



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Doctorado en Sistemática y Biodiversidad

ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LOS CISNES SUDAMERICANOS

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado académico de Doctor en
Sistemática y Biodiversidad.

POR: CAROLINA DENIS ALLENDES MUÑOZ

Profesores Guías: DR. FULGENCIO LISÓN

DRA. MARCELA RODRÍGUEZ GARCÍA

Julio 2026

Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

A mi compañero de vida, Marcelo...

AGRADECIMIENTOS

A mi compañero de vida, Marcelo, por nunca dejarme caer.

A Mercedes por entregarme todo su amor y la tranquilidad necesaria.

A mis padres, por su amor incondicional y por estar siempre a mi lado.

Al Dr. Fulgencio Lisón, director de esta tesis, por siempre apoyar cada una de mis ideas y estar presente en los buenos y malos momentos, sin dejar de confiar.

A la Dra. Marcela Rodríguez, por aceptar sumarse y apoyarme en la etapa final de este proceso doctoral.

Finalmente, a la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID) por el financiamiento otorgado a través de la Beca de Doctorado Nacional N.º 21212226, que hizo posible el desarrollo de mis estudios doctorales.

TABLA DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
TABLA DE CONTENIDOS	v
ÍNDICE DE TABLAS	vii
ÍNDICE DE ILUSTRACIONES.....	ix
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiv
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Referencias	10
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	14
CAPÍTULO 1: La centralidad del nicho ecológico explica la variación espacial de la abundancia de los cisnes sudamericanos: una evaluación continental con implicancias para la conservación	20
Resumen	21
Introducción.....	23
Materiales y métodos	29
Resultados	41
Discusión.....	52
Conclusiones.....	61
Referencias	63
Material suplementario	68
CAPÍTULO 2: Integrando estructura del paisaje y perturbaciones antrópicas para comprender la abundancia de los cisnes sudamericanos en Chile mediterráneo	73
Resumen	74
Introducción.....	76
Materiales y métodos	84

Resultados	98
Discusión	110
Conclusiones	121
Referencias	123
Material suplementario	135
CAPÍTULO 3: Cisnes sudamericanos como potenciales prestadores de servicios ecosistémicos en sistemas productivos de extracción de sal.	138
Resumen	139
Introducción	141
Materiales y métodos	147
Resultados	157
Discusión	169
Conclusiones	177
Referencias	179
Material suplementario	185
DISCUSIONES Y CONCLUSIONES GENERALES	186

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Desempeño predictivo de los modelos de distribución de especies (SDMs) ajustados mediante BART para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	42
Tabla 1.2. Matriz de correlaciones de Pearson entre las métricas de distancia geográfica y ambiental utilizadas en el análisis de centralidad	43
Tabla 1.3. Métricas de representación de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> dentro de la red de áreas protegidas de Sudamérica	50
Tabla S1.1. Resumen del análisis de componentes principales (PCA) utilizado para la reducción de dimensionalidad de las variables ambientales.....	68
Tabla 2.1. Conjunto de modelos candidatos derivados del análisis multimodelo para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en el bloque de disturbio	106
Tabla 2.2. Conjunto de modelos candidatos derivados del análisis multimodelo para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en el bloque de paisaje	107
Tabla 2.3. Conjunto de modelos candidatos derivados del análisis multimodelo para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en el modelo integrado de disturbio y paisaje	108
Tabla S2.1. Diagnóstico de supuestos y autocorrelación espacial de los modelos de disturbio, paisaje e integración para la abundancia de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	135
Tabla S2.2. Efectos de variables de disturbio y paisaje sobre la abundancia de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> estimados mediante GLMM e inferencia multimodelo	136
Tabla 3.1. Abundancia total y abundancia promedio mensual de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en el estuario Nilahue–Cáhuil.....	158
Tabla 3.2. Abundancia promedio de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en cuatro sitios de muestreo del estuario Nilahue–Cáhuil	160
Tabla 3.3. Tiempo acumulado y proporción relativa de categorías conductuales registradas en <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	165

Tabla S3.1. Resumen de los análisis estadísticos de las categorías conductuales en <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	185
--	------------

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Figura 1.1. Relación entre la abundancia estandarizada y la distancia al centroide del nicho ambiental para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	44
Figura 1.2. Relación entre la abundancia estandarizada y la distancia al centroide geográfico para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> bajo distintos métodos de estimación del rango	45
Figura 1.3. Mapas de idoneidad ambiental y densidad relativa de abundancia para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en Sudamérica.....	48
Figura 1.4. Distribuciones nulas del área idónea protegida para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> obtenidas mediante simulaciones aleatorias	51
Figura S1.1. Importancia relativa de las variables predictoras en los modelos BART para <i>Coscoroba coscoroba</i>	69
Figura S1.2. Importancia relativa de las variables predictoras en los modelos BART para <i>Cygnus melancoryphus</i>	70
Figura S1.3. Estimación del sesgo de muestreo espacial obtenida con sampbias	71
Figura S1.4. Funciones de dependencia parcial y matriz de correlación de variables ambientales en los modelos BART para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	72
Figura 2.1. Área de estudio y ubicación geográfica de los humedales costeros muestreados en Chile mediterráneo	86
Figura 2.2. Coeficientes promedio estimados para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> obtenidos mediante promedio de modelos	104
Figura 2.3. Importancia relativa de las variables incluidas en los modelos para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	105
Figura 3.1. Área de estudio y diseño de muestreo en el estuario del estero Nilahue–laguna Cáhuil, Chile central	149

Figura 3.2. Diagramas de caja de la abundancia observada de <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i> en los sitios de muestreo del estuario Nilahue–Cáhuil.....	161
Figura 3.3. Diagramas de caja del tiempo destinado a distintas categorías conductuales por <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	167
Figura 3.4. Diagramas de caja del tiempo destinado a distintas categorías conductuales por sitio de muestreo para <i>Coscoroba coscoroba</i> y <i>Cygnus melancoryphus</i>	168

RESUMEN

La biología de la conservación busca comprender y mitigar los efectos de las perturbaciones que afectan a las especies y ecosistemas, proporcionando bases científicas para su manejo y preservación. En este contexto, la ecología constituye una herramienta fundamental para comprender los procesos que determinan la distribución, abundancia y persistencia de las especies frente a crecientes presiones antrópicas. Sin embargo, para numerosas especies aún persisten importantes vacíos de conocimiento ecológico, limitando el desarrollo de estrategias de conservación efectivas. Esta situación resulta relevante en los cisnes sudamericanos, *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*, especies estrechamente asociadas a humedales y comparativamente poco estudiadas, pese a su sensibilidad frente a la pérdida y degradación del hábitat.

La presente tesis doctoral abordó la ecología y conservación de ambas especies mediante un enfoque integrador que combinó aproximaciones macroecológicas, análisis de paisaje y evaluación del potencial rol de estas especies en la provisión de servicios ecosistémicos regulatorios. A escala macroecológica, se analizaron sus patrones de abundancia a lo largo de su rango de distribución en Sudamérica, evaluando la capacidad explicativa de la hipótesis de centralidad del nicho ambiental en contraste con la hipótesis de centro abundante, y examinando sus implicancias para la conservación. Los resultados mostraron que la posición

ambiental constituye un predictor más informativo del desempeño poblacional que la proximidad geográfica dentro de la distribución de estas especies. Asimismo, se detectó un desacople entre idoneidad ambiental y núcleos reales de abundancia, evidenciando que la presencia de hábitat adecuado no necesariamente determina altas densidades poblacionales. Complementariamente, se observó una marcada subrepresentación de áreas ambientalmente idóneas dentro del sistema de áreas protegidas.

A escala de paisaje, se analizó la influencia de la estructura del paisaje y de las perturbaciones antrópicas sobre las abundancias de ambas especies en humedales costeros mediterráneos de Chile. La disponibilidad de superficie hídrica emergió como el predictor más consistente, destacando la importancia de los ambientes acuáticos funcionales para la persistencia poblacional. Sin embargo, las respuestas ecológicas difirieron entre especies: *C. coscoroba* presentó asociaciones positivas con escenarios vinculados al uso ganadero, mientras que *C. melancoryphus* no registró asociaciones robustas con las variables de disturbio evaluadas. Evidenciando que las estrategias de conservación deben considerar diferencias interespecíficas.

Finalmente, se evaluó el potencial rol funcional de ambas especies en sistemas artesanales de extracción de sal en el estero Nilahue–laguna Cáhuil, Chile

central. Las elevadas abundancias registradas y el alto tiempo destinado a la conducta alimentaria sugieren que ambas especies contribuyen a la remoción de vegetación acuática en los estanques salineros, aportando beneficios regulatorios en los sistemas productivos de extracción. Entregando evidencia novedosa que contribuye a ampliar la comprensión del vínculo entre biodiversidad y seres humanos en sistemas productivos.

En su conjunto, los resultados obtenidos en esta tesis aportan nuevos antecedentes para comprender los factores que determinan las abundancias de estas especies y entregan información relevante para orientar estrategias de conservación y manejo en humedales sometidos a crecientes presiones antrópicas.

ABSTRACT

Conservation biology seeks to understand and mitigate the effects of disturbances affecting species and ecosystems, providing scientific foundations for their management and preservation. In this context, ecology constitutes a fundamental tool for understanding the processes that determine the distribution, abundance, and persistence of species under increasing anthropogenic pressures. However, significant gaps in ecological knowledge still persist for numerous species, limiting the development of effective conservation strategies. This situation is particularly relevant for the South American swans, *Coscoroba coscoroba* and *Cygnus melancoryphus*, species closely associated with wetlands and comparatively understudied despite their sensitivity to habitat loss and degradation.

This PhD thesis addressed the ecology and conservation of both species through an integrative approach combining macroecological approaches, landscape analyses, and assessment of the potential role of these species in the provision of regulating ecosystem services. At the macroecological scale, abundance patterns were analysed throughout their distributional range in South America, evaluating the explanatory capacity of the environmental niche centrality hypothesis in contrast to the abundant-centre hypothesis, and examining its implications for conservation. The results showed that environmental position

constitutes a more informative predictor of population performance than geographic proximity within the distribution of these species. Likewise, a mismatch between environmental suitability and actual abundance nuclei was detected, demonstrating that the presence of suitable habitat does not necessarily determine high population densities. Additionally, a marked underrepresentation of environmentally suitable areas within the protected areas system was observed.

At the local scale, the influence of landscape structure and anthropogenic disturbances on the abundances of both species in Mediterranean coastal wetlands of Chile was analysed. Water surface availability emerged as the most consistent predictor, highlighting the importance of functional aquatic environments for population persistence. However, ecological responses differed between species: *C. coscoroba* showed positive associations with scenarios linked to livestock use, whereas *C. melancoryphus* exhibited a stronger dependence on water availability and a weaker relationship with disturbance variables. This demonstrates that conservation strategies must consider interspecific differences in landscape use and tolerance to disturbances.

Finally, the potential functional role of both species was evaluated in artisanal salt extraction systems in the Nilahue estuary–Cáhuil lagoon, central Chile. The high abundances recorded and the considerable amount of time devoted to feeding behaviour suggest that both species contribute to the removal of aquatic vegetation in salt ponds, providing regulating benefits within extraction production systems. Delivering novel evidence that contributes to expanding the understanding of the relationship between biodiversity and humans in productive systems.

Overall, the results obtained in this thesis provide new insights into the factors determining the abundances of these species and deliver relevant information to guide conservation and management strategies in wetlands subjected to increasing anthropogenic pressures.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La actual crisis de biodiversidad, caracterizada por tasas aceleradas de pérdida de especies y degradación de ecosistemas, ha consolidado a la biología de la conservación como una disciplina central para enfrentar los desafíos ambientales contemporáneos (Mace, 2014; Soulé, 1985). Esta disciplina se enfoca en el estudio de la biología de las especies, comunidades y ecosistemas afectados directa o indirectamente por actividades humanas u otros agentes, y tiene como objetivo principal generar principios y herramientas para preservar la diversidad biológica (Soulé, 1985), contribuyendo tanto a la comprensión de las causas de la crisis global como al desarrollo de estrategias para su mitigación (Fonseca et al., 2021). Sus fundamentos y logros han sido ampliamente revisados en la literatura (Doak et al., 2014; Kareiva & Marvier, 2012; Mace, 2014; Soulé, 1985). No obstante, su efectividad puede verse limitada cuando las bases del conocimiento son débiles, los análisis dependen en exceso de enfoques probabilísticos o se requiere predecir resultados en contextos socioeconómicos complejos (Robinson, 2006).

Es frecuente que, agencias gubernamentales y organizaciones privadas suelen recurrir a los biólogos de la conservación para abordar problemas como la introducción de especies exóticas, el diseño y tamaño de áreas protegidas, la viabilidad poblacional, la gestión de especies amenazadas y la restauración de

ecosistemas (Robinson, 2006; Soulé, 1985). Pues muchas decisiones deben tomarse con rapidez, y en la práctica son implementadas inclusive sin las sugerencias de los expertos, obligando a los especialistas a formular recomendaciones pese a limitaciones teóricas y empíricas (Soulé & Wilcox, 1980), debiendo generar respuestas incluso cuando se carece de un conocimiento científico completo (Robinson, 2006). Es por ello, que resulta fundamental fortalecer la generación de conocimiento en aquellas áreas donde persisten vacíos críticos, y particularmente en aquellos sistemas sometidos a crecientes presiones antrópicas.

En este contexto, la ecología ha adquirido una especial importancia al proporcionar las bases conceptuales y empíricas para comprender y resolver los problemas derivados de la actual crisis medioambiental (Ludwig et al., 2001), puesto que, es multidisciplinaria y su campo de acción es casi ilimitado (Macfadyen, 1963), generando una estrecha relación con la biología de la conservación (Soulé, 1985). Por lo cual, conocer los diversos aspectos de la ecología de las especies, incluyendo su distribución, abundancia, uso del hábitat y comportamiento, resulta vital para diseñar medidas de conservación efectivas y basadas en evidencia (Guisan et al., 2013), no obstante, esta labor sigue siendo un desafío pendiente para un gran número de especies.

En este sentido, la comprensión de los patrones espaciales de abundancia constituye un problema central en ecología, ya que la abundancia refleja directamente el estado de las poblaciones y su potencial de persistencia (Gaston, 2003). A pesar de su relevancia, gran parte de los estudios se han enfocado en patrones de ocurrencia, lo que ha limitado la capacidad de identificar los mecanismos que regulan la variación espacial de las poblaciones. Esta brecha es particularmente evidente al considerar que la abundancia no siempre se correlaciona con la idoneidad ambiental estimada, evidenciando la necesidad de enfoques que integren múltiples dimensiones ecológicas (Soberón & Nakamura., 2009a).

A escalas macroecológicas, los patrones de abundancia han sido interpretados a partir del concepto de nicho ecológico, el cual define el conjunto de condiciones ambientales que permiten la persistencia de las especies (Hutchinson, 1957). En este contexto, bajo la hipótesis de centralidad del nicho se ha propuesto que las mayores abundancias se concentrarían en condiciones cercanas al óptimo ambiental, independientemente de la localización geográfica específica de dichas condiciones (Osorio-Olvera et al., 2020), planteamiento alternativo al propuesto por la hipótesis de centro abundante, bajo la cual las poblaciones alcanzarían sus mayores densidades hacia el centro geográfico del rango de distribución (Andrewartha & Birch, 1954; Brown, 1984; Maurer, 1994). Si bien estas hipótesis

han permitido avanzar en la comprensión de los determinantes de la abundancia a gran escala, su evaluación empírica sigue siendo discutida (Dallas et al., 2017; Freeman & Beehler, 2018; Sagarin & Gaines, 2002) y limitada a la disponibilidad de datos de abundancia a macroescala (Estrada & Arroyo, 2012).

A escalas más locales, la abundancia de las especies está fuertemente influenciada por la dimensión del hábitat, ya que este representa la proyección espacial de aquellas condiciones y recursos que permiten la ocurrencia y su crecimiento poblacional (Pulliam, 2000). Por lo tanto, componentes estructurales, como la composición y configuración espacial del hábitat, y componentes dinámicos, asociados a regímenes de perturbación, constituyen determinantes centrales del desempeño demográfico de las especies y, en última instancia, de la persistencia poblacional (Fahrig, 2003; Holt, 2009; Turner, 1989). La interacción entre la disponibilidad de hábitat, la configuración espacial y la intensidad de disturbios puede generar respuestas complejas y diferenciales entre especies, incluso dentro de un mismo sistema ecológico (Mereta et al., 2021). Por lo cual, comprender estas dinámicas resulta clave para el manejo efectivo de los ecosistemas, especialmente en regiones donde la presión antrópica es elevada.

Finalmente, una comprensión integral de la ecología de las especies precisa incorporar su dimensión funcional. Las actividades de los organismos no solo reflejan su respuesta a las condiciones ambientales, sino que también pueden influir activamente en el funcionamiento de los ecosistemas, contribuyendo con ello a la provisión de servicios ecosistémicos (Naeem et al., 2012). El estudio de los beneficios que las poblaciones humanas obtienen de los ecosistemas constituye una aproximación para estudiar el vínculo entre los ecosistemas y las sociedades humanas, el cual puede utilizarse para promover y fortalecer los esfuerzos de conservación de la biodiversidad (Naidoo & Ricketts, 2006).

En este contexto, los cisnes sudamericanos constituyen un modelo de estudio particularmente relevante, dado que integran múltiples dimensiones ecológicas: presentan una amplia distribución geográfica (BirdLife International, 2024, 2025), son sensibles a perturbaciones, como la pérdida de hábitat (Rees et al., 2019), a lo cual se suma que su comportamiento y hábitos tróficos los posicionan como potenciales prestadores de servicios ecosistémicos a las comunidades locales, lo que amplía su relevancia desde una perspectiva de conservación.

En Sudamérica encontramos a *Cygnus melancoryphus* (Molina 1782) y *Coscoroba coscoroba* (Molina 1782). Esta última, se distribuye desde el sureste

de Brasil, el norte de Argentina, Paraguay, hasta el centro de Chile, y hasta el extremo sur del continente, incluyendo Tierra del Fuego y las islas Malvinas/Falkland. Mientras que *Cygnus melancoryphus* se encuentra presente desde Tierra del Fuego y las islas Malvinas/Falkland hacia Chile central, Uruguay y el extremo sur de Brasil (Rio Grande do Sul). Registrándose en invierno hasta São Paulo en el sureste de Brasil (Medrano Martínez et al., 2018a).

Estas especies, comparativamente presentan un menor desarrollo del conocimiento, lo cual se refleja en las escasas publicaciones disponibles (Wood et al., 2019). Por lo que, aspectos tan básicos, como el tamaño y sus tendencias poblacionales registran información imprecisa y poco actualizada, estimándose sus poblaciones en 17.300-67.900 individuos para *Cygnus melancoryphus* y 6.700 -17.000 individuos para *Coscoroba coscoroba* (BirdLife International, 2024, 2025).

Actualmente, al igual que las restantes especies de cisnes a nivel mundial, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), ambas se encuentran clasificadas en "Preocupación Menor" a nivel global (BirdLife International, 2024, 2025). Sin embargo, la falta de datos sobre las tendencias poblacionales y la deficiente calidad de los datos existentes hace que esta evaluación no sea segura (Rees et al., 2019). Esta situación se repite en

contextos de clasificación locales, pues en Chile según el "Reglamento para la Clasificación de Especies Silvestres" (RCE), en 2019 pasaron de encontrarse categorizadas en peligro (EN) a preocupación menor (LC), basándose en que ambas presentan una amplia distribución (BirdLife International, 2024, 2025). No obstante, su distribución es irregular y fragmentada (Kear, 2005), y ambas especies son altamente dependientes de ecosistemas de humedales para mantener sus poblaciones, siendo reconocidas como susceptibles a la rápida pérdida de hábitat (Rees et al., 2019). Esto podría causar que algunas poblaciones puedan pasar con bastante rapidez de estar en un estado de conservación favorable a entrar en un rápido declive, como se observó en *Cygnus columbianus bewickii* del noroeste de Europa (Beekman et al., 2019).

Es importante considerar que, al ser aves de gran tamaño, los cisnes tienden a tener tamaños poblacionales más pequeños en comparación con aves de menores dimensiones. Por otra parte, se reproducen a tasas relativamente bajas, lo cual limita en última instancia su tasa de aumento poblacional incluso en condiciones ambientales favorables (Koons et al., 2014). Estos tamaños poblacionales más bajos y las características de historia de vida "lentas" pueden hacer que los cisnes sean más vulnerables a la extinción en comparación con aves más abundantes, de rápida reproducción y de menor tamaño (Cardillo, 2003). Por ello, en general los cisnes permiten evidenciar el declive en sus

poblaciones más cerca de la extinción, a lo cual se suma su relativamente bajo éxito reproductivo anual, lo cual genera que los declives poblacionales puedan continuar incluso tras años de mejoras en el éxito reproductivo de los individuos (Wood et al., 2019). Por lo que, se torna vital el monitoreo continuo para proporcionar advertencias anticipadas y poder establecer intervenciones de conservación apropiadas.

A la luz de estos antecedentes, la presente tesis doctoral por medio del desarrollo de tres capítulos aborda la ecología y conservación de los cisnes sudamericanos a través de un enfoque integrador que considera distintas escalas y niveles de análisis ecológico. En un primer capítulo, a escala macroecológica, se analizan los patrones de abundancia de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* a lo largo de su rango de distribución en Sudamérica, evaluando la capacidad explicativa de la hipótesis de centralidad del nicho ambiental en contraste con la hipótesis de centro abundante, examinando sus implicancias para la conservación. En el segundo capítulo, a escala de paisaje, se evalúa la influencia de determinantes locales, que incluyen estructura del paisaje y perturbaciones antrópicas, sobre las abundancias de ambas especies. Finalmente, a nivel funcional, se analizan los patrones de comportamiento de ambas especies, evaluando su potencial contribución en la provisión de servicios ecosistémicos en sistemas productivos.

En conjunto, esta tesis contribuye a reducir vacíos críticos en el conocimiento ecológico de los cisnes sudamericanos mediante un enfoque integrador que articula distintas dimensiones de su ecología. Al vincular los patrones de abundancia a escala macroecológica con los determinantes del paisaje a escala local, este trabajo aporta una visión más completa de los factores que estructuran sus poblaciones. De manera complementaria, incorpora el análisis del comportamiento como una dimensión funcional de la ecología de estas especies, evaluando su posible vínculo con la provisión de servicios ecosistémicos en sistemas productivos, un enfoque aun escasamente abordado en la literatura. De este modo, los resultados obtenidos no solo avanza en la comprensión de los procesos que determinan la abundancia de estas especies, sino que también generan información relevante para orientar estrategias de manejo y conservación en humedales, ecosistemas sometidos a crecientes presiones antrópicas.

REFERENCIAS

- Andrewartha, H. G., & Birch, L. C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press.
- Beekman, J., Koffijberg, K., Wahl, J., Kowallik, C., Hall, C., Devos, K., Clausen, P., Hornman, M., Laubek, B., Luigujāne, L., Wieloch, M., Boland, H., Švažas, S., Nilsson, L., Stipniece, A., Keller, V., Gaudard, C., Degen, A., Shimmings, P., ... Rees, E. C. (2019). Long-term population trends and shifts in distribution of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in northwest Europe. *Wildfowl*, 73-102.
- BirdLife International. (2024). *Species Factsheet: Black-necked Swan *Cygnus melancoryphus**. BirdLife DataZone.
<https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/black-necked-swan-cygnus-melancoryphus>
- BirdLife International. (2025). *Species Factsheet: Coscoroba Swan *Coscoroba coscoroba**. BirdLife DataZone.
<https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/coscoroba-swan-coscoroba-coscoroba>
- Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279.
<https://doi.org/10.1086/284267>
- Cardillo, M. (2003). Biological determinants of extinction risk: Why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation Forum*, 6(1), 63-69.
<https://doi.org/10.1017/S1367943003003093>
- Dallas, T., Decker, R. R., & Hastings, A. (2017). Species are not most abundant in the centre of their geographic range or climatic niche. *Ecology Letters*, 20(12), 1526-1533. <https://doi.org/10.1111/ele.12860>
- Doak, D. F., Bakker, V. J., Goldstein, B. E., & Hale, B. (2014). What is the future of conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 29(2), 77-81.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.10.013>
- Estrada, A., & Arroyo, B. (2012). Occurrence vs abundance models: Differences between species with varying aggregation patterns. *Biological conservation*, 152, 37-45.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(Volume 34, 2003), 487-515.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

- Fonseca, C. R., Paterno, G. B., Guadagnin, D. L., Venticinque, E. M., Overbeck, G. E., Ganade, G., Metzger, J. P., Kollmann, J., Sauer, J., & Cardoso, M. Z. (2021). Conservation biology: Four decades of problem-and solution-based research. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(2), 121-130.
- Freeman, B. G., & Beehler, B. M. (2018). Limited support for the “abundant centre” hypothesis in birds along a tropical elevational gradient: Implications for the fate of lowland tropical species in a warmer future. *Journal of Biogeography*, 45(8), 1884-1895.
- Gaston, K. J. (2003). *The structure and dynamics of geographic ranges*. OUP Oxford.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J. B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P. R., Tulloch, A. I. T., Regan, T. J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T. G., Rhodes, J. R., Maggini, R., Setterfield, S. A., Elith, J., Schwartz, M. W., Wintle, B. A., Broennimann, O., Austin, M., ... Buckley, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12), 1424-1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Kareiva, P., & Marvier, M. (2012). What Is Conservation Science? *BioScience*, 62(11), 962-969. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.11.5>
- Kear, J. (2005). *Ducks, Geese, and Swans*. Oxford University Press.
- Koons, D. N., Gunnarsson, G., Schmutz, J. A., & Rotella, J. J. (2014). Drivers of waterfowl population dynamics: From teal to swans. *Wildfowl*, (Special Issue 4), 169-191.
- Ludwig, D., Mangel, M., & Haddad, B. (2001). Ecology, Conservation, and Public Policy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 32(Volume 32, 2001), 481-517. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114116>
- Mace, G. M. (2014). Whose conservation? *Science*, 345(6204), 1558-1560. <https://doi.org/10.1126/science.1254704>
- Macfadyen, A. (Amyan) (with Internet Archive). (1963). *Animal ecology: Aims and methods*. London : Pitman. <http://archive.org/details/animalecologyaim0000macf>
- Maurer, B. A. (1994). *Geographical Population Analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity*. John Wiley & Sons.

- Medrano Martínez, F., Barros, R., Norambuena, H., Matus, R., & Schmitt, F. (2018). *Atlas de las Aves Nidificantes de Chile*.
- Mereta, S. T., Lemmens, P., De Meester, L., Goethals, P. L. M., & Boets, P. (2021). The Relative Importance of Human Disturbance, Environmental and Spatial Factors on the Community Composition of Wetland Birds. *Water*, 13(23), 3448. <https://doi.org/10.3390/w13233448>
- Naeem, S., Duffy, J. E., & Zavaleta, E. (2012). The Functions of Biological Diversity in an Age of Extinction. *Science*, 336(6087), 1401-1406. <https://doi.org/10.1126/science.1215855>
- Naidoo, R., & Ricketts, T. H. (2006). Mapping the Economic Costs and Benefits of Conservation. *PLOS Biology*, 4(11), e360. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040360>
- Osorio-Olvera, L., Yañez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., & Peterson, A. T. (2020). Relationships between population densities and niche-centroid distances in North American birds. *Ecology Letters*, 23(3), 555-564. <https://doi.org/10.1111/ele.13453>
- Pulliam, H. r. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Rees, E. C., Cao, L., Clausen, P., Coleman, J. T., Cornely, J., Einarsson, O., Ely, C. R., Kingsford, R. T., Ma, M., Mitchell, C. D., Nagy, S., Shimada, T., Snyder, J., Solovyeva, D. V., Tijssen, W., Vilina, Y. A., Włodarczyk, R., & Brides, K. (2019). *Conservation status of the world's swan populations, Cygnus sp. And Coscoroba sp.: A review of current trends and gaps in knowledge*. (5).
- Robinson, J. G. (2006). Conservation Biology and Real-World Conservation. *Conservation Biology*, 20(3), 658-669. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00469.x>
- Sagarin, R. D., & Gaines, S. D. (2002). The 'abundant centre' distribution: To what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5(1), 137-147. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00297.x>
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19644-19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- Soulé, M. E. (1985). *What is Conservation Biology? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed species, communities, and ecosystems*. <https://dx.doi.org/10.2307/1310054>
- Soulé, M. E., & Wilcox, B. A. (1980). *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective*. <https://portals.iucn.org/library/node/14657>

Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171-197.

Wood, K. A., Cao, L., Clausen, P., Ely, C. R., Luigujõe, L., Rees, E. C., Snyder, J., Solovyeva, D. V., & Włodarczyk, R. (2019). *Current trends and future directions in swan research: Insights from the 6th International Swan Symposium*. (5).

HIPOTESIS Y OBJETIVOS

Capítulo 1:

La centralidad del nicho ecológico explica la variación espacial de la abundancia de los cisnes sudamericanos: una evaluación continental con implicancias para la conservación

Hipótesis:

La variación espacial de las abundancias poblacionales de los cisnes sudamericanos se describe en base a la distancia al centroide del nicho ecológico y no del centro geográfico del rango de distribución, debido a que las condiciones ambientales cercanas al óptimo del nicho permiten una mayor adecuación ecológica y capacidad de persistencia poblacional. Por lo que, se espera que las mayores abundancias se concentren en regiones cercanas al centroide del nicho, mientras que las áreas marginales se caracterizarán por presentar abundancias reducidas.

Objetivo general:

Analizar los patrones de abundancia de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* a lo largo de su rango de distribución en Sudamérica, evaluando la capacidad explicativa de la hipótesis de centralidad del nicho ambiental en contraste con la hipótesis de centro abundante, y examinando sus implicancias para la conservación.

Objetivos específicos:

- I) Estimar y mapear la distribución potencial y densidad de abundancia de ambas especies en su rango de distribución geográfica.
- II) Determinar si la abundancia de las especies está relacionada con la distancia al centroide del nicho ecológico o geográfico.
- III) Evaluar la efectividad de las áreas protegidas en la conservación de las poblaciones de cisnes sudamericanos.

Capítulo 2:

Integrando estructura del paisaje y perturbaciones antrópicas para comprender la abundancia de los cisnes sudamericanos en Chile mediterráneo

Hipótesis:

A escala de paisaje, las abundancias de los cisnes sudamericanos estarán influenciadas por componentes estructurales del paisaje y perturbaciones de origen antrópico, debido a que estas variables condicionan la disponibilidad y calidad de los recursos, determinando el uso del hábitat que realizan las especies y, con ello, influyendo en su desempeño demográfico. Por lo que, se espera que sus abundancias sean mayores en paisajes de humedales con mayor heterogeneidad estructural y elevado grado de naturalidad.

Objetivo general:

Evaluar la influencia de la estructura del paisaje y las perturbaciones antrópicas sobre las abundancias de las poblaciones de los cisnes de América del Sur en humedales costeros de Chile central.

Objetivos específicos:

- I) Determinar la influencia de la composición y configuración del paisaje sobre las abundancias poblacionales de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*.
- II) Analizar los efectos de las perturbaciones antrópicas locales sobre sus abundancias, incluyendo presencia de ganado, animales domésticos, naturalidad del entorno y calidad del agua.

Capítulo 3:

Cisnes sudamericanos como potenciales prestadores de servicios ecosistémicos en sistemas productivos de extracción de sal

Hipótesis:

Los cisnes sudamericanos proporcionan un servicio ecosistémico regulatorio en los sistemas artesanales de extracción de sal de mar del estero Nilahue–laguna Cáhuil, debido a que su gran tamaño corporal y hábitos herbívoros favorecen la remoción de biomasa de macrófitas acuáticas, contribuyendo al mantenimiento de los estanques salineros. Por lo que, se espera que ambas especies presenten elevadas abundancias en los sistemas salineros y que destinen una alta proporción de su presupuesto temporal a la conducta alimentaria.

Objetivo general: Evaluar el potencial rol de los cisnes sudamericanos como prestadores de servicios ecosistémicos regulatorios en sistemas productivos de extracción de sal en el estero Nilahue-laguna Cáhuil, Región del Libertador General Bernardo O'Higgins.

Objetivos específicos:

- I) Estimar las abundancias poblacionales de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en los estanques salineros.
- II) Identificar los patrones de comportamiento de ambas especies, cuantificando el tiempo destinado a la conducta alimentaria.

CAPÍTULO 1

La centralidad del nicho ecológico explica la variación espacial de la abundancia de los cisnes sudamericanos: una evaluación continental con implicancias para la conservación

Carolina Allendes-Muñoz^{1,2,3}, Marcelo Miranda-Cavallieri^{1,2,3}, Camilo Matus-Olivares⁴, Jaime Carrasco-Barra^{4,5}, Jordi García-Gonzalo⁶, José Ramón González-Olabarria⁶, Francisco Robledano-Aymerich⁷ & Fulgencio Lisón^{2,7*}

¹ Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

² Wildlife Ecology and Conservation Lab, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

⁴ Complex Engineering System Institute - ISCI, Santiago, Chile

⁵ Departamento de Industria, Facultad de Ingeniería, Universidad Tecnológica Metropolitana, Santiago, Chile

⁶ Centre de Ciència i Tecnologia Forestal de Catalunya, Solsona, Spain

⁷ Ecosistemas Mediterráneos (ECOMED), Departamento de Ecología e Hidrología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100, Murcia, Spain

Manuscrito enviado a Global Ecology and Biogeography

RESUMEN

Los patrones espaciales de abundancia son fundamentales para comprender la dinámica poblacional y orientar estrategias de conservación, aunque frecuentemente se infieren a partir de datos de ocurrencia, limitando la evaluación de los mecanismos que regulan el desempeño demográfico a gran escala. En este estudio se evaluó si la abundancia de los cisnes sudamericanos, *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* se relaciona con la distancia al centroide del nicho ecológico o con el centro geográfico de su rango de distribución, y se analizaron sus implicancias para la conservación. Para ello, se integraron registros de ocurrencia y abundancia provenientes de GBIF y eBird para el periodo 2010–2025. Para caracterizar el nicho ecológico se ajustaron modelos de distribución de especies (SDMs) mediante Bayesian Additive Regression Trees (BART), empleando gradientes bioclimáticos, topográficos y de coberturas del suelo. La centralidad se estimó mediante diferentes enfoques, tanto en el espacio ambiental como geográfico, y su relación con la abundancia mediante análisis de frontera, modelando su límite superior a lo largo de gradientes de distancia. Adicionalmente, se estimó la representación de las especies en la red global de áreas protegidas (WDPA), mediante un enfoque de modelos nulos.

Los resultados mostraron una relación negativa consistente entre la abundancia máxima y la distancia al centroide del nicho ambiental en ambas especies, robusta entre métodos, mientras que no se detectó una relación consistente con

la distancia al centro geográfico. Además, se evidenció un desacople entre la extensión del nicho potencial y la distribución de las abundancias, con núcleos poblacionales más restringidos que las áreas ambientalmente idóneas. Ambas especies presentaron una marcada subrepresentación en áreas protegidas. En conjunto, los hallazgos respaldan la hipótesis de centralidad del nicho como un marco explicativo robusto de los patrones de abundancia a escala continental y destacan la importancia de incorporar datos de abundancia y posición ambiental en la planificación de la conservación, permitiendo identificar áreas de mayor valor demográfico y avanzar hacia estrategias más efectivas basadas en el desempeño ecológico de las poblaciones.

Palabras claves: áreas protegidas, centralidad del nicho, centro abundante, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, modelos de distribución de especies, modelos nulos, patrones de abundancia.

INTRODUCCIÓN

El análisis de los patrones espaciales de abundancia es fundamental para comprender la dinámica poblacional (Brown, 1984) y evaluar la vulnerabilidad de las especies (Caughley, 1994). A diferencia de los datos de ocurrencia, la abundancia informa directamente sobre el desempeño poblacional y la viabilidad demográfica (Pulliam, 2000), siendo clave para la conservación, ya que las extinciones suelen estar precedidas por declives locales (Ceballos et al., 2017). En este contexto, su variación espacial permite identificar áreas prioritarias y orientar la gestión (Guisan et al., 2013).

Diversas hipótesis explican la variación geográfica de la abundancia. La hipótesis del centro abundante propone que las mayores densidades ocurren en el centro del rango y disminuyen hacia los márgenes (Andrewartha & Birch, 1954; Brown, 1984). Esta hipótesis ha sido interpretada a partir de distintos mecanismos ecológicos y biogeográficos. Por ejemplo, Grinnell (1922) destacó la importancia de la dispersión y la dinámica espacial en la configuración de los rangos de distribución, sugiriendo que en organismos altamente dispersivos, como las aves, las poblaciones pueden expandirse desde áreas de mayor abundancia hacia zonas periféricas. Otras formulaciones tempranas han vinculado este patrón a gradientes ambientales espacialmente estructurados, donde un punto óptimo

maximiza la densidad poblacional, mientras que condiciones progresivamente menos favorables hacia los extremos conducen a menores abundancias (Andrewartha & Birch, 1954).

Desde una perspectiva integradora, Brown (1984) propuso que la abundancia local refleja el grado en que un sitio satisface múltiples dimensiones del nicho, incluyendo tolerancias fisiológicas, requerimientos ecológicos e interacciones bióticas. Bajo este marco, la autocorrelación espacial implica que sitios con condiciones óptimas sostienen mayores densidades, mientras que su probabilidad disminuye con la distancia, generando una declinación gradual de la abundancia. Sin embargo, la generalidad empírica de la hipótesis del centro abundante ha sido cuestionada, ya que varios meta-análisis muestran que este patrón ocurre solo en una fracción de los sistemas, especialmente en rangos amplios y ambientalmente complejos (Dallas et al., 2017; Santini et al., 2019).

Como alternativa, se ha propuesto que los patrones de abundancia dependen principalmente de la posición dentro del nicho ecológico, más que de la ubicación en el rango geográfico (Maguire Jr, 1973; Yañez-Arenas et al., 2012). Desde la teoría de Hutchinson (1957), el nicho es un hipervolumen ambiental multidimensional, que delimita las condiciones de persistencia. Bajo la extensión

de Maguire (1973), este volumen posee una estructura interna donde el centroide representa el óptimo ecológico, en el cual la aptitud es máxima, la mortalidad se minimiza y la reproducción se maximiza. En consecuencia, la hipótesis de centralidad del nicho predice mayores densidades cerca de este centroide y una disminución progresiva de la abundancia con la distancia, independientemente de su ubicación geográfica (Osorio-Olvera et al., 2020).

Esta hipótesis ha recibido un creciente respaldo empírico, con estudios que documentan relaciones negativas entre la abundancia poblacional y la distancia al centroide del nicho ecológico en diversos taxones y escalas espaciales (Martínez-Gutiérrez et al., 2018; Martínez-Meyer et al., 2013). Si bien este marco ha permitido generar estimaciones sobre la distribución de la abundancia, se debe considerar que las predicciones basadas exclusivamente en variables ambientales describen la abundancia potencial más que la abundancia realizada, ya que factores adicionales, como interacciones bióticas, historia de uso del suelo, limitaciones demográficas y perturbaciones antrópicas, pueden imponer restricciones locales al desempeño poblacional incluso bajo condiciones ambientalmente favorables (Cade & Noon, 2003). En consecuencia, se ha propuesto que, mientras las regiones marginales del nicho se caracterizan consistentemente por abundancias bajas, las áreas cercanas al centroide del nicho pueden albergar tanto abundancias altas como bajas, reflejando la acción

de factores limitantes adicionales sobre el límite superior de la abundancia (VanDerWal et al., 2009).

En aves acuáticas de amplia distribución, como los cisnes sudamericanos, *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*, estas hipótesis adquieren especial relevancia. Ambas especies ocupan extensos gradientes ambientales en Sudamérica y presentan una fuerte dependencia de humedales someros, lagunas y sistemas acuáticos dinámicos, particularmente durante la temporada reproductiva (Kear, 2005b). Estos ecosistemas se caracterizan por una elevada sensibilidad a la variabilidad climática y a presiones antrópicas como la modificación hidrológica, el drenaje y el cambio de uso de suelo, factores que han generado pérdidas y degradación de humedales a gran escala (Davidson, 2014). Sin embargo, pese a la relevancia ecológica y biogeográfica, aún se carece de estudios que evalúen de manera integrada cómo varía su abundancia a lo largo de su rango de distribución y más aún se desconoce si estas varían en función de la posición ambiental dentro del nicho o de la distancia al centro geográfico, una brecha reconocida en la literatura macroecológica sobre patrones de abundancia a gran escala (Martínez-Meyer et al., 2013).

Esta necesidad de conocimiento adquiere además implicancias directas para su evaluación de conservación. Aunque ambas especies están clasificadas en “Preocupación Menor” a nivel global, la escasez de datos sobre sus tendencias poblacionales y la limitada calidad de la información disponible hacen que esta evaluación sea insegura (Rees et al., 2019). Asimismo, pese a su amplio rango geográfico, su distribución es irregular y fragmentada y se reconoce que son susceptibles a la rápida pérdida de hábitat (Rees et al. 2019). En consecuencia, algunas poblaciones podrían pasar con rapidez de un estado de conservación favorable a un declive pronunciado, como ocurrió con *Cygnus columbianus bewickii* (cisne de Bewick) en el noroeste de Europa (Beekman et al., 2019).

En virtud de estos antecedentes, se hipotetiza que la variación espacial de las abundancias poblacionales de los cisnes sudamericanos se describen en base a la distancia al centroide del nicho ecológico y no del centro geográfico del rango de distribución, esperándose que las mayores abundancias se concentren en regiones cercanas al centroide del nicho, mientras que las áreas marginales se caracterizarán por presentar abundancias reducidas. Para probar esto, se analizaron los patrones de abundancia de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* a lo largo de su rango de distribución en Sudamérica, evaluando la capacidad explicativa de la hipótesis de centralidad del nicho ambiental en contraste con la hipótesis de centro abundante, y examinando sus implicancias

para la conservación. Para ello, se propuso específicamente (1) Estimar y mapear la distribución potencial y densidad de abundancia de ambas especies en su rango de distribución geográfica; (2) Determinar si la abundancia de las especies está relacionada con la distancia al centroide del nicho ecológico o geográfico; y (3) Evaluar la efectividad de las áreas protegidas en la conservación de las poblaciones de cisnes en Sudamérica.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Datos de ocurrencia y abundancia de especies

Se integró una base de datos de ocurrencia que combinó registros de ambas especies provenientes de la Global Biodiversity Information Facility y de eBird (2010-2025). Para reducir sesgos de detectabilidad y asegurar que los registros reflejaran el periodo de mayor estabilidad territorial, los datos se restringieron al periodo reproductivo austral (octubre–febrero) siguiendo criterios de estudios previos (Miranda-Cavallieri et al., 2023). Los datos de eBird se procesaron siguiendo a Johnston et al. (2020), incluyendo solo listas completas de tipo “traveling” con distancia de esfuerzo mayor a cero. Para garantizar el uso efectivo del sistema acuático, se excluyeron los registros codificados como “flyover”. Todos los datos fueron depurados espacialmente con el paquete *CoordinateCleaner* (Zizka et al., 2019) para eliminar coordenadas erróneas o sesgadas.

Todos los registros y variables ambientales se estandarizaron a una resolución de 5 minutos de arco. Para el análisis de abundancia, los conteos se normalizaron por esfuerzo de muestreo, obteniendo tasas de encuentro (ind. km^{-1}). Se consideraron solo registros con más de dos individuos, priorizando núcleos

poblacionales y reduciendo el sesgo. Los registros sin conteo numérico se mantuvieron para el análisis de ocurrencia, pero se excluyeron del análisis de abundancia.

2. Variables ambientales

Para caracterizar el nicho de ambas especies, se compilaron 36 variables predictoras que representan gradientes bioclimáticos, topográficos y de cobertura del suelo a lo largo de su rango de distribución. Se incluyeron 19 variables bioclimáticas de WorldClim (v2.1) a una resolución de 5 minutos de arco. Las variables topográficas se derivaron de un modelo digital de elevación (MDE) del repositorio Terrain Tiles (AWS Open Data), reescalado a la misma resolución para asegurar la consistencia espacial entre predictores; a partir de este se calculó la pendiente (grados).

Adicionalmente, se incorporaron siete clases de cobertura del suelo provenientes de ESA WorldCover 2021 (Zanaga et al., 2022). Estos datos fueron agregados espacialmente mediante un proceso de reescalado y convertidos en capas proporcionales mediante la reclasificación binaria (presencia/ausencia) y posterior promediado por celda, obteniendo la proporción de cada clase dentro de cada píxel. Este enfoque permitió representar la heterogeneidad del hábitat a

escala subpíxel, mejorando la caracterización ambiental utilizada en los modelos (Tran et al., 2014).

3. Modelado de distribución de especies

Para estimar la distribución potencial de cada especie se ajustaron modelos de distribución de especies (SDMs) mediante Árboles de Regresión Aditiva Bayesiana (BART), un enfoque robusto que reduce el sobreajuste y mejora la capacidad predictiva (Carlson, 2020). Con el fin de reducir la dimensionalidad de las 36 variables ambientales y evitar multicolinealidad, se aplicó un análisis de componentes principales (PCA), reteniendo los siete primeros componentes, que explicaron el 84,3% de la varianza (Tabla S1.1).

Los modelos se calibraron utilizando los registros de presencia como variable respuesta y los siete componentes principales como predictores, incorporando además una covariable de sesgo de muestreo estimada mediante el paquete “sambias” (Zizka et al., 2021), que cuantifica la influencia de factores de accesibilidad en la probabilidad de muestreo. Los hiperparámetros se optimizaron siguiendo a (Carlson, 2020) mediante validación cruzada espacial en cinco bloques con “blockCV” (Valavi et al., 2019), lo que reduce la autocorrelación espacial y mejora la transferibilidad de los SDMs. Para mejorar el rendimiento

predictivo, en cada iteración de entrenamiento se utilizaron pseudoausencias en igual número que las presencias (Barbet-Massin et al., 2012).

El desempeño de los modelos se evaluó con el índice continuo de Boyce (CBI, por sus siglas en inglés), adecuado para datos de presencia (Hirzel et al., 2006). Las predicciones finales se generaron con los mejores hiperparámetros, fijando la covariable de tasa de muestreo en cero, lo que asegura que las predicciones reflejen únicamente las relaciones entre las especies y el ambiente, mejorando la capacidad del modelo para generalizar hacia áreas no muestreadas (Phillips et al., 2009). Finalmente, las probabilidades de ocurrencia se binarizaron mediante el criterio de Maximum Sum of Sensitivity and Specificity (maxSSS).

4. Análisis de centralidad del nicho y distancia geográfica

Para evaluar la hipótesis de centralidad del nicho, se calculó la distancia de cada celda (1) al centroide del nicho ambiental y (2) al centroide geográfico, permitiendo cuantificar su posición en los gradientes ambiental y espacial y analizar su relación con la abundancia.

4.1 Centralidad del nicho ambiental

El análisis se realizó en el espacio de los siete componentes principales (PCs), garantizando independencia entre variables y la validez del cálculo de distancias

euclidianas. El nicho se definió como el hipervolumen ambiental delimitado por las celdas con presencia potencial predicha por los SDMs. Para evaluar la sensibilidad de la hipótesis de centralidad a la estructura interna del nicho, el centroide se estimó mediante tres aproximaciones que consideran la densidad de condiciones ocupadas, la geometría del hipervolumen y la media del espacio ambiental.

a. Óptimo del nicho (Método Gaussiano)

Siguiendo a (Blonder et al., 2017) el centroide se estimó mediante un hipervolumen construido a partir de una estimación de densidad por kernels gaussianos (KDE), que modela el nicho como una distribución continua en el espacio multivariado, donde distintas combinaciones ambientales poseen diferente frecuencia o “densidad” dentro del rango potencial de la especie. El centroide corresponde al punto de máxima densidad del hipervolumen, interpretado como el óptimo ecológico de Hutchinson (1957). Este enfoque permite identificar las condiciones ambientales más utilizadas por la especie, ya que pondera las regiones del nicho según la frecuencia de ocurrencias.

b. Centroide geométrico (Método SVM)

El centro del nicho se estimó mediante un hipervolumen construido con una máquina de vectores de soporte de una clase (One-Class SVM) que delimita el espacio ocupado generando una frontera flexible que rodea los puntos ambientales asociados a las áreas predichas como adecuadas, sin asumir simetría ni estructura interna del nicho (Tax & Duin, 2004). El centroide se calculó como el promedio de las coordenadas espaciales de todos los vértices del poliedro resultante. Este enfoque es independiente de la densidad, pues se basa en la geometría y es robusto ante nichos de forma irregular (Blonder et al., 2017).

c. Centroide promedio (Centro Ambiental Medio)

Se calculó como el promedio aritmético multivariado de los valores de los siete PCs en celdas con presencia potencial. Este método, ampliamente utilizado, proporciona una medida simple y comparable del centro del nicho, sin considerar densidad ni geometría (Martínez-Meyer et al., 2013).

4.2 Centralidad geográfica

Para evaluar la hipótesis de centro abundante, se estimó el centro geográfico de la distribución potencial a partir de las predicciones binarias de los SDMs, utilizando dos aproximaciones geométricas contrastantes: caja envolvente (bounding box) y envoltura convexa (convex hull).

a. Caja Envolvente (*Bounding Box*)

El rango geográfico se definió mediante un rectángulo delimitado por las coordenadas mínimas y máximas (latitud y longitud) de presencia potencial. El centro geográfico se estimó como el punto medio entre estos extremos, siendo un método simple, reproducible y ampliamente empleado (Eikelboom et al., 2019).

b. Envoltura Convexa (*Convex Hull*)

El rango geográfico se definió como el polígono mínimo que contiene todos los puntos de presencia potencial. El centro geográfico se estimó como el centroide del polígono convexo, una medida robusta que reduce la influencia de valores

extremos y distribuye equitativamente el peso espacial de todas las localidades del polígono (Powell, 2000).

4.3 Estimación de la distancia a los centroides

La distancia al centroide del nicho se estimó mediante distancia euclidiana en el espacio multivariado de siete dimensiones definido por los componentes principales (PCs). Esta métrica representa la línea recta en el espacio ambiental reducido y cuantifica la proximidad al óptimo ambiental (Dallas et al., 2017). La distancia de cada celda i al centroide se calculó como:

$$D_{\{nicho\}} = \left(\sum_{j=1}^7 (PC_{ij} - C_j)^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

Donde D_{nicho} = distancia de la celda i al centroide del nicho, PC_{ij} = es el valor del componente principal (de 1 a 7) en la celda i , C_j = es el valor del componente principal j en el centroide del nicho.

La distancia geográfica se calculó desde cada celda de la grilla hasta los centroides del rango, como medida de lejanía espacial respecto al centro de la distribución. Dado que las coordenadas están expresadas en latitud–longitud, se

utilizó distancia euclidiana en un espacio bidimensional, proporcionando una medida directa en línea recta entre cada celda y el centroide (Osorio-Olvera et al., 2020). La distancia para cada celda i se calculó como:

$$D_{\{geo\}} = \sqrt{(x_i - x_c)^2 + (y_i - y_c)^2}$$

Donde D_{geo} = distancia geográfica de la celda al centroide, (x_i, y_i) = coordenadas geográficas de la celda i (longitud y latitud), (x_c, y_c) = coordenadas del centro geográfico estimado (Bounding Box o Convex Hull).

4.4 Relación entre abundancia y distancia a los centroides

La relación entre abundancia y distancia a los centroides (ambientales y geográficos) se evaluó mediante *upper-abundance frontier análisis*, que modela el límite superior de la abundancia a lo largo de gradientes ambientales o espaciales, en lugar de la tendencia central. Este enfoque es adecuado cuando la abundancia está modulada por factores limitantes, permitiendo identificar el límite potencial impuesto por el ambiente (Cade & Noon, 2003).

Para cada métrica de distancia, los registros de abundancia se agruparon en 10 intervalos (deciles) definidos por la distribución empírica de la distancia al centroide. En cada intervalo se extrajo el valor máximo de abundancia como

estimación de la frontera superior, asumiendo que refleja el límite potencial permitido por el ambiente o la proximidad al centroide.

Para cada especie y métrica de distancia se generaron visualizaciones integradas que combinan la dispersión de los datos, la distribución de frecuencias y la frontera superior de abundancia, permitiendo caracterizar simultáneamente la estructura de los datos y la forma del límite a lo largo del gradiente.

4.5 Creación de Mapas de Idoneidad de hábitat y de densidad de abundancia

Para cada especie se generaron mapas de idoneidad de hábitat, para lo cual las predicciones de los SDMs se expresaron como probabilidades de ocurrencia por celda, las cuales fueron reescaladas en un rango de 0 y 1 para facilitar la comparación entre especies y regiones (Guisan et al., 2017). Estas se representaron como superficies continuas, donde la intensidad del color refleja gradientes de idoneidad ambiental, indicando condiciones más favorables los valores más altos. Adicionalmente, para identificar áreas de alta concentración poblacional, se generaron mapas de densidad mediante kernel ponderado, que estiman superficies continuas incorporando la ubicación y la abundancia observada, asignando mayor peso a registros con mayores conteos (Worton, 1989). La superficie de densidad ponderada se calculó con el paquete “ks”

(Duong, 2007), utilizando estimación multivariada con selección óptima del parámetro de suavizado, y ponderando cada registro por el número de individuos (Fieberg, 2007). Los contornos resultantes se transformaron en polígonos espaciales mediante “isoband” (Wickham et al., 2025) y se recortaron a los límites terrestres del área de estudio con “sf” (Pebesma, 2018), eliminando artefactos asociados a proyecciones sobre áreas marinas. Finalmente, las áreas sin densidad estimada se asignaron a cero para generar una superficie continua, donde las mayores intensidades representan los principales núcleos poblacionales.

5. Evaluación de la representación de las especies en áreas protegidas

La representación de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en áreas protegidas se evaluó utilizando la base de datos mundial Protected Planet (World Database on Protected Areas, WDPA). Se seleccionaron unidades con estatus vigente, excluyendo áreas estrictamente marinas, y se re proyectaron al sistema de referencia de los SDMs. Los polígonos se rasterizaron sobre la misma grilla ambiental, definiendo cada celda como una unidad de planificación (UP) y estimando su superficie y porcentaje de solapamiento con áreas protegidas. Para cada especie, empleando los mapas binarios de distribución potencial derivados de modelos BART, se calculó el porcentaje medio de solapamiento (MPO) como el promedio del porcentaje de área protegida de todas las UP clasificadas como idóneas.

Para evaluar si el nivel de representatividad observado difería significativamente de lo esperado por azar se aplicaron modelos nulos, generando 10.000 distribuciones aleatorias por especie con igual número de UP idóneas que la distribución observada. Para cada simulación se calculó el MPO, construyendo una distribución nula de referencia. La subrepresentación se definió cuando más del 95 % de las simulaciones superaron el valor observado ($p > 0,95$), y la sobrerrepresentación cuando menos del 5 % lo hicieron ($p < 0,05$).

Los análisis se realizaron en R VERSIÓN 4.4.2 (R Core Team, 2024). El preprocesamiento espacial de polígonos y grillas con el paquete “sf” (vectores; Pebesma, 2018)), “terra” (rasters y operaciones espaciales; Hijmans et al., 2026) y “raster” (funciones adicionales de extracción y cálculo de áreas; Hijmans, 2025). La manipulación de tablas con “dplyr” (Wickham et al., 2026), mientras que la compatibilidad con formatos heredados se resolvió mediante “foreign”.

RESULTADOS

Modelado de distribución de especies

Los SDMs mostraron un alto desempeño predictivo para *C. coscoroba* y para *C. melancoryphus* alcanzando valores elevados del índice de Boyce ($0,98 \pm 0,01$ y $0,97 \pm 0,02$ respectivamente) y AUC ($0,95 \pm 0,01$ para ambas especies), indicando una excelente discriminación entre áreas de alta y baja idoneidad y una alta estabilidad y robustez en el marco de validación cruzada espacial (Tabla 1.1).

La importancia de predictores fue consistente entre especies. En ambas, *sampBias* fue la variable más influyente (Fig. S1.1–S1.2), evidenciando una fuerte asociación entre detecciones y accesibilidad, principalmente proximidad a caminos (Fig. S1.3). Entre los predictores ambientales, PC1 emergió como el más relevante para ambas especies, gradiente climático dominado por variables térmicas y de precipitación (Fig. S1.4), el cual explicó ~43% de la varianza (Tabla S1.1). La probabilidad de presencia aumentó hacia valores bajos de PC1 (Fig. S1.4), lo que indica mayor idoneidad en condiciones caracterizadas por menores temperaturas medias y extremas, menor precipitación anual y de periodos húmedos, y mayor estacionalidad térmica. Los restantes predictores mostraron una baja explicación de la varianza, para *C. coscoroba* PC2 <16% y para *C. melancoryphus* PC3 <10% (Tabla S1.1).

Tabla 1.1. Desempeño predictivo de los Modelos de Distribución de Especies (SDMs) ajustados mediante Árboles de Regresión Aditiva Bayesiana (BART) para *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*. Se presentan el índice continuo de Boyce (BOYCE) y el área bajo la curva ROC (AUC), junto con sus desviaciones estándar asociadas (BOYCE.SD y AUC.SD), obtenidos mediante validación cruzada espacial. Se incluyen además los hiperparámetros seleccionados para los modelos finales: número de árboles utilizados (ntree), número mínimo de observaciones terminales en cada nodo (k), potencia del prior de regularización (power) y parámetro base del prior (base).

	BOYCE	BOYCE.SD	AUC	AUC.SD	ntree	k	power	base
<i>C. coscoroba</i>	0,98	0,01	0,95	0,01	150	3	2	0,95
<i>C. melancoryphus</i>	0,97	0,02	0,95	0,01	150	1	1	0,85

Análisis de la centralidad del nicho y la distancia geográfica

En ambas especies se observó una relación negativa entre la abundancia y la distancia al centroide del nicho ambiental. Aunque predominaron abundancias bajas, la frontera superior, estimada como el máximo por decil, mostró un patrón consistente: los valores más altos se concentraron cerca del centro ambiental y disminuyeron hacia la periferia (Fig. 1.1). Este patrón fue consistente entre los tres métodos de estimación (gaussiano, SVM y promedio), con fronteras similares y distancias altamente correlacionadas ($r = 0,87\text{--}0,98$; Tabla 1.2).

Los métodos de estimación del centro geográfico (bounding box y convex hull) mostraron alta concordancia ($r = 0,96$; Tabla 1.2) y una estructura espacial similar. Sin embargo, a diferencia del patrón ambiental, la abundancia no presentó una relación consistente con la distancia al centro geográfico. Los valores máximos por decil se distribuyeron de forma heterogénea, con combinaciones de abundancias bajas y altas a lo largo del gradiente (Fig. 1.2). La baja correlación entre distancias ambiental y geográfica ($r < 0,17$; Tabla 1.2) indica que el centro de idoneidad ambiental no coincide con el centro geográfico del rango.

Tabla 1.2. Matriz de correlaciones de Pearson entre las cinco métricas de distancia utilizadas en el análisis de centralidad: distancia geográfica al centro del rango estimada mediante Convex Hull (Dist. Geo C Hull) y Bounding Box (Dist. Geo_B Box), y distancia ambiental al centro del nicho estimada mediante los métodos Gaussiano (Dist. M Gauss), SVM (Dist. M SVM) y centroide promedio (Dist. C Prom). Los valores representan el grado de asociación lineal entre los distintos enfoques de distancia ambiental y geográfica empleados en el estudio.

	Dist. Geo C Hull	Dist. Geo B Box	Dist. M Gauss	Dist. M SVM	Dist. C Prom
Dist. Geo C Hull	1	0,95	0,07	0	0,17
Dist. Geo B Box	0,95	1	0,09	0,03	0,19
Dist. M Gauss	0,07	0,09	1	0,83	0,98
Dist. M SVM	0	0,03	0,83	1	0,77
Dist. C Prom	0,17	0,19	0,98	0,77	1

Frontera de abundancia máxima vs. distancia al centroide del nicho

Fila superior: *C. coscoroba* | Fila inferior: *C. melancoryphus*

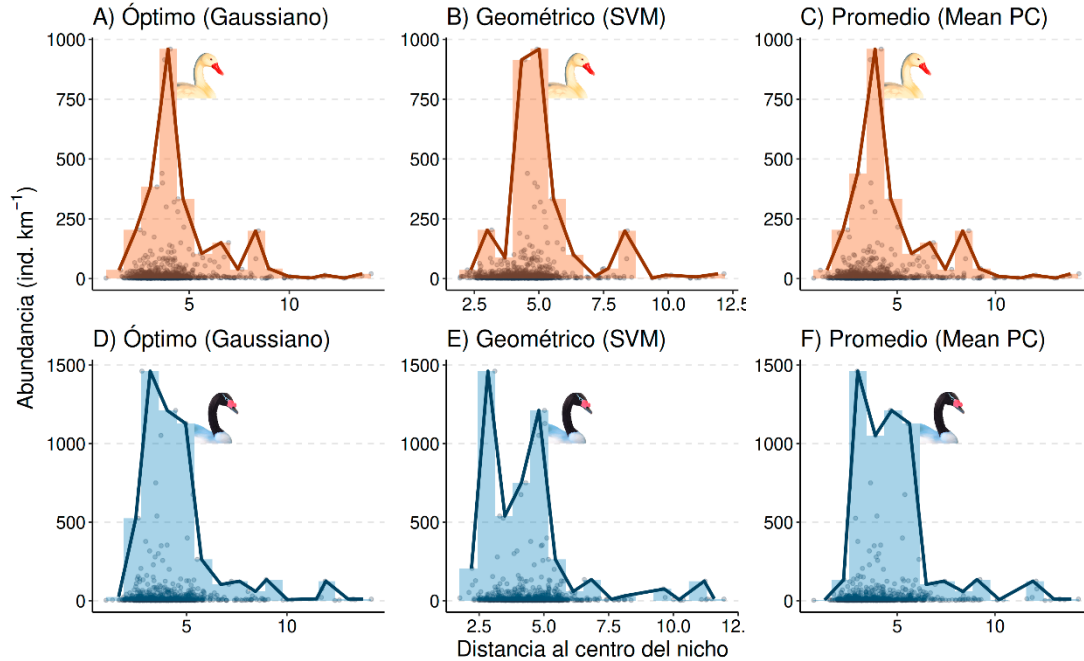


Figura 1.1. Relación entre la abundancia estandarizada y la distancia al centroide del nicho ambiental para *Coscoroba coscoroba* (fila superior, naranja) y *Cygnus melancoryphus* (fila inferior, azul) bajo tres métodos de estimación del centroide del nicho: (A, D) Método gaussiano, (B, E) Método SVM, y (C, F) centroide promedio de los Componentes Principales. Cada panel muestra la distribución de abundancias a lo largo del gradiente de distancia ambiental, junto con la frontera de abundancia máxima estimada mediante el valor máximo por intervalo (línea continua). Los histogramas representan la densidad de registros de abundancia en cada tramo del gradiente, y los puntos corresponden a los conteos individuales estandarizados (ind/km).

Frontera de abundancia máxima vs. distancia al centroide geográfico

Fila superior: *C. coscoroba* | Fila inferior: *C. melancoryphus*

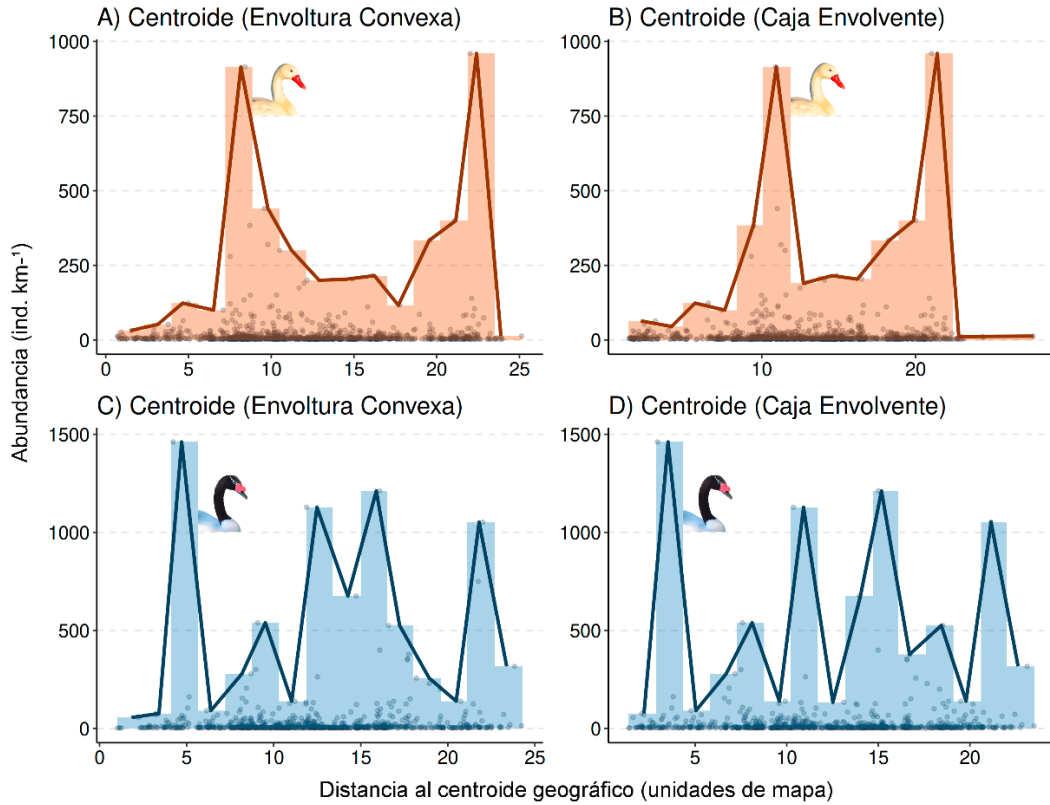


Figura 1.2. Relación entre la abundancia estandarizada y la distancia al centroide geográfico para *Coscoroba coscoroba* (fila superior, naranja) y *Cygnus melancoryphus* (fila inferior, azul) bajo dos métodos de estimación del centro del rango: (A, C) envoltura convexa (Convex Hull) y (B, D) caja envolvente (Bounding Box). Cada panel muestra la distribución de abundancias a lo largo del gradiente de distancia geográfica, junto con la frontera de abundancia máxima estimada como el valor máximo por intervalo (línea continua). Los histogramas representan la densidad de registros de abundancia a lo largo del gradiente, y los puntos corresponden a los conteos individuales estandarizados (ind/km).

Mapas de idoneidad de hábitat y de densidad de abundancia

Para *C. coscoroba*, las áreas de mayor idoneidad se concentraron en el Cono Sur, destacando el centro-sur de Chile, Uruguay y las llanuras templadas del centro-este de Argentina, extendiéndose hacia sectores australes de Patagonia (Fig. 1.3A). En *C. melancoryphus*, el patrón fue similar, aunque con una continuidad espacial más acentuada en la franja templada del sur de Sudamérica, con valores particularmente altos en la Patagonia chileno-argentina, las llanuras templadas del centro-este de Argentina y, en menor medida, en sectores del sur de Brasil (Fig. 1.3C). En ambas especies, las regiones tropicales y subtropicales presentaron baja idoneidad ($\approx 0-0.25$).

Los mapas de densidad de abundancia mostraron patrones más restringidos. En *C. coscoroba*, las mayores densidades se concentraron en un amplio corredor de humedales y planicies inundables que se extiende desde el centro-este de Argentina y Uruguay hasta el centro-sur de Chile, con un núcleo adicional en el norte-centro de Argentina, extendiéndose hacia Paraguay y restringidas áreas del sur de Bolivia, además de concentraciones en la Patagonia austral (Fig. 1.3B). En *C. melancoryphus*, las mayores densidades se localizaron en la franja austral, destacando humedales patagónicos, fiordos australes y ambientes costeros del

sur de Chile, junto con densidades moderadas en el sureste de Uruguay (Fig. 1.3D).

En conjunto, se observa que *C. coscoroba* presenta una distribución espacial más extensa y continua dentro de las áreas idóneas, mientras que *C. melancoryphus* exhibe una distribución más concentrada en latitudes australes.

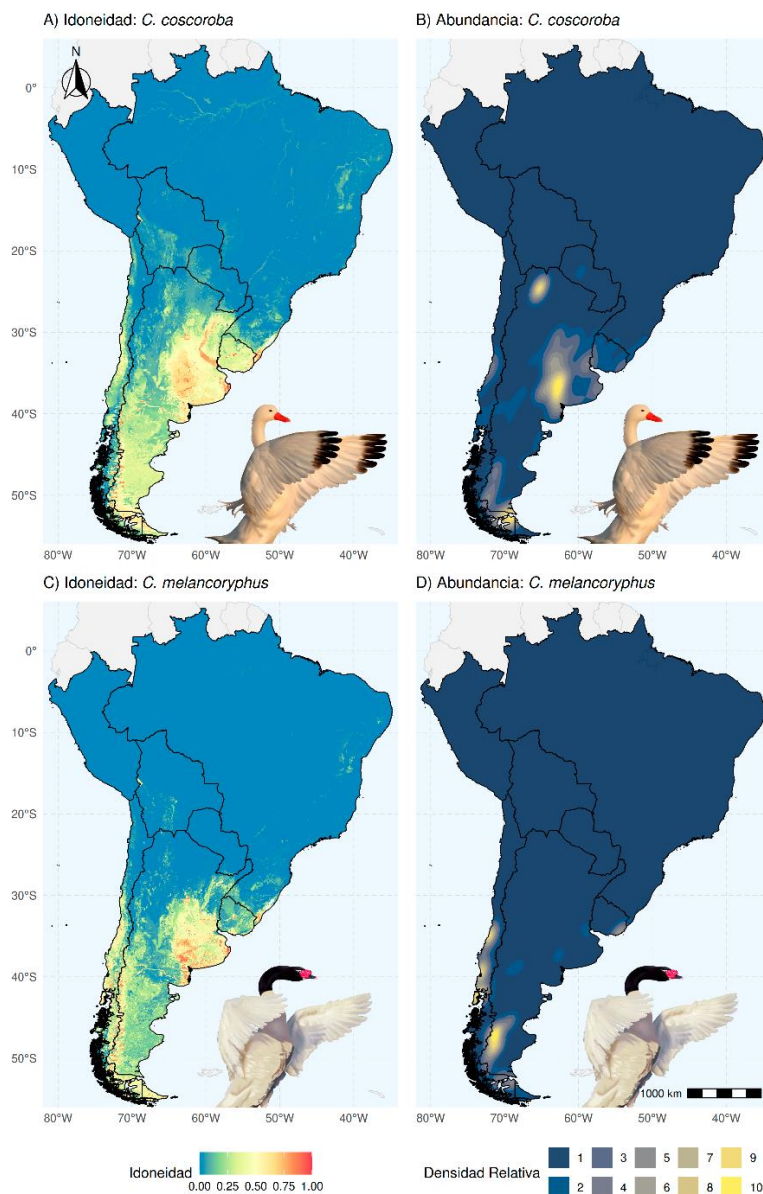


Figura 1.3. Mapas de idoneidad ambiental y densidad relativa de abundancia para *Coscoroba coscoroba* (fila superior) y *Cygnus melancoryphus* (fila inferior) en Sudamérica. Los paneles (A) y (C) muestran la idoneidad ambiental derivada de los modelos de distribución de especies (SDMs), expresada como probabilidad de ocurrencia reescalada entre 0 y 1. Los paneles (B) y (D) representan las superficies de densidad de abundancia estimadas mediante kernel ponderado, basadas en conteos estandarizados por esfuerzo (ind/km). La escala de color en los mapas de idoneidad indica un gradiente desde condiciones menos favorables (valores bajos) a más favorables (valores altos), mientras que en los mapas de abundancia los tonos más intensos representan mayores concentraciones relativas de individuos.

Evaluación de la representación de las especies en áreas protegidas

Ambas especies mostraron bajos niveles de protección dentro de la red de áreas protegidas. El área idónea protegida fue de 39.590,7 km² para *C. coscoroba* y 48.790,2 km² para *C. melancoryphus* (Tabla 1.3), equivalentes al 1,65% y 2,37 % de su área idónea total, respectivamente.

Los modelos nulos indicaron que el nivel de protección esperado por azar fue significativamente mayor que el observado. Las distribuciones simuladas se concentraron entre ~80.000 y ~100.000 km² (Fig. 1.4), superando ampliamente los valores reales. En consecuencia, la probabilidad de subrepresentación fue máxima ($p = 1,0$) y la de sobrerrepresentación nula ($p = 0$), evidenciando una marcada subrepresentación de ambas especies en la red sudamericana de áreas protegidas (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Métricas de representación de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* dentro de la red de áreas protegidas de Sudamérica. Se presenta el área idónea protegida observada, el área idónea no protegida y el área idónea total, expresadas en km². El porcentaje de protección corresponde a la fracción del área idónea actualmente incluida dentro de áreas protegidas. Probabilidad de subrepresentación (Psub) y probabilidad de sobrerrepresentación (Psob) indican la proporción de simulaciones del modelo nulo (n = 10.000) que generan valores de protección mayores o menores que el observado, respectivamente. Los valores 1 y 0 corresponden a los límites de soporte estadístico dado el modelo nulo.

	Área idónea protegida (km ²)	Área idónea no protegida (km ²)	Total área idónea (km ²)	(%) área idónea protegida	PSub	PSob
<i>C. coscoroba</i>	39590,7	2352248,1	2391838,7	1,65	1	0
<i>C. melancoryphus</i>	48790,2	2009463,3	2058253,5	2,37	1	0

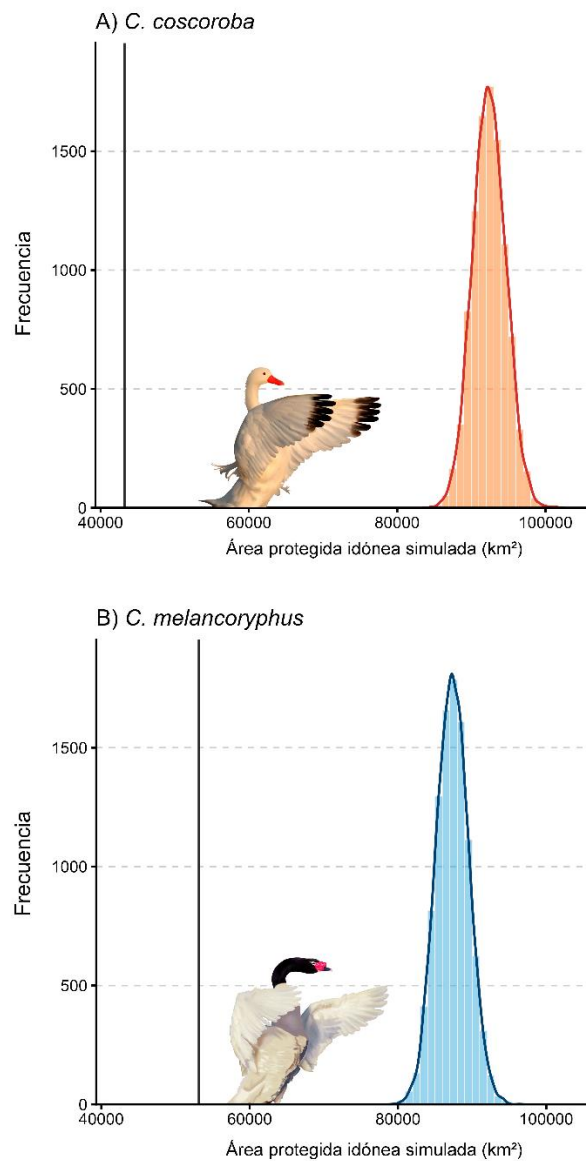


Figura 1.4. Distribuciones nulas del área idónea protegida para *Cygnus melancoryphus* (izquierda, azul) y *Coscoroba coscoroba* (derecha, naranja), obtenidas a partir de 10.000 simulaciones aleatorias. En cada iteración se seleccionó al azar el mismo número de unidades de planificación clasificadas como idóneas que en la distribución observada, manteniendo constante el tamaño del rango potencial. Los histogramas representan la frecuencia de los valores simulados de área protegida (km²), mientras que la línea vertical indica el valor observado de área idónea protegida derivado del mapa binario de distribución potencial. La posición del valor observado en el extremo izquierdo de la distribución nula indica que ambas especies están significativamente subrepresentadas en la red de áreas protegidas ($p > 0,95$).

DISCUSIÓN

Modelado de distribución de especies

Los valores altos de desempeño obtenidos en los SDMs son comparables a los reportado en estudios que evalúan la centralidad del nicho en vertebrados ampliamente distribuidos (Martínez-Gutiérrez et al., 2018; Martínez-Meyer et al., 2013), destacando el énfasis en el uso de validación cruzada con particiones espacialmente estructuradas como un aspecto metodológicamente relevante, ya que los esquemas no aleatorios reducen la sobreestimación del desempeño que ocurre cuando entrenamiento y prueba comparten autocorrelación espacial o gradientes ambientales similares (Valavi et al., 2019).

Que sampBias sea el predictor más influyente en ambas especies y que se vincule principalmente a proximidad a caminos, es coherente con patrones descritos en datos de ciencia ciudadana (Zizka et al., 2020), generando sesgos espaciales y temporales que pueden afectar inferencias biogeográficas y de conservación (Boakes et al., 2010; Reddy & Dávalos, 2003). No obstante, al fijar este predictor a un valor constante durante la proyección, se desacopló el sesgo de muestreo de las relaciones especie–ambiente (Fithian et al., 2015), fortaleciendo la validez de las predicciones obtenidas.

La respuesta modelada indica que la probabilidad de presencia aumenta en ambas especies hacia valores bajos de PC1, lo que implica mayor idoneidad en condiciones con menor precipitación anual y del periodo húmedo. Este patrón es consistente con la dependencia de ambas especies de humedales someros, donde se alimentan nadando o vadeando, principalmente de macrófitas (Johnsgard, 2016a), recurso clave que estructura el uso del hábitat para ambas especies (Miranda-Cavallieri et al., 2023). Incrementos en la precipitación pueden elevar el nivel del agua y reducir la disponibilidad de recursos tróficos, promoviendo desplazamientos hacia áreas más favorables, tal como se ha documentado en aves acuáticas durante periodos de inundación (Sebastián-González et al., 2010) y en el uso estacional del paisaje por anseriformes (Thomson & Estades, 2024). En *C. melancoryphus*, cambios en la vegetación acuática y en las condiciones del sistema pueden incluso gatillar colapsos locales y desplazamientos (Jaramillo et al., 2018), mientras que en ambas especies se ha observado preferencia por sectores con vegetación acuática y ribereña expuesta y sensibilidad a variables térmicas (Miranda-Cavallieri et al., 2023).

Asimismo, la mayor probabilidad de presencia asociada a valores elevados de estacionalidad térmica indica afinidad por regiones con mayor variación intra-anual de temperatura. En sistemas templados, esta estacionalidad se asocia a ciclos hidrológicos más marcados que regulan la hidroperiodicidad, la

productividad y la disponibilidad de hábitat (Hajek & Knapp, 2022), generando pulsos de recursos que pueden ser aprovechados por aves acuáticas, aumentando significativamente la densidad de gremios tróficos que se alimentan de vegetación acuática e invertebrados (Kingsford et al., 2004). Lo cual sugiere que la relación positiva con la estacionalidad térmica refleja un acoplamiento entre clima y dinámica ecológica de humedales que favorece la idoneidad de hábitat.

Análisis de la centralidad del nicho y la distancia geográfica

Los resultados respaldan la hipótesis de centralidad del nicho, mostrando que la abundancia de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* se asocia con la distancia al centroide del nicho ambiental, pero no con el centro geográfico. En ambas especies, la abundancia máxima se concentró cerca del centro ambiental y disminuyó hacia la periferia, indicando que condiciones marginales limitan el desempeño poblacional aun cuando la presencia es posible. Este patrón concuerda con la concepción del nicho como un gradiente de condiciones óptimas y subóptimas (Hutchinson, 1957) y con evidencia que vincula proximidad al óptimo con mayores densidades (VanDerWal et al., 2009). El patrón fue robusto entre los distintos métodos de estimación, los que generaron distancias

altamente correlacionadas y fronteras de abundancia similares, reduciendo la probabilidad de que los resultados dependan de una definición particular del centro ambiental. Esta convergencia metodológica refuerza la validez ecológica del patrón observado y responde a críticas sobre la sensibilidad de los análisis de centralidad frente a decisiones geométricas o estadísticas (Dallas et al., 2017).

En contraste, ninguna de las aproximaciones para estimar la distancia al centro geográfico mostró relación con la abundancia. La alta correlación entre métodos indica que esta ausencia de patrón no depende de la forma de estimación, sino que refleja una desconexión entre la geometría del rango y los procesos ecológicos que regulan la abundancia, en línea con cuestionamientos a la hipótesis de centro abundante en especies de amplio rango y nichos heterogéneos (Dallas et al., 2017).

En conjunto, para los cisnes sudamericanos la distancia al centroide del nicho emerge como un descriptor más informativo que la distancia geográfica para explicar gradientes de abundancia, al reflejar la proximidad a condiciones óptimas. Este enfoque permite identificar áreas de mayor desempeño poblacional, con implicancias directas para la priorización de la conservación (Margules & Pressey, 2000).

Mapas de idoneidad de hábitat y densidad de abundancia

La comparación entre mapas de idoneidad y de abundancia evidenció un desacople entre la extensión del nicho potencial y la distribución de las abundancias. Aunque los SDMs identificaron amplias áreas adecuadas en el Cono Sur y la franja templada austral, las mayores densidades se concentraron en regiones más restringidas. Este patrón coincide con evidencia que indica que las áreas de alta densidad representan solo una fracción del nicho potencial, incluso cuando amplias zonas periféricas presenten condiciones ambientalmente favorables (VanDerWal et al., 2009). En este sentido, la idoneidad ambiental constituye una condición necesaria, pero no suficiente, para sostener altas densidades, ya que factores adicionales, como interacciones bióticas o limitaciones de dispersión, pueden restringir la abundancia en áreas ambientalmente adecuadas (Cade et al., 1999). Así, la idoneidad se asocia principalmente al límite superior de la abundancia más que a la abundancia media de las especies (VanDerWal et al., 2009).

Las diferencias entre especies muestran que *C. coscoroba* presentó una distribución de abundancias más extendida dentro del nicho potencial, con múltiples núcleos en regiones templadas, lo que sugiere mayor amplitud ecológica y una mayor flexibilidad para utilizar el espacio. En contraste, *C.*

melancoryphus mostró una concentración de altas abundancias en un subconjunto reducido de áreas cercanas al centro del nicho, consistente con una tolerancia ambiental más estrecha y dependencia de condiciones hidrológicas estables. Este patrón concuerda con evidencia que vincula nichos más restringidos con asociaciones más fuertes entre abundancia y centralidad ambiental (Osorio-Olvera et al., 2020)

En conjunto, la integración de mapas de idoneidad y abundancia permite diferenciar entre áreas potencialmente ocupables y áreas demográficamente clave, destacando el valor complementario de ambas aproximaciones para la comprensión ecológica y la planificación de la conservación.

Evaluación de la representación de las especies en áreas protegidas

Los resultados muestran que *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* están fuertemente subrepresentadas en la red de áreas protegidas sudamericana, con menos del 3 % de su área idónea protegida y valores inferiores a lo esperado por azar. Este desajuste indica que la ubicación de las áreas protegidas no coincide con regiones ambientalmente favorables ni con los principales núcleos de abundancia.

Este patrón es consistente con evidencia que muestra que las redes de conservación suelen responder a criterios históricos o de baja presión antrópica más que a la distribución de la biodiversidad (Venter et al., 2014). En consecuencia, las áreas protegidas pueden solaparse con rangos potenciales, pero fallar en representar hotspots de abundancia o valor funcional (Lisón & Sánchez-Fernández, 2017). En este estudio, la subrepresentación sugiere que la red actual no captura adecuadamente los gradientes ambientales que estructuran la abundancia de los cisnes sudamericanos, particularmente la proximidad al centro del nicho.

Desde la hipótesis de centralidad del nicho, esto implica no solo baja cobertura, sino también baja calidad ecológica de la protección, al no resguardar poblaciones densas y demográficamente funcionales. Este problema es especialmente relevante en especies dependientes de humedales, como los cisnes sudamericanos, cuyos hábitats son altamente dinámicos y vulnerables (Kear, 2005b), los cuales además han sido históricamente subrepresentados y fuertemente amenazados por actividades antrópicas (Davidson, 2014). Además, pese a enfrentar presiones similares a especies del hemisferio norte, los cisnes sudamericanos han recibido menor atención, lo cual se refleja en la escasa literatura científica disponible, con información limitada sobre sus poblaciones

(Wood et al., 2019a). Esto sugiere que su actual clasificación de conservación debe interpretarse con cautela ante la falta de datos robustos (Rees et al., 2019).

En este contexto, los resultados refuerzan la necesidad de incorporar información de abundancia y posición ambiental en la planificación de la conservación. La distancia al centroide del nicho ha demostrado ser un predictor relevante del desempeño poblacional (VanDerWal et al., 2009), permitiendo identificar áreas clave que no necesariamente coinciden con la presencia. Integrar estos enfoques con evaluaciones de representatividad puede mejorar la priorización espacial y avanzar hacia estrategias centradas en el desempeño ecológico (Venter et al., 2014).

Desde una perspectiva aplicada, estos resultados destacan la necesidad de incorporar explícitamente información de abundancia y posición dentro del nicho en la planificación de la conservación, superando enfoques basados únicamente en presencia o idoneidad. En este sentido, la identificación de áreas cercanas al centro del nicho constituye una herramienta más eficaz para priorizar la conservación, especialmente en especies ampliamente distribuidas y con patrones de abundancia heterogéneos, donde la presencia no necesariamente refleja alto desempeño poblacional (VanDerWal et al., 2009).

Dado que la conservación busca optimizar la asignación de recursos, la integración de modelos de abundancia, centralidad del nicho y representatividad espacial emerge como un enfoque clave para mejorar la efectividad de las estrategias de conservación, permitiendo avanzar desde una protección basada en extensión territorial hacia una centrada en el desempeño ecológico de las poblaciones.

CONCLUSIONES

Este estudio muestra que los patrones espaciales de abundancia de los cisnes sudamericanos se explican por la posición dentro del nicho ecológico, y no por la ubicación en el rango geográfico. La relación negativa entre abundancia máxima y distancia al centroide del nicho, consistente entre métodos, respalda la hipótesis de centralidad del nicho y cuestiona la generalidad de la hipótesis del centro abundante en especies de amplia distribución y que ocupan gradientes ambientales complejos.

El desacople entre idoneidad y núcleos reales de abundancia indica que la disponibilidad de hábitat adecuado no garantiza altas densidades, sugiriendo que factores adicionales, como interacciones bióticas, limitaciones de dispersión o perturbaciones antrópicas, modulan las abundancias realizadas y requieren mayor investigación.

La marcada subrepresentación de ambas especies en áreas protegidas (<3 % de su área idónea) evidencia una brecha estructural entre la localización de dichos sitios y sus principales núcleos poblacionales. Esto resalta la necesidad de complementar el sistema actual con enfoques a escala de paisaje, que incluyan

humedales no protegidos y mecanismos de gestión territorial que permitan mantener la funcionalidad ecológica de los sitios cercanos al centro del nicho ambiental.

En conjunto, este estudio resalta la utilidad de integrar modelos de distribución de especies, datos de abundancia y enfoques de centralidad del nicho para comprender la estructura espacial de las poblaciones y orientar prioridades de conservación. La identificación de áreas cercanas al centro del nicho ambiental emerge como un criterio clave para definir prioridades y mejorar la efectividad de las estrategias de gestión.

REFERENCIAS

- Andrewartha, H. G., & Birch, L. C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press.
- Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Albert, C. H., & Thuiller, W. (2012). Selecting pseudo-absences for species distribution models: How, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 327-338. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00172.x>
- Beekman, J., Koffijberg, K., Wahl, J., Kowallik, C., Hall, C., Devos, K., Clausen, P., Hornman, M., Laubek, B., Luigujāne, L., Wieloch, M., Boland, H., Švažas, S., Nilsson, L., Stipniece, A., Keller, V., Gaudard, C., Degen, A., Shimmings, P., ... Rees, E. C. (2019). Long-term population trends and shifts in distribution of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in northwest Europe. *Wildfowl*, 73-102..
- Blonder, B., Morrow, C. B., Maitner, B., Harris, D. J., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B. J., & Kerkhoff, A. J. (2017). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 305-319. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865>
- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A., Chang-qing, D., Clark, N. E., O'Connor, K., & Mace, G. M. (2010). Distorted Views of Biodiversity: Spatial and Temporal Bias in Species Occurrence Data. *PLOS Biology*, 8(6), e1000385. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000385>
- Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Cade, B. S., & Noon, B. R. (2003). A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(8), 412-420. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001%5B0412:AGITQR%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001%5B0412:AGITQR%5D2.0.CO;2)
- Cade, B. S., Terrell, J. W., & Schroeder, R. L. (1999). Estimating Effects of Limiting Factors with Regression Quantiles. *Ecology*, 80(1), 311-323. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080%5B0311:EEOLFW%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080%5B0311:EEOLFW%5D2.0.CO;2)
- Carlson, C. J. (2020). embarcadero: Species distribution modelling with Bayesian additive regression trees in r. *Methods in Ecology and Evolution*, 11(7), 850-858. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13389>

- Dallas, T., Decker, R. R., & Hastings, A. (2017). Species are not most abundant in the centre of their geographic range or climatic niche. *Ecology Letters*, 20(12), 1526-1533. <https://doi.org/10.1111/ele.12860>
- Davidson, N. C. (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine & Freshwater Research*, 65(10), 934-941. <https://doi.org/10.1071/MF14173>
- Eikelboom, J. A. J., Wind, J., van de Ven, E., Kenana, L. M., Schroder, B., de Knegt, H. J., van Langevelde, F., & Prins, H. H. T. (2019). Improving the precision and accuracy of animal population estimates with aerial image object detection. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(11), 1875-1887. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13277>
- Fieberg, J. (2007). Utilization Distribution Estimation Using Weighted Kernel Density Estimators. *The Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1669-1675. <https://doi.org/10.2193/2006-370>
- Fithian, W., Elith, J., Hastie, T., & Keith, D. A. (2015). Bias correction in species distribution models: Pooling survey and collection data for multiple species. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 424-438. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12242>
- Grinnell, J. (1922). The Role of The «Accidental». *The Auk*, 39(3), 373-380. <https://doi.org/10.2307/4073434>
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: With Applications in R*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Hajek, O. L., & Knapp, A. K. (2022). Shifting seasonal patterns of water availability: Ecosystem responses to an unappreciated dimension of climate change. *New Phytologist*, 233(1), 119-125. <https://doi.org/10.1111/nph.17728>
- Hijmans, R. J. (2025). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling* (p. 3.6-32) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.raster>
- Hijmans, R. J., Brown, A., Barbosa, M., Bivand, R., Chirico, M., Cordano, E., Dyba, K., Pebesma, E., Rowlingson, B., & Sumner, M. D. (2026). *terra: Spatial Data Analysis* (Versión 1.9-11) [Software]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.terra>
- Hirzel, A. H., Le Lay, G., Helfer, V., Randin, C., & Guisan, A. (2006). Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological Modelling, Predicting Species Distributions*, 199(2), 142-152. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017>

- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Jaramillo, E., Lagos, N. A., Labra, F. A., Paredes, E., Acuña, E., Melnick, D., Manzano, M., Velásquez, C., & Duarte, C. (2018). Recovery of Black-necked Swans, macrophytes and water quality in a Ramsar wetland of southern Chile: Assessing resilience following sudden anthropogenic disturbances. *Science of the Total Environment*, 628, 291-301.
- Johnsgard, P. (2016). *Swans: Their Biology and Natural History*. Lulu.com.
- Kear, J. (2005). *Ducks, Geese, and Swans: Species accounts (Cairina to Mergus)*. Oxford University Press.
- Kingsford, R. T., Jenkins, K. M., & Porter, J. L. (2004). Imposed Hydrological Stability on Lakes in Arid Australia and Effects on Waterbirds. *Ecology*, 85(9), 2478-2492. <https://doi.org/10.1890/03-0470>
- Lisón, F., & Sánchez-Fernández, D. (2017). Low effectiveness of the Natura 2000 network in preventing land-use change in bat hotspots. *Biodiversity and Conservation*, 26(8), 1989-2006. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1342-8>
- Maguire Jr, B. (1973). Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *The American Naturalist*, 107(954), 213-246.
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243-253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Martínez-Gutiérrez, P. G., Martínez-Meyer, E., Palomares, F., & Fernández, N. (2018). Niche centrality and human influence predict rangewide variation in population abundance of a widespread mammal: The collared peccary (*Pecari tajacu*). *Diversity and Distributions*, 24(1), 103-115. <https://doi.org/10.1111/ddi.12662>
- Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A. T., & Yáñez-Arenas, C. (2013). Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9(1), 20120637. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0637>
- Miranda-Cavallieri, M., Allendes-Muñoz, C., Matus-Olivares, C., Lisón, F. (2023). Habitat preference and abundance of *Coscoroba coscoroba* and *Cygnus melancoryphus* in Petrel wetland (O'Higgins region, Chile): Implications in the conservation. *Gayana (Concepción)*, 87(1), 86-96. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000100086>
- Osorio-Olvera, L., Yáñez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., & Peterson, A. T. (2020). Relationships between population densities and niche-centroid distances in North American birds. *Ecology Letters*, 23(3), 555-564. <https://doi.org/10.1111/ele.13453>

Pebesma, E. (2018). Simple Features for R: Standardized Support for Spatial Vector Data. *The R Journal*, 10(1), 439-446. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>

Phillips, S. J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C. H., Lehmann, A., Leathwick, J., & Ferrier, S. (2009). Sample selection bias and presence-only distribution models: Implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications*, 19(1), 181-197. <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>

Powell, R. A. (2000). Animal home ranges and territories and home range estimators. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*, 442, 65-110.

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R version 4.4.2. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

Reddy, S., & Dávalos, L. M. (2003). Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30(11), 1719-1727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00946.x>

Rees, E. C., Cao, L., Clausen, P., Coleman, J. T., Cornely, J., Einarsson, O., Ely, C. R., Kingsford, R. T., Ma, M., Mitchell, C. D., Nagy, S., Shimada, T., Snyder, J., Solovyeva, D. V., Tijssen, W., Vilina, Y. A., Włodarczyk, R., & Brides, K. (2019). *Conservation status of the world's swan populations, Cygnus sp. And Coscoroba sp.: A review of current trends and gaps in knowledge*. (5).

Santini, L., Pironon, S., Maiorano, L., & Thuiller, W. (2019). Addressing common pitfalls does not provide more support to geographical and ecological abundant-centre hypotheses. *Ecography*, 42(4), 696-705. <https://doi.org/10.1111/ecog.04027>

Sebastián-González, E., Sánchez-Zapata, J. A., & Botella, F. (2010). Agricultural ponds as alternative habitat for waterbirds: Spatial and temporal patterns of abundance and management strategies. *European Journal of Wildlife Research*, 56(1), 11-20. <https://doi.org/10.1007/s10344-009-0288-x>

Thomson, R. F., & Estades, C. F. (2024). Complementary use of a wetland and its surrounding landscape by waterbirds in south-central Chile. *Gayana*, 88(1), 57-75. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382024000100057>

Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J. J., & Guillera-Aroita, G. (2019). blockCV: An r package for generating spatially or environmentally separated folds for k-fold cross-validation of species distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 225-232. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13107>

VanDerWal, J., Shoo, L. P., Johnson, C. N., & Williams, S. E. (2009). Abundance and the Environmental Niche: Environmental Suitability Estimated from Niche

Models Predicts the Upper Limit of Local Abundance. *The American Naturalist*, 174(2), 282-291. <https://doi.org/10.1086/600087>

Venter, O., Fuller, R. A., Segan, D. B., Carwardine, J., Brooks, T., Butchart, S. H. M., Marco, M. D., Iwamura, T., Joseph, L., O'Grady, D., Possingham, H. P., Rondinini, C., Smith, R. J., Venter, M., & Watson, J. E. M. (2014). Targeting Global Protected Area Expansion for Imperiled Biodiversity. *PLOS Biology*, 12(6), e1001891. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001891>

Wickham, H., author), C. O. W. (Original, Pedersen, T. L., Posit, & PBC. (2025). *isoband: Generate Isolines and Isobands from Regularly Spaced Elevation Grids* (Versión 0.3.0) [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/isoband/index.html>

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2026). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (p. 1.2.0) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dplyr>

Wood, K. A., Cao, L., Clausen, P., Ely, C. R., Luigujõe, L., Rees, E. C., Snyder, J., Solovyeva, D. V., & Włodarczyk, R. (2019). *Current trends and future directions in swan research: Insights from the 6th International Swan Symposium*. (5).

Worton, B. J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70(1), 164-168. <https://doi.org/10.2307/1938423>

Yañez-Arenas, C., Martínez-Meyer, E., Mandujano, S., & Rojas-Soto, O. (2012). Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos*, 121(12), 2081-2089. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20350.x>

Zizka, A., Antonelli, A., & Silvestro, D. (2021). Sampbias, a method for quantifying geographic sampling biases in species distribution data. *Ecography*, 44(1), 25-32. <https://doi.org/10.1111/ecog.05102>

Zizka, A., Carvalho, F. A., Calvente, A., Baez-Lizarazo, M. R., Cabral, A., Coelho, J. F. R., Colli-Silva, M., Fantinati, M. R., Fernandes, M. F., Ferreira-Araújo, T., Moreira, F. G. L., Santos, N. M. C., Santos, T. A. B., Santos-Costa, R. C. dos, Serrano, F. C., Silva, A. P. A. da, Soares, A. de S., Souza, P. G. C. de, Tomaz, E. C., ... Antonelli, A. (2020). No one-size-fits-all solution to clean GBIF. *PeerJ*, 8, e9916. <https://doi.org/10.7717/peerj.9916>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1.1. Resumen del análisis de componentes principales (PCA) utilizado para la reducción de dimensionalidad de las variables ambientales. Se presentan los primeros siete componentes principales (PC1–PC7), junto con su desviación estándar, proporción de varianza explicada y proporción acumulada. En conjunto, estos componentes explican el 84,3 % de la varianza ambiental total y fueron utilizados como predictores en los modelos de distribución de especies y en la caracterización del nicho ecológico.

	Desviación estándar	Proporción de la varianza	Proporción acumulada
PC1	3.4528	0.4258	0.4258
PC2	2.0857	0.1554	0.5811
PC3	1.63883	0.09592	0.67706
PC4	1.20323	0.05171	0.72877
PC5	1.10471	0.04358	0.77236
PC6	1.04611	0.03908	0.81144
PC7	0.93789	0.03142	0.84286

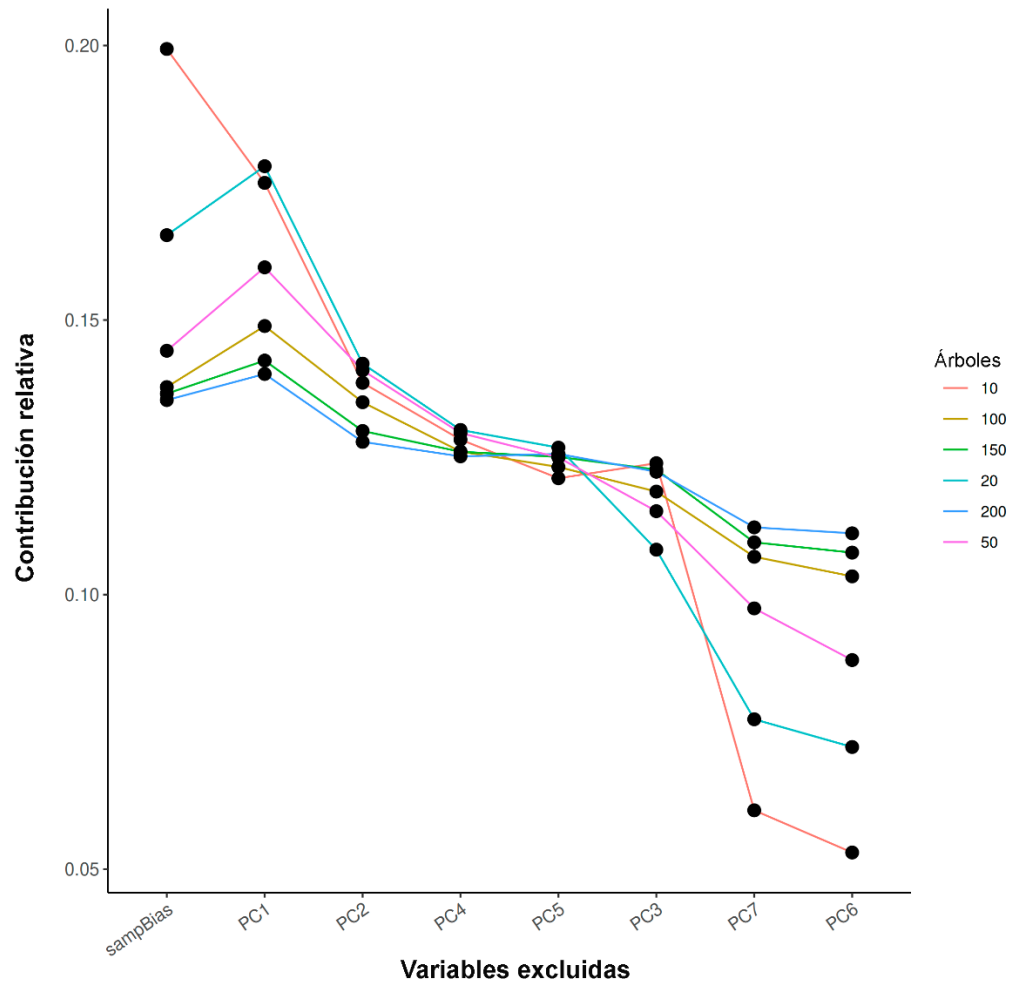


Figura S1.1. Importancia relativa de las variables predictoras en los Modelos de Distribución de Especies (SDMs) ajustados mediante Árboles de Regresión Aditiva Bayesianos (BART) para *Coscoroba coscoroba*. La gráfica muestra el cambio en la contribución relativa de cada predictor tras su eliminación (“variables dropped”), calculado para diferentes números de árboles en el ensamble (ntree = 10, 20, 50, 100, 150 y 200).

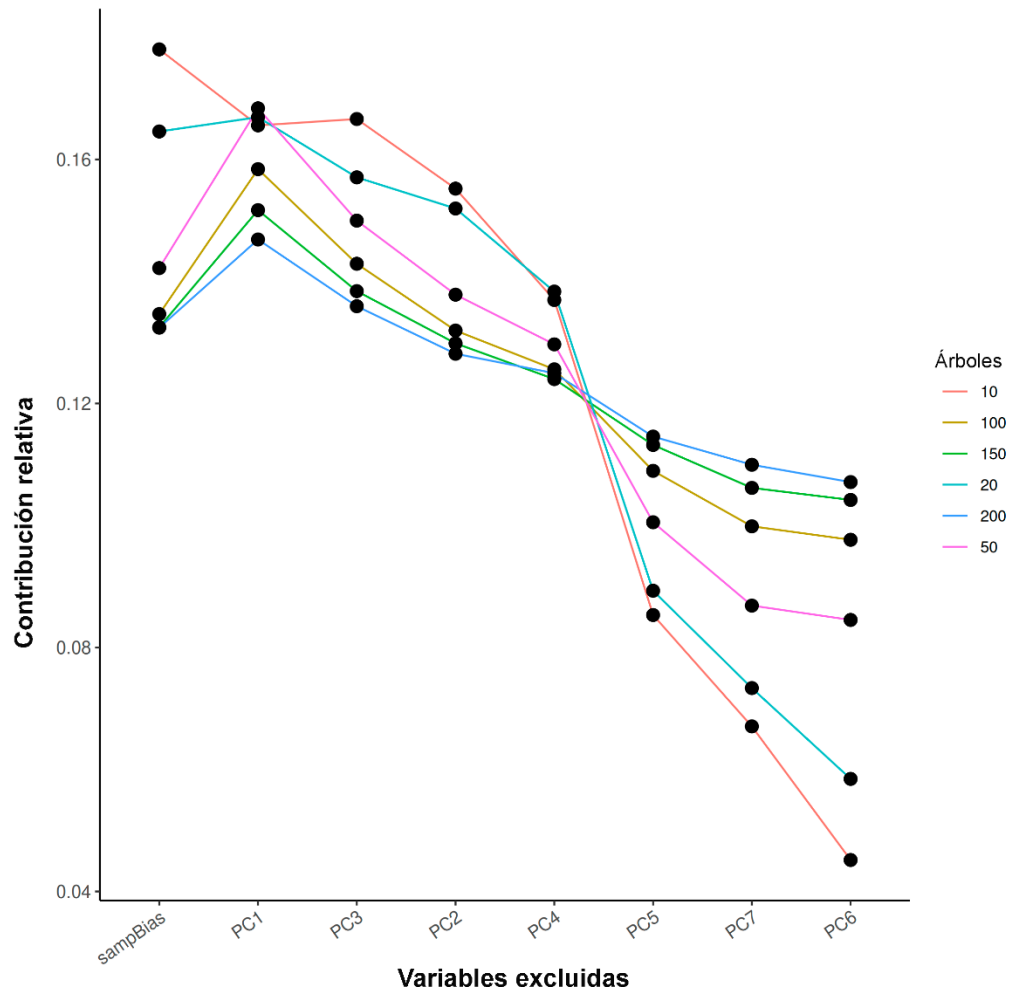


Figura S1.2. Importancia relativa de las variables predictoras en los Modelos de Distribución de Especies (SDMs) ajustados mediante Árboles de Regresión Aditiva Bayesianos (BART) para *Cygnus melancoryphus*. La gráfica muestra el cambio en la contribución relativa de cada predictor tras su eliminación (“variables dropped”), calculado para diferentes números de árboles en el ensamble (ntree = 10, 20, 50, 100, 150 y 200).

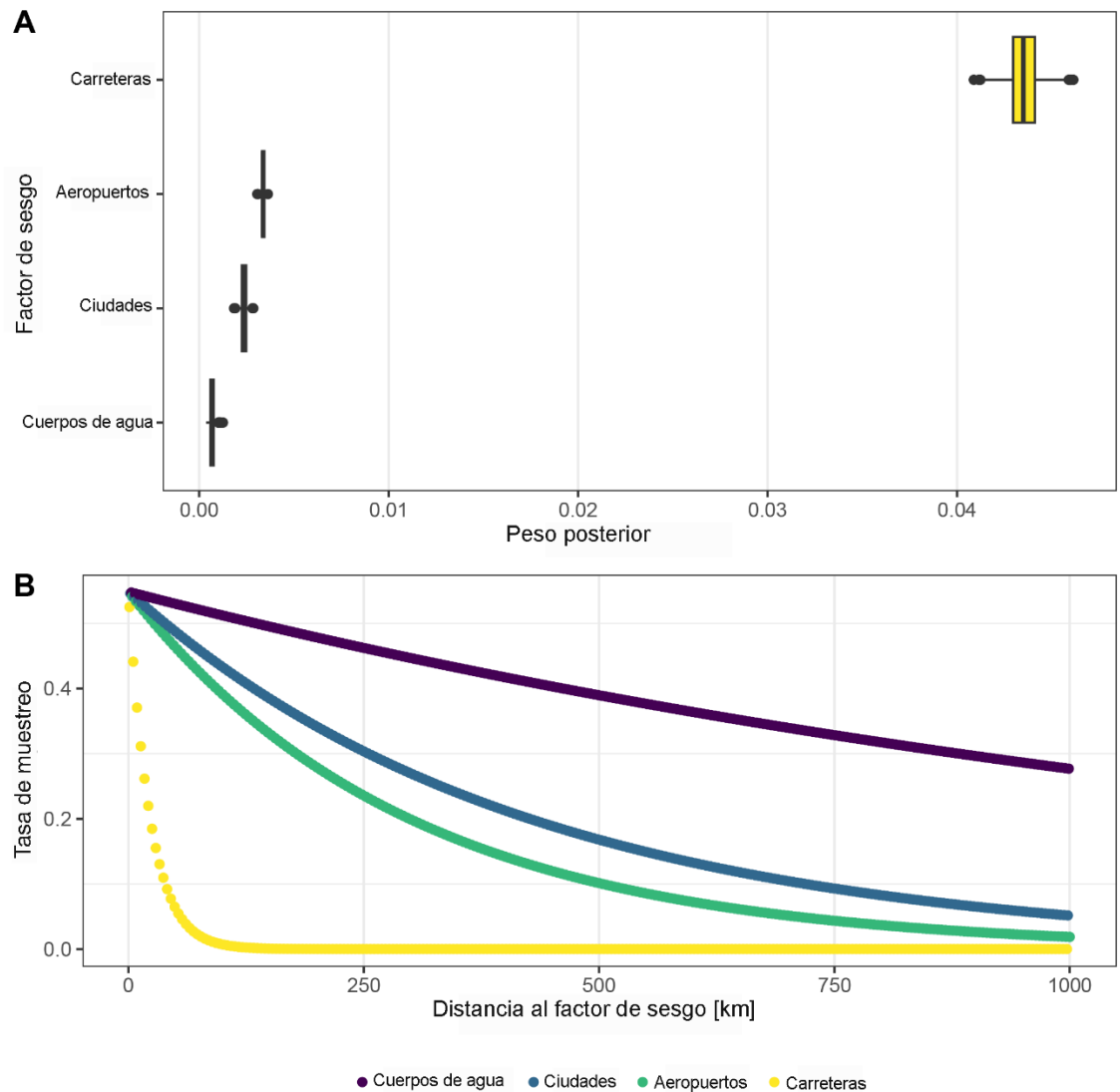


Figura S1.3. Estimación del sesgo de muestreo espacial obtenido con samplings. (A) Pesos posteriores (posterior weights) que cuantifican la contribución relativa de cada factor de sesgo (cuerpos de agua, ciudades, aeropuertos y carreteras) en la intensidad de muestreo. (B) Curvas de tasa de muestreo en función de la distancia a cada factor de sesgo. Las curvas representan la probabilidad de registrar una ocurrencia bajo un escenario de esfuerzo heterogéneo, permitiendo incorporar explícitamente el sesgo espacial como predictor en los SDMs.

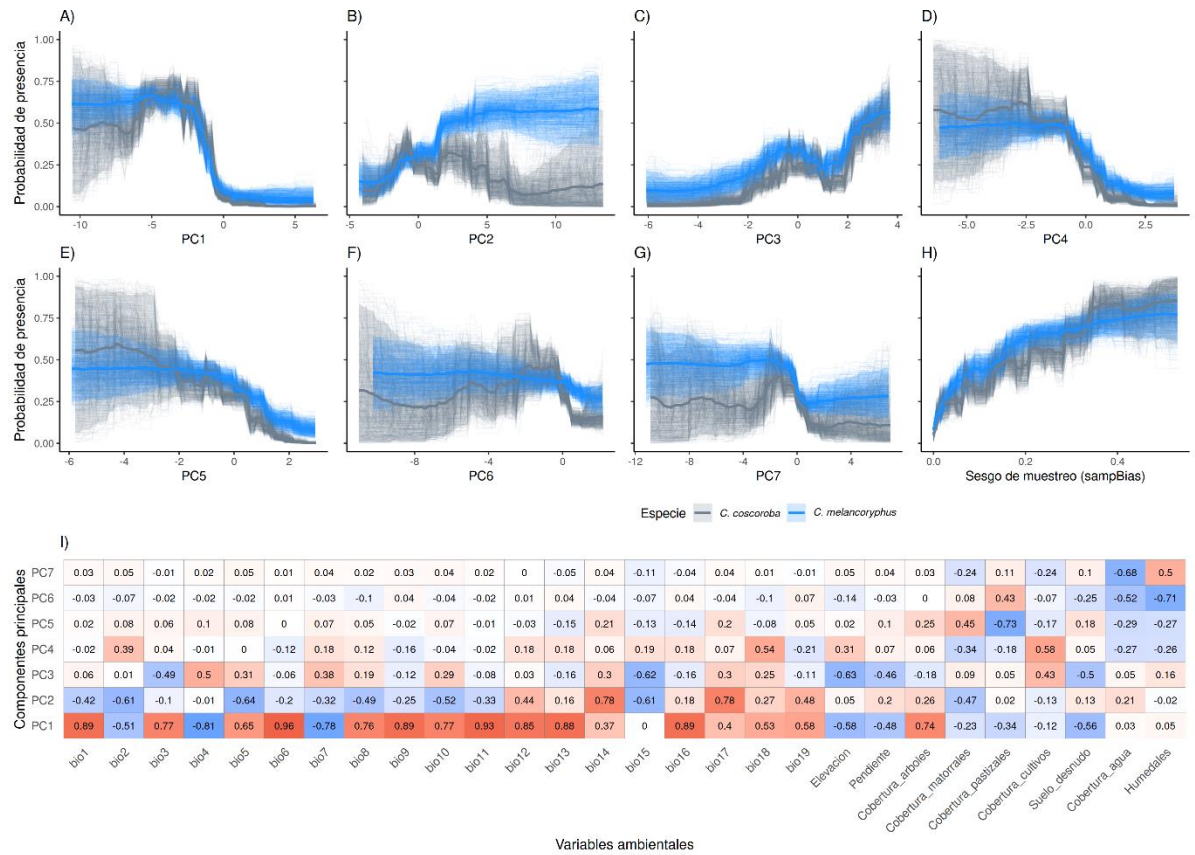


Figura S1.4. Funciones de dependencia parcial para los siete Componentes Principales (PC1–PC7) y el predictor de sesgo de muestreo (*sampBias*) en los SDM ajustados mediante BART para *Coscoroba coscoroba* (gris) y *Cygnus melancoryphus* (azul). Las líneas oscuras muestran la respuesta promedio del modelo y las líneas tenues representan las respuestas individuales de los árboles. El panel inferior (I) muestra la matriz de correlación entre los PCs y las variables ambientales originales, sintetizando los gradientes ambientales capturados por cada componente.

CAPÍTULO 2

Integrando estructura del paisaje y perturbaciones antrópicas para comprender la abundancia de los cisnes sudamericanos en Chile mediterráneo

Carolina Allendes-Muñoz^{1,2,3}, Marcelo Miranda-Cavallieri^{1,2,3}, Camilo Matus-Olivares⁴, Jaime Carrasco-Barra^{4,5}, Jordi García-Gonzalo⁶, José Ramón González-Olabarria⁶, María Victoria Jiménez-Franco⁷ & Fulgencio Lisón^{2,7}

¹ Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

² Wildlife Ecology and Conservation Lab, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

⁴ Complex Engineering System Institute - ISCI, Santiago, Chile

⁵ Departamento de Industria, Facultad de Ingeniería, Universidad Tecnológica Metropolitana, Santiago, Chile

⁶ Centre de Ciència i Tecnologia Forestal de Catalunya, Solsona, Spain

⁷ Ecosistemas Mediterráneos (ECOMED), Departamento de Ecología e Hidrología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100, Murcia, Spain

Manuscrito en preparación para Ambio: A Journal of Environment and Society

RESUMEN

El concepto de nicho ecológico proporciona un marco teórico fundamental para comprender cómo las especies responden a gradientes ambientales y perturbaciones, integrando múltiples dimensiones que determinan su distribución y abundancia. Entre estas dimensiones, el nicho de hábitat refleja la interacción entre las características estructurales del paisaje y los factores dinámicos como las perturbaciones antrópicas. No obstante, aún existe una comprensión limitada sobre cómo estos componentes interactúan para determinar patrones de abundancia en aves acuáticas de gran tamaño corporal en humedales costeros, particularmente en la ecorregión mediterránea de Chile. En este contexto, el presente estudio evaluó la influencia de la estructura del paisaje y de las perturbaciones antrópicas sobre las abundancias de las dos especies de cisnes sudamericanos, *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*. Entre 2021 y 2025 se realizaron censos sistemáticos, alcanzando un esfuerzo acumulado de 816 eventos de muestreo, registrando abundancias y variables de disturbio, a lo cual se sumaron métricas de composición y configuración del paisaje por sitio de muestreo. Se empleó un enfoque de inferencia multimodelo basado en AICc, donde se evaluó el efecto de los predictores mediante modelos lineales generalizados mixtos, comparando modelos por bloques de predictores y también integrando el conjunto de variables. Los resultados evidenciaron diferencias interespecíficas; en el análisis por bloque las abundancias de *C.*

coscoroba fueron explicadas principalmente por variables de disturbio, registrándose una asociación positiva con la presencia de ganado, a lo cual se sumó como predictor influyente la proporción de agua en el análisis integrado. Contrastantemente, para *C. melancoryphus* ninguna de las variables de bloque de disturbio mostró efectos consistentes, mientras que la superficie de agua explicó una mayor proporción de la variación de sus abundancias. En conjunto, estos resultados evidencian respuestas diferenciales de especies estrechamente relacionadas frente a gradientes de paisaje y perturbación antrópica, destacando la importancia de considerar simultáneamente múltiples dimensiones del nicho de hábitat. Ello posibilita comprender dentro de un marco más realista la dinámica espacial de aves acuáticas en sistemas de humedales sometidos a crecientes presiones antrópicas, aportando evidencia relevante para el diseño e implementación de estrategias de conservación enfocadas en el manejo efectivo del hábitat.

Palabras claves: abundancia, disturbio antrópico, estructura del paisaje, Hábitat, humedales mediterráneos, nicho ecológico.

INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho ecológico constituye un marco integrador para comprender cómo las especies persisten y se distribuyen en el espacio (Chase & Leibold, 2003; Holt, 2009; Soberón, 2007). Hutchinson (1957) lo definió como un hipervolumen n-dimensional cuyos ejes representan condiciones ambientales y recursos que permiten el crecimiento poblacional positivo. Este concepto se amplía al distinguir entre nicho fundamental, determinado principalmente por tolerancias abióticas, y el nicho realizado, restringido además por interacciones bióticas y limitaciones de dispersión (Soberón, 2007; Soberón & Nakamura., 2009b). En enfoques más recientes, el nicho se interpreta como la combinación de requerimientos y efectos de una especie dentro de una red de interacciones, integrando dimensiones de recursos, condiciones ambientales y relaciones interespecíficas (Chase & Leibold, 2003; Holt, 2009). Perspectivas que han reforzado la idea de que el nicho es un constructo multidimensional, cuya expresión espacial se traduce en patrones de distribución y abundancia (Peterson et al., 2011; Pulliam, 2000).

Dentro de este marco multidimensional, la dimensión asociada al hábitat ocupa un lugar central, ya que representa la proyección espacial de aquellas condiciones y recursos que permiten la ocurrencia y el crecimiento poblacional

de las especies (Pulliam, 2000). Por tanto, corresponden a áreas que proporcionan alimento, refugio, sitios de reproducción y de anidación (Morrison et al., 2006), mientras que el uso del hábitat describe la forma en que los organismos utilizan estos recursos para satisfacer sus requerimientos de historia de vida (Block & Brennan, 1993; Manly et al., 1993). En este sentido, los patrones de uso del hábitat reflejan procesos de selección que determinan la distribución real de los individuos y contribuyen a explicar la variación espacial y temporal de la abundancia y distribución de las especies (Buckley et al, 2010; Hutto, 1985; Jones, 2001).

La dimensión de hábitat del nicho puede desagregarse en componentes estructurales, asociados a la composición y configuración espacial del ambiente, y componentes dinámicos vinculados, por ejemplo, a regímenes de perturbación, ambos determinantes de la disponibilidad de recursos, el desempeño demográfico y la persistencia poblacional (Fahrig, 2003; Holt, 2009; Morris, 2003; Pulliam, 2000; Turner, 1989; Wiens, 1989).

Desde la ecología del paisaje, la distribución espacial de los elementos ambientales influye sobre los procesos ecológicos (Wiens, 2002), determinando la composición de especies y la estructura de las comunidades (Fahrig, 2003). En aves acuáticas, la estructura del paisaje, incluyendo composición y

configuración espacial, ha recibido creciente atención debido a su influencia sobre el uso del hábitat (Chukwuka et al., 2022). Asimismo, la función del paisaje, asociada a procesos ecosistémicos como productividad, ciclado de nutrientes y calidad del agua, condiciona la disponibilidad y calidad de recursos (Leibowitz et al., 2000). Estudios en humedales muestran que la proporción de coberturas del paisaje (Li et al., 2022), la conectividad y aislamiento de los ecosistemas (Guadagnin & Maltchik, 2006), así como variables hidrológicas como el tamaño (Hamza & Selmi, 2018) y profundidad del agua (Bolduc & Afton, 2008) influyen significativamente sobre el uso del hábitat y la estructura de las comunidades de aves acuáticas. Del mismo modo, la salinidad, la cobertura y composición vegetal pueden influir en el uso de hábitats de alimentación y anidación (Ma et al., 2010a). Adicionalmente, estudios multiescala, que incluyen factores locales y a escala de paisaje, explican conjuntamente el uso de humedales, con efectos variables de acuerdo al grupo de aves analizado (Webb et al., 2010).

En paralelo, los componentes dinámicos del nicho de hábitat han adquirido creciente relevancia, dado que las perturbaciones antrópicas alteran la estructura, calidad y funcionalidad de los ecosistemas (Vitousek et al., 1997). A escala de paisaje, la urbanización y la intensificación del uso del suelo modifican condiciones abióticas, disponibilidad de recursos e interacciones bióticas, generando respuestas en la distribución y abundancia de especies (Foley et al.,

2005; McKinney, 2006; Vitousek et al., 1997), y particularmente en la diversidad de aves acuáticas en los sistemas de humedales (Chukwuka et al., 2022; Xu et al., 2022).

A escala local, las zonas de amortiguación que rodean los humedales cumplen un rol ecológico clave al proporcionar hábitat y recursos para la fauna silvestre (Brinson & Malvárez, 2002; Norman, 1996). Sin embargo, diversas actividades recreativas como la observación de vida silvestre, senderismo, ciclismo y cabalgatas pueden generar efectos negativos sobre las aves, incluyendo cambios conductuales, fisiológicos y reproductivos (Steven et al., 2011). En este contexto, el acceso irrestricto del ganado a cuerpos de agua y áreas ribereñas puede degradar la calidad del agua (Vidon et al., 2008), afectar la vegetación y favorecer procesos erosivos (Trimble & Mendel, 1995). Asimismo, se han documentado efectos del pastoreo sobre la abundancia y riqueza de aves, aunque su magnitud depende del hábitat y contexto ecológico (Barzan et al., 2021). Estudios en marismas muestran además que la carga ganadera puede modificar la estructura vegetal y afectar múltiples grupos tróficos, incluyendo aves (van Klink et al., 2016), mientras que algunos patrones sugieren respuestas no lineales en determinados grupos (Zhang et al., 2019), interpretadas frecuentemente bajo la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1975).

Por otra parte, la presencia de perros constituye una fuente relevante de perturbación para las aves. En sistemas terrestres, se han registrado reducciones en diversidad y abundancia asociadas a caminatas con perros (Banks & Bryant, 2007), mientras que en sistemas costeros su presencia altera actividades esenciales de aves playeras, generando costos conductuales y energéticos (Lafferty, 2001). No obstante, las consecuencias poblacionales de estas perturbaciones aún no son completamente claras (Gompper, 2014), pues estas pueden variar entre especies, según sus características ecológicas y rasgos de historia de vida. En este sentido, se ha documentado una relación positiva entre el tamaño corporal y la probabilidad de ataques por perros (Bravo-Naranjo et al., 2019), lo que sugiere una potencial mayor vulnerabilidad en aves de gran tamaño, como los cisnes, las cuales superan los 100 cm de longitud (Johnsgard, 2016).

En este contexto, los cisnes suelen presentar tamaños poblacionales relativamente bajos en comparación con aves de menor tamaño corporal y exhiben estrategias de historia de vida lentas, caracterizadas por bajas tasas reproductivas y reducido potencial de crecimiento poblacional, incluso bajo condiciones ambientales favorables (Koons et al., 2014). Estas características incrementan su vulnerabilidad frente a procesos de declive y extinción en comparación con especies más abundantes y de reproducción rápida (Cardillo, 2003). Adicionalmente, suelen presentar un bajo éxito reproductivo anual, lo que

puede provocar que las disminuciones poblacionales persistan incluso tras años de mejoras en el éxito reproductivo de los individuos (Wood et al., 2019).

Actualmente, se estima que la población mundial de cisnes alcanza entre 1,5 y 1,6 millones de individuos (Rees et al., 2019), existiendo programas de monitoreo de largo plazo para gran parte de las especies del hemisferio Norte. Estos esfuerzos han resultado exitosos, ya que la mayoría de dichas especies presentan poblaciones estables o en aumento (Rees et al., 2019). No obstante, persisten importantes sesgos geográficos en la investigación sobre cisnes, dado que las especies del hemisferio Sur continúan recibiendo menor atención científica, lo que se refleja en el reducido número de publicaciones disponibles (Wood et al., 2019).

En Sudamérica, se hacen presentes dos especies, *Cygnus melancoryphus* y *Coscoroba coscoroba*, ambas categorizadas en "Preocupación Menor" a nivel global (IUCN 2016). Sin embargo, la falta de datos sobre sus tendencias poblacionales y la deficiente calidad de los datos existentes hace que esta evaluación no sea segura (Rees et al., 2019). A esto se suma que ambas especies son altamente dependientes de los ecosistemas de humedales para mantener sus poblaciones, siendo reconocidas como susceptibles a la rápida

pérdida de hábitat (Rees et al., 2019), lo que puede causar que algunas poblaciones puedan pasar con bastante rapidez desde un estado de conservación favorable a entrar en un rápido declive, como se observó en *Cygnus columbianus bewickii* del noroeste de Europa (Beekman et al., 2019).

Desde esta perspectiva, el hábitat de estas especies adquiere especial relevancia, considerando que los humedales han experimentado una reducción sostenida de su superficie durante las últimas décadas como consecuencia de cambios en la cobertura del suelo, el desarrollo económico y la conversión de áreas naturales (Sannigrahi et al., 2018). Entre ellos, los humedales costeros destacan por las profundas transformaciones ecológicas que han experimentado a escala global (Lotze et al., 2006), situación que resulta particularmente crítica en los humedales costeros mediterráneos, reconocidos como ecosistemas prioritarios para la conservación de la biodiversidad debido a sus elevados niveles de endemidad y a la intensa presión antrópica que enfrentan, pues la mayoría de los núcleos urbanos se concentran en regiones mediterráneas (Martínez-Megías & Rico, 2022; Myers et al., 2000).

Bajo estos antecedentes, planteamos la hipótesis de que, a escala de paisaje, las abundancias de los cisnes sudamericanos estarán influenciadas por componentes estructurales del paisaje y perturbaciones de origen antrópico,

debido a que estas variables condicionan la disponibilidad y calidad de los recursos, determinando el uso del hábitat que realizan las especies y, con ello, influyendo en su desempeño demográfico. Por lo que, se espera que sus abundancias sean mayores en paisajes de humedales con mayor heterogeneidad estructural y elevado grado de naturalidad. Para poner a prueba esta hipótesis se evaluó la influencia de la estructura del paisaje y las perturbaciones antrópicas sobre las abundancias de las poblaciones de ambas especies en humedales costeros de Chile central. Para lo cual, (1) determinamos la influencia de la composición y configuración del paisaje sobre sus abundancias poblacionales y (2) analizamos los efectos de las perturbaciones antrópicas locales sobre sus abundancias, incluyendo presencia de ganado, animales domésticos, naturalidad del entorno y calidad del agua.

En conjunto, este estudio busca aportar evidencia sobre los factores ambientales asociados a los patrones de abundancia de los cisnes sudamericanos a escala local en humedales costeros mediterráneos, integrando componentes estructurales del paisaje y fuentes locales de perturbación antrópica. Considerando la limitada información disponible para estas especies y el acelerado proceso de transformación que enfrentan estos ecosistemas, este enfoque puede contribuir a fortalecer las bases ecológicas necesarias para su monitoreo y manejo en escenarios de creciente presión humana.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en humedales de Chile mediterráneo, los cuales se localizan entre los 33° y los 36° S (Fig. 2.1). Región reconocida a nivel global como hotspot de biodiversidad, caracterizada por altos niveles de endemismo y una intensa presión antrópica (Mittermeier et al., 2011; Myers et al., 2000). No obstante, constituye uno de los sistemas mediterráneos menos representados en la literatura macroecológica del hemisferio sur (Figueroa et al., 2013; Kantsa et al., 2023).

Presenta un clima templado a causa de la influencia marítima, con cuatro estaciones marcadas, inviernos fríos y húmedos y veranos cálidos y secos (Luebert & Plischoff, 2017). Presenta condiciones climáticas únicas en el Neotrópico y enfrenta regularmente una importante perturbación climática, El Niño/Oscilación del Sur (ENSO) (Holmgren et al., 2001; Lima & Jaksic, 2005), que afecta la abundancia y los patrones de reproducción de algunas especies de aves acuáticas (Englert Duursma et al., 2018; Jaksic, 2004; Vilina et al., 2002).

Se estableció un gradiente latitudinal costero que incluyó diez sistemas de humedales costeros distribuidos entre la región de Valparaíso y Biobío, abarcando un rango latitudinal de ~400 km, pues el uso de gradientes espaciales

permite evaluar patrones ecológicos emergentes a escalas relevantes, integrando variación ambiental natural y antrópica (Levin, 1992; McGill et al., 2006). La selección de los humedales se llevó a cabo utilizando los registros de presencia para ambas especies entregados por (Medrano Martínez et al., 2018b) y la base de datos de eBird (2021). Los humedales estudiados incluyeron: desembocadura del estero San Sebastián (DS), humedal de Cartagena (HC), humedal del río Maipo (HM), humedal Petrel (HP), humedal El Ancho (HA), humedal Bajel (HB), estero Nilahue-Cáhuil (EN), estero San Pedro de Alcántara (EA), desembocadura del río Rocuant–Andalién (DR) y humedal de Lenga (HL).

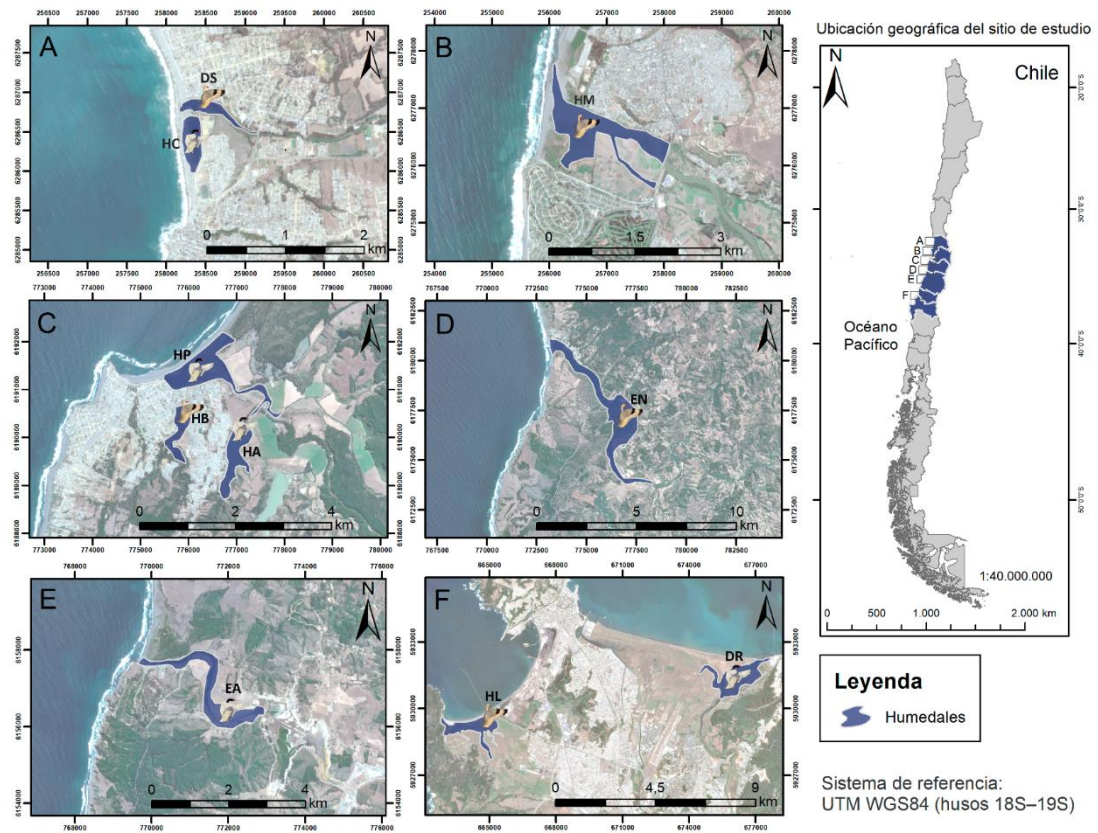


Figura 2.1. Área de estudio y ubicación geográfica. Los paneles (A–F) muestran el detalle de los sistemas de humedales costeros muestreados en Chile mediterráneo; los polígonos en morado representan el límite de cada humedal. Las abreviaturas identifican cada sistema: (DS) desembocadura del estero San Sebastián; (HC) humedal de Cartagena; (HM) humedal del río Maipo; (HP) humedal Petrel; (HA) humedal El Ancho; (HB) humedal Bajel; (EN) estero Nilahue; (EA) estero San Pedro de Alcántara; (HL) humedal de Lenga; (DR) desembocadura del río Rocuant–Andalién. El panel derecho muestra la localización y distribución latitudinal del conjunto de sitios a lo largo de un gradiente aproximado de 33–36°S (~400 km).

2. Estimación de abundancias

Se llevaron a cabo muestreos entre enero 2021 y julio 2025, abarcando la totalidad de estaciones del año. Se establecieron 35 puntos de conteo, los cuales fueron muestreados de forma reiterada, alcanzando un esfuerzo acumulado de 816 eventos de muestreo llevados a cabo durante 160 jornadas de campo. De esta forma, cada combinación punto–fecha fue considerada una unidad observacional, permitiendo incorporar explícitamente la dependencia espacial y temporal en los análisis estadísticos y maximizar el aprovechamiento del esfuerzo de muestreo acumulado, una aproximación recomendada en estudios de monitoreo ecológico de largo plazo (Kéry & Royle, 2016; A. Zuur et al., 2009). Esto proporcionó una elevada replicación temporal, adecuada para análisis jerárquicos espacio–temporales (Bibby, 2000; de la Maza & Bonacic, 2013).

Se utilizó el método de conteo por puntos, empleándose un tiempo de observación de 10 minutos. Las estaciones de muestreo se establecieron en base a lugares estratégicos que permitieran buena visibilidad para el avistamiento y procurando que las condiciones ambientales fueran adecuadas para la observación, esto es, sin lluvia, niebla o viento fuerte (Bibby, 2000; Sutherland, 2006a). A su vez, fueron separadas por una distancia de al menos 200 m para evitar el doble conteo de individuos y garantizar la independencia entre las unidades de muestreo (Bibby, 2000).

Para cada jornada se registró el número de individuos por especie a través de observación directa y pasiva, es decir, lo detectado visualmente y mediante vocalizaciones (De la Maza & Bonacic, 2013). En cada jornada participaron dos observadores experimentados, utilizando binoculares Nikon Monarch M5 (10×42) y catalejo Celestron Ultima 65 (18–55X). Las observaciones fueron realizadas durante las primeras horas de la mañana, iniciándose 30 minutos después de la salida del sol, horario en que la actividad de las aves es generalmente mayor, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1995).

3. Variables de disturbio

Se estableció un set de variables para evaluar el efecto de las perturbaciones de origen antrópico sobre las abundancias de ambas especies. Estas variables fueron (1) índice de naturalidad (IN); (2) presencia de ganado (GAN); (3) presencia de animales domésticos (ADOM); y (4) índice de calidad del agua (ICA).

Para evaluar el grado de urbanización de los humedales, se estimó el índice de naturalidad (IN), el cual se define como un indicador morfométrico que mide el grado de perturbación e intervención del humedal, según el nivel de antropización y urbanización de los usos y coberturas del suelo (Rojas et al., 2013). Este fue

estimado para cada punto de muestreo de forma estacional y dentro de un buffer de 500 m de radio, definido como el contexto local inmediato del sitio. Esta escala se ha empleado ampliamente para cuantificar atributos de hábitat y del paisaje alrededor de censos o unidades de muestreo de aves acuáticas y humedales, incluyendo métricas derivadas de teledetección, y suele considerarse una aproximación razonable al entorno de uso local durante el periodo de muestreo (Chyb et al., 2021; Dronova et al., 2011; Hamza et al., 2024). Esta métrica oscila en un gradiente urbano/natural entre 0 y 1, donde 0 es urbanización total y 1 corresponde a naturalidad completa. Las coberturas del suelo empleadas corresponden a 10 capas temáticas que fueron obtenidas de imágenes satelitales Sentinel-2 (L2A) del programa Copernicus Data Space Ecosystem (<https://browser.dataspace.copernicus.eu>). A partir de estas imágenes, las coberturas del suelo fueron delimitadas mediante fotointerpretación visual y digitalización vectorial en ArcGIS Desktop 10.3 (ESRI, 2014), dentro del buffer de 500 m definido para cada punto de muestreo. Este procedimiento permitió generar las capas temáticas de coberturas del suelo a nivel de clases empleadas en el cálculo del índice. El IN propone una relación entre las categorías de usos y coberturas del suelo y su ocupación en el periodo de estudio según la siguiente expresión:

$$IN = \sum_{i=1}^n (C_{Si} \cdot G_{Ni}) / ST$$

Donde: CS= Superficie total de cada una de las coberturas de suelo i , GN= Grado de Naturalidad definido para cada cobertura i , y ST= Superficie total del área de influencia. Los grados de naturalidad (GN) definidos para cada cobertura, fueron los siguientes: 1) Urbano/Superficie construida (GN = 0); 2) Bosque Nativo (GN = 1); 3) Matorral (GN = 0,75); 4) Cuerpos de agua (GN = 0,5); 5) Suelo desnudo (GN = 0,25); 6) Plantaciones forestales (GN = 0,25); 7) Playas y dunas (GN = 0,5); 8) Praderas/Pastizales (GN = 0,5); 9) Terrenos agrícolas (GN = 0,25); 10) Humedales (GN = 1) (Rojas et al., 2015).

Adicionalmente, durante cada jornada de muestreo, se monitoreó la presencia de ganado (equino y vacuno) y animales domésticos (incluyendo presencia de perros y gatos callejeros). Para ello, se registró mediante observación directa la frecuencia de ocurrencia por cada punto de muestreo. Los registros se llevaron a cabo de forma paralela a las estimaciones de abundancias de ambas especies, contemplando igual tiempo de observación (10 minutos por sitio de muestreo).

Finalmente, considerando que los cambios en la calidad del agua pueden afectar indirectamente a la fauna de los humedales a través de alteraciones en la disponibilidad de alimentos, las relaciones depredador-presa y la estructura del hábitat (Mishra et al., 2023), y que los factores antropogénicos pueden alterar algunos de estos parámetros (Begum & Harikrishnarai, 2008), entre ellos los

fisicoquímicos, los cuales desempeñan un papel crítico en la configuración de los hábitats de las aves acuáticas (Mishra et al., 2023). Se estimó el índice de calidad del agua (ICA) para cada punto de muestreo y por cada visita realizada. Para ello, de forma paralela a los monitoreos de abundancia, se midieron parámetros fisicoquímicos del agua mediante una sonda multiparamétrica marca Hanna modelo HI98194. Las mediciones se realizaron desde la orilla del cuerpo de agua sumergiendo la sonda a 30 cm bajo la superficie del espejo de agua, tal como lo establece la NCh 411/2 (MOP 1996).

El índice de calidad de agua natural (García, 2012) se calculó a partir de tres parámetros fisicoquímicos representativos de la condición hidroquímica del sistema: conductividad eléctrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), oxígeno disuelto (%sat) y pH. Cada variable fue normalizada mediante una estandarización discreta a una escala ordinal adimensional ($W_i = 1, 2 \text{ o } 3$), donde 1 corresponde a condiciones óptimas (buena calidad) y 3 a condiciones deficientes (mala calidad). Para la conductividad eléctrica (CE), los umbrales de clasificación se definieron de manera específica para cada humedal utilizando el percentil 80 (P80) calculado a partir de la serie histórica disponible, lo que permitió capturar la variabilidad hidroquímica natural de cada sistema. Con base en este valor se definieron tres categorías: (i) $CE \leq P80$ (calidad 1), (ii) $P80 < CE \leq 1,5 \cdot P80$ (calidad 2) y (iii) $CE > 1,5 \cdot P80$ (calidad 3). Este procedimiento evita la aplicación de umbrales

externos y asegura que la evaluación sea relativa al rango natural del cuerpo de agua analizado. Para el oxígeno disuelto (%sat), se asignó calidad 1 a valores $\geq 80\%$, calidad 2 a valores entre 60 y 79%, y calidad 3 a valores $< 60\%$. Para pH, la categoría óptima (1) se definió entre 7,5 y 8,5; la intermedia (2) entre 6,5–7,5 y 8,5–9,5 y valores fuera de esos rangos como deficiente (3), es decir $\text{pH} < 6,5$ y $\text{pH} > 9,5$. La integración de los parámetros se realizó mediante un promedio aritmético ponderado, expresado como:

$$ICA\ natural = \sum_{i=1}^n (P_i \cdot W_i)$$

donde $n = 3$ corresponde al número de parámetros considerados, W_i es la calidad estandarizada del parámetro i y P_i su peso relativo. Para este índice se asignaron ponderaciones equivalentes ($P_i = 0,33$ para cada parámetro), de modo que la suma de los pesos es igual a 1 y el índice final conserva una escala continua entre 1 y 3. Bajo esta formulación, el valor mínimo teórico (1) se obtiene cuando todos los parámetros presentan calidad óptima ($W_i = 1$), mientras que el valor máximo (3) ocurre cuando todos presentan condición deficiente ($W_i = 3$). El valor resultante se interpreta directamente dentro de ese mismo rango ordinal, donde valores cercanos a 1 indican muy buena calidad y valores próximos a 3 indican mala calidad. El cálculo se realizó a nivel de registro (sitio $\times$ campaña), asignando a cada observación sus respectivos valores W_i conductividad eléctrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$) en función del P80 específico del humedal, oxígeno disuelto (%sat) y pH, y luego agregándolos mediante la fórmula descrita.

4. Variables de paisaje

Para evaluar los efectos de la composición y configuración del paisaje sobre las abundancias de ambas especies, para cada punto de muestreo se delimitó un área buffer de 500 metros de radio sobre el cual se estimaron las siguientes métricas: 1) Índice de Shannon; 2) riqueza de parches; 3) proporción de cobertura dominante; 4) densidad de parches; 5) tamaño promedio del parche; 6) índice de forma; 7) índice de agregación; 8) porcentaje de agua; y 9) NDVI. Para ello, se utilizaron imágenes satelitales Sentinel-2 (L2A) del programa Copernicus Data Space Ecosystem (<https://browser.dataspace.copernicus.eu>), las cuales fueron corregidas atmosféricamente mediante el procesador Sen2Cor. Se seleccionaron imágenes con cobertura de nubes inferior al 5%, utilizando bandas de 10 m de resolución espacial. Se procesaron un total de 12 imágenes satelitales, las cuales fueron seleccionadas para coincidir temporalmente con las ventanas estacionales de los monitoreos (entre 2021 y 2025), maximizando la correspondencia entre las condiciones ambientales y las respuestas biológicas. El procesamiento espacial de las imágenes satelitales se realizó en el software ArcGIS Desktop 10.3 (ESRI, 2014), con el cual se clasificaron las coberturas del suelo en 10 usos: urbano/Superficie construida, Bosque Nativo, matorral, cuerpos de agua, Suelo desnudo, plantaciones forestales, playas y dunas, praderas/Pastizales, terrenos agrícolas, humedales. Posteriormente, la estimación de las diversas métricas de paisaje se llevó a cabo en el software R

versión 4.4.2 (R Core Team, 2024), utilizando el paquete *Landscapemetrics* versión 2.2.1 (Hesselbarth et al., 2019).

El índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) se derivó de la reflectancia de las bandas roja e infrarrojo cercano de las imágenes satelitales, conforme a la formulación estándar (Pettorelli et al., 2005; Rouse et al., 1974):

$$NDVI = (NIR - Red)/(NIR + Red)$$

Donde NIR y Red representan la reflectancia en el infrarrojo cercano (banda B8) y en el rojo (banda B4), respectivamente. Para cada punto de muestreo se extrajo el valor promedio de NDVI dentro de un buffer de 500 m de radio. Este índice varía en un rango teórico entre -1 y +1, donde valores positivos más altos reflejan una mayor biomasa y vigor de la vegetación, mientras que valores cercanos a cero o negativos indican baja cobertura vegetal o superficies no vegetadas (Sun et al., 2016).

5. Análisis estadísticos

Todos los análisis se realizaron en el entorno R versión 4.4.2 (R Core Team, 2024). Las 13 variables predictoras se agruparon a priori en dos bloques conceptuales: Disturbio ($n = 4$) y Paisaje ($n = 9$). Para cada especie, se aplicó un mismo esquema analítico de manera independiente a: (i) el bloque de disturbio, (ii) el bloque de paisaje y (iii) un modelo integrado que incorporó simultáneamente predictores de ambos bloques. De esta forma, se aseguró que las diferencias entre bloques respondieran exclusivamente al conjunto de predictores incluidos, manteniéndose constante la estructura estadística y los criterios de inferencia (Heinze et al., 2018).

En los tres enfoques, las variables continuas fueron transformadas mediante $\log_{10}()$ para reducir asimetrías y posteriormente estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1). La multicolinealidad entre predictores se evaluó mediante correlaciones de Spearman y el factor de inflación de la varianza (VIF), excluyéndose predictores con $|r| \geq 0,75$ y $VIF > 10$. El conjunto final de predictores registró valores de $VIF < 6$.

Para cada especie y conjunto de predictores se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con el paquete *glmmTMB* (Brooks et al., 2017),

empleando distribución binomial negativa (NB2) y enlace logarítmico. La adecuación de la distribución se verificó mediante residuos simulados con DHARMA (Hartig et al., 2024), incluyendo pruebas de uniformidad, outliers, sobredispersión y cero-inflación (Tabla S2.1). Para capturar la dependencia temporal y espacial inherente al diseño de muestreo se incorporó una estructura común de efectos aleatorios, incluyendo interceptos para mes, año, humedal, sitio anidado en humedal y evento de muestreo. Para cada combinación de especie y bloque analítico se definió un modelo global, a partir del cual se desarrollaron los análisis posteriores.

La autocorrelación espacial residual se evaluó a partir de los residuos simulados agregados a nivel de sitio de muestreo. Las coordenadas geográficas (WGS84, EPSG:4326) se proyectaron a UTM (EPSG 32718 o 32719, según la ubicación del área de estudio) para calcular distancias euclidianas. La estructura de vecindad se definió mediante el criterio de k vecinos más cercanos ($k = 8$), garantizando conectividad entre sitios. Con base en esta vecindad se construyó una matriz de pesos espaciales y se estimó el estadístico I de Moran, cuya significancia se evaluó mediante una prueba de permutaciones Monte Carlo (999 permutaciones), considerando significativo $p < 0,05$ (Tabla S2.2). Cuando se detectó autocorrelación espacial significativa, se aplicó una corrección basada en Moran's Eigenvector Maps (MEMs), derivados de una matriz de conectividad

espacial simétrica y binaria (Dray et al., 2006; Griffith & Peres-Neto, 2006). Los autovectores asociados a autovalores positivos se incorporaron como covariables fijas y se seleccionaron mediante un procedimiento progresivo, reevaluando la autocorrelación residual tras cada ajuste y deteniéndose cuando el I de Moran dejó de ser significativo (Tabla S2.2), evitando sobreajuste (Blanchet et al., 2008). El procedimiento se realizó de forma independiente para cada especie.

Finalmente, se aplicó un enfoque multimodelo basado en el criterio de información de Akaike corregido (AICc), implementado con el paquete *MuMIn* (Bartoń, 2025). A partir de cada modelo global se generó el conjunto completo de submodelos posibles, considerándose solo aquellos con $\Delta AICc \leq 2$. Sobre este subconjunto se realizó el promedio de modelos, y se estimó la importancia relativa de cada predictor como la suma de sus pesos de Akaike (Burnham & Anderson, 2002). Este procedimiento se aplicó de forma idéntica en los análisis por bloques y en el modelo integrado.

RESULTADOS

Durante el período de estudio se registró una abundancia acumulada total de 4589 individuos de *C. coscoroba* y 2140 individuos de *C. melancoryphus*. Al considerar el conjunto de registros obtenidos por puntos de muestreo, la abundancia promedio por sitio fue de 5,6 individuos para *C. coscoroba* y 2,6 individuos para *C. melancoryphus*. Ambas especies estuvieron ampliamente distribuidas entre los puntos de muestreo, registrándose a *C. coscoroba* en el 88,6% de los sitios y a *C. melancoryphus* en el 85,8%. No obstante, al considerar cada evento de muestreo de forma independiente, la co-ocurrencia temporal entre especies fue menor, alcanzando el 21,3% de las visitas.

Modelos de disturbio

Los modelos correspondientes al bloque de disturbio evidenciaron respuestas contrastantes entre especies frente a las variables asociadas a perturbaciones antrópicas (Fig. 2.2A). En *C. coscoroba*, la abundancia se relacionó de manera positiva y consistente con la presencia de ganado, que emergió como el único predictor con soporte empírico fuerte en el conjunto de modelos con $\Delta AICc \leq 2$ (Tabla 2.1). El coeficiente promedio estimado para esta variable fue $\beta = 0,150$, con un intervalo de confianza del 95% comprendido entre 0,033 y 0,266, indicando un efecto positivo bien definido. En concordancia, la importancia relativa de ganado alcanzó el valor máximo ($\Sigma w_i = 1,00$), reflejando su inclusión

en todos los modelos mejor soportados (Fig. 2.3A). En contraste, el índice de calidad del agua (ICA) y la presencia de animales domésticos presentaron efectos débiles sobre la abundancia de *C. coscoroba*. Ambos predictores exhibieron coeficientes cercanos a cero ($\beta = 0,017$ y $-0,009$ respectivamente), intervalos de confianza amplios (IC95%: $-0,067$ a $0,102$; $-0,081$ y $0,062$; Fig. 2.2A), y bajas importancias relativas ($\Sigma w_i < 0,30$; Fig 2.3A), lo que sugiere una contribución limitada de estas variables dentro del régimen de disturbios evaluado.

Para *C. melancoryphus*, el bloque de disturbio no evidenció asociaciones robustas entre las variables evaluadas y las abundancias. Ningún predictor alcanzó un soporte empírico fuerte, y los coeficientes promedio estimados para las variables presentaron intervalos de confianza amplios (Fig. 2.2A) y una importancia relativa moderada a baja ($\Sigma w_i \leq 0,35$; Fig. 2.3B).

La jerarquía de variables derivada del enfoque multimodelo reforzó las diferencias interespecíficas, pues para *C. coscoroba*, la importancia relativa se concentró casi exclusivamente en la variable ganado, mientras que en *C. melancoryphus* esta se distribuyó entre varios predictores (Fig. 2.3A y 2.3B), todos ellos asociados a efectos de baja magnitud y alta incertidumbre.

En conjunto, estos patrones indican que, bajo el régimen de disturbio analizado, *C. coscoroba* exhibe una respuesta positiva y direccional al uso ganadero, mientras que *C. melancoryphus* no presenta respuestas consistentes a las variables de disturbio consideradas en la escala del estudio.

Modelo de paisaje

Los modelos del bloque de paisaje también mostraron diferencias entre especies (Fig. 2.3). En *C. coscoroba*, ninguna variable de paisaje presentó un efecto claramente definido en el promedio de modelos (Tabla 2.2). El porcentaje de agua mostró el mayor efecto medio entre los predictores ecológicos, pero con elevada incertidumbre ($\beta = 0,560$; IC95%: $-0,274$ a $1,394$), mientras que NDVI ($\beta = -0,156$; IC95%: $-0,577$ a $0,265$), el índice de Shannon ($\beta = -0,168$; IC95%: $-0,608$ a $0,272$) y el índice de agregación ($\beta = -0,238$; IC95%: $-0,830$ a $0,355$) mostraron efectos de menor magnitud y rangos de incertidumbre amplios (Fig. 2.2B; Tabla 2.2). En términos de soporte multimodelo, la contribución relativa se distribuyó de manera uniforme entre predictores: porcentaje de agua alcanzó la mayor importancia relativa ($\Sigma w_i = 0,778$), seguido por el índice de Shannon ($\Sigma w_i = 0,546$), el índice de agregación ($\Sigma w_i = 0,544$) y NDVI ($\Sigma w_i = 0,534$), sin una variable dominante (Fig. 2.3C).

En *C. melancoryphus*, el patrón fue distinto, con una señal fuerte concentrada en el porcentaje de agua, que emergió como predictor dominante tanto en magnitud como en soporte multimodelo (Fig. 2.2B y 2.3D). El efecto medio estimado fue marcadamente positivo ($\beta = 0,833$; IC95%: 0,227 a 1,438), indicando un incremento consistente de la abundancia asociado a humedales con mayor proporción de superficie acuática. Coherentemente, el porcentaje de agua presentó la máxima importancia relativa ($\Sigma w_i = 1,00$). En contraste, el NDVI mostró un efecto positivo de menor magnitud y alta incertidumbre ($\beta = 0,175$; IC95%: -0,230 a 0,580; $\Sigma w_i = 0,568$), mientras que los índices de configuración y diversidad del paisaje presentaron efectos casi nulos y poco informativos (Fig. 2.2B; Tabla 2.2).

En conjunto, el bloque de paisaje sugiere que la abundancia de *C. melancoryphus* está fuertemente asociada a la disponibilidad de hábitat acuático, mientras que en *C. coscoroba* los predictores de paisaje evaluados no alcanzaron señales consistentes, pese a mostrar importancias relativas moderadas distribuidas entre diversas variables, destacándose el porcentaje de agua como la variable con mayor soporte relativo.

Modelo de integrado

En el modelo integrado, para *C. coscoroba* dos predictores concentraron el soporte empírico del conjunto multimodelo: el porcentaje de agua y la presencia de ganado, ambos retenidos en todos los modelos mejor soportados ($\Sigma w_i = 1,00$ en ambos casos), patrón que concuerda con los análisis por bloques. No obstante, el efecto del porcentaje de agua se intensificó, adquiriendo un efecto positivo significativo en el modelo integrado ($\beta = 0,817$; IC95%: 0,300 - 1.333; $p = 0,00194$). De forma paralela, el efecto positivo del ganado, ya detectado en el bloque de disturbio se mantuvo prácticamente inalterado en magnitud y precisión ($\beta = 0,159$; IC95%: 0,043 a 0,275; $p = 0,00726$), indicando una señal robusta e independiente del contexto paisajístico (Fig. 2.2C y Tabla 2.3). El resto de los predictores integrados mostraron efectos de baja magnitud y elevada incertidumbre. Variables que habían presentado importancias relativas moderadas en los modelos por bloques, como NDVI, índice de Shannon o índice de agregación, exhibieron coeficientes cercanos a cero y valores de importancia relativa bajos a intermedios en el modelo integrado ($\Sigma w_i < 0,45$; Tabla 2.3), lo que sugiere que su contribución fue absorbida o superada por los efectos dominantes del porcentaje de agua y del ganado cuando ambos bloques se consideraron simultáneamente. En *C. melancoryphus*, el modelo integrado confirmó la ausencia de efectos robustos observada en el bloque de disturbio y mostró una atenuación de la señal previamente detectada para el porcentaje de agua en el bloque de paisaje. Si bien el porcentaje de agua continuó siendo el predictor con

mayor soporte relativo ($\Sigma w_i = 0,769$), su efecto medio fue de menor magnitud y presentó mayor incertidumbre ($\beta = 0,430$; IC95%: $-0,297$ a $1,158$; $p = 0,246$). De manera similar, variables como la riqueza de parches y el NDVI, que habían mostrado soporte moderado en los modelos individuales, presentaron efectos imprecisos y sin una dirección consistente en el modelo integrado (Fig. 2.2C; Tabla 2.3).

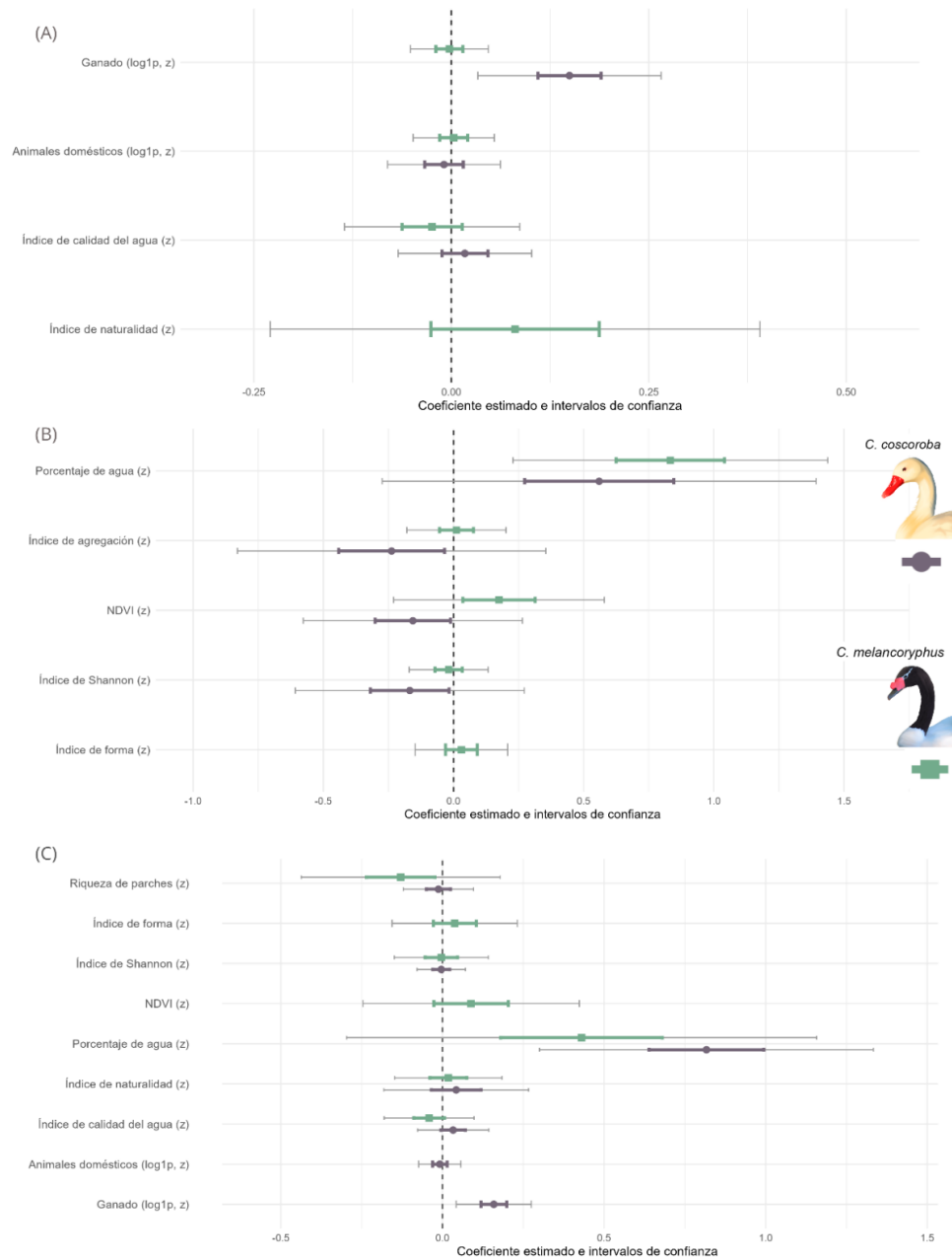


Figura 2.2. Coeficientes promedio estimados (β) para *C. coscoroba* (círculos morados) y *C. melancoryphus* (cuadrados verdes) obtenidos mediante promedio de modelos ($\Delta AICc \leq 2$). (A) Bloque de disturbio, (B) bloque de paisaje y (C) modelo integrado. Las barras horizontales gruesas en colores indican los intervalos de confianza del 50% y las barras grises delgadas indican los intervalos de confianza del 95%. La línea vertical discontinua corresponde al efecto nulo ($\beta = 0$).

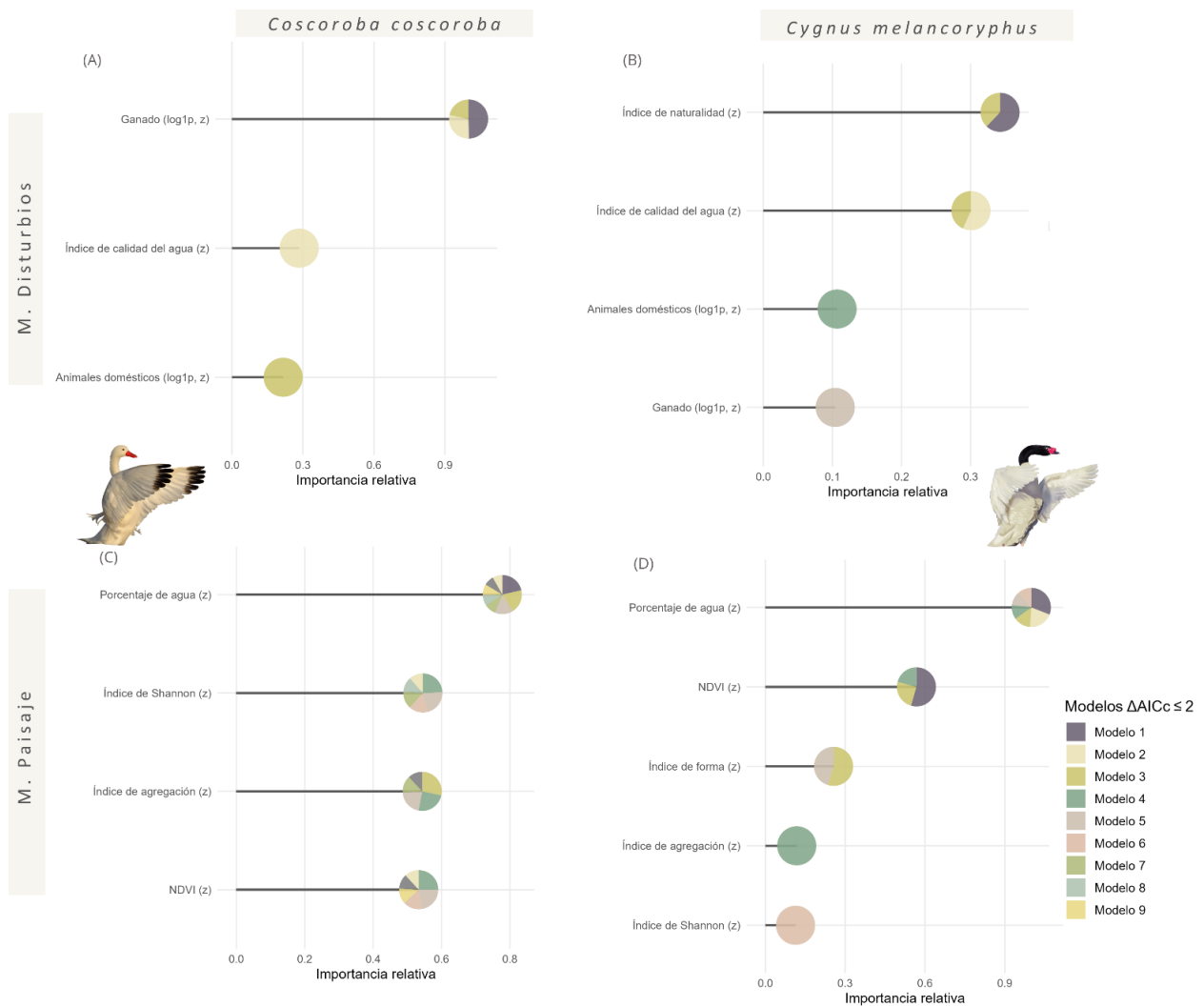


Figura. 2.3. Importancia relativa ($\sum w_i$) de las variables incluidas en los modelos con $\Delta AIC_c \leq 2$ para *Coscoroba coscoroba* (A, C) y *Cygnus melancoryphus* (B, D). (A–B) Bloque de disturbio. (C–D) Bloque de paisaje. La posición horizontal de cada símbolo indica la importancia relativa estimada para cada predictor (suma de pesos de Akaike). Los diagramas circulares representan la composición de los modelos mejor soportados ($\Delta AIC_c \leq 2$), mostrando la frecuencia de inclusión de cada variable según el modelo correspondiente, codificados por color.

Tabla 2.1. Conjunto de modelos candidatos ($\Delta AIC_c \leq 2$) derivados del análisis multimodelo para *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en el bloque de disturbio. Se presentan los coeficientes estimados de los predictores incluidos en cada modelo (MEM1, MEM5, MEM6 = autovectores espaciales derivados de Moran's Eigenvector Maps (MEM) utilizados para modelar estructura espacial residual; ADOM = animales domésticos; GAN = ganado; INAT: índice de naturalidad; ICA = índice de calidad del agua), el número de parámetros estimados (df), el logaritmo de la verosimilitud (LogLik), el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), la diferencia respecto al mejor modelo (ΔAIC_c) y el peso de Akaike (ω_i).

Especie	Modelo	MEM1	MEM5	MEM6	ADOM	GAN	INAT	ICA	df	LogLik	AIC _c	ΔAIC_c	ω_i
<i>Coscoroba coscoroba</i>	1	-0,735	-0,313	-		0,149			10	-1489,01	2998,298	0	0,293
	2	-0,741	-0,335	-		0,147		0,060	11	-1488,55	2999,422	1,123	0,167
	3	-0,731	-0,308	-	-0,042	0,153			11	-1488,82			
<i>Cygnus melancoryphus</i>	1	-	-	0,331					8	-1350,77	2717,715	0	0,182
	2	-	-	0,369			0,236		9	-1350,77	2717,715	0,519	0,140
	3	-	-	0,309				-0,081	9	-1350,23	2718,676	0,960	0,112
	4	-	-	0,347			0,233	-0,080	10	1349,47	2719,219	1,503	0,085
	5	-	-	0,333	0,028969				9	-1350,69	2719,612	1,897	0,070
	6	-	-	0,333		-0,0232			9	-1350,72	2719,664	1,949	0,068

Tabla 2.2. Conjunto de modelos candidatos ($\Delta AIC_c \leq 2$) derivados del análisis multimodelo para *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en el bloque de paisaje. Se presentan los coeficientes estimados de los predictores incluidos en cada modelo (MEM1, MEM5, MEM6 = autovectores espaciales derivados de Moran's Eigenvector Maps, utilizados para modelar estructura espacial residual; IAGRE = índice de agregación; IFORM = índice de forma; NDVI = índice de vegetación de diferencia normalizada; PAGUA = porcentaje de agua; SHAN = índice de diversidad de Shannon), junto con el número de parámetros estimados (df), el logaritmo de la verosimilitud (LogLik), el criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño (AICc), la diferencia respecto al modelo con menor AICc (ΔAIC_c) y el peso de Akaike (ω_i).

Especie	Modelo	MEM1	MEM5	MEM6	IAGRE	IFORM	NDVI	PAGUA	SHAN	df	LogLik	AICc	ΔAIC_c	ω_i
<i>Coscoroba coscoroba</i>	1	-0,727	-0,384	-				0,748		10	-1489,23	2998,737	0	0,113
	2	-0,749	-0,391	-	-0,375			0,879		11	-1488,28	2998,892	0,154	0,104
	3	-0,891	-0,440	-	-0,486		-0,452		-0,485	12	-1487,4	2999,179	0,442	0,090
	4	-0,841	-0,441	-	-0,508		-0,317	0,499	-0,343	13	-1486,51	2999,476	0,739	0,078
	5	-0,837	-0,422	-			-0,379		-0,386	11	-1488,84	3000,005	1,268	0,060
	6	-0,764	-0,400	-	-0,416			0,826	-0,106	12	-1487,95	3000,292	1,555	0,052
	7	-0,735	-0,390	-				0,704	-0,070	11	-1489,08	3000,493	1,756	0,047
	8	-0,736	-0,389	-			-0,069	0,707		11	-1489,08	3000,498	1,761	0,046
	9	-0,758	-0,395	-	-0,378		-0,072	0,835		12	-1488,12	3000,633	1,895	0,043
	10	-0,790	-0,421	-			-0,256	0,429	-0,258	12	-1488,15	3000,679	1,941	0,042
<i>Cygnus melancoryphus</i>	1	-	-	0,386			0,313	0,936		10	-1346,01	2712,294	0	0,180
	2	-	-	0,384				0,735		9	-1347,46	2713,153	0,859	0,117
	3	-	-	0,386		0,100	0,292	0,921		11	-1345,77	2713,876	1,582	0,081
	4	-	-	0,384	0,096		0,310	0,888		11	-1345,95	2714,219	1,924	0,068
	5	-	-	0,383		0,140		0,729		10	-1346,99	2714,249	1,955	0,067
	6	-	-	0,399				0,661	-0,162	10	-1347,01	2714,292	1,998	0,066

Tabla 2.3. Conjunto de modelos candidatos ($\Delta AIC_c \leq 2$) derivados del análisis multimodelo para *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en el modelo integrado, que incluye simultáneamente predictores de disturbio y paisaje. Se presentan los coeficientes estimados de los predictores incluidos en cada modelo (MEM1, MEM5 = autovectores espaciales derivados de Moran's Eigenvector Maps utilizados para modelar estructura espacial residual; ADOM = animales domésticos; GAN = ganado; INAT = índice de naturalidad; ICA = índice de calidad del agua; IFORM = índice de forma; NDVI = índice de vegetación de diferencia normalizada; PAGUA = porcentaje de superficie acuática; SHAN = índice de diversidad de Shannon; RPAR = riqueza de parches), junto con el número de parámetros estimados (df), el logaritmo de la verosimilitud (LogLik), el criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño (AICc), la diferencia respecto al modelo con menor AICc (ΔAIC_c) y el peso de Akaike (ω_i).

Especie	Mod	MEM1	MEM5	ADOM	GAN	INAT	ICA	IFORM	NDVI	PAGUA	SHAN	RPAR	df	LogLik	AIC _c	ΔAIC_c	ω_i
<i>Coscoroba coscoroba</i>	1	4,620	-7,370		0,158					0,813			11	-1483,38	2989,092	0	0,056
	2	4,737	-7,494		0,156		0,080			0,823			12	-1482,52	2989,435	0,342	0,047
	3	4,223	-7,752		0,156	0,196				0,839			12	-1482,75	2989,89	0,797	0,037
	4	4,374	-7,795		0,155	0,171	0,074			0,844			13	-1482,04	2990,542	1,449	0,027
	5	4,566	-7,378	-0,048	0,163					0,818			12	-1483,13	2990,645	1,552	0,025
	6	4,758	-7,346		0,162					0,784		-0,075	12	-1483,19	2990,76	1,667	0,024
	7	4,678	-7,487	-0,047	0,161		0,080			0,829			13	-1482,28	2991,004	1,911	0,021
	8	4,680	-7,309		0,160					0,782	-0,05		12	-1483,31	2991,018	1,925	0,021
	9	4,871	-7,470		0,160		0,082			0,790		-0,079	13	-1482,30	2991,05	1,957	0,021
	10	4,600	-7,310		0,158					0,816			12	-1483,35	2991,093	2,000	0,020
<i>Cygnus melancoryphus</i>	1	-	-					0,175				-0,258	8	-1352,16	2720,5	0	0,016
	2	-	-					0,150		0,426		-0,219	9	-1351,14	2720,503	0,003	0,016
	3	-	-					0,148	0,297	0,726			9	-1351,15	2720,516	0,016	0,016
	4	-	-				-0,109	0,134	0,309	0,726			10	-1350,17	2720,607	0,107	0,015
	5	-	-				-0,101	0,125		0,422		-0,216	10	-1350,31	2720,884	0,384	0,013
	6	-	-				-0,101					-0,256	9	-1351,33	2720,887	0,387	0,013
	7	-	-					0,132		0,507			8	-1352,36	2720,895	0,394	0,013
	8	-	-					0,157	0,244	0,620		-0,178	10	-1350,36	2720,994	0,494	0,012
	9	-	-				-0,107		0,259	0,623		-0,173	11	-1349,41	2721,153	0,653	0,011
	10	-	-				-0,102			0,504			9	-1351,51	2721,241	0,740	0,011

11	-	-			0,131		0,531			9	-1351,63	2721,478	0,978	0,010
12	-	-					0,451		-0,201	10	-1350,61	2721,49	0,989	0,010
13	-	-			0,117	0,271	0,730			10	-1350,64	2721,545	1,045	0,009
14	-	-							-0,245	9	-1351,73	2721,687	1,187	0,009
15	-	-		-0,101		0,285	0,728			11	-1349,81	2721,944	1,444	0,008
16	-	-	0,145				0,448		-0,207	10	-1350,87	2722,011	1,511	0,007
17	-	-		-0,094			0,444		-0,201	11	-1349,89	2722,118	1,617	0,007
18	-	-		-0,093			0,524			10	-1350,92	2722,123	1,623	0,007
19	-	-	0,175				0,529			9	-1351,95	2722,127	1,627	0,007
20	-	-	0,111						-0,251	9	-1352	2722,223	1,723	0,006
21	-	-				0,224	0,628		-0,166	11	-1349,96	2722,253	1,753	0,006
22	-	-					0,432		-0,141	9	-1352,02	2722,272	1,772	0,006
23	-	-		-0,094					-0,245	10	-1351,01	2722,287	1,787	0,006
24	-	-				0,081			-0,251	9	-1352,06	2722,34	1,840	0,006
25	-	-				0,330	0,755	0,195	-0,259	11	-1350,03	2722,379	1,879	0,006
26	-	-	0,143	-0,101			0,443		-0,204	11	-1350,03	2722,39	1,889	0,006
27	-	-						-0,052	-0,232	9	-1352,13	2722,48	1,980	0,006
28	-	-	0,172	-0,102			0,524			10	-1351,11	2722,484	1,984	0,006
29	-	-		-0,106			0,421	-0,153		10	-1351,11	2722,493	1,993	0,006

DISCUSIÓN

La menor abundancia registrada para *C. melancoryphus* en comparación con *C. coscoroba* es consistente con estudios previos realizados en humedales de Chile central (Mella-Romero et al., 2018; Miranda-Cavallieri et al., 2023). La alta coincidencia espacial observada entre ambas especies, contrastada con una menor co-ocurrencia temporal a escala de eventos de muestreo, sugiere que ambas especies comparten ampliamente los mismos sistemas de humedales, aunque no necesariamente los utilizan de manera simultánea. Este patrón podría reflejar diferencias en el uso temporal de microhábitats o en la explotación de recursos dentro de ambientes acuáticos compartidos, mecanismos propuestos como formas de reducir la competencia directa entre especies con requerimientos ecológicos similares (Schoener, 1974; Wiens, 1989). En aves acuáticas, la superposición espacial acompañada de cierta segregación temporal o conductual ha sido documentada como un proceso que facilita la coexistencia en humedales donde múltiples especies utilizan recursos comparables (Ando et al., 2023; Asante et al., 2017; Brochet et al., 2012; DuBow, 1988). No obstante, los mecanismos que subyacen a estas diferencias escapan a los objetivos de la presente investigación, y requieren de nuevos estudios que permitan su comprensión.

En general, los resultados de los modelos mostraron diferencias interespecíficas en magnitud, dirección y consistencia de los predictores. Mientras que para *C. coscoroba* sus abundancias se asociaron positiva y significativamente con la presencia de ganado, para *C. melancoryphus* el bloque de disturbio no reveló asociaciones robustas. Estas diferencias persistieron cuando los predictores se evaluaron por bloques y luego de forma integrada, patrón que es coherente con la idea de que la evidencia “fuerte” en análisis multimodelo se expresa como convergencia simultánea de (i) coeficientes direccionales relativamente estables, (ii) intervalos de confianza menos solapados con cero y (iii) persistencia de predictores en la fracción superior del conjunto candidato (vía $\sum w_i$), pudiendo observarse variaciones en la magnitud de los coeficientes cuando se reespecifica el conjunto de modelos (por ejemplo, al integrar bloques) en presencia de covariación entre predictores (Burnham & Anderson, 2004).

La asociación positiva de *C. coscoroba* con la presencia de ganado concuerda con estudios que muestran que el pastoreo puede alterar la estructura y heterogeneidad de la vegetación en humedales, influyendo en la disponibilidad y calidad de microhábitats para aves acuáticas (van Klink et al., 2016; Troy & Griggs, 2020). En humedales y pastizales inundables, la presencia de ganado se ha relacionado con una reducción de la vegetación dominante y un incremento de la variación en altura y cobertura vegetal (Middleton, 2016), condiciones que

se han vinculado con mayores abundancias de aves asociadas a zonas abiertas y seminaturales (van Klink et al., 2016). Este patrón estructural se interpreta como un aumento en la heterogeneidad del hábitat, donde parches de vegetación más baja y menos densamente compactada favorecen el acceso a recursos alimentarios y mejoran la detección de predadores durante periodos de reproducción y parada migratoria (van Klink et al., 2016). Evidencia adicional sugiere que, en ecosistemas de humedales mediterráneos y riberas sometidas a pastoreo controlado, la herbivoría reduce la dominancia de macrófitos de mayor altura y especies leñosas, promoviendo la apertura de la vegetación y la creación de microhábitats que benefician a especies de aves dependientes de zonas con menor cobertura vegetal (Middleton, 2016).

En consonancia con estos patrones, estudios ecológicos en pastizales inundables muestran que la presencia de superficies con menor cobertura y mayor apertura, derivadas de prácticas de manejo como la herbivoría, se asocia con una mayor diversidad funcional y riqueza de aves, lo cual apunta a que la estructura de la vegetación es un determinante clave de la utilización del hábitat por aves acuáticas (Lorenzón et al., 2023). Antecedentes que también han sido reportados en Anseriformes, mostrando una correlación positiva entre el pastoreo (número de individuos de ganado) y la densidad de individuos (Zhang et al., 2015). En conjunto, estas investigaciones respaldan que el pastoreo, cuando se gestiona con presiones moderadas, puede contribuir a la creación y

mantenimiento de microhábitats abiertos y heterogéneos en humedales, condición que favorece la presencia de algunas aves acuáticas en distintos gremios ecológicos (Zhang et al., 2019).

No obstante, estos resultados no deben interpretarse como evidencia de que el incremento en la presencia de ganado genere efectos permanentes y consistentemente positivos sobre *C. coscoroba*. Pues, diversos estudios han mostrado que los efectos del pastoreo sobre aves presentan patrones no lineales, donde intensidades moderadas pueden incrementar la heterogeneidad estructural del hábitat, mientras que cargas ganaderas elevadas tienden a reducir cobertura vegetal, compactar suelos y degradar la calidad del humedal, afectando negativamente la disponibilidad de recursos y el éxito reproductivo (Barzan et al., 2021). Resultados concordantes con la hipótesis de perturbación intermedia, que propone que la máxima diversidad o abundancia puede alcanzarse bajo niveles intermedios de disturbio (Connell, 1978). Evidencia reciente en ecosistemas de pastizales y humedales indica que la relación entre intensidad de pastoreo y abundancia de aves puede ser unimodal o dependiente del bioma, con efectos positivos restringidos a rangos específicos de presión herbívora (Barzan et al., 2021; Schwegmann et al., 2025). Asimismo, meta-análisis globales han documentado que el pastoreo intensivo se asocia en promedio con disminuciones en abundancia y riqueza de aves, especialmente cuando supera umbrales ecológicos de carga ganadera (Filazzola et al., 2020).

En consecuencia, la asociación positiva detectada en este estudio puede reflejar presencia de ganado compatible con la mantención de heterogeneidad estructural, pero no implica que aumentos adicionales en la presión ganadera produzcan beneficios equivalentes. Este matiz resulta fundamental para la interpretación ecológica y para el diseño de estrategias de conservación basadas en manejo adaptativo.

La discrepancia observada en la relación positiva entre la abundancia de *C. coscoroba* y la presencia de ganado, en contraste con la respuesta registrada por *C. melancoryphus*, puede entenderse desde una perspectiva funcional de la adaptación locomotora y uso del hábitat. En aves acuáticas, las diferencias morfológicas en los miembros posteriores y la configuración corporal reflejan gradientes de especialización entre locomoción terrestre y acuática, con implicancias directas sobre cómo cada especie explota recursos fuera del medio acuático (Segesdi et al., 2024). Específicamente, estudios comparativos han demostrado que la forma y robustez de los huesos del miembro pélvico y los patrones de inserción muscular están relacionados con la capacidad de desplazarse eficientemente tanto en tierra como en el agua, de modo que taxones que conservan proporciones que favorecen estabilidad en tierra mantienen mayores habilidades de locomoción terrestre frente a taxones altamente especializados para propulsión acuática (Clifton et al., 2017; Segesdi et al., 2024). Esta evidencia general es coherente con observaciones ecológicas sobre

C. coscoroba, cuya morfología y comportamiento de desplazamiento permiten un uso relativamente eficiente de áreas terrestres durante actividades de forrajeo (Martínez-Piña, 2023), lo que facilitaría la explotación de microhábitats emergidos donde la presencia de ganado puede alterar la vegetación, generando superficies de forrajeo accesibles. En contraste, *C. melancoryphus*, debido a la ubicación de sus extremidades posteriores más cercanas a la zona caudal (Martínez -Pina, 2023), tiende a mostrar limitaciones para caminar largos periodos o forrajear extensamente en tierra firme, exhibiendo una orientación funcional que prioriza la eficiencia de nado sobre la locomoción terrestre, lo que limita su capacidad de explotar áreas terrestres abiertas y, por ende, reduce la intensidad de interacción con cambios inducidos por el ganado en estos ambientes. En síntesis, los patrones ecomorfológicos de locomoción que distinguen a estas dos especies pueden contribuir a explicar por qué *C. coscoroba* muestra una respuesta positiva y significativa a la presencia de ganado, potencialmente vinculada a su mayor uso de microhábitats terrestres abiertos, mientras que *C. melancoryphus* no exhibe una asociación robusta con esta variable ambiental.

En el bloque de paisaje, *C. melancoryphus* mostró una señal clara y concentrada en el porcentaje de agua, con un efecto positivo y soporte multimodelo máximo, mientras que *C. coscoroba* no presentó un predictor paisajístico dominante en el promedio de modelos. Al integrar disturbio y paisaje, el porcentaje de agua y el ganado retuvieron el máximo soporte en *C. coscoroba* y el efecto del porcentaje

de agua se intensificó hasta volverse estadísticamente significativo en el modelo integrado, mientras que en *C. melancoryphus* el porcentaje de agua se atenuó, pese a conservar el mayor soporte relativo. Este tipo de variaciones observadas entre los modelos por bloques y los integrados responden a la naturaleza ecológica multidimensional de las respuestas de las especies frente a variados gradientes ambientales (Tabi et al., 2020) y a los mecanismos estadísticos inherentes de la inferencia multimodelo, en la cual la competencia entre predictores y la asignación de la varianza explicada se ven condicionadas por la coexistencia simultánea de múltiples variables explicativas (Burnham et al., 2011).

Al integrar simultáneamente todas las variables candidatas en un solo conjunto de modelos, la inferencia basada en criterios de información como AIC permite que la varianza explicada se distribuya de forma competitiva entre predictores de distintas dimensiones, lo que puede reducir la magnitud estimada de efectos individuales y reordenar la importancia relativa de los predictores (Grueber et al., 2011; Morin et al., 2020). Desde una perspectiva ecológica, esta distinción es relevante, dado que, las respuestas de las especies a gradientes ambientales son multidimensionales, reflejando que distintos factores de paisaje, disturbio o clima pueden interactuar o correlacionarse en su efecto sobre la abundancia o distribución de organismos, y hacerse evidentes solo cuando se consideran conjuntamente en un marco analítico integrado (Grueber et al., 2011; Harrison

et al., 2018). Esto no significa que los análisis por bloques carezcan de utilidad, pues pueden ser adecuados como herramientas exploratorias para evaluar hipótesis específicas y aislar efectos potenciales de determinadas variables. No obstante, no capturan completamente la incertidumbre compartida entre múltiples factores ambientales que operan de forma concurrente en sistemas ecológicos complejos (Fieberg & Johnson, 2015; Symonds & Moussalli, 2011). En contraste, los modelos integrados facilitan inferencias más robustas y menos sesgadas sobre el comportamiento ecológico de las especies y la contribución relativa de distintos predictores a patrones de abundancia, al enfrentar directamente la competencia entre variables en un conjunto completo de modelos, reduciendo así interpretaciones parciales derivadas de análisis fragmentados (Grueber et al., 2011; Morin et al., 2020).

La dominancia del porcentaje de agua como uno de los predictores con mayor soporte relativo en ambas especies, es consistente con un amplio cuerpo de literatura que identifica la extensión, conectividad y variación del hábitat acuático como determinantes de abundancia, riqueza y distribución de aves acuáticas (Chen et al., 2025; Elmberg et al., 1994; Hamza et al., 2024; Ma et al., 2010a; Webb et al., 2010). Estudios en diversos sistemas muestran que cambios en el nivel de agua y superficie inundada modifican la disponibilidad de hábitats de alimentación y refugio, generando respuestas detectables en abundancia y composición comunitaria (Li et al., 2019). Se ha documentado que la superficie

de humedal es uno de los factores primarios para el ciclo de vida de aves acuáticas, y por tanto variable crucial para la gestión de zonas de protección (Wu & Zheng, 2020).

En particular, estudios sobre especies del género *Cygnus* han reportado una relación positiva entre ocupación y tamaño del cuerpo de agua para *Cygnus buccinator* (Schmidt et al., 2009), y para *Cygnus columbianus columbianus* (Earnst & Rothe, 2004). El agua sustenta el alimento de las aves acuáticas (p. ej., plantas sumergidas, peces e invertebrados), y su cantidad y calidad determinan principalmente el estado de la vegetación de la marisma (Euliss et al., 2004).

En este sentido, la ecología trófica de estas especies puede aportar un puente mecanístico particularmente directo entre disponibilidad de agua y abundancia. Si bien, para *C. coscoroba* no existen estudios que indaguen en su ecología trófica, es sabido que posee hábitos predominantemente herbívoros y que utiliza vegetación acuática y ribereña como recurso alimentario (Carboneras & Kirwan, 2024). Por su parte, para *C. melancoryphus* se ha descrito su condición de ave acuática principalmente herbívora, con preferencia por hábitats con abundantes bancos subacuáticos de macrófitos que sirven como su principal fuente de alimento (Corti & Pablo Schlatter, 2002; Cursach et al., 2015; Velásquez et al.,

2019a), ejerciendo una elevada presión de búsqueda sobre este recurso, pues dedican cerca del 50% de su actividad diaria a la alimentación (Allendes-Muñoz et al., 2023; Cursach et al., 2015). Patrón conductual que hace esperable que la disponibilidad espacial de ambientes acuáticos someros y productivos no solo incrementen el hábitat disponible, sino también el volumen potencial de recursos tróficos, modulando a su vez su presencia y abundancia. En conjunto, estos antecedentes refuerzan la pertinencia del porcentaje de agua como predictor ecológicamente interpretable.

Finalmente, este estudio respalda parcialmente la hipótesis planteada, pues el uso del hábitat realizado por los cisnes sudamericanos responde a diversas dimensiones del nicho de hábitat. Demostrándose que sus abundancias están condicionadas por la interacción entre la estructura del paisaje y disturbios de origen antrópico, evidenciando la necesidad de integrar procesos ecológicos que operan a múltiples escalas espaciales. Los resultados subrayan que la superficie hídrica, junto con actividades de uso humano, configuran escenarios diferenciales de idoneidad para cada especie. En este sentido, las estrategias de conservación deben priorizar la mantención de paisajes con alta disponibilidad de hábitat acuático funcional y una gestión compatible de actividades productivas, particularmente en sistemas donde coexistan la dinámica hidrológica y el uso ganadero. Asimismo, los patrones identificados invitan a profundizar en

los mecanismos que median estas respuestas, fortaleciendo el vínculo entre análisis espaciales y procesos ecológicos subyacentes.

CONCLUSIONES

Los resultados demuestran que la abundancia de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* responde de manera diferencial a gradientes de disturbio antrópico y composición y configuración del paisaje, y que estas respuestas se comprenden con mayor precisión cuando se integran ambos conjuntos de predictores. En *C. coscoroba*, la señal consistente de la presencia de ganado y el efecto positivo del porcentaje de agua en el modelo integrado evidencian que la heterogeneidad estructural inducida por usos productivos, junto con la disponibilidad espacial de hábitat acuático, configuran condiciones favorables bajo ciertos rangos de manejo. En contraste, *C. melancoryphus* mostró una dependencia más marcada de la superficie hídrica y una escasa asociación con variables de disturbio, lo que sugiere respuestas interespecíficas diferenciadas frente a gradientes de paisaje y perturbación antrópica.

Adicionalmente, se evidencia empíricamente como la integración de modelos por bloques y modelos integrados permite revelar cambios en la magnitud y jerarquía de los predictores, destacando la naturaleza multidimensional de las respuestas ecológicas. Mostrando como la combinación de aproximaciones estructurales del paisaje con variables de uso antrópico ofrece un marco más realista para

interpretar patrones de abundancia en sistemas de humedales sometidos a elevadas presiones humanas.

Finalmente, desde una perspectiva aplicada, los hallazgos subrayan la importancia de conservar paisajes con alta disponibilidad de hábitat acuático funcional y de cautelar esquemas de manejo ganadero compatibles con la mantención de heterogeneidad estructural. Evidenciando que es posible compatibilizar actividades de uso humano, como la ganadería, con la conservación de aves acuáticas, como los cisnes sudamericanos. No obstante, es necesario que futuras investigaciones que integren dinámica hidrológica interanual, disponibilidad de recursos tróficos y evaluación cuantitativa de intensidades de pastoreo permitan profundizar en la comprensión mecanística de estas asociaciones y fortalecer estrategias de conservación basadas en evidencia espacial y funcional.

REFERENCIAS

- Allendes-Muñoz, C., Miranda-Cavallieri, M., Matus-Olivares, C., & Lisón, F. (2023). Behaviour patterns of South American swans and potential ecosystem services supplied to salt production systems. *Gayana (Concepción)*, 87(2), 97-107. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000200097>
- Ando, H., Ikeno, S., Narita, A., Komura, T., Takada, A., Isagi, Y., Oguma, H., Inoue, T., & Takenaka, A. (2023). Temporal and interspecific dietary variation in wintering ducks in agricultural landscapes. *Molecular Ecology*, 32(23), 6405-6417. <https://doi.org/10.1111/mec.16584>
- Asante, C. K., Hobson, K. A., Bond, A. L., & Jardine, T. D. (2017). Resource partitioning among five species of waterfowl (*Anas* spp.) at an autumn migratory stopover: Combining stable isotope and mercury biomarkers. *Canadian Journal of Zoology*, 95(4), 279-286. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0063>
- Banks, P. B., & Bryant, J. V. (2007). Four-legged friend or foe? Dog walking displaces native birds from natural areas. *Biology letters*, 3(6), 611-613.
- Bartoń, K. (2025). *MuMIn: Multi-Model Inference* (Versión 1.48.11) [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Barzan, F. R., Bellis, L. M., & Dardanelli, S. (2021). Livestock grazing constrains bird abundance and species richness: A global meta-analysis. *Basic and Applied Ecology*, 56, 289-298. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.08.007>
- Beekman, J., Koffijberg, K., Wahl, J., Kowallik, C., Hall, C., Devos, K., Clausen, P., Hornman, M., Laubek, B., Luigujāpe, L., Wieloch, M., Boland, H., Å vaÅ¼as, S., Nilsson, L., Stipniece, A., Keller, V., Gaudard, C., Degen, A., Shimmings, P., ... Rees, E. C. (2019). Long-term population trends and shifts in distribution of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in northwest Europe. *Wildfowl*, 73-102.
- Begum, A. & Harikrishnarai. (2008). Study on the Quality of Water in Some Streams of Cauvery River. *Journal of Chemistry*, 5(2), 234563. <https://doi.org/10.1155/2008/234563>
- Bibby, C. J. (2000). *Bird Census Techniques*. Elsevier.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling*, 215(4), 325-336. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.04.001>
- Block, W. M., & Brennan, L. A. (1993). The Habitat Concept in Ornithology. En D. M. Power (Ed.), *Current Ornithology: Volume 11* (pp. 35-91). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9912-5_2

- Bolduc, F., & Afton, A. D. (2008). Monitoring waterbird abundance in wetlands: The importance of controlling results for variation in water depth. *ecological modelling*, 216(3-4), 402-408.
- Bravo-Naranjo, V., Jiménez, R. R., Zuleta, C., Rau, J. R., Valladares, P., & Piñones, C. (2019). Selección de presas por perros callejeros en el humedal Estero Culebrón (Coquimbo, Chile). *Gayana (Concepción)*, 83(2), 102-113. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382019000200102>
- Brinson, M. M., & Malvárez, A. I. (2002). Temperate freshwater wetlands: Types, status, and threats. *Environmental conservation*, 29(2), 115-133.
- Brochet, A.-L., Dessborn, L., Legagneux, P., Elmberg, J., Gauthier-Clerc, M., Fritz, H., & Guillemain, M. (2012). Is diet segregation between dabbling ducks due to food partitioning? A review of seasonal patterns in the Western Palearctic. *Journal of Zoology*, 286(3), 171-178. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00870.x>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Buckley et al. (2010). *Can mechanism inform species' distribution models?* <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Science & Business Media.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*, 33(2), 261-304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23-35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Carboneras, C., & Kirwan, G. M. (2024). Cisne coscoroba (Coscoroba coscoroba), version 1.1. *Birds of the World*. <https://doi.org/10.2173/bow.cosswa1.01.1>
- Cardillo, M. (2003). Biological determinants of extinction risk: Why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation Forum*, 6(1), 63-69. <https://doi.org/10.1017/S1367943003003093>

- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press. <https://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/E/bo3638660.html>
- Chen, X., Zhang, Y., Zhang, S., & Wang, Y. (2025). Drivers of taxonomic, phylogenetic, and functional diversity of waterbirds in urban wetlands. *Current Zoology*, 71(6), 801-810. <https://doi.org/10.1093/cz/zoaf024>
- Chukwuka, A. V., Egware, T. U., Okali, K. D., Fadahunsi, A. A., Oluwakotanmi, P. G., Emasoga, P., Ibor, O. R., Oni, A. A., & Adeogun, A. O. (2022). The influence of lake morphology, landscape structure, and urbanization factors on bird community composition in wetlands of four tropical lakes. *Wetlands*, 42(7), 91.
- Chyb, A., Jedlikowski, J., Włodarczyk, R., & Minias, P. (2021). Consistent choice of landscape urbanization level across the annual cycle in a migratory waterbird species. *Scientific Reports*, 11(1), 836. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80872-3>
- Clifton, G. T., Carr, J. A., & Biewener, A. A. (2017). Comparative hindlimb myology of foot-propelled swimming birds. *Journal of Anatomy*, 232(1), 105-123. <https://doi.org/10.1111/joa.12710>
- Connell, J. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. *Ecology and evolution of communities*, 460-490.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Corti, P., & Pablo Schlatter, R. (2002). Feeding Ecology of the Black-necked Swan *Cygnus melancoryphus* in Two Wetlands of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(1), 9-14. <https://doi.org/10.1076/snfe.37.1.9.2118>
- Cursach, J. A., Rau, J. R., Tobar, C., Vilugrón, J., & De La Fuente, L. E. (2015). Alimentación del cisne de cuello negro *Cygnus melanocoryphus* (Aves: Anatidae) en un humedal marino de Chiloé, sur de Chile. *Gayana (Concepción)*, 79(2), 137-146. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382015000200003>
- De la Maza, M., & Bonacic, C. (Eds.). (2013). *Manual para el Monitoreo de Fauna Silvestre en Chile*. Serie Fauna Australis, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. <http://agronomia.uc.cl/extension/publicaciones-1/159-manual-para-el-monitoreo-de-fauna-silvestre-en-chile/file>
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices

(PCNM). *Ecological Modelling*, 196(3), 483-493.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015>

Dronova, I., Gong, P., & Wang, L. (2011). Object-based analysis and change detection of major wetland cover types and their classification uncertainty during the low water period at Poyang Lake, China. *Remote Sensing of Environment*, 115(12), 3220-3236. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.07.006>

DuBow, P. J. (1988). Waterfowl Communities and Seasonal Environments: Temporal Variability in Interspecific Competition. *Ecology*, 69(5), 1439-1453. <https://doi.org/10.2307/1941641>

Earnst, S. L., & Rothe, T. C. (2004). Habitat Selection by Tundra Swans on Northern Alaska Breeding Grounds. *Waterbirds*, 27(2), 224-233. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2004\)027%5B0224:HSBTSO%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2004)027%5B0224:HSBTSO%5D2.0.CO;2)

Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., & Sjöberg, K. (1994). Relationships Between Species Number, Lake Size and Resource Diversity in Assemblages of Breeding Waterfowl. *Journal of Biogeography*, 21(1), 75-84. <https://doi.org/10.2307/2845605>

Englert Duursma, D., Gallagher, R. V., & Griffith, S. C. (2018). Effects of El Niño Southern Oscillation on avian breeding phenology. *Diversity and Distributions*, 24(8), 1061-1071. <https://doi.org/10.1111/ddi.12750>

Euliss, N. H., LaBaugh, J. W., Fredrickson, L. H., Mushet, D. M., Laubhan, M. K., Swanson, G. A., Winter, T. C., Rosenberry, D. O., & Nelson, R. D. (2004). The wetland continuum: A conceptual framework for interpreting biological studies. *Wetlands*, 24(2), 448-458. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2004\)024%5B0448:TWACAF%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2004)024%5B0448:TWACAF%5D2.0.CO;2)

Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(Volume 34, 2003), 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

Fieberg, J., & Johnson, D. H. (2015). MMI: Multimodel inference or models with management implications? *The Journal of Wildlife Management*, 79(5), 708-718. <https://doi.org/10.1002/jwmg.894>

Figueroa, R., Bonada, N., Guevara, M., Pedreros, P., Correa-Araneda, F., Díaz, M. E., & Ruiz, V. H. (2013). Freshwater biodiversity and conservation in mediterranean climate streams of Chile. *Hydrobiologia*, 719(1), 269-289. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1685-4>

Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom Heida, I., & Cahill Jr, J. F. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8), 1298-1309. <https://doi.org/10.1111/ele.13527>

- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309(5734), 570-574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- García, T. V. (2012). *Propuesta de índices de calidad de agua para ecosistemas hídricos de Chile* [Universidad de Chile]. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/112367>
- Gompper, M. E. (2014). *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*. OUP Oxford.
- Griffith, D. A., & Peres-Neto, P. R. (2006). Spatial Modeling in Ecology: The Flexibility of Eigenfunction Spatial Analyses. *Ecology*, 87(10), 2603-2613. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87%5B2603:SMIETF%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87%5B2603:SMIETF%5D2.0.CO;2)
- Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 699-711. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>
- Guadagnin, D. L., & Maltchik, L. (2006). Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. En *Vertebrate conservation and biodiversity* (pp. 405-418). Springer.
- Hamza, F., Abdi, A. M., Chokri, M.-A., Yacoubi, L., Dlensi, H., Hammouda, N., Ghlis, A., Jemaa, B., Elghoul, M., Hedhili, A., & Hanane, S. (2024). Landscape context and wetland attributes influence wintering waterbirds in important bird and biodiversity areas: Implications for conservation and management. *Landscape Ecology*, 39(8), 151. <https://doi.org/10.1007/s10980-024-01942-9>
- Hamza, F., & Selmi, S. (2018). Diversity of waterbirds wintering in Douz wetlands (south Tunisia): Factors affecting wetland occupancy and species richness. *Ecological Research*, 33(5), 917-925. <https://doi.org/10.1007/s11284-018-1587-z>
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E. D., Robinson, B. S., Hodgson, D. J., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>
- Hartig, F., Lohse, L., & leite, M. de S. (2024). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models* (Versión 0.4.7) [Software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/index.html>
- Heinze, G., Wallisch, C., & Dunkler, D. (2018). Variable selection – A review and recommendations for the practicing statistician. *Biometrical Journal. Biometrische Zeitschrift*, 60(3), 431-449. <https://doi.org/10.1002/bimj.201700067>

Hesselbarth, M. H. K., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: An open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42(10), 1648-1657. <https://doi.org/10.1111/ecog.04617>

Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J. R., & Mohren, G. M. J. (2001). El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(2), 89-94. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02052-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02052-8)

Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19659-19665. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905137106>

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

Hutto, R. (1985). Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. *Habitat selection in birds*.

Jaksic, F. (2004). El Niño effects on avian ecology: Lessons learned from the southeastern Pacific. *Ornitol. Neotrop.*, 15.

Johnsgard, P. (2016). *Swans: Their Biology and Natural History*. Lulu.com.

Jones, J. (2001). *Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review* | *Ornithology* | *Oxford Academic*. <https://academic.oup.com/auk/article/118/2/557/5562225?login=false>

Kantsa, A., De Moraes, C. M., & Mescher, M. C. (2023). Global change and plant–pollinator communities in Mediterranean biomes. *Global Ecology and Biogeography*, 32(11), 1893-1913. <https://doi.org/10.1111/geb.13753>

Kéry, M., & Royle, J. A. (2016). *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 1: Prelude and Static Models*.

Koons, D. N., Gunnarsson, G., Schmutz, J. A., & Rotella, J. J. (2014). Drivers of waterfowl population dynamics: From teal to swans. *Wildfowl*, (Special Issue 4), 169-191.

Lafferty, K. D. (2001). Disturbance to wintering western snowy plovers. *Biological Conservation*, 101(3), 315-325. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00075-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00075-1)

Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73(6), 1943-1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>

- Li, C., Yang, Y., Wang, Z., Yang, L., Zhang, D., & Zhou, L. (2019). The relationship between seasonal water level fluctuation and habitat availability for wintering waterbirds at Shengjin Lake, China. *Bird Conservation International*, 29(1), 100-114. <https://doi.org/10.1017/S0959270918000035>
- Lima, M., & Jaksic, F. M. (2005). The Impacts of ENSO on Terrestrial Ecosystems: A Comparison With NAO. En N. Chr. Stenseth, G. Ottersen, J. W. Hurrell, & A. Belgrano (Eds.), *Marine Ecosystems and Climate Variation: The North Atlantic: A Comparative Perspective* (p. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198507499.003.0016>
- Lorenzón, R. E., Sovrano, L. V., León, E. J., Beltzer, A. H., & Ronchi-Virgolini, A. L. (2023). Impact of grasslands grazed by cattle on taxonomic and functional aspects of bird assemblages in floodplain wetlands of the Paraná River. *Biodiversity and Conservation*, 32(14), 4873-4894. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02736-2>
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., & Jackson, J. B. C. (2006). Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. *Science*, 312(5781), 1806-1809. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Luebert, F. J., & Plischoff, P. (2017). *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile* (2a. ed.). Universitaria. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/181641>
- Ma, Z., Cai, Y., Li, B., & Chen, J. (2010). Managing wetland habitats for waterbirds: An international perspective. *Wetlands*, 30(1), 15-27.
- Manly, B. F. J., McDonald, L., & Thomas, D. (1993). *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Science & Business Media.
- Martínez-Megías, C., & Rico, A. (2022). Biodiversity impacts by multiple anthropogenic stressors in Mediterranean coastal wetlands. *Science of The Total Environment*, 818, 151712. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151712>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation, Urbanization*, 127(3), 247-260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Medrano Martínez, F., Barros, R., Norambuena, H., Matus, R., & Schmitt, F. (2018). *Atlas de las Aves Nidificantes de Chile*.

- Mella-Romero, J., Peña-Villalobos, I., & Sallaberry, M. (2018). Aves acuáticas en laguna Petrel (Región del Libertador Bernardo O'higgins): Abundancia y propuesta de conservación. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural*, 67(2), 77-89. <https://doi.org/10.54830/bmnhn.v67.n2.2018.24>
- Middleton, B. (2016). Cattle Grazing in Wetlands. En *The Wetland Book* (pp. 1-6). Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6172-8_60-2
- Miranda-Cavallieri, M., Allendes-Muñoz, C., Matus-Olivares, C., Lisón, F. (2023). Habitat preference and abundance of Coscoroba coscoroba and Cygnus melancoryphus in Petrel wetland (O'Higgins region, Chile): Implications in the conservation. *Gayana* (Concepción), 87(1), 86-96. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000100086>
- Mishra, A. P., Kumar, S., Patra, R., Kumar, A., Sahu, H., Chandra, N., Pande, C. B., & Alshehri, F. (2023). Physicochemical Parameters of Water and Its Implications on Avifauna and Habitat Quality. *Sustainability*, 15(12), 9494. <https://doi.org/10.3390/su15129494>
- Mittermeier, R. A., Turner, W. R., Larsen, F. W., Brooks, T. M., & Gascon, C. (2011). Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. En F. E. Zachos & J. C. Habel (Eds.), *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas* (pp. 3-22). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-20992-5_1
- Morin, D. J., Yackulic, C. B., Diffendorfer, J., Lesmeister, D. B., Nielsen, C., Reid, J., & Schaubert, E. M. (2020). Is your ad hoc model selection strategy affecting your multimodel inference? *Ecosphere*, 11(1). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2997>
- Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: A case for habitat selection. *Oecologia*, 136(1), 1-13.
- Morrison, M. L., Marcot, B., & Mannan, W. (2006). *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Norman, A. J. (1996). The use of vegetative buffer strips to protect wetlands in southern Ontario. En *Wetlands* (pp. 263-278). CRC Press.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). Ecological niches and geographic distributions. En *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton university press.

Pettorelli, N., Vik, J. O., Mysterud, A., Gaillard, J.-M., Tucker, C. J., & Stenseth, N. C. (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9), 503-510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>

Pulliam, R. (2000). *On the relationship between niche and distribution*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>

Ralph, J., Droege, S., Sauer, J., Baldwin, J. A., Buskirk, W., Cyr, A., Dawson, D., Fillman, D., Gates, J., Griffith, G. A., Hanowski, J., Howe, R., Hutto, R., Johnson, D. H., Johnson, E. D., Niemi, G., Pendleton, G., Orsillo, S., Overcash, J. L., ... Welsh, D. (1995). *Managing and Monitoring Birds Using Point Counts: Standards and Applications*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Managing-and-Monitoring-Birds-Using-Point-Counts%3A-Ralph-Droege/cac18ba5a557937ec77d205e3bcecc238017dc62>

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R version 4.4.2. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

Rees, E. C., Cao, L., Clausen, P., Coleman, J. T., Cornely, J., Einarsson, O., Ely, C. R., Kingsford, R. T., Ma, M., Mitchell, C. D., Nagy, S., Shimada, T., Snyder, J., Solovyeva, D. V., Tijsen, W., Vilina, Y. A., Włodarczyk, R., & Brides, K. (2019). *Conservation status of the world's swan populations, Cygnus sp. And Coscoroba sp.: A review of current trends and gaps in knowledge*. (5).

Rojas, C., Pino, J., & Jaque, E. (2013). Strategic Environmental Assessment in Latin America: A methodological proposal for urban planning in the Metropolitan Area of Concepción (Chile). *Land Use Policy*, 30(1), 519-527. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.04.018>

Rojas, C., Sepúlveda-Zúñiga, E., Barbosa, O., Rojas, O., & Martínez, C. (2015). Patrones de urbanización en la biodiversidad de humedales urbanos en Concepción metropolitana. *Revista de geografía Norte Grande*, (61), 181-204. <https://doi.org/10.4067/S0718-34022015000200010>

Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974, enero 1). *Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS*. <https://ntrs.nasa.gov/citations/19740022614>

Sannigrahi, S., Bhatt, S., Rahmat, S., Paul, S. K., & Sen, S. (2018). Estimating global ecosystem service values and its response to land surface dynamics during 1995–2015. *Journal of Environmental Management*, 223, 115-131. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.05.091>

Schmidt, J. H., Lindberg, M. S., Johnson, D. S., & Schmutz, J. A. (2009). Environmental and Human Influences on Trumpeter Swan Habitat Occupancy in

Alaska. *The Condor: Ornithological Applications*, 111(2), 266-275. <https://doi.org/10.1525/cond.2009.080102>

Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39. <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>

Schwegmann, S., Pereira, J. M. C., Basile, M., Jonker, M., Rappa, N. J., Fardiansah, R., Storch, I., & Bhardwaj, M. (2025). Testing the intermediate-disturbance hypothesis – managed roe deer populations are not disrupting forest faunal communities. *Basic and Applied Ecology*, 89, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2025.10.001>

Segesdi, M., Brabant, D., Cornette, R., & Houssaye, A. (2024). How does the shape of the wing and hindlimb bones of aquatic birds relate to their locomotor abilities? *The Anatomical Record*, 307(12), 3801-3829. <https://doi.org/10.1002/ar.25512>

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115-1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>

Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement_2), 19644-19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>

Steven, R., Pickering, C., & Guy Castley, J. (2011). A review of the impacts of nature based recreation on birds. *Journal of Environmental Management*, 92(10), 2287-2294. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.05.005>

Sun, T., Lin, W., Chen, G., Guo, P., & Zeng, Y. (2016). Wetland ecosystem health assessment through integrating remote sensing and inventory data with an assessment model for the Hangzhou Bay, China. *Science of The Total Environment*, 566-567, 627-640. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.028>

Sutherland, W. J. (Ed.). (2006). *Ecological Census Techniques: A Handbook* (2.^a ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790508>

Symonds, M. R. E., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6>

Tabi, A., Pennekamp, F., Altermatt, F., Alther, R., Fronhofer, E. A., Horgan, K., Mächler, E., Pontarp, M., Petchey, O. L., & Saavedra, S. (2020). Species multidimensional effects explain idiosyncratic responses of communities to environmental change. *Nature Ecology & Evolution*, 4(8), 1036-1043. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1206-6>

Trimble, S. W., & Mendel, A. C. (1995). The cow as a geomorphic agent—A critical review. *Geomorphology*, 13(1-4), 233-253.

Turner, M. G. (1989). Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual review of ecology and systematics*, 171-197.

van Klink, R., Nolte, S., Mandema, F. S., Lagendijk, D. D. G., WallisDeVries, M. F., Bakker, J. P., Esselink, P., & Smit, C. (2016). Effects of grazing management on biodiversity across trophic levels—The importance of livestock species and stocking density in salt marshes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 235, 329-339. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.11.001>

Velásquez, C., Jaramillo, E., Camus, P., Labra, F., & Martín, C. S. (2019). Dietary habits of the black-necked swan *Cygnus melancoryphus* (Birds: Anatidae) and variability of the aquatic macrophyte cover in the Río Cruces wetland, southern Chile. *PLOS ONE*, 14(12), e0226331. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226331>

Vidon, P., Campbell, M. A., & Gray, M. (2008). Unrestricted cattle access to streams and water quality in till landscape of the Midwest. *Agricultural water management*, 95(3), 322-330.

Vilina, Y. A., Cofré, H. L., Silva-García, C., García, M. D., & Pérez-Friedenthal, C. (2002). Effects of El Niño on Abundance and Breeding of Black-Necked Swans on El Yali Wetland in Chile. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 25, 123-127.

Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>

Webb, E. B., Smith, L. M., Vrtiska, M. P., & Lagrange, T. G. (2010). Effects of Local and Landscape Variables on Wetland Bird Habitat Use During Migration Through the Rainwater Basin. *The Journal of Wildlife Management*, 74(1), 109-119. <https://doi.org/10.2193/2008-577>

Wiens, J. A. (1989). *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University Press.

Wiens, J. A. (2002). Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water. *Freshwater biology*, 47(4), 501-515.

Wood, K. A., Cao, L., Clausen, P., Ely, C. R., Luigujõe, L., Rees, E. C., Snyder, J., Solovyeva, D. V., & Włodarczyk, R. (2019). *Current trends and future directions in swan research: Insights from the 6th International Swan Symposium*. (5).

Wu, H., & Zheng, B. (2020). Wetland area identification and waterbird protection management in consideration of lake topography and water level change. *Global*

Ecology and Conservation, 23, e01056.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01056>

Xu, Z., Peng, J., Qiu, S., Liu, Y., Dong, J., & Zhang, H. (2022). Responses of spatial relationships between ecosystem services and the Sustainable Development Goals to urbanization. *Science of the Total Environment*, 850, 157868.

Zhang, Y., Fox, A. D., Cao, L., Jia, Q., Lu, C., Prins, H. H. T., & de Boer, W. F. (2019). Effects of ecological and anthropogenic factors on waterbird abundance at a Ramsar Site in the Yangtze River Floodplain. *Ambio*, 48(3), 293-303. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1076-1>

Zhang, Y., Jia, Q., Prins, H. H. T., Cao, L., & Boer, W. F. de. (2015). Individual-Area Relationship Best Explains Goose Species Density in Wetlands. *PLOS ONE*, 10(5), e0124972. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124972>

Zuur, A., Ieno, E. N., & Walker, N. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S2.1. Diagnóstico de supuestos y autocorrelación espacial de los modelos que evaluaron los efectos de disturbio, paisaje e integración de ambos conjuntos de variables sobre la abundancia (abun) de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*. Se reportan los valores p de las pruebas diagnósticas de residuos obtenidas mediante simulaciones de DHARMA, incluyendo uniformidad de residuos, dispersión, inflación de ceros y detección de valores atípicos (outliers). Además, se presenta el índice de autocorrelación espacial de Moran (I) calculado sobre los residuos del modelo y su correspondiente valor p. Valores $p < 0,05$ indican desviaciones significativas respecto de los supuestos evaluados o presencia de autocorrelación espacial residual.

Especie	Modelo	p-valor (uniformidad de residuos)	p-valor (dispersión)	p-valor (inflación de ceros)	p-valor (outliers)	Índice de Moran (I)	p- valor
<i>Coscoroba coscoroba</i>	Disturbio	< 0,001	0,32	0,876	0,57365	0,0014	0,283
	Paisaje	0,003836	0,368	0,9	0,777889	0,005168	0,26
	Integrado	< 0,001	0,116	0,11	0,419960419	0,090553549	0,0452
<i>Cygnus melancoryphus</i>	Disturbio	< 0,001	0,06	0,12	0,57365	0,042606	0,132
	Paisaje	< 0,001	0,052	0,12	0,777889	-0,01602	0,362
	Integrado	< 0,001	0,112	0,456	1	-0,053692162	0,6032

Tabla S2.2. Efectos de variables de disturbio y paisaje sobre la abundancia (abun) de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus*, estimados mediante modelos mixtos generalizados (GLMM) y un enfoque de inferencia multimodelo basado en AICc. Se reportan coeficientes estandarizados (β), errores estándar ajustados, intervalos de confianza al 95% (IC 95%) y valores p obtenidos a partir del promedio de modelos (model averaging) considerando modelos candidatos con $\Delta AICc \leq 2$. Los predictores fueron estandarizados (puntuaciones z) en todos los modelos: ganado (Gant); animales domésticos (Adom); índice de calidad del agua (Ica); índice de naturalidad (In), paisaje = proporción de agua superficial (Pagua); índice de agregación (Ia); índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI); índice de shannon (Sh); riqueza de parches (Rp); índice de forma (If). Todos los modelos incorporaron efectos aleatorios (EA) para reflejar el diseño jerárquico del muestreo y la dependencia espacial asociada: evento de muestreo, humedal, sitio anidado dentro de humedal, mes y año de muestreo; cuando los residuales mostraron autocorrelación espacial significativa, se incluyeron autovectores espaciales (MEMs) seleccionados mediante *forward selection* para reducir la autocorrelación residual (evaluada con I de Moran).

Especie	Modelo	Predictor	Coefficiente estandarizado (β)	Error estándar	IC 95%	p-valor
<i>C. coscoroba</i>	Disturbio abun ~ gant+ica+adom+MEM1+MEM5+EA	Gant	0,1495	0,0592	[0,0334, 0,2658]	0,0116
		Ica	0,0171	0,0431	[-0,0674, 0,1017]	0,6906
		Adom	-0,0092	0,0364	[-0,0807, 0,0622]	0,7993
	Paisaje abun ~ pagua+ia+ndvi+sh+MEM1+MEM5+EA	Pagua	0,5597	0,4255	[-0,2744, 1,3937]	0,1884
		Ia	-0,2377	0,3023	[-0,8304, 0,3550]	0,4318
		NDVI	-0,1561	0,2148	[-0,5772, 0,2651]	0,4676
		Sh	-0,1677	0,2245	[-0,6078, 0,2723]	0,4549
	Integrado abun ~ gant+ica+adom+in+pagua+sh+rp+MEM1+MEM5+EA	Gant	0,1589	0,0592	[0,0429, 0,2751]	0,0072
		Ica	0,0330	0,0561	[-0,0770, 0,1430]	0,5563
		Adom	-0,0081	0,0333	[-0,0734, 0,0572]	0,8079
		In	0,0426	0,1142	[-0,1813, 0,2666]	0,7088
		Pagua	0,8169	0,2635	[0,3004, 1,3334]	0,0019
		Sh	-0,0037	0,0381	[-0,0786, 0,0710]	0,9208
		Rp	-0,0124	0,0553	[-0,1210, 0,0961]	0,8223
<i>C. melancoryphus</i>	Disturbio abun ~ gant+ica+adom+in+MEM6+EA	Gant	-0,0024	0,0252	[-0,0519, 0,0470]	0,9237
		Ica	-0,0243	0,0566	[-0,1354, 0,0867]	0,6676
		Adom	0,0031	0,0262	[-0,0484, 0,0546]	0,9062
		In	0,0806	0,1582	[-0,2296, 0,3910]	0,6102

Paisaje abun ~ pagua+ia+ndvi+sh+if+MEM6+EA	Pagua	0,8329	0,3089	[0,2275, 1.4384]	0,0070
	la	0,0114	0,0973	[-0,1793, 0.2021]	0,9064
	NDVI	0,1747	0,2065	[-0,2301, 0,5796]	0,3975
	Sh	-0,0185	0,0775	[-0,1704, 0,1335]	0,8115
	If	0,0305	0,0907	[-0,1474, 0,2084]	0,7367
Integrado abun ~ ica+in+pagua+ndvi+sh+if+rp+EA	Ica	-0,0411	0,0708	[-0,1801, 0,0977]	0,5612
	In	0,0182	0,0845	[-0,1476, 0,1840]	0,8295
	Pagua	0,4303	0,3710	[-0,2969, 1,1576]	0,2461
	NDVI	0,0884	0,1708	[-0,2464, 0,4233]	0,6045
	Sh	-0,0034	0,0742	[-0,1489, 0,1421]	0,9637
	If	0,0380	0,0987	[-0,1556, 0,2316]	0,7002
	Rp	-0,1291	0,1569	[-0,4368, 0,1785]	0,4106

CAPÍTULO 3

Cisnes sudamericanos como potenciales prestadores de servicios ecosistémicos en sistemas productivos de extracción de sal

Carolina Allendes-Muñoz^{1,2,3}, Marcelo Miranda-Cavallieri^{1,2,3}, Camilo Matus-Olivares⁴ & Fulgencio Lisón^{2,5}

¹ Doctorado en Sistemática y Biodiversidad, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

² Wildlife Ecology and Conservation Lab, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación, Santiago, Chile.

⁴ Complex Engineering System Institute - ISCI, Santiago, Chile

⁵ Ecosistemas Mediterráneos (ECOMED), Departamento de Ecología e Hidrología, Facultad de Biología, Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100, Murcia, Spain

Manuscrito publicado en Gayana 2023

Allendes-Muñoz, C., Miranda-Cavallieri, M., Matus-Olivares, C., & Lisón, F. (2023). Behaviour patterns of South American swans and potential ecosystem services supplied to salt production systems. *Gayana (Concepción)*, 87(2), 97-107. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000200097>

RESUMEN

Los servicios ecosistémicos proporcionados por aves acuáticas herbívoras han recibido comparativamente menor atención que otros componentes funcionales de los humedales, particularmente en sistemas productivos tradicionales. En este contexto, el presente estudio evaluó el potencial rol de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* como prestadores de servicios ecosistémicos regulatorios en sistemas artesanales de extracción de sal del estero Nilahue–laguna Cáhuil, Chile central. Entre marzo y agosto de 2019 se realizaron monitoreos semanales de abundancia y observaciones conductuales en cuatro sectores de extracción salina. Las abundancias poblacionales fueron estimadas mediante conteos en puntos fijos y analizadas utilizando modelos lineales generalizados, mientras que los patrones conductuales se evaluaron a partir de grabaciones focales de video, cuantificando el tiempo destinado a las distintas categorías de comportamiento y comparando sus variaciones espaciales e interespecíficas. Ambas especies presentaron abundancias elevadas dentro del sistema, concentrándose principalmente en los sectores interiores del estuario. La conducta alimentaria representó la principal categoría conductual en ambas especies, alcanzando más del 40 % del presupuesto temporal registrado. Además, *C. coscoroba* mostró mayores tiempos de alimentación en los sitios interiores, coincidiendo espacialmente con las mayores abundancias observadas. En conjunto, estos resultados sugieren que ambas especies podrían

ejercer un efecto funcional relevante sobre la biomasa de vegetación acuática en los sistemas salineros, contribuyendo al mantenimiento operativo de los estanques mediante la remoción de macrófitas. El estudio aporta evidencia novedosa sobre la integración entre ecología del comportamiento, abundancia poblacional y servicios ecosistémicos en un sistema productivo artesanal de alto valor socioecológico.

Palabras claves: aves acuáticas herbívoras, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, ecología del comportamiento, humedales, servicios ecosistémicos, sistemas salineros.

INTRODUCCIÓN

El término «servicios ecosistémicos» describe los recursos y procesos de los ecosistemas que benefician a la sociedad humana (MEA, 2005), los cuales incluyen servicios de provisión, regulación, culturales y de soporte, estos últimos necesarios para mantener la producción de los demás servicios (Reid et al., 2005). En términos generales, estos posibilitan la vida humana y redefinen la forma en que las personas perciben y valoran la naturaleza (Daily & Ruckelshaus, 2022). En este contexto, su identificación resulta fundamental, ya que permite explicitar la dependencia entre el bienestar humano, el funcionamiento ecosistémico y la biodiversidad, fortaleciendo la incorporación del valor de la naturaleza en decisiones de conservación, manejo y planificación territorial (Daily & Ruckelshaus, 2022) y permitiendo argumentar con mayor eficacia a favor de la protección de los ecosistemas y las especies que los habitan (Daily et al., 2009).

Tradicionalmente, los servicios ecosistémicos han sido abordados desde enfoques basados en atributos estructurales de las comunidades o en propiedades funcionales agregadas del ecosistema (Balvanera et al., 2006; Kremen, 2005); sin embargo, existe un reconocimiento creciente de que muchos de estos procesos emergen de interacciones biológicas directas entre organismos, las cuales están mediadas por el comportamiento animal (Mortelliti,

2023). En este contexto, el comportamiento, entendido como el conjunto de decisiones y actividades que incluyen movimiento, forrajeo y aprendizaje (Dall et al., 2005), constituye un mecanismo fundamental en la provisión de servicios ecosistémicos, particularmente aquellos de tipo regulatorio, al determinar la frecuencia, intensidad y naturaleza de dichas interacciones (Green & Elmberg, 2014; Kremen, 2005; Mortelliti, 2023). Por ejemplo, conductas de forrajeo sustentan procesos clave como la polinización, la dispersión de semillas, el control de plagas y el reciclaje de nutrientes, los cuales dependen directamente de la manera en que los organismos explotan los recursos y se relacionan con su entorno (Schmitz et al., 2014; Whelan et al., 2008). Más aún, se ha demostrado que variaciones en el comportamiento, incluyendo plasticidad, aprendizaje y respuestas a cambios ambientales, pueden modificar sustancialmente la magnitud y estabilidad de estos servicios, afectando el funcionamiento de los ecosistemas en distintos contextos ecológicos (Mortelliti, 2023; Schmitz et al., 2014). A pesar de esta evidencia, la integración explícita entre ecología del comportamiento y el estudio de los servicios ecosistémicos ha sido limitada (Mortelliti, 2023), lo que ha restringido una comprensión mecánica de cómo los organismos contribuyen al mantenimiento de los procesos ecosistémicos y, en última instancia, de los beneficios que estos generan para la sociedad.

Las aves constituyen uno de los grupos taxonómicos más relevantes en la provisión de servicios ecosistémicos (Green & Elmberg, 2014; Whelan et al., 2008), muchos de los cuales emergen directamente de sus funciones ecológicas (Whelan et al., 2015). En este sentido, reconocer su valor requiere un conocimiento detallado de la historia natural de las especies, dado que sus roles funcionales dependen de rasgos ecológicos y comportamentales específicos (Sekercioglu, 2006; Wenny et al., 2011). Entre estos, los servicios de regulación destacan por su relevancia (Michel et al., 2020), ya que en gran medida derivan del consumo de recursos y, por tanto, pueden ser inferidos a partir de la ecología trófica de las especies (Whelan et al., 2015). La diversidad de aves existente implica el uso de una amplia gama de recursos en ambientes terrestres, acuáticos y aéreos, de modo que su actividad alimentaria puede traducirse en funciones como el control de plagas en sistemas agrícolas y forestales, o en la facilitación de procesos como la polinización y la dispersión de semillas, contribuyendo al éxito reproductivo de numerosas especies vegetales (Whelan et al., 2008).

Si bien los servicios ecosistémicos proporcionados por los humedales han sido ampliamente estudiados, el papel específico de las aves acuáticas dentro de estos sistemas ha recibido comparativamente menor atención (Green & Elmberg, 2014). En particular, la herbivoría ejercida por estas especies constituye un mecanismo clave capaz de regular la abundancia de macrófitas y modificar la

estructura del hábitat, afectando procesos como la productividad primaria y la estabilidad de estados ecológicos alternativos en sistemas someros (Marklund et al., 2002; van Altena et al., 2016). Estas interacciones entre herbívoros y plantas acuáticas presentan una distribución global, habiéndose documentado desde ecosistemas marinos tropicales (de longh et al., 1995) hasta humedales de altas latitudes (Gauthier et al., 1995). En conjunto, la evidencia indica que los herbívoros pueden ejercer un control significativo sobre la vegetación acuática, generalmente con efectos negativos sobre su biomasa, aunque con variaciones en su magnitud según el contexto ecológico (Lodge et al., 1998; Marklund et al., 2002; Wood et al., 2012). En esta línea, un metaanálisis global demostró que incrementos en la densidad de herbívoros se asocian con reducciones sustanciales en la abundancia de plantas acuáticas, pudiendo incluso conducir a su eliminación bajo altas densidades (Wood et al., 2016).

Dentro de las aves acuáticas, los Anátidos constituyen un grupo funcional clave en la regulación de la vegetación acuática, ya que muchas de sus especies son herbívoras y basan su dieta en el consumo de macrófitas, pudiendo modificar su biomasa, cobertura y composición (Kjeller et al., 2024; Lodge et al., 1998; Rodríguez-Pérez & Green, 2006). Dentro de este grupo, los cisnes destacan debido a su gran tamaño corporal y elevada tasa de consumo, lo que les permite ejercer un control particularmente intenso sobre la vegetación sumergida

(Stafford et al., 2012; Tatu et al., 2007b; Wood et al., 2012). Estudios en diferentes especies de cisnes han documentado reducciones significativas en la biomasa de macrófitas, afectando tanto componentes aéreos como subterráneos y generando cambios en la estructura y funcionamiento de ecosistemas someros (Tatu et al., 2007; Stafford et al., 2012). Este tipo de interacciones ha sido abordado principalmente desde una perspectiva de impacto ecológico o manejo de conflictos con la vegetación acuática (Wood et al., 2012), pero también puede interpretarse en términos funcionales como un mecanismo de regulación biológica. De hecho, en sistemas productivos como los arrozales, se ha documentado el consumo de cultivos como de vegetación asociada por parte de Anátidos, influyendo directamente en la dinámica del sistema y evidenciando su potencial para modular la vegetación en contextos antropogénicos (Elphick, 2015; Fasola & Ruiz, 1996; Stafford et al., 2010). Sin embargo, pese a esta evidencia, el rol funcional de los cisnes sudamericanos como reguladores de la vegetación en sistemas productivos ha sido escasamente evaluado.

En este contexto, los sistemas de extracción artesanal de sal en estuarios y lagunas costeras constituyen ecosistemas antropizados en los que la acumulación de biomasa vegetal puede interferir con la eficiencia del proceso productivo. Por lo que, se hipotetiza que los cisnes sudamericanos proporcionan un servicio ecosistémico regulatorio en dichos sistemas, debido a que su gran tamaño corporal y hábitos herbívoros favorecen la remoción de biomasa de macrófitas acuáticas, contribuyendo al mantenimiento de los estanques

salineros. Por lo que, se espera que ambas especies presenten elevadas abundancias en los sistemas productivos y que destinen una alta proporción de su presupuesto temporal a la conducta alimentaria. Para poner a prueba esta hipótesis se evaluó el potencial rol de los cisnes sudamericanos como prestadores de servicios ecosistémicos regulatorios en sistemas productivos de extracción de sal en el estero Nilahue-laguna Cáhuil, Región del Libertador General Bernardo O'Higgins. Para ello, (1) se estimaron las abundancias poblacionales de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en los estanques salineros, y (2) se identificaron los patrones de comportamiento de ambas especies, cuantificando el tiempo destinado a la conducta alimentaria.

En conjunto, este enfoque permite aportar evidencia sobre la contribución funcional de estas especies en un sistema productivo escasamente estudiado y de alto valor socioecológico, asociado a una práctica salinera artesanal ancestral. Asimismo, genera antecedentes relevantes que aportan a la comprensión del rol de la fauna silvestre y particularmente de las aves acuáticas en sistemas productivos tradicionales, fortaleciendo la valoración ecológica de los cisnes sudamericanos y su conservación en paisajes antropogénicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se desarrolló en el estero Nilahue–laguna Cáhuil, ubicado en la Región del Libertador General Bernardo O'Higgins, Chile central ($34^{\circ}29'3.59''\text{S}$, $72^{\circ}0'54.61''\text{W}$; Fig. 3.1). Este sistema corresponde a una laguna costera estuarina de aproximadamente 9 km de longitud, caracterizada por la interacción entre aportes fluviales y marinos (Andrade & Grau, 2005). El clima de la zona es mediterráneo marítimo con influencia oceánica y marcada estacionalidad (Luebert & Plischoff, 2017b). Estas condiciones climáticas y geomorfológicas posibilitan el desarrollo de procesos productivos, como la extracción artesanal de sal de mar, al favorecer la precipitación natural de sal marina (Morales, 2019). Actividad salinera que posee una alta relevancia patrimonial y socioecológica, pues corresponde a un sistema productivo tradicional que data de tiempos prehispánicos, sustentado en técnicas artesanales de extracción mediante evaporación solar y estrechamente vinculado a la dinámica ambiental del paisaje estuarino. Lo cual, ha llevado a sus trabajadores a ser reconocidos en 2011 como “Tesoros Humanos Vivos” por el Consejo Nacional de la Cultura y las Artes de Chile (Morales, 2019).

El humedal presenta un marcado gradiente de salinidad, asociado a la proximidad con la desembocadura y a la dinámica hidrológica del sistema, el cual fluctúa entre 8,07 y 24,24 PSU en su porción más cercana al mar (Pardo et al., 2015). La vegetación ribereña se encuentra dominada principalmente por *Carex canescens*, *Salicornia maritima*, *Erodium cicutarium*, *Silybum marianum* y *Cotula coronopifolia*. Por su parte, la comunidad de macrófitas está compuesta principalmente por *Ulva intestinalis* (62,1 % de cobertura), seguida de *Achnanthes brevipes* (16,3 %), *Melosira varians* (11,4 %), *Oedogonium* sp. (8,7 %), *Carex* sp. (1,2 %) y *Macrocystis* sp. (1,2 %; Pardo et al., 2015).

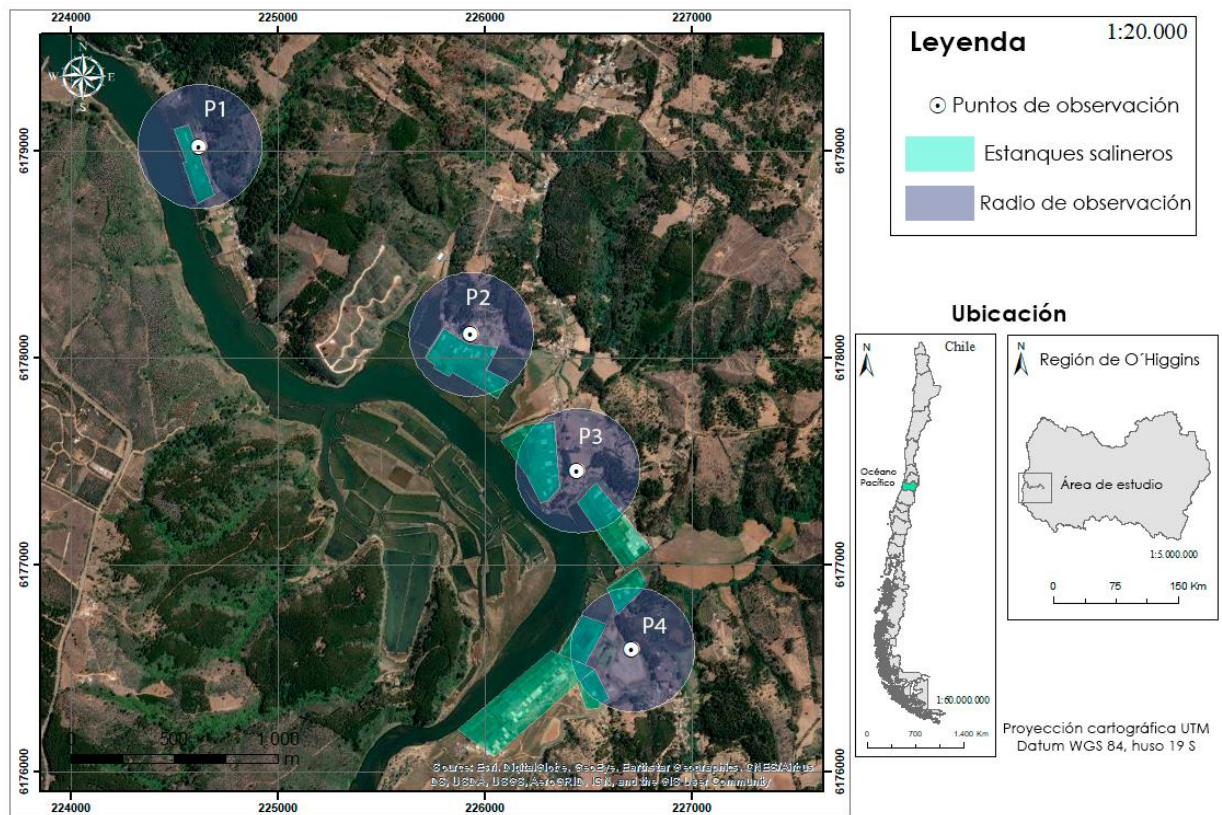


Figura 3.1. Área de estudio y diseño de muestreo en el estuario del estero Nilahue–laguna Cahuil, Región del Libertador General Bernardo O’Higgins, Chile central. Se muestran los cuatro puntos de muestreo establecidos para el monitoreo de abundancia y comportamiento de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*. Los polígonos en verde corresponden a los sistemas de extracción artesanal de sal presentes en el humedal. Se muestra la ubicación geográfica del área de estudio dentro de Chile y de la Región del Libertador Bernardo O’Higgins.

2. Monitoreo de las abundancias poblacionales

Las abundancias de ambas especies fueron muestreadas de forma semanal entre marzo y agosto de 2019 (n=24). Se establecieron 4 puntos de conteo con un radio de observación de 200 metros, todos abarcando sistemas de extracción salina (Fig. 3.1). Estos fueron separados por una distancia de al menos 200 m para evitar el doble conteo de individuos y garantizar la independencia entre las unidades de muestreo (Bibby et al., 2000). En cada uno de ellos se registró la abundancia de individuos de *C. melanocoryphus* y *C. coscoroba*, mediante observación directa y pasiva, utilizando binoculares NIKON Monarch M5 (10x42) y catalejo Celestron ultima 65 18-55x 65mm, siempre procurando que las condiciones ambientales fueran adecuadas para la observación, esto es, sin lluvia, niebla o viento fuerte (Bibby et al., 2000; Sutherland, 2006). En cada sesión participaron dos observadores: uno encargado de detectar y reportar los individuos y otro de registrar los datos, permaneciendo 10 minutos en cada punto. Las observaciones fueron realizadas durante las primeras horas de la mañana, cuando la actividad de las aves es generalmente mayor, siguiendo las recomendaciones de Ralph et al. (1996). Para evitar sesgos temporales, semanalmente se invirtió el punto de inicio de muestreo.

3. Monitoreo de los patrones de comportamiento

Los patrones de comportamiento de ambas especies fueron registrados de manera paralela al monitoreo de abundancias poblacionales entre marzo y agosto de 2019 ($n = 24$ sesiones). Cada sesión consistió en el registro continuo de uno o más individuos adultos, dependiendo de la abundancia presente en el sitio, durante períodos de 10 minutos. Las observaciones fueron registradas mediante grabaciones de video utilizando una cámara réflex Nikon D5300 equipada con un lente de 70–300 mm de distancia focal. Las filmaciones se realizaron empleando distancias focales entre 150 y 300 mm, privilegiando un campo visual amplio que permitiera registrar simultáneamente el comportamiento de múltiples individuos dentro del área de observación (Wood et al., 2021).

Para cada video, se realizó un seguimiento de cada individuo presente dentro del encuadre, registrando la duración de cada conducta durante el tiempo en que cada ave focal permaneció visible. En consecuencia, el tiempo total de observación correspondió a la suma del tiempo efectivo de seguimiento de todos los individuos focales registrados en las grabaciones.

4. Análisis estadísticos

4.1. Análisis de las abundancias

Para evaluar el efecto de los sitios de muestreo sobre la abundancia de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) independientes para cada especie, utilizando una distribución de Poisson y función de enlace logarítmica, apropiadas para datos de conteo (A. F. Zuur et al., 2009). En cada modelo, la abundancia observada fue considerada como variable respuesta y el sitio de muestreo como variable explicativa.

Sobre cada modelo ajustado se realizó un análisis de varianza tipo II con el fin de determinar la existencia de diferencias significativas en las abundancias entre sitios. Cuando el efecto del sitio resultó significativo, las diferencias por pares entre sitios fueron evaluadas mediante la prueba de comparación múltiple de Tukey. Todos los análisis fueron realizados en el software R v.3.6.1 (R Core Team, 2019), utilizando un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

4.2. Análisis del comportamiento

Para caracterizar los patrones conductuales de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*, los análisis se realizaron a tres niveles: (1) por especie, describiendo la proporción de tiempo destinada a cada conducta; (2) entre especies a escala de estuario; y (3) por especie a nivel de sitios de muestreo.

4.2.1. Análisis del comportamiento por especie

Para cada individuo focal se cuantificó el tiempo destinado a las distintas conductas registradas durante las grabaciones. Los comportamientos observados fueron clasificados siguiendo las categorías propuestas por Tatu et al. (2007) y Wood et al. (2021), las cuales fueron: (1) alimentación, (2) acicalamiento, (3) natación, (4) descanso, (5) vocalización, (6) comportamiento agonístico, (7) comportamiento social, (8) construcción de nidos, (9) conducta inducida por perturbaciones, (10) incubación y (11) defecación (Tabla 3.3).

4.2.2. Análisis del comportamiento entre especies a nivel de estuario

Las diferencias en el tiempo destinado a las distintas conductas entre *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* fueron evaluadas a escala de estuario mediante pruebas estadísticas de comparación entre dos muestras. Para ello, se emplearon pruebas t de Student para comparar las medias entre especies cuando los datos cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Tabla S3.1). La normalidad fue evaluada mediante pruebas de Shapiro–Wilk aplicadas sobre los residuos de modelos lineales ajustados por mínimos cuadrados, utilizando como variable respuesta el tiempo destinado a cada conducta y como variable explicativa la especie. La homogeneidad de varianzas entre grupos fue evaluada mediante las pruebas de Levene y Bartlett (Zar, 1999).

Cuando los datos no cumplieron el supuesto de normalidad, pero sí el de homocedasticidad, las diferencias entre especies fueron evaluadas mediante la prueba no paramétrica de Mann–Whitney–Wilcoxon (Zar, 1999). Todos los análisis fueron realizados en el software R v.3.6.1 (R Core Team, 2019), utilizando un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$.

4.2.3. Análisis del comportamiento por especie a nivel de sitio

Para evaluar diferencias en el tiempo destinado a cada conducta entre los cuatro sitios de muestreo, se realizaron análisis por separado para cada especie utilizando pruebas de comparación de medias. Cuando los datos cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, las diferencias entre sitios fueron evaluadas mediante análisis de varianza (ANOVA). La normalidad de los datos fue evaluada mediante pruebas de Shapiro–Wilk y la homogeneidad de varianzas mediante las pruebas de Levene y Bartlett (Zar, 1999).

En aquellos casos en que los datos cumplieron el supuesto de normalidad, pero no el de homogeneidad de varianzas, se aplicó la prueba de comparaciones múltiples de Scheffé (Zar, 1999). Cuando no se cumplió el supuesto de normalidad, pero sí el de homocedasticidad, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal–Wallis (Zar, 1999). Posteriormente, las comparaciones por pares entre sitios se realizaron mediante la prueba HSD de Tukey para los análisis basados en ANOVA y mediante pruebas de Mann–Whitney–Wilcoxon para los análisis no paramétricos.

Todos los análisis fueron realizados en el software R v.3.6.1 (R Core Team, 2019). Las pruebas fueron implementadas utilizando funciones del paquete básico de R, mientras que las comparaciones múltiples no paramétricas se realizaron mediante el paquete *PMCMR*.

RESULTADOS

1. Abundancias poblacionales

Para *C. coscoroba* se registró una abundancia promedio total de $82,2 \pm 27,6$ individuos, con valores entre $48,8 \pm 3,8$ individuos en junio y $110,0 \pm 11,7$ individuos en abril. En *C. melancoryphus*, la abundancia promedio total fue de $55,3 \pm 31,7$ individuos, fluctuando entre $21,8 \pm 14,4$ individuos en mayo y $112,0 \pm 20,2$ individuos en julio (Tabla 3.1).

Ambas especies mostraron un patrón espacial similar dentro del estuario, con abundancias significativamente mayores hacia los sectores interiores del sistema (Tabla 3.2; Fig. 3.2). El sitio P04 concentró las mayores abundancias promedio para ambas especies, alcanzando $49,9 \pm 16,0$ individuos en *C. coscoroba* y $30,1 \pm 10,4$ individuos en *C. melancoryphus*, mientras que los sitios cercanos a la desembocadura (P01 y P02) presentaron consistentemente los menores valores.

Las comparaciones post hoc evidenciaron diferencias significativas entre los sitios interiores (P03–P04) y los sitios próximos a la desembocadura (P01–P02), sin diferencias entre P01 y P02 (Fig. 3.2).

Tabla 3.1. Abundancia total registrada por sesión de monitoreo y abundancia promedio mensual (media $\pm$ desviación estándar) de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en el estuario del estero Nilahue–laguna Cáhuil entre marzo y agosto de 2019. Al final de cada sección se presenta la abundancia promedio total registrada para cada especie durante el período de estudio.

	Mes de monitoreo	Abundancia	$\bar{x}$ abundancia mensual
<i>Coscoroba coscoroba</i>	Marzo 1	107	92,3 $\pm$ 10,9
	Marzo 2	84	
	Marzo 3	94	
	Marzo 4	84	
	Abril 1	95	110,0 $\pm$ 11,7
	Abril 2	107	
	Abril 3	122	
	Abril 4	116	
	Mayo 1	83	53,8 $\pm$ 26,5
	Mayo 2	69	
	Mayo 3	35	
	Mayo 4	28	
	Junio 1	44	48,8 $\pm$ 3,8
	Junio 2	50	
	Junio 3	53	
	Junio 4	48	
	Julio 1	63	80,0 $\pm$ 14,3
	Julio 2	79	
	Julio 3	98	
	Julio 4	80	
	Agosto 1	115	108,3 $\pm$ 5,9
	Agosto 2	105	
	Agosto 3	111	
	Agosto 4	102	
	$\bar{x}$ Abundancia <i>C. coscoroba</i>		82,2 $\pm$ 27,6

<i>Cygnus melancoryphus</i>	Marzo 1	40	39,5 ± 1,0
	Marzo 2	38	
	Marzo 3	40	
	Marzo 4	40	
	Abril 1	50	31,3 ± 25,3
	Abril 2	54	
	Abril 3	19	
	Abril 4	2	
	Mayo 1	28	21,8 ± 14,4
	Mayo 2	18	
	Mayo 3	37	
	Mayo 4	4	
	Junio 1	62	54,3 ± 16,0
	Junio 2	31	
	Junio 3	57	
	Junio 4	67	
	Julio 1	136	112,0 ± 20,2
	Julio 2	99	
	Julio 3	92	
	Julio 4	121	
	Agosto 1	89	73,3 ± 13,4
	Agosto 2	81	
	Agosto 3	62	
	Agosto 4	61	
	$\bar{x}$ Abundancia <i>C. melancoryphus</i>		55,3 ± 31,7

Tabla 3.2. Abundancia promedio (media $\pm$ desviación estándar) de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* registrada en cuatro sitios de muestreo del estuario del estero Nilahue–laguna Cahuil entre marzo y agosto de 2019. Para cada especie, se presenta la abundancia promedio mensual estimada en cada sitio de muestreo, así como el promedio mensual considerando conjuntamente los cuatro sitios del estuario. La fila final corresponde al promedio y desviación estándar de las abundancias mensuales registradas en cada sitio durante todo el período de monitoreo.

Especie	Mes	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Sitio 4	$\bar{x}$ abundancia mensual
<i>Coscoroba coscoroba</i>	Marzo	3,2 $\pm$ 0,5	2,0 $\pm$ 1,0	25,5 $\pm$ 11,0	62,0 $\pm$ 6,4	23,1 $\pm$ 4,7
	Abril	3,7 $\pm$ 1,2	2,5 $\pm$ 0,7	40,2 $\pm$ 13,0	64,7 $\pm$ 4,1	27,7 $\pm$ 4,7
	Mayo	3,0 $\pm$ 0,8	1,7 $\pm$ 0,9	9,5 $\pm$ 1,7	62,0 $\pm$ 26,8	19,0 $\pm$ 7,5
	Junio	5,0 $\pm$ 1,6	4,5 $\pm$ 2,6	16,0 $\pm$ 6,1	27,0 $\pm$ 7,8	13,1 $\pm$ 4,5
	Julio	9,0 $\pm$ 1,0	10,3 $\pm$ 2,5	32,0 $\pm$ 7,8	34,3 $\pm$ 2,1	21,4 $\pm$ 3,3
	Agosto	9,5 $\pm$ 2,6	19,0 $\pm$ 1,4	30,5 $\pm$ 13,1	49,2 $\pm$ 17,4	27,0 $\pm$ 8,6
	Media $\pm$ DE	5,6 $\pm$ 2,9	6,7 $\pm$ 6,8	25,6 $\pm$ 11,2	49,9 $\pm$ 16,0	
<i>Cygnus melancoryphus</i>	Marzo	6,5 $\pm$ 1,3	2,7 $\pm$ 1,7	13,2 $\pm$ 5,0	17,0 $\pm$ 3,5	9,8 $\pm$ 2,8
	Abril	8,5 $\pm$ 0,7	3,5 $\pm$ 3,7	10,7 $\pm$ 7,1	25,5 $\pm$ 2,1	12,0 $\pm$ 3,4
	Mayo	5,0 $\pm$ 2,4	2,7 $\pm$ 1,5	8,7 $\pm$ 7,0	21,0 $\pm$ 0,0	9,3 $\pm$ 2,7
	Junio	5,6 $\pm$ 3,4	7,4 $\pm$ 5,6	20,2 $\pm$ 16,2	37,4 $\pm$ 29,4	17,6 $\pm$ 13,6
	Julio	8,3 $\pm$ 1,5	25,3 $\pm$ 27,5	27,3 $\pm$ 10,0	43,0 $\pm$ 5,3	25,9 $\pm$ 11,0
	Agosto	25,0 $\pm$ 8,7	9,0 $\pm$ 3,8	3,6 $\pm$ 2,5	36,5 $\pm$ 1,7	18,5 $\pm$ 4,1
	Media $\pm$ DE	9,8 $\pm$ 7,6	8,4 $\pm$ 8,7	13,9 $\pm$ 8,5	30,1 $\pm$ 10,4	

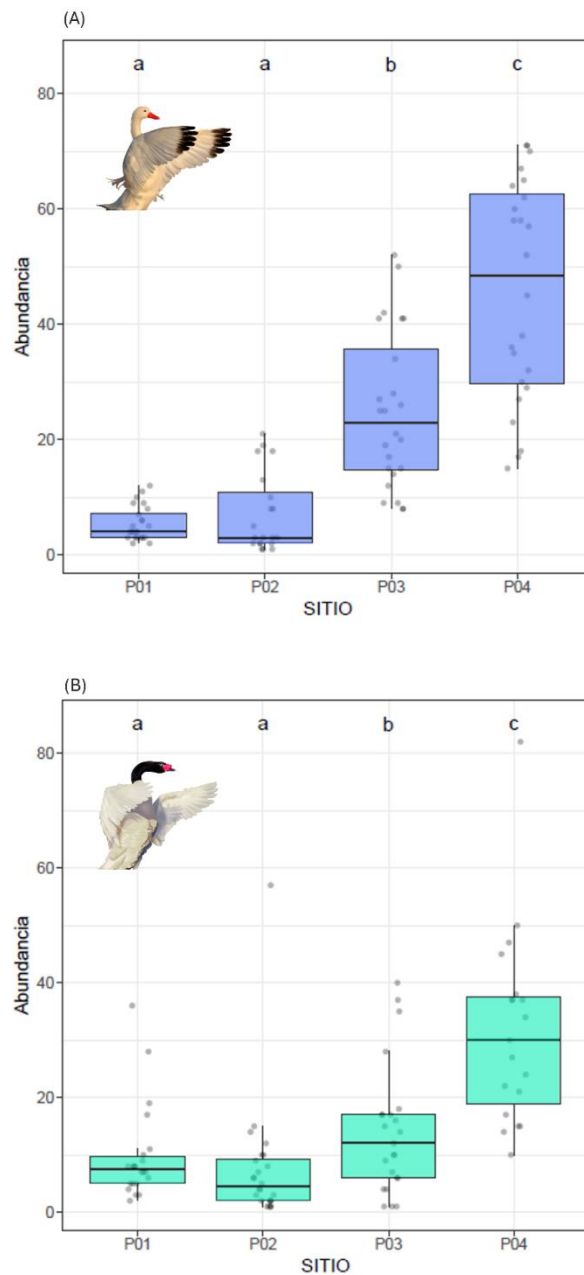


Figura 3.2. Diagramas de caja de la abundancia observada de (A) *Coscoroba coscoroba* y (B) *Cygnus melancoryphus* en los cuatro sitios de muestreo del estuario del estero Nilahue–laguna Cahuil durante el período de estudio. Las cajas representan el rango intercuartílico, la línea horizontal central corresponde a la mediana y los puntos representan observaciones individuales. Letras distintas indican diferencias significativas en la abundancia entre sitios, de acuerdo con las comparaciones múltiples post hoc de Tukey realizadas sobre los modelos lineales generalizados ($\alpha = 0,05$).

2.1. Comportamiento por especies

Se registró el comportamiento de 151 individuos de *C. coscoroba* y 118 individuos de *C. melancoryphus*, acumulando un esfuerzo total de observación de 44 h y 50 min. A partir de las sesiones de monitoreo se cuantificaron 55.019 s de actividad conductual en *C. coscoroba* y 52.810 s en *C. melancoryphus* (Tabla 3.3).

La asignación temporal de las conductas evidenció un predominio de la actividad alimentaria en ambas especies, representando el 54,0 % del tiempo conductual total registrado en *C. coscoroba* y el 43,0 % en *C. melancoryphus*. El acicalamiento correspondió a la segunda categoría conductual más frecuente, alcanzando 18,0 % y 32,4 % del tiempo registrado, respectivamente. Las conductas de natación y descanso también representaron proporciones importantes del presupuesto temporal de ambas especies, mientras que categorías como vocalización, comportamiento agonístico, incubación y defecación presentaron frecuencias comparativamente bajas (Tabla 3.3).

2.2. Comportamiento entre especies a nivel de estuario

El análisis comparativo de los patrones conductuales entre *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* a escala de estuario no evidenció diferencias significativas en el tiempo destinado en las conductas registradas; acicalamiento ($p = 0,07$), descanso ($p = 0,78$), vocalización ($p = 0,58$) y conducta inducida por perturbación ($p = 0,11$; Fig. 3.3). Las restantes categorías conductuales no pudieron ser comparadas estadísticamente debido al incumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, o bien por la baja frecuencia de registros observados en algunas conductas.

2.3. Comportamiento por especie a nivel de sitio

En *C. coscoroba* se detectaron diferencias significativas entre sitios en el tiempo destinado a las conductas de alimentación (Kruskal–Wallis, $p = 0,018$) y acicalamiento ($p = 0,0013$), mientras que las conductas de natación, descanso, vocalización, comportamiento agonístico y conducta inducida por perturbación no mostraron variaciones significativas entre sitios (Fig. 3.4A–G). Las comparaciones post hoc evidenciaron mayores tiempos de alimentación en los sitios interiores del estuario, particularmente en P03 y P04.

En *C. melancoryphus*, el tiempo destinado al acicalamiento ($p = 0,020$) y la natación ($p = 0,022$) presentó diferencias significativas entre sitios. Mientras que la conducta alimentaria no registró variación espacial significativa, al igual que las restantes categorías conductuales (Fig. 3.4H–N).

Tabla 3.3. Tiempo acumulado (s) y proporción relativa (%) de las distintas categorías conductuales registradas en Coscoroba coscoroba y Cygnus melancoryphus durante 24 sesiones de observación realizadas en el estuario del estero Nilahue–laguna Cáhuil, Región del Libertador General Bernardo O’Higgins, Chile. Los valores corresponden a la suma del tiempo asignado a cada conducta considerando la totalidad de individuos monitoreados durante el período de estudio. Para cada especie se indica el número total de individuos observados (n).

Conductas	Tipos detallados de actividades	<i>C. coscoroba</i> (n = 151)	<i>C. melancoryphus</i> (n = 118)
Alimentación	Alimentación con cabeza y cuello sumergidos Alimentación con solo la cabeza sumergida Alimentación desde la superficie del agua Alimentación en la ribera	29695 (54,0 %)	22727 (43,0 %)
Acicalamiento	Manipulación de las plumas con el pico Estiramiento de cuello/alas Batido de alas	9907 (18,0 %)	17109 (32,4 %)
Natación	Transporte/locomoción	6144 (11,2 %)	8711 (16,5 %)
Descanso	Permanencia de pie/sentado en tierra Flotación sobre la superficie del agua (reposo/sueño)	6757 (12,3 %)	3649 (6,9 %)
Vocalización	Emisión de silbidos y graznidos durante momentos de socialización	402 (0,7 %)	426 (0,8 %)
Comportamiento agonístico	Intraespecífico (amenazas/exhibiciones de amenaza/peleas) Interespecífico (bufidos, ahuyentamiento)	231 (0,4 %)	138 (0,3 %)
Comportamiento social	Acicalamiento mutuo Juego	269 (0,5 %)	-

Construcción de nido	Adultos transportando y utilizando material para construir el nido en sitio de nidificación	785 (1,4 %)	-
Conducta inducida por perturbación	Estado de alerta/vigilancia Vuelo	449 (0,8 %)	50 (0,1 %)
Incubación	Incubación de huevos por uno de los dos progenitores	365 (0,7 %)	-
Defecación	Movimientos rápidos de la cola seguidos de excreción de fecas	15 (0,03 %)	-
Total		55019 (100,0 %)	52810 (100,0 %)

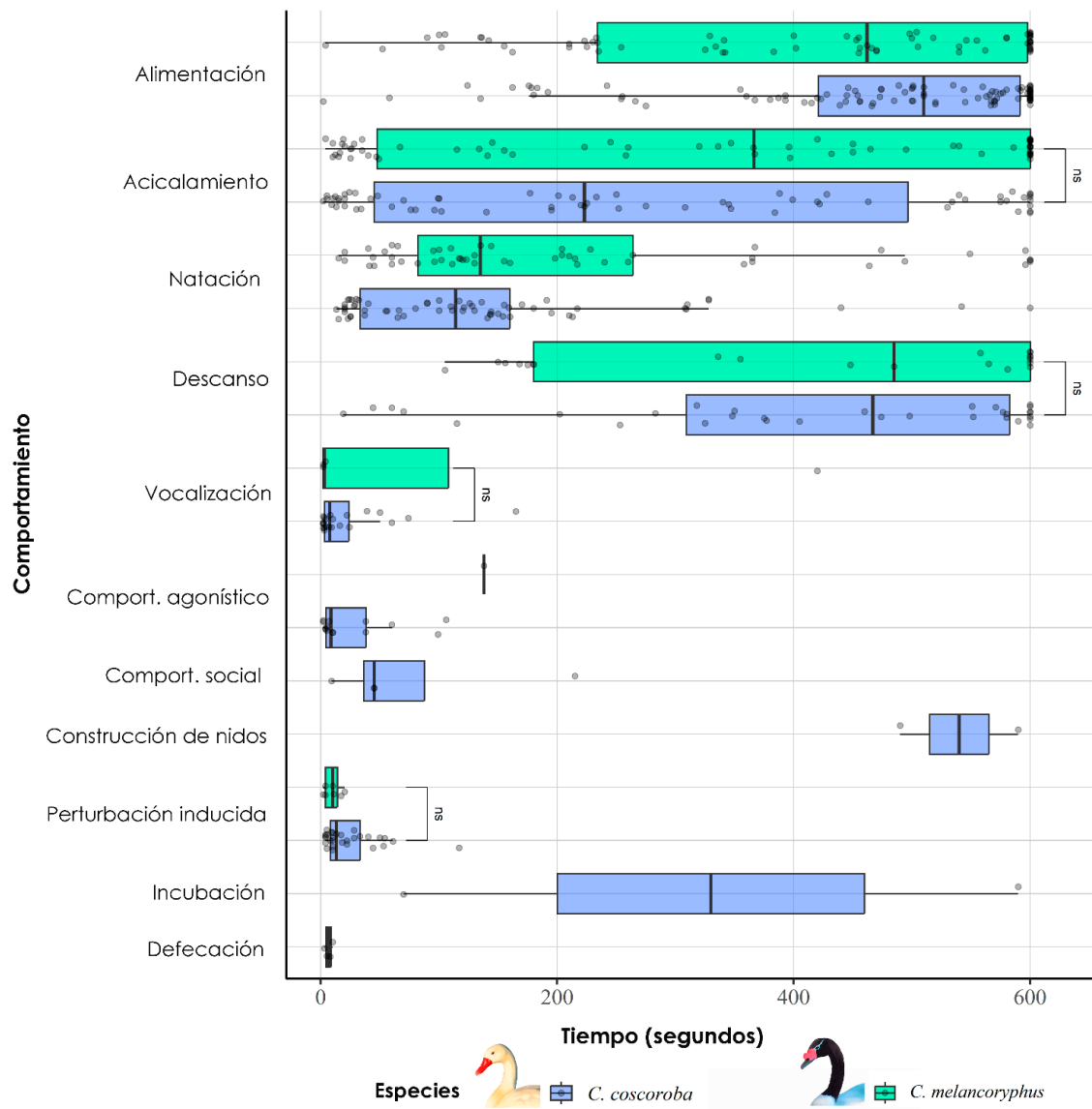


Figura 3.3. Diagramas de caja del tiempo destinado a las distintas categorías conductuales por *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus* en el estuario del estero Nilahue–laguna Cahuil durante el período de estudio. Las cajas representan el rango intercuartílico, la línea horizontal central corresponde a la mediana y los puntos representan observaciones individuales. La abreviación “ns” indica ausencia de diferencias significativas entre especies de acuerdo con la prueba de Mann–Whitney–Wilcoxon ($p > 0,05$). Las restantes categorías conductuales no fueron evaluadas estadísticamente debido al incumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas o a la baja frecuencia de registros.

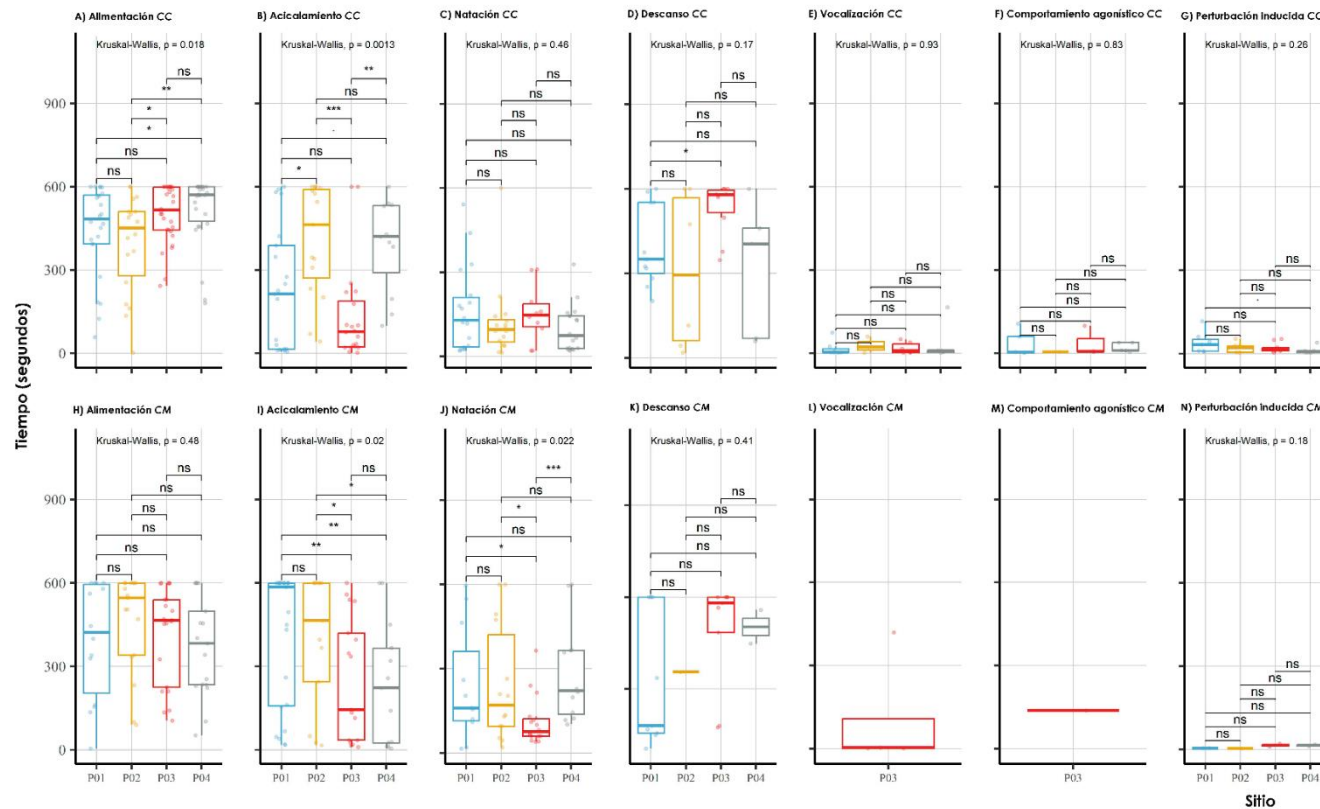


Figura 3.4. Diagramas de caja del tiempo destinado a las distintas categorías conductuales por sitio de muestreo para *Coscoroba coscoroba* (CC) y *Cygnus melancoryphus* (CM) en el estuario del estero Nilahue–laguna Cahuil. Las cajas representan el rango intercuartílico, la línea horizontal central corresponde a la mediana y los puntos representan observaciones individuales. Debido al incumplimiento del supuesto de normalidad, las diferencias entre sitios fueron evaluadas mediante pruebas de Kruskal–Wallis y comparaciones por pares de Mann–Whitney–Wilcoxon. Los símbolos “*” y “•” indican diferencias significativas con niveles de confianza del 95 % y 90 %, respectivamente, mientras que “ns” indica ausencia de diferencias significativas entre sí.

DISCUSIÓN

Las abundancias registradas en los sistemas salineros del estero Nilahue-laguna Cáhuil sugieren que este humedal podría constituir un sitio relevante para la prestación potencial del servicio ecosistémico regulatorio evaluado en este estudio. De acuerdo con los Censos Neotropicales de aves acuáticas en Chile (CNAA), un humedal es considerado de importancia nacional para una especie cuando alberga al menos el 5 % del total nacional más alto obtenido durante los CNAA realizados durante los 10 últimos años (Matus et al., 2010). Para *C. coscoroba* en 2019 dicho umbral fue de 62,3 individuos en verano y 43,5 en invierno (ROC, 2026), valores superados por el promedio de abundancia obtenidos en este estudio para la especie, alcanzando $82,2 \pm 27,6$ individuos.

Estos resultados adquieren aún mayor relevancia al compararlos con los resultados regionales para el mismo periodo, en los cuales se obtuvo para la Región del Libertador Bernardo O'Higgins un total de 224 y 236 individuos de *C. coscoroba* durante verano e invierno, respectivamente, y 50 y 166 individuos de *C. melancoryphus* (ROC, 2026). Por lo que, las abundancias registradas en los sistemas de extracción salina representan el 36,7% en verano y el 35,8% en invierno para *C. coscoroba* y el 33,3% en invierno para *C. melancoryphus*, mientras que en verano para esta última especie se registró valores mayores que

los observados en los CNAA de la región. Lo cual, evidencia la capacidad de estos sistemas salineros para sostener concentraciones poblacionales elevadas de ambas especies. Aunque este tipo de antecedentes suele interpretarse principalmente desde una perspectiva de conservación, en el contexto del presente estudio adquieren además una dimensión funcional, ya que la magnitud de las abundancias puede traducirse en una mayor capacidad colectiva de remoción de vegetación acuática, pues se ha datado que altas abundancias de cisnes pueden modificar sustancialmente la dinámica y disponibilidad de macrófitas acuáticas mediante un efecto acumulativo de remoción vegetal (Mitchell & Wass, 1996; Tatu et al., 2007b).

El patrón espacial observado, con mayores abundancias de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* en los sectores interiores del estuario, podría estar asociado a variaciones locales en la profundidad y salinidad. En el estero Nilahue–laguna Cáhuil, Pardo et al. (2015) describieron un gradiente con mayores profundidades y salinidades hacia la desembocadura, que disminuyen progresivamente hacia el interior. Con valores que fluctúa entre 8,07 PSU y 1,1 m de profundidad aguas arriba y 24,24 PSU y 3,2 m en su porción más cercana al mar. Gradiente relevante dado que la profundidad condiciona directamente el acceso al alimento en aves acuáticas no buceadoras. Ma et al. (2010) señalan que la mayor diversidad y densidad de aves acuáticas suele concentrarse en aguas someras,

donde convergen los requerimientos de distintos grupos y la eficiencia de forrajeo es mayor. A lo cual se suma que se ha descrito que ambas especies de cisnes sudamericanos prefieren aguas de poca profundidad (BirdLife International, 2024, 2025).

Además, la salinidad puede afectar tanto de forma directa, por costos fisiológicos asociados al consumo o contacto con agua salina, como indirectamente, al modificar la composición de macrófitas acuáticas disponibles para aves herbívoras (Ma et al., 2010b). Esta relación fue documentada empíricamente por Randall & Russell (2017), quienes registraron que salinidades altas generan reducciones en la biomasa de macrófitas sumergidas y a su vez reducciones en la biomasa total de aves acuáticas herbívoras. Así, las mayores abundancias registradas en P03 y P04 podrían reflejar condiciones más favorables para ambas especies, asociadas a aguas menos profundas y con menor salinidad.

Por otra parte, la dominancia de la conducta alimentaria registrada en ambas especies es congruente con estudios previos sobre ecología del comportamiento en cisnes, en los cuales el forrajeo representa una fracción importante del presupuesto temporal diario (Norambuena et al., 2023; Squires & Anderson, 1997). En *Cygnus buccinator*, por ejemplo, se ha documentado que la

alimentación puede representar entre 30 % y 45 % de las actividades diarias, particularmente durante períodos de alta demanda energética (Squires & Anderson, 1997). Para *C. melancoryphus* estudios previos han documentado variaciones estacionales en la conducta alimentaria, registrándose durante otoño e invierno un mayor tiempo destinado al forrajeo y un incremento en conductas de alimentación de mayor esfuerzo, particularmente bajo condiciones de aumento del nivel del agua (Corti, 1996; Norambuena et al., 2023).

Este patrón resulta particularmente relevante en los sistemas salineros, ya que coincide temporalmente con el periodo previo al proceso de “desbarre”, una de las etapas más demandantes del proceso tradicional de extracción de sal, en la cual los salineros deben remover manualmente acumulaciones de barro, algas, y otros residuos presentes en los estanques antes de la cristalización, proceso llevado a cabo en el mes de octubre (Morales, 2019). En este contexto, la elevada asignación temporal a la conducta alimentaria observada en ambas especies, sumada a la coincidencia temporal entre el incremento estacional del forrajeo y las labores posteriores de preparación de los estanques salineros sugiere una potencial interacción ecológico-productiva, en la cual la actividad trófica de los cisnes podría favorecer indirectamente el mantenimiento operativo de los sistemas salineros artesanales mediante la remoción de biomasa vegetal.

Este elevado tiempo destinado a la alimentación ha sido asociado a las características nutricionales de la dieta herbívora de estas especies, compuesta principalmente por macrófitas acuáticas con altos contenidos de celulosa y fibra estructural, lo que reduce la eficiencia de asimilación de nutrientes y digestibilidad, con porcentajes que varían entre 21-34 % (Corti & Schlatter, 2002; Velásquez et al., 2019b). Como consecuencia, estas especies requieren consumir grandes volúmenes de biomasa vegetal para satisfacer sus requerimientos energéticos. En *C. melancoryphus* se ha estimado que un individuo adulto, con un peso promedio de 5,3 kg. entre los machos y 4,1 kg entre las hembras, consume tres veces su peso corporal diario en vegetación acuática (Corti, 1996), por lo que, cada individuo podría remover entre 12 y 16 kg de macrófitas por día. En conjunto, estos antecedentes sugieren que poblaciones abundantes de estas especies podrían ejercer efectos funcionales relevantes sobre la biomasa y cobertura de macrófitas acuáticas, particularmente en humedales someros y sistemas salinos donde la vegetación constituye un componente dominante del hábitat.

Esta interpretación funcional de estos resultados coincide con la evidencia empírica registrada para Anátidos herbívoros y particularmente en cisnes, la cual muestra que el forrajeo puede reducir la biomasa, cobertura y estructura de la vegetación acuática. En *Cygnus olor*, estudios de exclusión han demostrado efectos negativos sobre la vegetación acuática sumergida, incluyendo reducciones en cobertura, densidad de brotes y altura del dosel en bahías

someras, con disminuciones de cobertura de hasta 75–100 % en sitios de baja profundidad ocupados por bandadas (Tatu et al., 2007b). De forma similar, Stafford et al. (2012) evidenciaron que la biomasa subterránea de macrófitas fue mayor en parcelas excluidas al pastoreo de cisnes que en parcelas control, lo que indica que el forrajeo puede afectar no solo la biomasa aérea, sino también estructuras vegetativas subterráneas. A nivel más general, (Marklund et al., 2002) registraron que las aves acuáticas pueden reducir la vegetación sumergida bajo condiciones de alta densidad de herbívoros, baja cobertura vegetal o durante fases tempranas de colonización, mientras que un metaanálisis de Wood et al. (2012) evidenció que la reducción de biomasa vegetal aumenta con la densidad de aves, destacando además que los cisnes presentan un mayor impacto per cápita que aves acuáticas de menor tamaño. Por tanto, si bien el presente estudio no cuantificó directamente la remoción de macrófitas, la combinación de altas abundancias locales y la elevada asignación temporal a la conducta alimentaria sugiere un potencial efecto funcional de *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* sobre la vegetación acuática de los estanques salineros, lo cual podría ser evaluado mediante mediciones directas de biomasa vegetal y/o exclusiones experimentales.

Las diferencias significativas entre sitios en el tiempo destinado a la alimentación de *C. coscoroba*, con mayores valores en los sectores interiores del estuario,

especialmente P03 y P04, coinciden espacialmente con los sitios donde se registraron las mayores abundancias de ambas especies. Esto concuerda con estudios en cisnes los cuales han evidenciado que la densidad de individuos en áreas de alimentación puede modificar el presupuesto conductual: en *Cygnus columbianus bewickii*, Gyimesi et al. (2010) demostraron que, el aumento de densidad de individuos reduce la eficiencia de ingesta debido a procesos de interferencia. En este contexto, Wood et al. (2021) propusieron que los individuos compensarían esta disminución en la eficiencia de ingesta aumentando el tiempo dedicado al forrajeo, logrando asegurar una mayor proporción de un recurso limitado dentro del parche. Este patrón ha sido observado en contextos de aumentos de densidad de conespecíficos de cisnes de Bewick, y también en adultos de la misma especie frente a aumentos en la densidad combinada de otros cisnes de mayor tamaño que compartían el hábitat de alimentación (Wood et al., 2021).

Bajo esta interpretación, el incremento del tiempo de alimentación de *C. coscoroba* en los sectores aguas arriba podría representar un mecanismo compensatorio frente a mayores niveles de competencia o explotación local de recursos. Adicionalmente, las diferencias morfológicas entre ambas especies podrían influir en la eficiencia de explotación y accesibilidad a los recursos alimenticios. Estudios comparativos en especies del género *Cygnus* han

mostrado que el tamaño corporal y, particularmente, la longitud del cuello determina diferencias en la profundidad de forrajeo y en el acceso a macrófitas acuáticas, permitiendo a las especies de mayor tamaño explotar una gama más amplia de recursos sumergidos (Engelhardt et al., 2014; Kouzov et al., 2024). En este contexto, el menor tamaño corporal y cuello más corto de *C. coscoroba* respecto de *C. melancoryphus* podrían restringir el acceso a ciertos recursos tróficos o profundidades de alimentación, incrementando su sensibilidad a variaciones locales en densidad y disponibilidad de macrófitas. Por el contrario, la mayor amplitud de acceso a recurso en *C. melancoryphus* podría contribuir a mantener una eficiencia de forrajeo más estable entre sitios, lo que potencialmente explicaría la ausencia de diferencias espaciales significativas en su presupuesto temporal de alimentación.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que *C. coscoroba* y *C. melancoryphus* desempeñan un rol funcional relevante en los sistemas artesanales de extracción de sal del estero Nilahue–laguna Cáhuil, particularmente mediante la remoción de vegetación acuática asociada a los estanques salineros. Las elevadas abundancias registradas, junto con el predominio de la conducta alimentaria dentro del presupuesto temporal de ambas especies, evidencian una intensa interacción trófica con la vegetación acuática del sistema, lo que contribuye a disminuir el tiempo y esfuerzo que los salineros destinan al proceso de desbarre.

El estudio aporta evidencia novedosa al integrar abundancia poblacional y ecología del comportamiento para evaluar el potencial vínculo entre aves acuáticas herbívoras y servicios ecosistémicos regulatorios en un sistema productivo tradicional escasamente estudiado. En este contexto, los resultados amplían la comprensión del rol funcional de los cisnes sudamericanos en paisajes antropizados y destacan la importancia de incorporar la conducta animal dentro del estudio de los servicios ecosistémicos.

Desde una perspectiva aplicada, estos hallazgos sugieren que la conservación de aves acuáticas herbívoras podría contribuir indirectamente al mantenimiento de sistemas salineros artesanales, fortaleciendo la integración entre biodiversidad y actividades productivas tradicionales de alto valor socioecológico. Reconocer este potencial beneficio ecológico podría además favorecer la percepción que se tiene de estas especies por parte de la comunidad salinera, promoviendo escenarios de conservación colaborativa. Sin embargo, debido a que el presente estudio no cuantificó directamente la remoción de biomasa vegetal, futuras investigaciones deberían evaluar cuantitativamente el efecto del forrajeo sobre la cobertura y biomasa de macrófitas, lo que permitiría validar con mayor precisión el alcance funcional de estas interacciones ecológicas dentro de los sistemas salineros.

REFERENCIAS

- Andrade, B., & Grau, S. (2005). La laguna de Cahuil, un ejemplo de estuario estacional en Chile central. *Revista de Geografía Norte Grande*, (33), 59-72.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146-1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A., & Mustoe, S. (2000). *Bird Census Techniques* (2nd Edition). Academic Press, Elsevier.
- BirdLife International. (2024). *Species Factsheet: Black-necked Swan Cygnus melancoryphus*. BirdLife DataZone. <https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/black-necked-swan-cygnus-melancoryphus>
- BirdLife International. (2025). *Species Factsheet: Coscoroba Swan Coscoroba coscoroba*. BirdLife DataZone. <https://datazone.birdlife.org/species/factsheet/coscoroba-swan-coscoroba-coscoroba>
- Corti, P. (1996). *Conducta de alimentación y capacidad de forrajes del cisne de cuello negro (Cygnus melanocorypha. Molina 1782) en humedales de Valdivia*. Universidad Austral de Chile.
- Corti, P., & Schlatter, P. (2002). Feeding Ecology of the Black-necked Swan *Cygnus melancoryphus* in Two Wetlands of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(1), 9-14. <https://doi.org/10.1076/snfe.37.1.9.2118>
- Daily, G. C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P. M., Mooney, H. A., Pejchar, L., Ricketts, T. H., Salzman, J., & Shallenberger, R. (2009). Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1), 21-28. <https://doi.org/10.1890/080025>
- Daily, G. C., & Ruckelshaus, M. (2022). 25 years of valuing ecosystems in decision-making. *Nature*, 606(7914), 465-466. <https://doi.org/10.1038/d41586-022-01480-x>
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L.-A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(4), 187-193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>

- de longh, H. H., Wenno, B. J., & Meelis, E. (1995). Seagrass distribution and seasonal biomass changes in relation to dugong grazing in the Moluccas, East Indonesia. *Aquatic Botany*, 50(1), 1-19. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)00438-R](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)00438-R)
- Elphick, C. S. (2015). A history of ecological studies of birds in rice fields. *Journal of Ornithology*, 156(1), 239-245. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1194-5>
- Engelhardt, K. A. M., Ritchie, M. E., & Powell, J. A. (2014). Body Size Mediated Coexistence in Swans. *The Scientific World Journal*, 2014(1), 643694. <https://doi.org/10.1155/2014/643694>
- Fasola, M., & Ruiz, X. (1996). The Value of Rice Fields as Substitutes for Natural Wetlands for Waterbirds in the Mediterranean Region. *Colonial Waterbirds*, 19, 122-128. <https://doi.org/10.2307/1521955>
- Gauthier, G., Hughes, R. J., Reed, A., Beaulieu, J., & Rochefort, L. (1995). Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site (Bylot Island, NWT, Canada). *Journal of Ecology*, 83(4), 653-664. <https://doi.org/10.2307/2261633>
- Green, A. J., & Elmberg, J. (2014). Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 89(1), 105-122. <https://doi.org/10.1111/brv.12045>
- Gyimesi, A., Stillman, R. A., & Nolet, B. A. (2010). Cryptic interference competition in swans foraging on cryptic prey. *Animal Behaviour*, 80(5), 791-797. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.07.006>
- Kjeller, E., Waldenström, J., Elmberg, J., & Gunnarsson, G. (2024). Herbivory on aquatic macrophytes by geese and swans: A review of methods, effects, and management. *Ornis Svecica*, 34, 119-137.
- Kouzov, S. A., Kravchuk, A. V., Koptseva, E. M., Gubelit, Y. I., Zaynagutdinova, E. M., & Abakumov, E. V. (2024). Ecological and phylogenetic aspects of the spring diet of three palaeartic species of swans. *BMC Ecology and Evolution*, 24(1), 17. <https://doi.org/10.1186/s12862-024-02204-7>
- Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*, 8(5), 468-479. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x>
- Lodge, D. M., Cronin, G., van Donk, E., & Froelich, A. J. (1998). Impact of Herbivory on Plant Standing Crop: Comparisons Among Biomes, Between Vascular and Nonvascular Plants, and Among Freshwater Herbivore Taxa. In E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard, & K. Christoffersen (Eds.), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* (pp. 149-174). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0695-8_8

- Luebert, F. J., & Pliscoff, P. (2017). *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile* (2a. ed.). Universitaria. <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/181641>
- Ma, Z., Cai, Y., Li, B., & Chen, J. (2010). Managing Wetland Habitats for Waterbirds: An International Perspective. *Wetlands*, 30(1), 15-27. <https://doi.org/10.1007/s13157-009-0001-6>
- Marklund, O., Sandsten, H., Hansson, L.-A., & Blindow, I. (2002). Effects of waterfowl and fish on submerged vegetation and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 47(11), 2049-2059. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00949.x>
- Matus, R., Díaz Segovia, F., & Schmitt, F. (2010). *Censos Neotropicales de Aves Acuáticas en Chile. Resultados 2009* (p. 52). Red de observadores de aves y vida silvestre de Chile. <https://www.sag.gob.cl/content/censos-neotropicales-de-aves-acuaticas-en-chile-resultados-2009>
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.
- Michel, N. L., Whelan, C. J., & Verutes, G. M. (2020). *Ecosystem services provided by Neotropical birds*. <https://dx.doi.org/10.1093/condor/duaa022>
- Mitchell, S. F., & Wass, R. T. (1996). Grazing by black swans (*Cygnus atratus* Latham), physical factors, and the growth and loss of aquatic vegetation in a shallow lake. *Aquatic Botany*, 55(3), 205-215.
- Morales, C. (2019). Sal y salinas en Pichilemu. De la sal como materia a la cultura material de la sal. *Bajo la Lupa, Subdirección de Investigación, Servicio Nacional del Patrimonio Cultural*.
- Mortelliti, A. (2023). The importance of animal behavior for ecosystem services. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(4), 320-323. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.10.009>
- Norambuena, C., Jélvez, M., Mena, M., Ratto, M., Norambuena, C., Jélvez, M., Mena, M., & Ratto, M. (2023). Seasonality in the feeding ecology of Black-necked swans (*Cygnus melancoryphus*) in a temperate wetland of southern Chile. *Gayana (Concepción)*, 87(1), 10-17. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382023000100010>
- Pardo, R., Sabando, M., & Vargas, R. (2015). *Actualización LB biológica, flora y fauna acuática. Humedal de Cáhuil*. (p. 79). AquaExpert.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Milá, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. *Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159*. Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. 46 p., 159. <https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-159>

Randall, R., & Russell, I. (2017). Effects of prolonged elevated water salinity on submerged macrophyte and waterbird communities in Swartvlei Lake, South Africa. *Water SA*, 43(4), 666-672. <https://doi.org/10.4314/wsa.v43i4.14>

R Core Team. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R version 3.6.1. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>

Reid, W. V., Mooney, H. A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraipapp, A. K., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R. M., McMichael, T., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R. J. (Bob), Watson, R. T., Zakri, A. H., ... Gitay, H. (2005). *Ecosystems and human well-being: Synthesis* (Vol. 1). Island Press.

ROC. (2026). *Censo Neotropical de Aves Acuáticas (CNAA)*. ROC. <https://www.redobservadores.cl/proyectos/censo-neotropical-de-aves-acuaticas-cnaa/>

Rodríguez-Pérez, H., & Green, A. J. (2006). Waterbird impacts on widgeongrass *Ruppia maritima* in a Mediterranean wetland: Comparing bird groups and seasonal effects. *Oikos*, 112(3), 525-534. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14307.x>

Schmitz, O. J., Raymond, P. A., Estes, J. A., Kurz, W. A., Holtgrieve, G. W., Ritchie, M. E., Schindler, D. E., Spivak, A. C., Wilson, R. W., Bradford, M. A., Christensen, V., Deegan, L., Smetacek, V., Vanni, M. J., & Wilmers, C. C. (2014). Animating the Carbon Cycle. *Ecosystems*, 17(2), 344-359. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9715-7>

Sekercioglu, C. H. (2006). Ecological significance of bird populations. *Handbook of the Birds of the World*, 11, 15-51.

Squires, J. R., & Anderson, S. H. (1997). Changes in Trumpeter Swan (*Cygnus buccinator*) Activities from Winter to Spring in the Greater Yellowstone Area. *The American Midland Naturalist*, 138(1), 208-214. <https://doi.org/10.2307/2426667>

Stafford, J. D., Eichholz, M. W., & Phillips, A. C. (2012). Impacts of Mute Swans (*Cygnus olor*) on Submerged Aquatic Vegetation in Illinois River Valley Backwaters. *Wetlands*, 32(5), 851-857. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0316-6>

Stafford, J. D., Kaminski, R. M., & Reinecke, K. J. (2010). Avian Foods, Foraging and Habitat Conservation in World Rice Fields. *Waterbirds*, 33(sp1), 133-150. <https://doi.org/10.1675/063.033.s110>

Sutherland, W. J. (Ed.). (2006). *Ecological Census Techniques: A Handbook* (2.^a ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790508>

- Tatu, K. S., Anderson, J. T., Hindman, L. J., & Seidel, G. (2007a). Diurnal Foraging Activities of Mute Swans in Chesapeake Bay, Maryland. *Waterbirds*, 30(1), 121-128. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030%5B0121:DFAOMS%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030%5B0121:DFAOMS%5D2.0.CO;2)
- Tatu, K. S., Anderson, J. T., Hindman, L. J., & Seidel, G. (2007b). Mute Swans' Impact on Submerged Aquatic Vegetation in Chesapeake Bay. *The Journal of Wildlife Management*, 71(5), 1431-1439. <https://doi.org/10.2193/2006-130>
- van Altena, C., Bakker, E. S., Kuiper, J. J., & Mooij, W. M. (2016). The impact of bird herbivory on macrophytes and the resilience of the clear-water state in shallow lakes: A model study. *Hydrobiologia*, 777(1), 197-207. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2779-6>
- Velásquez, C., Jaramillo, E., Camus, P., Labra, F., & Martín, C. S. (2019). Dietary habits of the black-necked swan *Cygnus melancoryphus* (Birds: Anatidae) and variability of the aquatic macrophyte cover in the Río Cruces wetland, southern Chile. *PLOS ONE*, 14(12), e0226331. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0226331>
- Wenny, D. G., DeVault, T. L., Johnson, M. D., Kelly, D., Sekercioglu, C. H., Tomback, D. F., & Whelan, C. J. (2011). The need to quantify ecosystem services provided by birds. *The auk*, 128(1), 1-14.
- Whelan, C. J., Şekercioğlu, Ç. H., & Wenny, D. G. (2015). Why birds matter: From economic ornithology to ecosystem services. *Journal of Ornithology*, 156(1), 227-238. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1229-y>
- Whelan, C. J., Wenny, D. G., & Marquis, R. J. (2008). Ecosystem Services Provided by Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134(1), 25-60. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.003>
- Wood, K. A., Newth, J. L., Hilton, G. M., & Rees, E. C. (2021). Behavioural and energetic consequences of competition among three overwintering swan (*Cygnus* spp.) species. *Avian Research*, 12(1), 48. <https://doi.org/10.1186/s40657-021-00282-5>
- Wood, K. A., O'Hare, M. T., McDonald, C., Searle, K. R., Daunt, F., & Stillman, R. A. (2016). Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biological Reviews*, 92(2), 1128-1141. <https://doi.org/10.1111/brv.12272>
- Wood, K. A., Stillman, R. A., Clarke, R. T., Daunt, F., & O'Hare, M. T. (2012). The impact of waterfowl herbivory on plant standing crop: A meta-analysis. *Hydrobiologia*, 686(1), 157-167. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1007-2>
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574). Springer.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S3.1. Resumen del análisis estadístico. Se aplicó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney-Wilcoxon a aquellas conductas que presentaban igualdad de varianza entre las muestras. Valores iguales a 1 indica que se cumple la normalidad de los datos, la homocedasticidad entre las muestras y la igualdad de poblaciones entre los comportamientos, 0 indica que no se cumplen. Los valores iguales a "-" indica que no fueron suficiente los datos para poder realizar las pruebas de verificación de supuestos.

Comportamiento	Test de normalidad	Test de homocedasticidad	Igualdad de poblaciones
Alimentación	0	0	
Acicalamiento	0	1	1
Natación	0	0	
Vocalización	0	1	1
Descanso	0	1	1
Comportamiento agonístico	-	-	
Perturbación inducida	0	1	1
Comportamiento social	-	-	
Construcción de nido	-	-	
Incubación	-	-	
Defecación	-	-	

DISCUSIONES Y CONCLUSIONES GENERALES

La presente tesis demuestra que la abundancia de los cisnes sudamericanos responde a procesos ecológicos que operan de manera integrada a múltiples escalas espaciales, desde la posición de las poblaciones dentro del nicho ecológico hasta las características locales del paisaje. En consecuencia, los resultados evidencian que los patrones de presencia o distribución geográfica son insuficientes para comprender la variación espacial de las abundancias de *Coscoroba coscoroba* y *Cygnus melancoryphus*, siendo necesario incorporar explícitamente variables asociadas al desempeño poblacional, la estructura del hábitat y las condiciones o usos locales del paisaje.

A escala macroecológica, los resultados respaldan la hipótesis de centralidad del nicho, demostrando que las mayores abundancias poblacionales se concentran en sectores cercanos al centro del nicho ambiental y no en el centro geográfico del rango de distribución. Este patrón fue consistente entre distintos métodos de estimación del centroide, evidenciando que la posición ambiental constituye un predictor más informativo del desempeño poblacional que la proximidad geográfica dentro de la distribución de estas especies. Asimismo, el desacople detectado entre idoneidad ambiental y núcleos reales de abundancia refuerza que la presencia de hábitat adecuado no garantiza altas densidades

poblacionales, sugiriendo que procesos adicionales, como las interacciones bióticas, la estructura local del paisaje, las perturbaciones antrópicas y la disponibilidad efectiva de recursos, modulan la abundancia realizada de las especies. Debido a que gran parte de estos procesos son difíciles de evaluar a escalas macroecológicas, los resultados también evidencian la importancia de complementar este tipo de aproximaciones con estudios locales, los cuales permiten incorporar variables ecológicas más específicas y de difícil acceso a gran escala, por ejemplo, aquellas asociadas a perturbaciones antrópicas, como la abundancia de ganado o animales domésticos.

Un patrón transversal identificado en las distintas escalas de análisis fue la relevancia de variables asociadas al recurso hídrico. A escala macroecológica, la idoneidad ambiental estuvo asociada a gradientes climáticos dominados por variables térmicas y de precipitación, mostrando una mayor afinidad por ambientes caracterizados por menores precipitaciones anuales y durante periodos húmedos. A escala local, en cambio, la disponibilidad de superficie hídrica emergió como el predictor más consistente de la abundancia de ambas especies. En conjunto, estos resultados sugieren que los cisnes sudamericanos dependen de la disponibilidad efectiva de hábitat acuático, presentando afinidad por sistemas someros, donde menores precipitaciones, particularmente durante periodos húmedos, podrían limitar el aumento en profundidad de los cuerpos de agua y favorecer condiciones más adecuadas para alimentación y uso del hábitat.

A escala local, los resultados demuestran que las abundancias de ambas especies están determinadas por componentes estructurales del paisaje y disturbios de origen antrópico. Sin embargo, las respuestas diferenciales observadas entre especies muestran que incluso taxones estrechamente relacionados pueden responder de manera distinta frente a gradientes ambientales y perturbaciones humanas. Mientras *C. coscoroba* presentó asociaciones positivas con escenarios heterogéneos vinculados al uso ganadero, *C. melancoryphus* mostró una dependencia más marcada con la estructura del paisaje, particularmente con la disponibilidad de agua y una menor relación con variables de disturbio. Estos resultados evidencian que las respuestas ecológicas de los cisnes sudamericanos no son homogéneas y que las estrategias de conservación deben considerar diferencias interespecíficas en el uso del paisaje y tolerancia a perturbaciones. Asimismo, sugieren que los paisajes antropizados no necesariamente representan ambientes ecológicamente degradados para estas especies, particularmente cuando sistemas productivos tradicionales de bajo impacto conservan componentes esenciales del hábitat, como la disponibilidad de superficie hídrica y heterogeneidad ambiental.

Complementariamente, se aporta evidencia novedosa sobre la dimensión funcional de la ecología de estas especies al demostrar que las elevadas abundancias y la intensa actividad de alimentación observada en los sistemas

salineros del estero Nilahue–laguna Cahuil podrían contribuir a la remoción de vegetación acuática en las balsas de extracción salina. De este modo, los resultados sugieren que los cisnes sudamericanos podrían desempeñar un rol ecológico relevante dentro de sistemas productivos tradicionales, contribuyendo potencialmente a procesos asociados a servicios ecosistémicos regulatorios. Este hallazgo amplía la comprensión del vínculo entre biodiversidad y actividades humanas, mostrando que las altas abundancias locales no solo reflejan condiciones favorables de hábitat, sino que también podrían traducirse en efectos funcionales relevantes dentro de ecosistemas manejados por el ser humano.

Desde una perspectiva aplicada, los resultados de esta tesis evidencian importantes desafíos para la conservación de los cisnes sudamericanos y de los humedales mediterráneos de Chile. La marcada subrepresentación de áreas ambientalmente idóneas dentro del sistema de áreas protegidas, junto con la creciente presión antrópica que enfrentan los humedales costeros, demuestra la necesidad de avanzar hacia estrategias de conservación que integren explícitamente información sobre el desempeño poblacional y calidad del hábitat. En este contexto, la identificación de áreas cercanas al centro del nicho ambiental, la conservación de paisajes con elevada disponibilidad de hábitat acuático funcional y el desarrollo de esquemas de manejo compatibles con

actividades productivas emergen como elementos prioritarios para fortalecer la conservación de estas especies.

Finalmente, esta tesis contribuye a reducir vacíos críticos en el conocimiento ecológico de los cisnes sudamericanos mediante un enfoque integrador que articula distintas escalas y dimensiones de su ecología. La combinación de aproximaciones macroecológicas, análisis espaciales del paisaje y evaluación funcional permitió generar una visión más completa de los factores que determinan la abundancia, distribución y uso del hábitat de estas especies en humedales sometidos a crecientes presiones humanas. En conjunto, los hallazgos obtenidos refuerzan la necesidad de abordar la conservación desde enfoques multiescalares y multidimensionales, integrando patrones espaciales, procesos ecológicos y relaciones funcionales entre biodiversidad y sistemas socioecológicos.