

EL CORMORÁN MOÑUDO Y EL VISÓN AMERICANO EN EL PARQUE NACIONAL DE LAS ISLAS ATLÁNTICAS DE GALICIA

ALBERTO VELANDO¹, ALVARO BARROS¹, PALOMA MORÁN², RAFAEL ROMERO³,
IGNACIO MUNILLA⁴, DAVID ÁLVAREZ^{1,5}, VICENTE PIORNO⁶

RESUMEN

En este trabajo se estudió la viabilidad poblacional del cormorán moñudo *Phalacrocorax aristotelis* en las islas Cíes, tras la llegada del visón americano *Neovison vison*, un carnívoro terrestre introducido cuyo efecto sobre las colonias de aves marinas suele ser muy grave. La población de las Islas Cíes, uno de los archipiélagos del Parque Nacional, ha sufrido un fuerte declive en la última década y de forma paralela ha sufrido una reducción en su variabilidad genética. En las Islas Cíes, el visón depredó un número considerable de adultos de cormorán el primer año de su presencia en las colonias, pero la depredación disminuyó en los siguientes años. Los resultados sugieren que tras la aparición del visón, los cormoranes ocuparon sitios más verticales e inaccesibles para el visón; sin embargo, la presencia del visón tuvo efectos negativos en el crecimiento poblacional y en la reproducción de los cormoranes. Si bien las campañas de erradicación de visones y la plasticidad de los cormoranes ante la presencia del depredador aseguraron la persistencia del cormorán moñudo en las Islas Cíes, esta población presenta signos importantes de deterioro que, de no frenarse, pueden comprometer su viabilidad. Los análisis de los visones muestreados sugieren que la población de visón del Parque Nacional ha sido erradicada por las campañas de erradicación en las que en total se han capturado 87 visones. Los análisis genéticos de muestras obtenidas de los visones capturados y de heces de visones, en el Parque Nacional y en localidades costeras cercanas al mismo, sugieren que las poblaciones insulares se formaron en unos pocos eventos de colonización. Es improbable que las poblaciones asilvestradas de la costa próxima fuesen la fuente de las poblaciones insulares, lo que sugiere que estas se originaron directamente a partir de individuos procedentes de granjas.

SUMMARY

In this study, we analysed the viability of seabird population, specifically the European shags (*Phalacrocorax aristotelis*) at the National Park of the Atlantic Islands of Galicia, after the invasion of the American mink (*Neovison vison*). In the last decade the shags at Cíes islands, the southernmost archipelago of the Park, experienced a population collapse in parallel with a similar reduction in its level of heterozygosity.

¹ Departamento de Ecología e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo, Vigo. E-mail: avelando@uvigo.es

² Departamento de Xenética, Universidade de Vigo, Vigo.

³ Pte. Salvador Allende nº 13 baixo A. 15701 Santiago de Compostela.

⁴ Munilla Biodiversidade, Casas Reais 12 2C, 15704 Santiago de Compostela.

⁵ Río San Pedro 7-4°C. 33001-Oviedo.

⁶ Parque Nacional das Illas Atlánticas. Consellería de Medio Ambiente, Territorio e Infraestruturas - Xunta de Galicia. Rúa Oliva, 3 - 36202 Vigo.

Data from marked individuals suggests that the loss of genetic diversity led to a decline in survival and reproduction. In Cíes, an important episode of mink predation on adult shags occurred in the year when mink arrived in breeding colonies, though the number of shags killed dropped abruptly in subsequent years. We found that, after the arrival of mink, shags nested preferably on sites where the risk of predation by mink was low, probably to avoid predators. Nevertheless, mink presence had negative effects on shag reproduction and population growth. Our results indicated that the effects of mink should be integrated in a population dynamics framework together with other threats operating, such as the long-lasting effects of the *Prestige* oil spill. We have also analysed the presence of mink in the National Park (islands of Cíes and Sálvora). In total, 87 minks were captured during 2005-2013, and currently, mink are virtually eradicated from the Park. The genetic analysis of mink populations in both the Park and the nearby coast suggested that mink invaded these islands in a few or even a single colonization events that probably originated from fur-farm escapes rather than from migrants from feral mainland populations. Overall, our results suggest that the phenotypic plasticity of shags and the success of mink eradication campaigns mitigated the effects of mink presence on European shags at Cíes. Nonetheless, this population shows worrying symptoms of concern, which may affect its future persistence.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas se ha producido una gran pérdida de diversidad a nivel global debido a la extinción de poblaciones locales (ej. HUGHES *et al.* 1997; PEREIRA *et al.* 2010; HOFFMANN *et al.* 2010; BARNOSKY *et al.* 2011). Las principales causas de esta pérdida de diversidad son atribuidas a cambios ambientales a nivel global, pero especialmente a su interacción a escala local con nuevos desafíos derivados de la acción humana, como la contaminación, la destrucción de hábitat o las especies exóticas invasoras (KEITH *et al.* 2008; BARNOSKY *et al.* 2011). Los procesos que gobiernan la extinción y persistencia de las poblaciones naturales operan a distintas escalas espaciales, pero actúan a nivel local. Por ejemplo, los efectos del cambio climático en las poblaciones de aves se exacerban en presencia de otros factores que también afectan negativamente a las poblaciones locales (ej.: contaminación: VOTIER *et al.* 2005; pérdida de hábitat: NORRIS *et al.* 2004; especies invasoras: FESSL *et al.* 2010).

Las poblaciones pequeñas, como ocurre con muchas poblaciones insulares, se enfrentan a procesos denso-dependientes negativos que reducen su tasa de crecimiento al reducirse su tamaño poblacional, fenómeno conocido como “efecto Allee” (ALLEE 1931; STEPHENS *et al.* 1999; COURCHAMP *et al.* 2008); efecto de gran importancia en la biología de la conservación, ya que agrava las probabilidades de extinción de poblaciones pe-

queñas (COURCHAMP *et al.* 2008). Los mecanismos que causan efectos Allee pueden ser debidos, por ejemplo, a la dificultad de encontrar pareja o a una respuesta antidepredatoria inadecuada cuando los grupos son demasiado pequeños (COURCHAMP *et al.* 2008; KRAMER *et al.* 2009). Los carnívoros exóticos pueden también incrementar, de forma indirecta, los procesos denso-dependientes con efectos negativos y comprometer la viabilidad de las poblaciones (LEHIKOINEN *et al.* 2008).

Las aves marinas constituyen el grupo de aves más amenazado del planeta, con más de la mitad de las especies bajo amenaza de extinción, y un tercio en grave riesgo de extinción global (BIRDLIFE INTERNATIONAL, 2000). Las aves marinas son aves adaptadas al medio marino, pero muy vulnerables en el medio terrestre (FURNESS & MONAGHAN, 1987). Es por ello que eligen lugares libres de depredadores terrestres para nidificar, como islas, en donde se concentran de cientos a miles de parejas para reproducirse. La depredación tiene un fuerte impacto en el comportamiento de las poblaciones de aves marinas, con importantes consecuencias sobre la reproducción (VELANDO & MARQUEZ 2002) y supervivencia (ORO & FURNESS 2002). De hecho, como tienen una conducta antidepredatoria limitada, las aves marinas son una presa fácil y frecuente de los depredadores exóticos terrestres (ej. NOGALES & MEDINA 2009; BONNAUD *et al.* 2010). La persistencia de las aves marinas frente

a los depredadores exóticos probablemente dependa de su capacidad de mostrar respuestas adecuadas al depredador, especialmente en la selección de hábitat y en la conducta antidepredatoria (SIH *et al.* 2011).

El presente estudio tuvo una doble finalidad, por un lado estudiar los factores que afectan a la viabilidad poblacional de un ave marina amenazada, el cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*), especialmente ante la nueva amenaza del visón americano; por otro lado, caracterizar la invasión del visón americano (*Neovison vison*) y la efectividad del programa de erradicación de este carnívoro en el Parque Nacional, con vistas a diseñar una estrategia eficaz de control.

La población de cormorán moñudo del territorio incluido en el Parque Nacional Marítimo-terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia representa uno de los mayores núcleos de reproducción de la especie en el mundo y es uno de los principales valores del Parque (ÁLVAREZ & VELANDO 2007). En las últimas décadas ha sufrido un declive muy acusado en el Parque Nacional (c. 60%, de c. 2400 parejas estimadas en 2002 a 834 censadas en 2007; VELANDO & MUNILLA 2008; VELANDO *et al.* 2015; ver Resultados) y ha sido catalogada como especie “en peligro de extinción” en el Libro Rojo de las Aves de España (VELANDO & ÁLVAREZ 2004). El objetivo fundamental de este trabajo es evaluar el estado de conservación del cormorán moñudo en el Parque Nacional ante múltiples factores de amenaza (véase MUNILLA & VELANDO 2010) y muy especialmente ante la reciente llegada de un depredador exótico, el visón americano. En primer lugar, mediante marcadores genéticos se estudió el grado de aislamiento de las poblaciones, para saber si los problemas de conservación en el Parque se deben a factores intrínsecos. Dado que las poblaciones pequeñas son muy sensibles a pérdidas de diversidad genética estudiamos también los cambios temporales de diversidad genética y sus efectos sobre la eficacia biológica en esta población. Se estudiaron algunos de los factores de amenaza que afectaron a estas poblaciones, como el efecto a largo plazo del derrame del petrolero *Prestige*, y así poder separar estos efectos de los efectos de la presencia del

visón en las zonas de cría. Se estudiaron tanto los efectos directos (depredación), como los efectos indirectos (ej. cambios en el comportamiento de nidificación, efectos sobre la reproducción) que puede provocar la presencia del visón en las poblaciones de esta ave marina.

El visón americano es una de las especies invasoras con mayor impacto en la diversidad de vertebrados a nivel global (MACDONALD & HARRINGTON 2003). El visón americano es nativo de Norteamérica, pero fue introducido por la industria peletera en Europa donde han generado poblaciones asilvestradas a partir de animales escapados de las granjas, las cuales han tenido un impacto severo en diversas poblaciones de animales salvajes (DUNSTONE 1993; BONESI & PALAZÓN 2007). El visón americano es capaz de nadar largas distancias e incluso colonizar islas oceánicas por saltos intermedios entre islas (BJÖRNSSON & HERSTEINSSON 1991). En Galicia, los primeros registros de poblaciones asilvestradas son de los años 1970 en el suroeste de Pontevedra (DELIBES 1983; VIDAL & DELIBES 1987; MELERO & PALAZÓN 2011). Sin embargo, las islas costeras del Parque Nacional permanecieron libres de visones hasta la década de los 2000 (PEREIRA 2006). Los primeros registros se remontan al año 2000 y proceden de la isla de Sálvora, donde tres o cuatro años más tarde se habría establecido ya una pequeña población reproductora. Las únicas islas en las que no se han detectado visones hasta el momento son Ons y Onza. La presencia de visones en el Parque Nacional ha afectado negativamente a diversas poblaciones de aves marinas (VELANDO & MUNILLA 2011) y en el año 2009 se estableció un programa de erradicación. En este trabajo describimos los cambios en la abundancia de visón americano en el Parque Nacional durante los últimos años y, mediante un análisis genético de muestras recogidas en el propio Parque y en las poblaciones costeras más cercanas, estudiamos el posible origen y la estructura de la población invasora. Los marcadores genéticos son particularmente útiles para entender la dinámica de la invasión de especies exóticas (LAWSON HANDLEY *et al.* 2010; FITZPATRICK *et al.* 2012), ya que permiten inferir las rutas de

invasión, la dinámica de la población y las tasas de migración (ROBERTSON & GEMMELL 2004; ABDELKRIM *et al.* 2005; ROLLINS *et al.* 2012; VEALE *et al.* 2013; ADAMS *et al.* 2014). Por lo tanto, son de gran ayuda para el diseño de estrategias de erradicación efectivas y para prevenir la recolonización (ROLLINS *et al.* 2009; ESTOUP & GUILLEMAUD 2010).

MÉTODOS

Cormorán moñudo: caracterización genética de poblaciones e individuos

En total, se secuenciaron 7 microsatélites (ver VELANDO *et al.* 2015) de 562 cormoranes capturados en diez colonias del Norte de la Península Ibérica y en la Bretaña francesa (véase Figura 1). El ADN se obtuvo de las muestras de sangre / o plumas de los cormoranes muestreados mediante kits comerciales (Qiagen, Netherlands). El sexo fue identificado mediante la amplificación de genes que se expresan diferencialmente en los cromosomas sexuales (FRIDOLFSSON & ELLEGREN 1999). En los análisis poblacionales se utilizó un único individuo por familia. La diferenciación genética entre poblaciones se cuantificó usando las estimaciones de distancia genética F_{ST} y análisis de PCA mediante el software GENALEX, versión 6.5 (PEAKALL & SMOUSE 2012). Se examinó la posible

estructura poblacional mediante una aproximación Bayesiana (clusters) con el programa STRUCTURE (PRITCHARD *et al.* 2000), usando la localidad de muestreo como prior (HUBISZ *et al.*, 2009) y el algoritmo “admixture ancestry model” que tiene en cuenta las correlaciones entre frecuencias de alelos para optimizar las agrupaciones (FALUSH *et al.* 2003). Se realizaron 10 réplicas por cada nivel de agrupamiento (desde $K=1$ hasta $K=10$) y se estimó el número de agrupamientos óptimos usando el método delta (EVANNO *et al.* 2005) en el software STRUCTURE HARVESTER. La heterocigosidad observada en las poblaciones se calculó como Heterocigosidad observada = N° de Heterocigotos / N° de individuos en GENALEX. La heterocigosidad individual multilocus fue estimada calculando la homocigosidad corregida por locus usando CERNICALIN (APARICIO *et al.* 2006). La correlación de la heterocigosidad entre los loci se analizó calculando el estadístico g^2 y su probabilidad asociada usando el software RMES (DAVID *et al.* 2007).

Cormorán moñudo: reproducción, selección de hábitat de nidificación y demografía

En los años 2012-2014 se censaron anualmente todas las colonias de cormorán moñudo dentro del Parque Nacional y en dos colonias control fuera del parque (Oleiros y Pantorgas), lo que nos ha permitido completar una serie histórica de 18 colonias y 24 años (ver detalles en BARROS 2015). El éxito reproductor se estimó en 270-324 sitios de nido repartidos en 7 parcelas de seguimiento en el Parque Nacional (tres en Cíes, tres en Ons y una en Sagres, ver Tabla I), durante los tres años de estudio. Los sitios de nido se marcaron y se visitaron tres veces durante la estación reproductora. Así, aunque con seguimiento desigual, se ha obtenido una base de datos de la reproducción del cormorán en 18 localidades de cría repartidas por todo el NO ibérico durante el periodo 1994-2014 (ver detalles en BARROS *et al.* 2014). En las tres parcelas de seguimiento de las Islas Cíes se caracterizaron 225 sitios de nido utilizados por el cormorán moñudo desde 1994 a 2014. Se emplearon las variables utilizadas en estudios previos (ver VELANDO & FREIRE 2001, 2003) y se incorporó una variable nueva, la presencia de precipicio de-

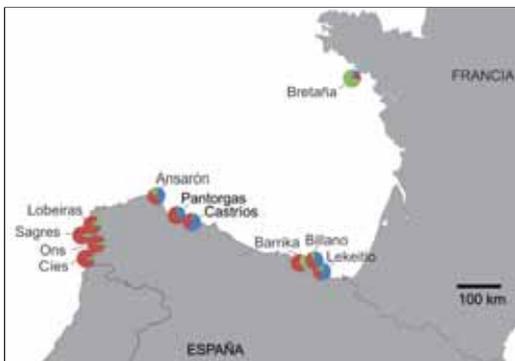


Figura 1. Representación gráfica del agrupamiento de las 11 poblaciones estudiadas según el análisis de marcadores genéticos en el programa STRUCTURE ($K=3$ y $N=420$ individuos).

Figure 1. Population genetic structure of 11 European shag colonies showing assignment probabilities for each population into three genetic clusters as inferred by STRUCTURE ($K=3$; $N=420$ individuals).

lante del nido, lo que puede dificultar la llegada de depredadores y permitir el escape de los cormoranes. La depredación se ha registrado durante las visitas realizadas a las colonias de cría desde 2009 a 2014. En 2013, visitamos todas las colonias de cría de cormorán moñudo en busca de rastros de visón.

En las colonias del Parque Nacional y en varias colonias asturianas se han realizado desde 1994 marcajes sistemáticos de cormoranes moñudos con anillas de PVC provistas de un código que puede leerse a distancia (ver BARROS *et al.* 2013). Durante este trabajo se capturaron 256 cormoranes en las parcelas de seguimiento del Parque Nacional (Tabla I) y en Pantorgas (Asturias, n=43), que sumados a los anillamientos previos dan un total de 3044 aves anilladas. Todos los años se organizaron campañas (de una a cuatro) de observación sistemática durante el período reproductor, con el objeto de detectar posibles ejemplares marcados en las colonias del Parque Nacional (en global se han realizado 2360 avistamientos). El seguimiento y los parámetros estimados durante el periodo 2012-2014 se resumen en la Tabla I. El análisis de los avistamientos de las aves marcadas con anillas de PVC sirvió para estimar la mayoría de los estadísticos vitales del cormorán en el Parque Nacional (supervivencia por edades, reclutamiento, emigración e inmigración; véase VELANDO & FREIRE 2002; BARROS *et al.* 2013; VELANDO *et al.* 2015). Con los parámetros demográficos obtenidos realizamos modelos matriciales (matriz

de Leslie; ver detalles en VELANDO *et al.* 2015) incorporando los efectos estimados del visón (ver resultados). Nuestro modelo matricial incluyó cuatro clases de edad: i) juvenil; ii) primer año; iii) segundo año; y iv) adulto de más de tres años (VELANDO *et al.* 2015). Se asumió una proporción de sexos balanceada (VELANDO *et al.* 2002). Por último, se estimó la probabilidad de extinción en 50 años, como la proporción de simulaciones en el que la población se extingue. Se incorporó la estocasticidad demográfica como la variación debida a la distribución binomial y de Poisson de los parámetros, y la estocasticidad ambiental teniendo en cuenta la varianza de los parámetros estimados. El efecto de la variación genética en la eficacia se incorporó como la reducción en el éxito reproductor y la supervivencia (ver Resultados) cuando la población alcanza un tamaño crítico (en la presente simulación una reducción del 15% con menos de 100 parejas). Se realizaron 1000 simulaciones de Montecarlo para estimar la probabilidad de extinción en cada escenario.

Visión americano: presencia y abundancia

Entre 2009 y 2014 se han realizado campañas sistemáticas de trampeo llevados a cabo por la guardería del Parque Nacional, aunque algunos trampeos esporádicos se han realizado desde 2005. Los visones fueron capturados mediante trampas de rejilla de una sola entrada cebadas, principalmente, con sardina en aceite y extracto comercial de glándulas de visón americano (Kis-

	Nº nidos	Tamaño de puesta	Éxito reproductor	Anillamientos		Avistamientos		Nº de reclutas	Inmigrantes 1
				Adultos	Juveniles	Adultos	Juveniles		
<i>Cies</i>	144	3,50	1,06	8	66	4	11	4	0
<i>Ons</i>	72	2,80	1,28	3	75	0	32	9	1
<i>Sagres</i>	108	2,83	1,23	1	67	1	16	8	2
<i>Parque Nacional</i>	324	3,04	1,19	12	208	5	59	21	01

Tabla I. Seguimiento de los parámetros demográficos del cormorán moñudo en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia durante el proyecto (2012-2014).

Table I. Monitoring of demographic parameters of the European shag population at the National Park of the Atlantic Islands of Galicia during this project (2012-2014).

hel's Quality Animal Scents & Lures Inc. USA). Se recogieron muestras de tejido de los visones capturados que fueron conservadas en etanol (25 muestras en Sálvora y 2 en Cíes). Durante el periodo 2007-2009, se realizaron conteos de las señales de presencia (excrementos y huellas) detectadas en recorridos fijos diseñados al efecto (Sálvora: 10 km; Isla de Monteagudo-Isla do Faro: 6 km; Isla Sur: 3 km).

Visón americano: caracterización genética

Para caracterizar la posible población fuente, se realizaron transectos sistemáticos para la recogida de excrementos de visón americano en la costa cercana al Parque Nacional Islas Atlánticas (Figura 2). Durante estos recorridos, se recogieron excrementos que fueron también conservados en etanol absoluto (Cíes: 62 muestras; Sálvora: 6 muestras; Costa continental: 123 muestras).

Se consiguió ampliar con éxito seis microsatélites del ADN obtenido de 220 muestras tanto de tejido de animales capturados como de excrementos. La extracción de ADN se ha realizado mediante un kit de extracción basado en membranas de sílice y adaptado a muestras no invasivas. Se usó el método de rarefacción implementado en el programa AZDE para el es-

tudio de alelos privativos (SZPIECH *et al.* 2008). La diferenciación genética entre poblaciones se cuantificó usando las estimaciones de distancias genéticas entre pares de poblaciones F_{ST} , un análisis de componentes principales (PCA) mediante el software GENETIX 4.05.02 (BELKHIR *et al.* 2004) y un árbol filogenético basado en la distancia genética estandarizada de Nei (DST) usando el programa POPTREEW (TAKEZAKI *et al.* 2014). Se examinó la posible estructura poblacional mediante una aproximación Bayesiana (clusters) con el programa STRUCTURE (PRITCHARD *et al.* 2000), usando la localidad de muestreo como prior (HUBISZ *et al.*, 2009) y el algoritmo "admixture ancestry model", que tiene en cuenta las correlaciones entre frecuencias de alelos para optimizar las agrupaciones (FALUSH *et al.* 2003). Realizamos un análisis de asignación bayesiano de las poblaciones insulares en GENECLASS2 (PIRY *et al.* 2004), usando las poblaciones continentales como poblaciones de referencia. Se utilizó el criterio de ordenación de RANNALA & MOUNTAIN (1997) y estimamos la probabilidad de asignación mediante 10.000 simulaciones de Montecarlo usando el algoritmo de PAETKAU *et al.* (2004). Mediante el software COLONY (JONES & WANG 2009) reconstruimos el árbol genealógico de los visones de las islas y estimamos el tamaño efectivo poblacional (N_e).

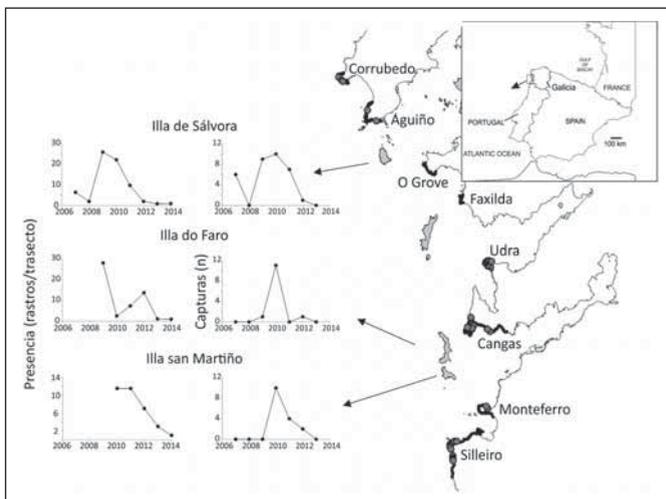


Figura 2. En los paneles de la izquierda se representan la evolución temporal de la abundancia de visones, estimada como la media anual de rastros por transecto, y las capturas de visones por isla. En el mapa de la derecha, se muestran los recorridos (en negro) y la localización de los excrementos recogidos (círculos) en la costa límite al Parque Nacional.

Figure 2. Left panels: temporal changes in mink abundance, estimated as scats per survey, and captures. Right panel: Study area showing the location of the National Park of the Atlantic Islands of Galicia the and coastal localities where mink abundance was estimated by line transects (thicker coastline). Grey circles indicate scats collected in June 2014.

RESULTADOS

Cormorán moñudo: estructura poblacional, diferenciación y diversidad genética

Mediante marcadores microsatélite se estimó la distancia genética (F_{ST}) entre las poblaciones de cormorán moñudo del Parque Nacional y en relación al resto de poblaciones muestreadas en el Noroeste de la Península Ibérica (Tabla II). Los análisis señalan que no existe una gran diferenciación genética entre las poblaciones del Parque Nacional (Cíes, Ons y Sagres; $F_{ST} < 0.004$), pero que estas forman una unidad diferenciada de las poblaciones del norte de Galicia y de las poblaciones asturianas y de la Bretaña ($F_{ST} > 0,015$, $P < 0,02$).

El análisis de componentes principales (PCA) de los marcadores microsatélite señaló tres poblaciones diferenciadas: (1) la población de las Rías Baixas (el Parque Nacional junto con la extinta Lobeiras), (2) El norte de Galicia y Asturias, y (3) las poblaciones vascas y de la Bretaña francesa. Estos agrupamientos fueron confirmados usando el software STRUCTURE en el que se aprecian tres clústeres poblacionales ($K=3$, Figura 1). Así, las poblaciones del Parque Nacional suponen, probablemente, un grupo poblacional relativamente aislado y demográficamente independiente del resto de colonias.

Al analizar los cambios temporales en la diversidad genética poblacional, medida como heterocigosidad observada (H_e), se observa una disminución acusada en las colonias del Parque Nacional de 2004 a 2007 (Figura 3), de forma paralela al colapso de efectivos reproductores en 2007 (ver abajo). En Ons y Sagres la diversidad genética se recuperó en 2012, pero no en Cíes.

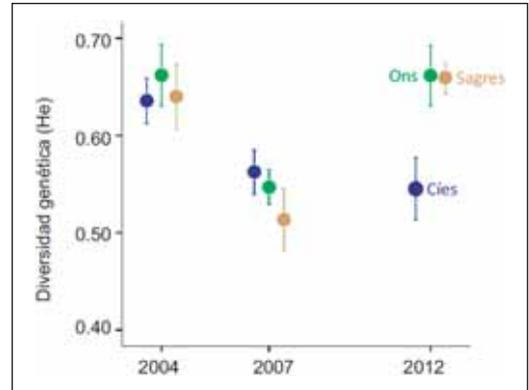


Figura 3. Media (\pm SE) anual de la diversidad genética de los juveniles del cormorán moñudo en el Parque Nacional a lo largo del tiempo estimadas como Heterocigosidad observada.

Figure 3. Temporal changes in annual average (\pm SE) of genetic diversity in juvenile shags in the National Park estimated as observed heterocosity (H_e).

	Cíes	Ons	Ansarón	Lobeiras	Sagres	Pantorgas	Castríos	Billano	Bretaña
Cíes	X	0.090	0.010	0.060	0.010	0.010	0.010	0.010	0.010
Ons	0.004	X	0.010	0.040	0.370	0.010	0.010	0.010	0.010
Ansarón	0.028	0.031	X	0.010	0.010	0.020	0.040	0.040	0.030
Lobeiras	0.010	0.011	0.032	X	0.140	0.010	0.010	0.020	0.020
Sagres	0.004	0.004	0.030	0.009	X	0.010	0.010	0.020	0.010
Pantorgas	0.017	0.013	0.028	0.020	0.015	X	0.170	0.060	0.010
Castríos	0.028	0.024	0.029	0.034	0.030	0.017	X	0.010	0.010
Billano	0.027	0.025	0.039	0.029	0.026	0.030	0.046	X	0.170
Bretaña	0.039	0.040	0.037	0.035	0.040	0.035	0.040	0.028	X

Tabla II. Valores de distancia genética entre pares de colonias (F_{ST}) de cormorán moñudo (debajo de la diagonal). Los valores situados sobre la diagonal son los valores de significación (P) basados en un bootstrap de 99 permutaciones.

Table II. Pairwise genetic distance (F_{ST}) among European shag colonies (above) and P values etimated by bootstrapping (99 permutations)

Para estudiar los efectos de la diversidad genética en la eficacia biológica de esta población tras la fuerte reducción poblacional utilizamos la homocigosidad corregida por locus (HL) y analizamos los adultos marcados con anilla de PVC en 2004, 2007 y 2012. El efecto sobre la reproducción la realizamos sobre 66 adultos (38 machos y 29 hembras). Encontramos una interacción significativa entre HL y el sexo (Wald $\chi^2 = 5,55$, $P = 0,018$) con un efecto muy fuerte en hembras ($P = 0,023$) pero no en machos ($P = 0,63$; Figura 4). Mediante un análisis de captura-recaptura en el programa MARK, analizamos la supervivencia de 65 adultos. No encontramos diferencias entre años en la probabilidad de supervivencia (< 2 AICs). El modelo que incorpora la diversidad genética (HL) fue 4,77 veces más parsimonioso (en valores AIC) que el modelo sin esta variable, lo que indica que la diversidad genética tuvo un fuerte efecto sobre la probabilidad de supervivencia (Figura 4). La heterocigosidad estuvo correlacionada entre loci ($g_2 = 0,019$, $SD = 0,015$, $P = 0,028$, sugiriendo que los efectos encontrados afectaron a la diversidad

genética global en el genoma, más que a un locus en particular (VELANDO *et al.* 2015).

Factores de amenaza sobre el cormorán moñudo: cambio climático y efecto a largo plazo del derrame del *Prestige*

En este estudio complementamos los factores que previamente habíamos identificado (VELANDO & MUNILLA 2008; MUNILLA & VELANDO 2010) como responsables de la mala situación que atraviesa el cormorán moñudo en el Parque Nacional. En primer lugar examinamos los efectos de la variabilidad climática sobre la dinámica poblacional del cormorán moñudo. La variabilidad climática fue estimada mediante la oscilación del Atlántico Norte (NAO), un fenómeno climático en el norte del océano Atlántico, estimado como la diferencia de presión atmosférica entre Islandia y Azores. Encontramos que la dispersión natal está relacionada con la variabilidad climática, pero de forma diferente en machos y en hembras. Así, los machos se dispersan en años con valores positivos del índice NAO y las hembras en años con valores negativos (BARROS *et al.* 2013). Esto sugiere un efecto climático complejo sobre la dinámica poblacional del cormorán moñudo en el Parque Nacional.

Realizamos un análisis BACI (Before-After-Control-Impact) sobre el impacto del derrame del *Prestige* en la reproducción del cormorán moñudo (BARROS *et al.* 2014). Los resultados indican un impacto del *Prestige* en la reproducción del cormorán moñudo (interacción área afectada x tiempo (antes después); $F_{1/77,980} = 17,49$, $P < 0,0001$). Así, en las áreas afectadas del *Prestige* hubo una disminución del 45% del éxito reproductivo, sin signos de recuperación, diez años después del derrame (Figura 5).

Efectos directos e indirectos del visón americano sobre el cormorán moñudo

La mortalidad de cormoranes causada por el visón en Cíes fue máxima en el año 2009 y posteriormente disminuyó mucho (Figura 6). En los años 2012, 2013 y 2014 no se localizó ningún cormorán depredado en las colonias (Figura 6). En total se localizaron 35 cadáveres (33 adultos y 2 pollos) entre 2009 y 2014, lo que representa cerca

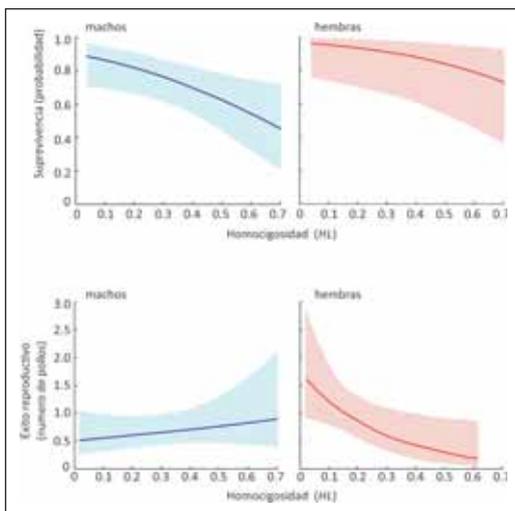


Figura 4. Efecto de la diversidad genética individual medida como índice de homocigosidad (HL) en la supervivencia (paneles superiores) y en el éxito reproductor (paneles inferiores) de machos y hembras adultas de cormorán moñudo (ver VELANDO *et al.* 2015).

Figure 4. The relationship between predicted survival (upper panels) and reproductive success (low panels) and homozygosity weighted by locus (HL) in adult European shags (see VELANDO *et al.* 2015).

del 5% de la población reproductora. La depredación entre 2009 y 2013 en Cíes no ha sido uniforme y ha afectado sobre todo a las colonias con mayor abundancia de cormoranes (Figura 6).

Para estudiar si la selección de los sitios de nido cambió después de la llegada del visón, se caracterizaron en 2013 un total de 225 sitios históricos (1994-2013) utilizados por los cormoranes en las tres islas del archipiélago de Cíes (BARROS *et al.* 2016). Los resultados señalan que las variables que explican la ocupación del sitio de nido cam-

biaron después de la llegada del visón a las colonias, especialmente la presencia de precipicio delante del nido (visón*precipicio, $F_{1/1544} = 6,54$, $P = 0,011$). Tras la llegada del visón a las colonias los cormoranes tienden a seleccionar nidos con precipicio (Figura 7a), es decir, que eligen nidos que a la vez que les permiten escapar rápido dificultan la depredación del visón. La elección de estos sitios de nido provoca, no obstante, que elijan nidos de peor calidad, por ejemplo con menor drenaje (Figura 7b; visón*drenaje; $F_{1/2107} = 9,04$, $P = 0,003$).

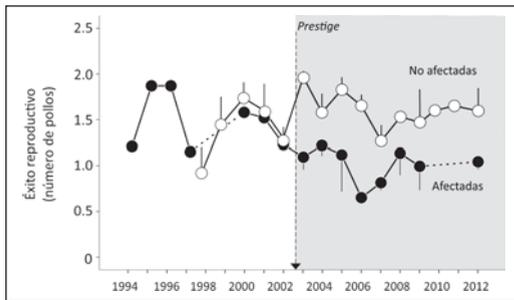


Figura 5. Éxito reproductor (media±SE) del cormorán moñudo en 17 localidades de cría durante el periodo 1994-2012 (ver BARROS *et al.* 2014). Los círculos negros indican localidades que fueron afectadas por el derrame del Prestige (Costa da Morte y Rias Baixas), y los círculos blancos las localidades no afectadas (Norte de Galicia y Asturias).

Figure 5. Trends in the reproductive success of the European shag. (a) Annual reproductive success (i.e. the number of fully grown chicks per nest,) from oiled (black circles) and unoiled (white circles) areas before and after (shady area) the Prestige oil spill (mean ± SE).

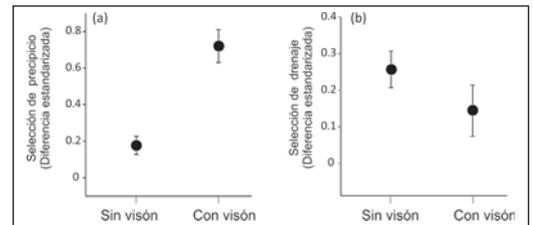
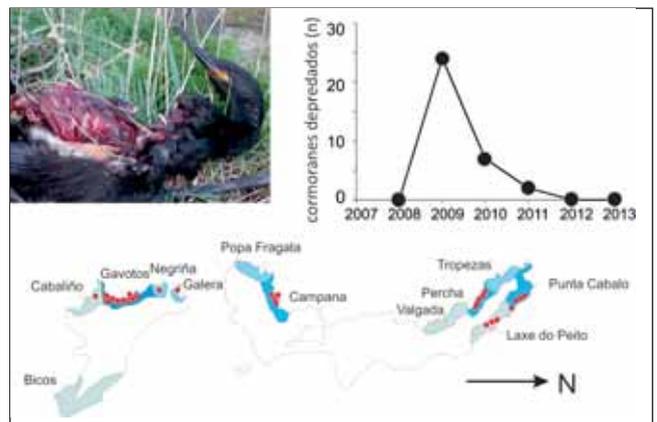


Figura 7. Efecto de la presencia de visón en la selección de hábitat del cormorán moñudo en Cíes. La selección representa la diferencia media estandarizada (±SE) entre los sitios ocupados por los cormoranes en los años con y sin presencia de visón en las características de los sitios de nido: (a) presencia de desnivel delante del nido (precipicio); (b) drenaje (estimado como número de paredes inclinadas que drenan sobre el nido).

Figure 7. Effect of American mink presence on nest selection of European shags at Cíes. For illustrative purposes, nest site selection is represented as the standardized mean difference between nest site characteristics of occupied and non-occupied nest sites: (a) steepness, nest site in vertical cliffs and (b) drainage, estimated by the number of side walls sloped towards the nest, which increased the risk of nest flooding.

Figura 6. Depredación de cormoranes por el visón americano en Cíes. En paneles superiores: cormorán moñudo depredado en abril de 2009 (Fotografía A. Velando) y número de cormoranes depredados encontrados en las Islas Cíes entre 2008 y 2013. Panel inferior: Localización aproximada de los adultos reproductores depredados por visón americano en las Islas Cíes en 2009-2013 (puntos rojos). La distinta tonalidad de azul refleja la densidad de nidos en las zonas de cría.

Figure 6. American mink impact on European shag at Illas Cíes. Upper panels: Photograph of an adult shag preyed in April 2009 (Author: A. Velando) and Annual records of preyed adult shags. Lower panel: location of preyed adult shags (red dots) during the 2009-2013 breeding seasons (blue colour indicates the breeding density in the subcolonies).



En el análisis del éxito reproductor en todas las localidades de cría del cormorán moñudo (BARROS *et al.* 2013), encontramos un efecto de la presencia de visón sobre el éxito reproductivo. En los eventos reproductivos con presencia de visón el éxito reproductivo fue un 45% más bajo que en los eventos sin visón (Figura 8a; $F_{1/81,2} = 3,84$, $P = 0,053$), independientemente del efecto del *Prestige* (BARROS *et al.* 2013).

Dinámica poblacional del cormorán moñudo

En su conjunto, la población del cormorán moñudo en el Parque Nacional sufrió un fuerte descenso en 2007 (Figura 9a), probablemente debido a efectos retrasados del *Prestige* (VELANDO &

MUNILLA 2008). En el Parque Nacional el crecimiento poblacional en los sectores de cría en los que registramos depredación (ver Figura 6) fue un 40 % más bajo que en los sectores sin indicios de depredación (Figura 8b). Así, en los sectores no afectados (Ons, Sagres y algunos de Cíes), la población se mantuvo casi constante, con un ligero incremento del 3%, mientras que en los sectores afectados (la mayoría de colonias de Cíes) la población cayó en promedio un 38% y las diferencias fueron marginalmente significativas ($t_{22} = 2,02$, $P = 0,058$).

En Cíes, el periodo con un mayor descenso poblacional, fue entre 2010 y 2011 (Figura 9b). Los modelos de dinámica poblacional señalan que los efectos del visón sobre la mortalidad y la reproducción explicarían un descenso poblacional del 15% entre 2008 y 2014, similar a lo observado (Figura 9b). Sin embargo, los modelos predicen una población mayor a la observada durante los años 2011-2013 (Figura 9b), lo que sugiere una reducción del reclutamiento o episodios de no reproducción, que en 2014 se vieron mitigados. El análisis de simulación de la probabilidad de extinción de la población en 50 años, incorporando la estocasticidad demográfica, sugiere una probabilidad relativamente alta (19,6%) de extinción, que aumenta al incorporar los efectos de la estocasticidad ambiental (27,3%) y los efectos de la endogamia (36,4%). Así, los modelos de simulación sugieren que la población tiene una alta probabilidad de extinción cuando se incorporan los factores que afectan típicamente a poblaciones pequeñas y aisladas.

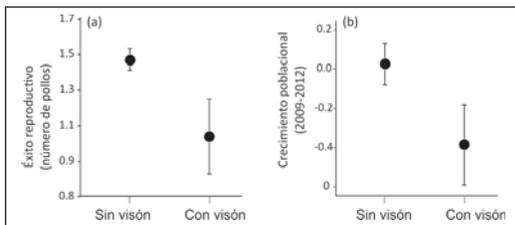


Figura 8. (a) Efecto de la presencia de visón durante la reproducción en el éxito reproductivo (media \pm SE) en 17 localidades de cría del cormorán moñudo (ver Barros *et al.* 2014). (b) Efecto de la presencia de visón en el crecimiento poblacional entre 2009 y 2012 en el Parque Nacional, utilizando los sectores de censo como unidad de análisis.

Figure 8. Effect of mink presence during breeding on (a) the reproductive success (mean \pm SE) of European shags in 17 localities (see Barros *et al.* 2014), (b) on population growth in the 2009-2012 using count sectors as unit of analysis.

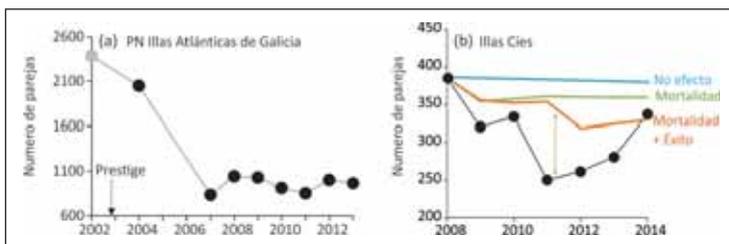


Figura 9. Cambios en la población reproductora de cormorán moñudo (a) en el conjunto del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia y (b) el archipiélago de Cíes. El número de parejas fueron estimadas por conteos directos de nidos excepto en 2002 (en gris) que ha sido extrapolado por los cambios en las zonas de seguimiento (detalles en VELANDO *et al.* 2015). En colores se muestran los resultados de las

simulaciones poblacionales incorporando secuencialmente los efectos del visón sobre la mortalidad y el éxito reproductivo. La flecha representa la diferencia entre los resultados de los modelos y los datos reales (parejas estimadas en los censos).

Figure 9. Changes in the European shag breeding population in (a) the National Park, (b) Cíes islands. Number of pairs was estimated by direct counts of nests in all breeding areas (black dots), or extrapolated from changes in monitored areas (2002; see VELANDO *et al.* 2015). Colour lines correspond to different population simulation scenarios according to observed effects of American mink on reproduction and survival.

Abundancia y capturas de visón americano

A partir de los recorridos realizados en el Parque Nacional, tanto en Sálvora como en Monteagudo-Faro, se observa un pico de abundancia de visón (30 excrementos/transecto) en 2009. La abundancia de visón cae a partir de este año, de manera similar a las capturas (Figura 2). Durante la realización de este proyecto (2012-2014) la abundancia de visón descendió paulatinamente desde 2012, especialmente en Cíes (de 6-15 excrementos por transecto en 2012 a unos pocos en 2014 en la Isla Sur, ver Figura 2). En total se han capturado 87 visones en el Parque Nacional desde el año 2005. En las capturas sistemáticas, el pico de capturas se produjo en el año 2010 (Figura 2). Durante el periodo de este proyecto (2012-2014), se capturaron 4 visones (ver Figura 2). Durante el año 2014 se realizó la recogida de excrementos en las zonas costeras cercanas al Parque Nacional. Se recogieron 123 excrementos de visón repartidos en unos 30 km de costa. Únicamente se obtuvieron resultados negativos en la costa de O Grove y Sanxenxo (Punta Faxilda). Gran parte de los excrementos fueron recogidos (92%) en las proximidades del archipiélago de Cíes (Costa da Vela, Cangas, Cabo Udra y Cabo Silleiro). Las zonas en donde se localizó un mayor número de excrementos fueron, con diferencia, Cabo Silleiro y Cabo Udra (Figura 2).

Caracterización genética de las poblaciones de visón americano

Las islas presentaron una proporción de alelos privativos mayor (media±SD; Salvora: 0,63±0,18;

Cíes: 0,62±0,27) que las poblaciones costeras continentales (rango 0.09-0.37). Los análisis genéticos (F_{ST}) revelaron diferencias considerables entre las poblaciones estudiadas y los tres métodos coincidieron en señalar que las muestras de visones procedentes de las islas son más parecidas entre sí que a las del continente (ver Figura 10). Los resultados del programa STRUCTURE indican que en las poblaciones insulares existe un agrupamiento genético, que no se aprecia en las poblaciones continentales cercanas (Figura 10). El análisis de asignación bayesiano reveló que la probabilidad de que los visones muestreados en las islas del Parque Nacional provengan de las poblaciones asilvestradas en el entorno del parque es muy baja (media±SD $P=0,16±0,24$). La probabilidad de que la población de Sálvora provenga de las poblaciones continentales más cercanas es prácticamente nula ($P=0,017±0,069$). La probabilidad de que las poblaciones asilvestradas del Morrazo y el Miñor sean la fuente de la población de Cíes es también muy baja ($P=0,18±0,17$, $P=0,32±0,29$, respectivamente).

Los individuos muestreados en las islas resultaron estar muy emparentados (Sálvora: 0,27±0,03; Cíes: 0,25±0,03). Sólo tres individuos (uno en Sálvora y dos en Cíes) carecían de parientes de primer orden entre el resto de los individuos muestreados. La reconstrucción de la genealogía mediante el software COLONY sugiere que en Cíes hubo en torno a 29 reproductores (intervalo del 95%: 18-51), y en Sálvora cerca de 17 (9-24). La reconstrucción del pedigrí mediante los microsatélites sugirió que la mayoría de los individuos capturados en las tram-

Figura 10. Estructura genética poblacional de los visones del Parque Nacional Islas Atlánticas y de las poblaciones de la costa próxima (Val Miñor, Morrazo y Barbanza). (a) Árbol filogenético de las poblaciones basado en la distancia genética estandarizada de Nei (DST); las cifras indican la probabilidad asociada a los nodos. (b) Asignación de cada individuo en cada uno de los dos agrupamientos genéticos inferidos por el programa STRUCTURE tomando $K=2$.

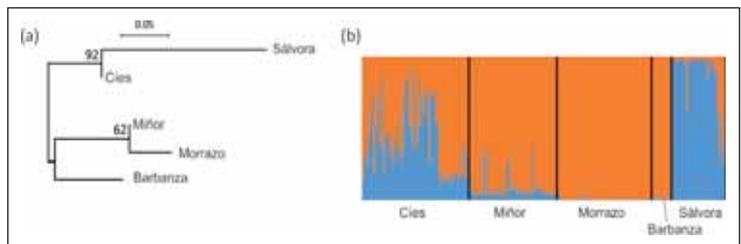


Figure 10. Population genetic structure of feral American mink populations in Southwest Galicia. (a) Population-level neighbour-joining tree based on Nei's standard genetic distance. Per cent bootstrap support (100,000 replicates) shown at nodes. (b) Hidden genetic structure obtained through a clustering analysis using STRUCTURE ($K=2$).

pas correspondieron a individuos no reproductores, sugiriendo que fueron juveniles. En este análisis se reconstruyeron en total cinco familias de primer orden en Sálvora y diez en Cíes.

DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo sugieren que las poblaciones de cormorán moñudo en el Parque Nacional forman una agrupación genética con características diferenciadas del resto de poblaciones del NO Ibérico. Los datos previos y de este trabajo sugieren que la población del Parque Nacional es prácticamente sedentaria (Tabla, I, ver VELANDO & MUNILLA 2008; BARROS *et al.* 2013). Por ello, los cormoranes en el Parque Nacional se pueden considerar como una unidad de conservación válida, es decir, demográficamente independiente y genéticamente distinta (AVISE 2000). En consecuencia, los problemas de conservación de los cormoranes en el Parque se deben a factores intrínsecos. Esta población ha estado sometida a múltiples factores de declive (VELANDO & MUNILLA 2011). Los diagnósticos realizados previamente señalan un efecto acusado de la mortalidad en artes menores de enmalle durante los últimas décadas (VELANDO & FREIRE 2002; VELANDO & MUNILLA 2008), al que se le han añadido otros factores como los efectos directos e indirectos del *Prestige* (VELANDO *et al.* 2005a,b; 2010). Los resultados del presente trabajo sugieren que los efectos del *Prestige* sobre la reproducción son persistentes y reducen las probabilidades de recuperación de estas poblaciones.

Nuestro estudio a largo plazo ha detectado efectos importantes de la variabilidad climática en la dinámica de la población (BARROS *et al.* 2013). La variabilidad genética en las colonias del Parque Nacional disminuyó en el año 2007, puede que como una consecuencia retrasada del *Prestige*. En el año 2012, la heterocigosidad se recupera en todas las colonias menos en Cíes, que es la población afectada por eventos de depredación y abandono causados por la presencia del visón (Figura 3). En poblaciones pequeñas la endogamia puede conllevar una reducción poblacional debido a sus efectos sobre la eficacia biológica (VELANDO *et al.* 2015).

En las Islas Cíes, la invasión del visón americano ha producido efectos importantes sobre la población, que se han dejado sentir a partir de 2009. En la Figura 11 se presentan de forma esquemática los principales efectos encontrados. En primer lugar, el visón causó una considerable mortalidad inicial en 2009, pero no ocurrió lo mismo en la estación reproductiva en la que la presencia de visones fue mayor (2010). Esto sugiere que después del efecto inicial, los cormoranes desarrollaron respuestas que les permitieron evitar la depredación. Así, hemos documentado que la presencia del visón produjo un cambio en la selección de hábitat ya que después de la invasión, los cormoranes nidificaron en sitios con mayor precipicio, es decir, en sitios más seguros. El cambio en las preferencias de sitios de nido pudo conllevar costes, en términos de calidad, como refleja el peor drenaje de los sitios elegidos ante la presencia del visón en las colonias. Aunque la elección de nidos seguros a costa de nidos buenos puede tener efectos negativos para los cormoranes en términos de éxito reproductivo, probablemente ello les ha permitido convivir con el visón. Los modelos de simulación sugieren que la presencia del visón pudo provocar un menor reclutamiento y/o una mayor proporción de eventos de no reproducción en el cormorán moñudo.

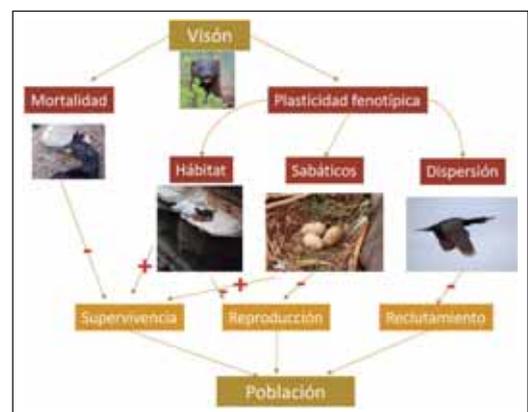


Figura 11. Esquema de los posibles efectos del visón sobre la población de cormorán moñudo en el Parque Nacional de las islas Atlánticas de Galicia

Figure 11. Possible pathways of the effects of mink on the population dynamics of European shags in the National Park.

Los resultados sugieren que los efectos del visón no pueden estudiarse de forma aislada de otros factores (Figura 12). Los modelos de simulación sugieren que la población tiene una alta probabilidad de extinción si se incorporan otros escenarios. Las poblaciones pequeñas y aisladas pueden verse sometidas a un proceso de retroalimentación negativa, en el que la población, al reducir su tamaño, se ve más afectada por la estocasticidad demográfica y la ambiental y por los efectos de la endogamia. La plasticidad de los cormoranes ante la presencia del visón y la campaña de erradicación llevada a cabo por el Parque Nacional han permitido la persistencia del cormorán moñudo en las Islas Cíes, pero esta población presenta signos importantes de deterioro que, de no frenarse, pueden comprometer su persistencia.

En el Parque Nacional se capturaron 87 visones entre 2005 y 2014, y la tasa anual de capturas disminuyó con el tiempo, de manera similar a lo ocurrido con los índices de abundancia basados en el recuento de señales de presencia. Estos datos indican que el programa de control ha conseguido la práctica erradicación del visón en el Parque Nacional. Los análisis genéticos sugieren que las poblaciones asilvestradas de la costa que rodea al Parque Nacional no son la fuente de los visones de las islas. En primer lugar, los visones de las islas presentan una mayor proporción de alelos privativos que las poblaciones continentales, lo que es contrario a lo esperable si estas últimas fueran la población fuente. Por otro lado, la estructura genética de las poblaciones insulares sugiere que están diferenciadas de las poblaciones continentales, lo que implica un aporte genético distinto al de las poblaciones

históricamente asentadas en la costa. Los escapes de visones de granja que se han producido en las últimas décadas pueden ser responsables de este patrón.

La reconstrucción genealógica de las familias de visones del Parque Nacional sugiere que las islas fueron colonizadas por un grupo inicial de individuos sin apenas inmigración posterior. La mayoría de los individuos (95%) estaban emparentados con otros individuos capturados en el mismo año de muestreo o en años anteriores, lo que sugiere que la población estuvo relativamente aislada durante el periodo de estudio. En el análisis genealógico, tanto el número de familias como el grado de parentesco de los individuos sugieren que los visones se reprodujeron de forma exitosa en las islas.

Los resultados sugieren que las poblaciones insulares se formaron en unos pocos eventos de colonización a partir de unas pocas decenas de individuos no emparentados, probablemente originarios de sueltas y/o fugas ocurridas en los primeros años de este siglo. El plan de erradicación ha sido efectivo, y actualmente la falta de rastros sugiere que el visón ha sido eliminado de todas las islas del Parque. Los resultados de la reconstrucción genealógica mediante marcadores genéticos sugieren que la mayoría de los individuos capturados eran no reproductores, y que los reproductores vivieron pocos años (2-4 años). Por ello, la captura de juveniles puede ser una estrategia válida para la erradicación del visón en las islas ya que, al estar las poblaciones aisladas, impide el relevo generacional de los reproductores, cuya vida es relativamente corta.

Figura 12. Reforzamiento de los efectos negativos de los factores bióticos y abióticos que conducen a las poblaciones hacia la extinción.

Figure 12. Negative feedback of biotic and abiotic factors that drive small populations to extinction.



APLICACIÓN Y CONCLUSIONES

Conservación del cormorán.

Los resultados del estudio de las diferencias genéticas entre localidades sugieren que la población nidificante de cormorán moñudo en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas constituye una unidad de conservación válida, que puede definirse como una población que es demográficamente independiente y cuyo nivel de intercambio con otras poblaciones es tan bajo, que puede considerarse genéticamente distinta. Los distintos análisis sugieren que la población de cormoranes del Parque Nacional ha sufrido y continúa sufriendo diversas perturbaciones que han diezmado su población y que han dejado huella en su diversidad genética. Especialmente preocupante parece el caso de las Islas Cíes. Para mitigar el declive poblacional se recomienda actuar en distintos frentes, especialmente reduciendo la mortalidad de adultos, tal y como recoge el plan de conservación de esta especie.

Erradicación del visón

El descenso de la depredación del visón sobre los cormoranes es, en parte, el resultado de las capturas de visón por parte del Parque Nacional, lo que subraya la importancia de esta medida de control. Los patrones de descenso también indican que en la Isla Sur la acción del visón ha sido más grave que en

otras islas. Para ayudar a la persistencia de las aves marinas en el Parque, las islas deben mantenerse libres de depredadores carnívoros introducidos.

Manejo de la invasión del visón en espacios insulares.

Los resultados del proyecto señalan que los visones en las islas son fáciles de controlar si: (1) se evita la entrada continua de nuevos individuos; (2) se eliminan los juveniles, que son más fáciles de capturar, dado que los reproductores tienen una esperanza de vida corta. En el caso del Parque Nacional de las Islas Atlánticas se debería desarrollar un protocolo de detección temprana de la presencia de nuevos visones, con el objeto de iniciar su trampeo inmediatamente. Por último, se debe controlar la seguridad y la vigilancia de las granjas de visones de la zona de influencia del Parque para que no sean una fuente continua de individuos, debido a sueltas, abandono de granjas o fugas fortuitas. Así se debería elaborar un plan de seguimiento y control de granjas, al menos en el entorno del Parque Nacional.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro agradecimiento al personal del Parque Nacional sin cuya ayuda este trabajo no se hubiera podido realizar. Agradecer a los fareros de Sálvora su inestimable colaboración. Proyecto financiado por el OAPN, Ref. 275/2011

REFERENCIAS

- ABDELKRIM, J., PASCAL, M., CALMET, C., & SAMADI, S. 2005. Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: examples from insular Norway rat populations. *Conservation Biology* 19: 1509-1518.
- ADAMS, A. L., VAN HEEZIK, Y., DICKINSON, K. J. M., & ROBERTSON, B. C. 2014. Identifying eradication units in an invasive mammalian pest species. *Biological Invasions*: 16, 1481-1496.
- ÁLVAREZ, D. & VELANDO, A. 2007. El Cormorán moñudo en España y Gibraltar. Población en 2006-2007 y método de censo. SEO/Birdlife. Madrid
- ALLEE, W.C. 1931. *Animal aggregations*. University of Chicago Press, Chicago
- BARRETT, J.M., ORTEGO, J. & CORDERO, P.J. 2006. What should we weigh to estimate heterozygosity, alleles or loci? *Molecular Ecology*., 15, 4659-4665.
- AVISE, J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.

- BARROS, A., ALVAREZ, D. & VELANDO, A. 2013. Climate influence on fledgling sex ratio and sex-specific dispersal in a seabird. *PLoS ONE*, 8, e71358.
- BARROS, A., ALVAREZ, D. & VELANDO, A. 2014. Long-term reproductive impairment in a seabird after the Prestige oil spill. *Biology Letters*, 10, 20131041
- BARROS, A., ROMERO, R., MUNILLA, I., PÉREZ, C., VELANDO, A. 2016. Behavioural plasticity in nest-site selection of a colonial seabird in response to an invasive carnivore. *Biological Invasions*, 10.1007/s10530-016-1205-3
- BARROS, A. 2015. A conservación de poboacións periféricas en aves mariñas: o caso do corvo mariño cristado (*Phalacrocorax aristotelis* Linnaeus, 1761) no noroeste da Península Ibérica. Tesis Doctoral. Universidade de Vigo.
- BARNOSKY, A. D., MATZKE, N., TOMIYA, S., WOGAN, G. O., SWARTZ, B., QUENTAL, T. B., & FERRER, E. A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*: 471, 51-57.
- BELKHIR, K., BORSA, P., CHIKHI, L., RAUFASTE, N., & BONHOMME, F. 2004. GENETIX 4.05, Population genetics software for Windows TM. Université de Montpellier II. Montpellier.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2004. Birds in the European Union: a status assessment. Wageningen, The Netherlands: BirdLife International.
- BJÖRSSON, T.E. & HEIRSTENSSON, P. 1991. Mink in southern Breidfjörður Bay. *Wildlife Management News (Iceland)*: 7, 3-12.
- BONESI, L. & PALAZON, S. 2007 The American mink in Europe: Status, impacts, and control. *Biological Conservation*: 134, 470-483.
- BONNAUD, E. 2010. The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biological Invasions*.
- COURCHAMP, F., BERIC, L., & GASCOIGNE, J. 2008. Allee effects in ecology and conservation. *Environmental Conservation*: 36, 80-85.
- DAVID, P., PUJOL, B., VIARD, F., CASTELLA, V. & GOUDET, V. 2007. Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular Ecology*: 16, 2474-2487.
- DELIBES, M. 1983. Distribution and ecology of the Iberian Carnivores: a short review. *XV Congreso Internacional sobre la Fauna Cinegética Silvestre*, Trujillo (Cáceres), 1, 359-378.
- ESTOUP, A., & GUILLEMAUD, T. 2010. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what?. *Molecular Ecology*: 19, 4113-4130.
- EVANNO, G., REGNAUT, S., & GOUDET, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*: 14, 2611-2620.
- FALUSH, D., STEPHENS, M., & PRITCHARD, J.K. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*: 164, 1567-1587.
- FESSL, B., YOUNG, G. H., YOUNG, R. P., RODRÍGUEZ-MATAMOROS, J., DVORAK, M., TEBBICH, S., & FA, J. E. 2010. How to save the rarest Darwin's finch from extinction: the mangrove finch on Isabela Island. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*: 365, 1019-1030.
- FITZPATRICK, B.M., FORDYCE, J.A., NIEMILLER, M.L. & REYNOLDS, R.G. 2012. What can DNA tell us about Biological invasions? *Biological Invasions*: 14, 245-253.
- FURNESS, R.W., MONAGHAN, P. 1987. SEABIRD ECOLOGY. BLACKIE & SON LTD, LONDON.
- HOFFMANN, M., HILTON-TAYLOR, C., ANGULO, A., BÖHM, M., BROOKS, T. M., BUTCHART, S. H., & COLLETT, L.C. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*: 330, 1503-1509.
- HUBISZ, M.J., FALUSH, D., STEPHENS, M., & PRITCHARD, J.K. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*: 9, 1322-1332.
- HUGHES, J. B., DAILY, G. C., & EHRlich, P. R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science*: 278, 689-692.
- JONES, O. & WANG, J. 2009. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources* 10: 551-555.

- KEITH, D.A., AKÇAKAYA, H.R., THULLER, W., MIDGLEY, G.F., PEARSON, R.G., PHILLIPS, S.J. & REBELO, T.G. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4, 560-563.
- KRAMER, A. M., DENNIS, B., LIEBHOLD, A. M., & DRAKE, J.M. (2009). The evidence for Allee effects. *Population Ecology*: 51, 341-354.
- LAWSON HANDLEY, J.L., ESTOUP, A., EVANS, D. M., THOMAS, C.E., LOMBAERT, E., FACON, B., & ROY, H.E. 2011. Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl*: 56, 409-428.
- LEHIKOINEN, A., CHRISTENSEN, T. K., ÖST, M., KILPI, M., SAUROLA, P., & VATTULAINEN, A. 2008. Large-scale change in the sex ratio of a declining eider *Somateria mollissima* population. *Wildlife Biology*: 14, 288-301.
- MACDONALD, D.W. & HARRINGTON, L.A. 2003 The American mink: the triumph and tragedy of adaptation out of context. *NZ Journal of Zoology*: 30, 421-441.
- MELERO, Y., & PALAZÓN, S. 2011. Visón americano – *Neovison vison*. En: A. Salvador & J. Cassinello, J. (eds.). *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- MEDINA, F.M., & NOGALES, M. 2009. A review on the impacts of feral cats (*Felis silvestris catus*) in the Canary Islands: implications for the conservation of its endangered fauna. *Biodiversity and Conservation*: 18, 829-846.
- MUNILLA, I. & VELANDO, A. 2010. Estrategias de conservación frente a múltiples amenazas: el cormorán moñudo en el parque nacional marítimo y terrestre de las islas atlánticas de Galicia. *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2006-2009*. Pags: 377-395
- NORRIS, K., ATKINSON, P.W., & GILL, J.A. 2004. Climate change and coastal waterbird populations—past declines and future impacts. *Ibis*: 146, 82-89.
- PEREIRA, P. 2006. Estudio de la metodología para el control de la población de visón americano en el archipiélago de Sálvora en el Parque Nacional Islas Atlánticas de Galicia. Informe no publicado
- PEREIRA, H. M., LEADLEY, P. W., PROENÇA, V., ALKEMADE, R., SCHARLEMANN, J. P., FERNANDEZ-MANJARRÉS, J. F., & WALPOLE, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*: 330, 1496-1501.
- PIRY, S., ALAPETITE, A., CORNUET, J. M., PAETKAU, D., BAUDOUIN, L., & ESTOUP, A. 2004. GENECLASS2: A SOFTWARE FOR GENETIC ASSIGNMENT AND FIRST-GENERATION MIGRANT DETECTION. *JOURNAL OF HEREDITY*, 95(6), 536-539.
- PAETKAU, D., SLADE, R., BURDEN, M., & ESTOUP, A. 2004. Genetic assignment methods for the direct, real time estimation of migration rate: a simulation based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology*: 13, 55-65.
- PEAKALL, R., & SMOUSE, P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*: 28, 2537-2539.
- PRITCHARD, J.K., STEPHENS, M., & DONNELLY, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*: 155, 945-959.
- RANNALA, B., & MOUNTAIN, J.L. 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*: 94, 9197-9201.
- ROLLINS, L.A., WOOLNOUGH, A.P., WILTON, A.N., SINCLAIR, R. & SHERWIN, W.B. 2009. Invasive species can't cover their tracks: using microsatellites to assist management of starling (*Sturnus vulgaris*) populations in Western Australia. *Molecular Ecology*: 18, 1560-1573.
- SIH, A., FERRARI, M C., & HARRIS, D.J. 2011. Evolution and behavioural responses to human induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*: 4, 367-387.
- TAKEZAKI, N., NEI, M., & TAMURA, K. 2010. POPTREE2: Software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with Windows interface. *Molecular Biology and Evolution*: 27: 747-752.

- VEALE, A.J., EDGE, K.A., MCMURTRIE, P., FEWSTER, R.M., CLOUT, M.N., & GLEESON, D.M. 2013. Using genetic techniques to quantify reinvasion, survival and in situ breeding rates during control operations. *Molecular Ecology*: 220, 5071-5083.
- VELANDO, A. & ALVAREZ, D. 2004. Cormoran Moñudo, *Phalacrocorax aristotelis aristotelis*. En: A. Madroño, C. Gonzalez & J.C. Atienza (eds.), Libro Rojo de las Aves de España. Ministerio de Medio Ambiente-SEO/Birdlife, Madrid.
- VELANDO, A. & FREIRE, J. 2001. How general is the central-periphery distribution among seabird colonies? Nest spatial pattern in the European shag. *Condor*: 103, 544-554.
- VELANDO, A. & FREIRE, J. 2002. Population modelling of European shag at their southern limit: conservation implications. *Biological Conservation*: 107, 59-69.
- VELANDO, A. & FREIRE, J. 2003. Nest-Site Characteristics, occupation and breeding success in the European Shag. *Waterbirds*: 26, 473-483
- VELANDO, A. & MARQUEZ, J.C. 2002 Predation risk and habitat selection in the inca tern (*Larosterna inca*). *Canadian Journal of Zoology* 80: 1117-1123
- VELANDO, A. & MUNILLA, I. 2008. Plan de Conservación del Cormorán Moñudo en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas. Universidade de Vigo.
- VELANDO, A., & MUNILLA, I. 2011. Conservación del Cormorán moñudo en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. *Boletín GIAM* 35, 9-18
- VELANDO, A., GRAVES, J. & ORTEGA-RUANO, J.E. 2002. Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Ibis*: 144, 9-16.
- VELANDO, A., ÁLVAREZ, D., MOURIÑO, J., ARCOS, F. & BARROS, A. 2005.a Population trends and reproductive success of European Shag following the Prestige oil spill in the Iberian Peninsula. *Journal of Ornithology*: 146, 116-120.
- VELANDO, A., MUNILLA, I. & LEYENDA, P.M. 2005.b Short-term indirect effects of the Prestige oil spill on a marine top predator: changes in prey availability for European shags. *Marine Ecology Progress Series*: 302, 263-274.
- VELANDO, A., MUNILLA, I., LÓPEZ-ALONSO, M., FREIRE, J., PÉREZ, C. 2010. EROD activity and stable isotopes in seabirds to disentangle marine food web contamination after the Prestige oil spill. *Environmental Pollution*: 158, 1275-1280.
- VELANDO, A., BARROS, Á., MORÁN, P. 2015. Heterozygosity-fitness correlations in a declining seabird population. *Molecular Ecology*: 24, 1007-1018.
- VIDAL-FIGURAUEROA, T. & DELIBES, M. 1987. Primeros datos sobre el visón americano (*Mustela vison*) en el suroeste de Galicia y noroeste de Portugal. *Ecología*, 1: 145-152.
- VOTIER, S.C., HATCHWELL, B.J., BECKERMAN, A., MCCLEERY, R.H., HUNTER, F.M., PELLATT, J., TRINDER, M. & BIRKHEAD, T.R. 2005. Oil pollution and climate have wide scale impacts on seabird demographics. *Ecology Letters*: 8, 1157-1164.