

Coloniabilidad y conservación de aves marinas: el caso del cormorán moñudo

Alberto Velando¹ y Juan Freire²

¹ Departamento de Ecología e Biología animal, Universidade de Vigo, 36200 Vigo, España.
avelando@uvigo.es

² Departamento de Biología Animal, Biología Vexetal e Ecología, Universidade da Coruña, 15071 A Coruña, España.

Recibido: 30 marzo 1999; aceptado: 18 mayo 1999.

Resumen: En el presente trabajo exponemos cómo los estudios de coloniabilidad pueden ser aplicados a la conservación de aves marinas. Los estudios realizados en las Islas Cíes (NO de España) muestran cómo en las colonias del cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) existe una atracción de las parejas de baja calidad y/o jóvenes a criar cerca de las de alta calidad. En la Isla de Ons la dinámica espacial de las colonias señala la importancia de la limitación de los sitios de cría, el contexto social y la emigración dependiente de la distancia en los procesos de reclutamiento. Estos estudios nos permiten diseñar criterios de conservación no exclusivamente numéricos. Así para el cormorán moñudo se recomienda la creación de una serie de enclaves protegidos en cadena. También señalan la importancia de la atracción en la restauración de colonias de aves marinas.

Abstract: *Coloniality and conservation of seabirds: the European shag.* The coloniality studies of European Shag (*Phalacrocorax aristotelis*) can be applied to the seabird conservation. The nest spatial distribution in the shag colonies of the Cíes Islands (NW Spain) show that low quality birds are attracted to build their nests near those of high quality birds. The spatial population dynamics in the Island of Ons indicates the importance of the limitation of the breeding sites, the social context and the dependent emigration of the distance in the recruitment processes. These studies allow us to design conservation criteria not exclusively numerical, thus for the European shag is recommended a sequential type of protection that will make a link between populations. Also we indicate the importance of the attraction in the restoration of seabird colonies.

Key words: *Phalacrocorax aristotelis*, commodity selection, conservation, attraction.

Introducción

El manejo y conservación de poblaciones exige entender los factores que afectan a los parámetros demográficos y cómo estos actúan en la dinámica poblacional (Clobert & Lebreton, 1991). Tradicionalmente el estudio de la dinámica poblacional se ha basado en la estimación de estadísticos vitales para la realización de simulaciones y modelos demográficos que tienen una gran

aplicación en la biología de la conservación (Lebreton & Clobert, 1991; Danchin, 1992). Sin embargo la biología de la conservación ha prestado muy poca atención a los mecanismos comportamentales que afectan a la dinámica poblacional. En la última década varios estudios ponen de manifiesto cómo el comportamiento individual y social puede ser de gran utilidad en la estimación de la dinámica poblacional (p.ej. Primack, 1993; Sutherland, 1996; Goss-Custard & Sutherland, 1997). En el presente

trabajo pretendemos mostrar cómo el estudio de los mecanismos de coloniabilidad en aves marinas nos permiten comprender procesos demográficos como el reclutamiento y el crecimiento poblacional y nos dan herramientas útiles en la conservación de estos organismos.

La evolución de la cría colonial

La mayoría de las aves marinas cría de forma colonial, en concreto el 98% de las 274 especies descritas (Lack, 1968; Furness & Monaghan, 1987). Ya que la cría colonial ha aparecido al menos en 20 ocasiones independientes en la escala evolutiva (Siegel-Causey & Kharitonov, 1990) debe aportar suficientes beneficios que contrarresten los costos asociados, como la transmisión de parásitos y enfermedades, mayor competencia por el alimento, mayor competencia por las parejas y mayor riesgo de parasitismo de nido (Wittenberger & Hunt, 1985). Clásicamente los beneficios de la cría colonial se han relacionado con la protección de depredadores (Wittenberger & Hunt, 1985; Siegel-Causey & Kharitonov, 1990) y una mayor eficiencia de la localización de alimento (Ward & Zahavi, 1973). La principal fuerza evolutiva que se propuso inicialmente para explicar la cría colonial era la disminución de los riesgos de depredación, pero posteriormente se ha sugerido que el hecho de que las aves críen en agregaciones más que protegerlas las hace más vulnerables, al ser más conspicuas (Clode, 1993).

En una revisión reciente sobre la evolución de la coloniabilidad, Danchin & Wagner, (1997) proponen la "hipótesis de selección de bienes" (Commodity Selection) como un marco general de estudio de la cría colonial. Estos autores proponen que los animales pueden no estar seleccionando la coloniabilidad sino que eligen ventajas o "bienes" como hábitats de nidificación y parejas, lo cual secundariamente produce agregaciones. Según esta hipótesis para los animales sería crucial evaluar la calidad de los sitios de nidificación a través de los "bienes" que éste posee, englobado las hipótesis de selección de hábitat y selección sexual. La hipótesis de selección de hábitat señala que los animales pueden elegir lugares de cría a través de la información del éxito reproductor de coespecíficos, que permite a los individuos maximizar el suyo propio (Cadiou et al., 1994; Boulinier & Danchin, 1997). Así en aves coloniales los individuos antes de criar por primera vez visitan los sitios de cría el año anterior para evaluar el hábitat (Boulinier et al., 1996). Existe una atracción directa de los reclutas hacia sitios exitosos, usurpando sitios durante la época de prospección (Cadiou et al., 1994). La hipótesis de la selección sexual como origen de coloniabilidad propone que la heterogeneidad de las parejas potenciales y los mecanismos de selección de pareja tienden a generar agregaciones en torno a los individuos de mayor calidad (Morton et al., 1990; Wagner, 1993). Cuando las hembras obtienen múltiples copulaciones con distintos individuos, los mismos mecanismos evolutivos que producen leks operarían en la formación de colonias, resultando en la agregación de territorios defendidos por machos (Wagner et al., 1996). Tanto la hipótesis de la selección

de hábitat como la de selección sexual se basan en la heterogeneidad espacial de los "bienes"- hábitats y parejas- y conjuntamente, en la hipótesis de selección de bienes, implican la evaluación y selección de todo lo necesario para criar (Danchin & Wagner, 1997).

Atracción y distribución espacial en las colonias de cormorán moñudo

El cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) es un pelecaniforme que cría en colonias en las costas del Paleártico occidental. Estudios recientes revelan que los machos de esta especie, aunque socialmente monógamos, poseen una estrategia de reproducción mixta, emparejándose con una hembra mientras copulan con otras (Graves et al., 1992; 1993), así en los años de mayor éxito reproductor la paternidad extra-pareja alcanza el 18% de la población (Graves et al., 1993). Los machos eligen los sitios de nido e intentan atraer a las hembras mediante una serie de movimientos rítmicos de cabeza, llamados "dardo", que se realizan desde el territorio (Graves & Ortega-Ruano, 1994). La frecuencia de realización de "dardos" por parte de los machos se correlaciona significativamente con el número de aproximaciones de las hembras y de las cópulas extra-pareja (Graves & Ortega-Ruano, datos no publicados). La frecuencia de realización de "dardos" cambia según la calidad del sitio de nido; en la Isla de May (Escocia) se observó cómo los machos de peor calidad, situados en nidos peores, aumentaban su frecuencia de "dardos" cuando se adueñaban de sitios de nido de mayor calidad mientras sus propietarios se encontraban alimentándose (Ortega-Ruano, com. pers.). La calidad del sitio de nido se ha propuesto como determinante en las copulaciones extra-pareja (Graves et al., 1993).

Dada la heterogeneidad del éxito reproductor de los machos y de la calidad de los sitios de nido, según la hipótesis de la selección de bienes (Danchin & Wagner, 1997), la distribución de los nidos estaría condicionada por la atracción de los sitios/machos de mayor calidad, produciéndose agregaciones en torno a ellos. Seleccionamos dos colonias en las Islas Cíes (NO de la Península Ibérica), para estudiar la distribución espacial de los sitios de nido y la calidad de las parejas dentro de cada colonia. Se cartografiaron los sitios de nido midiendo su distancia en metros respecto a un punto de origen, de esta forma se le asignó un vector a cada nido con respecto a dicho origen (Velando & Freire, 1999). Se analizó la selección de hábitat (sitio de nido) de los cormoranes en las mismas colonias mediante una regresión múltiple que relaciona el éxito reproductor acumulado en el período 1994 a 1996 con diferentes variables que describen el medio físico del nido:

Éxito reproductor acumulado 1994-1996 = 1.61
 Visibilidad + 1.14 Paredes alrededor del nido + 1.13
 Drenaje + 0.96 Techo; $R^2 = 0.79$, $p < 0.001$ (Velando, 1997)

Para diferenciar los efectos en el éxito reproductor de la calidad de la pareja y de la calidad física del sitio de nido en el análisis de la estructura espacial de la colonia,

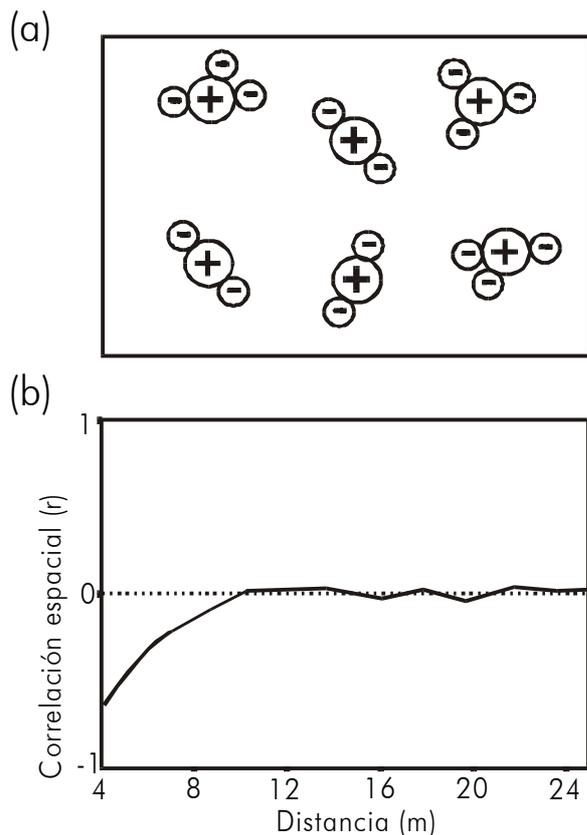


Figura 1.- Distribución centro-satélite de los nidos propuesta para las colonias de cormorán moñudo en las Islas Cíes (adaptado de Velando & Freire, 1999). (A) Representación esquemática de los sitios de nido en función de sus calidades, parejas de baja calidad (-). (B) Autocorrelación espacial de los residuales del éxito reproductor con respecto a la calidad física de los sitios de nido (índice de calidad de la pareja).

se obtuvieron como índices de calidad de la pareja los residuales del éxito reproductor respecto a las variables descriptoras de la calidad del hábitat, utilizando el modelo de regresión anterior. Posteriormente, se analizó la autocorrelación espacial de esta variable indicadora de la calidad de la pareja dentro de las colonias. El resultado de nuestro estudio muestra la existencia de una distribución centro-satélite (Figura 1a), es decir agregaciones de parejas de baja calidad alrededor de parejas de alta calidad, lo que da lugar a una autocorrelación espacial negativa del índice de calidad de la pareja a cortas distancias (Figura 1b). Parece existir por tanto una atracción de las parejas de alta calidad sobre las de baja calidad (Velando & Freire, 1999).

En las Islas Cíes el 75 % de los nidos se construyen en un sitio ocupado la pasada estación y el resto en un sitio nuevo, siendo la calidad de los sitios nuevos y el éxito reproductor de las parejas que los ocupan significativamente inferiores a la de los sitios reocupados (Velando, 1997). Los sitios de nidos nuevos son ocupados fundamentalmente por reclutas, que tienden a criar en la proximidad de sitios reocupados, como muestra la asociación de la distribución de parejas de alta y baja calidad (que crían en sitios reocupados y nuevos, respectivamente) en ambas colonias (Velando & Freire, 1999). En el cormorán moñudo los machos van adquiriendo los mejores sitios para criar con la edad y la experiencia (Aebischer et al., 1995). Pueden existir dos presiones selectivas para que las aves de baja condición

y/o jóvenes críen cerca de otras de mayor calidad y/o edad: una es la obtención de cópulas extra-pareja por parte de la hembra y otra la de cambio en la siguiente estación de pareja o sitio de cría (Wagner et al., 1996). En aves, las hembras tienen más cópulas extra-pareja con machos que crían cerca de ellas (Møller, 1991; Birkhead & Møller, 1992), y existe una relación entre el número de cópulas extra-pareja y el divorcio en la siguiente estación (Ens et al., 1993). En el cormorán moñudo hay una relación estrecha entre el divorcio y la fidelidad al sitio de nido, ya que los cambios de pareja se producen en las inmediaciones del sitio donde criaron el año anterior con aves que habían criado cerca de ellos (Aebischer et al., 1995).

Del sistema social y los patrones de distribución de los nidos dentro de las colonias del cormorán moñudo se deduce la existencia de una atracción dentro de las colonias y cómo la heterogeneidad en la distribución de las parejas puede influir a la hora de atraer reclutas para criar en un determinado hábitat.

Colonización y crecimiento de las colonias de cormorán moñudo

La mayoría de los estudios poblacionales en aves marinas se han realizado en una sola colonia, sin tener en cuenta su estructura y dinámica espacial (Croxall & Rothery, 1991). Recientemente se ha sugerido que las aves marinas presentan una estructura metapoblacional ("población de poblaciones": Levins, 1969), resultante de una distribución en agregados determinada por la distribución de hábitats potenciales (Buckley & Downer, 1992), por lo que se ha desarrollado un creciente interés por el estudio de los movimientos entre colonias y el reclutamiento (Coulson & Néve de Mévergny, 1992; Danchin & Monnat, 1992; Spindelov et al., 1995). Los procesos de colonización y reclutamiento son muy poco conocidos en aves marinas (Porter, 1990). Forbes & Kaiser (1994) desarrollan un modelo teórico de la selección del lugar de cría en aves marinas. Estos autores señalan que las colonias establecidas pueden actuar como centros de información sobre la seguridad y calidad del hábitat y sobre la abundancia de alimento. La elección del sitio de nido, según estos autores, estaría regulada por la relación entre los costos y beneficios de ocupar una zona nueva (aves pioneras) o una zona ya colonizada.

Nosotros hemos estudiado la dinámica espacial de la población de cormorán moñudo en las Isla de Ons (NO Península Ibérica) desde 1981 a 1994. Para ello, en primer lugar, estimamos parámetros demográficos como la supervivencia por edades, la emigración y el éxito reproductor (número de aves voladas por pareja). Posteriormente se realizaron simulaciones mediante modelos matriciales de cada zona de cría de la isla (Velando, 1997). Las simulaciones que mejor se ajustaban a la dinámica espacial observada para esta población eran aquellas que incluían la capacidad de carga de cada zona y la emigración dependiente de la distancia (Velando & Freire, datos no publicados). En la Figura 2 se sintetiza la dinámica poblacional observada en la zona del Gaiteiro en la

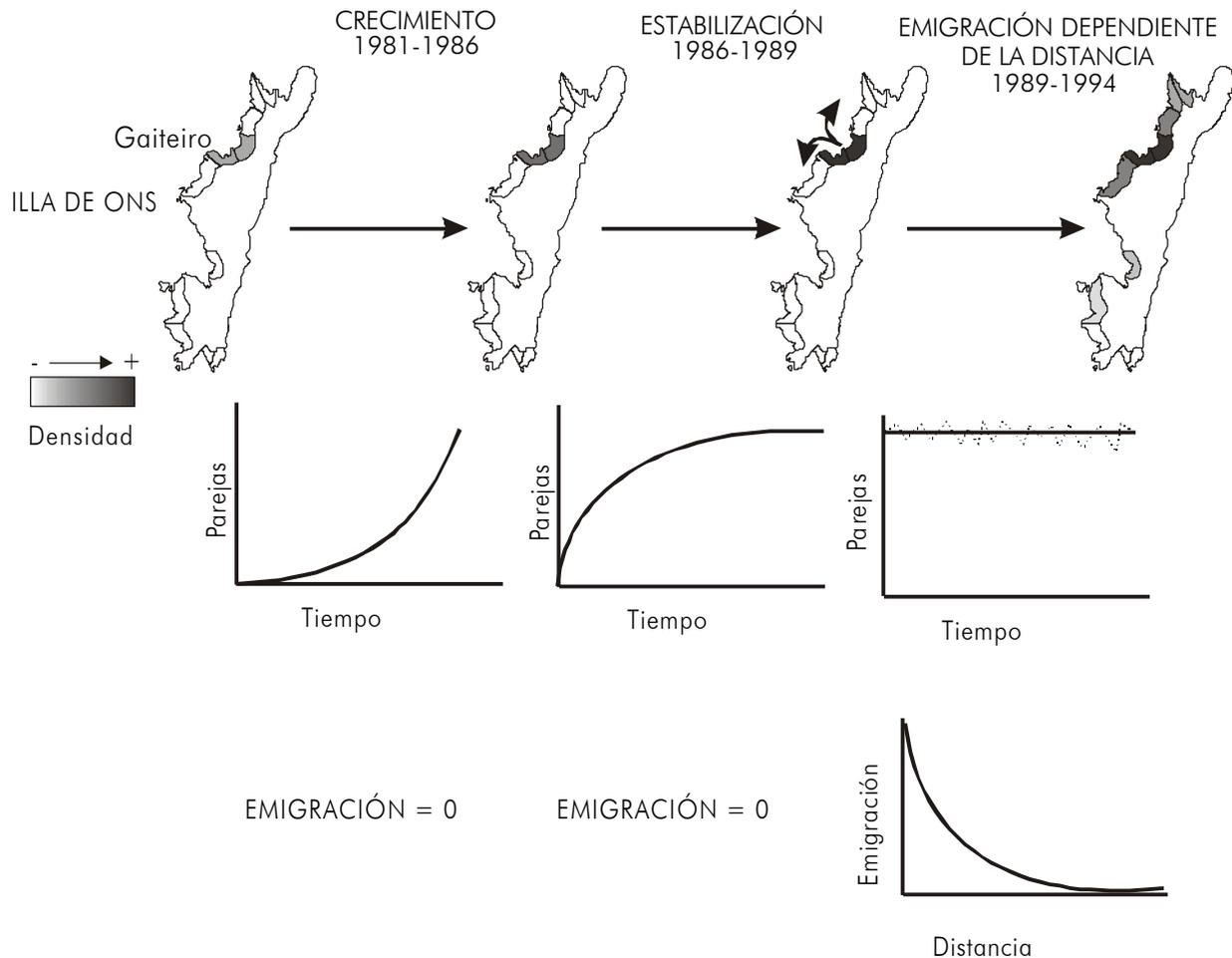


Figura 2.- Representación esquemática de las diferentes fases de la dinámica poblacional de la colonia de cormorán moñudo del Gaitero en la Isla de Ons (adaptado de Velando & Freire, datos no publicados).

Isla de Ons, con tres fases claramente diferenciadas. En una primera fase se produce el crecimiento de la colonia debido a procesos de autorreclutamiento (reclutamiento de aves nacidas en la misma colonia), hasta que, en una segunda fase, debido a la saturación de sitios de nido, se produce una ralentización del crecimiento hasta la estabilización del tamaño poblacional de la colonia. En una tercera fase, la disponibilidad de sitios de nido sería muy escasa, por lo que una pequeña proporción de aves se autoreclutan en la misma colonia, en función de la mortalidad de adultos, y el resto emigra hacia colonias cercanas (Velando, 1997). En la dinámica espacial de la población de cormorán de la Isla de Ons emergen tres parámetros que afectan significativamente al reclutamiento de las aves marinas: la limitación de los sitios de cría, la filopatría y el contexto social.

En primer lugar, la limitación de sitios de nido es dependiente de su abundancia en cada zona, que a su vez depende de las características físicas y de la heterogeneidad del hábitat. Las aves que reclutan por primera vez son atraídas a criar cerca de nidos/parejas de alta calidad. Si disminuye la probabilidad de obtener los bienes (copulaciones extra-pareja, divorcio, sitio de nido) al criar cerca de ellos, disminuye la atracción a reclutar en dichas zonas.

En segundo lugar, en lo referente al contexto social, en nuestro estudio observamos que la mayor parte

de las zonas tardan un largo periodo en ser colonizadas, aunque, una vez colonizadas, presentan una tasa de crecimiento superior a las zonas de alta densidad poblacional (Fig. 3, Velando, 1997). La mayor tasa de crecimiento de las zonas colonizadas recientemente es indicativa de su elevada atracción para los reclutas, probablemente por poseer sitios no ocupados de mayor calidad. Potts et al. (1980) encontraron que durante su estudio sobre el cormorán moñudo en las Islas Farne las colonias aumen-

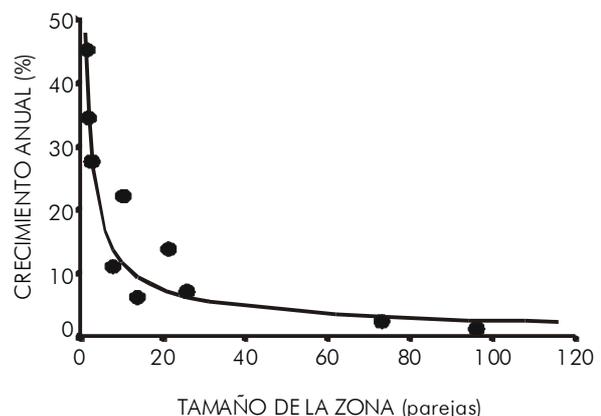


Figura 3.- Relación entre la tasa de crecimiento poblacional en cada una de las zonas de cría del cormorán moñudo en la Isla de Ons entre 1986 y 1994 y el tamaño poblacional (adaptado de Velando, 1997). Crecimiento anual = $38.6 \text{ Tamaño poblacional}^{-0.61}$, $r = 0.85$, g.l. = 7, $p < 0.001$

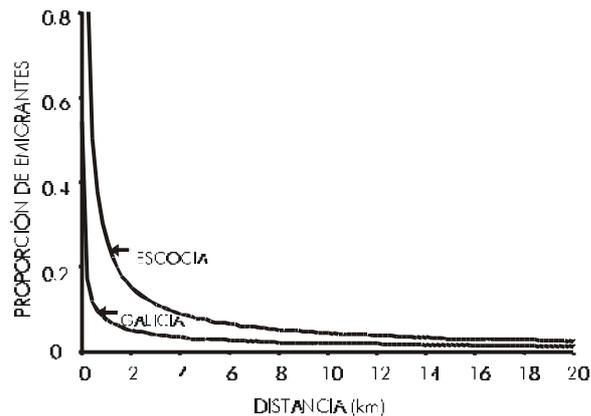


Figura 4.- Relación entre la distancia (km) a la colonia natal y la proporción de cormoranes criando en cada zona en Galicia (Emigración = $0.076 \text{ Distancia}^{0.56}$, adaptado de Velando, 1997) y en Escocia (Emigración = $0.263 \text{ Distancia}^{0.77}$, adaptado de Aebischer, 1995).

taron y se colonizaron áreas nuevas en la misma isla. Algunos de los nidos en áreas nuevas tenían calidad superior a los usados por otras aves antes de la colonización. La idea del contexto social apoyaría el modelo de Forbes & Kaiser (1994) en el que los riesgos de ser pionero son mayores a los beneficios de criar en una colonia ya establecida. El contexto social podría actuar como un todo o nada: una vez que existan aves pioneras la zona se convierte en atractiva al poseer mecanismos de evaluación por otras aves.

En último lugar, el estudio de la dinámica espacial señala la importancia del reclutamiento dependiente de la distancia. Las aves tenderían a ser pioneras cuando los costos en su colonia natal fueran superiores a los beneficios. Pero en este caso, el proceso de dispersión sería dependiente de la distancia, dado que, al colonizar zonas cercanas, los costos de la falta de información (contexto social) se verían reducidos. Los estudios de emigración realizados en Escocia (Aebischer, 1995) y en Galicia (Velando, 1997) mediante aves marcadas individualmente con anillas de lectura a distancia, confirman la alta fidelidad al lugar de nacimiento. Se observa cómo más del 90% de las aves en las dos localidades estudiadas criaban a menos de 5 km de su colonia natal (Fig. 4). Además, el estudio del crecimiento poblacional de la Isla de Ons muestra cómo la emigración es dependiente de la situación de la colonia natal, dado que a partir del momento en que se alcanza la capacidad de carga aumenta la tasa de emigración (Fig. 2). Así del análisis de la dinámica del reclutamiento y la colonización en la Isla de Ons se puede concluir que la estructura espacial y el comportamiento individual tienen gran importancia a la hora de considerar cambios en la población, y por tanto en su monitorización y conservación.

Implicaciones en la conservación

Tradicionalmente los modelos de protección de las colonias de aves marinas se han basado en criterios numéricos (eg. Lloyd, 1984; Grimmet & Jones, 1988), por lo que las colonias de aves marinas son consideradas objeto de protección dependiendo única y exclusivamente, del

número de nidificantes que contengan. Los modelos de colonización y reclutamiento del cormorán moñudo indican que las poblaciones pequeñas situadas entre colonias de mayor tamaño son claves a la hora de la protección de las aves marinas. La protección de los enclaves de cría debe realizarse no sólo con criterios de tamaño poblacional sino también de evitar el aislamiento de las colonias, favoreciendo la continuidad poblacional. Una desaparición de colonias de pequeño tamaño podría implicar un aislamiento poblacional y genético. En la actualidad la premisa más importante para conservar un determinado enclave de cría se basa en criterios exclusivamente numéricos, como los desarrollados en la declaración de Zonas Importantes Para las Aves (ZEPAS), pero en las aves marinas se deben diseñar estrategias que tengan en cuenta los procesos de emigración y reclutamiento de cada especie. Se debería realizar una protección en "cadena" a lo largo de la costa, para conservar las poblaciones que conecten las colonias de gran tamaño.

En el Atlántico Ibérico las colonias de cormorán moñudo se distribuyen a lo largo de toda la costa, y la mayoría de ellas son de pequeño tamaño (Velando et al., 1999). En la Figura 5 se compara la estrategia propuesta en la actualidad para la conservación del cormorán moñudo en el Atlántico Ibérico, basada en enclaves de nidificación susceptibles de tener una protección especial según criterios exclusivamente numéricos y la estrategia alternativa que tenga en cuenta los mecanismos de reclutamiento dependientes de la distancia. De las 87 colonias de cormorán moñudo en el Atlántico Ibérico actualmente tan sólo las Islas Cíes y Ons tienen importancia a nivel mundial (>1% de la población mundial) y 7 colonias- Isla Sarón, C. Ortegale, Islas Sisargas, Cabo Vilán, Mar de Fora, Punta Arnela, Islas Berlengas- son consideradas de importancia a nivel peninsular (> 1% de la población peninsular). Con los criterios actuales, exclusivamente numéricos, toda la población Cantábrica y del sur de Portugal, más del 30% de la población Ibérica, quedarían aisladas de los enclaves protegidos. Así, en los planes de conservación de esta especie en la Península Ibérica, se deben incluir colonias de mediano tamaño, como Castelo, La Caladoria, Billano y el Cabo San Vicente (Fig. 5), que permitan la conexión de poblaciones.

Los estudios de coloniabilidad también nos dan las claves para la restauración de colonias de aves marinas. Teniendo en cuenta los procesos de atracción intra-colonia, la recuperación de colonias en que se hayan eliminado los factores causantes del declive, deben basarse en la creación de nuevos sitios de cría tanto dentro de la misma colonia, para eliminar así la limitación de sitios de cría, como en zonas adyacentes para favorecer su rápida recolonización. En lugares donde ya no nidifiquen las aves y no existan colonias adyacentes, la recolonización no es probable por la falta de entorno social y atracción, a pesar de que se establezcan medidas de protección. Para solventar este problema, en distintos programas de conservación se ha fomentado la cría atrayendo a las aves, mediante vocalizaciones, figuras y aviarios (Grubb, 1973; Krebs, 1974; Kushlan, 1977; Kress, 1983; Kotliar & Burger, 1984; Dusi, 1985; Kress &

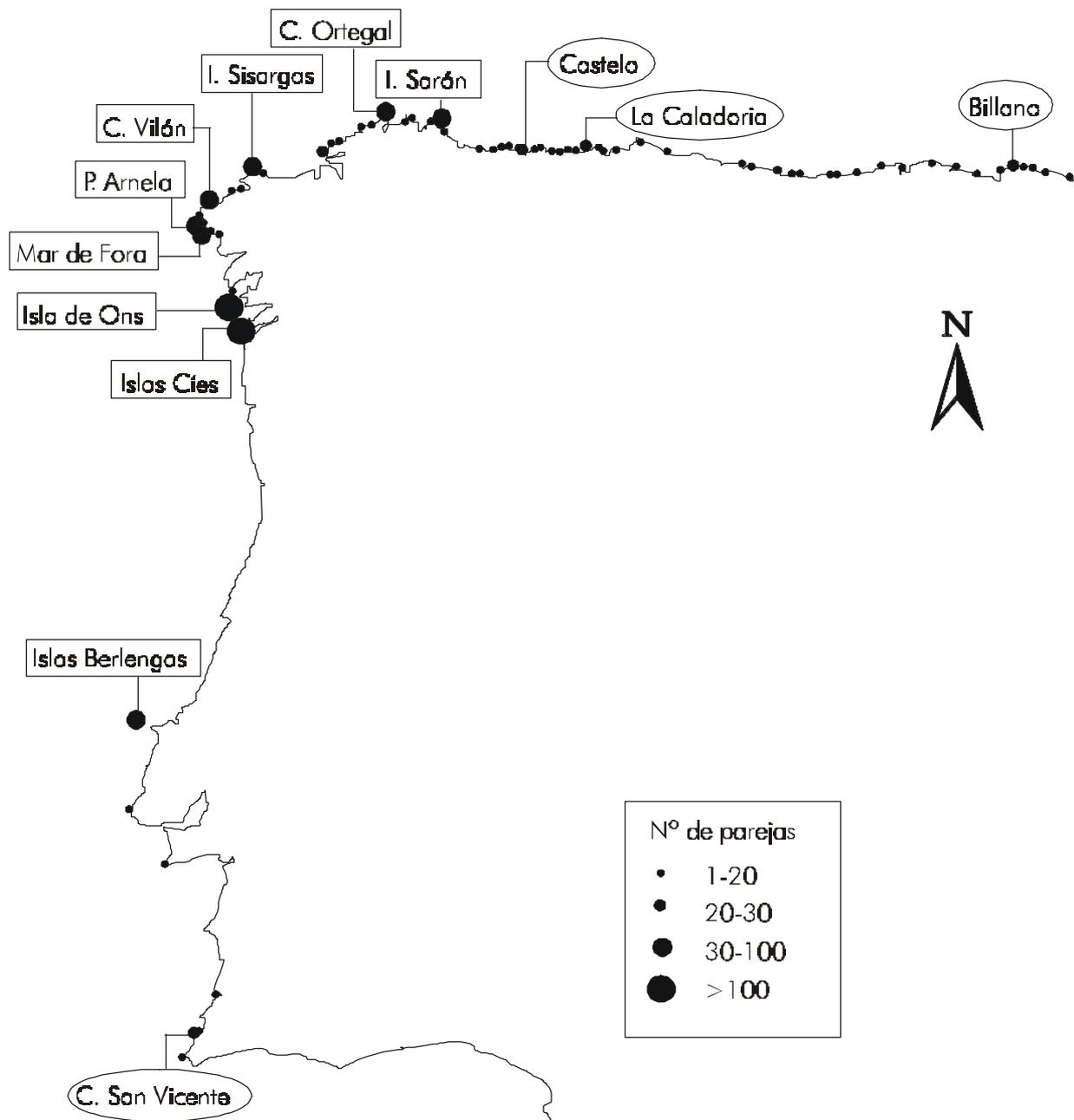


Figura 5.- Distribución de las colonias de cría de cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) según su tamaño poblacional en el Atlántico Ibérico (adaptado de Velando et al., 1999). En rectángulos se señalan los nombres de las colonias objeto de protección con criterios exclusivamente numéricos (> 1% de la población peninsular) y en elipses se señalan los nombres de las colonias que se deben incluir en la estrategia de conservación teniendo en cuenta la continuidad poblacional.

Nettleship, 1988; Podolsky & Kress, 1989), que actuarían como aves colonizadoras que atraen al resto. Los mecanismos de selección de hábitat son diferentes entre especies, y así, por ejemplo, en la gaviota tridáctila (*Rissa tridactyla*) los prospectores son atraídos por los pollos (Boulinier et al., 1996), por lo que los mecanismos de atracción para favorecer la cría de esta especie, además de vocalizaciones y nidos, podrían incluir la colocación de figuras de pollos en los nidos. Un ejemplo de conservación, en el que se debería actuar teniendo en cuenta los mecanismos de la coloniabilidad, es el del arao común (*Uría aalge*) cuya po-

blación en el Atlántico Ibérico ha descendido de varios miles de parejas en los años 50 a menos de treinta parejas en la actualidad, siendo una de las especies incluida en Libro Rojo de Aves Amenazadas. La población de esta especie en la actualidad parece estabilizada, pero con núcleos muy aislados, y poco “atractivos” para una especie que selecciona colonias densas. Para la conservación de esta población sería necesario utilizar los criterios de atracción y emplear señuelos como los empleados en la conservación del Frailecillo *Fratercula artica* en el Golfo de Maine (Krees & Nettleship, 1988).

Agradecimientos. A Marcelo Cassini por su invitación a exponer las ideas de la importancia de los estudios de colonizabilidad en la conservación de aves marinas. A los Drs. Jose E. Ortega-Ruano y Jeff Graves por las discusiones mantenidas sobre este y otros temas. Parte de las ideas vertidas en este trabajo surgen como fruto de sus estudios en la Isla de May. Parte de este trabajo ha sido realizado durante la realización del Plan de Manejo del cormorán moñudo en las Islas Cíes y Ons financiado por la Xunta de Galicia, Servicio de Medio Ambiente Natural.

Bibliografía

- Aebischer, N.J., 1995. Philopatry and colony fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the east coast of Britain. *Ibis*, 137: 11-28.
- Aebischer, N.J., Potts, G.R. & Coulson, J.C., 1995. Site and mate fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* at two British colonies. *Ibis*, 137: 19-28.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P., 1992. *Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences*. London: Academic Press.
- Boulinier, T. & Danchin, E., 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. *Evol. Ecol.*, 11: 505-517
- 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. *J. Avian Biol.*, 27: 252-256.
- Buckley, P.A. & Dower, R., 1992. Modelling metapopulation dynamics for single species of seabird. In: *Wildlife 2001: populations*: 563-585 (D.R. McCullough & Barrett R.H., Eds), Amsterdam: Elsevier.
- Cadiou, B., Monnat J.-Y. & Danchin, E., 1994. Prospecting in the kittiwake, *Rissa tridactyla*: different behavioural patterns and the role of squating in recruitment. *Anim. Behav.*, 47: 847-856.
- Clobert, J. & Lebreton, J. D., 1991. Estimation of demographic parameters in bird population dynamics. In: *Bird population studies: their relevance to conservation and management*: 75-104 (C. M. Perrins; Lebreton, J.D. & G. Hirons, Eds.), Oxford: Oxford University Press.
- Clode, D. 1993. Colonially breeding seabirds: predatory or prey?. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 336-338.
- Croxall, J.P. & Rothery, P., 1991. Population regulation of seabirds: implications of their demography for conservation. In: *Bird population studies: their relevance to conservation and management*: 272-296 (C. M. Perrins; Lebreton, J.D. & G. Hirons, Eds), Oxford: Oxford University Press.
- Coulson, J.C. & Nève de Mévergnies, G., 1992. Where do young kittiwakes *Rissa tridactyla* breed, philopatry or dispersal? *Ardea*, 80: 187-197.
- Danchin, E., 1992. The importance of models to study the demography of wild bird populations. *Ardea*, 80: 157-160.
- Danchin, E. & Monnat, J.-Y., 1992. Population dynamics modelling of two neighbouring kittiwake *Rissa tridactyla* colonies. *Ardea*, 80: 171-180.
- Danchin, E. & Wagner, R.H., 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecol. Evol.*, 12: 342-347.
- Dusi, J.L., 1985. Use of sounds and decoys to attract herons to a colony site. *Colon. Waterbirds*, 8: 178-180.
- Ens, B.J., Safifield, U.N. & Harris, M.P., 1993. Divorce in long-lived and monogamous oystercatcher *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option?. *Anim. Behav.*, 45: 1129-1217.
- Forbes, L.S. & Kaiser, G.W. 1994. Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier. *Oikos*, 70: 377-384.
- Furness, R.W. & Monaghan P., 1987. *Seabird Ecology*. Glasgow. Blackie.
- Goss-Custard, J.D. & Sutherland, W.J., 1997. Individual behaviour, populations and conservation. In: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Fourth Edition: 373-395 (J.R. Krebs & N.B. Davies, Eds), Oxford: Blackwell Science.
- Graves, J. & Ortega-Ruano, J.E., 1994. Patterns of interaction in the courtship behaviour of shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *Etología*, 4: 1-9.
- Graves, J., Hay, R.T., Scallan, M. & Rowe, S., 1992. Extra-pair paternity in the shag, *Phalacrocorax aristotelis* as determined by DNA. *J. Zool.*, 226: 399-408.
- Graves, J., Ortega-Ruano, J. & Slater, J.B., 1993. Extra-pair copulations and paternity in shags: do females choose better males? *Proc. R. Soc. Lond.*, 253: 3-7.
- Grimmet, R.F.A. & Jones, T.A., 1988. *Important birds areas in Europe*. Cambridge: ICBP publications.
- Grubb, T.C., 1973. Colony localitation by Leach's storm petrel. *Auk*, 90: 78-82.
- Kotliar, N.B. & Burger, J., 1984. The use of decoys to attract least terns (*Sterna antillarum*) to abandoned colony sites in New Jersey. *Colon. Waterbirds*, 7: 134-138.
- Krebs, J.R., 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51: 99-134.
- Kress, S.W., 1983. The use of decoys, sound recording, and gull control for reestablishing a tern colony in Maine. *Colon. Waterbirds*, 6: 185-196.
- Kress & Nettleship, D.N., 1988. Re-establishment of Atlantic Puffins (*Fratercula artica*) at a former breeding site in the Gulf of Maine. *J. Field Ornithol.*, 59: 161-170.
- Kushlan, J.A., 1977. The significance of colour in the formation of feeding aggregations of Ciconiiformes. *Ibis*, 119: 361-364.
- Lack, D., 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. London: Methuen.
- Levins, R., 1969. Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15: 237-240.
- Lloyd, C.S., 1984. A method for assessing the relative importance of seabird breeding colonies. *Biol. Conserv.*, 8: 155-172.
- Møller, A.P., 1991. Preferred males acquires mates of higher phenotypic quality. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 245: 179-182.
- Morton, E.S., Forman, L. & Braun, M., 1990. Extrapair fertilization and the evolution of colonial breeding in Purple Martins. *Auk*, 107: 275-283.
- Podolsky, R.H. & Kress, S.W., 1989. Factors affecting colony formation in Leach's storm petrel. *Auk*, 106: 332-336.
- Porter, J.M., 1990. Patterns of recruitment to breeding group in the kittiwake *Rissa tridactyla*. *Anim. Behav.*, 40: 350-360.
- Potts, G.R., Coulson, J.C. & Deans, I.R., 1980. Population

- dynamics and breeding success of the Shag, *Phalacrocorax aristotelis*, on the Farne Islands, Northumberland. *J. Anim. Ecol.*, 49: 465-484.
- Primack, R.B., 1993. *Essentials of conservation biology*. Sunderland: Sinauer.
- Siegel-Causey, D & Kharitonov, S.P., 1990. Colony formation in seabirds. *Curr. Ornithol.*, 5: 223- 271.
- Spendelov, J.A., Nichols, J.D., Nisbet, I.C.T., Hays, H., Cormons, G.D., Burger, J. Safina, C, Hines, J. & Gochfeld, M., 1995. Estimating annual survival and movement rates of adults within a metapopulation of roseate terns. *Ecology*, 76: 2415-2428.
- Sutherland, W.J., 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Velando, A., 1997. *Ecología y comportamieno del cormorán moñudo Phalacrocorax aristotelis en las islas Cies y Ons*. Tesis doctoral. Universidade de Vigo.
- Velando, A. & Freire, J., 1999. Can the central-periphery distribution become general in seabird colonies? Nest spatial pattern in the European Shag. *J. Avian Biol.* (in press).
- Velando, A., Docampo, F. & Alvarez, D., 1999. Status of European shag population on the Atlantic coast of the Iberian peninsula. *Atlantic Seabirds* (In press).
- Wagner, R.H., 1993. The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. *J. Theor. Biol.*, 163: 333-346.
- Wagner, R.H., Schung, M.D. & Morton, E.S., 1996. Condition-dependent control of paternity by female purple martins, implications for coloniality. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 379-389.
- Ward, P. & Zahavi, A., 1973. The importance of certain assemblages of birds as "information centers" for food finding. *Ibis*, 115: 517-534.
- Wittenberger, J.F. & Hunt, G.L.Jr, 1985. The adaptative significance of coloniality in birds. In: *Avian Biology* Vol VIII: 1-78 (D.S. Farner, J.R. King, & K.C. Parkes, Eds.), New York: Academic Press.