

PROCESOS DE COLONIZACIÓN Y AGREGACIÓN SOCIAL EN LA PARDELA CENICIENTA (CALONECTRIS DIOMEDEA) EN GALICIA

IGNACIO MUNILLA RUMBAO¹, ALBERTO VELANDO RODRÍGUEZ²
Y MERITXELL GENOVART MILLET³

RESUMEN

La pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*) colonizó el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia en 2007 y actualmente se encuentra en las islas Monteagudo y Sur del archipiélago de las Cíes. La estima de la población es de 22 sitios aparentemente ocupados, la mayor parte de ellos (19 sitios) en Tropezas (Monteagudo). Además Galicia cuenta con otras dos colonias, también de fundación reciente, en Sisargas (17 sitios) y Coelleira (22 sitios). Para el conjunto de Galicia se observó una tendencia creciente del número de sitios aparentemente ocupados, del número de parejas reproductoras y del número de pollos entre 2009 y 2013, si bien la proporción de sitios ocupados por parejas reproductoras a lo largo de estos años en las tres localidades fue muy variable. La comparación con datos morfométricos de las subespecies mediterránea (*C.d.diomedea*) y atlántica (*C.d.borealis*) indica que la mayoría de las aves de Galicia se asemejan a *borealis*; no obstante, la proporción de individuos intermedios es considerable y algunos se clasificarían como *diomedea*. Este resultado es coherente con los datos genéticos y con la escucha de reclamos de *diomedea* en las colonias gallegas. Existe un dimorfismo sexual marcado que varía en función de la colonia. La heterocigosidad media de las pardelas del Parque Nacional, medida en 10 microsatélites nucleares polimórficos fue de $0,43 \pm 0,25$, semejante a la del resto de colonias gallegas y a la de otras de la especie. En general, ninguno de los 5 índices de diversidad genética empleados muestra indicios de que la diversidad genética de las colonias gallegas sea inferior a la de las colonias históricas y numerosas. Los valores de los índices de fijación (F_{ST}) entre pares de poblaciones muestran que las diferencias genéticas entre las colonias gallegas son pequeñas aunque en el par Sisargas-Coelleira son significativas. La comparación con otras colonias atlánticas (Berlingas, Azores, Canarias, Selvagens y Desertas) y mediterráneas (Menorca, Mallorca, Alborán y Túnez) muestra que las colonias gallegas se diferencian genéticamente de Selvagens, Desertas y de todas las colonias mediterráneas excepto Túnez. Los métodos de análisis Bayesianos mostraron que las pardelas gallegas se agrupaban claramente con los individuos atlánticos, si bien algunas presentaron una traza mediterránea. Mediante el análisis químico de las plumas que recubren la glándula uropigial se cuantificaron 27 compuestos, cuatro de ellos aparecieron siempre y otros 8 están presentes en más de la mitad de los individuos muestreados. Existen cuatro terpenos que, cuando están presentes, presentan unas abundancias muy superiores al resto. Cinco compuestos son responsables de las diferencias encontradas entre las tres co-

¹ Departamento de Botánica, Universidade de Santiago de Compostela. 15784 Santiago de Compostela. Teléfono: 981562927. email: ignacio.munilla@gmx.es

² Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal, Universidade de Vigo. E-36310 Vigo, Galicia- Spain. Teléfono: 986812590. email: avelando@uvigo.es

³ Grupo de Ecología de Poblaciones, Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Spain. Teléfono: 971611929. email: xell@imedea.uib-csic.es

lonias de Galicia en cuanto a la composición química de las secreciones uropigiales y, además, cada colonia cuenta con ciertos compuestos característicos. Los resultados de la parte más aplicada del proyecto han demostrado que mediante la emisión de estímulos acústicos se puede conseguir que las pardelas cenicientas ocupen estructuras artificiales apropiadas para la cría. Nuestra experiencia sugiere que es posible propiciar la formación de colonias de pardela cenicienta mediante el uso combinado de estímulos de agregación social y estructuras de anidamiento artificiales y apoya el empleo de vallados interiores como una medida eficaz en la gestión de especies vulnerables amenazadas por carnívoros terrestres en islas.

Palabras clave: conservación, aves marinas, diversidad genética, formación de colonias, olor, procelariformes, técnicas de atracción social, vallados contra depredadores.

SUMMARY

Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*) colonized the National Park of the Atlantic Islands of Galicia in 2007 and are now distributed in two of the Cíes islands: Monteagudo and Sur. The population was estimated at 22 apparently occupied sites of which 19 sites were located in Tropezas (Monteagudo), a colony that was first discovered in 2011. In addition to Cíes, Cory's shearwaters in Galicia breed in the islands of Sisargas (17 sites) and Coelleira (22 sites). The proportion of sites occupied by breeding pairs and the number of chicks produced by these colonies showed an upward trend during the period of study (2009-2013). Biometric comparisons with literature data suggest that the majority of the birds that were captured in Galicia ($N = 108$) belonged to the Atlantic subspecies (*C.d.borealis*); however, the measurements in some individuals were intermediate between those of the Atlantic and the Mediterranean (*C.d.diomedea*) subspecies, and a few birds were clearly Mediterranean. This result is in accordance with genetic data and with records of Mediterranean birds calling at night in the colonies of Galicia. The sexual dimorphism of the birds attending Galicia is quite large and depends on the colony. The mean heterozygosity of the Cory's shearwaters that attended the National Park, as measured in 10 nuclear microsatellites was similar to that obtained in other Galician colonies and elsewhere (Nei Index \pm SD = $0,43 \pm 0,25$). Accordingly, none of the five indices of genetic diversity used showed signs of a reduction in the genetic diversity of the birds attending colonies in Galicia. Pairwise comparisons by means of the Fixation Index (F_{ST}) showed that the genetic differences between the colonies of Galicia were small and larger for the Sisargas-Coelleira pair. Pairwise comparisons with other populations of the species suggested a small genetic differentiation with the Atlantic populations of Berlengas, Azores and Canaries and with the Mediterranean population of Habibas in Tunisia. Bayesian clustering showed that the genetic structure of our baseline data was best explained as being structured in two main clusters (i.e., Atlantic and Mediterranean) and clearly grouped the Galician birds as of Atlantic origin; nonetheless a few birds showed a Mediterranean signature. We used gas chromatography-mass spectrometry to analyse the volatile compounds in the uropygial feathers of the Cory's shearwaters that were attending colonies in Galicia. In total 27 compounds were quantified of which four occurred in all individuals and a further eight showed a frequency of occurrence over 50%. Four terpenes, when present, unparalleled relative abundances. The differences between colonies in the chemical composition of uropygial secretions were mostly due to differences in the relative abundances of just five compounds. Moreover, each colony can be characterized by higher abundances of certain compounds. Introduced terrestrial carnivores have been identified as one of the major threats to be faced by the birds attempting to breed in the National Park and elsewhere in Galicia. One of the objectives of this project was to investigate the means to establish a breeding population of Cory's shearwaters in areas that are free of terrestrial carnivores. Two enclosure areas in the island of Monteagudo (Cíes) were targeted for this

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

colonization experiment, Valgada (1600 m²) and Queimador (600 m²). Protection was accomplished by means of a floppy-top fence, vocalization playback systems and olfactory cues were used to attract potential breeders and a total of 20 nest chambers were installed. The social attraction systems were fully operative in April 2013 and by July 2013 we succeeded in attracting Cory's shearwaters to three of the nest chambers provided. The methods developed in this project are directly applicable to the conservation of Cory's shearwaters as well as other procelariids that may be attracted by sound recordings. This project provided a worked example of the use of interior fences as a conservation tool in islands that are threatened by introduced terrestrial carnivores.

Key words: Atlantic Islands of Galicia National Park, coloniality, Cory's shearwater, genetic diversity, procelariids, seabird conservation, social attraction techniques,

INTRODUCCIÓN

Las aves marinas constituyen el grupo de aves más amenazado del planeta (BirdLife International, 2000). El caso de los procelarifórmes es paradigmático pues, de las 130 especies evaluadas por la IUCN (2009), 59 (45%) cumplían criterios que las clasificaban como amenazadas de extinción. El 98% de las 274 especies descritas de aves marinas se reproducen de forma colonial (LACK, 1968; FURNESS & MONAGHAN, 1987); esto es, se reúnen para criar en unidades poblacionales espacialmente discretas, comúnmente denominadas colonias. Las colonias de aves marinas constituyen unidades poblacionales que encajan bien en una dinámica metapoblacional típica (FREDERIKSEN & PETERSEN, 2000; BRETON *et al.*, 2006; PEERY *et al.*, 2006), mientras que la existencia de poblaciones genéticamente estructuradas podría constituir un patrón relativamente común en las aves marinas pues no resulta infrecuente que poblaciones simpátricas exhiban una diferenciación genética profunda (SMITH & FRIESEN, 2007; FRIESEN *et al.*, 2007). Una estructura filogenética bien patente conlleva múltiples unidades evolutivas relevantes en conservación (MORITZ, 1994; CRANDALL *et al.*, 2000).

Tanto la colonización de nuevas localidades como el ingreso de nuevos reclutas en las colonias de reciente fundación son procesos que ayudan a reducir el riesgo de extinción. En las aves marinas, la cría colonial supone la concentración de toda la población reproductora en un número

relativamente reducido de localidades, a veces en una única isla (véase DEL HOYO, 1992, 1996). La fundación de nuevas colonias puede constituir una buena estrategia para asegurar la persistencia de las especies, ya que disminuye la probabilidad de extinción por causa de la variabilidad ambiental mientras que el reclutamiento permitiría minimizar la acción de los procesos estocásticos de extinción (COUGHLEY & GUNN, 1996; ORTEGO *et al.*, 2008). Las aves marinas constituyen uno de los componentes más valiosos y característicos del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia y este espacio representa un papel principal en la conservación de las aves marinas del litoral Atlántico Ibérico (véase MUNILLA & VELANDO, 2008). En esta zona del Atlántico las aves marinas han protagonizado varios eventos recientes de colonización, generalmente a cargo de especies de distribución boreal que alcanzarían aquí su límite sur de distribución: la gaviota tridáctila, *Rissa tridactyla*, circa 1974; la sombría, *Larus fuscus*, circa 1974 y el gavión *Larus marinus*, circa 2007. El caso de la pardela cenicienta, *Calonectris diomedea*, cuya reproducción en Galicia confirmamos en 2008 supone una expansión del área de distribución en sentido contrario.

Aún cuando el proyecto planteaba el estudio de las dos procelarifórmes del Parque Nacional, la pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*) y el paño europeo (*Hydrobates pelagicus*), este artículo se centra en la investigación relativa a los procesos de formación y crecimiento de colonias reproductivas en la primera de ellas. Desde hace unos pocos años

(2007), la pardela cenicienta está colonizando las islas del Parque y otros puntos de Galicia de manera espontánea, lo que ofrece una excelente oportunidad para su empleo como modelo en el estudio de los procesos de formación de colonias. La pardela cenicienta es un ave marina de tamaño medio (45 cm) que se alimenta en la superficie del mar tanto en aguas litorales y pelágicas como oceánicas (véase REYES-GONZÁLEZ & GONZÁLEZ-SOLÍS, 2011 para una revisión actualizada y completa de la biología de la especie). Pasa la mayor parte de su vida en el mar ya que únicamente se acerca a tierra para reproducirse y cuando se encuentra en las colonias de cría presenta hábitos exclusivamente nocturnos. En la actualidad, el taxón se compone de dos subespecies (véase GÓMEZ-DÍAZ *et al.*, 2006), la pardela cenicienta mediterránea (*C.d.diomedea*) y la pardela cenicienta atlántica (*C.d.borealis*), si bien algunos autores las consideran como especies distintas (SANGSTER *et al.*, 2012, pero véase GENOVART *et al.*, 2013).

En relación al estudio de los procesos de formación y crecimiento de colonias en la pardela cenicienta uno de los objetivos principales era conocer las características genéticas y fenotípicas de los individuos que participan en la colonización de la costa de Galicia; concretamente, se pretendía conocer su filiación geográfica, y su diversidad genética y fenotípica, mediante su comparación con poblaciones macaronésicas y del Mediterráneo. Uno de los componentes más novedosos de este proyecto es quizá, la caracterización de los patrones de olor de las pardelas cenicientas. Los procelarifformes se caracterizan por un sentido del olfato muy desarrollado (BANG, 1966; WENZEL & MEISAMI, 1987) que les sirve para localizar su alimento en las vastas extensiones oceánicas (NEVITT, 2008) y se distinguen por un olor fuerte y almizclado que impregna su plumaje, el nido y los huevos (BONADONNA *et al.*, 2007). En relación a la comunicación química entre congéneres, se ha demostrado que algunas especies son capaces de reconocer a otros individuos gracias al olor (NEVITT, 2008). En las especies que nidifican en madrigueras el olor puede ser fundamental para encontrar el nido (véase NEVITT & BONA-

DONNA, 2005; O'DWYER *et al.*, 2008) y se ha demostrado que los pollos de paño europeo son capaces de reconocer y encontrar su propio nido (el lugar donde los padres les dan de comer) por el olor (MINGUEZ, 1997, DE LEÓN *et al.*, 2003). El olor (información química) podría tener un papel importante en la elección de pareja dentro de los procelarifformes (ZELANO & EDWARDS, 2002; véase también DOUGLAS, 2008; HAGELIN, 2004; HAGELIN & JONES, 2007; véase NEVITT, 2008). La selección de pareja es un proceso crucial en estas aves ya que el emparejamiento es muy duradero, solo ponen un huevo al año y la paternidad extramarital es infrecuente (JOUVENTIN *et al.*, 1999).

El segundo de los objetivos principales de este trabajo ha consistido en poner a punto técnicas capaces de favorecer la colonización basadas en métodos de atracción social. La presencia de congéneres constituye un estímulo con aplicaciones evidentes en la conservación de especies cuyas poblaciones se reparten por hábitats fragmentados (REED & DOBSON, 1993). De hecho, se ha planteado que, en aves marinas, la falta de estímulos sociales reduce sobremanera la probabilidad de colonización espontánea de hábitats por otra parte óptimos (PARKER *et al.*, 2007). La importancia de los estímulos sociales en estos organismos se ha puesto de manifiesto igualmente en el estudio de los patrones de distribución de los nidos dentro de las colonias (p.ej.: VELANDO & FREIRE, 2001). Las llamadas «técnicas de atracción social» tienen como finalidad conseguir un contexto social que favorezca la reproducción. Mediante diversos medios visuales (cimbeles, reproducciones de pollos y huevos, espejos, etc.) y acústicos (vocalizaciones grabadas) se trata de convencer a potenciales reclutas de que han dado con un lugar óptimo para reproducirse. Esta herramienta de conservación fue empleada por primera vez hace apenas 25 años con charranes (KRESS, 1983) y se ha mostrado muy efectiva en la restauración de colonias de aves marinas, fundamentalmente procelarifformes (véase la revisión de JONES & KRESS, 2012). Los métodos acústicos se consideran particularmente apropiados en el caso de los procelarifformes por tratarse de especies con hábitos coloniales nocturnos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Distribución, censo y muestreo de las colonias

El estudio de la distribución de la pardela cenicienta en el Parque Nacional se basó en la localización previa de posibles concentraciones vespertinas en el mar (balsas), escuchas nocturnas y el reconocimiento sobre el terreno de zonas propicias. Para localizar y censar balsas se realizaron censos desde embarcación y censos desde tierra (observaciones sistemáticas del espacio marítimo desde puntos de la costa que sirven de apoyo y complemento a los censos desde embarcación). Entre mayo y septiembre se realizaron 6 censos desde embarcación del espacio marítimo del archipiélago de Cíes (uno en 2010, dos en 2012 y tres en 2013) Ons (2010, 2013) y Sálvora (2010). En los censos desde tierra se cubrieron los cuadrantes N y W del archipiélago de Cíes (2011-13) y el espacio marítimo al oeste de Ons (2011). Las escuchas se concentraron en los meses de junio y julio de 2010 y 2013, cuando se atendieron zonas propicias de las islas Monteagudo y Sur (Cíes), desde la puesta de sol hasta las 02:00 horas.

En el periodo 2009-13 se determinó el número de sitios aparentemente ocupados por pardelas cenicientas en las tres colonias de Galicia (Cíes, Sisargas y Coelleira) mediante dos o tres visitas anuales a cada una de ellas. En las zonas donde las aves tomaban tierra se examinaron de noche y de día todos los sitios susceptibles de albergar pardelas, por lo común huras y cavidades bajo rocas semienterradas en la base de acantilados. Se consideró que un sitio estaba ocupado si presentaba alguna evidencia de que las pardelas habían permanecido en él; desde la observación directa (con o sin endoscopio) de al menos un ave, hasta la presencia de huellas y señales claras (sitios pisados, plumas o plumón de pardela). Se considero que el sitio estaba siendo ocupado por una pareja reproductora (sitio de cría) si se encontraban huevos (cáscaras) o pollos. Todos los sitios se situaron en un croquis apoyado en fotografías y se marcaron con un código individual inscrito en una chapa de resina sintética adherida

a la roca. Se marcaron en total 86 sitios (27 en Cíes, 21 en Sisargas y 38 en Coelleira).

Muestreo de individuos

Se realizaron 133 capturas de adultos y pollos que se corresponden con 108 individuos distintos. Todas las capturas, adultos y pollos, se marcaron con anillas metálicas. La mayoría de los adultos se encontraban dentro de sitios propicios para la nidificación, aunque también se capturaron algunos ejemplares al descubierto. Todos los ejemplares capturados fueron pesados (g) y se le tomaron medidas del pico (longitud y anchura), cabeza, tarso y ala. También se tomó una pequeña muestra de sangre de los individuos para el estudio del ADN y una muestra de plumas uropigiales con el fin de caracterizar las secreciones de la glándula uropigial (muestras de olor).

La muestra de sangre se conservó en un criotubo de 2 ml con etanol absoluto a temperatura ambiente hasta su procesamiento en el laboratorio. El ADN total se aisló a partir de las muestras de sangre mediante incubación toda la noche a 55°C en una solución tampón SET (SAMBROOK *et al.*, 1989) con 30 µl de SDS al 10% y 2,5 unidades/ml de proteinasa K, seguido de un protocolo fenol/cloroformo estándar. El ADN se resuspendió en una solución tampón TE (SAMBROOK *et al.*, 1989). Las reacciones de amplificación se realizaron en un volumen total de 10 µl con 0,4 µM de cada *primer* (marcado fluorescentemente con VIC, NED6, FAM, PET y FAM), 0,2 mM dNTP, 1x Taq buffer, 1 U de Taq DNA polimerasa (Bioline), 2-3 mM de MgCl₂ (en función del primer) y 1-2 µl de ADN. Se analizaron 10 locus microsatélites, 6 locus microsatélites previamente diseñados para la pardela balear *Puffinus mauretanicus* (GONZÁLEZ *et al.*, 2009) y que han resultado polimórficos en la pardela cenicienta (GONZÁLEZ *et al.*, 2009; GENOVART *et al.*, 2013) y 4 locus microsatélites diseñados específicamente para la pardela cenicienta (BRIED *et al.*, 2008). Las condiciones de amplificación fueron las siguientes: 2 min. iniciales a 94°C, 34 ciclos de 30 segundos a 95°C, 30 segundos a 50°C-60 °C y 30 segundos a 72°C, con una fase final de extensión de 5 min. a 72°C. Las reacciones se analizaron directamente

a partir de los productos de amplificación de PCR mediante un secuenciador automático ABI 3100 (Applied Biosystems, Warrington, UK) y del software ABI GeneMapper v. 3,7 con su posterior comprobación visual. Los alelos se codificaron como tamaño del producto de PCR. Determinamos el sexo de las aves mediante amplificación por PCR de los genes CHD (ELLEGREN, 1996; GRIFFITHS *et al.*, 1998). Hervimos la sangre en 100mM de NaOH durante 10 minutos a 100°C antes de ser incorporada a la reacción de la PCR. Los protocolos de amplificación por PCR se modificaron a partir del protocolo de FRIDOLFS-SON & ELLEGREN (1999) utilizando el set de cebadores 2550F-2718R. Los productos se corrieron en un gel de agarosa al 3% teñido con bromuro de etidio y aquellas muestras que se visualizaban en el gel como una sola banda se clasificaban como machos y aquellas donde se observaban dos bandas, como hembras.

La muestra de plumas se encapsuló en el campo y en la extracción de los compuestos volátiles responsables del olor se utilizó la trenza de fibras absorbentes SPME. Para la determinación de los compuestos que participan en el olor de las aves se usó un cromatógrafo de gases con columna generalista (HP-5MS Ultra Inert 30 m, 0,25 mm, 0,25 μ m. Ref: 19091S-433UI).

Sistema de atracción de pardelas

Durante el mes de abril de 2011 se instalaron dos parcelas experimentales en la cara oeste de la isla de Monteagudo (Figura 1), en las zonas conocidas como «Queimador» y «Valgada», de 600 m² y 1.600 m² respectivamente (Foto 1). Debido a la presencia de carnívoros terrestres en Cíes, gato asilvestrado (*Felis catus*) y visón americano (*Neovison vison*) y a la vulnerabilidad de las aves a estos depredadores, las parcelas se protegieron con un vallado de malla metálica del tipo *floppy-top* o de «visera floja» (Foto 2) en el que el paño de malla de la parte superior se deja colgando hacia fuera (diseñado a partir de LONG & ROBLEY, 2004). Cada parcela se dotó de un sistema de sonido autónomo y programable que emitía de manera automática grabaciones de reclamos de pardela desde la puesta del sol hasta las 02:00



Figura 1 Localización de las zonas ocupadas por la pardela cenicienta (círculos negros) y de los vallados con el sistema de atracción de pardelas (rectángulos) en las islas Cíes (Parque Nacional de las islas atlánticas de Galicia).

Figure 1 Breeding areas of Cory's shearwaters in the Cíes islands at the National Park of the Atlantic Islands of Galicia (solid circles) and location of the two fenced plots where the social attraction systems were operating (open rectangles).

horas diariamente desde abril a septiembre. El sistema consta de un módulo de generación de energía fotovoltaica, una batería y un equipo de sonido amplificado con seis altavoces de salida orientados al mar. Las grabaciones se tomaron de ROBB & MULLARNEY (2008) y reproducían el ambiente de una colonia de pardelas. En 2013 se instalaron 20 cajones de cría (12 en Valgada y 8 en Queimador), estructuras de madera semienterradas de 100 × 60 × 25 cm con cubierta, paredes laterales y sin fondo, con una entrada a ras de suelo mirando al mar y una portezuela lateral abatible para inspección, todo ello recubierto con tierra y vegetación (Foto 3). A la mitad de los cajones, escogidos de manera aleatoria, se les asignó un tratamiento de olor (restos de bolsas de anillamiento, plumas y otros restos orgánicos



Foto 1. Vista general de Queimador (Monteagudo, islas Cíes) uno de los dos recintos vallados donde se encuentran instalados los sistemas de atracción de pardelas cenicientas en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia.

Photo 1. Overview of Queimador (Monteagudo, Cíes islands), one of the two enclosure areas wherein a social attraction system aimed at Cory's shearwaters is operating at the National park of the Atlantic Islands of Galicia.

Autora / Author: Paula Domínguez.

procedentes de nidos de colonias de pardelas cenicientas). Con el objeto de comprobar si las pardelas acudían en respuesta a las grabaciones, tomaban tierra y ocupaban los nidales se estableció una rutina de seguimiento durante el tiempo de emisión de reclamos que incluía la inspección del interior de los cajones de cría. Debido a diversos problemas técnicos el sistema no funcionó correctamente en los dos vallados hasta 2013. Ese año el seguimiento tuvo lugar diariamente, en semanas alternas, de mayo a septiembre y se instaló una cámara de infrarrojos de disparo automático en A Valgada.

Análisis estadístico

Analizamos genéticamente las muestras de 297 pardelas cenicientas procedentes de las 3 colo-

nias gallegas, 5 colonias atlánticas: Berlengas (Portugal continental), Tenerife (islas Canarias), Selvagens, Desertas y Azores; y 3 colonias mediterráneas: illa de l'Aire (Menorca), Pantaleu (Mallorca) y Habibas (Túnez) (Tabla 1). Calculamos el número promedio de alelos por locus, así como la heterocigosidad, tanto observada como esperada (NEI, 1978) utilizando el programa Genetix v. 4,05 (BELKHIR *et al.*, 1996). Con el mismo software, se calculó el coeficiente de endogamia (F_{IS}) y se comprobó si se observaban desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg. La presencia de asociaciones no aleatorias entre pares de loci (linkage disequilibrium) se contrastó mediante una prueba de más de 1000 permutaciones. En cuanto al flujo de genes, y tal y como se recomienda en estos casos, se utilizaron los índices F-statistics (BALLOUX & GOUDET, 2002; GAGGIOTTI *et al.*, 1999). Para ello se creó



Foto 2. Detalle de la valla de «visera floja» empleada para impedir la entrada de depredadores carnívoros terrestres a los cercados.

Photo 2. A close view of the floppy-top fence that was used to prevent terrestrial carnivores from entering the enclosure areas.

Autor/Author: I.M.R.



Foto 3. Cajón de cría una vez instalado en el terreno.

Photo 3. Nest chamber for Cory's shearwaters.

Autor/Author: Paula Domínguez.

la correspondiente matriz de distancias genéticas F_{ST} entre pares de colonias (WEIR & COCKERHAM, 1984) y se estimó su nivel de significación mediante una prueba de más de 1.000 permutaciones con Arlequin v. 2. (SCHNEIDER *et al.*, 2000). Para reducir la probabilidad de cometer un error de Tipo I, utilizamos correcciones secuenciales de Bonferroni en todas las pruebas con comparaciones múltiples (RICE 1989). Asimismo, se examinó la posible estructura poblacional mediante una aproximación Bayesiana de aglomeración (*clusters*) con el programa Structure (PRITCHARD *et al.*, 2000). Este programa asigna genotipos individuales en función del número de poblaciones o *clusters* (K). La estima de K se basó en la probabilidad asociada en 10 supuestos (desde $K=1$ hasta $K=10$). El modelo utilizado (*admixture ancestry model*) tiene en cuenta las correlaciones entre frecuencias de alelos para optimizar las agrupaciones (FALUSH *et al.*, 2003).

Cada réplica se corrió 1.000.000 iteraciones después de un *burn-in* de 100.000.

El estudio morfométrico se abordó, en cada sexo por separado, mediante un análisis de componentes principales sobre la matriz de correlación de cuatro variables (anchura y longitud del pico, longitud del ala y longitud del tarso). Las variables del análisis se estandarizaron (media = 0 y desviación típica = 1) tras comprobar gráficamente que seguían una distribución aproximadamente normal. El valor del primero de los componentes principales se utilizó como variable representativa de las dimensiones de los individuos en los análisis de la varianza (ANOVA) realizados para contrastar diferencias espaciales (entre colonias) e interacciones de primer orden (sexo x colonia). Los datos morfométricos de otras poblaciones se tomaron de REYES-GONZÁLEZ & GONZÁLEZ-SOLÍS (2011; Tabla 1) y GRANADEIRO (1993). En la selección de las funciones canónicas discriminantes, según las frecuencias relativas de los compuestos volátiles obtenidos en cada isla, se siguió el criterio de la lambda de Wilks. Todos los resultados se expresan como el intervalo de la media \pm la desviación típica.

Colonia	N	P	a	H _{observada} (±SD)	H _{esperada} (±SD)	Diversidad génica	F _{IS}
Galicia							
Parque Nacional (Cíes)	21	8/9	5,1	0,43±0,25	0,56±0,24	0,50±0,27	0,23
Sisargas	27	8/8	5,6	0,47±0,26	0,55±0,26	0,43±0,24	0,15
Coelleira	55	9/9	5,9	0,42±0,23	0,44±0,26	0,43±0,24	0,14
Atlántico							
Berlenga (Portugal)	20	9/9	4,3	0,36±0,29	0,44±0,28	0,44±0,25	0,21
Canarias	25	10/9	4,8	0,40±0,25	0,49±0,24	0,44±0,25	0,20
Selvagens	18	9/8	5,0	0,54±0,27	0,61±0,24	0,54±0,30	0,11
Desertas	20	10/9	5,3	0,42±0,26	0,52±0,24	0,47±0,26	0,21
Azores	20	10/10	4,4	0,42±0,27	0,44±0,29	0,43±0,24	0,06
Mediterráneo							
Illa de l'Aire (Menorca)	22	10/9	4,9	0,46±0,22	0,57±0,21	0,52±0,28	0,19
Pantaleu (Mallorca)	28	10/10	4,5	0,39±0,23	0,51±0,19	0,50±0,27	0,24
Habibas (Tunisie)	19	9/9	4,2	0,41±0,29	0,52±0,29	0,48±0,27	0,22

Tabla 1. Tamaño muestral y descriptores de diversidad genética en poblaciones gallegas, atlánticas y mediterráneas de pardela cenicienta. N= individuos muestreados; P= número de locus utilizables / número de locus polimórficos; a: número medio de alelos por locus; H_{observada} y H_{esperada} = heterocigosidad observada y esperada (NEI, 1978); diversidad génica promedio en todos los loci; F_{IS}= estimas promedio del coeficiente de endogamia.

Table 1. Sample size and indices of genetic diversity in Cory's shearwater populations from Galicia, the Atlantic and the Mediterranean. N= sample size (individuals); P= number of suitable loci / number of polymorphic loci; a: mean number of alleles per locus; H_{observada} y H_{esperada} = realized and expected heterozygosity (NEI, 1978); overall mean gene diversity; F_{IS}= estimates for the inbreeding coefficient.

RESULTADOS

Distribución, censo y productividad

La pardela cenicienta se reproduce en tres archipiélagos de Galicia: Cíes, Sisargas y Coelleira. Dentro del Parque Nacional la ocupación se circunscribe a dos islas del archipiélago de Cíes: Monteagudo y Sur (Figura 1). En Monteagudo existe una colonia en As Tropezas y se han localizado sitios ocupados en la ensenada de A Percha. En la isla Sur los sitios ocupados fueron localizados en el tramo Balcóeira – Gavotos. La estima de la población del Parque es de 22 sitios aparentemente ocupados, la mayor parte en Tropezas (Figura 2). Para el conjunto de Galicia se han localizado 61 sitios ocupados y la población se distribuye aproximadamente a partes iguales entre los tres archipiélagos. Los datos de

recuento de balsas sugieren que la población total de pardelas de Galicia está constituida por unos pocos cientos (200-300) de aves, así en 2013, las balsas más numerosas en Cíes, Sisargas y Coelleira sumaron respectivamente 54, 116 y 59 aves. Para el conjunto de Galicia se observó una tendencia creciente del número de sitios aparentemente ocupados, del número de parejas nidificantes y del número de pollos entre 2009 y 2013 (Figura 3). La proporción de sitios ocupados por parejas reproductoras a lo largo de estos años en las tres localidades fue muy variable y los valores más altos correspondieron a Coelleira en 2013 con 14 parejas nidificantes (64% de los sitios ocupados) que produjeron al menos 6 pollos (0,27 pollos por sitio ocupado). En el Parque Nacional únicamente constatamos la reproducción con éxito (pollos grandes) en 2013.

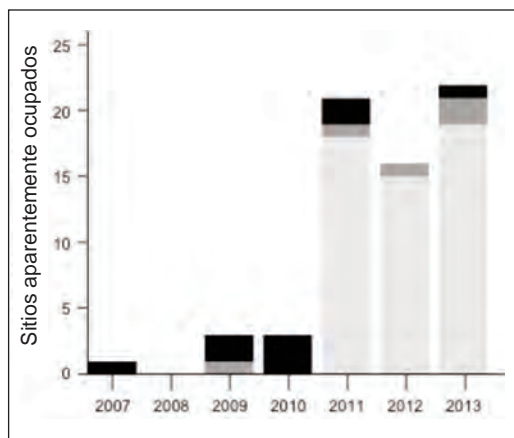


Figura 2. Número de sitios ocupados por pardelas cenicientas en las tres zonas de reproducción de las islas Cíes (Parque Nacional de las islas atlánticas de Galicia) durante el periodo 2007-2013. As Tropezas (barras gris claro), A Percha (barra gris oscuro), Sur (barras negras).

Figure 2. Number of sites occupied by Cory's shearwaters in the three breeding areas of the Cíes Islands (National Park of the Atlantic Islands of Galicia) during 2007-2013. As Tropezas (light grey bars), A Percha (dark grey bars), Sur (black bars).

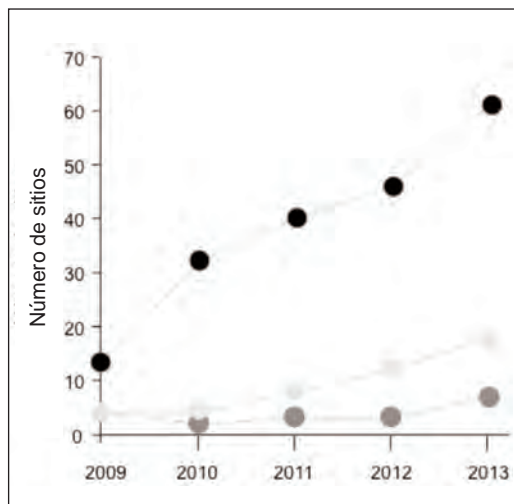


Figura 3. Nidificación de la pardela cenicienta en Galicia en el periodo 2009-2013. Se indica el número de sitios aparentemente ocupados (círculos negros), el número de parejas nidificantes (círculos gris claro) y el número de pollos (círculos gris oscuro).

Figure 3. Breeding record of the Cory's shearwater in Galicia during 2009-2013. Curves show the number of apparently occupied sites (closed circles), the number of breeding pairs (light grey circles) and the number of chicks produced (dark grey circles).

Caracterización genética

Para el conjunto de la muestra ($N=12$ poblaciones) la heterocigosidad media de los 10 loci microsatélite polimórficos seleccionados fue de $0,48 \pm 0,28$. En cuanto al polimorfismo, el número promedio de alelos por locus fue de $4,4 \pm 2,3$. La heterocigosidad observada en las colonias gallegas fue alta, semejante a la heterocigosidad de las colonias atlánticas y del Mediterráneo (Tabla 1). Los valores del coeficiente de endogamia de las colonias gallegas también se encontraron dentro del intervalo de valores de las colonias de referencia. Los valores de los índices de fijación (F_{ST}) entre pares de poblaciones (Tabla 2) muestran que la población de pardelas que está colonizando el Parque Nacional se diferencia muy poco de las otras colonias gallegas, o de las colonias de Berlengas, Azores, Canarias y Habibas; en cambio, se diferencian significativamente de las poblaciones de Selvagens, Desertas y del resto de poblaciones Mediterráneas. En general, las diferencias genéticas entre las colonias gallegas son pequeñas aunque en el par Sisargas-Coelleira son significativas ($F_{ST}=0,034$; Tabla 2). Cuando las comparamos con las otras colonias atlánticas, vemos que las menores diferencias se dan con los individuos de Azores y que los individuos de Selvagens y Desertas parecen ser los que muestran mayor distancia genética con los individuos gallegos (Tabla 2). Las diferencias en el F_{ST} entre las colonias mediterráneas y las gallegas son muy significativas, excepto en el caso de los individuos de Habibas; sorprendentemente la distancia genética con la colonia tunecina es muy baja y similar a la de las colonias gallegas entre sí (Habibas-Sisargas $F_{ST}=0,024$; Habibas-Cíes $F_{ST}=0,017$; Tabla 2). Los resultados obtenidos con el método Bayesiano de aglomeración indican que la estructura de dos *clústeres* ($K=2$) es la que mejor explica nuestros datos, y distingue claramente los individuos de procedencia atlántica de los de procedencia mediterránea. Según este modelo, los individuos que están colonizando Galicia tienen una procedencia mayormente Atlántica, si bien algunos de ellos mostraron traza mediterránea (Figura 4).

Caracterización morfológica

En la tabla 3 se presentan los valores morfométricos de las pardelas capturadas en Galicia. Los ma-

	Sisarga	Coelleira	Berlengas	Azores	Canarias	Selvagens	Desertas	Pantaleu	de l'Aire	Habibas
Cíes	0,017	0,022	0,023	0,024	0,026	0,149	0,184	0,247	0,071	0,017
Sisargas		0,034	0,028	0,026	0,029	0,151	0,181	0,241	0,085	0,024
Coelleira			0,029	0,016	0,032	0,158	0,195	0,245	0,063	0,025
Berlenga				0,034	0,029	0,121	0,169	0,198	0,077	0,023
Azores					0,027	0,145	0,183	0,230	0,055	0,028
Canarias						0,150	0,220	0,246	0,086	0,031
Selvagens							0,119	0,027	0,133	0,147
Canarias							0,220	0,246	0,086	0,031
Desertas								0,141	0,191	0,186
Pantaleu									0,198	0,231
de l'Aire										0,070

Tabla 2. Valores F_{ST} de diferenciación genética entre las doce colonias muestreadas de pardela cenicienta. Los valores estadísticamente significativos ($P < 0,005$) se muestran en negrita.

Tabla 2. Genetic differentiation between pairs of Cory's shearwater populations. Values that are statistically significant ($P < 0,005$) are shown in bold

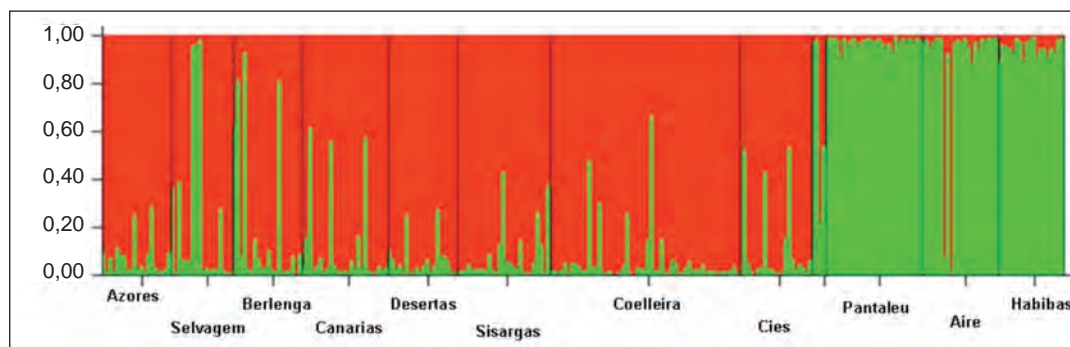


Figura 4. Estructuración Bayesiana de los genotipos de pardela cenicienta basada en dos clústeres. Cada individuo está representado por una línea vertical, con la probabilidad de asignación a cada clúster (atlántico en rojo y mediterráneo en verde). Las líneas verticales separan las distintas colonias muestreadas.

Figura 4. Bayesian structure of Cory's shearwater genotypes based on two population clusters (i.e., Atlantic and Mediterranean). Vertical bars represent the probabilities of individual genotypes being either Atlantic or Mediterranean.

chos presentaron valores superiores en todas las variables. El grado de dimorfismo sexual depende de la medida considerada y presenta variaciones espaciales. Las mayores diferencias relativas entre machos y hembras se obtuvieron en el peso (15,4%) y la anchura del pico (11,7%). Las diferencias morfométricas entre sexos varían en función de la colonia, siendo significativamente mayores en Coelleira (contraste de la interacción entre sexo

y colonia: $F_{2,49} = 4,25$; $P = 0,020$). La distribución de los vectores de las variables morfométricas consideradas (largo y ancho de pico, ala y tarso) en relación a los ejes representados por los dos primeros componentes principales es diferente en machos y hembras (Figura 6), si bien en ambos sexos esos dos componentes explicaron en conjunto más del 60% de la variabilidad observada (hembras: $PC1 = 45,4\%$, $PC2 = 22,4\%$; machos: $PC1 = 45,7\%$, $PC2 =$

	Longitud pico	Ancho pico	Longitud cabeza	Longitud ala	Longitud tarso	Peso
Hembras	53,11±2,47 (N = 41)	19,13±0,94 (N = 41)	109,7±2,71 (N = 38)	360,6±9,6 (N = 41)	56,76±1,55 (N = 41)	741,0±66,9 (N = 36)
Machos	56,06±2,03 (N = 45)	21,44±0,84 (N = 45)	115,6±2,86 (N = 43)	370,9±9,7 (N = 45)	58,41±2,12 (N = 44)	849,3±79,1 (N = 41)
Diferencia	5,56%	11,75%	4,57%	2,25%	2,54%	15,37%

Tabla 3. Biometría de las pardelas cenicientas que están colonizando Galicia. Se indica la media \pm desviación típica (entre paréntesis, el tamaño muestral) y la diferencia, en porcentaje, entre las medidas de los machos y las de las hembras.

Table 3. Morphometric measurements (mean \pm 1 standard deviation) and dimorphism (as the mean difference in % between males and females) in Cory's shearwaters attending Galician colonies. N = sample size.

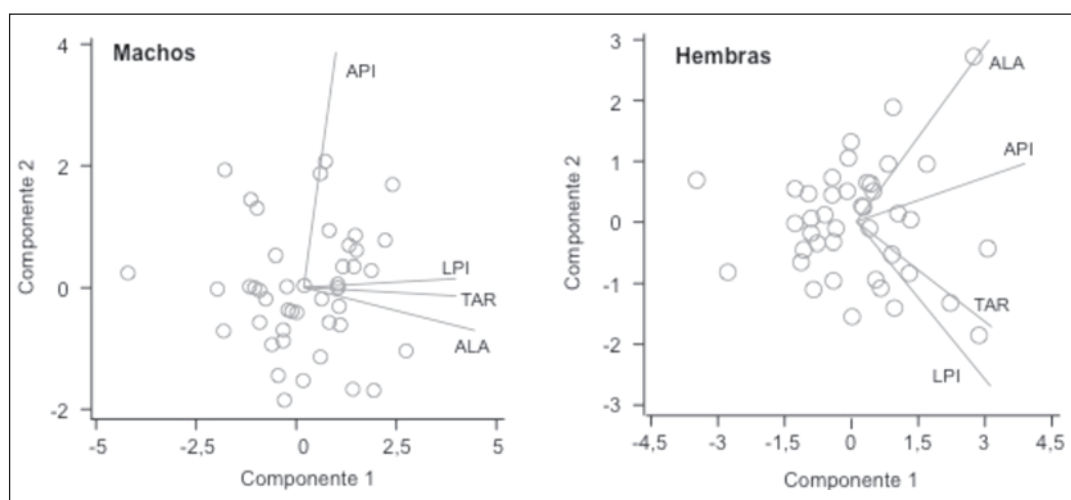


Figura 5. Ordenación de las pardelas cenicientas capturadas en Galicia en relación a cuatro variables morfológicas (ALA: longitud del ala; API: ancho del pico; TAR: longitud del tarso; LPI: longitud del pico) según los dos primeros ejes obtenidos mediante un Análisis de Componentes Principales.

Figure 5. Biplot of first two principal components partitioning variance in four measurements (ALA: wing length; API: bill depth; TAR: tarsus length; LPI: bill length) of Cory's shearwaters in Galicia.

25,0%). Por otro lado, este análisis sugiere que algunos individuos son de dimensiones muy inferiores al resto (un macho y dos hembras). Las dimensiones de las pardelas parecen ser semejantes en las tres colonias gallegas (hembras: $F_{2,36} = 0,24$; $P = 0,785$; machos: $F_{2,42} = 1,79$; $P = 0,180$).

La comparación de las medidas de las cenicientas capturadas en Galicia con los datos morfométricos de otras poblaciones (media \pm d.t.) indica que la mayoría de las aves se asemejan a la subespe-

cie atlántica (Figura 6). No obstante, la proporción de individuos con medidas intermedias es considerable y algunos se clasificarían dentro de las poblaciones mediterráneas.

Caracterización química (olor)

Se cuantificaron 27 compuestos (Tabla 4), cuatro de ellos aparecen siempre, otros 8 están presentes en más de la mitad de los individuos muestreados y en el resto la frecuencia de aparición está por de-

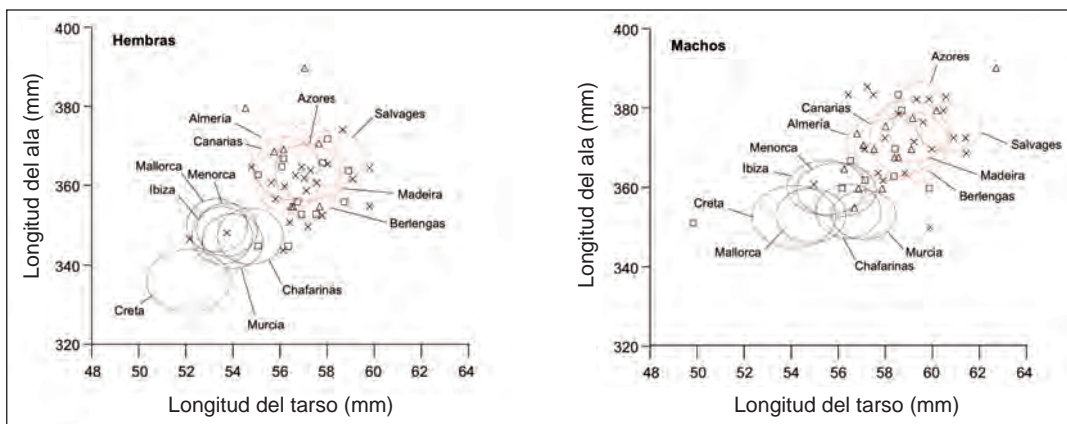


Figura 6. Comparación morfométrica (longitud del ala y longitud del tarso) de las hembras y machos de pardela cenicienta capturados en Galicia (2009-2013) con los promedios de otras poblaciones de las subespecie atlántica (óvalos rojos) y mediterránea (óvalos grises). Los óvalos son tangentes a la suma del valor promedio más la desviación típica. Los individuos de Cíes se representan con cuadrados, los de Sisargas con triángulos y los de Coelleira con aspas.

Figure 6. Bivariate plot of wing length against tarsus length comparing the measurements of Cory's shearwaters sampled in Cíes (open squares), Sisargas (open triangles) and Coelleira (crosses) during 2009-2013 with the average values of Atlantic (red ovals) and Mediterranean (grey ovals) populations. Ovals are centred on the mean and the length of their axes are equal to one standard deviation.

Compuesto	Retención (min)	Frecuencia (%)	Abundancia relativa	Compuesto	Retención (min)	Frecuencia (%)	Abundancia relativa
T1	5.202	12,1	1,435	Ciclohexadieno 1	12.944	12,1	0,327
T2	5.401	34,5	0,145	C3	13.266	72,4	0,439
T3	5.806	8,6	0,006	Ciclohexadieno 2	13.466	5,2	0,064
T4	6.641	46,6	7,056	C4	16.098	100	0,252
K1	7.294	86,2	0,349	C5	16.333	84,5	0,389
Beta-Pineno	7.328	34,5	0,077	C6	17.637	27,6	0,049
T5	7.724	25,9	0,075	C7	23.540	98,3	0,204
T6	8.189	10,3	0,733	Desc 1	26.289	100	0,231
T7	8.620	17,2	5,940	C8	26.687	82,8	0,091
TOL1	9.129	1,7	0,012	C9	27.158	100	0,232
T8	9.862	56,9	8,508	BQ1	27.536	89,7	0,139
C1TOL2	10.977	58,6	0,365	Desc 4	29.645	100	0,516
Terpinolene	11.104	5,2	0,004	Apiol	34.194	22,4	0,047
C2	11.868	46,6	0,548				

Tabla 4. Compuestos presentes en las plumas de la glándula uropigial de las pardelas cenicientas capturadas en las colonias gallegas. Se indica el tiempo de retención (min), la proporción de muestras en las que se detectó el compuesto (en %) y la abundancia relativa (estandarizada frente a tres compuestos ubicuos) de cada compuesto.

Tabla 4. Mean retention time (min), frequency of occurrence (percentage of samples where the compound was found) and standard relative abundance of volatile compounds obtained from the uropygial feathers of Cory's shearwaters sampled in Galicia.

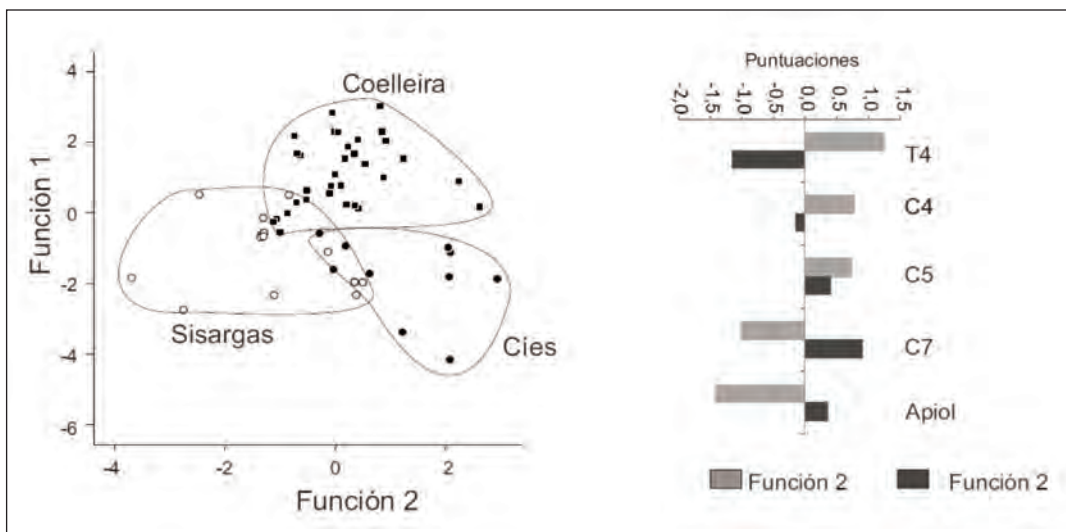


Figura 7. Análisis discriminante. Segregación de las muestras de olor de plumas uropigiales de pardela cenicienta recogidas en tres colonias de Galicia según dos funciones discriminantes y puntuaciones respectivas de cinco de los compuestos encontrados.

Figure 7. Ordination of odour samples collected from uropygial feathers of Cory's shearwaters attending the three colonies of Galicia (Cies, Sisargas and Coelleira) according to two discriminant functions and split plot for five volatile compounds from uropygial feathers.

bajo del 50%. Al estandarizar las muestras por tres de los compuestos más abundantes (C4, C9, Un9) se observa que cuatro terpenos (T1, T4, T7, T8), cuando están presentes, presentan unas abundancias muy superiores al resto. La abundancia relativa de los compuestos químicos presentes en las secreciones uropigiales difirió entre las colonias gallegas y cada colonia cuenta con ciertos compuestos característicos. El análisis discriminante (Figura 7) indica diferencias significativas entre islas en los compuestos (Λ de Wilkis = 11,72; $P < 0,001$) y que cinco compuestos (T4, C4, C5, C7, Apiol) son responsables de las diferencias espaciales.

Atracción social

En primer lugar, se ha diseñado y se ha puesto a prueba un sistema de atracción basado en la emisión automática de grabaciones que es operativo en acantilados remotos y se ha diseñado y puesto a prueba un vallado a prueba de carnívoros terrestres. Por medio del sistema de atracción se ha conseguido que las pardelas visiten cámaras de nidificación artificiales ubicadas dentro de recin-

tos vallados a prueba de carnívoros terrestres. En 2013 se contabilizaron 69 visitas de pardelas cenicientas al cercado de Queimador (entre el 14 de junio y el 22 de agosto, con un pico de actividad de 18 visitas el 24 de julio) y 109 visitas al cercado de A Valgada (entre el 28 de mayo y el 23 de agosto, con picos de actividad el 12 y el 25 de julio con 13 y 18 visitas respectivamente). Las pardelas ocuparon (permanecieron dentro, reclamaron y excavaron en su interior) tres de los doce cajones de cría instalados en Valgada (Foto 4).

DISCUSIÓN

La colonización de las islas de Galicia por la pardela cenicienta, en el extremo norte de su área de distribución, es un fenómeno muy reciente. En el Parque Nacional es muy probable que la colonización se iniciase hacia 2007, cuando fueron descubiertas por primera vez durante la realización de un censo de cormorán moñudo. Las pardelas cenicientas ocupan sitios en zonas donde también nidifica el cormorán moñudo, especie cuya





Foto 4. Pardela cenicienta en el interior de un cajón de cría en el cercado de Valgada.

Photo 4. A Cory's shearwater inside a nest chamber at the enclosure of Valgada.

Autora/ Author: Paula Domínguez.

población hemos censado de forma continuada desde 1994. Además, los primeros reclamos de aves que acudían a un lugar concreto no se escucharon hasta 2007. Aunque de hábitos nocturnos, las pardelas cenicientas son muy gárrulas durante la arribada a las zonas donde están asentadas. Las arribadas se producen de manera sincronizada en cuanto oscurece y los potentes reclamos de las aves que sobrevuelan y de las que van tomando tierra son insistentes y se escuchan a gran distancia. No obstante, en esta especie se desconocen las causas primeras y últimas que determinan los patrones de arribada a las colonias (GRANADEIRO *et al.*, 2009). Existe una gran incertidumbre en las estimas de la población reproductora de pardela cenicienta cuando se trata de colonias incipientes porque la mera ocupación de sitios apropiados no presupone reproducción porque puede tratarse de aves no re-

productoras que se encuentran prospectando. Si tenemos en cuenta que la proporción de sitios de cría frente al total de sitios ocupados ha sido en general baja, es razonable suponer que la proporción de aves no reproductoras en los grupos que toman tierra en las colonias de Galicia es considerable. Los datos obtenidos sugieren que el éxito reproductor de la colonia aumenta conforme la colonización se consolida, debido al progresivo reclutamiento de parejas que en años anteriores se encontrarían sopesando la calidad de la colonia (prospectores) y ocupaban sitios de manera discontinua. Actualmente, la hipótesis más aceptada para explicar la cría colonial es la de la «selección de bienes» (*commodity selection* DANCHIN & WAGNER, 1997), según la cual, las aves seleccionarían ciertas ventajas, como buenos lugares de nidificación o la perspectiva de encontrar una pareja adecuada, lo que, secundaria-

mente, daría lugar a las agregaciones coloniales. La selección de colonia sería un caso particular de la selección de hábitat en el que entran en juego factores sociales. La hipótesis de «facilitación social» (DARLING 1938) sostiene que las aves se valen de información pública que obtienen de sus congéneres para decidir donde establecerse (STAMPS 1990; DONAHUE, 2006; PART & DOLIGEZ, 2003; PAREJO *et al.*, 2008). En aves marinas la selección de colonia podría depender de la información que proporciona la presencia, el comportamiento y el éxito reproductor de sus congéneres en las colonias que se visitan durante los periodos de reconocimiento (BOULINIER *et al.*, 1996; DANCHIN & WAGNER, 1997; DANCHIN *et al.*, 1998, 2004; DITTMAN *et al.*, 2007; ORO & PRADEL, 2001). Sin embargo, los individuos que protagonizan las primeras fases de una colonización no cuentan con tal información, por lo que han de hacer frente a una mayor incertidumbre (GREENE & STAMPS, 2001; KILDAW *et al.*, 2005; GREEN & STAMPS, 2001) sin la contrapartida de las *commodities* de la cría colonial (FORBES & KAISER, 1994). Son pocos los estudios teóricos o empíricos que han tratado sobre la selección de hábitat en localidades vacantes o muy alejadas de la saturación; en general, la fundación de colonias de aves marinas es un evento raro y escasamente documentado (pero véase ORO & RUXTON, 2001).

Los individuos de las colonias gallegas no parecen mostrar ningún síntoma de pérdida de variabilidad genética y no parecen reflejar ningún tipo de endogamia severa. Esto sugiere que las poblaciones gallegas aunque son pequeñas tienen una diversidad similar a las colonias históricas, mucho más numerosas. Por otro lado, los datos genéticos parecen indicar claramente que los individuos que están colonizando Galicia proceden de colonias atlánticas, es decir, pertenecerían a la subespecie *borealis*. Cabe resaltar no obstante, la existencia de alguna traza genética mediterránea en algunos individuos gallegos, resultado que es coherentes con los datos de biometría (las dimensiones de algunos ejemplares, más pequeños, sugieren una procedencia distinta, probablemente mediterránea) y con el hecho de que hayamos escuchado algunos recla-

mos de pardela cenicienta mediterránea en las colonias gallegas (véase ROBB & MULLARNEY, 2008). Los resultados también indican que la colonia de procedencia de los colonizadores podría no ser la misma para cada una de las colonias, es decir que los individuos colonizadores de cada una de las colonias gallegas procederían de distintas colonias.

La pardela cenicienta es una especie muy gregaria, y los patrones de visitas a las colonias sugieren mecanismos para facilitar la interacción social (MOUGIN *et al.*, 2000; GRANADEIRO *et al.*, 2009). Antes de entrar en las colonias, en el ocaso, las pardelas se reúnen en balsas cerca de las colonias donde se producen un gran número de interacciones sociales, como pudimos comprobar en nuestros censos de aves en el mar. El elevado número de aves que forman las balsas en relación al número de sitios de cría ocupados, y el alto porcentaje de no reproductores que visitan las colonias, sugieren que los eventos de colonización se producen, no por aves solitarias, sino por un grupo más o menos cohesionado de aves. La formación de balsas en las zonas de alimentación podría facilitar la formación de grupos sociales que ‘decidan’ visitar nuevos lugares de cría. Las pardelas migran en grupos que muestran querencia por ciertas áreas de invernada, donde se pueden juntar individuos de varias poblaciones (GONZÁLEZ-SOLÍS *et al.*, 2007).

El análisis de los compuestos presentes en las plumas señaló diferencias en el olor de las pardelas entre las colonias gallegas. Este resultado es sorprendente, ya que los datos genéticos no señalan diferencias entre estas colonias, lo que sugiere un efecto ambiental. No tenemos datos para saber qué componente ambiental está detrás de tales diferencias espaciales, pero dos hipótesis, no excluyentes, podrían explicarlas. En primer lugar, las diferencias en el olor podrían reflejar diferencias en la ecología trófica si los compuestos, o sus precursores, dependiesen de la dieta. Además, diferencias en el olor podrían reflejar diferencias en el olor de las isla, debidas, por ejemplo, a una composición florística singular que quedase reflejada en las plumas. Independientemente del mecanismo, el olor de las aves pro-

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

porcionaría información acerca del grupo al que pertenecen. En procelariformes, la comunicación química es muy importante para las interacciones sociales (NEVITT, 2008). Futuros estudios deberán dilucidar si las diferencias encontradas en este estudio en el olor sirven para el reconocimiento del grupo social al que pertenecen.

Los resultados de la parte más aplicada del proyecto han demostrado que mediante la emisión de estímulos acústicos se puede conseguir que las pardelas cenicientas ocupen estructuras artificiales apropiadas para la cría. Por ello mismo, nuestra experiencia sugiere que es posible propiciar la formación de colonias de pardela cenicienta mediante el uso combinado de estímulos de agregación social y estructuras de anidamiento artificiales, lo que abre la vía para su empleo en programas activos de conservación de esta especie (véase JONES & KRESS, 2012). Apparentemente, los estímulos sonoros son un factor de atracción fundamental que actúa de manera muy localizada. Las aves que se acercaron a los recintos vallados tendían a sobrevolar en vuelo rasante los altavoces y se posaron muy cerca de ellos, dejando de responder a los reclamos grabados en cuanto la emisión se interrumpía. Una vez dentro de las cámaras de nidificación, las pardelas emitieron reclamos y excavaron en su interior, lo que indica que estas estructuras artificiales fueron reconocidas como aptas para la nidificación. En relación al olor como estímulo, los resultados no han sido concluyentes debido al pequeño tamaño de la muestra, pues las pardelas visitaron un número reducido de cámaras de anidamiento. Teniendo en cuenta que las pardelas cenicientas no se reproducen hasta los 6-9 años de edad (MOUGIN *et al.*, 1992) es razonable suponer que transcurran algunos años hasta que se produzca la nidificación por lo que es necesario proveer que el sistema continúe operativo durante algunos años más. Los programas de conservación activa en aves marinas basados en técnicas de facilitación social requieren de un compromiso a medio y largo plazo (JONES & KRESS, 2012). La erradicación de los depredadores introducidos no garantiza la recuperación o restauración de las colonias de aves marinas debido, precisamente, a que la ausencia de estímulos sociales limita so-

bremanera la colonización (PARKER *et al.*, 2006). En este sentido, la combinación de acciones de control de depredadores con el empleo de técnicas de facilitación social optimizan el rendimiento de las acciones de conservación (KAPPES & JONES, 2014). Por otro lado, nuestra experiencia apoya el empleo de vallados interiores como medida de gestión de especies vulnerables amenazadas por carnívoros terrestres en islas (véase BODE *et al.*, 2013). Nuestro proyecto ha demostrado que el empleo de pequeños recintos cercados puede ser una herramienta de conservación barata y eficaz, a tener en cuenta en islas con problemas de conservación relacionados con fauna introducida cuyo tránsito pueda impedirse con vallas o cercados terrestres. La medida parece particularmente apropiada en el caso de poblaciones que se extienden por áreas relativamente reducidas (por ejemplo una pequeña colonia de aves marinas) y mientras los planes de erradicación o control de introducidos no alcanzan el objetivo deseado.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es resultado del proyecto «Herramientas para la conservación de poblaciones amenazadas de procelariformes: Procesos de colonización y agregación social en la Pardela Cenicienta (*Calonectris diomedea*) y el Paíño Europeo (*Hydrobates pelagicus*) en el Parque Nacional de las islas Atlánticas de Galicia (Ref: 079/2009)». Queremos expresar nuestro agradecimiento a Marta Lores y Andrea Tato por su inestimable ayuda con los análisis de compuestos volátiles en plumas. A Cristóbal Pérez, Paco Docampo, Alvaro Barros, Santiago Barciela, David Álvarez, Sin-Yeon Kim, José Carlos Noguera, Bea Gamallo, Manolo Pajuelo y Paula Domínguez por su colaboración en el trabajo de campo. Nuestro agradecimiento a Vitor H. Paiva (Universidad de Coimbra) quien nos proporcionó las muestras de sangre de Berlengas, Azores, Madeira y Selvagens, a Pascual Calabuig por las muestras de Canarias, a Alejandro Martínez-Abraín, Daniel Oro y la PIM (Iniciativa para las pequeñas islas del Mediterráneo <http://www.initiative-pim.org/>) por las de Habibas (Túnez), a Raul Escandell por

las de Illa de l' Aire (Menorca) y al Grupo de Ecología de Poblaciones (IMEDEA, CSIC-UIB), especialmente a José Manuel Igual, por las muestras de Pantaleu. Los permisos para trabajar en las colonias y muestrear pardelas se obtuvieron de la Consellería de Medio Ambiente de la Xunta de Galicia, Consellería de Medi Ambient (Govern Balear), del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia, y por intermediación del

Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (MNHN, Paris). Nos gustaría agradecer de manera especial el apoyo y colaboración del personal del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia. I.M.R. disfrutó de un contrato de investigación del Programa Isidro Parga Pondal (Plan Gallego de Investigación, Desarrollo e Innovación Tecnológica) durante la realización del proyecto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BALLOUX, F. & GOUDET, J. 2002. Statistical properties of population differentiation estimators under stepwise mutation in a finite island model. *Molecular Ecology* 10: 771-783.
- BANG, B.G. 1966. The olfactory apparatus of tubenosed birds (*Procellariiformes*). *Acta Anatomica* 65: 391-415.
- BELKHIR, K., BORSA, P., CHIKHI, L., RAUFASTE, N. & BONHOMME, F. 1996. GENETIX 4.02, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Montpellier.
- BODE, M., BRENNAN, K. E., HELMSTEDT, K., DESMOND, A., SMIA, R. & ALGAR, D. 2013. Interior fences can reduce cost and uncertainty when eradicating invasive species from large islands. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 819-827.
- BONADONNA, F., MIGUEL, E., GROSBOIS, V., JOUVENTIN, P. & BESSIERE, J.M. 2007. Individual odor recognition in birds: an endogenous olfactory signature on petrels' feathers? *Journal of Chemical Ecology* 33: 1819-1829.
- BOULINIER, T., DANCHIN, E., MONNAT, J.Y., DOUTRELANT, C. & CADIOU, B. 1996. Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. *Journal of Avian Biology* 27: 252-256.
- BRETON, A.R. 2006. Encounter, survival, and movement probabilities from an Atlantic Puffin (*Fratercula arctica*) metapopulation. *Ecological monographs* 76: 133-149.
- BRIED, J., DUBOIS, M.P., JOUVENTIN, P. & SANTOS, R.S. 2008. Eleven polymorphic microsatellite markers in Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*, and cross-species amplification on threatened Procellariiformes. *Molecular Ecology Resources* 8: 602-604.
- CAUGHLEY, G. & GUNN, A. 1996. *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell, Cambridge, Mass. Estados Unidos.
- CRANDALL, K.A., BININDA-EMMONDS, O.R., MACE, G.M. & WAYNE, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 290-295.
- DANCHIN, E. & WAGNER, R.H. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 342-347.
- DANCHIN, E., BOULINIER, T. & MASSOT, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: Implications for the study of coloniality. *Ecology* 79: 2415-2428.
- DANCHIN, E., GIRALDEAU, L.A., VALONE, T.J. & WAGNER, R.H. 2004. Public information: From noisy neighbours to cultural evolution. *Science* 305: 487-491.
- DARLING, L.L. 1938. *Bird Flocks and the Breeding Cycle*. Cambridge University Press, Cambridge. Reino Unido.
- DE LEON, A., MINGUEZ, E. & BELLIURE, B. 2003. Self-odour recognition in European storm-petrel chicks. *Behaviour* 140: 925-933.

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

- DITTMAN T., EZARD, T.H.G. & BECKER, P.H. 2007. Prospector's colony attendance is sex-specific and increases future recruitment chances in a seabird. *Behavioural Processes* 76: 198-205.
- DONAHUE, M.G. 2006. Allee effects and conspecific cueing jointly lead to conspecific attraction. *Oecologia* 149: 33-43.
- ELLEGREN, H., GUSTAFSSON, L. & SHELDON, B.C.. 1996. Sex ratio adjustment in relation to parental attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 11723-11728.
- FALUSH, D., WIRTH, T., LINZ, B., PRITCHARD, J. K., STEPHENS, M., KIDD, M., BLASER, M. J., FRI-DOLFFSON, A.K. & ELLEGREN, H. 1999. A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *Journal of Avian Biology* 30: 116-121.
- FORBES, L.S. & KAISER, G.W. 1994. Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier. *Oikos* 70: 377-384.
- FREDERIKSEN, M. & PETERSEN, A. 2000. The importance of natal dispersal in a colonial seabird, the Black Guillemot *Cephus grille*. *Ibis* 142: 48-57.
- FRIESEN, V.L., BURG, T.M. & MCCOY, K.D. 2007. Mechanisms of population differentiation in sea-birds. *Molecular Ecology* 16: 1765-85.
- FURNESS, R.W. & MONAGHAN, P. 1987. *Seabird ecology*. Blackie & Son Ltd, London. Reino Unido.
- GAGGIOTTI, O.E., LANGE, O., RASSMAN, K. & GLIDDON, C. 1999. A comparison of two indirect methods for estimating average levels of gene flow using microsatellite data. *Molecular Ecology* 8: 1513-1520.
- GENOVART, M., ORO, D., JUSTE, J. & BERTORELLE, G. 2007. What genetics tell us about the conservation of the critically endangered Balearic Shearwater? *Biological Conservation* 137: 283-293.
- GENOVART, M., THIBAUT, J.C., IGUAL, J.M., BAUZÁ-RIBOT, M. DEL M., RABOUAM, C. & BRE-TAGNOLLE, V. 2013. Population structure and dispersal patterns within and between Atlantic and Mediterranean populations of a large-range pelagic seabird. *PLoS ONE* 8(8): e70711. doi:10.1371/journal.pone.0070711.
- GÓMEZ-DÍAZ, E., GONZÁLEZ-SOLÍS, J. & PEINADO, M.A. 2006. Phylogeography of the *Calonectris* shearwaters using molecular and morphometric data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 41: 322-332.
- GONZÁLEZ, E., GENOVART, M., ORO, D., ZARDOYA, R. & JUSTE, J. 2009. Polymorphic microsatellite markers for the critically endangered Balearic shearwater, *Puffinus mauretanicus*. *Molecular Ecology Resources* 9: 1044-1046.
- GONZÁLEZ-SOLÍS, J., CROXALL, J. P., ORO, D. & RUIZ, X. 2007. Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 297-301.
- GRAHAM, D.Y., VACHER, S., PEREZ-PEREZ, G. I., YAMAOKA, Y., MÉGRAUD, F., OTTO, K., REI-CHARD, U., KATZOWITSCH, E., WANG, X., ACHTMAN, M. & SUERBAUM, S. 2003. Traces of human migrations in *Helicobacter pylori* populations. *Science* 299, 1582-1585.
- GRANADEIRO, J.P., ALONSO, H., ALMADA, V., MENEZES, D., PHILLIPS, R.A. & CATRY P. 2009. Mysterious attendance cycles in Cory's shearwater, *Calonectris diomedea*: an exploration of patterns and hypotheses. *Animal Behaviour* 78: 1455-1462.
- GRIFFITHS, R., DOUBLE, M.C., ORR, K. & DAWSON, R.J.G. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071-1076.
- GREENE, C.M. & STAMPS, J.A. 2001. Habitat selection at low population densities. *Ecology* 82: 2091-2100.
- HAGELIN, J.C. & JONES, I.L. 2007. Bird odors and other chemical substances: a defense mechanism or overlooked mode of intraspecific communication? *Auk* 124: 741-761.
- JOUVENTIN, P., LEQUETTE, B. & DOBSON, F.S. 1999. Age-related mate choice in the Wandering Albatross. *Animal Behaviour* 57: 1099-1106.
- KILDRAW, S.D., IRONS, D.B., NYSEWANDER, D.R. & BUCK, C.L. 2005. Formation and growth of new seabird colonies: The significance of habitat quality. *Marine Ornithology* 33: 49-58.



- KRESS, S.W. 1983. The use of decoys, sound recordings, and gull control for re-establishing a tern colony in Maine. *Colonial Waterbirds* 6: 185-196.
- LACK, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen & Co., Londres.
- LONG, K. & ROBLEY, A. 2004. *Cost Effective Feral Animal Exclusion Fencing for Areas of High Conservation Value in Australia*. Department of Sustainability and Environment, Victoria, Australia.
- MÍNGUEZ, E. 1997. Olfactory nest recognition by British storm-petrel chicks. *Animal Behaviour* 53:701-707.
- MORITZ, C. 1994. Defining evolutionarily-significant-units for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 373-375.
- MOUGIN, J.L., JOUANIN, C. & ROUX, F. 1992. The age of 1st breeding of the Cory shearwater *Calonectris diomedea borealis* of Selvagens Grande island (30°09'N, 15°52'W). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, serie iii-Sciences de la Vie*, 315 (1): 27-30.
- MOUGIN, J.-L., JOUANIN, C. & ROUX, F. 2000. The attendance cycles of the Cory's shearwater *Calonectris diomedea borealis* of Selvagens Grande. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 323: 385-390.
- MUNILLA, I. & VELANDO, A. 2008. *Plan Integral de Recuperación e Conservación das Aves Mariñas Ameazadas de Galicia*. Consellería de Medio Ambiente e Desenvolvemento Sostible, Xunta de Galicia.
- NEI, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- NEVITT, G.A. 2008. Sensory ecology on the high seas: the odor world of the procellariiform seabirds. *Journal of Experimental Biology* 211: 1706-1713.
- NEVITT, G.A. & BONADONNA, F. 2005. Seeing the world through the nose of a bird: new developments in the sensory ecology of procellariiform seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 287: 292-295.
- O'DWYER, T. W., TERENCE, W., ACKERMAN, A.L. & NEVITT, G.A. 2008. Examining the development of individual recognition in a burrow-nesting procellariiform, the Leach's storm-petrel. *Journal of Experimental Biology* 211: 337-340.
- ORO, D. & PRADEL, R. 2000. Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin's gull. *Journal of Animal Ecology* 69: 119-132.
- ORO, D. & RUXTON, G.D. 2001. The formation and growth of seabird colonies: Audouin's gull as a case study. *Journal of Animal Ecology* 70: 527-535.
- ORTEGO, J., APARICIO, J.M., CORDERO, P.J. & CALABUIG, G. 2008. Individual genetic diversity correlates with the size and spatial isolation of natal colonies in a bird metapopulation. *Proceedings of the Royal Society London B* 275: 2039-2047.
- PARKER, M.W. *et al.*, 2007. Assessment of social attraction techniques used to restore a common murre colony in Central California. *Waterbirds* 30: 17-28.
- PART, T. & DOLIGEZ, B. 2003. Gathering public information for habitat selection: prospecting birds cue on parental activity. *Proceedings Royal Society London B* 270: 1809-1813.
- PEERY, M.Z. 2006. Combining demographic and count-based approaches to identify source-sink dynamics of a threatened seabird. *Ecological Applications* 16: 1516-1528.
- PRITCHARD, J.K., SEPHENS, M. & DONNELLY, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- REED, J.M. & DOBSON, A.P. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: Conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 253-256.
- REYES-GONZÁLEZ, J.M., GONZÁLEZ-SOLÍS, J. 2011. Pardela cenicienta – *Calonectris diomedea*. En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Salvador, A., Morales, M.B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- RICE, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 225.
- ROBB, M. & MULLARNEY, K. *The Sound Approach*. 2008. *Petrels night and day: a Sound Approach Guide*. Dorset, Reino Unido.



Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013

- SAMBROOK, J., FRITSCH, E.F. & MANIATIS, T. 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- SANGSTER, G., COLLINSON, J.M., CROCHET, P.A., KNOX, A. G., PARKIN, D.T. & VOTIER, S.C. 2012. Taxonomic recommendations for British birds: eighth report. *Ibis*, 154: 874-883. doi: 10.1111/j.1474-919X.2012.01273.x
- SCHNEIDER, S., ROESSLI, D. & EXCOFFIER, L. 2000. *Arlequin v. 2.0: A Software for Population Genetic Data Analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva.
- SMITH, A.L. & FRIESEN, V.L. 2007. Differentiation of sympatric populations of the band-rumped storm-petrel in the Galapagos Islands: an examination of genetics, morphology, and vocalizations. *Molecular Ecology* 16: 1593-1603.
- STAMPS, J.A. 1990. Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist* 131: 329-347.
- 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.
- WEIR, B.S. & COCKERHAM, C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- ZELANO, B. & EDWARDS, S.V. 2002. An Mhc component to kin recognition and mate choice in birds: predictions, progress, and prospects. *American Naturalist* 160: S225-S237.

