bien *P. dominica* mostró un solapamiento del 100% con esta última, presentó presas de alta importancia relativa, como larvas de escarabajo y de mosquito, las cuales no fueron relevantes en la dieta de *C. subruficollis*. Por otro lado, la *Daphnia* fue una presa de alta importancia relativa para *C. melanotos*, representando el primer registro de esta presa para la especie.

Dado que nuestros resultados indican que a nivel poblacional son especies generalistas, la población podría estar compuesta por individuos con dietas generalistas o por la combinación de individuos especializados en diferentes recursos.

Especialización trófica individual

Se encontró especialización trófica individual en términos del $\delta^{13}\text{C}$ en las tres especies. Los individuos de cada población se segregaron entre sí en el uso de recursos, sobre todo asociado al ambiente utilizado. Esto sugiere una partición de recursos a nivel intraespecífico, donde cada individuo usó un subconjunto de los recursos utilizados por la población, minimizando la superposición de nichos individuales (Bolnick *et al.*, 2003).

Cuando las poblaciones generalistas están compuestas de individuos generalistas, el incremento de individuos muestreados no aumenta el área del nicho isotópico poblacional. En cambio, en poblaciones compuestas por individuos especialistas, la inclusión de nuevos individuos genera un incremento en el TNW, ya que aporta un área nueva al nicho, que no había sido realizado por otros individuos. En poblaciones compuestas tanto por individuos generalistas como especialistas, ocurre una situación intermedia. Para poder discernir entre los escenarios planteados anteriormente, es importante medir la contribución relativa de cada individuo al nicho total de su población. En las tres especies se encontró que hubo individuos que contribuyeron mucho al TNW e individuos que contribuyeron poco. Esto quiere decir que además de que existió especialización trófica a nivel individual, hubo individuos con dietas más amplias que otros. Aunque estos individuos tengan áreas grandes, es posible que los recursos que utilizaron fueron exclusivamente utilizados por ellos, ya que no se solapan con las áreas de nicho de otros individuos, por ende, son considerados individuos especialistas (Bolnick *et al.*, 2003). Estos individuos con dietas más amplias son los que introducen a la población recursos de posiciones tróficas bajas, como pueden ser restos de plantas o semillas. El consumo de estos recursos no aparenta ser un comportamiento generalizado de la población, sino un comportamiento exclusivo de unos pocos individuos. En *C. melanotos*, hubo un individuo que representó el 90% del área del TNW, siendo el individuo que aportó a la población una amplia gama de recursos, mientras que los demás individuos tuvieron un nicho isotópico muy acotado y exclusivo, indicando especialización en uno o pocos recursos.

Entre las principales causas ecológicas de la especialización trófica individual se encuentran la competencia intraespecífica y la competencia interespecífica (Araujo *et al.*, 2011). Cuando los individuos de una población comparten un recurso preferido, un aumento en la densidad poblacional reduce su disponibilidad debido a la competencia intraespecífica, lo que lleva a que los individuos incorporen recursos alternativos, incrementando así la ITS (Costa *et al.*, 2008). Este mismo proceso puede ocurrir cuando distintas especies comparten

un recurso preferido: las especies tienden a incorporar recursos alternativos, lo que resulta en un aumento de la ITS (Costa *et al.*, 2008). Dado que estas especies enfrentan un entorno dinámico y estacional en estos sitios, es probable que los individuos adopten estrategias de partición de recursos como una forma de maximizar la eficiencia de alimentación y minimizar la competencia inter e intraespecífica (Skagen & Oman, 1996; Piersma & Baker, 2000; Van Gils *et al.*, 2005). Por otro lado, la oportunidad ecológica es otra de las causas de la ITS; la alta disponibilidad de recursos expande las opciones de forrajeo de los individuos, brindando espacio para que sus nichos diverjan (Araujo *et al.*, 2011).

Estas especies tuvieron hábitos generalistas a nivel poblacional mientras que especialistas a nivel individual, probablemente como una estrategia para minimizar la competencia inter e intraespecífica y/o por una alta disponibilidad de recursos. Con dietas amplias y diversas a nivel poblacional, esta estrategia parece ser ventajosa para las aves migratorias, ya que se alimentan en varias regiones durante su ciclo anual y deben adaptarse al consumo de diferentes presas en ambientes diversos (Skagen & Oman, 1996). Por otro lado, nuestros resultados no evidencian diferencias en la composición de la dieta entre *P. dominica* y *C. subruficollis*, por lo que aún no es posible determinar el beneficio que *P. dominica* obtiene al asociarse con esta especie.

Debido a que existe información limitada sobre la ecología trófica de migrantes neárticos durante el periodo de invernada en los pastizales de Sudamérica (Kober & Berlin, 2009), este estudio realiza importantes aportes al entendimiento de la ecología trófica de tres especies de aves migratorias. A pesar de coexistir en sus áreas de invernada, se reporta por primera vez segregación a nivel de microhábitat entre *C. melanotos* y las otras especies. Además, este trabajo reporta por primera vez a *Daphnia sp.* como presa de la especie *C. melanotos*. Finalmente, se destaca la presencia de especialización trófica a nivel

individual en estas poblaciones, lo que subraya la importancia de considerar la variación intraespecífica dentro de poblaciones generalistas.

VI. Referencias bibliográficas

- Aldabe J, Jimenez S & Lenzi J (2006) Aves de la Costa Sur y Este Uruguaya: composición de especies en los distintos ambientes y su estado de conservación. En: Menafrá, R.; Rodríguez-Gallego, L.; Scarabino, F. & Conde, D. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY.
- Aldabe J, Rocca P & Claramunt S (2009). Uruguay. Pp 383-392 en C. Devenish et al., Eds. Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation. Quito, Ecuador: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 16).
- Aldabe J (2016). Factores que influyen en el uso de hábitat de chorlos migratorios de pastizal en una laguna costera de Uruguay. Tesis de maestría, Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.
- Aldabe J, Caymaris H, Castelli L, Güller R & Masariche, M (2017). Aves del Este de Uruguay. Aves y Naturaleza de las Lagunas Costeras de Uruguay.
- Aldabe J, Lanctot RB, Blanco D, Rocca P & Inchausti P (2019). Managing grasslands to maximize migratory shorebird use and livestock production. *Rangeland ecology & management*, 72(1), 150-159.
- Anderson JT & Davis CA (2013). Wetland techniques. Springer, New York
- Araújo MS, Bolnick DI, Machado G, Giaretta AA & dos Reis SF (2007). Using $\delta^{13}\text{C}$ stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecologia*, 152(4), 643–654.
- Araújo MS, Bolnick DI & Layman CA (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology letters*, 14(9), 948-958.
- Baddeley A, Rubak E & Turner R (2015). Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. Chapman and Hall/CRC Press, London.
- Bairlein F (2002). How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. *Naturwissenschaften*, 89, 1-10.
- Baker MC (1977). Shorebird Food Habits in the Eastern Canadian Arctic. *The Condor*, 79(1), 56–62.

- Bearhop S, Waldron S, Votier SC & Furness RW (2002). Factors that influence assimilation rates, and fractionation of nitrogen and carbon isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75, 451–458.
- Bearhop S, Adams C, Waldron S, Fuller R & Macleod H (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*.
- Begon M, Townsend CR & Harper JL (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing
- Ben-David M & Flaherty EA (2012). Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of mammalogy*, 93(2), 312-328
- Blanco DE, Banchs R & Canevari P (1993). Critical sites for the Eskimo Curlew (*Numenius borealis*), and other Nearctic grassland shorebirds in Argentina and Uruguay. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC, USA.
- Blanco DE, Lanctot RB, Isacch JP & Gill VA (2004). Pastizales templados del sur de América del Sur como hábitat de aves playeras migratorias. *Ornitología Neotropical*, 15, 159-167.
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM & Svanbäck R (2002). MEASURING INDIVIDUAL-LEVEL RESOURCE SPECIALIZATION. *Ecology*, 83: 2936-2941.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization.
- Bolnick DI, Ingram T, Stutz WE, Snowberg LK, Lau On Lee & Paull JS (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width *Proc. R. Soc. B*. 2771789–1797
- Bueno-Soria J, Álvarez-Noguera F & Santiago S (2005). Biodiversidad del estado de Tabasco. Conabio e Instituto de Biología de UNAM. México. 370 pp.
- Bugoni L, McGill RA & Furness RW (2008). Effects of preservation methods on stable isotope signatures in bird tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: An International Journal Devoted to the Rapid Dissemination of Up-to-the-Minute Research in Mass Spectrometry*, 22(16), 2457-2462.
- Casaubou C, Oliveira A & Sequeira A (2010). «Laguna de Castillos y Palmares». *Áreas protegidas del Uruguay* (6).

- Caut S, Angulo E & Courchamp F (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443-453.
- Cherel Y, Jaquemet S, Maglio A & Jaeger A (2014). Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between feathers and blood of seabird chicks: implications for non-invasive isotopic investigations. *Marine Biology*, 161, 229-237.
- Clara M & Maneyro R (1999). Humedales del Uruguay. El ejemplo de los humedales del este.
- Costa GC, Mesquita DO, Colli GR & Vitt LJ (2008). Niche expansion and the Niche Variation Hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *Am. Nat.*, 172, 868-877.
- Costa-Pereira R & Araujo M (2022). Individual Specialization.
- Dabbene R (1920). Notas sobre los chorlos de Norte América que invernan en la República Argentina. *Hornero* 2:99-128.
- Davis CA & Smith LM (2001). Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the Southern Great Plains. *Auk* 118:484-495.
- Drent R, Both C, Green M, Madsen J & Piersma T (2003). Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos*, 103(2), 274-292.
- Fair J, Paul E & Jones J (2010). Guidelines to the Use of Wild Birds in Research. Washington, D.C.: Ornithological Council.
- Faria FA, Albertoni EF & Bugoni L (2018). Trophic niches and feeding relationships of shorebirds in southern Brazil. *Aquatic ecology*, 52(4), 281-296.
- Farmer A, Holmes RT & Pitelka FA (2020). Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*), version 1.0. In *Birds of the World* (S. M. Billerman, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- France RL (1995). Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1310-1313.
- Fry B (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521, p. 318). New York: Springer.

- Greaves DK, Hammill MO, Eddington JD, Pettipas D & Schreer JF (2004) Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus grypus*: a cautionary note for stable isotope diet analysis. *Marine Mammal Science*, 20, 296–304
- Green AJ, Figuerola J & Sánchez MI (2002). Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. *Acta oecologica*, 23(3), 177-189.
- Hobson KA & Clark RG (1993). Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *The Auk*, 110(3), 638-641.
- Hobson KA, Sease JL, Merrick RL & Piatt JF (1997). Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Marine Mammal Science*, 13(1), 114-132.
- Hobson KA (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120, 314-326.
- Hobson KA (2005a). Stable isotopes and the determination of avian migratory connectivity and seasonal interactions. *Auk*, 122(4), 1037–1048.
- Holt RD & Loreau M (2002). Biodiversity and Ecosystem Functioning: The Role of Trophic Interactions and the Importance of System Openness. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. pp. 246-262.
- Hussey NE, MacNeil MA, McMeans BC, Olin JA, Dudley SF, Cliff G & Fisk AT (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology letters*, 17(2), 239-250.
- Isacch J, Darrieu CA & Martinez MM (2005). Food Abundance and Dietary Relationships Among Migratory Shorebirds Using Grasslands During the Non-breeding Season. *Waterbirds*. 28. 238-245.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC & Bearhop S (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.
- Johnson OW, Connors PG & Pyle P (2024). American Golden-Plover (*Pluvialis dominica*), version 2.0. In *Birds of the World* (B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and S. M. Billerman, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

- Karnovsky NJ, Hobson KA & Iverson SJ (2012). From lavage to lipids: estimating diets of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 451, 263-284.
- Kober K & Bairlein F (2009). Habitat choice and niche characteristics under poor food conditions. A study on migratory Nearctic shorebirds in the intertidal flats of Brazil. *Ardea* 97:31–42
- Koopman K & Hulscher JB (1979). Catching waders with a "wilsternet". *Wader Study Group Bull.* 26: 10-12.
- Lanctot RB, Yezerinac S, Aldabe J, de Almeida JB, Castresana G, Brown S, Rocca P, Saalfeld ST & Fox JW (2016). Light-level geolocation reveals migration patterns of the buff-breasted sandpiper. *Wader Study*. 123(1):29-43.
- Layman CA, Arrington DA, Montaña CG & Post DM (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48.
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR & Bearhop S (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological reviews*, 87(3), 545-562.
- Lee SH, Schell DM, McDonald TL & Richardson WJ (2005) Regional and seasonal feeding by bowhead whales *Balaena mysticetus* as indicated by stable isotope ratios. *Marine Ecology-Progress Series*, 285, 271–287.
- Lucero-Torres WS (2022). Dieta y forrajeo de aves playeras migratorias en las piscinas artificiales de una empresa salinera de Ecuador. La Libertad. UPSE, Matriz. Facultad de Ciencias del Mar. 83p.
- McCarty JP, Wolfenbarger LL, Laredo CD, Pyle P, & Lanctot RB (2020). Buff-breasted Sandpiper (*Calidris subruficollis*), version 1.0. In *Birds of the World* (P. G. Rodewald, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Martínez N (2016). Ecología de aves playeras migratorias durante la invernada, migración y el sobre-veraneo en Bahía Samborombón, Buenos Aires, Argentina. (Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales).
- Myers JP & Myers LP (1979). Shorebirds of coastal Buenos Aires province, Argentina. *Ibis*, 121: 186-200.

- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S & Phillips DL (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Newsome SD, Yeakel JD, Wheatley PV & Tinker MT (2012). Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 329-341.
- Newton I (2008). *The Ecology of Bird Migration*. London: Academic Press.
- Nielsen JM, Clare EL, Hayden B, Brett MT & Kratina P (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods Ecol Evol*. 9: 278–291
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S & Jackson AL (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloS one*, 5(3), e9672.
- Parnell AC, Phillips DL, Bearhop S, Semmens BX, Ward, EJ, Moore JW & Inger R (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24(6), 387-399.
- Phillips DL, Gregg JW (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136, 261–269
- Phillips DL, Newsome SD & Gregg JW (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* 144, 520–527.
- Phillips DL, Inger R, Bearhop S, Jackson AL, Moore JW, Parnell AC, Semmens BX & Ward EJ (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*. 92(10): 823-835.
- Pianka ER (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71(5), 2141–2145.
- Pianka ER (1981). Competition and niche theory. In *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (pp. 167-196)
- Piersma T & Baker AJ (2000). Life history characteristics and the conservation of migratory shorebirds. *Behaviour and conservation*. 105-124.
- Pimm S (1978). Feeding on more than one trophic level. *Nature*. 275. 542-544. 10.1038/275542a0.
- Peterson BJ & Fry B (1987). STABLE ISOTOPES IN ECOSYSTEM STUDIES. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18, 293-320.

- Polis G & Strong D (1996). Food Web Complexity and Community Dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846. 10.1086/285880.
- Post DM (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Red Hemisférica de Reservas para Aves Playeras (WHSRN).
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing [Software]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ronchi-Virgolini A, Bagnarol M, Adolfo B, Quiroga M & Ducommun M (2010). Feeding biology of pectoral sandpiper *Calidris melanotos* (Birds: Scolopacidae) in the floodplain of the Paraná river, Argentina.
- Roughgarden J (1972). Evolution of niche width. *The American Naturalist*, 106(952), 683-718.
- Schoener TW (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2, 369-404
- Schoener TW (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Senner S, Norton D & West G (1989). Feeding ecology of Western Sandpipers, *Calidris mauri*, and Dunlin, *C. alpina*, during spring migration at Hartney Bay, Alaska. *Canadian Field-Naturalist*. Vol 103. 373-379. 10.5962/p.356170.
- Sheppard CE, Inger R, McDonald RA, Barker S, Jackson AL, Thompson FJ, Vitikainen EIK, Cant MA & Marshall HH (2018). Intragroup competition predicts individual foraging specialisation in a group-living mammal. *Ecol Lett*, 21: 665-673.
- Sistema Nacional de Áreas Protegidas (2020). Decreto N° 59/020. Ministerio de Ambiente
- Skagen SK & Oman HD (1996). Dietary flexibility of shorebirds in the Western Hemisphere. *Seabirds Canadian Field-Naturalist* 110(3): 419-444.
- Stephens RB, Shipley ON & Moll RJ (2023). Meta-analysis and critical review of trophic discrimination factors ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$): Importance of tissue, trophic level and diet source. *Functional Ecology*, 37, 2535–2548.
- Sulzman EW (2007). Stable isotope chemistry and measurement: a primer. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 2, 1-21.

- Tilman D (1982). Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press
- Van Gils J, Spaans B, Dekinga A & Piersma T (2006). Foraging in a tidally structured environment by Red Knots (*Calidris canutus*): ideal, but not free. *Ecology*. 87. 1189-202.
- Vander MJ, Clayton MK, Moody EK, Solomon CT & Weidel BC (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: a literature synthesis. *PloS one*, 10(1), e0116182.
- Visser ME, Noordwijk AV, Tinbergen JM & Lessells CM (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870.
- Wenny DG, Devault TL, Johnson MD, Kelly D, Sekercioglu CH, Tomback DF & Whelan CJ (2011). The need to quantify ecosystem services provided by birds. *The auk*, 128(1), 1-14.
- Whelan CJ, Wenny DG & Marquis RJ (2008), Ecosystem Services Provided by Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134: 25-60.
- Whelan CJ, Tomback DF, Kelly D & Johnson MD (2016). Trophic interaction networks and ecosystem services. *Why birds matter: avian ecological function and ecosystem services*, 49-72.
- Wiens JA, Milne BT (1989). Scaling of "landscapes" in landscape ecology. *Landscape Ecol* 3, 87-96.
- Zaccarelli N, Bolnick D & Mancinelli G (2013). RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*. 4. n/a-n/a. 10.1111/2041-210X.12079.