



Facultad de Ciencias, Universidad de la República
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Área Biología - Subárea Ecología y Evolución

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Diversidad de aves playeras y su relación con la abundancia y biomasa de macrofauna bentónica en una planicie de marea del suroeste de Uruguay



Lic. Lourdes Lorena Silveira Valadas

Orientadora: Dra. Eleonora Celentano
Co-orientadora: Dra. Matilde Alfaro

2026

Agradecimientos

No hubiera sido posible realizar esta Tesis sin el aporte de varias personas que desde lo profesional o personal me brindaron su aliento y apoyo durante toda esta etapa.

Agradezco a mi familia por siempre motivarme a cumplir mis metas, mis padres Beatriz y Freddy, mis hermanas Pame y Naty, y mi compañero de vida Washin. Siempre me han apoyado en mis decisiones y me han acompañado en el proceso siendo un pilar fundamental que me motiva a continuar adelante. Soy muy afortunada de tenerlos en mi vida.

A mis orientadoras, Eleo y Mati por su confianza, su motivación y su apoyo en todas las etapas de la Maestría. Más allá de la orientación profesional y de su disponibilidad incondicional para atender mis consultas, les agradezco por la calidez humana con la que siempre me han tratado y por todos los consejos y palabras de aliento que hicieron de esta experiencia mucho más disfrutable.

A todos los compañeros del Laboratorio de Ciencias del Mar, docentes y estudiantes, Eleo, Diego, Gabi, Sofi, Juan, Juli, Gustavo, Nico, Ivanna, Bernardo, Anita y Omar, por su ayuda en las salidas de campo y por abrirme las puertas del laboratorio y hacerme sentir parte del equipo a pesar de ser la única del grupo que trabaja con animales emplumados. En especial quiero agradecer a Eleonora Celentano y Diego Lercari quienes me brindaron la posibilidad de realizar una Tesis con aves en el laboratorio y me acompañaron en todas las etapas del proceso.

A Mariana Cosse por aceptar que realizara una pasantía bajo su supervisión y por todo el conocimiento y apoyo que me brindó al adentrarme en un mundo completamente nuevo para mí, la biología molecular. También agradezco enormemente a todo el equipo del Departamento de Biodiversidad y Genética del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, en especial a Lucía, Matías, Nadia, Eugenia, Guillermo, Silvina, Agustín, Verónica y Antonella, por tenerme tanta paciencia y explicarme los procedimientos de laboratorio todas las veces que fueron necesarias.

A mis amigas, Ceci, Euge, Fati, Lu, Sele y Ale por su amistad incondicional que no se gasta con los años, por su apoyo, su cariño y su motivación constante. Sin dudas su amistad es lo más lindo que me dejó la Facultad de Ciencias.

A los miembros del tribunal, Leandro Bergamino, Natalia Martínez-Curci y Luis Orlando por aceptar evaluar mi Tesis y por sus comentarios que contribuyeron enormemente a lograr un producto final de mejor calidad académica y científica.

Por último agradezco enormemente a las instituciones que financiaron mis estudios de Maestría, el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) y la Comisión Académica de Posgrado (CAP) de la Universidad de la República, cuyo apoyo económico fue fundamental para permitirme crecer como profesional en el área que me apasiona, la biología.

Tabla de contenidos

Resumen.....	4
Abstract.....	6
Capítulo 1: Introducción general.....	8
Hipótesis y predicciones.....	12
Objetivos.....	12
Características del área de estudio.....	13
Referencias bibliográficas.....	15
Capítulo 2: Patrones espacio-temporales de diversidad de aves playeras y macrofauna bentónica en Playa Penino.....	21
Introducción.....	21
Objetivos.....	23
Metodología.....	24
Caracterización ambiental.....	24
Comunidad de macrofauna bentónica.....	25
Comunidad de aves playeras.....	26
Relación entre aves playeras y macrofauna bentónica.....	27
Resultados.....	27
Caracterización ambiental.....	27
Comunidad de macrofauna bentónica.....	30
Comunidad de aves playeras.....	37
Relación entre aves playeras y macrofauna bentónica.....	42
Discusión.....	44
Referencias bibliográficas.....	48
Capítulo 3: Variación estacional de la dieta del Tero real <i>Himantopus mexicanus</i> (Aves: Recurvirostridae) y su relación con la oferta de macrofauna bentónica en Playa Penino.....	55
Introducción.....	55
Objetivos.....	56
Metodología.....	57
Trabajo de campo.....	57
Trabajo de laboratorio.....	57
Análisis de datos.....	58
Resultados.....	59
Discusión.....	64
Referencias bibliográficas.....	67
Capítulo 4: Conclusiones.....	72
Anexos.....	74

Resumen

Los ambientes costeros se encuentran amenazados a nivel global como consecuencia de las actividades humanas y de la tendencia de la población a concentrarse en zonas costeras. Playa Penino, ubicada en San José, es un sistema costero arenoso que se caracteriza por presentar un gran ancho y una pendiente muy reducida, comportándose como una planicie de marea. Playa Penino alberga una gran abundancia de macrofauna bentónica siendo un sitio de especial importancia para la alimentación de numerosas aves playeras, incluyendo muchas especies migratorias. Esta planicie de marea es considerada un área de importancia para la conservación de las aves por la presencia regular de especies amenazadas a nivel global. Muchas aves playeras enfrentan problemas de conservación a nivel mundial producto de la pérdida y degradación del hábitat. Durante la migración grandes números de individuos se congregan en unas pocas paradas migratorias con gran abundancia de alimento de las que dependen para abastecerse energéticamente. A pesar de la gran importancia de estos sitios clave, la información disponible sobre la dieta y el estado de las principales presas en las paradas migratorias de Sudamérica es muy reducida. Uruguay no escapa a este panorama regional y la información disponible sobre los recursos utilizados por las aves playeras es escasa. A pesar de la importancia de Playa Penino para las aves playeras y los invertebrados infaunales, no existen estudios que evalúen las interacciones ecológicas entre los mismos. El objetivo de esta Tesis es estudiar la diversidad de aves playeras y la oferta de macroinvertebrados bentónicos disponibles para las aves en Playa Penino, durante un ciclo anual, y analizar la variación estacional en la composición de la dieta de la especie de ave playera más abundante en Playa Penino, el Tero real (*Himantopus mexicanus*). Los objetivos específicos fueron 1) evaluar la relación entre la distribución espacio-temporal de aves playeras y de macrofauna bentónica y su vínculo con las variables ambientales, y 2) estudiar la variación estacional en la composición de dieta del Tero real, relacionándola con la oferta de presas. Se predice que: a) existe una relación positiva entre las variaciones espacio-temporales de la biomasa y densidad de invertebrados y la abundancia de aves playeras, y b) los invertebrados bentónicos son el principal recurso alimenticio del Tero real. Se realizaron muestreos de aves playeras y macrofauna bentónica durante un ciclo anual para analizar las variaciones espaciales y temporales en la distribución y abundancia de ambas comunidades. Para el estudio de dieta se colectaron 120 fecas de Tero real (30 por estación) y se analizó su contenido mediante dos técnicas, el reconocimiento de restos macroscópicos de las presas con lupa y metabarcoding. La comunidad bentónica estuvo dominada por gasterópodos del género *Heleobia*, el bivalvo *Erodona mactroides* y poliquetos. Se registraron 15 especies de aves playeras incluyendo 11 migratorias, siendo el Tero real la más abundante. La densidad y biomasa de macrofauna varió significativamente entre estaciones. No se registraron diferencias significativas en la abundancia de aves playeras entre estaciones, pero sí entre zonas intermareales. Se observó una relación positiva entre la abundancia total de aves playeras y la densidad y biomasa de macroinvertebrados, aunque de intensidad espacial y temporalmente variable. Los resultados sugieren que los principales gradientes de variación en la distribución de aves están acoplados con los de la macrofauna, siendo más evidentes en ciertas zonas o estaciones del año. En el análisis morfológico de las fecas de Tero real se identificaron restos de presas correspondientes a seis taxones: *Heleobia* sp., *E. mactroides*, *Mytella charruana*, poliquetos, artrópodos y peces. Se observaron diferencias significativas en la composición de la dieta del Tero real entre estaciones y una relación

fuerte entre la oferta de presas de macrofauna bentónica y la composición de la dieta. Mediante la técnica de metabarcoding, se identificó un espectro más amplio de presas que el observado con lupa y para algunos grupos de presas, esta técnica permitió una mayor resolución taxonómica. Sin embargo, algunos grupos como los bivalvos, sólo fueron identificadas morfológicamente. Estos hallazgos indican que ambas técnicas brindan información complementaria. En conclusión, la gran densidad y biomasa de macrofauna bentónica en Playa Penino es un recurso crucial para las aves playeras que utilizan este sitio ya sea durante todo el año, así como de forma estacional.

Palabras clave: Aves playeras, Dieta, *Himantopus mexicanus*, Macrofauna bentónica, Planicie de marea

Abstract

Coastal environments are globally threatened as a result of human activities and the tendency of human populations to concentrate in coastal zones. Penino Beach, located in San José, is a sandy coastal system characterized by a wide beach width and a very gentle slope, functioning as a tidal flat. Penino Beach supports a high abundance of benthic macrofauna and is a site of particular importance for the foraging of numerous shorebird species, including many migratory species. This tidal flat is considered an Important Bird Area due to the regular presence of globally threatened species. Many shorebird species face conservation problems worldwide as a result of habitat loss and degradation. During migration, large numbers of individuals congregate at a few stopover sites with high food availability, on which they depend to replenish their energy reserves. Despite the great importance of these key sites, available information about the diet and the status of main prey at South American migratory stopovers is very limited. Uruguay is not the exception to this regional pattern, and the information on the resources used by shorebirds is scarce. Despite Penino Beach's importance for shorebird and benthic invertebrates, there are no studies that analyzed the ecological interactions between them. The aim of this thesis is to study shorebird diversity and the availability of benthic macroinvertebrates as food resources for shorebirds at Penino Beach, during an annual cycle, and to analyze the seasonal variation in the diet composition of the most abundant shorebird species at Penino Beach, the Black-necked Stilt (*Himantopus mexicanus*). The specific objectives were: (1) to evaluate the relationship between the spatio-temporal distribution of shorebirds and benthic macrofauna and their association with environmental variables, and (2) to study the seasonal variation in the diet composition of the Black-necked Stilt, and relate it to prey availability. It is predicted that: (a) there is a positive relationship between spatio-temporal variation in invertebrate biomass and density and shorebird abundance, and (b) benthic invertebrates are the main food resource of the Black-necked Stilt. Shorebirds and benthic macrofauna were sampled over an annual cycle to analyze spatial and temporal variation in the distribution and abundance of both communities. For the diet study, 120 fecal samples of Black-necked Stilt were collected (30 per season) and their contents were analyzed using two techniques, macroscopic prey remains identification under a stereomicroscope and metabarcoding. The benthic community was dominated by gastropods of the genus *Heleobia*, the bivalve *Erodona mactroides*, and polychaetes. A total of 15 shorebird species were recorded, including 11 migratory species, with the Black-necked Stilt being the most abundant. Macrofauna density and biomass varied significantly among seasons. No significant differences in shorebird abundance were detected among seasons, but significant differences were observed among intertidal zones. A positive relationship was observed between total shorebird abundance and macroinvertebrate density and biomass, although its strength varied spatially and temporally. The results suggest that the main variation gradients in shorebird distribution are coupled with those of macrofauna, being more evident in certain zones or seasons. In the morphological analysis of Black-necked Stilt feces, prey remains corresponding to six taxa were identified: *Heleobia* sp., *E. mactroides*, *Mytella charruana*, polychaetes, arthropods, and fish. Significant differences in Black-necked Stilt diet composition were observed among seasons, as well as a strong relationship between benthic macrofauna prey availability and diet composition. With metabarcoding technique, a broader prey spectrum was identified than with stereomicroscopic analysis, and for some

prey groups this technique provided higher taxonomic resolution. However, some groups, such as bivalves, were only identified morphologically. These findings indicate that both techniques provide complementary information. In conclusion, the high benthic macrofauna density and biomass at Penino Beach constitute a crucial resource for shorebirds using this site year-round as well as seasonally.

Key words: Benthic macrofauna, Diet, *Himantopus mexicanus*, Shorebirds, Tidal flat

Capítulo 1: Introducción general

Los ambientes costeros se encuentran amenazados a nivel global como consecuencia de las actividades humanas y de la tendencia de la población a concentrarse en zonas costeras (Barbier et al. 2011; Orlando et al. 2020). En especial las playas arenosas, que dominan las costas de todo el mundo, son particularmente vulnerables a los impactos de actividades humanas como el turismo, la recreación y el desarrollo urbano (Defeo et al. 2009; Schlacher et al. 2007; 2014). Este panorama se ve agravado por los efectos del cambio climático, principalmente debido al aumento del nivel del mar y de la frecuencia de grandes tormentas resultando en un incremento de la erosión costera, lo cual supone una gran amenaza para las mismas (Defeo et al. 2009; IPCC 2021). Estos impactos sobre las condiciones abióticas también repercuten sobre las comunidades que habitan estos ecosistemas pudiendo resultar en una disminución de su biodiversidad (Reyes-Martínez et al. 2015; Orlando et al. 2020). En Uruguay, las playas arenosas dominan ampliamente la faja costera y se encuentran expuestas a diferentes impactos antropogénicos (Lercari et al. 2002). Desde Colonia hasta Rocha, Uruguay presenta 670 km de costas de las cuales aproximadamente 450 corresponden al Río de la Plata y 220 al Océano Atlántico. El Río de la Plata es parte de la segunda cuenca más grande de América del Sur y desemboca en el Océano Atlántico formando uno de los estuarios más grandes y productivos del continente (Acha et al. 2008; García et al. 2024). Los estuarios se caracterizan por ser ambientes transicionales entre ecosistemas marinos y dulceacuícolas, parcialmente salinos debido a su ubicación costera pero altamente influenciados por la descarga de agua dulce (Lercari & Defeo 2015). Las condiciones propias del ecotono entre el ambiente marino y dulceacuícola pueden variar diariamente en función de las mareas, así como estacionalmente y entre años, contribuyendo al gran dinamismo de este tipo de ambientes al que las especies que los habitan están bien adaptadas (Elliott & Whitfield 2011).

Las playas arenosas constituyen un ambiente de transición entre mar y tierra siendo afectadas por factores tanto proximales como distales (Defeo et al. 2021). En el caso de las playas estuarinas además de la interfase entre mar y tierra se suma la interfase entre agua dulce y salina. Esto resulta en que estos sistemas sean altamente dependientes de procesos ocurriendo a distintas escalas dentro y fuera del mismo (Elliott & Whitfield 2011). Dada la preponderancia de actividades urbanas, industriales y portuarias en los estuarios a nivel mundial es probable que estos ambientes estén expuestos a mayores presiones que otros sistemas naturales (Elliott & Whitfield 2011). En Uruguay más de la mitad de la zona costera está comprendida por el Río de la Plata, desde la naciente del río hasta Punta del Este (Brazeiro et al. 2006), abarcando toda el área metropolitana donde se localiza más de la mitad de la población del país (INE 2023). En base a esta concentración poblacional en la zona costera y el alto grado de desarrollo urbano e industrial, las playas enfrentan una fuerte presión antrópica (Orlando et al. 2020; García et al. 2024). Playa Penino se ubica en el departamento de San José en el límite con Montevideo, hallándose en la denominada “zona interior” del estuario del Río de la Plata. La misma enfrenta diferentes amenazas de origen antrópico a pesar de formar parte del Área Protegida Humedales del Santa Lucía (Arballo & Bresso 2007; Silveira & Azpiroz 2025). Playa Penino es un sistema costero arenoso que se caracteriza por presentar un gran ancho y una pendiente muy reducida, por

lo que pequeñas variaciones en la altura de las olas resultan en grandes rangos de marea, comportándose como una planicie de marea (Lercari & Defeo 2006).

Las planicies de marea son sistemas costeros que se caracterizan por la acumulación de sedimento de grano fino y por presentar pendientes muy sutiles (Gao 2019). Las playas arenosas y, particularmente las planicies de marea, brindan numerosos servicios ecosistémicos incluyendo protección costera ante inundaciones y tormentas, almacenamiento y transporte de sedimentos, control de la erosión costera, descomposición de materiales orgánicos y contaminantes, filtrado y purificación del agua, ciclado de nutrientes, captación de carbono y además albergan una gran biodiversidad (Defeo et al. 2009; Barbier et al. 2011). Las planicies de marea se caracterizan por ser ambientes de baja energía al reducir la velocidad y altura de las olas permitiendo la estabilización del sedimento controlando así la erosión (Barbier et al. 2011). A su vez, esto permite que la materia orgánica en suspensión se deposite en el sedimento y sea mineralizada contribuyendo al ciclado de nutrientes. A pesar de que abarcan menos del 10% de la superficie de costas del mundo, gracias a la alta disponibilidad de nutrientes las planicies de marea se encuentran entre los ecosistemas de plataforma más productivos, secuestrando millones de toneladas de carbono al año (Barbier et al. 2011; Schutte et al. 2019). Esta alta productividad se ve reflejada en la gran abundancia y diversidad de formas de vida que albergan estos ambientes (Mathot et al. 2019).

La zona intermareal de las playas alberga una importante diversidad bentónica incluyendo bacterias, protozoarios, meiofauna y macrofauna (Defeo et al. 2009). En particular, la macrofauna bentónica comprende a los invertebrados que viven en el sedimento y son retenidos por una malla de 0.5 mm de apertura (Defeo & McLachlan 2025). Entre los grupos más comunes presentes en la macrofauna se encuentran los moluscos, crustáceos y poliquetos (Defeo & McLachlan 2005). Estos organismos presentan adaptaciones que les permiten tolerar los cambios ambientales cíclicos que experimentan continuamente (Defeo & McLachlan 2025). La locomoción es una de las principales adaptaciones a este ambiente altamente dinámico siendo la capacidad de enterramiento la forma de movilidad presente en todos los organismos que habitan la zona intermareal (Defeo & McLachlan 2025). A su vez, presentan ritmos de actividad asociados a los cambios periódicos que ocurren en la zona intermareal producto de las mareas, permitiéndoles anticiparse a las mismas (Scapini 2014). Esta diversa comunidad bentónica cumple un rol fundamental en el mantenimiento de la calidad del hábitat y en el funcionamiento ecosistémico (Reyes-Martínez et al. 2015). La abundancia y biomasa de macrofauna bentónica puede llegar a ser elevada en algunos tipos de playas además de abarcar distintos grupos funcionales incluyendo depredadores, carroñeros, filtradores y detritívoros, por lo que es un componente fundamental de las redes tróficas de estos ambientes (Defeo et al. 2009; Lercari et al. 2010). En particular, constituyen el principal recurso alimenticio para consumidores de gran tamaño como aves y peces, especialmente en planicies de marea estuarinas, donde ofrecen altas densidades de presas (Hernández et al. 2008; Paulino et al. 2021).

Entre los vertebrados que hacen uso de las playas arenosas, las aves representan el grupo de mayor importancia tanto en términos de abundancia y diversidad, así como en el rol que cumplen en el ecosistema (Harrington & Perry 1995; Neuman et al. 2008; Defeo & McLachlan 2025). Las aves playeras constituyen un grupo diverso integrado por más de 215 especies pertenecientes a los subórdenes Scolopaci y Charadrii dentro del orden

Charadriiformes (Colwell 2010). Este grupo representa una de las mayores radiaciones dentro de las aves no sólo en cuanto al número de especies sino también en términos morfológicos, ecológicos y comportamentales (van Tuinen et al. 2004). Las planicies de marea, proveen hábitat para numerosas especies de aves playeras siendo los invertebrados infaunales presentes en ellas la principal fuente de alimento explotado (Booty et al. 2020; Paulino et al. 2021). Debido a su gran abundancia, altos requerimientos energéticos y diversidad de estrategias de forrajeo que se traducen en una gran eficiencia en adquirir el alimento, las aves playeras ocupan un rol central como depredadores en las redes tróficas de dichos ambientes siendo un componente fundamental de la fauna de playas arenosas (Botto et al. 1998; Schlacher et al. 2014; Mathot et al. 2019; Booty et al. 2020). Mediante la depredación sobre la macrofauna y la remoción del sedimento en busca de presas, las aves playeras tienen efectos directos e indirectos significativos sobre el funcionamiento ecosistémico en las planicies de marea modificando los flujos de nutrientes, el secuestro de carbono y la erosión costera (Booty et al. 2020). A su vez, las aves playeras proveen una serie de beneficios al ser humano, como por ejemplo, son indicadores de salud ambiental prefiriendo hábitats poco perturbados pudiendo actuar como centinelas de cambios en el ambiente y son importantes controladores de plagas en cultivos de arroz, entre otros (Piersma & Lindström 2004; Ruíz-Luna et al. 2025). Considerando el rol ecosistémico clave de las aves playeras, contribuir a aumentar el conocimiento sobre sus requerimientos ecológicos es crucial para conservar no solo a las mismas sino también para mantener la calidad del medio ambiente y los servicios ecosistémicos brindados (Schlacher et al. 2014).

Dentro del grupo de las aves playeras existen grandes diferencias en la morfología externa asociada a la estrategia de forrajeo empleada, en particular la forma y largo del pico se asocian al uso de técnicas de forrajeo visual o táctil (Colwell 2010). Las especies que emplean la técnica visual (muchas especies de la familia Charadriidae) tienen picos cortos y ojos grandes y frontales logrando un campo de visión binocular amplio (Mathot et al. 2019). Mientras que las aves que detectan sus presas de forma táctil (en general las especies de la familia Scolopacidae) tienen picos más largos permitiéndoles capturar presas enterradas a mayor profundidad (Mathot et al. 2019). Estas diferencias determinadas por la estrategia de forrajeo no se limitan a la morfología externa de las aves playeras. Por ejemplo, las aves que detectan sus presas de forma táctil perciben cambios de presión mediante mecanorreceptores presentes en el pico, denominados corpúsculos de Herbst, y tienen un mayor desarrollo del área trigeminal del cerebro que se asocia a la percepción táctil (Colwell 2010). A su vez, las características asociadas a la estrategia de forrajeo, como el tamaño corporal, la forma y largo del pico y el largo de las patas, se vinculan con la selección de hábitat por parte de las aves playeras (Aarif et al. 2024). Múltiples factores pueden influir en la selección de hábitat, incluyendo la accesibilidad a las presas, influenciada por los ciclos mareales (Burger et al. 1977), la estructura del paisaje (VanDusen et al. 2012) y el área de hábitat potencial (Jackson et al. 2024). La mayoría de las aves playeras se reproducen en altas latitudes en el hemisferio norte donde un pulso estacional de gran abundancia de alimento, sumado a la menor presión de predación sobre los nidos en comparación con otras regiones, generan condiciones favorables para la reproducción (Colwell 2010). Sin embargo, estos ambientes rápidamente se vuelven inhóspitos por lo que las aves deben migrar a regiones templadas previo al arribo del invierno a los sitios de reproducción (Colwell 2010). En consecuencia, las aves playeras realizan algunas de las migraciones más largas conocidas que se caracterizan por vuelos ininterrumpidos, en algunos casos de varios días de duración, entre sitios de parada hasta llegar a las áreas no reproductivas

(Skagen 2006; Mu & Wilcove 2020). La excepción son las especies que habitan zonas templadas o tropicales las cuales realizan migraciones de corta distancia o son residentes, es decir, especies que no migran (Colwell 2010).

El Tero real, *Himantopus mexicanus*, es un ave playera perteneciente a la familia Recurvirostridae. Presenta una distribución amplia en América con distintas subespecies o morfos aunque no existe un consenso en cuanto a su taxonomía (Lesterhuis et al. 2020). La subespecie *H. mexicanus melanurus* se distribuye en el centro y sur de América del Sur abarcando todo el territorio uruguayo (Robinson et al. 2020). En Uruguay es una especie residente común en diversos ambientes acuáticos tanto costeros como interiores (Azpiroz 2012), siendo el ave playera más abundante en Playa Penino (Silveira & Azpiroz 2025). A pesar de ser una especie muy común, se desconoce su dieta no existiendo antecedentes de su estudio realizados en la subespecie presente en América del Sur. Si existen estudios realizados en la subespecie presente en Norte y Centroamérica donde se vio que la misma consume una amplia diversidad de grupos taxonómicos incluyendo crustáceos, distintos órdenes de insectos, moluscos, nemátodos, ácaros de agua y pequeños peces óseos (Wetmore 1925; Wilson 1973; Cavitt 2006). Estos estudios reportan que, en general, los invertebrados más abundantes fueron los ítems más importantes en la dieta del Tero real (Wilson 1973). Al tratarse de una especie común catalogada como “de preocupación menor” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (BirdLife International 2026), no ha sido objeto de muchas investigaciones, particularmente en el cono sur donde el conocimiento sobre su ecología es escaso. Esta especie se reproduce principalmente en humedales interiores como lagos, lagunas, pantanos, manglares y arrozales, y utiliza playas y ambientes costeros durante el período no reproductivo (Frias et al. 2022).

Muchas aves playeras enfrentan problemas de conservación a nivel mundial, con disminuciones poblacionales ampliamente documentadas, provocadas principalmente por la pérdida y degradación del hábitat por actividades antrópicas (Ruíz-Luna et al. 2025; Schlacher et al. 2025). Estudios recientes demostraron tendencias poblacionales negativas en las últimas décadas para la gran mayoría de las especies de aves playeras de América del Norte (Rosenberg et al. 2019; Smith et al. 2023). En Uruguay, muchas de las aves globalmente amenazadas habitan ambientes costeros siendo la modificación del hábitat y los disturbios ocasionados por el desarrollo urbano, el turismo y el tránsito vehicular en la costa las principales amenazas que enfrentan (Aldabe et al. 2006). En particular, las aves migratorias enfrentan múltiples y diversas amenazas en los distintos sitios que habitan durante su ciclo anual incluyendo pérdida de hábitat, enfermedades y contaminación (Rosenberg et al. 2019; Smith et al. 2023). Durante la migración grandes números de individuos se congregan en unas pocas paradas migratorias de las que dependen para abastecerse energéticamente (Colwell 2010). Estos sitios presentan características especiales en cuanto a la oferta de alimento por lo que no pueden ser reemplazados (Myers 1983), lo que hace a las aves playeras altamente vulnerables a la pérdida y degradación de hábitat. A pesar de la gran importancia de estos sitios clave para la supervivencia de las aves migratorias, la información disponible sobre la dieta y el estado de las principales presas en las paradas migratorias de Sudamérica es muy reducida (Martínez-Curci et al. 2015). Uruguay no escapa a este panorama regional y la información disponible sobre los recursos utilizados por las aves playeras en las distintas paradas migratorias y sitios no reproductivos es escasa (Meerhoff et al. 2013; Alfaro et al. 2015).

Playa Penino alberga una gran abundancia y diversidad de macrofauna bentónica (Lercari & Defeo 2006; 2015) siendo un sitio de especial importancia para la alimentación de numerosas aves playeras en Uruguay, incluyendo muchas especies migratorias (Arballo & Bresso 2007; Silveira & Azpiroz 2025). Esta planicie de marea es considerada un área de importancia para la conservación de las aves por la presencia regular de especies amenazadas a nivel global (Aldabe et al. 2009). Si bien Playa Penino no cumple con los criterios para ser considerado un sitio de importancia para las aves playeras por la Red Hemisférica de Reservas para Aves Playeras (albergar 20.000 aves playeras o el 1% de la población biogeográfica de una especie; WHSRN 2026), es usado regularmente como área de alimentación y descanso por numerosas especies, incluyendo muchas amenazadas, siendo uno de los sitios de mayor importancia para las aves playeras en la costa de Uruguay (Aldabe et al. 2006; Arballo et al. 2006; Alfaro & Sarroca 2009; Alfaro 2012). A pesar de la importancia de este sitio para las aves playeras y los invertebrados bentónicos en Uruguay, no se han realizado aún estudios que evalúen las interacciones ecológicas entre los mismos. Generar información sobre el uso del hábitat y de los recursos disponibles por parte de las especies es fundamental para la planificación de medidas de conservación que permitan realizar un manejo apropiado del área (Mu & Wilcove 2020). Por lo tanto, este estudio plantea un abordaje integral para evaluar la diversidad y abundancia de la macrofauna bentónica, y su relación con la abundancia y riqueza de aves playeras, en la planicie de marea de Playa Penino durante un ciclo anual.

Hipótesis y predicciones

Dado que Playa Penino se comporta como una planicie de marea, y considerando el aporte de materia orgánica por su proximidad a la desembocadura de un importante curso fluvial, la misma presenta una gran abundancia de invertebrados bentónicos (Lercari & Defeo 2006). Considerando que en las planicies de marea las aves playeras se alimentan principalmente de invertebrados bentónicos (Mathot et al. 2019; Correia et al. 2023) y que la abundancia de aves playeras se asocia fuertemente a la disponibilidad de alimento (Dugan et al. 2003); se plantea la siguiente hipótesis: la abundancia de aves playeras responde a los cambios en la densidad y biomasa de invertebrados bentónicos, siendo estos últimos la principal fuente de alimento para las aves playeras en el área de estudio. En base a esto se predice que:

- a. Existe una relación positiva entre las variaciones espacio-temporales de la biomasa y densidad de invertebrados y la abundancia de aves playeras. (Capítulo 2)
- b. Los invertebrados infaunales son el principal recurso alimenticio del Tero real (*Himantopus mexicanus*), ave playera residente y abundante en el área de estudio. (Capítulo 3)

Objetivo general

El objetivo de esta Tesis es estudiar la diversidad de aves playeras y la oferta de macroinvertebrados bentónicos disponibles para las aves en Playa Penino, durante un ciclo anual, y analizar la variación estacional en la composición de la dieta del Tero real.

Objetivos específicos:

1. Evaluar la relación entre la distribución espacio-temporal de aves playeras y de macrofauna bentónica y su vínculo con las variables ambientales (Capítulo 2).
2. Estudiar la variación estacional en la composición de dieta del Tero real en Playa Penino, relacionándola con la oferta de presas de macrofauna bentónica (Capítulo 3).

Características del área de estudio

Playa Penino se ubica en la localidad de Ciudad del Plata, en el extremo sureste del departamento de San José (Fig. 1), desde la desembocadura del Río Santa Lucía, hasta el km 31 de la ruta 1 (Arballo & Bresso 2007). Este sitio presenta una serie de características particulares que lo convierten en un ecosistema único en la costa uruguaya. El mismo se localiza en el estuario interior del Río de la Plata estando sujeto a importantes fluctuaciones en las condiciones ambientales producto de la dinámica estacional en el caudal del estuario (Piola & Romero 2004; Lercari & Defeo 2006; 2015). A su vez, Playa Penino presenta diferencias marcadas en sus características físicas frente al resto de las playas de la costa uruguaya comportándose como una planicie de marea, lo cual se refleja en las características de la comunidad de macrofauna que alberga. Estudios previos comparando numerosas playas de la costa uruguaya desde San José hasta Rocha hallaron que, entre los sitios analizados, Penino presentó el mayor ancho, el mayor contenido de agua en el sedimento, la pendiente más plana y una elevada abundancia y diversidad de macrofauna bentónica en comparación a las playas estuarinas (Lercari & Defeo 2006; 2015; Barboza et al. 2012). La zona intermareal está constituida por grandes extensiones de arenas barrosas ricas en nutrientes, las cuales quedan al descubierto durante varias horas al bajar la marea (Fig. 1; Arballo & Bresso, 2007). Estas características permiten que Playa Penino albergue una diversidad y abundancia elevadas de macroinvertebrados bentónicos en comparación a otras playas del estuario del Río de la Plata y de la costa de Uruguay (Lercari & Defeo 2006; 2015; Barboza et al. 2012). Esta elevada disponibilidad de presas bentónicas la convierte en un sitio de gran relevancia para la alimentación de numerosas especies de aves playeras.

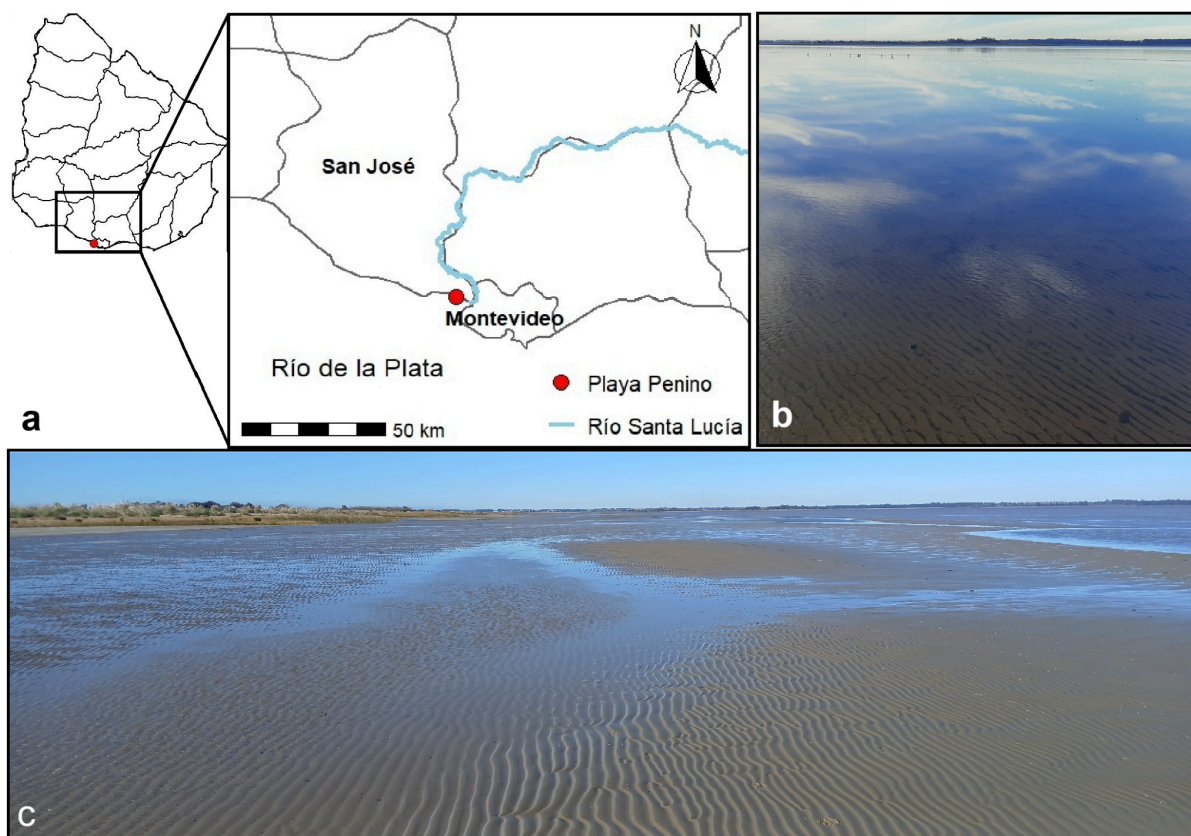


Figura 1. a- Ubicación geográfica de Playa Penino en el departamento de San José, Uruguay; b- Playa Penino en condiciones de marea alta; c- Playa Penino durante marea baja.

La importancia biológica de Playa Penino ha sido reconocida a nivel nacional e internacional por distintas entidades y organizaciones. En el año 1996 la Intendencia Municipal de San José la declaró reserva natural a nivel departamental bajo la categoría de “Playa Ecológica” (resolución No 774/996). En 2009, fue reconocida como un área de importancia para la conservación de las aves a nivel internacional por Birdlife International (IBA UY012 – Important Bird Area) por la presencia regular de un número significativo de individuos de especies globalmente amenazadas y de distribución muy restringida (Aldabe et al. 2009; BirdLife International 2025). Además de ser un área de importancia global para la conservación de las aves también es considerada un área clave para la biodiversidad a nivel regional (Key Biodiversity Areas 2025). Desde el año 2015 forma parte del Área Protegida con Recursos Manejados Humedales del Santa Lucía del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Como se resaltó anteriormente, Playa Penino es uno de los sistemas costeros arenosos con mayor diversidad y abundancia de organismos bentónicos en la costa uruguaya, siendo un área con características únicas en nuestro país y un alto valor de conservación (Vernassa 2018). A pesar de esto, Playa Penino enfrenta diferentes amenazas de origen antrópico como el tránsito vehicular, la presencia de animales domésticos sueltos, la tala de la vegetación costera, la contaminación por efluentes industriales y domésticos y residuos sólidos domiciliarios (Arballo & Bresso 2007; Villar 2013; García-Alonso et al. 2017; Silveira & Azpiroz 2025). En este contexto, la generación de información sobre la distribución espacio-temporal, composición de especies, abundancia e interacciones tróficas entre aves y macrofauna bentónica es de gran

relevancia para contribuir a la correcta gestión de un área de reconocido valor biológico en la costa uruguaya.

Referencias bibliográficas

- Aarif KM, Zouhar J, Musilova Z, Musil P, Nefla A, Muzaffar SB, Rubeena KA (2024) Bill Length of Non-breeding Shorebirds Influences the Water Depth Preferences for Foraging in the West Coast of India. *Ecology and Evolution*, 14:e70396 <https://doi.org/10.1002/ece3.70396>
- Acha EM, Mianzan H, Guerrero R, Carreto J, Giberto D, Montoya N, Carignan M (2008) An overview of physical and ecological processes in the Rio de la Plata Estuary. *Continental Shelf Research* 28:1579–1588. doi:10.1016/j.csr.2007.01.031
- Aldabe J, Jiménez S, Lenzi J (2006) Aves de la costa sur y este uruguaya: composición de especies en los distintos ambientes y su estado de conservación. Pp. 271-287 en Menafra R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D Eds. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo
- Aldabe J, Rocca P, Claramunt S (2009) Uruguay. Pp. 383-392 en Devenish C, Díaz Fernández DF, Clay RP, Davidson I, Yépez Zabala I Eds. Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation. Quito, Ecuador: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 16)
- Alfaro M, Sarroca M (2009) Uruguay: informe anual. Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2008 [en línea] en Unterkofler DA, Blanco DE Eds. El Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2008; Una herramienta para la conservación. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. <<http://lac.wetlands.org/>>
- Alfaro M (2012) Uruguay: informe anual. Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2011 [en línea] en Unterkofler DA, Blanco DE Eds. El Censo Neotropical de Aves Acuáticas 2011; Una herramienta para la conservación. Wetlands International, Buenos Aires, Argentina. <<http://lac.wetlands.org/>>
- Alfaro M, Sandercock BK, Liguori L, Arim M (2015) The diet of Upland Sandpipers (*Bartramia longicauda*) in managed farmland in their Neotropical non-breeding grounds. *Ornitología Neotropical* 26(4):337-347 <https://doi.org/10.58843/ornneo.v26i4.69>
- Arballo E, Aldabe J, Stagi A, Cravino J (2006) Aves acuáticas en Uruguay. Reporte final. Aves Uruguay. GUPECA. Montevideo
- Arballo E, Bresso A (2007) Reserva Natural Playa Penino. Aves Uruguay, Vida Silvestre Uruguay, Fondo de las Américas, CSD BAO-Com. vec. San Fernando. Ciudad del Plata. Depto. de San José. Uruguay. Versión digital

- Azpiroz AB (2012) Aves de las Pampas y Campos de Argentina, Brasil y Uruguay. Una guía de identificación. PRESSUR, Nueva Helvecia, Uruguay
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2):169-193
- Barboza FR, Gomez J, Lercari D, Defeo O (2012) Disentangling diversity patterns in sandy beaches along environmental gradients. *PLoS ONE* 7 (7), e40468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040468>
- BirdLife International (2025) Important Bird Areas factsheet: Penino Beach and Santa Lucía Wetlands (Uruguay). Disponible en: <https://datazone.birdlife.org/site/factsheet/20904-penino-beach-and-santa-luc%C3%A1a-wetlands> (13/11/2025)
- BirdLife International (2026) IUCN Red List for birds. Disponible en: <https://datazone.birdlife.org> (29/04/2026)
- Booty JM, Underwood GJC, Parris A, Davies RG, Tolhurst TJ (2020) Shorebirds affect ecosystem functioning on an intertidal mudflat. *Frontiers in Marine Science*, 7:685
- Botto F, Iribarne OO, Martínez M, Delhey K, Carrete M (1998) The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries*, 21:700-709
- Brazeiro A, Borthagaray AI, Giménez L (2006) Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay. Pp. 171-178 en Menafrá R, Rodríguez-Gallego L, Scarabino F, Conde D Eds. Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya. VIDA SILVESTRE URUGUAY, Montevideo
- Burger J, Howe MA, Hahn DC, Chase J (1977) Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *Auk* 94:743-758
- Cavitt JF (2006) Productivity and foraging ecology of two co-existing shorebird species breeding at Great Salt Lake, UT: 2005 – 2006 Report. Avian Ecology Laboratory Technical Report. AEL 06-03. Weber State University, Ogden UT
- Colwell MA (2010) Shorebird ecology, conservation, and management. University of California Press
- Defeo O, McLachlan A (2005) Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295: 1–20. <https://doi.org/10.3354/meps295001>
- Defeo O, McLachlan A, Schoeman DS, Schlacher T, Dugan J, Jones A, Lastra M, Scapini F (2009) Threats to sandy beach ecosystems: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81:1-12

- Defeo O, McLachlan A, Armitage D, Elliott M, Pittman J (2021) Sandy beach social–ecological systems at risk: regime shifts, collapses, and governance challenges. *Front. Ecol. Environ.* 19:564–573. doi:10.1002/fee.2406
- Defeo O, McLachlan A (2025) *The Ecology of Sandy Shores* (fourth ed.) Elsevier, Amsterdam.
- Elliott M, Whitfield AK (2011) Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94:306-314. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016>
- Frias RT, Porto LRM, Fischer LG, Mancini PL (2022) Breeding biology review of White-backed Stilt *Himantopus melanurus* in Brazil and a case study in the largest restinga protected area (Aves, Charadriiformes, Recurvirostridae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 62:e202262042. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2022.62.042>
- Gao S (2019) Geomorphology and Sedimentology of Tidal Flats. Pp. 359-381 in Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS Eds. *Coastal Wetlands* (Second Edition). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00010-1>
- García-Alonso J, Lercari D, Araujo BF, Almeida MG, Rezende CE (2017) Total and extractable elemental composition of the intertidal estuarine biofilm of the Río de la Plata: Disentangling natural and anthropogenic influences. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 187:53-61. doi: 10.1016/j.ecss.2016.12.018
- García G, Alfaro M, Copello S, Jelichich RM, Moreira D, Seco Pon JP, Paz J, Berón P, Biagiotti Barchiesi C, Castano M, Cabral V, de Prinzi A, Gorostegui Valenti A, Hernandez M, Iwan A, Zumpano F, Favero M (2024) Las aves marinas del sistema fluvio-marino del Río de la Plata y su relación con actividades humanas. *El hornero*, 39(2):5-5. <https://dx.doi.org/10.56178/eh.v39i2.1489>
- Harrington B, Perry E (1995) Important shorebird staging sites meeting the Western Hemisphere Shorebird Reserve Network criteria in the United States. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Hernández MA, Bala LO, Musmeci LR (2008) Dieta de tres especies de aves playeras migratorias en Península Valdés, Patagonia Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19:605-611
- Instituto Nacional de Estadística (INE) (2023) Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2023: Resultados por departamento. Montevideo: INE. Disponible en: <https://www5.ine.gub.uy>
- IPCC (2021) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press
- Jackson MV, Mott R, Delean S, Hunt BJ, Brookes JD, Cassey P, Prowse TA (2024). Shorebird habitat selection and foraging behaviour have important implications for management at an internationally important non-breeding wetland. *Ecological Solutions and Evidence*, 5(1):e12316. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12316>

- Key Biodiversity Areas (2025) Key Biodiversity Areas factsheet: Penino Beach and Santa Lucía Wetlands. Extracted from the World Database of Key Biodiversity Areas. Developed by the Key Biodiversity Areas Partnership: BirdLife International, IUCN, American Bird Conservancy, Amphibian Survival Alliance, Conservation International, Critical Ecosystem Partnership Fund, Global Environment Facility, Re:wild, NatureServe, Rainforest Trust, Royal Society for the Protection of Birds, World Wildlife Fund and Wildlife Conservation Society. Disponible en: <https://keybiodiversityareas.org/> (13/11/2025)
- 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*, 44:1397-1404
- 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*, 68:27-35
- 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 (2015) Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of the Southwestern Atlantic Ocean: Species turnover, stability and spatial synchrony. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154:184-193. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.01.011>
- Lesterhuis A, Smith P, Clay R (2020) First record of *Himantopus mexicanus mexicanus* and notes on breeding of *H. M. Melanurus* in Paraguay. *Wader Study* 127(2):162-164. doi:10.18194/ws.00197
- Martínez-Curci NS, Azpiroz AB, Isacch JP, Elías R (2015) Dietary relationships among Nearctic and Neotropical migratory shorebirds in a key coastal wetland of South America. *Emu-Austral Ornithology*, 115(4):326-334. <http://dx.doi.org/10.1071/MU15031>
- Mathot KJ, Piersma T, Elnor R (2019) Shorebirds as integrators and indicators of mudflat ecology. Pp. 309-338 in Beninger PG Ed. *Mudflat Ecology*. Aquatic Ecology Series, Vol. 7. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-99194-8_12
- Meerhoff EI, Rodríguez-Gallego LR, Claramunt S (2013) Dieta de ocho especies de aves costeras en la barra de Laguna de Rocha, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 22(1):12-22
- Mu T, Wilcove DS (2020) Upper tidal flats are disproportionately important for the conservation of migratory shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B*, 287:20200278. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.0278>
- Myers JP (1983) Conservation of migrating shorebirds: staging areas, geographic bottlenecks, and regional movements. *American Birds*, 37(1):23-25

- Neuman KK, Henkel LA, Page GW (2008) Shorebird use of sandy beaches in central California. *Waterbirds*, 31(1):115-121. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2008\)31\[115:SUOSBI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2008)31[115:SUOSBI]2.0.CO;2)
- Orlando L, Ortega L, Defeo O (2020) Urbanization effects on sandy beach macrofauna along an estuarine gradient. *Ecological Indicators*, 111:106036. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106036>
- Paulino J, Granadeiro JP, Henriques M, Belo J, Catry T (2021) Composition and abundance of shorebird and macroinvertebrate communities differ according to densities of burrowing fiddler crabs in tropical intertidal flats. *Hydrobiologia*, 848:3905-3919. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04601-1>
- Piersma T, Lindström Å (2004) Migrating shorebirds as integrative sentinels of global environmental change. *Ibis*, 146:61-69. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00329.x>
- Piola AR, Romero SI (2004) Analysis of space-time variability of the Plata River Plume. *Gayana (Concepción)*, 68(2):482-486. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382004000300030>
- Reyes-Martínez MJ, Lercari D, Ruíz-Delgado MC, Sánchez-Moyano JE, Jiménez-Rodríguez A, Pérez-Hurtado A, García-García FJ (2015) Human Pressure on Sandy Beaches: Implications for Trophic Functioning. *Estuaries and Coasts*, 38:1782–1796. DOI 10.1007/s12237-014-9910-6
- Robinson JA, Reed JM, Skorupa JP, Oring LW (2020) Black-necked Stilt (*Himantopus mexicanus*), version 1.0. In Poole AF, Gill FB Eds. *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.bknsti.01>
- Rosenberg KV, Dokter AM, Blancher PJ, Sauer JR, Smith AC, Smith PA, Stanton JC, Panjabi A, Helft L, Parr M, Marra PP (2019) Decline of the North American avifauna. *Science*, 366(6461):120-124. DOI: 10.1126/science.aaw1313
- Ruíz-Luna A, Cruz-López M, Hinojosa-Huerta O, Fonseca J (2025) Why are shorebirds worth preserving? *Journal of Coastal Conservation*, 29:35. <https://doi.org/10.1007/s11852-025-01121-1>
- Scapini F (2014) Behaviour of mobile macrofauna is a key factor in beach ecology as response to rapid environmental changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150:36-44. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.11.001>
- Schlacher TA, Dugan J, Schoeman DS, Lastra M, Jones A, Scapini F, McLachlan A, Defeo O (2007) Sandy beaches at the brink. *Diversity and Distributions*, 13(5):556-560. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00363.x>
- Schlacher TA, Schoeman DS, Jones AR, Dugan JE, Hubbard DM, Defeo O, Peterson CH, Weston MA, Maslo B, Olds AD, Scapini F, Nel R, Harris LR, Lucrezi S, Lastra M, Huijbers CM, Connolly RM (2014) Metrics to assess ecological condition, change, and

- impacts in sandy beach ecosystems. *Journal of environmental management*, 144:322-335. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.05.036>
- Schlacher TA, Weston MA, Maslo B, Dugan JE, Emery KA, Hubbard DM, Kelaher BP, Lastra M, Parsons SE (2025) Vehicles kill birds on sandy beaches: The global evidence. *Science of the Total Environment*, 975:179258. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.179258>
- Schutte CA, Ahmerkamp S, Wu CS, Seidel M, De Beer D, Cook PLM, Joye SB (2019) Biogeochemical dynamics of coastal tidal flats. Pp. 407-440 in Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS Eds. *Coastal Wetlands (Second Edition)*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00012-5>
- Silveira L, Azpiroz AB (2025) Diversidad de ensambles de aves del Área Protegida Humedales del Santa Lucía, Uruguay. *El Hornero*, 40(2):15-28. <https://doi.org/10.56178/eh.v40i2.1519>
- Skagen SK (2006) Migration stopovers and the conservation of arctic-breeding Calidridine sandpipers. *The Auk*, 123(2): 313-322
- Smith PA, Smith AC, Andres B, Francis CM, Harrington B, Friis C, Guy Morrison RI, Paquet J, Winn B, Brown S (2023). Accelerating declines of North America's shorebirds signal the need for urgent conservation action. *Ornithological Applications*, 125(2):duad003. <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duad003>
- van Tuinen M, Waterhouse D, Dyke GJ (2004) Avian molecular systematics on the rebound: a fresh look at modern shorebird phylogenetic relationships. *Journal of Avian Biology*, 35:191-194
- VanDusen BM, Fegley SR, Peterson CH (2012) Prey Distribution, Physical Habitat Features, and Guild Traits Interact to Produce Contrasting Shorebird Assemblages among Foraging Patches. *PLoS ONE* 7(12): e52694. doi:10.1371/journal.pone.0052694
- Vernassa T (2018) Clasificación de playas de la costa uruguaya basada en criterios de conservación y recreación. Tesis de grado. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay
- Villar S (2013) Caracterización del humedal de Playa Penino: aportes de la genética toxicológica. Tesis de doctorado. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay
- Wetmore A (1925) Food of American phalaropes, avocets, and stilts. U.S. Department of Agriculture bulletin N°1359, Washington DC, USA
- Western Hemisphere Shorebird Reserve Network (WHSRN) (2026). Mi sitio es elegible? <https://whsrn.org/es/por-que-whsrn/mi-sitio-es-elegible/>
- Wilson GW (1973) The foods and feeding habits of botulism intoxicated and healthy waterbirds on the Bear River Refuge, Utah, with emphasis on the American avocet and black-necked stilt. Thesis, Utah State University, Logan, Utah, USA

Capítulo 2: Patrones espacio-temporales de diversidad de aves playeras y macrofauna bentónica en Playa Penino

Introducción

Si bien las planicies de marea pueden parecer ambientes simples y homogéneos, estas suelen presentar grandes variaciones espaciales en función de factores tanto abióticos como bióticos que influyen en la distribución, densidad y composición de las comunidades que albergan (Paulino et al. 2021). Estos ambientes constituyen un mosaico de condiciones espacial y temporalmente variables debido a la alternancia entre períodos diarios de inundación (marea alta) y exposición (marea baja) y ciclos estacionales siendo sistemas física y químicamente complejos (Mathot et al. 2019). La dinámica del sedimento varía sustancialmente dentro de las planicies de marea estando sujetos a un proceso continuo de erosión, transporte y deposición determinado por el flujo local de energía, dando lugar a cambios sistemáticos en la estructura sedimentaria entre las líneas de marea alta y marea baja que afectan la actividad biológica (Paterson et al. 2009; Gao 2019). Las planicies de marea ocurren en zonas con aporte elevado de sedimentos finos y donde las mareas dominan sobre otras fuerzas hidrodinámicas como, por ejemplo, las olas (Gao 2019). En costas micromareales, como es el caso de Uruguay (Lercari & Defeo 2006), las corrientes mareales suelen ser débiles a excepción que la pendiente sea extremadamente reducida (Gao 2019). A su vez, si el periodo del ciclo mareal es semidiurno las corrientes mareales adquieren mayor importancia (Gao 2019). Todas estas condiciones físicas particulares se dan en Playa Penino, donde existe un gran aporte de sedimentos finos por su cercanía a la desembocadura del Río Santa Lucía y debido a su pendiente muy reducida la acción de las olas es insignificante en comparación al efecto de las mareas (Lercari & Defeo 2006; Arballo & Bresso 2007; Barboza et al. 2012). A su vez, la distancia a la desembocadura del río aporta otro eje de variación en las características físicas que se suma a la variación transversal ocasionada por las mareas. Esta alta heterogeneidad propia de las planicies de marea determina que las características del sedimento y los procesos microbianos difieran en función de la ubicación en del sistema, lo cual se refleja en la distribución no uniforme de las comunidades animales dentro del mismo (Schutte et al. 2019; Paulino et al. 2021).

Los patrones de distribución espacial de la macrofauna bentónica dentro de una playa, conocidos como patrones de mesoescala, comprenden dos ejes de variación, uno paralelo a la línea de costa y otro transversal a esta (Defeo & McLachlan 2005). La composición de especies así como sus abundancias pueden variar a lo largo de la costa asociados a cambios en parámetros físicos como la topografía y la salinidad, y por factores bióticos como la competencia (Giménez & Yannicelli 2000; Lercari et al. 2002; Schoeman & Richardson 2002). La combinación de factores bióticos y abióticos suele dar lugar a distribuciones parcheadas variando la importancia relativa de ambos factores entre tipos de playas (Defeo & McLachlan 2005). En sistemas donde el ambiente físico es más extremo, éste es el principal regulador de las comunidades bentónicas, mientras que en playas con condiciones ambientales más benignas los procesos bióticos adquieren mayor importancia en la estructuración de las comunidades (Defeo & McLachlan 2025). Estas diferencias pueden observarse dentro de un mismo sistema donde las condiciones más favorables suelen ocurrir en el centro de la distribución observándose mayores densidades y por ende mayor influencia de los factores bióticos, mientras que hacia los extremos las condiciones

tienden a ser menos favorables y la comunidad es físicamente controlada (Defeo & McLachlan 2005). Por otro lado, en el eje transversal de la playa también ocurren variaciones en la distribución de la comunidad bentónica pudiendo existir una distribución diferencial o zonación de la macrofauna, que consiste en un reemplazo secuencial de especies (Santos et al. 2014). La cantidad de zonas que se pueden identificar varían entre tipos de playas, aunque los patrones de zonación no siempre son claramente distinguibles (Defeo et al. 1992). Sin embargo, los patrones de distribución en este eje no comprenden exclusivamente la zonación sino que también abarcan las variaciones en los parámetros comunitarios perpendiculares a la costa independientemente de que existan zonas claramente delimitadas por las especies (Defeo & McLachlan 2025). En este eje de variación, al igual que en el anterior, la segregación espacial puede darse por factores abióticos variando la posición de las especies según la susceptibilidad a gradientes ambientales (Defeo & Rueda 2002) y factores bióticos como competencia interespecífica (Yu et al. 2002). A su vez, en ambientes de sedimento no consolidado existe un eje de variación espacial vertical de la macrofauna bentónica dentro del sedimento determinado por gradientes ambientales a pequeña escala e interacciones entre individuos (Celentano et al. 2019). A esto se suma que las playas arenosas son ambientes dinámicos y los organismos que las habitan son móviles pudiendo ajustar su ubicación en función de cambios en las variables ambientales (Schlacher & Thompson 2013), por lo que es común observar cambios estacionales en la estructura de la comunidad (Santos et al. 2014). Las variaciones temporales en los patrones de distribución de la macrofauna también pueden ser ocasionadas por depredadores ejerciendo efectos diferenciales mediante depredación selectiva (Defeo & McLachlan 2005).

En las planicies de marea las aves playeras representan los principales depredadores de los invertebrados bentónicos generando importantes efectos sobre las poblaciones de presas que, a su vez, repercuten en la regulación de procesos ecosistémicos (Mathot et al. 2019; Correia et al. 2023). Estos ambientes son cruciales para las aves playeras al ser una matriz tridimensional con gran diversidad y abundancia de presas infaunales lo que ha resultado en una amplia gama de adaptaciones morfológicas y comportamentales por parte de las aves para explotar dichos recursos (Mathot et al. 2019). Esto se ve reflejado en que las aves playeras presentan nichos tróficos muy diversos siendo uno de los grupos de aves que exhiben las mayores variaciones en cuanto a su morfología alimentaria (Kuwaie et al. 2012). En particular, el tamaño corporal, el largo de las patas y el largo y la forma del pico son determinantes de la dieta en las aves playeras y se vinculan con su distribución espacial y temporal en función de la disponibilidad de las presas (Aarif et al. 2024). En general, las aves playeras suelen exhibir preferencias ecológicas específicas influenciadas por la disponibilidad y distribución de las presas resultando en una mezcla de depredación selectiva y forrajeo oportunista (Angarita-Báez & Carlos 2024). Por lo tanto, la abundancia de aves playeras se asocia fuertemente a la disponibilidad de alimento (Dugan et al. 2003), siendo afectada indirectamente por diversos factores ambientales que influyen en la distribución y abundancia de sus presas (Colwell & Landrum 1993). A su vez, más allá de la densidad y distribución de alimento, existen otros factores que influyen en la distribución espacio-temporal de las aves playeras. Entre estos se encuentran el riesgo de depredación, la competencia intra e interespecífica, y las actividades antrópicas (Folmer et al. 2010; da Rosa Leal et al. 2013; Aldabe et al. 2019; Mathot et al. 2019; Bai et al. 2025). Debido a todos estos factores y a la gran capacidad de movilidad de las aves, su distribución y la

composición del ensamble en un determinado lugar es altamente variable, especialmente durante la migración (Colwell 2010).

Uruguay presenta una gran riqueza de aves playeras, la mayoría de las cuales son especies migratorias provenientes tanto del norte como del sur de América (Alfaro et al. 2008). Playa Penino es uno de los sitios de mayor importancia en Uruguay para muchas especies de aves playeras migratorias. Este grupo incluye especies provenientes de dos corrientes migratorias, una procedente del hemisferio norte, conocidas como migrantes neárticos que arriban al área en primavera-verano, y otra del sur del continente, llamados migrantes neotropicales, los cuales llegan en otoño-invierno (Martínez-Curci et al. 2015a). En cambio, otras especies migratorias utilizan Playa Penino como punto de parada durante la migración, permaneciendo solo algunos días o semanas en el área para recuperar energías y continuar su viaje (Arballo & Bresso 2007). Estas especies pertenecen al grupo de migrantes neárticos, la mayoría de los cuales realizan desplazamientos migratorios muy extensos entre los sitios de reproducción en el hemisferio norte y los sitios no reproductivos en el sur (Anderson et al. 2019). Los sitios de parada son de vital importancia para dichas especies ya que, en el poco tiempo que permanecen en los mismos, deben ingerir grandes cantidades de alimento para poder continuar volando de forma ininterrumpida durante varios días hasta arribar al siguiente destino (Colwell 2010; Anderson et al. 2019). Para lograr registrar este segundo grupo de aves migratorias y capturar la variabilidad estacional en la composición de especies se requiere de una mayor frecuencia de muestreo en comparación con otros grupos taxonómicos con menor capacidad de movilidad como por ejemplo, los macroinvertebrados bentónicos.

Considerando que en las planicies de marea las aves playeras se alimentan principalmente de invertebrados bentónicos (Mathot et al. 2019; Correia et al. 2023) y que la abundancia de aves playeras se asocia fuertemente a la disponibilidad de alimento (Dugan et al. 2003); se hipotetiza que la abundancia de aves playeras responde a los cambios en la densidad y biomasa de invertebrados bentónicos. En base a esto se predice una relación positiva entre las variaciones espacio-temporales de la biomasa y densidad de invertebrados y la abundancia de aves playeras.

El objetivo de este capítulo fue evaluar la relación entre la distribución espacio-temporal de aves playeras y de macrofauna bentónica y su vínculo con las variables ambientales.

Los objetivos específicos de este capítulo fueron:

1. Realizar una caracterización física de Playa Penino.
2. Analizar la oferta de presas para las aves playeras mediante la descripción y cuantificación de la comunidad de macroinvertebrados que habitan en el intermareal de Playa Penino.
3. Cuantificar la riqueza y abundancia de especies de aves playeras y su variación espacio-temporal.
4. Analizar la relación entre las variables ambientales y la distribución espacio-temporal de macroinvertebrados y aves playeras.

Metodología

Caracterización ambiental

Se realizó una caracterización ambiental de Playa Penino con una frecuencia estacional en los meses de mayo, agosto y noviembre de 2023 y febrero de 2024. Para esto se definieron seis transectos perpendiculares a la costa. En dichos transectos se definieron tres zonas intermareales ubicadas a distinta distancia a la línea de costa (Fig. 2). La zona superior se ubicó lo más cercana posible a la vegetación costera y, dependiendo del transecto, se caracterizó por ser arena seca o con menor contenido de agua, la zona media se ubicó a una distancia intermedia entre la vegetación y el agua en marea baja y se caracterizó por ser una zona de arena húmeda, y finalmente, la zona inferior se ubicó lo más próxima posible al agua, en marea baja, sin estar sumergida y se caracterizó por ser arena saturada de agua. En cada transecto se midió la temperatura y salinidad del agua utilizando un termosalinómetro (YSI 300), el ancho y la pendiente (Emery 1961). Se tomaron muestras de sedimento en cada zona intermareal para estudiar la granulometría, contenido de materia orgánica y humedad.



Figura 2. Diseño de muestreo utilizado. Los puntos blancos indican las tres zonas intermareales (superior, media e inferior) en cada uno de los seis transectos de macrofauna perpendiculares a la costa. Las líneas rojas indican los seis transectos de aves paralelos a la costa. T1-T6: transectos 1 a 6.

Las muestras de sedimento fueron transportadas al laboratorio para ser analizadas. Para el análisis granulométrico se tamizó una fracción de la muestra de sedimento a través de una columna con 10 tamices desde 2,0 hasta 0,063 mm de apertura de malla. El sedimento retenido en cada tamiz fue pesado para estimar el tamaño medio de grano siguiendo el método de Folk y Ward en el software GRADISTAT versión 6.0 (Blott & Pye 2001). La humectación se estimó por diferencia de pesos entre la muestra húmeda y seca (a 65°C por

48 h). El contenido de materia orgánica fue estimado por la diferencia de pesos entre la muestra seca e incinerada a 500°C por 5 horas.

Se evaluó la contribución relativa de la estación del año, zona intermareal y transectos al explicar la variación ambiental, aplicándose un PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) mediante la función `adonis2` del paquete `vegan` (Oksanen et al. 2025), en el software estadístico R (v4.5.1; R Core Team 2025). Previamente, las variables fueron escaladas (centradas y estandarizadas a media = 0, varianza = 1) para evitar el efecto de las diferentes unidades de medida. Posteriormente se analizó la variación espacial (entre zonas y transectos) y temporal (entre estaciones) de cada variable ambiental por separado mediante el test de Kruskal–Wallis (Kruskal & Wallis 1952) con post hoc de Dunn (Dunn 1964) utilizando el paquete `FSA` (Ogle et al. 2025). Además se crearon mapas de contorno para visualizar la variación ambiental espacial entre transectos y zonas intermareales, así como entre estaciones del año, usando el método de interpolación de vecinos naturales (Sibson 1981), mediante el paquete `gstat` (Pebesma 2004) de R.

Comunidad de macrofauna bentónica

Se realizaron muestreos estacionales de macroinvertebrados bentónicos en los mismos transectos y zonas donde se realizó la caracterización ambiental. Los muestreos fueron realizados en condiciones de marea baja para que todas las zonas intermareales estuvieran expuestas. En cada zona intermareal se tomaron tres muestras al azar utilizando un corer de 16,5 cm de diámetro y 30 cm de alto. Las muestras fueron tamizadas utilizando una malla plástica de 0.5 mm y la macrofauna retenida fue fijada en formol al 4% y conservada en bolsas plásticas para posteriormente ser procesadas. En el laboratorio los organismos fueron identificados alcanzando el menor nivel taxonómico posible. A su vez, los organismos fueron contados y pesados con una precisión de 0,001 g.

La variación espacial y estacional de la densidad, biomasa y riqueza de macroinvertebrados bentónicos en Playa Penino y su relación con las variables ambientales, se analizó mediante el ajuste de modelos mixtos generalizados (GLMM) utilizando el paquete `glmmTMB` (Brooks et al. 2017) en R. Se evaluó la existencia de colinealidad entre las variables ambientales mediante el Factor de Inflación de la Varianza (VIF) para seleccionar cuáles incluir en los modelos (Dormann et al. 2013). Tras constatar correlación moderadamente fuerte entre la granulometría y la humectación y entre temperatura y salinidad (0.66 y 0.68, respectivamente) las variables físicas consideradas fueron: granulometría, temperatura y materia orgánica. Se empleó la función `dredge` del paquete `MuMIn` (Bartoń 2025) para explorar todas las combinaciones posibles de predictores considerando las tres variables ambientales seleccionadas y las dos variables categóricas (estación y zona), siguiendo la metodología empleada por Olalde et al. (2025). Se seleccionó el mejor modelo mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC). El ajuste del modelo se evaluó mediante un diagnóstico de residuos con el paquete `DHARMA` (Hartig 2024), para descartar problemas de dispersión, valores atípicos (i.e., outliers) e inflación de ceros. Para la riqueza de macrofauna se empleó una distribución COM-Poisson (Conway–Maxwell–Poisson). La distribución COM-Poisson se define como una extensión del modelo Poisson que incorpora un parámetro adicional de dispersión de los datos, permitiendo modelar datos con sobre- o sub-dispersión (Sellers & Shmueli 2010). La densidad (ind/m²) se modeló con una distribución binomial negativa tipo 2 para corregir la

sobre-dispersión. Dado que los datos presentaban un número mayor de ceros que el esperado bajo una distribución binomial negativa, se utilizó una formulación con inflación de ceros constante. La biomasa (g/m^2) se modeló con una distribución tweedie (link log), apropiada para datos que incluyen ceros y valores continuos. A partir del mejor modelo seleccionado para cada variable se realizaron comparaciones post hoc entre estaciones y zonas mediante el paquete emmeans (Lenth 2025) con ajuste de Tukey.

Para evaluar diferencias en la composición de la comunidad de invertebrados bentónicos entre estaciones y zonas, se realizó un PERMANOVA basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis. Los datos de densidad de macroinvertebrados se transformaron mediante raíz cuadrada para reducir la influencia de los taxones más abundantes en la matriz de disimilitudes. Además, se realizó un Análisis de ordenación multidimensional no métrico (NMDS, Non-metric Multidimensional Scaling) utilizando la disimilitud de Bray-Curtis, calculada a partir de la matriz de densidades (ind/m^2), previamente transformada mediante raíz cuadrada. Ambos análisis se realizaron también para la biomasa transformada mediante raíz cuadrada. Estos análisis se realizaron con el paquete vegan de R.

Comunidad de aves playeras

Se realizaron muestreos mensuales de aves playeras desde abril de 2023 hasta marzo de 2024 registrando la abundancia de las especies observadas y su ubicación en el eje transversal. Para esto se definieron seis transectos paralelos a la línea de la costa (uno por cada transecto de macrofauna) de 400 m de largo distanciados entre sí por 250 m (Fig. 2). Los transectos fueron recorridos en un único día por mes en condiciones de marea baja y en horas de la mañana para evitar la mayor presencia humana, especialmente durante los meses de verano. Durante los muestreos se registraron las especies de aves playeras observadas y la cantidad de individuos de cada una utilizando binoculares 10x50. También se registró la distancia perpendicular de los individuos o grupos de individuos hasta el centro del transecto utilizando un Range finder (Engindot MLR01). La taxonomía empleada sigue a Remsen et al. (2025).

La variación espacial y estacional de la abundancia y la riqueza de aves playeras, se analizó mediante el ajuste de modelos mixtos generalizados (GLMM), utilizando el paquete glmmTMB en R. Se consideró como variables de respuesta a la abundancia total y la riqueza específica (número de especies) mensual, como factores fijos la zona y la estación del año, y al transecto como efecto aleatorio para modelar la variabilidad espacial no estructurada. Para la abundancia, se empleó una distribución binomial negativa (para corregir la sobre-dispersión), y para la riqueza, una distribución COM-Poisson. Además se modeló la dispersión de la riqueza en función de la estación del año, permitiendo un ajuste más adecuado debido a la variación estacional según la ocurrencia de especies migratorias. Se realizó un diagnóstico de residuos para evaluar el ajuste de los modelos a los datos y detectar posibles problemas de dispersión, valores atípicos (i.e., outliers), inflación de ceros y autocorrelación utilizando el paquete DHARMA. Se realizaron comparaciones post hoc mediante el paquete emmeans, con ajuste de Tukey. A su vez se realizó un test de Kruskal-Wallis con post hoc de Dunn utilizando el paquete FSA para comparar abundancia y riqueza entre estaciones y zonas.

Relación entre aves playeras y macrofauna bentónica

La relación entre la abundancia de aves playeras y la densidad y biomasa de macroinvertebrados bentónicos se evaluó mediante análisis de correlación no paramétrica de Spearman. Primero, se calculó la correlación considerando todas las muestras en conjunto, y luego por estación del año y por zona intermareal, con el fin de explorar posibles variaciones espaciales y temporales en la relación entre ambas comunidades. Para evaluar la covariación entre las comunidades de aves y de macrofauna bentónica, se realizó un análisis de co-inercia (Dray et al. 2003), empleando el paquete *ade4* (Dray & Dufour 2007) en R. Este método cuantifica el grado de co-estructuración entre dos conjuntos de datos multivariados (Dray et al. 2003), permitiendo explorar si los patrones de variación en la comunidad de aves se corresponden con los de la macrofauna. Ambas matrices (abundancia de aves y de macrofauna por muestra) fueron transformadas mediante una transformación de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001) para adecuar los datos al uso de distancias euclidianas. Posteriormente, cada conjunto fue analizado mediante un análisis de componentes principales (PCA), y las coordenadas resultantes se utilizaron como entrada para el análisis de co-inercia. Dado que la presencia de especies raras puede introducir ruido y dificultar la detección de patrones ecológicos relevantes, el análisis se realizó considerando únicamente los taxones de macrofauna comunes (VanDusen et al. 2012), los cuales estuvieron presentes en más del 40% de las muestras (*Heleobia* sp., *Erodona mactroides* y poliquetos), excluyéndose los taxones raros (<4% de las muestras). La significancia estadística de la covariación entre matrices se evaluó mediante una prueba de Monte Carlo con 999 permutaciones. Para realizar estos análisis se consideraron solamente los datos de abundancia de aves recabados en los mismos meses que se realizaron los muestreos de macrofauna (febrero, mayo, agosto y noviembre).

Resultados

Caracterización ambiental

Se observaron variaciones en las condiciones ambientales registradas tanto en la escala temporal como en la espacial. Los resultados de PERMANOVA señalaron que el factor temporal fue el que explicó el mayor porcentaje de la variación en las condiciones ambientales ($F = 101.37$, $R^2 = 0.423$, $p = 0.001$) indicando diferencias significativas entre estaciones del año. A su vez, se registraron diferencias espaciales significativas en las variables ambientales, tanto entre zonas ($F = 26.26$, $R^2 = 0.073$, $p = 0.001$), como entre transectos ($F = 31.52$, $R^2 = 0.219$, $p = 0.001$). La Tabla 1 resume los valores medios registrados y sus respectivos errores estándar, para las variables físicas analizadas en cada transecto. El tamaño de grano varió significativamente entre zonas y entre transectos pero no entre estaciones (Tabla 2, Fig. 3). Las pruebas post hoc indicaron que la zona superior presentó un tamaño de grano significativamente mayor respecto a las zonas media ($p = 0.038$) e inferior ($p < 0.001$), mientras que en los transectos las mayores diferencias se observaron con los transectos 5 y 6 ($p < 0.001$) (Anexos 1 y 3). El contenido de agua del sedimento (humectación) difirió significativamente entre zonas, transectos y estaciones (Tabla 2). La zona inferior presentó mayor humectación, seguida por la zona media y luego la superior, siendo todas las comparaciones significativas (Anexo 1). Las diferencias entre transectos se dieron principalmente con los transectos 5 y 6 que presentaron menor humectación que los demás (Fig. 3, Anexo 3). En cuanto a la variación temporal, las

mayores diferencias en la humectación se dieron en invierno respecto a otoño y primavera ($p < 0.001$, Anexo 2). El contenido de materia orgánica del sedimento también presentó diferencias significativas tanto espacial como temporalmente (Tabla 2). En el eje transversal las diferencias se reflejaron en un porcentaje significativamente mayor de materia orgánica en la zona inferior respecto a la superior ($p < 0.001$), mientras que en el eje longitudinal las diferencias se deben a valores más altos de materia orgánica en los transectos 1 al 4 respecto al 5 y 6 (Fig. 3, Anexos 1 y 3). En cuanto a las diferencias temporales, en verano se registró mayor contenido de materia orgánica en el sedimento que en las demás estaciones (Fig. 3, Anexo 2). La temperatura y salinidad del agua presentaron diferencias significativas entre estaciones pero no variaron espacialmente (Tabla 2). Por último, la pendiente varió significativamente tanto entre estaciones del año como entre transectos (Tabla 2). La mayor diferencia se registró entre invierno y otoño ($p = 0.004$), mientras que espacialmente los transectos 5 y 6 se diferenciaron claramente de los demás, presentando mayor pendiente (Anexos 2 y 3).

Tabla 1. Media y desvío estándar de las variables ambientales analizadas en seis transectos en Playa Penino.

	T1	T2	T3	T4	T5	T6
Ancho (m)	86,3 (± 30)	84,5 ($\pm 35,6$)	75,5 ($\pm 26,4$)	104 (± 19)	87 ($\pm 35,1$)	41 ($\pm 15,1$)
Pendiente (cm.m ⁻¹)	0,5 ($\pm 1,1$)	1,3 ($\pm 1,7$)	2,6 (± 2)	2,3 ($\pm 1,4$)	8,3 ($\pm 3,7$)	20,6 ($\pm 9,7$)
Temperatura del agua (°C)	19,9 ($\pm 5,8$)	19,6 ($\pm 5,3$)	20,6 ($\pm 5,2$)	21,8 ($\pm 5,2$)	22,1 ($\pm 4,9$)	22,3 ($\pm 5,8$)
Salinidad (ppt)	5,1 ($\pm 5,2$)	4,7 (± 5)	5,4 ($\pm 6,3$)	5,3 (± 6)	4,6 (± 5)	5 ($\pm 5,2$)
Humectación (%)	18,5 (± 1)	17,8 ($\pm 1,2$)	18,8 ($\pm 0,8$)	18,6 ($\pm 0,9$)	14,4 ($\pm 5,4$)	12,8 ($\pm 7,3$)
Materia orgánica (%)	0,6 ($\pm 0,2$)	0,5 ($\pm 0,2$)	0,6 ($\pm 0,1$)	0,6 ($\pm 0,2$)	0,4 ($\pm 0,1$)	0,4 ($\pm 0,2$)
Tamaño de grano (μm)	117,8 ($\pm 6,7$)	148,6 ($\pm 27,5$)	122,6 ($\pm 7,6$)	130,4 ($\pm 11,1$)	174,3 ($\pm 48,4$)	296,8 ($\pm 137,6$)

Tabla 2. Resultados del test de Kruskal–Wallis para comparar las variables ambientales entre estaciones del año, zonas intermareales y transectos en Playa Penino.

Variable	Factor	χ^2	gl	p-valor
Granulometría	Zona	29.9	2	<0.001***
Granulometría	Estación	2.45	3	0.4838
Granulometría	Transecto	140.38	5	<0.001***
Humectación	Zona	26.01	2	<0.001***
Humectación	Estación	32.09	3	<0.001***
Humectación	Transecto	47.48	5	<0.001***
Materia orgánica	Zona	13.05	2	0.0015**
Materia orgánica	Estación	47.23	3	<0.001***
Materia orgánica	Transecto	44.15	5	<0.001***
Temperatura	Estación	195.74	3	<0.001***
Temperatura	Transecto	10.75	5	0.05657
Salinidad	Estación	201.16	3	<0.001***
Salinidad	Transecto	1.87	5	0.87
Pendiente	Estación	12.6	3	0.0056**
Pendiente	Transecto	160.78	5	<0.001***

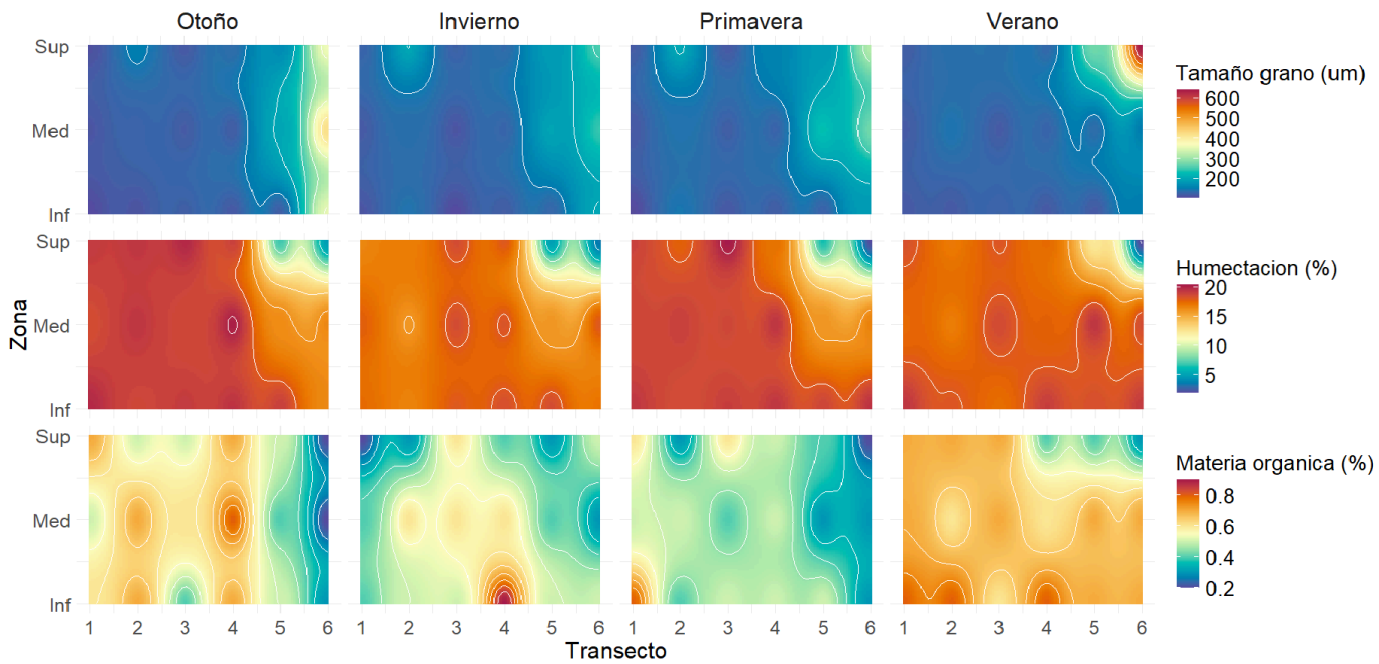


Figura 3. Mapas de contorno de la variación espacial y estacional de las características físicas del sedimento en Playa Penino.

Comunidad de macrofauna bentónica

En total se registraron nueve taxones de macrofauna bentónica: poliquetos (*Laeonereis sp.*), gasterópodos (*Heleobia sp.*), dos especies de bivalvos (*Erodona mactroides* y *Mytella charruana*), dos de crustáceos isópodos (familias Sphaeromatidae y Cirolanidae (*Excirrolana armata*)), un arácnido (familia Linyphiidae) y dos insectos (Orthoptera y Diptera). El género *Heleobia* fue el taxón que registró la mayor abundancia en todos los períodos de muestreo, siendo también el taxón más frecuentemente registrado, estando presente en el 76.4% de las muestras colectadas. Los poliquetos y el bivalvo *E. mactroides* también fueron abundantes y estuvieron presentes en el 60.2% y 42.6% de las muestras, respectivamente. Estos tres grupos dominaron ampliamente la comunidad bentónica. Los restantes seis taxones registrados estuvieron presentes en menos del 4% de las muestras colectadas. En la Tabla 3 se presenta la densidad promedio de los taxones registrados discriminada por estación del año y zona intermareal.

Tabla 3. Densidad promedio (ind/m²) de los taxones de macrofauna bentónica registrados en cada zona intermareal y estación del año en Playa Penino.

Taxón	Otoño			Invierno			Primavera			Verano		
	Sup	Med	Inf	Sup	Med	Inf	Sup	Med	Inf	Sup	Med	Inf
Phylum Mollusca												
<i>Heleobia sp.</i>	3010	3160	5050	610	1735	360	565	1150	105	245	720	145
<i>Erodona mactroides</i>	475	560	205	25	210	65	0	10	40	10	30	135
<i>Mytella charruana</i>	50	30	10	0	0	0	0	0	2,5	0	0	0
Phylum Annelida												
<i>Laeonereis sp.</i>	135	225	195	55	180	125	25	55	95	25	40	52,5
Phylum Arthropoda												
<i>Excirolana armata</i>	0	2,5	2,5	0	0	0	0	2,5	2,5	0	0	2,5
Sphaeromatidae	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	15	10
Linyphiidae	2,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,5	0	0
Diptera	2,5	0	0	0	2,5	0	0	0	0	0	0	0

El mejor modelo para la riqueza de macrofauna bentónica incluyó como factores fijos, la estación del año, la zona y la materia orgánica, y al transecto como efecto aleatorio. Se compararon dos versiones del modelo para riqueza: uno con dispersión dependiente de la estación y otro con dispersión constante. Se seleccionó el modelo con dispersión dependiente como modelo final para la riqueza ya que presentó un mejor ajuste que el modelo con dispersión constante ($\Delta AIC = 6.3$; $LRT \chi^2 = 12.3$, $gl = 3$, $p = 0.006$). Según el mejor modelo, la riqueza de taxones de macrofauna bentónica difirió significativamente entre estaciones y zonas (Tabla 4). En otoño, la riqueza fue 25% mayor que en invierno, mientras que en primavera y verano fue menor (26% y 31% respectivamente) ($p < 0.01$). Todas las comparaciones entre estaciones fueron significativas, excepto entre primavera y verano, donde la riqueza registrada fue más baja (Anexo 4). La riqueza fue significativamente menor en la zona superior en comparación a las otras dos zonas, mientras que la zona media e inferior no presentaron diferencias significativas (Tabla 4, Anexo 5). En cuanto a la materia orgánica no se observó un efecto significativo sobre la riqueza (Tabla 4). La variabilidad de la riqueza fue mayor en verano (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del mejor modelo GLMM para la riqueza de macroinvertebrados bentónicos registrados en Playa Penino.

Término	Estimado (β)	Error estándar	z valor	p-valor
Intercepto	0.7893	0.1021	7.734	<0.001***
Estación (otoño)	0.2242	0.0743	3.019	0.0025**
Estación (primavera)	-0.2950	0.0863	-3.420	<0.001***
Estación (verano)	-0.3748	0.1226	-3.058	0.0022**
Zona (Media)	0.0382	0.0701	0.545	0.5859
Zona (Superior)	-0.3429	0.0815	-4.208	<0.001***
Materia orgánica	0.0507	0.0447	1.134	0.2567
Modelo de dispersión:				
Intercepto	-1.2383	0.2331	-5.312	<0.001***
Estación (otoño)	-0.1082	0.3262	-0.332	0.7401
Estación (primavera)	-0.0342	0.3070	-0.111	0.9114
Estación (verano)	0.8567	0.3705	2.312	0.0208*

El mejor modelo para la densidad incluyó como factores fijos, la estación del año, la zona y la granulometría, y la zona anidada dentro de transecto como efecto aleatorio. Dicho modelo explicó un porcentaje elevado de la variación total en la densidad ($R^2 = 0.728$) de macroinvertebrados bentónicos con variaciones significativas entre estaciones (Tabla 5) siendo mayor en otoño respecto a las demás estaciones (Anexo 4, Fig. 4 y 5). En otoño, la densidad fue 4 veces mayor que en invierno ($p < 0.001$), mientras que en verano fue un 44% menor ($p = 0.025$). En primavera no se detectaron diferencias significativas de densidad respecto al invierno. Las diferencias de densidad entre zonas fueron menos marcadas que entre estaciones del año. La densidad fue ≈ 2.25 veces mayor en la zona media respecto a la inferior ($p = 0.028$), mientras que la zona superior no difirió significativamente de la zona inferior (Tablas 5). En cuanto a la granulometría se observó una correlación negativa (a mayor tamaño de grano, menor densidad), pero la misma no fue significativa (Tabla 5). Entre los tres taxones más abundantes se observó el mismo patrón temporal en el cual los valores más altos de densidad se registraron en otoño disminuyendo hacia primavera y verano (Fig. 4). Los gasterópodos (*Heleobia* sp.) fueron los que registraron las mayores densidades (Fig. 4).

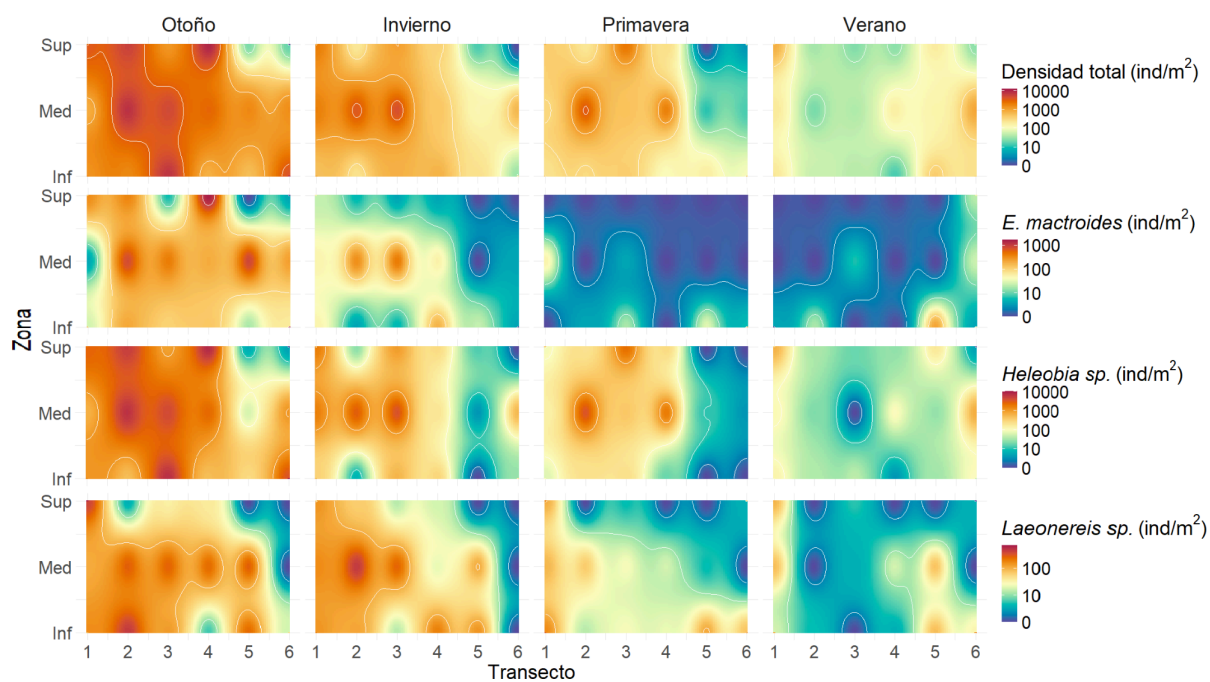


Figura 4. Mapas de contorno para la densidad total de macrofauna bentónica y los tres taxones más abundantes registrados en Playa Penino.

Tabla 5. Resultados del mejor modelo GLMM para la densidad de macroinvertebrados bentónicos en Playa Penino.

Término	Estimado (β)	Error estándar	z valor	p-valor
Intercepto	6.4365	0.3004	21.424	<0.001***
Estación (otoño)	1.4610	0.2428	6.017	<0.001***
Estación (primavera)	-0.4470	0.2359	-1.895	0.0581
Estación (verano)	-0.5732	0.2559	-2.240	0.0251*
Zona (Media)	0.8135	0.3693	2.203	0.0276*
Zona (Superior)	0.1745	0.3889	0.449	0.6536
Granulometría	-0.1567	0.1199	-1.306	0.1915

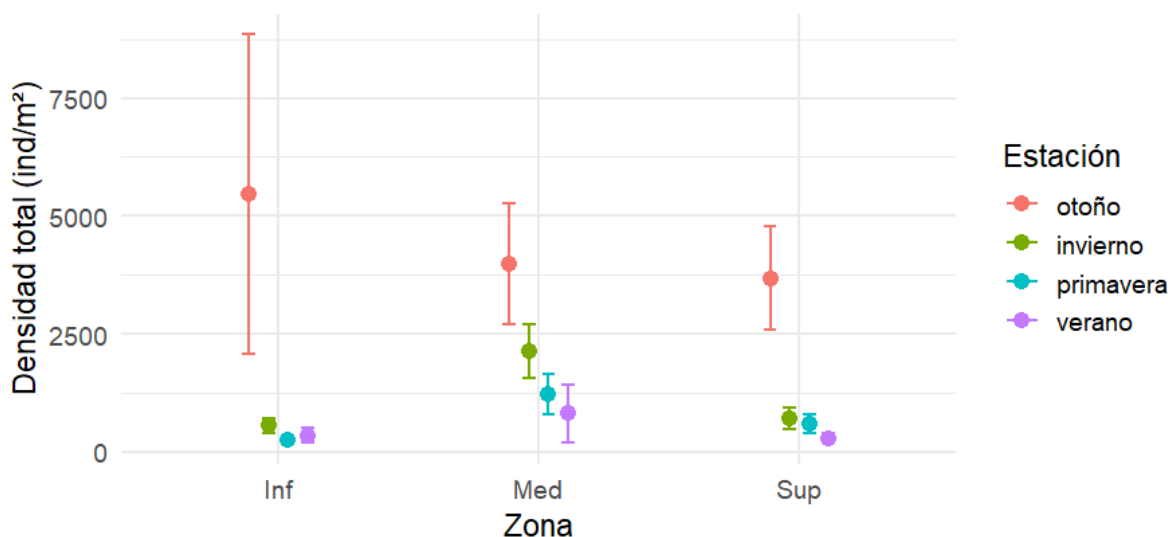


Figura 5. Variación estacional de la densidad (media \pm error estándar) de macroinvertebrados bentónicos dentro de tres zonas intermareales en Playa Penino.

El mejor modelo para la biomasa incluyó como factores fijos, la estación del año, la zona, la materia orgánica y la temperatura del agua, además de incluir a la zona anidada dentro de transecto como efecto aleatorio. A su vez, se modeló la dispersión de la biomasa en función de la estación del año. La comparación con un modelo de dispersión constante mostró una mejora significativa en el ajuste ($\Delta AIC = 5.3$; LRT: $\chi^2 = 11.29$, $gl = 3$, $p = 0.010$), indicando que la varianza residual difiere entre estaciones, por lo cual se seleccionó el modelo con estructura de dispersión dependiente de la estación como modelo final para la biomasa. Dicho modelo explicó un porcentaje elevado de la variación total en la biomasa ($R^2 = 0.601$) de macroinvertebrados bentónicos observándose diferencias significativas entre estaciones y un efecto positivo de la materia orgánica (Tabla 6, Fig. 6 y 7). La biomasa fue significativamente mayor en otoño respecto a primavera (Anexo 4). Por cada unidad de aumento de la materia orgánica en el sedimento se espera un aumento de aproximadamente el 33% en la biomasa. La variabilidad de la biomasa fue mayor en verano, indicando condiciones más heterogéneas durante esa estación (Tabla 6, Fig. 7). Aunque no se detectaron diferencias marcadas entre zonas, hay una tendencia a menor biomasa en la zona superior (Tabla 6). El bivalvo *Erodona mactroides* fue el taxón que más aportó a la biomasa total por su mayor tamaño corporal. Al igual que para la densidad, la biomasa total reflejó una tendencia decreciente desde otoño hasta primavera-verano consistente en los tres taxones más frecuentemente registrados (Fig. 6).

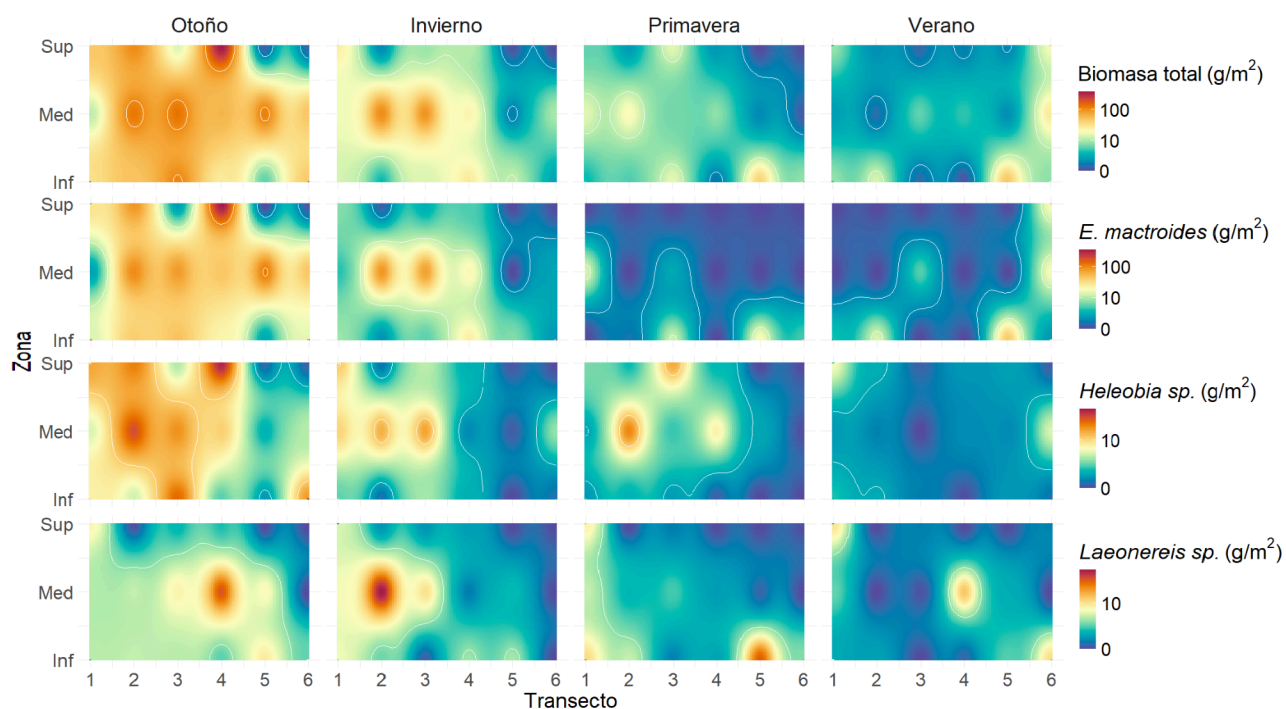


Figura 6. Mapas de contorno para la biomasa total de macrofauna bentónica y los tres taxones más abundantes registrados en Playa Penino.

Tabla 6. Resultados del mejor modelo GLMM para la biomasa de macroinvertebrados bentónicos en Playa Penino.

Término	Estimado (β)	Error estándar	z valor	p-valor
Intercepto	4.0978	0.7700	5.322	<0.001***
Estación (otoño)	0.7258	0.5080	1.429	0.1530
Estación (primavera)	-1.6422	0.8043	-2.042	0.0412*
Estación (verano)	-1.2690	1.3943	-0.910	0.3628
Zona (Media)	-0.0608	0.5262	-0.116	0.9080
Zona (Superior)	-0.9232	0.5485	-1.683	0.0923
Materia orgánica	0.2852	0.1452	1.964	0.0495*
Temperatura	0.4372	0.4872	0.897	0.3695
Modelo de dispersión:				
Intercepto	1.3616	0.1598	8.523	<0.001***
Estación (otoño)	-0.0743	0.2339	-0.318	0.7506
Estación (primavera)	-0.1308	0.2315	-0.565	0.5720
Estación (verano)	0.5458	0.2309	2.363	0.0181*

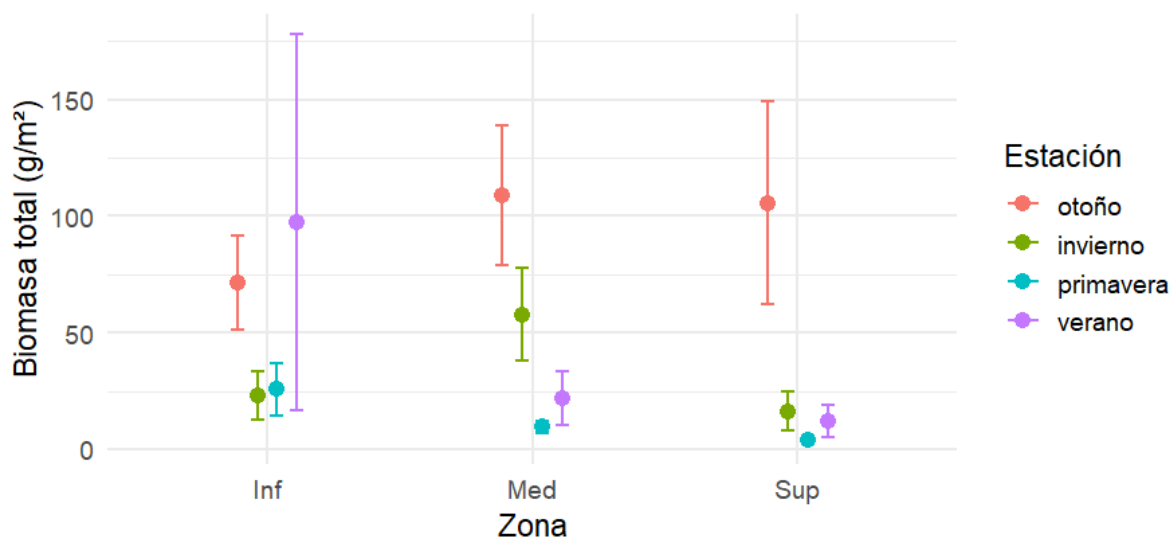


Figura 7. Variación estacional de la biomasa (media \pm error estándar) de macroinvertebrados bentónicos dentro de tres zonas intermareales en Playa Penino.

El análisis PERMANOVA basado en densidades reveló diferencias significativas en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre estaciones y zonas ($F = 4.47$, $R^2 = 0.21$, $p = 0.001$). Los factores estación y zona explicaron en conjunto aproximadamente el 21% de la variación en la composición de la comunidad. El análisis evidenció diferencias en la composición de macroinvertebrados más marcadas entre estaciones ($R^2 = 0.13$, $p < 0.001$) que entre zonas ($R^2 = 0.05$, $p < 0.001$) (Fig. 8). La interacción Estación \times Zona no fue significativa ($R^2 = 0.03$, $p = 0.31$), lo que indica que los patrones asociados a la estación y a la zona son independientes.

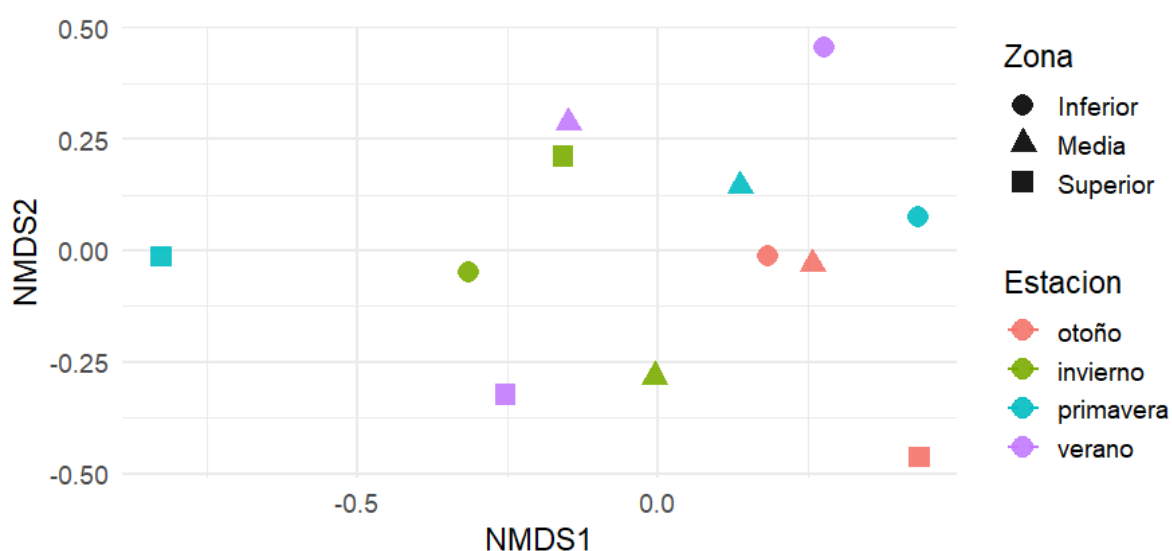


Figura 8. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) basado en densidades (ind/m²) de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre estaciones del año y zonas intermareales (Inferior, Media y Superior) en Playa Penino.

El análisis de composición basado en biomasa también señaló diferencias significativas en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre estaciones y zonas ($F = 3.59$, $R^2 = 0.18$, $p = 0.001$). Al igual que para la densidad, las diferencias en la composición reflejadas por la biomasa fueron más marcadas entre estaciones ($R^2 = 0.11$, $p < 0.001$) que entre zonas ($R^2 = 0.04$, $p < 0.001$) (Fig. 9). La interacción Estación \times Zona no fue significativa ($R^2 = 0.025$, $p = 0.59$).

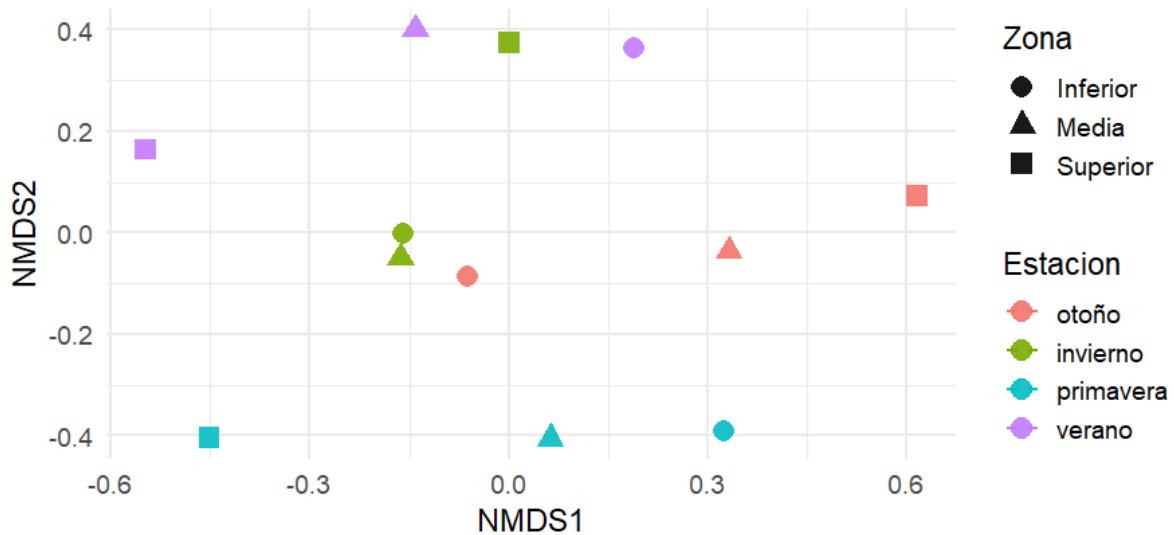


Figura 9. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) basado en biomasa (g/m^2) de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre estaciones del año y zonas intermareales (Inferior, Media y Superior) en Playa Penino.

Comunidad de aves playeras

En los muestreos de diversidad de aves playeras se registraron en total 15 especies (Tabla 7) pertenecientes a las familias Scolopacidae (siete especies), Charadriidae (seis especies), Recurvirostridae (una especie) y Haematopodidae (una especie). De estas, cuatro son residentes y once son especies migratorias, de las cuales dos son visitantes de invierno y nueve son visitantes de verano (Tabla 7). El Tero real (familia Recurvirostridae) fue la especie más abundante en todos los periodos de muestreo excepto en los meses de diciembre, enero y febrero en los cuales un visitante de verano, el Chorlo dorado (*Pluvialis dominica*, familia Charadriidae) fue la especie dominante (Tabla 7). En el mes de octubre se registró la mayor riqueza y abundancia total de aves playeras (Tabla 7, Fig. 10).

Tabla 7. Número de individuos y especies observadas mensualmente entre abril de 2023 y marzo de 2024 en Playa Penino. Taxonomía según Remsen et al. (2025). Se indica el estatus migratorio de cada especie en Uruguay (Azpiroz 2001). RE: residente; VI: visitante de invierno; VV: visitante de verano. Se indica las especies que se encuentran amenazadas (VU: “Vulnerable”) o “casi amenazadas” (NT: “Casi amenazado”) a nivel global según BirdLife International (2025b); y las especies consideradas prioritarias para la conservación en Uruguay (PPC), algunas de las cuales son aves a proteger dentro del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (PPC/SNAP), según Aldabe et al. (2013).

Familia/Especie	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Status
Recurvirostridae													
<i>Himantopus mexicanus</i>	88	95	56	60	40	89	88	43	0	7	7	21	RE
Haematopodidae													
<i>Haematopus palliatus</i> (PPC/SNAP)	0	0	2	0	17	15	4	0	2	1	0	0	RE
Charadriidae													
<i>Vanellus chilensis</i>	10	11	14	17	8	12	20	18	19	26	15	14	RE
<i>Anarhynchus collaris</i>	4	6	5	12	8	10	8	6	13	0	0	9	RE
<i>Anarhynchus falklandicus</i> (PPC)	3	16	11	18	0	0	0	0	0	0	0	1	VI
<i>Zonibyx modestus</i>	4	5	5	16	3	0	0	0	0	0	0	0	VI
<i>Pluvialis dominica</i> (PPC/SNAP)	0	0	0	0	0	22	37	3	48	69	42	0	VV
<i>Charadrius semipalmatus</i> (PPC)	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	4	0	VV
Scolopacidae													
<i>Limosa haemastica</i> (VU; PPC)	6	3	0	0	2	0	3	3	7	1	12	0	VV
<i>Calidris fuscicollis</i> (VU; PPC/SNAP)	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	49	0	VV
<i>Tringa melanoleuca</i> (NT)	0	0	0	0	1	1	4	0	3	12	3	0	VV
<i>Tringa flavipes</i> (VU)	0	0	0	0	0	3	2	2	2	6	0	0	VV
<i>Calidris canutus</i> (NT; PPC/SNAP)	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	VV
<i>Calidris melanotos</i>	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	VV
<i>Arenaria interpres</i> (NT)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	VV
Abundancia total	115	137	93	123	79	152	217	77	95	123	132	45	
Riqueza	6	7	6	5	7	7	12	8	8	8	7	4	

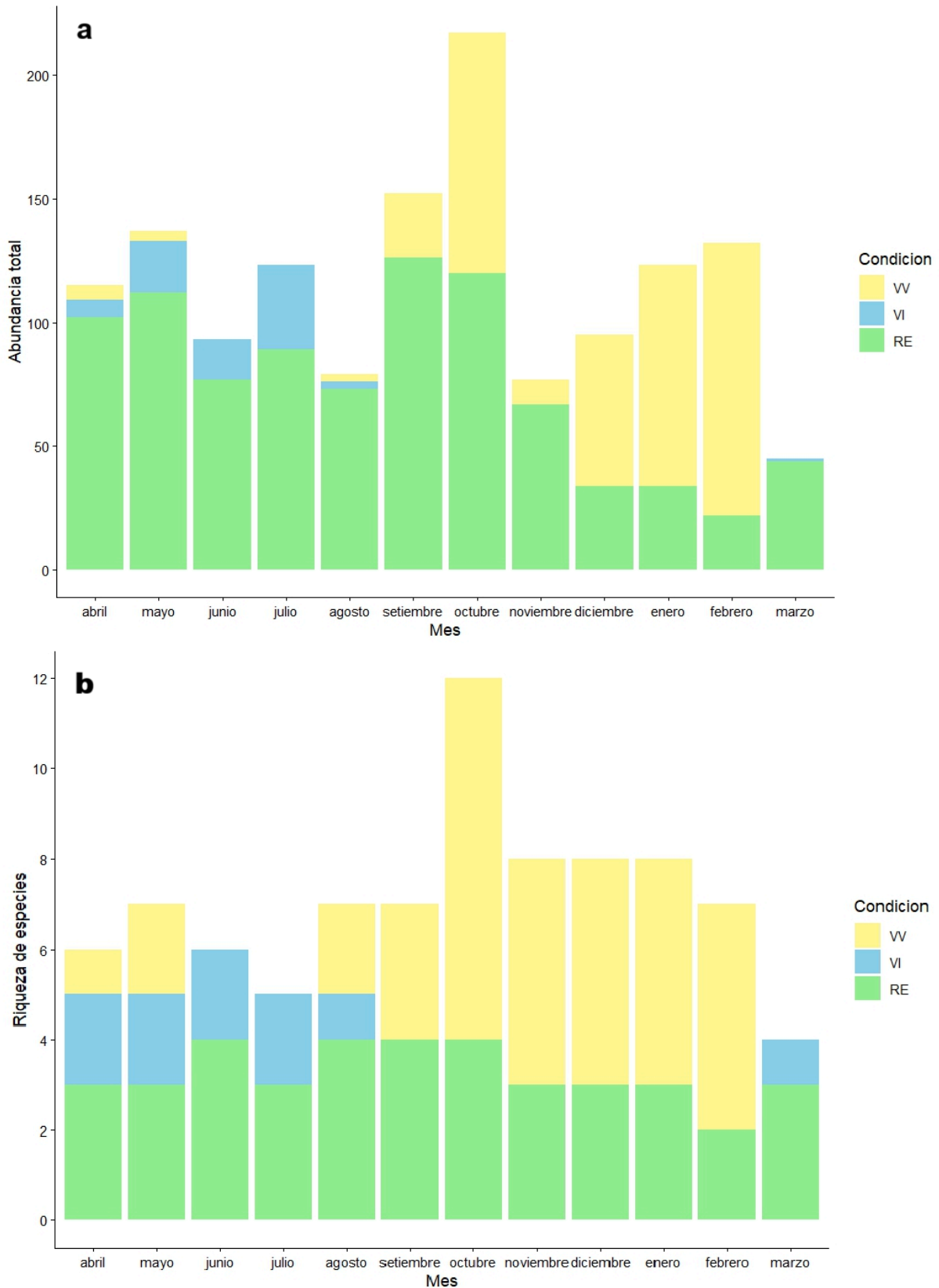


Figura 10. Variación temporal de la abundancia total (a) y riqueza de especies (b) de aves playeras en Playa Penino entre abril de 2023 y marzo de 2024. VV: visitante de verano; VI: visitante de invierno; RE: residente.

El modelo mixto explicó un porcentaje considerable de la variación total en la abundancia de aves playeras (R^2 marginal = 0.424; R^2 condicional = 0.827), indicando que tanto los efectos fijos como el efecto aleatorio (transecto) contribuyeron al ajuste. Se detectaron diferencias significativas entre zonas, siendo consistentemente mayor la abundancia en la zona inferior, seguida por la zona media y luego la superior (Tabla 8, Fig. 11). Las comparaciones post hoc indicaron que estas diferencias fueron significativas entre la zona inferior respecto a las otras dos zonas, pero no así entre la zona media y la superior (Anexo 6). No se registraron diferencias significativas en la abundancia de aves playeras entre las estaciones del año (Tabla 8, Anexo 7).

Tabla 8. Resultados del modelo GLMM para la abundancia total de aves playeras en Playa Penino.

Término	Estimado (β)	Error estándar	z valor	p-valor
Intercepto	3.4572	0.3795	9.111	<0.001***
Estación (otoño)	0.1634	0.2172	0.753	0.452
Estación (primavera)	0.2568	0.2128	1.207	0.227
Estación (verano)	-0.0646	0.2188	-0.295	0.768
Zona (Media)	-1.6163	0.1812	-8.919	<0.001***
Zona (Superior)	-1.8657	0.1873	-9.962	<0.001***

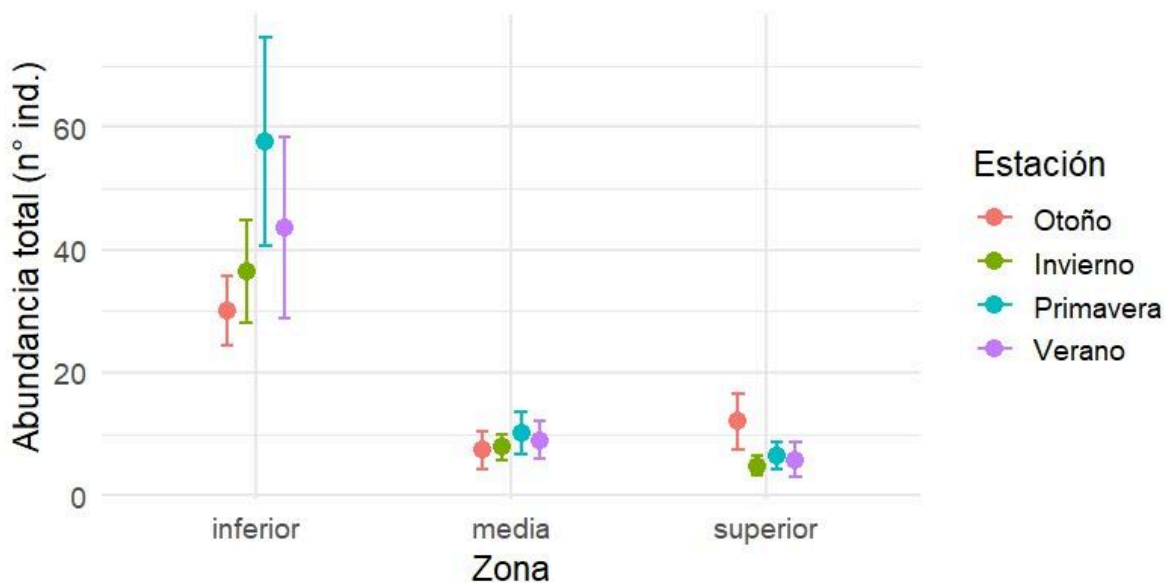


Figura 11. Variación estacional de la abundancia total (media \pm error estándar) de aves playeras dentro de tres zonas intermareales en Playa Penino.

La zona inferior presentó una riqueza de aves playeras significativamente mayor que las otras zonas (Tabla 9, Fig. 12, Anexo 6). La riqueza también fue significativamente mayor en la zona media respecto a la zona superior (Anexo 6). En cuanto a las diferencias entre estaciones, se registró una riqueza significativamente mayor en primavera respecto a otoño

e invierno (Tabla 9, Fig. 12, Anexo 7). Los resultados del Kruskal–Wallis coinciden en términos generales con lo observado en los modelos mixtos ya que la riqueza y abundancia de aves difirió significativamente entre zonas pero no entre estaciones (Tabla 10). El post hoc de Dunn indicó que las diferencias entre zonas se deben a valores significativamente más altos de riqueza y abundancia en la zona inferior que en las otras dos zonas. Las diferencias de riqueza y abundancia entre las zonas media y superior no fueron significativas.

Tabla 9. Resultados del modelo GLMM para la riqueza de aves playeras en Playa Penino.

Término	Estimación	Error estándar	z	p-valor
Intercepto	1.3315	0.1625	8.19	< 0.001***
Estación: Otoño	-0.0957	0.1158	-0.83	0.409
Estación: Primavera	0.2999	0.1077	2.78	0.005**
Estación: Verano	0.1418	0.1552	0.91	0.361
Zona: Media	-0.3955	0.1022	-3.87	< 0.001***
Zona: Superior	-0.7062	0.1148	-6.15	< 0.001***
Modelo de dispersión				
Intercepto	-1.6917	0.3972	-4.26	< 0.001***
Estación: Otoño	0.7578	0.5196	1.46	0.145
Estación: Primavera	0.9888	0.5780	1.71	0.087
Estación: Verano	1.9157	0.6568	2.92	0.004**

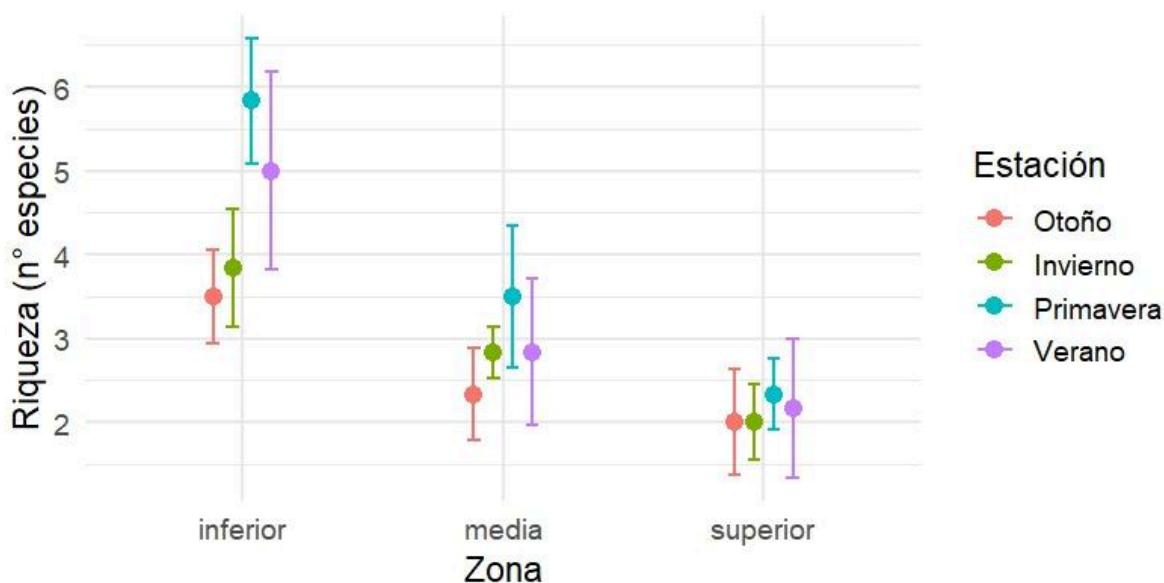


Figura 12. Variación estacional de la riqueza (media \pm error estándar) de aves playeras dentro de tres zonas intermareales en Playa Penino.

Tabla 10. Resultados del test de Kruskal–Wallis para comparar abundancia total y riqueza de aves playeras entre estaciones del año y zonas intermareales en Playa Penino.

Variable	Factor	χ^2 (Kruskal-Wallis)	df	p-valor
Riqueza	Estación	4.02	3	0.2595
Riqueza	Zona	16.62	2	<0.001***
Abundancia	Estación	0.74	3	0.8632
Abundancia	Zona	31.90	2	< 0.001***

Relación entre aves playeras y macrofauna bentónica

Se observó una correlación positiva débil entre la abundancia de aves playeras y la biomasa de macroinvertebrados ($\rho = 0.23$, $p < 0.001$; Fig. 13), al igual que entre la abundancia de aves y la densidad de macroinvertebrados ($\rho = 0.22$, $p = 0.001$; Fig. 13). Al analizar por estación, la relación fue significativa únicamente en invierno para la biomasa ($\rho = 0.42$, $p = 0.001$), y también para densidad ($\rho = 0.3$, $p = 0.03$). Mientras que, al considerar las zonas intermareales, la correlación fue significativa solo en la zona superior tanto para biomasa ($\rho = 0.38$, $p = 0.001$), como para densidad ($\rho = 0.41$, $p < 0.001$). El análisis de co-inercia indicó una covariación significativa entre las comunidades de aves y de macrofauna bentónica (coeficiente RV = 0.0655, $p = 0.001$). El primer eje de co-inercia explicó el 69.9% de la covarianza total entre ambos conjuntos de datos, mientras que los dos primeros ejes acumularon el 88.9%, sugiriendo que los gradientes principales de variación en la composición de aves están parcialmente acoplados con los de la macrofauna.

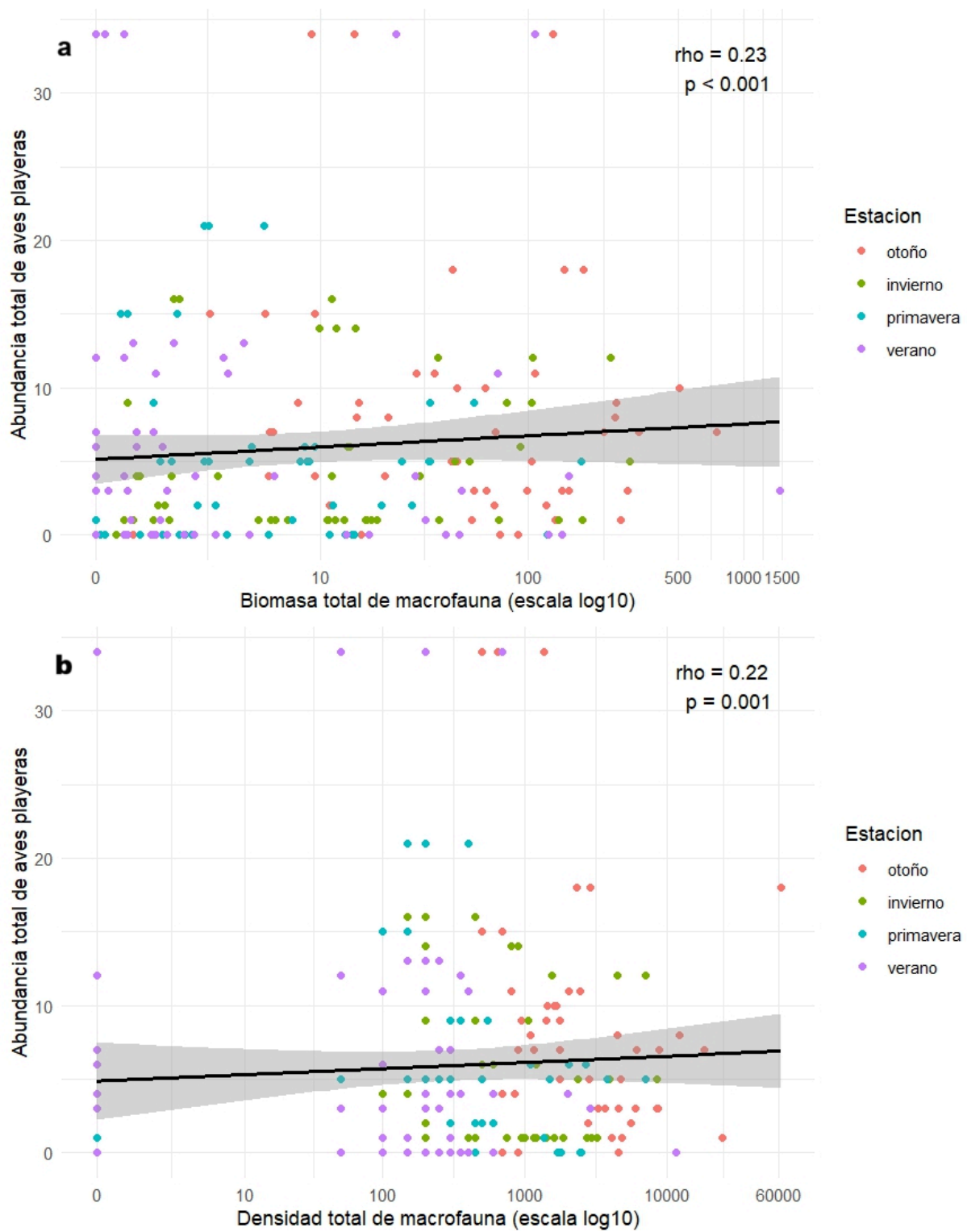


Figura 13. Relación entre la abundancia total de aves playeras con: a- la biomasa total, y b- la densidad total de macrofauna bentónica en Playa Penino.

Discusión

Los muestreos sistemáticos realizados para esta Tesis evidenciaron que Playa Penino alberga una gran densidad y biomasa de macroinvertebrados bentónicos con importantes variaciones temporales y espaciales que se reflejan en la distribución y abundancia de las aves playeras. Estudios previos resaltan la gran abundancia de macrofauna bentónica en Playa Penino en comparación con distintas playas de Uruguay (Lercari & Defeo 2006; 2015). Si bien la riqueza de taxones de macrofauna bentónica fue baja y la mayoría de los mismos fueron registrados en muy baja frecuencia, la alta densidad y biomasa se debieron a tres taxones muy abundantes que dominaron ampliamente la comunidad bentónica, características típicas de ambientes estuarinos (Passadore et al. 2007). Se registró una importante riqueza de aves playeras, siendo un valor intermedio dentro del rango de valores reportados en distintas playas estuarinas y planicies de marea de Sudamérica (Kober & Bairlein 2006; Martínez-Curci et al. 2015b; Fedrizzi et al. 2016; Pérez-Vargas et al. 2016). La abundancia total de aves playeras se relacionó positivamente con la densidad y biomasa de macrofauna en concordancia con estudios realizados en otras planicies de marea de Sudamérica (Ribeiro et al. 2004; Pérez-Vargas et al. 2016). La fuerza de dicha relación fue espacial y temporalmente variable indicando que existen otros factores influenciando la distribución espacial de las aves además de la densidad de presas bentónicas. Las características físicas presentaron importantes variaciones espaciales y temporales reafirmando que, a pesar de su aspecto simple y uniforme, las planicies de marea son ambientes complejos y altamente heterogéneos (Mathot et al. 2019; Schutte et al. 2019).

Las características del sedimento, incluyendo el tamaño de grano, humectación y porcentaje de materia orgánica, así como la pendiente presentaron una alta variabilidad espacial. Estas diferencias se registraron no sólo entre zonas intermareales sino también entre transectos. Las diferencias espaciales más marcadas en las condiciones físicas se registraron en los transectos 5 y 6 respecto a los primeros transectos. Estas diferencias se deben al aumento en la distancia a la desembocadura del Río Santa Lucía a la vez que ocurre una transición gradual hacia Playa Pascual, cuyas características son muy diferentes a las de Penino a pesar de su ubicación contigua (Lercari & Defeo 2006). Esta heterogeneidad espacial longitudinal es característica de las planicies de marea, ya que se suelen desarrollar en ambientes costeros protegidos asociados a desembocaduras de ríos y estuarios (Gao 2019). El tamaño de grano aumentó con la distancia a la desembocadura del río a la vez que el contenido de agua y de materia orgánica en el sedimento disminuyeron. Estos patrones claramente reflejan el importante aporte de sedimentos finos y materia orgánica por parte del Río Santa Lucía al área de estudio. Esta heterogeneidad longitudinal también se vió reflejada en las comunidades de aves playeras y macrofauna bentónica observándose, en general, valores inferiores de riqueza, abundancia y biomasa en los transectos más alejados de la desembocadura del río y resaltando la influencia de las condiciones ambientales en la distribución de los organismos.

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos caracterizada en esta Tesis presentó una riqueza taxonómica relativamente baja y altos valores de densidad y biomasa reforzando el concepto de que, en general, pocas especies están adaptadas a los cambios de salinidad constantes propios de los estuarios (Passadore et al. 2007; Elliott & Whitfield 2011). A su vez, la estructura de esta comunidad, presentó a los moluscos, incluyendo gasterópodos y bivalvos, como taxón dominante tanto en biomasa como en densidad, en concordancia con

lo observado en la mayoría de las playas a nivel mundial, donde los moluscos dominan la comunidad bentónica (Defeo & McLachlan 2025). Además de los moluscos, los poliquetos fueron frecuentes en todas las estaciones, mientras que los restantes taxones registrados estuvieron presentes en muy baja frecuencia y abundancia. Estudios previos también reportaron a *E. mactroides*, *Heleobia* sp. y poliquetos del género *Laeonereis*, entre otros, como los taxones más frecuentes en Playa Penino, Playa Pascual y en la desembocadura del Arroyo Pando (Passadore et al. 2007; Lercari & Defeo 2015), siendo integrantes comunes de las comunidades bentónicas de ambientes estuarinos del Río de la Plata. La densidad y biomasa de macrofauna varió significativamente entre estaciones siendo ampliamente mayor en otoño. Estudios previos en Playa Penino también registraron la mayor abundancia de macrofauna bentónica en otoño e invierno disminuyendo en más de un orden de magnitud en verano (Lercari & Defeo 2015). En general, las comunidades bentónicas suelen experimentar fluctuaciones cíclicas anuales en su abundancia ocasionadas por los ciclos de vida de las especies y cambios en las condiciones ambientales (Passadore et al. 2007; Celentano & Defeo 2016).

En cuanto a la comunidad de aves playeras, un estudio previo realizado en Playa Penino registró una riqueza similar contabilizando 14 especies, incluyendo dos especies no registradas en este estudio, el Playerito pico fino (*Calidris bairdii*) y el Playerito blanco (*Calidris alba*) (Silveira & Azpiroz 2025, material suplementario). Considerando estas especies poco frecuentes, la riqueza en el área de estudio durante el período de muestreo podría ser mayor a la registrada. El Vuelvepiedras (*Arenaria interpres*) y el Playero pecho gris (*Calidris melanotos*), también son especies ocasionales en Penino que fueron registradas en este estudio solamente en octubre. Estas especies también han sido reportadas como de ocurrencia irregular en playas estuarinas en la costa central de Chile (Pérez-Vargas et al. 2016), tratándose, en el caso del Playero pecho gris, de una especie más abundante en pastizales próximos a cuerpos de agua siendo raro en ambientes intermareales (Farmer et al. 2020) y del Vuelvepiedras, de un ave más frecuente en costas rocosas (Nettleship 2020). Algunas de las especies registradas utilizan Playa Penino como punto de parada durante la migración, siendo observadas regularmente a principios de la primavera o finales de verano pero no permanecen toda la temporada en el área. Este es el caso del Playero rojizo (*Calidris canutus*), especie comúnmente avistada en Playa Penino en primavera y finales de verano cuando realiza sus movimientos migratorios hacia y desde sus sitios no reproductivos en el sur del continente (Azpiroz et al. 2018). Las planicies de marea son ambientes cruciales para la supervivencia de las aves playeras migratorias al proveer gran abundancia de alimento sustentando altas concentraciones de individuos durante la migración (Mathot et al. 2019). Debido a sus características particulares y, específicamente a la gran densidad de organismos bentónicos, estos sitios de parada no pueden ser sustituidos, lo que determina que las aves playeras migratorias sean altamente vulnerables a la pérdida y degradación de dichos hábitats (Myers 1983; Fedrizzi et al. 2016). Considerando que muchas de las especies registradas se encuentran amenazadas o “casi amenazadas” a nivel global y/o son especies prioritarias para la conservación en nuestro país (ver Tabla 7), la protección efectiva de sitios como Playa Penino cobra especial relevancia.

El Tero real fue la especie más abundante en todos los periodos de muestreo excepto en los meses de verano en los cuales dominó un ave migratoria estival, el Chorlo dorado. El Tero real ha sido reportado como una de las aves playeras más abundantes en planicies de

marea del centro de Chile (Pérez-Vargas et al. 2016) y de la provincia de Buenos Aires (Martínez-Curci & Petracci 2016), habiendo sido previamente identificado como el ave más abundante en Playa Penino (Silveira & Azpiroz 2025). El Chorlo dorado también es una especie abundante en verano en distintos ambientes costeros de la región, como la Laguna de Rocha (Alfaro & Clara 2007), las costas de Buenos Aires (Martínez-Curci et al. 2015b; Martínez-Curci & Petracci 2016) y el sur de Brasil (Barbieri & Paes 2008). A pesar de la gran proporción de especies migratorias registradas, no se observaron cambios significativos en la abundancia total de aves entre estaciones debido a la disminución en la abundancia de la especie residente dominante, el Tero real, en verano cuando se da el mayor arribo de aves migratorias. Durante el verano, el Tero real posiblemente se desplaza hacia ambientes acuáticos interiores donde se reproduce (Frias et al. 2022), lo cual explicaría la disminución en su abundancia registrada en dichos meses.

Se cumplió la predicción al constatarse una relación positiva entre la abundancia total de aves playeras y la densidad y biomasa de macroinvertebrados aunque la fuerza de la relación fue espacial y temporalmente variable. Estos resultados coinciden con estudios previos que también reportan una relación positiva significativa entre la distribución de aves playeras e invertebrados bentónicos en ciertos sitios o momentos y una relación no significativa en otros, indicando que la fuerza de la interacción es afectada por diversos factores como las características del sedimento o el paisaje (VanDusen et al. 2012; Pérez-Vargas et al. 2016). Al analizar la relación por estación del año y zona intermareal, la misma fue significativa únicamente en invierno y en la zona superior tanto para biomasa como para densidad. Cuando la oferta de macrofauna fue menor el acople entre la distribución de ambas comunidades fue más fuerte reflejando la dependencia de las aves playeras sobre los recursos bentónicos. Al disminuir la oferta, las aves se concentran donde hay mayor densidad de presas mientras que en otras zonas o estaciones con mayor densidad de macrofauna (e.g., otoño), las aves se encuentran más dispersas y la asociación entre la distribución de ambas comunidades disminuye. Si bien invierno no fue la estación con menor densidad de macrofauna, sino que fue verano, posiblemente en verano las aves hayan aprovechado otros recursos disponibles en dicha estación que no fueron considerados en los muestreos de oferta de presas (e.g., insectos, juveniles de peces, etc.) lo cual explicaría la ausencia de una relación significativa entre la distribución de las aves y la macrofauna bentónica en verano. El análisis de co-inercia también indicó una covariación significativa entre las comunidades de aves y de macrofauna bentónica, aunque el coeficiente RV fue bajo, el test fue altamente significativo. Estos resultados sugieren que los gradientes principales de variación en la distribución de aves están acoplados con los de la macrofauna, al menos de forma parcial, siendo más evidentes en ciertas zonas o momentos del año (VanDusen et al. 2012; Pérez-Vargas et al. 2016). Cabe resaltar que una mayor densidad o biomasa de invertebrados no necesariamente se traduce en una mayor disponibilidad de presas para las aves ya que factores como la detectabilidad de las presas y la selección por tamaño influyen en la disponibilidad efectiva de recursos para las aves playeras. Por ejemplo, la mayor biomasa de macrofauna bentónica en el área de estudio estuvo determinada por el bivalvo *E. mactroides* debido a su mayor tamaño corporal. Sin embargo, es esperable que los individuos de mayor tamaño no sean un recurso accesible para la mayoría de las especies de aves playeras considerando su estructura externa dura, excepto para las aves especialmente adaptadas en abrir bivalvos como los ostreros (Choi et al. 2017).

Estudios previos en distintas planicies de marea del mundo han hallado una relación positiva entre la distribución de las aves playeras y las variaciones locales en la densidad de invertebrados bentónicos (Ribeiro et al. 2004; VanDusen et al. 2012; Pérez-Vargas et al. 2016). Sin embargo, la densidad de presas por sí sola no suele reflejar el total de la variación en la distribución de las aves siendo un factor importante pero no el único (Colwell & Landrum 1993; VanDusen et al. 2012). Otros factores que también influyen en los patrones de distribución locales de las aves son el riesgo de depredación, la presencia humana y la competencia (da Rosa Leal et al. 2013; Aldabe et al. 2019; Mathot et al. 2019; Bai et al. 2025). En este estudio la abundancia de aves playeras fue significativamente mayor en la zona inferior, mientras que, la densidad y biomasa de invertebrados fue mayor en la zona media. El hecho de que las aves fueron observadas forrajeando mayoritariamente en la zona más próxima al agua podría explicarse por la disminución del riesgo de depredación al aumentar la distancia a la vegetación costera donde podrían hallarse potenciales depredadores como aves rapaces. Se ha demostrado que para las aves playeras el riesgo de depredación aumenta al disminuir la distancia a la vegetación (Dekker & Ydenberg 2004) siendo un factor potencialmente importante influenciando la selección de zonas de forrajeo y, en consecuencia, también la distribución local y la abundancia de aves playeras (Aldabe et al. 2019). Playa Penino presenta un importante desarrollo de vegetación costera incluyendo un relicto de matorral psamófilo donde se han registrado la presencia de algunas especies de aves rapaces (Silveira & Azpiroz 2025), por lo cual el riesgo de depredación también podría ser un factor importante afectando la distribución de las aves playeras. Por otro lado, la detectabilidad de las presas es otro factor que podría explicar la relación débil entre densidad de macrofauna y abundancia de aves. Muchas aves playeras usan una técnica de forrajeo táctil donde detectan presas enterradas a través de receptores sensoriales que perciben vibraciones en el sedimento (Colwell 2010; du Toit et al. 2024). La saturación de agua en el sedimento mejora la transmisión de las vibraciones resultando en una mayor detectabilidad de las presas y un aumento en la tasa de captura (du Toit et al. 2024). Por lo tanto, la mayor humectación registrada en la zona inferior seguramente permita una mejor capacidad de detectar presas por parte de las aves explicando la abundancia significativamente mayor en la zona más próxima al agua. Teniendo en cuenta estos aspectos, la mayor densidad de macrofauna bentónica registrada en la zona media no representa directamente una mayor disponibilidad de presas para las aves ya que su capacidad de detectarlas varía en función de la humectación del sedimento, explicando la relación débil registrada entre ambas comunidades. Otros aspectos que no fueron contemplados en la presente investigación pero que también podrían influir en la distribución de las aves playeras y en la relación con la oferta de presas son las características morfológicas, como el largo del pico, y la profundidad de enterramiento de los distintos taxones de macrofauna bentónica (Celentano et al. 2019; Aarif et al. 2024). Considerar todos estos factores permitiría una mejor comprensión de las relaciones entre ambas comunidades.

En conclusión, Playa Penino presenta una gran densidad y biomasa de macrofauna bentónica siendo un recurso crucial para las aves playeras que utilizan este sitio ya sea durante todo el año así como de forma estacional. La protección de la frágil y muchas veces infravalorada comunidad bentónica, es fundamental para la conservación de las aves playeras residentes y migratorias, un grupo mucho más carismático pero con importantes problemas de conservación a nivel mundial. Playa Penino es un ecosistema único en la costa uruguaya y, a pesar de que su extensión es mucho menor en comparación a otras

planicies de marea de Sudamérica, la misma es un punto clave para numerosos individuos de distintas especies de aves playeras residentes y migratorias que dependen de este sitio. La protección efectiva de estos ambientes es crucial para la conservación de las aves migratorias (Murray & Fuller 2015), por lo tanto, los esfuerzos de conservación de las aves playeras migratorias a nivel mundial son en vano si no se protege la comunidad bentónica y el ambiente físico del cual dependen. Para realizar un manejo adecuado de las reservas naturales es fundamental contar con información de calidad sobre la distribución espacio-temporal de las comunidades animales presentes (Folmer et al. 2010), siendo los resultados de esta Tesis una contribución importante para tal fin en el área de estudio.

Referencias bibliográficas

- Aarif KM, Zouhar J, Musilova Z, Musil P, Nefla A, Muzaffar SB, Rubeena KA (2024) Bill Length of Non-breeding Shorebirds Influences the Water Depth Preferences for Foraging in the West Coast of India. *Ecology and Evolution*, 14:e70396 <https://doi.org/10.1002/ece3.70396>
- Aldabe J, Arballo E, Caballero-Sadi D, Claramunt S, Cravino J, Rocca P (2013) Aves. Pp. 149–173 en Soutullo A, Clavijo C, Martínez-Lanfranco JA Eds. *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2018.08.001>
- Alfaro M, Clara M (2007) Assemblage of shorebirds and seabirds on Rocha Lagoon sandbar, Uruguay. *Ornitología neotropical*, 18(3):421-432
- Alfaro M, Azpiroz A, Rabau T, Abreu M (2008) Distribution, relative abundance, and habitat use of four species of Neotropical shorebirds in Uruguay. *Ornitología Neotropical*, 19:461-472
- Anderson AM, Duijns S, Smith PA, Friis C, Nol E (2019) Migration Distance and Body Condition Influence Shorebird Migration Strategies and Stopover Decisions During Southbound Migration. *Front. Ecol. Evol.* 7:251 doi: 10.3389/fevo.2019.00251
- Angarita-Báez JA, Carlos CJ (2024) Systematic Review of Migratory Shorebirds Carnivorous Diet in Their Non-Breeding Period in the Americas. *Waterbirds* 47(2):1-16. <https://doi.org/10.1675/063.047.0205>
- Arballo E, Bresso A (2007) *Reserva Natural Playa Penino. Aves Uruguay, Vida Silvestre Uruguay, Fondo de las Américas, CSD BAO-Com. vec. San Fernando. Ciudad del Plata. Depto. de San José. Uruguay. Versión digital*
- Azpiroz AB (2001) *Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación. Aves Uruguay - GUPECA, Montevideo*

- Azpiroz AB, Martínez-Curci N, Alfaro M (2018) Playero Rojizo (*Calidris canutus rufa*). Pp. 143-153 en Azpiroz AB, Jiménez S, Alfaro M Eds. Libro Rojo de las Aves del Uruguay. Biología y conservación de las aves en peligro de extinción a nivel nacional. Categorías “Extinto a Nivel Regional”, “En Peligro Crítico” y “En Peligro”. Edición digital (versión 1.1). DINAMA y DINARA, Montevideo
- Bai F, Peng HB, Huang C, Wu Y, Wang H, Feng H, Guo M, Zhang Z, Lei W, Chen D (2025) Dietary divergence and temporal partitioning facilitate the stopover coexistence of two molluscivorous shorebird species in the Yellow Sea. *Global Ecology and Conservation* 63:e03877 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03877>
- Barbieri E, Paes ET (2008) The birds at Ilha Comprida beach (São Paulo state, Brazil): a multivariate approach. *Biota Neotropica*, 8(3):41-50. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000300003>
- Barboza FR, Gomez J, Lercari D, Defeo O (2012) Disentangling diversity patterns in sandy beaches along environmental gradients. *PLoS ONE* 7 (7), e40468. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040468>
- Bartoń K (2025) MuMIn: Multi-Model Inference. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.MuMIn>. R package version 1.48.11. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- BirdLife International (2025b) IUCN Red List for birds. Disponible en: <https://datazone.birdlife.org/species/search> (consultado el 15/09/2025)
- Blott SJ, Pye K (2001) GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms* 26, 1237-1248
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker BM (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2):378-400. doi: 10.32614/RJ-2017-066
- Celentano E, Defeo O (2016) Effects of climate on the mole crab *Emerita brasiliensis* on a dissipative beach in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series*, 552:211-222. <https://doi.org/10.3354/meps11768>
- Celentano E, Lercari D, Maneiro P, Rodríguez P, Gianelli I, Ortega L, Orlando L, Defeo O (2019) The forgotten dimension in sandy beach ecology: Vertical distribution of the macrofauna and its environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 217:165-172. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.008>
- Choi CY, Battley PF, Potter MA, Ma Z, Melville DS, Sukkaewmanee P (2017) How migratory shorebirds selectively exploit prey at a staging site dominated by a single prey species. *The Auk: Ornithological Advances*, 134(1):76-91. <https://doi.org/10.1642/AUK-16-58.1>
- Colwell MA, Landrum SL (1993) Nonrandom Shorebird Distribution and Fine-scale Variation in Prey Abundance. *The Condor*, 95(1):94-103. <https://doi.org/10.2307/1369390>

- Colwell MA (2010) Shorebird ecology, conservation, and management. University of California Press
- Correia E, Granadeiro JP, Santos B, Regalla A, Mata VA, Catry T (2023) Trophic ecology of a migratory shorebird community at a globally important non-breeding site: combining DNA metabarcoding and conventional techniques. *Marine Ecology Progress Series*, 705:127-144. <https://doi.org/10.3354/meps14241>
- da Rosa Leal G, Efe MA, Ozorio CP (2013) Use of sandy beaches by shorebirds in Southern Brazil. *Ornithologia*, 6(1):14-21
- Defeo O, Jaramillo E, Lyonnet A (1992) Community structure and intertidal zonation of the macroinfauna in the Atlantic coast of Uruguay. *Journal of Coastal Research* 8: 830–839
- Defeo O, Rueda M (2002) Spatial structure, sampling design and abundance estimates in sandy beach macroinfauna: some warnings and new perspectives. *Marine Biology*, 140: 1215–1225 DOI 10.1007/s00227-002-0783-z
- Defeo O, McLachlan A (2005) Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 295: 1–20. <https://doi.org/10.3354/meps295001>
- Defeo O, McLachlan A (2025) *The Ecology of Sandy Shores* (fourth ed.) Elsevier, Amsterdam
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, García-Marquéz JR, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1):27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11):3078-3089. <https://doi.org/10.1890/03-0178>
- Dray S, Dufour A (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4):1-20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- du Toit CJ, Chinsamy A, Cunningham SJ (2024) Good vibrations: remote-tactile foraging success of wading birds is positively affected by the water content of substrates they forage in. *Journal of Avian Biology*, 2024:e03243. <https://doi.org/10.1111/jav.03243>
- Dugan JE, Hubbard DM, McCrary MD, Pierson MO (2003) The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58S:25–40. doi:10.1016/S0272-7714(03)00045-3
- Dunn OJ (1964) Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics*, 6(3):241-252
- Elliott M, Whitfield AK (2011) Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94:306-314. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.016>

- Emery KO (1961). A simple method of measuring beach profiles. *Limnology and Oceanography*, 6: 90-93.
- Farmer A, Holmes RT, Pitelka FA (2020) Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*), version 1.0. In Billerman SM Ed. *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.pecsan.01>
- Fedrizzi CE, Carlos CJ, Campos AA (2016) Annual patterns of abundance of Nearctic shorebirds and their prey at two estuarine sites in Ceará, NE Brazil, 2008–2009. *Wader Study* 123(2):122–135. doi:10.18194/ws.00036
- Folmer EO, Olf H, Piersma, T (2010) How well do food distributions predict spatial distributions of shorebirds with different degrees of self-organization? *Journal of Animal Ecology*, 79(4):747-756. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01680.x
- Frias RT, Porto LRM, Fischer LG, Mancini PL (2022) Breeding biology review of White-backed Stilt *Himantopus melanurus* in Brazil and a case study in the largest restinga protected area (Aves, Charadriiformes, Recurvirostridae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 62:e202262042. <http://doi.org/10.11606/1807-0205/2022.62.042>
- Gao S (2019) Geomorphology and Sedimentology of Tidal Flats. Pp. 359-381 in Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS Eds. *Coastal Wetlands (Second Edition)*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63893-9.00010-1>
- Giménez L, Yannicelli B (2000) Longshore patterns of distribution of macroinfauna on a Uruguayan sandy beach: an analysis at different spatial scales and of their potential causes. *Marine Ecology Progress Series*, 199:111–125 <https://doi.org/10.3354/meps199111>
- Hartig F (2024) DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.7. doi: 10.32614/cran.package.dharma
- Kober K, Bairlein F (2006) Shorebirds of the Bragantian Peninsula I. Prey availability and shorebird consumption at a tropical site in northern Brazil. *Ornithologia Neotropical*, 17:531-548
- Kruskal WH, Wallis WA (1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260):583-621
- Kuwae T, Miyoshi E, Hosokawa S, Ichimi K, Hosoya J, Amano T, Moriya T, Kondoh M, Ydenberg RC, Elner RW (2012) Variable and complex food web structures revealed by exploring missing trophic links between birds and biofilm. *Ecology Letters*, 15:347-356. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01744.x
- Legendre P, Gallagher ED (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2): 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Lenth R (2025) emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.emmeans>. R package version 1.11.2. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

- 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*, 44:1397-1404
- 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*, 68:27-35
- Lercari D, Defeo O (2015) Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of the Southwestern Atlantic Ocean: Species turnover, stability and spatial synchrony. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154:184-193. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2015.01.011>
- Martínez-Curci NS, Azpiroz AB, Isacch JP, Elías R (2015a) Dietary relationships among Nearctic and Neotropical migratory shorebirds in a key coastal wetland of South America. *Emu-Austral Ornithology*, 115(4):326-334. <http://dx.doi.org/10.1071/MU15031>
- Martínez-Curci NS, Isacch JP, Azpiroz AB (2015b) Shorebird Seasonal Abundance and Habitat-use Patterns in Punta Rasa, Samborombón Bay, Argentina. *Waterbirds* 38(1):68-76. <http://dx.doi.org/10.1675/063.038.0109>
- Martínez-Curci NS, Petracci P (2016) Aves playeras del litoral costero de la provincia de Buenos Aires: ecología y conservación. Pp. 204-233 en Athor J, Celsi CE Eds. *La Costa Atlántica de Buenos Aires: naturaleza y patrimonio cultural*. Vázquez Mazzini Editores
- Mathot KJ, Piersma T, Elner R (2019) Shorebirds as integrators and indicators of mudflat ecology. Pp. 309-338 in Beninger PG Ed. *Mudflat Ecology*. Aquatic Ecology Series, Vol. 7. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-319-99194-8_12
- Murray NJ, Fuller RA (2015) Protecting stopover habitat for migratory shorebirds in East Asia. *Journal of Ornithology*, 156(1):217-225. doi:10.1007/s10336-015-1225-2
- Myers JP (1983) Conservation of migrating shorebirds: staging areas, geographic bottlenecks, and regional movements. *American Birds*, 37(1):23-25
- Nettleship DN (2020) Ruddy Turnstone (*Arenaria interpres*), version 1.0. In Billerman SM Ed. *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.rudtur.01>
- Ogle DH, Doll JC, Wheeler AP, Dinno A (2025) FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.FSA>. R package version 0.10.0. <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, Martino C, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2025) *vegan*:

- Community Ecology Package. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan>. R package version 2.7-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olalde J, Vanoli-Marfetán V, Melissari N, Celentano E, Jorge-Romero G, Rebufello-Karlon BA, Longo-Ihlenfeld E, Licandro JA, Toledo M, Bausero-Jorcin S, Lercari D (2025) Tourism-induced changes in invertebrate fauna on a Southwestern Atlantic exposed sandy beach. *Marine Pollution Bulletin*, 219:118249. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2025.118249>
- Passadore C, Giménez L, Acuña A (2007) Composition and intra-annual variation of the macroinfauna in the estuarine zone of the Pando Stream (Uruguay). *Brazilian Journal of Biology*, 67(2): 197-202 <https://doi.org/10.1590/S1519-69842007000200003>
- Paterson DM, Aspden RJ, Black KS (2009) Intertidal flats: ecosystem functioning of soft sediment systems. Pp. 317-338 in Perillo GME, Wolanski E, Cahoon DR, Brinson MM Eds. *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*. Elsevier
- Paulino J, Granadeiro JP, Henriques M, Belo J, Catry T (2021) Composition and abundance of shorebird and macroinvertebrate communities differ according to densities of burrowing fiddler crabs in tropical intertidal flats. *Hydrobiologia*, 848:3905-3919. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04601-1>
- Pebesma EJ (2004) Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences*, 30:683-691
- Pérez-Vargas A, Bernal M, Delgadillo C, González-Navarro E, Landaeta M (2016) Benthic food distribution as a predictor of the spatial distribution for shorebirds in a wetland of central Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 51(1):147-159. doi:10.4067/S0718-19572016000100014
- R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Remsen JV Jr, Areta JI, Bonaccorso E, Claramunt S, Lane DF, Robbins MB, Stiles FG, Zimmer KJ (2025) Version [30/03/2025]. A classification of the bird species of South America. Museum of Natural Science, Louisiana State University. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>
- Ribeiro PD, Iribarne OO, Navarro D, Jauregui L (2004) Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis*, 146:672–682. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00301.x>
- Santos JN, Gomes RDS, Vasconcellos RM, de Souza Silva D, Araújo FG (2014) Effects of morphodynamics and across-shore physical gradients on benthic macroinfauna on two sandy beaches in south-eastern Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94: 671–680. doi:10.1017/S0025315414000010
- Schlacher TA, Thompson L (2013) Spatial structure on ocean-exposed sandy beaches: faunal zonation metrics and their variability. *Marine Ecology Progress Series*, 478: 43–55. doi: 10.3354/meps10205

- Schoeman DS, Richardson AJ (2002) Investigating biotic and abiotic factors affecting recruitment of an intertidal clam on an exposed sandy beach using a generalized additive model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 276: 67–81. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00239-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00239-3)
- Sellers KF, Shmueli G (2010) A flexible regression model for count data. *The Annals of Applied Statistics*, 4(2):943-961. DOI: 10.1214/09-AOAS306
- Sibson R (1981) A brief description of natural neighbor interpolation. Pp. 21-36 in Barnett V Ed. *Interpreting Multivariate Data*. John Wiley, N.Y.
- Silveira L, Azpiroz AB (2025) Diversidad de ensambles de aves del Área Protegida Humedales del Santa Lucía, Uruguay. *El Hornero*, 40(2):15-28. <https://doi.org/10.56178/eh.v40i2.1519>
- VanDusen BM, Fegley SR, Peterson CH (2012) Prey Distribution, Physical Habitat Features, and Guild Traits Interact to Produce Contrasting Shorebird Assemblages among Foraging Patches. *PLoS ONE* 7(12): e52694. doi:10.1371/journal.pone.0052694
- Yu OH, Soh HY, Suh HL (2002) Seasonal zonation patterns of benthic amphipods in a sandy shore surf zone of Korea. *Journal of Crustacean Biology*, 22: 459–466

Capítulo 3: Variación estacional de la dieta del Tero real *Himantopus mexicanus* (Aves: Recurvirostridae) y su relación con la oferta de macrofauna bentónica en Playa Penino

Introducción

Conocer la dieta de las especies es fundamental para comprender sus requerimientos ecológicos y establecer medidas de manejo adecuadas para asegurar la disponibilidad de alimento y preservar la calidad del hábitat (Martínez-Curci et al. 2015; Catry et al. 2019). Además, a través del estudio de la ecología trófica se puede obtener información valiosa sobre el estado de las poblaciones de presas, las tramas tróficas, el funcionamiento ecosistémico y los factores ambientales que los influyen (Barrett et al. 2007; Bergamino et al. 2013). En particular, estudiar la dieta de los depredadores tope en sistemas naturales complejos brinda información sobre el estado del mismo al actuar como indicadores de la salud del sistema, siendo una herramienta valiosa para monitorear cambios en parámetros demográficos, impactos antropogénicos y cambios ambientales (Gaglio et al. 2017).

Los estudios de dieta en aves pueden realizarse mediante distintos métodos, incluyendo análisis del contenido estomacal, egagrópilas, fecas, isótopos estables y observación directa con binoculares o con cámaras digitales (Sánchez et al. 2005; Kuwae et al. 2012; Meerhoff et al. 2013; Alfaro et al. 2015; Gaglio et al. 2017; Chen et al. 2025). Todas las técnicas presentan sesgos, en el caso del estudio de fecas las variaciones en la digestibilidad de distintos tipos de presas, las dificultades para la identificación de los remanentes de las presas y la correcta identificación de las fecas son las principales limitantes (Alfaro et al. 2015). Sin embargo, esta metodología tiene la ventaja de ser una técnica no invasiva que, sumada a un método de colecta que asegure la correcta asignación a la especie de interés y la comparación con una colección de referencia de las potenciales presas en el sitio de estudio, ha permitido minimizar los sesgos y generar información valiosa sobre la dieta de distintas aves playeras, incluyendo algunas especies amenazadas (Alfaro et al. 2015, Martínez-Curci et al. 2015; Faria et al. 2018).

Las fecas colectadas pueden ser analizadas con distintas metodologías. En este trabajo se utilizaron dos aproximaciones complementarias, la identificación de restos macroscópicos de las presas con lupa y la identificación de fragmentos del ADN de las presas consumidas con la técnica de metabarcoding. El término metabarcoding hace referencia a un método molecular de identificación de especies a través del uso de una región corta estandarizada del ADN que tiene por objetivo la identificación de múltiples especies en muestras ambientales como suelo, agua y también heces (Alberdi et al. 2018). El metabarcoding es una técnica especialmente útil para identificar presas de cuerpo blando que no dejan remanentes identificables morfológicamente (Correia et al. 2023). A su vez, esta técnica molecular generalmente permite alcanzar una mayor resolución taxonómica en comparación a la identificación morfológica, siempre y cuando se cuente con una base de datos con las secuencias de ADN de las potenciales presas lo más completa posible (Correia et al. 2023). La combinación de dos o más métodos de análisis de la dieta permitiría lograr mejores resultados sorteando las limitaciones de cada uno (Catry et al. 2019).

El Tero real, *Himantopus mexicanus*, es un ave playera que presenta una distribución amplia en América con distintas subespecies (Lesterhuis et al. 2020). En Uruguay es una especie residente común en diversos ambientes acuáticos tanto costeros como interiores (Azpiroz 2012). En Playa Penino ha sido identificada previamente como el ave playera más abundante (Silveira & Azpiroz 2025), lo cuál a su vez fue corroborado en los muestreos de aves playeras realizados en esta Tesis (ver resultados del capítulo anterior). A pesar de ser una especie muy común, se desconoce su dieta no existiendo antecedentes en América del Sur. En Norte y Centroamérica se estudió la dieta en base al contenido estomacal de 80 individuos hallando que su composición era casi exclusivamente de origen animal (Wetmore 1925). El contenido estomacal de los individuos estudiados indicó una amplia diversidad de grupos taxonómicos consumidos incluyendo crustáceos, distintos órdenes de insectos, moluscos y pequeños peces óseos (Wetmore 1925). A su vez, se reporta la presencia de distintas semillas que posiblemente podrían contribuir a triturar los alimentos, además de ser una fuente de nutrientes adicional. Sin embargo, el material vegetal estuvo presente en un porcentaje muy reducido de los estómagos analizados (Wetmore 1925). Otro estudio realizado en el Gran Lago Salado, Estados Unidos, identificó larvas y adultos de insectos acuáticos como presas importantes del Tero real, otros grupos menos abundantes en la dieta incluyen distintos grupos de crustáceos como ostrácodos, anfípodos y copépodos, gasterópodos, nemátodos y ácaros de agua (Wilson 1973). El material vegetal estuvo prácticamente ausente en la dieta de los individuos estudiados y se vio que, en general, los invertebrados más abundantes fueron los ítems más importantes en la dieta del Tero real (Wilson 1973). Sin embargo, otro estudio realizado en el mismo lugar registró una dieta más selectiva, siendo los insectos acuáticos de la familia Corixidae las presas preferidas (Cavitt 2006). Otros taxones identificados en la dieta del Tero real fueron dípteros, coleópteros, himenópteros, odonatos y gasterópodos (Cavitt 2006). Cabe destacar que estos estudios se realizaron en una subespecie que no está presente en Uruguay; por lo tanto, si bien pueden existir similitudes, la dieta de la subespecie presente en nuestro país aún se desconoce en todo su rango de distribución.

Considerando que, en general, las aves playeras muestran una gran flexibilidad en su dieta seleccionando las presas más abundantes disponibles (Pérez-Vargas et al. 2016) y que los antecedentes del estudio de la dieta del Tero real reportan mayoritariamente un consumo oportunista de las presas más abundantes; se hipotetiza que la dieta de dicha especie en el área de estudio se compone principalmente de los invertebrados más abundantes y que la misma refleja la oferta estacional de presas. Teniendo en cuenta que Playa Penino presenta una gran abundancia de macroinvertebrados bentónicos (Lercari & Defeo 2006), se predice que la macrofauna bentónica es el principal recurso alimenticio del Tero real en el área de estudio.

El objetivo de este capítulo fue estudiar la variación estacional en la composición de la dieta del Tero real en Playa Penino, relacionándola con la oferta de presas de macrofauna bentónica.

Los objetivos específicos de este capítulo fueron:

1. Analizar la composición de la dieta del Tero real mediante el reconocimiento de restos macroscópicos de las presas en las fecas.
2. Relacionar la composición y variación estacional de la dieta del Tero real con la oferta de presas bentónicas.

3. Comparar los resultados obtenidos con la técnica morfológica y una técnica molecular (metabarcoding).

Metodología

Trabajo de campo

Se colectaron 30 fecas de Tero real por cada estación del año (totalizando 120 fecas) en los mismos meses que se realizaron los muestreos de macrofauna bentónica (mayo, agosto y noviembre de 2023 y febrero de 2024; ver capítulo anterior). Las heces fueron colectadas mediante observación directa de individuos con binoculares (10x50) hasta que defecaban. Solo se colectaron fecas frescas en los lugares donde se observaron individuos forrajeando activamente. Siempre se colectaron fecas de individuos que se encontraran forrajeando solos o en pequeños grupos integrados solamente por la especie objetivo. Esta metodología garantiza colectar fecas correspondientes a la especie de interés. Si las fecas habían sido depositadas en una depresión del sedimento conteniendo agua, eran mayormente líquidas o no se la lograba ubicar con certeza, no se las colectaba. Las mismas fueron almacenadas individualmente en bolsas plásticas con alcohol y preservadas en freezer a -20°C.

Trabajo de laboratorio

El contenido de las fecas se analizó en el Laboratorio de Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias, mediante el reconocimiento de remanentes de las presas consumidas utilizando una lupa estereoscópica (5X-20X). Las presas consumidas fueron identificadas usando las muestras de macrofauna colectadas en los muestreos estacionales realizados en los mismos meses que la colecta de fecas. En los casos que fue posible se contabilizó los individuos de cada presa consumidos. En el caso de poliquetos, se contaron pares de mandíbulas, o en el caso de los gasterópodos se contabilizó la cantidad de ápices o caparazones completos. Sin embargo, dado que no siempre fue posible estimar la abundancia de cada tipo de presas consumidas, el análisis de los datos se realizó mediante la estimación de la frecuencia de ocurrencia de cada ítem presa en el total de fecas analizadas.

Por otro lado, se realizó una pasantía en el Laboratorio de Biodiversidad y Genética del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE), donde se analizaron las mismas fecas mediante la técnica de metabarcoding para complementar los resultados de dieta con una técnica molecular. Durante la misma se realizaron extracciones de ADN de 20 de las fecas analizadas con lupa. Se seleccionaron al azar cinco fecas correspondientes a cada estación del año para ser analizadas de forma individual. Con las restantes fecas colectadas en cada estación se realizaron pools estacionales (total 4 pools), de los cuales también se realizaron extracciones de ADN para reducir los costos de analizar todas las fecas de forma individual. Cada pool consistió en un conjunto de 25 muestras colectadas en la misma estación en Playa Penino. El ADN fue extraído utilizando el kit comercial QIAamp Fast DNA Stool Mini Kit de la empresa QIAGEN siguiendo el protocolo de extracción del fabricante. Se midió la concentración y pureza de ADN extraído empleando un espectrofotómetro "NanoDrop". Posteriormente se amplificó la región del ADN extraído correspondiente a un fragmento de 83 pb del gen mitocondrial Citocromo C Oxidasa I (COI) a través de PCRs usando los primers forward BF2 (5'-GCHCCHGAYATRGCHTTYCC-3'; Elbrecht & Leese 2017) y reverse mICOLintR

(5'-GGRGGRTASACSGTTCASCCSGTSCC-3'; Leray et al. 2013). El gen COI es un marcador molecular ampliamente usado en animales capaz de diferenciar especies cercanamente emparentadas (Hebert et al. 2003; Curry et al. 2018). Para las PCRs se utilizó 7,5 μ L del kit comercial MangoMix conteniendo la Taq Polimerasa, $MgCl_2$ y los dNTPs, al cual se adicionó 0,05 μ L de agua, 0,15 μ L de BSA (10 Mg/mL), 0,3 μ L de primer reverse (10 pM), 3 μ L de primer forward (1 pM), 1 μ L de ADN y 3 μ L de bloqueador (10 pM). El bloqueador fue diseñado para evitar la amplificación del ADN del Tero real. La amplificación se realizó con las siguientes condiciones: un paso inicial de desnaturalización a 95°C por tres minutos, 45 ciclos con los siguientes parámetros: desnaturalización a 95°C por 45 segundos, annealing a 56°C por 90 segundos y elongación a 72°C por 25 minutos. En cada reacción de PCR fueron incorporados controles negativos. Se corrieron los productos de PCR en un gel de agarosa al 1.5% para evaluar si se obtuvo producto de PCR del tamaño de banda deseado. Los productos de PCR fueron purificados siguiendo el protocolo de Thermo Fisher Science (Werle et al. 1994). Finalmente, los fragmentos de ADN amplificados fueron secuenciados mediante tecnología de secuenciación masiva de nueva generación Ion Torrent-PGM, en el IIBCE. Para la identificación individual de cada muestra los primers empleados contaban con un Tag y secuencias adaptadoras para ser reconocidas por el equipo Ion Torrent-PGM.

Análisis de datos

Para cada muestra se registró la presencia o ausencia de cada ítem presa identificado. En tres de las 120 fecas colectadas no se identificaron restos macroscópicos de presas por lo que estas no se consideraron para el análisis de datos ya que no aportan información sobre la dieta y generan distancias indefinidas en métricas basadas en similitud. Se determinó la frecuencia de ocurrencia relativa de cada tipo de presa en cada estación (Duffy & Jackson 1986). Para evaluar si el número de muestras colectadas fue adecuado para describir la variación estacional de la dieta del Tero real, se construyeron curvas de rarefacción de la riqueza de presas por estación a partir de los datos de incidencia (presencia-ausencia), utilizando el paquete iNEXT (Hsieh et al. 2025) en el software estadístico R (v4.5.1; R Core Team 2025). Se estimó la riqueza ($q = 0$) en función del número de muestras mediante interpolación, con 1000 remuestreos bootstrap para calcular intervalos de confianza del 95%. Para evaluar los cambios en la composición de la dieta entre estaciones, se calculó una matriz de disimilitud utilizando la distancia de Jaccard. Esta medida es apropiada para datos binarios, ya que cuantifica el grado de diferenciación entre muestras en función de los ítems presentes en cada una (Legendre & Legendre 2012). La matriz de disimilitud resultante se utilizó en un análisis PERMANOVA con el paquete vegan (Oksanen et al. 2025) de R, para evaluar diferencias significativas en la composición de la dieta entre estaciones. Para identificar qué ítems presa caracterizan cada estación, se realizó un análisis de especies indicadoras utilizando el estadístico IndVal implementado en el paquete indicspecies (De Cáceres & Legendre 2009). Este método combina la especificidad (fidelidad de un ítem a un grupo) y la frecuencia de ocurrencia dentro del grupo (De Cáceres & Legendre 2009), permitiendo determinar qué presas son típicas o representativas de cada estación o combinación de estaciones. Para evaluar si los patrones de variación en la dieta del Tero real se corresponden con los patrones estacionales en la oferta de presas de macrofauna bentónica se realizó un análisis de co-inercia (Dray et al. 2003), empleando el paquete ade4 (Dray & Dufour 2007) en R. Debido a diferencias en la resolución taxonómica alcanzada entre la oferta de presas y la dieta, los taxones de artrópodos identificados en el

bentos (*Excireolana*, Diptera, Orthoptera, Linyphiidae y Sphaeromatidae) se agruparon en una única categoría (Arthropoda) para asegurar la consistencia taxonómica entre matrices al realizar el análisis de co-inercia. Además, considerando que los muestreos de dieta (fecas) y de macrofauna no compartían la misma estructura de replicación, ambas matrices se agregaron por estación para realizar una comparación temporal. Para los muestreos de macrofauna, se calculó la densidad promedio por estación para cada taxón. Para la dieta, se construyó una matriz de presencia/ausencia por taxón en cada estación, y se obtuvo la frecuencia de ocurrencia relativa de cada ítem trófico. Ambas matrices fueron transformadas mediante una transformación de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Posteriormente, cada conjunto fue analizado mediante un análisis de componentes principales (PCA), y las coordenadas resultantes se utilizaron como entrada para el análisis de co-inercia. La significancia estadística de la covariación entre matrices se evaluó mediante un test de Monte Carlo con 999 permutaciones.

Las secuencias de ADN obtenidas con la técnica de metabarcoding fueron procesadas en el software SEED2 (Větrovský et al. 2018). Se eliminaron las secuencias correspondientes a los adaptadores para el IonTorrent y primers. Luego se eliminaron las secuencias de longitud menor a 50 pb y de calidad (Q-score) inferior a 28. Con las secuencias restantes se formaron clusters con una similitud mayor al 97% utilizando la opción "Vsearch/ClustersOtusSize". Para los clúster que contaban con 10 o más lecturas (reads) se calculó la secuencia consenso. Dichas secuencias consenso fueron contrastadas con la base de datos de Genbank (NCBI Blast) para identificarlas taxonómicamente.

Resultados

En el análisis morfológico de las fecas se identificaron restos de presas correspondientes a seis taxones: *Heleobia* sp., *Erodona mactroides*, *Mytella charruana*, poliquetos, artrópodos y peces (Fig. 14). Se hallaron restos de gasterópodos del género *Heleobia* en el 70% de las fecas colectadas en otoño, mientras que su frecuencia de ocurrencia disminuyó marcadamente en las demás estaciones, especialmente en verano (Tabla 11). La frecuencia de ocurrencia del bivalvo *E. mactroides* fue más constante entre estaciones con valores más altos en otoño y verano (Tabla 11). El mejillón *M. charruana* estuvo presente en mayor porcentaje en otoño y ausente en verano (Tabla 11). En cuanto a los poliquetos, el porcentaje de ocurrencia más alto se registró en verano seguido por invierno, mientras que los artrópodos estuvieron presentes en mayor proporción de las muestras colectadas en primavera (Tabla 11). Por último, se observaron restos de peces óseos (vértebras) en un pequeño porcentaje de las muestras colectadas en verano (Tabla 11).

Tabla 11. Frecuencia de ocurrencia estacional de las distintas presas en la dieta del Tero real en Playa Penino. Entre paréntesis se indica la cantidad de fecas en las cuales se registró cada taxón.

Estación	<i>Heleobia</i> sp.	<i>E. mactroides</i>	<i>M. charruana</i>	Poliqueto	Artrópodo	Pez
Otoño	70% (21)	67% (20)	67% (20)	53% (16)	47% (14)	0%
Invierno	27% (8)	40% (12)	20% (6)	60% (18)	63% (19)	0%
Primavera	33% (10)	37% (11)	3% (1)	27% (8)	80% (24)	0%
Verano	3% (1)	53% (16)	0%	87% (26)	23% (7)	17% (5)
Total	33%	49%	22,5%	57%	53%	4%

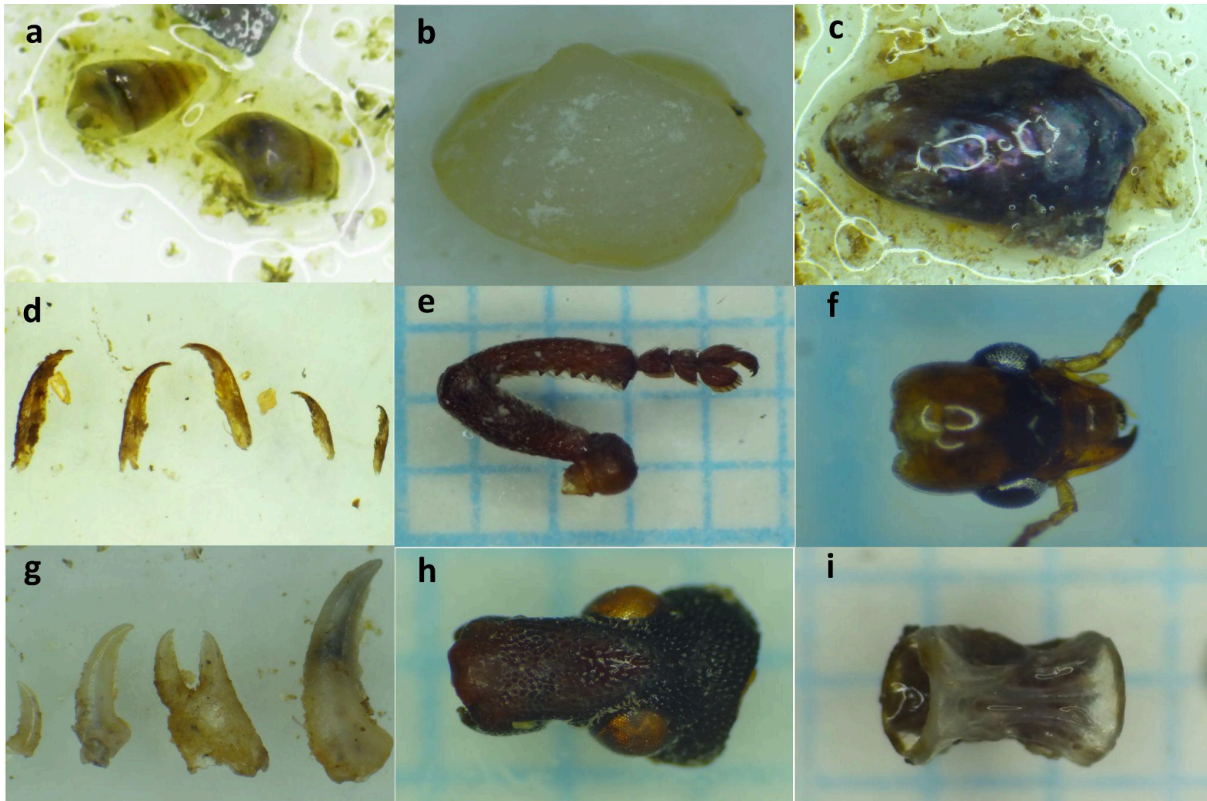


Figura 14. Restos de las presas consumidas hallados en fecas de Tero real colectadas en Playa Penino. a- *Heleobia* sp. b- *Erodona mactroides*. c- *Mytella charruana*. d- Mandíbulas de poliquetos. e- Apéndice de artrópodo. f- Cabeza de artrópodo (Hymenoptera). g- Pinzas de artrópodo (Decapoda). h- Cabeza de artrópodo. i- Vértebra de pez.

Las curvas de rarefacción obtenidas para los muestreos de otoño e invierno mostraron una tendencia clara a la estabilización, indicando que el esfuerzo de muestreo fue adecuado para describir la dieta del Tero real en dichas estaciones (Fig. 15). Mientras que en primavera y verano las curvas no alcanzan una asíntota y presentan mayor variabilidad, lo que indica que la riqueza de presas podría estar subestimada en estas estaciones (Fig. 15). Los resultados del análisis PERMANOVA revelaron diferencias significativas en la composición de la dieta del Tero real entre estaciones ($F = 12.3$, $R^2 = 0.25$, $p = 0.001$). El análisis de especies indicadoras identificó cinco tipos de presa asociados significativamente a una o más estaciones del año ($p < 0.01$). El mejillón se identificó como presa indicadora del otoño ($\text{IndVal} = 0.71$, $p = 0.001$), mientras que, los peces, a pesar de su baja ocurrencia, fueron indicadores del verano ($\text{IndVal} = 0.41$, $p = 0.003$). Tres ítems presentaron asociaciones más amplias entre estaciones. Los artrópodos ($\text{IndVal} = 0.77$, $p = 0.001$) y los gasterópodos *Heleobia* ($\text{IndVal} = 0.66$, $p = 0.001$) fueron indicadores del conjunto invierno–otoño–primavera, sugiriendo una ocurrencia consistente en la mayor parte del año, con excepción del verano. Finalmente, los poliquetos se asociaron al conjunto invierno–otoño–verano ($\text{IndVal} = 0.78$, $p = 0.001$), indicando una alta presencia en estas estaciones, pero no en primavera.

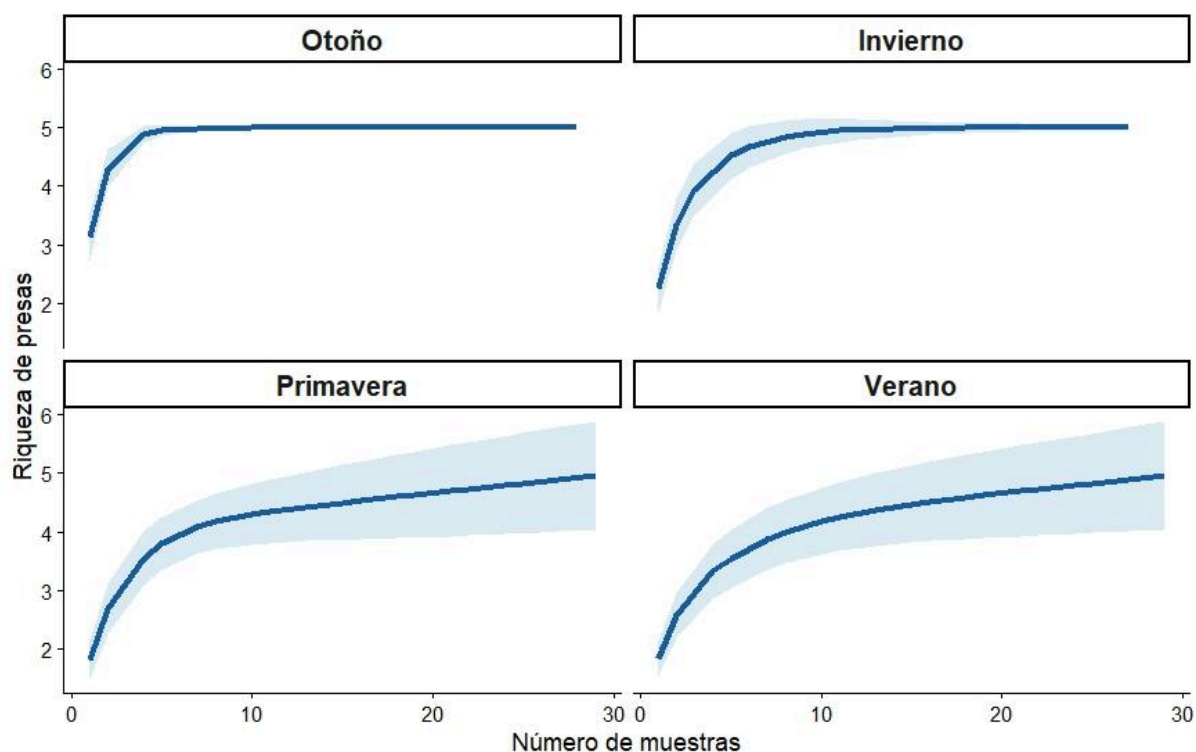


Figura 15. Curvas de rarefacción estacionales y bandas de confianza del 95% de la riqueza de presas en función del número de muestras (fecas) colectadas para describir la dieta del Tero real en Playa Penino.

El análisis de co-inercia reveló una relación fuerte y significativa entre la oferta de presas de macrofauna bentónica y la composición de la dieta del Tero real ($RV = 0.78$, $p = 0.044$). El primer eje explicó el 85% de la covarianza total entre ambos conjuntos de datos y el segundo eje el 13% (Fig. 16), indicando que la mayor parte de la estructura compartida entre matrices está dominada por un único gradiente principal. El primer eje de co-inercia mostró una alta correlación entre los PCA de la oferta de presas y la dieta ($r = 0.92$), evidenciando fuertes similitudes en la estructura multivariada de ambas matrices (Fig. 16).

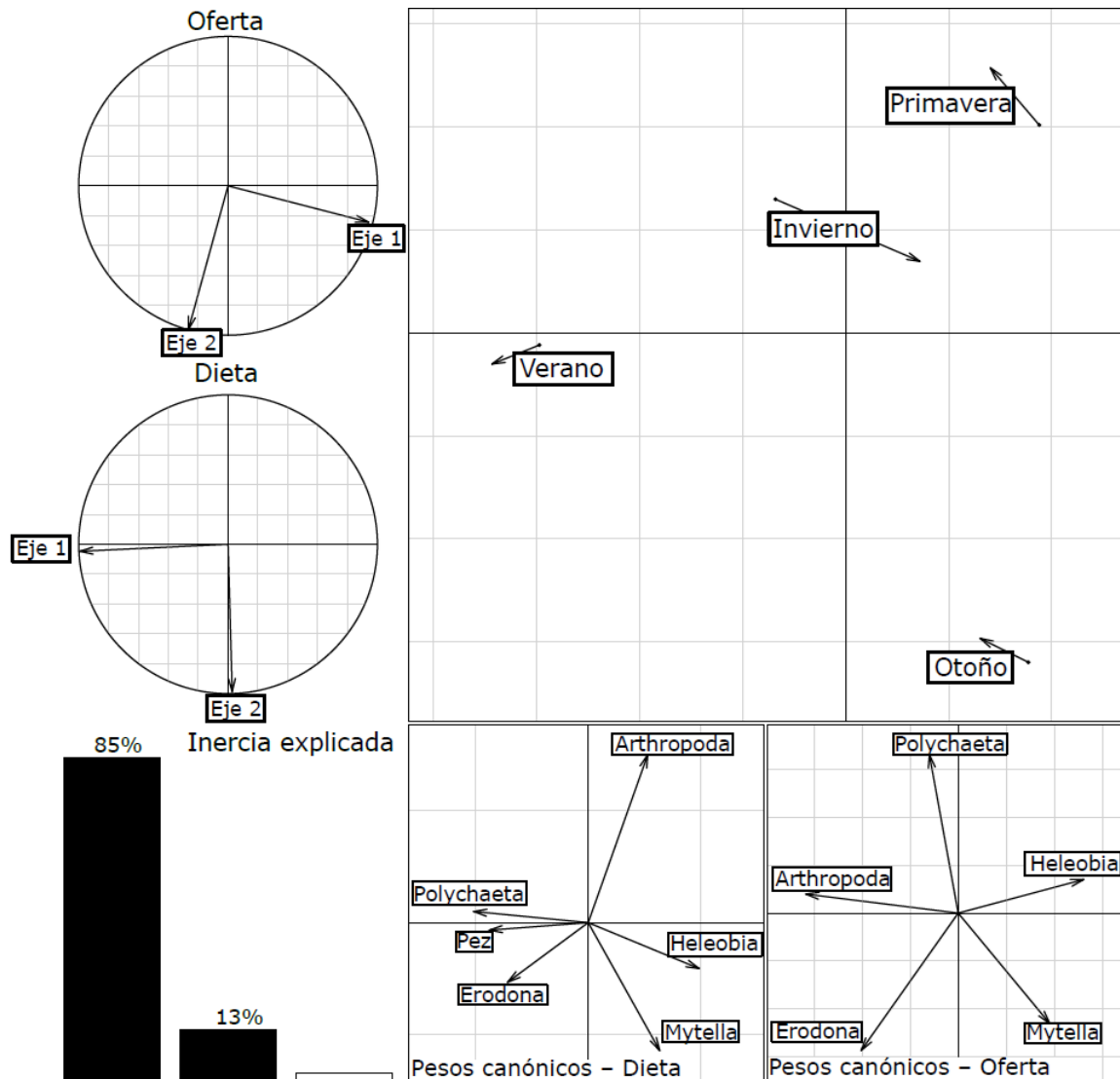


Figura 16. Análisis de co-inercia entre la oferta de presas de macrofauna bentónica y la composición de la dieta del Tero real.

En cuanto al análisis molecular de las fecas, sólo se obtuvieron resultados para tres muestras, no siendo las restantes extracciones de ADN exitosas. Debido al bajo número de muestras para las cuales se obtuvieron resultados no se realizaron análisis estadísticos y dichos resultados se presentan de forma cualitativa para su comparación con los resultados obtenidos con la técnica morfológica en esas mismas fecas. En las secuencias generadas se identificaron ocho phyla y 16 órdenes. De estos, se filtraron tres órdenes pertenecientes a los phyla Ascomycota y Oomycota por tratarse de hongos que podrían ser contaminaciones de las muestras en lugar de formar parte de la dieta. *Heleobia* sp. fue el taxón con mayor cantidad de lecturas (reads) en dos de las tres fecas analizadas con esta técnica (Fig. 17). Mientras que Coleoptera lo fue en la restante muestra, en la cual se identificó la mayor diversidad de taxones (Fig. 17).

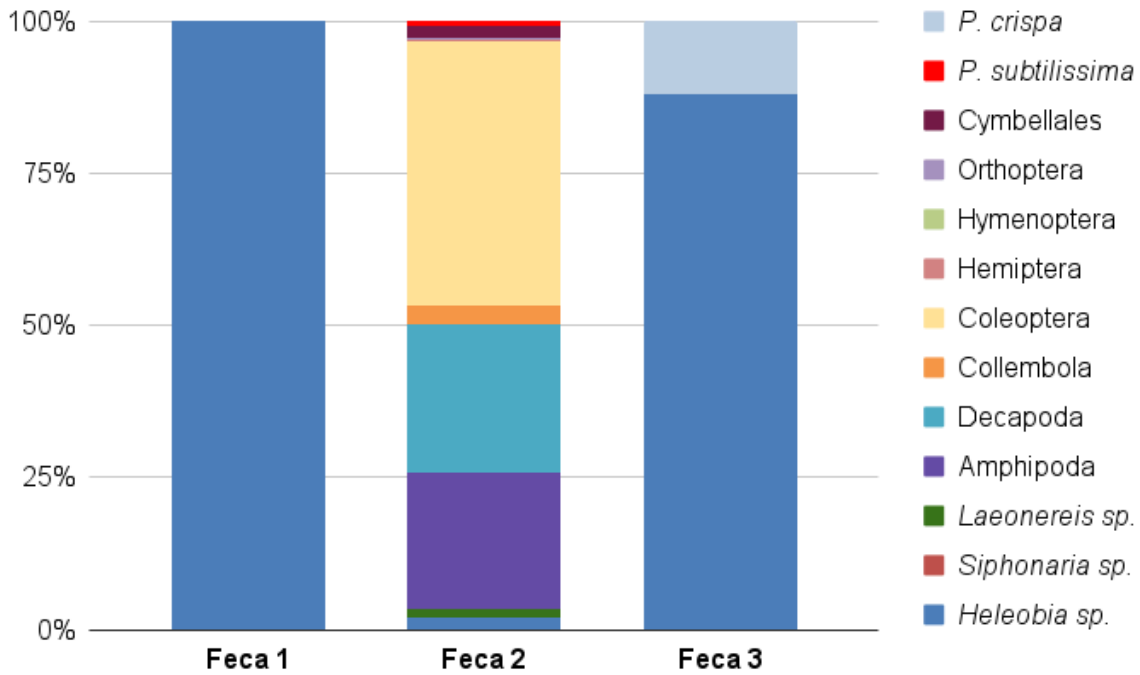


Figura 17. Proporción de lecturas (reads) de los distintos taxones identificados mediante metabarcoding en tres fecas de Tero real.

Los resultados obtenidos con la técnica de metabarcoding indicaron un espectro más amplio de presas consumidas incluyendo moluscos gasterópodos del género *Siphonaria*, diatomeas (Cymbellales), algas rojas (*Polysiphonia subtilissima*) y algas verdes (*Prasiola crispa*). Además de una mayor resolución taxonómica dentro del phylum Arthropoda confirmando la presencia de cuatro órdenes de insectos y dos de crustáceos malacostráceos, además de colémbolos. En la tabla 12 se presenta una comparación cualitativa de los taxones identificados con ambas metodologías en dichas fecas. Los moluscos bivalvos solamente fueron identificados con la técnica morfológica, mientras que otros taxa como los distintos órdenes de insectos, Collembola, Decapoda, Amphipoda, las algas y diatomeas solamente fueron identificados mediante metabarcoding.

Tabla 12. Resultados obtenidos del análisis del contenido de tres fecas de Tero real con la técnica morfológica (“Morfo”: reconocimiento de restos macroscópicos de las presas) y la molecular (“Mol”: metabarcoding). Se resaltan en verde los taxones que fueron identificados con ambas técnicas.

Phylum	Taxón	Feca 1		Feca 2		Feca 3	
		Morfo	Mol	Morfo	Mol	Morfo	Mol
Mollusca	<i>E. mactroides</i>	si	no	si	no	si	no
Mollusca	<i>M. charruana</i>	si	no	si	no	si	no
Mollusca	<i>Heleobia</i> sp.	si	si	no	si	si	si
Mollusca	<i>Siphonaria</i> sp.	no	no	no	si	no	no
Annelida	<i>Laeonereis</i> sp.	si	no	si	si	no	no
Arthropoda	Coleoptera	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Hemiptera	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Hymenoptera	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Orthoptera	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Collembola	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Decapoda	no	no	no	si	no	no
Arthropoda	Amphipoda	no	no	no	si	no	no
Ochrophyta	Cymbellales	no	no	no	si	no	no
Rhodophyta	<i>P. subtilissima</i>	no	no	no	si	no	no
Chlorophyta	<i>P. crista</i>	no	no	no	no	no	si

Discusión

En esta Tesis se estudió por primera vez la composición y variación anual de la dieta del Tero real en América del Sur, una especie de ave playera muy común en distintos ambientes acuáticos tanto costeros como interiores. Si bien existen algunos antecedentes de estudios de la dieta en la misma especie en América del Norte y el Caribe, se trata de otra subespecie cuya área de distribución no llega al sur de Sudamérica (Lesterhuis et al. 2020). En términos generales los resultados obtenidos coinciden con la dieta registrada para la especie en Norteamérica donde se identificaron restos de artrópodos, moluscos y pequeños peces óseos en el contenido estomacal de adultos y juveniles (Wetmore 1925). En otros estudios más recientes las principales presas identificadas en la dieta de esta ave fueron larvas y adultos de insectos acuáticos aunque también se registraron crustáceos, gasterópodos y otros órdenes de insectos en menor abundancia (Wilson 1973; Cavitt 2006). Sin embargo, en Playa Penino las presas más frecuentes en la dieta del Tero real fueron los moluscos y poliquetos, excepto en primavera donde la frecuencia de restos de artrópodos en las fecas fue mayor. En este estudio los insectos y otros artrópodos, como crustáceos, estuvieron presentes en la dieta del Tero real aunque no se alcanzó una mayor resolución taxonómica debido a que estos grupos no fueron el foco de estudio en los muestreos de oferta de presas por lo que no se contaba con material de referencia para el reconocimiento

de los restos en las fecas. Estudios previos reportan que el material vegetal está ausente o en muy baja frecuencia en la dieta de esta ave y, en general, los invertebrados más abundantes son los ítems más importantes en la dieta del Tero real (Wilson 1973), lo cual coincide con los resultados obtenidos.

El análisis de especies indicadoras reflejó que la composición de presas no solo varía entre estaciones del año sino que, mientras algunas presas mostraron una marcada presencia estacional, otras presentaron ocurrencias anuales más amplias. Los mejillones fueron un ítem presa indicador del otoño, y los peces fueron indicadores del verano. Si bien, en general ambos tipos de presa no fueron muy frecuentes en la dieta, en especial los peces, estos resultados indican que el Tero real aprovecha los recursos disponibles en cada estación del año como se ha indicado para la especie en el hemisferio norte (Wilson 1973). En la oferta de presas los mejillones estuvieron presentes en baja densidad en otoño, y prácticamente ausentes el resto del año (ver capítulo anterior), reflejándose dicho patrón en las fecas donde el mayor porcentaje conteniendo restos de mejillones se dió en otoño. Estos organismos son sésiles y su presencia en el sitio de estudio podría deberse a la cercanía a una zona rocosa en Playa Pascual, lo cual les proveería un sustrato duro donde fijarse. Algunos individuos podrían haberse desprendido del sustrato producto de tormentas llegando individuos vivos disponibles para las aves a Playa Penino. La llegada de esta fuente de alimento proveniente de otras zonas estaría brindando un recurso ocasional que estaría siendo aprovechado por estas aves. En el caso de los peces, que se hayan encontrado restos solamente en verano podría asociarse a que el área de estudio se ubica en una zona de gran importancia para el desove y cría de muchas especies de peces (Achkar et al. 2013) por lo que la presencia de individuos juveniles de un tamaño que puede ser ingerido por el Tero real se daría en verano y no en otros momentos del año. En cambio otros recursos que presentaron mayor importancia en la dieta son presas que muestran una ocurrencia más constante en el año como el bivalvo *E. mactroides* o los poliquetos.

La dieta de esta ave playera presentó diferencias significativas entre estaciones del año. El análisis de co-inercia indicó que existe una co-variación fuerte entre la disponibilidad de macroinvertebrados bentónicos y la dieta observada. A su vez, la alta correlación entre los ejes de ambos PCA también sugiere una tendencia marcada a la variación estacional similar entre la oferta de presas y la dieta del Tero real. Estos resultados indican que la dieta refleja en gran medida la oferta estacional de presas sugiriendo un consumo oportunista por parte del Tero real. Estos resultados coinciden con estudios realizados en la misma especie en Norteamérica donde la composición de la dieta reflejó la disponibilidad de presas, siendo los invertebrados más abundantes los ítems más importantes observados en la dieta (Wilson 1973). Sin embargo, existe la posibilidad de que, dentro de la oferta estacional de presas, ocurra una selección por parte del Tero real. Si bien en este estudio no se evaluó la ocurrencia de preferencias, un estudio previo evidenció una mayor proporción de determinado tipo de presas en la dieta de lo esperado en función de su disponibilidad en el sitio estudiado (Cavitt 2006). Por lo tanto, la selección de presas también puede haber influenciado la composición estacional de la dieta observada además de las variaciones en la disponibilidad. Otros factores que también pueden haber incidido en las variaciones estacionales registradas en la dieta son el tamaño de las presas, influenciado por los ciclos de vida de las especies, y su accesibilidad, la cual también puede haber variado entre estaciones en función de cambios en las condiciones ambientales. El Tero real utiliza una técnica de forrajeo principalmente táctil en la cual detecta a las presas dentro del sedimento

mediante vibraciones y cambios de presión (Gussoni & Guaraldo 2006; Colwell 2010). Teniendo en cuenta que la saturación de agua en el sedimento mejora la transmisión de vibraciones facilitando la detección de presas por las aves que emplean un forrajeo táctil (du Toit et al. 2024), las variaciones estacionales en la humectación pueden haber modificado la detectabilidad de las presas influyendo en su accesibilidad y, por ende, en la composición de la dieta del Tero real. Estudios en otras especies de aves playeras también han reportado variaciones estacionales en la composición de la dieta que podrían estar asociadas a cambios en la abundancia y disponibilidad de las presas (Sánchez et al. 2005; Martínez-Curci et al. 2015). Estos resultados coinciden con el hecho de que las aves playeras muestran una gran flexibilidad en su dieta exhibiendo comportamientos oportunistas al seleccionar las presas más abundantes disponibles (Pérez-Vargas et al. 2016).

Con la técnica de metabarcoding se logró identificar un espectro más amplio de presas que no fueron reconocidas en el trabajo con lupa pero, a su vez, algunas presas solamente fueron identificadas morfológicamente. Estos resultados indican que ambas técnicas brindan resultados complementarios, lo cual ha sido reportado en estudios previos de dieta en aves playeras (Correia et al. 2023). La técnica molecular permitió lograr una resolución taxonómica mayor dentro del phylum Arthropoda, llegando al nivel de orden. Que no se haya logrado una resolución aún mayor con dicha técnica podría deberse a la ausencia de secuencias emparentadas a un nivel taxonómico menor en la base de datos con la cual se compararon las secuencias obtenidas. La ausencia de secuencias de la biodiversidad local en las bases de datos es una de las principales limitantes para los estudios de dieta mediante metabarcoding (Liu et al. 2021). A esto podría deberse el hecho de que algunas presas no hayan sido identificadas a través de la técnica molecular a pesar de que sí fueron identificadas en las mismas muestras mediante la técnica morfológica. Este podría ser el caso de *E. mactroides* que no cuenta con secuencias disponibles en GenBank. Sin embargo, puede haber ocurrido que los primers utilizados no sean eficientes amplificando bivalvos, ya que el mejillón *M. charruana* tampoco fue identificado de forma molecular a pesar de que sí existen secuencias disponibles para dicha especie en GenBank. Por otro lado, mediante metabarcoding se identificaron en las fecas algas pertenecientes a distintos grupos incluyendo diatomeas así como algas verdes y rojas. Los antecedentes de estudio de la dieta del Tero real en América del Norte no reportan la presencia de algas (Wilson 1973; Cavitt 2006). La identificación de restos de ADN de algas en las fecas de Tero real podrían deberse al consumo del biofilm de fitobentos presente en Playa Penino o bien a su ingesta incidental al capturar las presas. Los distintos grupos de algas identificados son componentes comunes del fitobentos en el sedimento de ambientes intermareales y ha sido reportada su presencia en el Río de la Plata (Hareau & Silva 1984; Gómez et al. 2004). En Playa Penino la presencia de biofilm es común siendo muy abundante en ciertos momentos y sectores por lo que podría ocurrir ingesta accidental al capturar las presas. Aunque estudios relativamente recientes han demostrado que otras especies de aves playeras consumen activamente el biofilm presente en el sedimento en este tipo de ambientes y que el mismo podría ser una fuente de alimento utilizada por otras aves playeras (Kuwae et al. 2012). El hecho de no haber logrado extraer ADN de las restantes fecas podría deberse a la degradación del mismo o que el método y tiempo de preservación de las muestras no haya sido adecuado para estudios moleculares (las fecas fueron preservadas en freezer durante algunos meses hasta el momento de realizar las extracciones). Que las mismas no estuvieran frescas puede haber afectado la calidad del ADN y en consecuencia el

desempeño de las extracciones (Liu et al. 2021). A su vez, algunas sustancias producidas durante el pasaje por el tubo digestivo pueden reducir significativamente el éxito de amplificación de ADN a partir de muestras fecales (Liu et al. 2021). A pesar de esto, esta técnica aportó información complementaria a la técnica tradicional confirmando ser una metodología muy valiosa para estudios de dieta.

Los resultados de este estudio aportan información novedosa sobre la composición y variación estacional de la dieta de una especie de ave playera residente y muy abundante en Playa Penino y evidencian la importancia de la comunidad de invertebrados bentónicos como recurso alimenticio clave para esta especie. Se confirmó la predicción planteada, al constatar que los invertebrados bentónicos son el principal recurso trófico del Tero real en Playa Penino, aunque también se observó que esta ave aprovecha otros recursos como distintos grupos de artrópodos y peces óseos. En particular, se destaca la importancia de la zona supramareal y la vegetación costera como un componente más del sistema costero aportando recursos como artrópodos terrestres (Mourglia et al. 2015) que fueron un componente importante de la dieta del Tero real en primavera. Se demostró que el Tero real utiliza distintos recursos tróficos en función de la variación en la disponibilidad de presas como se ha visto en esta y otras especies de aves playeras (Wilson 1973; Martínez-Curci et al. 2015). Esta plasticidad y capacidad de adaptación a los recursos temporalmente disponibles permitiría sobrevivir en ambientes con importantes variaciones en la disponibilidad de presas (Chen et al. 2025). La abundancia relativamente constante a lo largo del año de algunas presas, como *E. mactroides* y los poliquetos, sumada a los picos de abundancia estacional de otras, como *Heleobia* y distintos artrópodos, hacen de Playa Penino un hábitat clave para la alimentación de las aves playeras por la disponibilidad continua de distintos tipos de presas. Esta oferta constante de recursos permiten a Playa Penino albergar una gran abundancia de aves playeras a lo largo del año, tanto de especies residentes como migratorias, como se observó en el capítulo anterior. Para que este sitio conserve las características que lo convierten en un área de importancia para la alimentación de las aves playeras es necesario realizar una buena gestión del área con foco en la conservación de su biodiversidad.

Referencias bibliográficas

- Achkar M, Domínguez A, Pesce F (2013) Cuencas hidrográficas del Uruguay: situación y perspectivas ambientales y territoriales. Programa Uruguay Sustentable. REDES-AT. Montevideo
- Alberdi A, Aizpurua O, Gilbert MTP, Bohmann K (2018) Scrutinizing key steps for reliable metabarcoding of environmental samples. *Methods in Ecology and Evolution* 9(1):134-147. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12849>
- Alfaro M, Sandercock BK, Liguori L, Arim M (2015) The diet of Upland Sandpipers (*Bartramia longicauda*) in managed farmland in their Neotropical non-breeding grounds. *Ornitología Neotropical* 26(4):337-347 <https://doi.org/10.58843/ornneo.v26i4.69>

- Azpiroz AB (2012) Aves de las Pampas y Campos de Argentina, Brasil y Uruguay. Una guía de identificación. PRESSUR, Nueva Helvecia, Uruguay
- Barrett RT, Camphuysen CJ, Anker-Nilssen T, Chardine JW, Furness RW, Garthe S, Hüppop O, Leopold MF, Montevecchi WA, Veit RR (2007) Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, 64:1675-1691. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm152>
- Bergamino L, Gómez J, Barboza FR, Lercari D (2013) Major food web properties of two sandy beaches with contrasting morphodynamics, and effects on the stability. *Aquatic Ecology*, 47:253-261. <https://doi.org/10.1007/s10452-013-9440-5>
- Catry I, Sampaio A, Silva MC, Moreira F, Franco AMA, Catry T (2019) Combining stable isotope analysis and conventional techniques to improve knowledge of the diet of the European roller *Coracias garrulus*. *Ibis* 161:272–285. <https://doi.org/10.1111/ibi.12625>
- Cavitt JF (2006) Productivity and foraging ecology of two co-existing shorebird species breeding at Great Salt Lake, UT: 2005 – 2006 Report. Avian Ecology Laboratory Technical Report. AEL 06-03. Weber State University, Ogden UT
- Chen D, Jia Y, Yao K, Jiao S, Jing L, Wu M (2025) Different Diets in the Same Habitat: How Food Resource Distribution Shapes the Foraging Preferences of Shorebirds in Hangzhou Bay. *Ecology and Evolution* 15(9):e72056. <https://doi.org/10.1002/ece3.72056>
- Colwell MA (2010) Shorebird ecology, conservation, and management. University of California Press
- Correia E, Granadeiro JP, Santos B, Regalla A, Mata VA, Catry T (2023) Trophic ecology of a migratory shorebird community at a globally important non-breeding site: combining DNA metabarcoding and conventional techniques. *Marine Ecology Progress Series*, 705:127-144. <https://doi.org/10.3354/meps14241>
- Curry CJ, Gibson JF, Shokralla S, Hajibabaei M, Baird DJ (2018) Identifying North American freshwater invertebrates using DNA barcodes: are existing COI sequence libraries fit for purpose? *Freshwater Science*, 37(1):178-189. <https://doi.org/10.1086/696613>
- De Cáceres M, Legendre P (2009) Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90:3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11):3078-3089. <https://doi.org/10.1890/03-0178>
- Dray S, Dufour A (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4):1-20. <https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>

- du Toit CJ, Chinsamy A, Cunningham SJ (2024) Good vibrations: remote-tactile foraging success of wading birds is positively affected by the water content of substrates they forage in. *Journal of Avian Biology*, 2024:e03243. <https://doi.org/10.1111/jav.03243>
- Duffy DC, Jackson S (1986) Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds*, 9:1-17
- Elbrecht V, Leese F (2017) Validation and development of COI metabarcoding primers for freshwater macroinvertebrate bioassessment. *Frontiers in Environmental Science*, 5:11. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2017.00011>
- Faria FA, Albertoni EF, Bugoni L (2018) Trophic niches and feeding relationships of shorebirds in southern Brazil. *Aquatic Ecology* 52(4):281-296. <https://doi.org/10.1007/s10452-018-9663-6>
- Gaglio D, Cook TR, Connan M, Ryan PG, Sherley RB (2017) Dietary studies in birds: testing a non-invasive method using digital photography in seabirds. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(2):214-222. doi: 10.1111/2041-210X.12643
- Gómez N, Hualde PR, Licursi M, Bauer DE (2004) Spring phytoplankton of Río de la Plata: a temperate estuary of South America. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2):301-309. doi:10.1016/j.ecss.2004.05.007
- Gussoni COA, Guaraldo AC (2006) Comportamento de forrageamento do pernillongo-de-costas-brancas, *Himantopus melanurus* (Vieillot, 1817) (Aves: Recurvirostridae) em Santa Gertrudes, SP, Brasil. *Lundiana*, 7(2):149-150
- Hareau A, Silva S (1984) Contribución a la ficoflora marina bentónica de Montevideo, Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo Nacional de Historia Natural*, 65:1-2
- Hebert PDN, Ratnasingham S, deWaard JR (2003) Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* 270, S96-S99. doi: 10.1098/rsbl.2003.0025
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2025) iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 3.0.2. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>
- Kuwae T, Miyoshi E, Hosokawa S, Ichimi K, Hosoya J, Amano T, Moriya T, Kondoh M, Ydenberg RC, Elner RW (2012) Variable and complex food web structures revealed by exploring missing trophic links between birds and biofilm. *Ecology Letters*, 15:347-356. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01744.x
- Legendre P, Gallagher ED (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129(2):271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology* (3rd English ed.). Elsevier
- Leray M, Yang JY, Meyer CP, Mills SC, Agudelo N, Ranwez V, Boehm JT, Machida RJ (2013) A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI

- region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in zoology*, 10(1), 34. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-34>
- 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*, 68:27-35
- Lesterhuis A, Smith P, Clay R (2020) First record of *Himantopus mexicanus mexicanus* and notes on breeding of *H. M. Melanurus* in Paraguay. *Wader Study* 127(2):162-164. doi:10.18194/ws.00197
- Liu G, Zhang S, Zhao X, Li C, Gong M (2021) Advances and Limitations of Next Generation Sequencing in Animal Diet Analysis. *Genes*, 12:1854. <https://doi.org/10.3390/genes12121854>
- Martínez-Curci NS, Azpiroz AB, Isacch JP, Elías R (2015) Dietary relationships among Nearctic and Neotropical migratory shorebirds in a key coastal wetland of South America. *Emu-Austral Ornithology*, 115(4):326-334. <http://dx.doi.org/10.1071/MU15031>
- Meerhoff EI, Rodríguez-Gallego LR, Claramunt S (2013) Dieta de ocho especies de aves costeras en la barra de Laguna de Rocha, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 22(1):12-22
- Mourglia V, González-Vainer P, Defeo O (2015) Distributional patterns in an insect community inhabiting a sandy beach of Uruguay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 166:65-73. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.011>
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Borman T, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, Martino C, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2025) vegan: Community Ecology Package. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.vegan>. R package version 2.7-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pérez-Vargas AD, Bernal M, Delgadillo CS, González-Navarro EF, Landaeta MF (2016) Benthic food distribution as a predictor of the spatial distribution for shorebirds in a wetland of central Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1):147-159. doi: 10.4067/S0718-19572016000100014
- R Core Team (2025) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Sánchez MI, Green AJ, Castellanos EM (2005) Seasonal variation in the diet of Redshank *Tringa totanus* in the Odiel Marshes, southwest Spain: a comparison of faecal and pellet analysis. *Bird Study*, 52(2):210-216. <https://doi.org/10.1080/00063650509461393>

- Silveira L, Azpiroz AB (2025) Diversidad de ensamblajes de aves del Área Protegida Humedales del Santa Lucía, Uruguay. *El Hornero*, 40(2):15-28. <https://doi.org/10.56178/eh.v40i2.1519>
- Větrovský T, Baldrian P, Morais D (2018) SEED 2: a user-friendly platform for amplicon high-throughput sequencing data analyses. *Bioinformatics*, 34(13):2292-2294. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty071>
- Werle E, Schneider C, Renner M, Völker M, Fiehn W (1994) Convenient single-step, one tube purification of PCR products for direct sequencing. *Nucleic acids research* 22(20):4354-4355. doi: 10.1093/nar/22.20.4354
- Wetmore A (1925) Food of American phalaropes, avocets, and stilts. U.S. Department of Agriculture bulletin N°1359, Washington DC, USA
- Wilson GW (1973) The foods and feeding habits of botulism intoxicated and healthy waterbirds on the Bear River Refuge, Utah, with emphasis on the American avocet and black-necked stilt. Thesis, Utah State University, Logan, Utah, USA

Capítulo 4: Conclusiones

Playa Penino alberga una gran abundancia y biomasa de macroinvertebrados bentónicos con importantes variaciones temporales y espaciales que se reflejan en la distribución y abundancia de las aves playeras. Se evidenció una relación positiva débil entre la abundancia total de aves playeras y la densidad y biomasa de macrofauna, aunque su intensidad fue espacial y temporalmente variable siendo significativa solamente en determinadas zonas o en ciertos momentos del año. Estos resultados indican que la macrofauna bentónica constituye un recurso trófico clave para las aves playeras en el área de estudio y es un factor importante modelando la distribución espacio-temporal de la comunidad de aves playeras, aunque no es el único. Existen otros factores ecológicos que no fueron considerados en este estudio, como la detectabilidad de las presas o el riesgo de depredación, los cuales probablemente también influyan en la distribución de las aves playeras explicando que la intensidad de la relación entre ambas comunidades haya sido variable.

La comunidad de macroinvertebrados bentónicos en Playa Penino se caracterizó por una riqueza relativamente baja (nueve taxones) y altos valores de abundancia (en promedio 1660 ind/m²), patrón consistente en ambientes estuarinos dónde, en general, pocas especies están adaptadas a los cambios de salinidad. La estructura comunitaria bentónica estuvo dominada por tres taxones muy abundantes en todas las zonas y estaciones del año, siendo estos los gasterópodos del género *Heleobia*, el bivalvo *Erodona mactroides* y los poliquetos del género *Laeonereis*. En cambio, los restantes seis taxones fueron registrados de forma ocasional y en muy baja densidad. En contraste, la comunidad de aves playeras presentó una riqueza elevada (15 especies) con una importante presencia de especies migratorias (11), tanto neárticas (nueve) como neotropicales (dos), como había sido reportado anteriormente para el área de estudio. Estos resultados refuerzan la importancia de Playa Penino como sitio no reproductivo y punto de parada durante la migración para muchas de las especies registradas, consolidando así la relevancia ecológica del sitio no sólo a nivel local sino también articulando dinámicas migratorias a escala regional.

Por otro lado, se generó información novedosa sobre la composición y variación anual de la dieta del Tero real en Playa Penino, siendo el primer estudio sobre la dieta de esta especie realizado en América del Sur. Se confirmó la importancia de la macrofauna bentónica como recurso trófico clave para el ave playera más abundante en Playa Penino, aunque también se observó que esta aprovecha otros recursos como insectos y peces, constituyendo una fuente valiosa de alimento en ciertas épocas del año. La dieta de esta ave presentó diferencias significativas entre estaciones del año reflejando las variaciones en la oferta de presas en el área de estudio, indicando un consumo oportunista de las presas disponibles por parte del Tero real. Los resultados obtenidos con las dos técnicas empleadas indican que las mismas brindan resultados complementarios. Mediante la técnica de metabarcoding se identificó un espectro más amplio de presas y se logró una resolución taxonómica mayor aportando información complementaria a la técnica tradicional y confirmando ser una metodología muy valiosa para estudios de dieta.

Playa Penino es un ecosistema único en la costa uruguaya, donde convergen distintas características ambientales particulares que dan lugar a la formación de la única planicie de

marea de nuestro país. La caracterización ambiental demostró que, a pesar de su aspecto simple y uniforme, Playa Penino presenta una gran heterogeneidad espacial y temporal que se vió reflejada en las variaciones en la distribución y composición de las comunidades que alberga, siendo un ambiente altamente complejo y dinámico. A pesar de que su extensión es mucho menor en comparación a otras planicies de marea de Sudamérica, Playa Penino es un punto clave para numerosos individuos de distintas especies de aves playeras migratorias que dependen del mismo ya sea como punto de parada o sitio no reproductivo. Teniendo en cuenta su cercanía a la capital del país y su relevancia para la avifauna residente y migratoria, Playa Penino constituye un sitio con un gran potencial para el turismo de avistamiento de aves y para la educación ambiental lo cual le da un valor agregado al sitio, brindando oportunidades para el desarrollo sostenible y la valorización del mismo. A su vez, al tratarse de un ecosistema particular y diferente al resto de los sistemas costeros de Uruguay, Playa Penino brinda una oportunidad única para el desarrollo de investigaciones enfocadas en múltiples aspectos de este tipo de ambientes, tanto biológicos como físicos, teniendo un gran potencial para la investigación científica. Si bien el presente estudio abarcó distintos aspectos ecológicos del sistema, aún queda mucho por investigar para mejorar nuestra comprensión sobre las características del mismo y las interacciones entre los organismos que lo habitan.

La gran densidad y biomasa de macrofauna bentónica junto a la disponibilidad continua de distintos tipos de presas hacen de Playa Penino un hábitat clave para la alimentación de las aves playeras que utilizan este sitio ya sea durante todo el año así como de forma estacional. Para que este sitio mantenga las características que lo convierten en un área de importancia para la alimentación de las aves playeras es necesario realizar una buena gestión del área con foco en la conservación de su biodiversidad. Recientemente el Municipio de Ciudad del Plata implementó medidas para evitar el ingreso de vehículos a Playa Penino lo cual representa un primer gran paso para evitar el deterioro del sistema y la perturbación de las aves. Sin embargo, aún hay muchos aspectos en los cuales se debe seguir trabajando, como en la incorporación de un servicio de guardaparques que garantice una protección efectiva de este ecosistema único en la costa uruguaya. Considerando la baja superficie ocupada por este tipo de ecosistemas en las costas del mundo y la elevada importancia de los mismos para las aves playeras migratorias, la protección efectiva de estos sitios es fundamental para su conservación. Para que las medidas de gestión sean efectivas se requiere de un enfoque integral que contemple los distintos componentes bióticos del sistema así como el ambiente físico del cual dependen.

Anexos

Anexo 1. Comparaciones pareadas de las variables físicas entre zonas intermareales en Playa Penino.

Variable	Comparación	z	p-valor
Granulometría	Inf - Med	-3.348	0.0012
Granulometría	Inf - Sup	-5.419	<0.0001
Granulometría	Med - Sup	-2.070	0.0384
Humectación	Inf - Med	2.781	0.0081
Humectación	Inf - Sup	5.093	<0.0001
Humectación	Med - Sup	2.312	0.0208
Materia orgánica	Inf - Med	1.621	0.1051
Materia orgánica	Inf - Sup	3.607	0.0009
Materia orgánica	Med - Sup	1.986	0.0705

Anexo 2. Comparaciones pareadas de las variables físicas entre estaciones en Playa Penino.

Variable	Comparación	z	p-valor
Granulometría	invierno - otoño	1.323	0.5570
Granulometría	invierno - primavera	-0.014	0.9889
Granulometría	otoño - primavera	-1.337	1.0000
Granulometría	invierno - verano	0.686	0.7391
Granulometría	otoño - verano	-0.637	0.6286
Granulometría	primavera - verano	0.700	0.9680
Humectación	invierno - otoño	-5.153	<0.0001
Humectación	invierno - primavera	-4.432	<0.0001
Humectación	otoño - primavera	0.721	0.4707
Humectación	invierno - verano	-2.400	0.0246
Humectación	otoño - verano	2.753	0.0118

Humectación	primavera - verano	2.032	0.0506
Materia orgánica	invierno - otoño	-2.068	0.0463
Materia orgánica	invierno - primavera	0.577	0.5640
Materia orgánica	otoño - primavera	2.645	0.0122
Materia orgánica	invierno - verano	-5.628	<0.0001
Materia orgánica	otoño - verano	-3.560	0.0007
Materia orgánica	primavera - verano	-6.205	<0.0001
Temperatura	invierno - otoño	-4.868	<0.0001
Temperatura	invierno - primavera	-8.612	<0.0001
Temperatura	otoño - primavera	-3.745	0.0002
Temperatura	invierno - verano	-13.480	<0.0001
Temperatura	otoño - verano	-8.612	<0.0001
Temperatura	primavera - verano	-4.868	<0.0001
Salinidad	invierno - otoño	4.372	<0.0001
Salinidad	invierno - primavera	8.932	<0.0001
Salinidad	otoño - primavera	4.560	<0.0001
Salinidad	invierno - verano	-4.560	<0.0001
Salinidad	otoño - verano	-8.932	<0.0001
Salinidad	primavera - verano	-13.492	<0.0001
Pendiente	invierno - otoño	3.388	0.0042
Pendiente	invierno - primavera	1.230	0.3280
Pendiente	otoño - primavera	-2.000	0.0909
Pendiente	invierno - verano	0.782	0.5212
Pendiente	otoño - verano	-2.606	0.0275
Pendiente	primavera - verano	-0.485	0.6280

Anexo 3. Comparaciones pareadas de las variables físicas entre transectos en Playa Penino.

Variable	Comparación	z	p-valor
Granulometría	1 - 2	-5.873	<0.0001
Granulometría	1 - 3	-1.595	0.1185
Granulometría	2 - 3	4.277	<0.0001
Granulometría	1 - 4	-3.785	0.0003
Granulometría	2 - 4	2.088	0.0425
Granulometría	3 - 4	-2.190	0.0357
Granulometría	1 - 5	-6.993	<0.0001
Granulometría	2 - 5	-1.120	0.2626
Granulometría	3 - 5	-5.397	<0.0001
Granulometría	4 - 5	-3.208	0.0018
Granulometría	1 - 6	-10.269	<0.0001
Granulometría	2 - 6	-4.396	<0.0001
Granulometría	3 - 6	-8.673	<0.0001
Granulometría	4 - 6	-6.484	<0.0001
Granulometría	5 - 6	-3.276	0.0016
Humectación	1 - 2	1.835	0.0908
Humectación	1 - 3	-0.654	0.6414
Humectación	2 - 3	-2.489	0.0275
Humectación	1 - 4	-0.408	0.7323
Humectación	2 - 4	-2.242	0.0416
Humectación	3 - 4	0.246	0.8054
Humectación	1 - 5	3.797	0.0004
Humectación	2 - 5	1.962	0.0746

Humectación	3 - 5	4.451	<0.0001
Humectación	4 - 5	4.204	<0.0001
Humectación	1 - 6	4.298	<0.0001
Humectación	2 - 6	2.463	0.0258
Humectación	3 - 6	4.952	<0.0001
Humectación	4 - 6	4.706	<0.0001
Humectación	5 - 6	0.501	0.7111
Materia orgánica	1 - 2	0.681	0.5724
Materia orgánica	1 - 3	0.448	0.7008
Materia orgánica	2 - 3	-0.233	0.8160
Materia orgánica	1 - 4	-0.741	0.5734
Materia orgánica	2 - 4	-1.422	0.2327
Materia orgánica	3 - 4	-1.189	0.3197
Materia orgánica	1 - 5	2.964	0.0076
Materia orgánica	2 - 5	2.283	0.0420
Materia orgánica	3 - 5	2.516	0.0254
Materia orgánica	4 - 5	3.705	0.0006
Materia orgánica	1 - 6	4.816	<0.0001
Materia orgánica	2 - 6	4.136	0.0001
Materia orgánica	3 - 6	4.368	<0.0001
Materia orgánica	4 - 6	5.557	<0.0001
Materia orgánica	5 - 6	1.852	0.1066
Temperatura	1 - 2	0.764	0.6063
Temperatura	1 - 3	-0.611	0.6241
Temperatura	2 - 3	-1.376	0.3619
Temperatura	1 - 4	-1.070	0.4743
Temperatura	2 - 4	-1.834	0.2497

Temperatura	3 - 4	-0.459	0.6927
Temperatura	1 - 5	-1.682	0.2779
Temperatura	2 - 5	-2.446	0.1084
Temperatura	3 - 5	-1.070	0.5336
Temperatura	4 - 5	-0.611	0.6761
Temperatura	1 - 6	-1.987	0.2344
Temperatura	2 - 6	-2.752	0.0889
Temperatura	3 - 6	-1.376	0.4222
Temperatura	4 - 6	-0.917	0.5385
Temperatura	5 - 6	-0.306	0.7598
Salinidad	1 - 2	0.612	1.000
Salinidad	1 - 3	0.153	1.000
Salinidad	2 - 3	-0.459	1.000
Salinidad	1 - 4	0.306	1.000
Salinidad	2 - 4	-0.306	1.000
Salinidad	3 - 4	0.153	1.000
Salinidad	1 - 5	1.148	1.000
Salinidad	2 - 5	0.536	1.000
Salinidad	3 - 5	0.995	1.000
Salinidad	4 - 5	0.842	1.000
Salinidad	1 - 6	0.077	0.939
Salinidad	2 - 6	-0.536	1.000
Salinidad	3 - 6	-0.077	1.000
Salinidad	4 - 6	-0.230	1.000
Salinidad	5 - 6	-1.071	1.000
Pendiente	1 - 2	-1.724	0.1059
Pendiente	1 - 3	-3.201	0.0021

Pendiente	2 - 3	-1.596	0.1184
Pendiente	1 - 4	-3.201	0.0023
Pendiente	2 - 4	-1.596	0.1275
Pendiente	3 - 4	0.000	1.000
Pendiente	1 - 5	-7.782	<0.0001
Pendiente	2 - 5	-6.543	<0.0001
Pendiente	3 - 5	-4.947	<0.0001
Pendiente	4 - 5	-4.947	<0.0001
Pendiente	1 - 6	-10.146	<0.0001
Pendiente	2 - 6	-9.097	<0.0001
Pendiente	3 - 6	-7.501	<0.0001
Pendiente	4 - 6	-7.501	<0.0001
Pendiente	5 - 6	-2.553	0.0145

Anexo 4. Comparaciones pareadas de la densidad, biomasa y riqueza (número de taxones) de macroinvertebrados entre estaciones del año en Playa Penino.

Variable	Comparación	Razón de medias	Error estándar	z	p-valor
Densidad	invierno / otoño	0.232	0.0563	-6.017	<0.0001
	invierno / primavera	1.564	0.3690	1.895	0.2302
	invierno / verano	1.774	0.4540	2.240	0.1125
	otoño / primavera	6.739	1.6600	7.762	<0.0001
	otoño / verano	7.646	2.0000	7.757	<0.0001
	primavera / verano	1.135	0.2980	0.481	0.9633
Biomasa	invierno / otoño	0.484	0.246	-1.429	0.4812
	invierno / primavera	5.167	4.160	2.042	0.1727
	invierno / verano	3.557	4.960	0.910	0.7995
	otoño / primavera	10.676	4.680	5.407	<0.0001
	otoño / verano	7.351	7.220	2.031	0.1765

	primavera / verano	0.688	0.491	-0.524	0.9534
Riqueza	invierno / otoño	0.799	0.0593	-3.019	0.0135
	invierno / primavera	1.343	0.1160	3.420	0.0035
	invierno / verano	1.455	0.1780	3.058	0.0119
	otoño / primavera	1.681	0.1390	6.269	<0.0001
	otoño / verano	1.820	0.2070	5.272	<0.0001
	primavera / verano	1.083	0.1400	0.617	0.9268

Anexo 5. Comparaciones pareadas de la densidad, biomasa y riqueza (número de taxones) de macroinvertebrados entre zonas intermareales en Playa Penino.

Variable	Comparación	Razón de medias	Error estándar	z	p-valor
Densidad	Inferior / Media	0.443	0.164	-2.203	0.0707
	Inferior / Superior	0.840	0.327	-0.449	0.8950
	Media / Superior	1.895	0.739	1.638	0.2297
Biomasa	Inferior / Media	1.06	0.559	0.116	0.9927
	Inferior / Superior	2.52	1.380	1.683	0.2116
	Media / Superior	2.37	1.290	1.581	0.2538
Riqueza	Inferior / Media	0.963	0.0675	-0.545	0.8491
	Inferior / Superior	1.409	0.1150	4.208	0.0001
	Media / Superior	1.464	0.1150	4.871	<0.0001

Anexo 6. Comparaciones pareadas de la abundancia y riqueza de aves playeras por zona intermareal en Playa Penino.

Variable	Comparación	Razón de medias	Error estándar	z	p valor
Abundancia	Inferior / Media	5.03	0.912	8.919	<0.0001
	Inferior / Superior	6.46	1.210	9.962	<0.0001
	Media / Superior	1.28	0.254	1.262	0.4167
Riqueza	Inferior / Media	1.49	0.152	3.870	<0.001

Inferior / Superior	2.03	0.233	6.152	<0.0001
Media / Superior	1.36	0.167	2.543	0.0296

Anexo 7. Comparaciones pareadas de la abundancia y riqueza de aves playeras entre estaciones en Playa Penino.

Variable	Comparación	Razón de medias	Error estándar	z	p valor
Abundancia	Invierno / Otoño	0.849	0.184	-0.753	0.876
	Invierno / Primavera	0.774	0.165	-1.207	0.622
	Invierno / Verano	1.067	0.233	0.295	0.991
	Otoño / Primavera	0.911	0.194	-0.439	0.972
	Otoño / Verano	1.256	0.274	1.046	0.722
	Primavera / Verano	1.379	0.291	1.523	0.424
Riqueza	Invierno / Otoño	1.100	0.127	0.83	0.842
	Invierno / Primavera	0.741	0.080	-2.78	0.028*
	Invierno / Verano	0.868	0.135	-0.91	0.797
	Otoño / Primavera	0.673	0.088	-3.04	0.013*
	Otoño / Verano	0.789	0.135	-1.39	0.509
	Primavera / Verano	1.171	0.195	0.95	0.777