



UNIVERSIDAD DE MURCIA

FACULTAD DE VETERINARIA

Ecología e Impacto de los Mamíferos
Invasores en Ecosistemas Insulares: La Isla
de Corvo, Archipiélago de las Azores

Dña. Sandra Hervías Parejo
2013

TESIS POR LA MODALIDAD DE COMPENDIO DE ARTÍCULOS

Esta tesis doctoral se ha escrito por la modalidad de compendio de artículos previamente publicados o aceptados para su publicación. Las referencias completas de las correspondientes publicaciones se presentan a continuación:

- (I) **Hervías, S.**, A. Henriques, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, J. A. Ramos, M. Nogales, P. L. Geraldés, C. Silva, R. Ruiz de Ybáñez & S. Oppel (2013) Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival. *Biological Invasions*, **15**, 143-155 DOI 10.1007/s10530-012-0274-1.
- (II) **Hervías, S.**, S. Oppel, F. M. Medina, T. Pipa, A. Díez, J. A. Ramos, R. Ruiz de Ybáñez & M. Nogales (2013) Assessing the impacts of introduced cats (*Felis silvestris catus*) on island biodiversity by combining dietary and movement analysis. *Journal of Zoology*; *in press*.
- (III) **Hervías, S.**, F. Ceia, T. Pipa, M. Nogales, R. Ruiz de Ybáñez & J. A. Ramos. How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator? *Zoology*; *under review*.
- (IV) **Hervías, S.**, J. A. Ramos, M. Nogales & R. Ruiz de Ybáñez (2013) Effect of exotic mammalian predators on parasites of Cory's shearwater: ecological effect on population health and breeding success. *Parasitology Research*, **112**, 2721-2730 DOI 10.1007/s00436-013-3443-y.

Del mismo modo, se considera oportuno incluir en los Apéndices 6.2 y 6.3 de este trabajo los siguientes artículos publicados, que pueden considerarse como parte de la formación y del trabajo de la doctoranda:

- (1) **Hervías, S.**, C. Silva, T. Pipa, N. Oliveira, A. Henriques, P. L. Geraldés, S. Mealha, E. Diaz, I. Bravo, S. Opiel & F. M. Medina (2012) Invasive mammal species on Corvo Island: is their eradication technically feasible? *Airo*, **22**, 12-28.

- (2) Opiel, S., **S. Hervías**, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, C. Silva, P. L. Geraldés (2012) Estimating feral cat density on Corvo Island, Azores, to assess the feasibility of feral cat eradication. *Airo*, **22**, 3-11.



DIRECTORA DE TESIS

D^a. MARÍA DEL ROCÍO RUIZ DE YBÁÑEZ CARNERO, Profesora Titular de la Universidad de Murcia

AUTORIZA

La presentación en la modalidad de compendio de publicaciones de la siguiente memoria de Tesis Doctoral, titulada **“ECOLOGÍA E IMPACTO DE LOS MAMÍFEROS INVASORES EN ECOSISTEMAS INSULARES: LA ISLA DE CORVO, ARCHIPIÉLAGO DE LAS AZORES”** por D^a. SANDRA HERVÍAS PAREJO para optar al grado de Doctor por la Universidad de Murcia, y certifica que ha sido también realizada bajo la dirección de la Universidad de Coímbra y el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (IPNA-CSIC).

Y para que conste a los efectos oportunos expedimos la presente autorización.

En Murcia a 2 de Septiembre de 2013

Fdo. M. Rocío Ruiz de Ybáñez Carnero

DIRECTOR DE TESIS

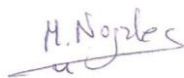
D. MANUEL NOGALES HIDALGO, Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)

AUTORIZA

La presentación en la modalidad de compendio de publicaciones de la siguiente memoria de Tesis Doctoral, titulada **“ECOLOGÍA E IMPACTO DE LOS MAMÍFEROS INVASORES EN ECOSISTEMAS INSULARES: LA ISLA DE CORVO, ARCHIPIÉLAGO DE LAS AZORES”** por D^a. SANDRA HERVÍAS PAREJO para optar al grado de Doctor por la Universidad de Murcia, y certifica que ha sido también realizada bajo la dirección de la Universidad de Coímbra y el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (IPNA-CSIC).

Y para que conste a los efectos oportunos expedimos la presente autorización.

En Tenerife a 2 de Septiembre de 2013



Fdo. Manuel Nogales Hidalgo



DIRECTOR DE TESIS

D. JAIME ALBINO RAMOS, Profesor Titular de la Universidad de Coímbra

AUTORIZA

La presentación en la modalidad de compendio de publicaciones de la siguiente memoria de Tesis Doctoral, titulada **“ECOLOGÍA E IMPACTO DE LOS MAMÍFEROS INVASORES EN ECOSISTEMAS INSULARES: LA ISLA DE CORVO, ARCHIPIÉLAGO DE LAS AZORES”** por D^a. SANDRA HERVÍAS PAREJO para optar al grado de Doctor por la Universidad de Murcia, y certifica que ha sido también realizada bajo la dirección de la Universidad de Coímbra y el Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (IPNA-CSIC).

Y para que conste a los efectos oportunos expedimos la presente autorización.

En Coímbra a 2 de Septiembre de 2013

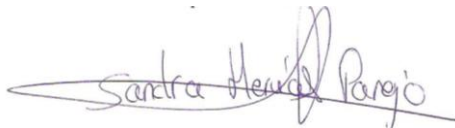
A handwritten signature in black ink that reads 'Jaime Albino Ramos'.

Fdo. Jaime Albino Ramos

DECLARACIÓN DE LA DOCTORANDA

La doctoranda declara que este estudio se llevó a cabo de acuerdo con los reglamentos de la Universidad de Murcia. El trabajo es original, salvo que se indique por referencia especial en el texto y ninguna parte ha sido sometida a otro título académico.

En Murcia a 23 de Septiembre de 2013

A handwritten signature in black ink that reads "Sandra Hervías Parejo". The signature is written in a cursive style with a long horizontal stroke at the end.

Fdo. Sandra Hervías Parejo

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE FIGURAS, IMÁGENES Y TABLAS	11
AGRADECIMIENTOS	15
Resumen breve.....	19
Short summary	21
1 RESUMEN EXTENSO	23
EXTENDED SUMMARY.....	31
RESUMO.....	39
2 INTRODUCCIÓN	47
2.1 ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL TEMA.....	48
2.1.1 Las introducciones biológicas.....	48
2.1.2 Introducciones en los ecosistemas insulares: características principales de las especies invasoras más comunes	50
2.1.3 Impacto de los mamíferos invasores en las poblaciones de aves marinas.....	52
2.1.4 Estrategias tróficas: especies especialistas vs. generalistas	53
2.1.5 Interacciones entre especies depredadoras	54
2.1.6 Depredadores y parásitos: influencia del depredador en la relación hospedador-parásito	56
2.2 MOTIVACIÓN PARA LA REALIZACIÓN DEL ESTUDIO	57
2.3 OBJETIVO Y ESTRUCTURA DEL ESTUDIO	61
2.4 REFERENCIAS	64
3 ARTÍCULOS CIENTÍFICOS PUBLICADOS	73
4 SÍNTESIS DEL TRABAJO	77
4.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	78
4.2 MATERIAL Y MÉTODOS	81
4.2.1 Área de estudio: ¿por qué la isla de Corvo?.....	81

4.2.1.1	Proyecto LIFE07 NAT/P/000649 Islas Santuario para las aves marinas	88
4.2.2	Artículo I	90
4.2.3	Artículo II	94
4.2.4	Artículo III	96
4.2.5	Artículo IV	98
4.2.6	Análisis de datos	100
4.3	RESULTADOS	104
4.4	DISCUSIÓN	109
4.4.1	¿Cómo influyen los mamíferos exóticos en el éxito reproductor de las pardelas?	109
4.4.1.1	Relaciones depredador-presa	109
4.4.1.2	Relaciones depredador-hospedador	110
4.4.2	¿Cuál es el impacto relativo de cada especie invasora y de las interacciones entre las mismas?	112
4.4.2.1	El ratón	112
4.4.2.2	La rata	113
4.4.2.3	El gato	115
4.4.2.4	Interacciones entre especies de mamíferos invasores	116
4.4.3	Objetivos futuros en el estudio de los mamíferos invasores ..	118
4.4.4	Preservación del éxito reproductor de las pardelas	119
4.5	REFERENCIAS	122
5	CONCLUSIONES	163
	CONCLUSIONS	166
6	APÉNDICES	168
6.1	SISTEMÁTICA, MORFOLOGÍA Y CICLO BIOLÓGICO DE LOS HELMINTOS HALLADOS EN LAS PARDELAS	169
6.2	INVASIVE MAMMAL SPECIES ON CORVO ISLAND: IS THEIR ERADICATION TECHNICALLY FEASIBLE?	188
6.3	ESTIMATING FERAL CAT DENSITY ON CORVO ISLAND, AZORES, TO ASSESS THE FEASIBILITY OF FERAL CAT ERADICATION	189

ARTÍCULO III HOW IMPORTANT ARE SEABIRDS IN THE DIET OF BLACK RATS ON
ISLANDS WITH A SUPERPREDATOR? (UNDER REVIEW).....159

ÍNDICE DE FIGURAS, IMÁGENES Y TABLAS

1 RESUMEN EXTENSO

2 INTRODUCCIÓN

Cuadro 1	Glosario de términos	49
Cuadro 2	Glosario de términos	51

3 ARTÍCULOS CIENTÍFICOS

4 SÍNTESIS DEL TRABAJO

Figura 1	Localización geográfica de la isla de Corvo	82
Figura 2	Distribución espacial de las seis colonias de pardela estudiadas.....	90
Imagen 1	Panorámica aérea de la isla de Corvo.....	81
Imagen 2	Panorámica de los acantilados de la vertiente oeste de la isla.....	82
Imagen 3	Panorámica del único poblado existente en la isla.....	83
Imagen 4	Adulto y cría de pardela recién salida del huevo.....	86
Imagen 5	Cría de pardela con dos semanas, y juvenil con dos y tres meses de vida.....	87
Imagen 6	Nido de pardela.....	90
Imagen 7	Restos de juvenil de pardela depredada por un gato.....	91
Imagen 8	Túnel de muestreo con huellas de rata (1) y de ratón (2).....	92
Imagen 9	Elaboración, colocación y recogida de cebo con marcas de incisivos de rata (1) y de ratón (2).....	93

Imagen 10 Capturas de gatos con cámaras automáticas instaladas en las colonias de pardela.....	93
Imagen 11 Identificación y contabilización de presas en excrementos de gato	94
Imagen 12 Identificación y recuento de los invertebrados capturados con trampas <i>pitfall</i>	95
Imagen 13 Dispositivo GPS colocado en un gato doméstico.....	96
Imagen 14 Medida de la longitud de la oreja del ratón.....	97

5 CONCLUSIONES

6 APÉNDICES

APÉNDICE 6.1

Tabla 1 Edad y data de encuentro de las 13 pardelas muertas, y especie y número de helmintos identificados en el examen de sus órganos.....	138
Tabla 2 Morfometría del macho adulto de <i>Contracaecum rudolphii</i>	140
Tabla 3 Morfometría del macho y de la hembra adultos de <i>Seuratia shipleyi</i>	143
Tabla 4 Morfometría del macho y de la hembra adultos de <i>Thominx contorta</i>	146
Imagen 1 Región cefálica de <i>Contracaecum rudolphii</i>	139
Imagen 2 Extremo posterior del macho de <i>Contracaecum rudolphii</i>	140
Imagen 3 Región cefálica de <i>Seuratia shipleyi</i> y detalle de las espinas cervicales.....	142
Imagen 4 Extremo posterior del macho de <i>Seuratia shipleyi</i> ..	143
Imagen 5 Extremo posterior de la hembra de <i>Seuratia shipleyi</i>	144
Imagen 6 Detalle de la morfología del huevo de <i>Seuratia shipleyi</i>	144

Imagen 7	Extremo posterior del macho de <i>Thominx contorta</i> y detalle de la bolsa de la espícula.....	146
Imagen 8	Extremo posterior de la hembra de <i>Thominx contorta</i>	147
Imagen 9	Detalle de la morfología del huevo de <i>Thominx contorta</i>	147
Imagen 10	Escólex de <i>Tetrabothrius minor</i>	150
Imagen 11	Detalle de los testículos de <i>Tetrabothrius minor</i>	150
Imagen 12	<i>Cardiocephalus physalis</i>	152

ARTÍCULO III

Figure 1	Distribution of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values among tissues (plasma, RBC, muscle and hair) of house mouse (<i>Mus domesticus</i>) and black rat (<i>Rattus rattus</i>) captured on Corvo Island and deposited in two different periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>), from March 2011 to February 2012.....	172
Figure 2	Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in plasma of 27 individual black rats (<i>Rattus rattus</i>) captured in two different periods: during the Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>) incubation (summer) and chick-rearing stages (autumn) and outside the breeding season (winter and spring), on Corvo Island from March 2011 to February 2012, and common prey items based on stomach analysis.....	173
Figure 3	Range of possible proportions of plant matter, invertebrates, house mouse (<i>Mus domesticus</i>) and Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>) in the diet of 27 black rats (<i>Rattus rattus</i>) captured over two periods of the year defined in relation to the life	

	cycle of Cory's shearwater, on Corvo Island from March 2011 to February 2012.....	174
Table 1	Percentage of occurrence of food items found in stomachs of black rat (<i>Rattus rattus</i>) in two different time periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>), on Corvo Island from March 2011 to February 2012 ...	170
Table 2	Significance values associated with ANOVA tests to identify variation in stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) between two periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>), in different tissues of black rats (<i>Rattus rattus</i>) and house mice (<i>Mus domesticus</i>) captured on Corvo Island from March 2011 to February 2012.....	171
Table 3	Pearson correlation coefficients between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in red blood cells (RBC) and plasma (short-term consistency in diet), and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in muscle and RBC (long-term consistency) for black rat (<i>Rattus rattus</i>) and house mouse (<i>Mus domesticus</i>) captured on Corvo Island in two different periods, the breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (<i>Calonectris diomedea borealis</i>), from March 2011 to February 2012.....	171
Table 4	Frequency of occurrence (%F), and of biomass (%B) of food items found in cats' scats (<i>Felis silvestris catus</i>), and mean abundance (SD) of black rat (<i>Rattus rattus</i>) individuals captured per 100 trap nights (ind/100TN), grouped into two periods, the Cory's shearwater breeding and non-breeding season.....	175

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis doctoral tiene muchos agradecimientos que expresar. Gracias desde el principio a los codirectores de este trabajo: Jaime Ramos, Manuel Nogales y M^a del Rocío Ruiz de Ybáñez. Gracias, a Rocío por el empuje y a Jaime y a Manuel por confiar en mi propuesta de estudio. Gracias a los tres por diseñar el camino, por dirigirme, por corregir tantas revisiones y enseñarme tantas cosas.

Este trabajo se ha desarrollado, principalmente, en tres lugares: Corvo, Murcia y Coímbra, y al lado de Vane, Estrella y Antonio quienes me han transmitido, generosamente, los valores que he intentado impregnar en este trabajo y, además, un inmenso respeto y profundo apoyo hacia el mismo. A ellos les debo también su estimable aportación de ideas para el trabajo de campo, las lecturas para mejorar la redacción de los textos y, sobre todo, su amor inacabable.

En Corvo, gracias a la Organización SPEA por darme la posibilidad de trabajar y vivir en esta maravillosa isla junto al inmejorable equipo de trabajo del proyecto Life: Pedro Geraldes, Ana Henriques, Nuno Oliveira, Carlos Silva y Tânia Pipa. Un agradecimiento muy especial a Pipokas, quien estuvo a mi lado muchos días durante los trabajos de campo de día y de noche y me ofreció su mejor simpatía. Gracias a la participación de todas las personas voluntarias que procesaron las imágenes de las cámaras automáticas. Muchas gracias también a todas las personas que permitieron que su gato fuese seguido con GPS, ya que sin su colaboración el estudio sobre el comportamiento espacial de los gatos no hubiera sido posible; muchísimas gracias por avisarme cuando los gatos estaban en casa y por ayudar en la colocación de los GPS. Todas las personas que trabajaron para el proyecto LIFE contribuyeron también, de alguna forma, en este trabajo; mi especial agradecimiento a Edu y a los hermanos Ceia por la recogida de muestras de sangre y a Rose por las revisiones. También a Alazne, Honor, Jannes, Jakob,

Julia, Katherine, Karen, Luís, Michelle, Roma, Sandra y Silvia. Estoy especialmente agradecida a Steffen Opper, quien contribuyó con métodos innovadores y realizó numerosos análisis estadísticos para este trabajo. El Centro de Salud de Corvo autorizó la centrifugación de las muestras de sangre, donde la ayuda de Goretti Melo fue muy apreciada. Gracias a Pedro Domingos por su incansable apoyo, ayuda con las necropsias, montaje de esqueletos y por hacerme sentir que en Corvo también tenía una familia. A José Benedicto por intentar siempre coincidir, felizmente, en un sinnúmero de experiencias de campo, por las lecturas y propuestas de ideas, fotos, manualidades y gratas sorpresas.

En Murcia, durante todas las estancias recibí siempre un cálido recibimiento de Rocío Ruiz de Ybáñez, Carlos Martínez-Carrasco, Juana Ortiz y Eduardo Berriatua, a quienes agradezco tanto la ayuda ofrecida en el laboratorio para la identificación de parásitos como el aliento para crear un ambiente perfecto de discusión de las ideas formuladas. La ayuda de Julia Díaz fue fundamental para la identificación de las garrapatas y de Mike Kinsella para la identificación de los helmintos.

En Coímbra, muchísimas gracias a Jaime Ramos y al IMAR por abrirme sus puertas y por su amable acogida, especialmente a Felipe Ceia, Vera Fidalgo, Cristina Docal y Alexandra Baeta por su trabajo con las preparaciones de muestras y análisis de isótopos estables. Después de duras jornadas de laboratorio, Jaime e Lúcia me hicieron disfrutar de veladas fantásticas entre amigos.

Aunque no tuve la oportunidad de trabajar codo a codo con el GEEI (IPNA-CSIC) agradezco muchísimo su ineludible ayuda en la distancia. Un especial agradecimiento a Manuel Nogales y, a Félix Medina por su contribución tan valiosa en el estudio de los gatos, a Benito Pérez Vispo por su amabilidad para proporcionar muchas referencias bibliográficas, y a Guido Jones por su incesante disponibilidad para corregir las secciones en inglés contribuyendo, además, con útiles comentarios.

Por último, mi agradecimiento a Elsa Bonnaud y a Vítor Paiva por leer y evaluar positivamente este trabajo.

Nothing has changed since I began.

My eye has permitted no change.

I am going to keep things like this

by Ted Hughes

RESUMEN BREVE

Esta investigación se ha centrado en analizar el impacto directo e indirecto de los tres mamíferos invasores más comunes en los ecosistemas insulares (el ratón casero *Mus domesticus*, la rata negra *Rattus rattus* y el gato *Felis silvestris catus*), sobre la pardela cenicienta (*Calonectris diomedea borealis*). El trabajo se ha desarrollado en Corvo, que es la isla más remota del Archipiélago de las Azores y la última en ser descubierta y colonizada, por lo que la introducción de mamíferos invasores ocurrió en una época relativamente más reciente (aproximadamente en el año 1600). Por este motivo, esta isla preserva una gran diversidad de especies de aves marinas y la población más importante de pardela. A pesar de que otras especies de aves marinas (por ejemplo, el paíño de Madeira *Oceanodroma castro* o la pardela chica *Puffinus assimilis*) formaban colonias numerosas en el pasado, hoy día las poblaciones de estas especies han sufrido un drástico declive debido, principalmente, a la depredación por los mamíferos introducidos. Hasta el momento se desconoce el impacto de estos mamíferos en el éxito reproductor de la población de pardelas, sin embargo, esta información es útil a la hora de adoptar medidas de conservación. El propósito de este trabajo ha sido evaluar el impacto de múltiples mamíferos invasores coexistiendo en la isla de Corvo sobre el éxito reproductor de las pardelas. Aunque este impacto nunca ha sido estudiado de forma conjunta para varios mamíferos exóticos, teóricamente se sabe que puede ser diferente al producido por cada especie de forma aislada. Para ello, se han abordado diferentes aspectos ecológicos de estos mamíferos así como también las interacciones establecidas entre los mismos. Combinando información sobre el comportamiento trófico con los datos de abundancia y actividad en las inmediaciones de las colonias de pardela, se pudieron dilucidar dos tipos de interacciones entre las especies depredadoras de pardelas, las cuales influyen en el éxito reproductor de las pardelas. A pesar de que únicamente las relaciones letales (depredador-presa) han sido evidenciadas en las poblaciones de aves marinas, esta investigación abordó, además, el impacto indirecto de los depredadores

afectando la intensidad de ectoparásitos de las pardelas. Los cuatro estudios científicos que engloban esta investigación demuestran que los gatos son los principales responsables del bajo éxito reproductor de las pardelas en la isla de Corvo. En relación a los roedores, únicamente las ratas depredan huevos y crías de pardela aunque no se rechaza la posibilidad de que los ratones también actúen como depredadores en ausencia de mamíferos invasores de un nivel trófico superior. Si bien cuando las pardelas están presentes en la isla éstas son intensamente depredadas por gatos, en aquellas colonias donde la abundancia de ratas es elevada, los gatos podrían depredar más ratas, favoreciendo así el éxito reproductor de las pardelas. Los dos depredadores de pardela (gatos y ratas) podrían competir, parcialmente, por la misma presa (pardelas). Sin embargo, las ratas parecen tener un impacto pequeño sobre el éxito reproductor de las pardelas. Esto es probablemente debido al tamaño reducido de sus poblaciones y a la elevada tasa de mortalidad, ya que constituyen la fuente de alimento más importante para los gatos. Por tanto, existe la posibilidad de que el comportamiento depredador de las ratas este siendo moderado por este felino. Por último, la presencia de depredadores en las proximidades de los nidos, además, incrementa la intensidad de ectoparásitos de las pardelas. Este impacto indirecto de los depredadores y ectoparásitos sobre las pardelas merece una atención especial, ya que afecta a la condición corporal, a la supervivencia de la nidada y, por tanto, a la salud de los individuos. La información recogida en este trabajo sobre la ecología de los mamíferos invasores en un ecosistema insular, es importante para implementar medidas que aumenten el éxito reproductor de las pardelas. Dicho aumento puede ayudar a enfrentar las amenazas sobre la población de adultos (por ejemplo las capturas accidentales en las redes de pesca) y contribuir para la sobrevivencia de las pardelas, evitando así daños irreversibles como los sufridos por otras especies vecinas.

SHORT SUMMARY

This research was focused on the direct and indirect impact of the three most common invasive mammals in insular ecosystems (house mouse *Mus domesticus*, black rat *Rattus rattus* and cat *Felis silvestris catus*) on Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*). The work has been carried out on Corvo, the most remote island of the Azores Archipelago and the last to be discovered and colonized. Consequently, the introduction of invasive mammals occurred more recently (approximately 1600). Therefore, Corvo supports a high diversity of seabird species and the largest population of Cory's shearwater. Although colonies of other seabird species (e.g. Madeiran storm petrel *Oceanodroma castro* or little shearwater *Puffinus assimilis*) were numerous in a recent past, today their populations have strongly declined mainly due to predation by introduced mammals. The impact of these mammals on Cory's shearwater breeding success is unknown, however, this information is required to develop needed conservation measures. For each of the three invasive mammal species targeted in this study, evidence of their individual negative effects on seabird populations can be found within the scientific literature. However, the purpose of this research was to evaluate the overall impact of all coexisting invasive mammals on Corvo Island on the breeding success of Cory's shearwaters. To achieve this, different ecological aspects of these mammals were studied as well as their relationships. Combining data on trophic behavior with activity around the Cory's shearwater colonies could be observed two interactions established between cats and rats, which influenced the Cory's shearwater breeding success. Although only evidence for lethal relationships (predator-prey) has been demonstrated in seabirds, this research also addressed the indirect impact of predators influencing the ectoparasite intensity of Cory's shearwater. The four scientific studies that encompassed this research showed that cats are principally responsible for the low breeding success of Cory's shearwaters on Corvo Island. Among rodent species, only rats prey upon Cory's shearwater nests; however mice could act as predators in the absence of invasive

mammals occupying a higher trophic level. Even if Cory's shearwaters were intensely preyed upon by cats during the breeding season, the availability of rats could limit cat predation of Cory's shearwater chicks. Both predators of Cory's shearwater (cats and rats) can compete for the same prey (Cory's shearwaters); however rats seem to have a little impact on Cory's shearwaters. This is probably due to the low abundance of rats and a high level of predation by cats as rats are their most important food source. Therefore, the predator behavior of rats could be moderated by cats. Lastly, the presence of predators in the vicinity of the nests increased Cory's shearwater ectoparasite intensity. This indirect impact of predators and ectoparasites on Cory's shearwaters deserved special attention because it affects body condition, nest survival, and, hence, the health of individuals. The information included in this research about the ecology of invasive mammals in insular ecosystems, is important for developing measures that can contribute to increase breeding success. Such increases can help address threats to the adult population (for example, bycatch in fishing nets) and contribute to the survival of Cory's shearwaters, thus avoiding irreversible damage as that suffered by neighboring species.

1 RESUMEN EXTENSO

El movimiento de especies realizado por los humanos, desde su hábitat natural a un ambiente nuevo, es un fenómeno relativamente común, particularmente en los últimos 200 años, y que amenaza la integridad natural de los ecosistemas. Las islas oceánicas nunca estuvieron conectadas a masas continentales y presentan floras y faunas inarmónicas, por lo que se caracterizan por carecer de determinados grupos de animales, como por ejemplo los mamíferos terrestres. Así, cuando estos mamíferos son introducidos en islas pueden convertirse en los únicos depredadores o bien ocupar las posiciones más altas dentro de la cadena trófica, es decir, pueden actuar como super-depredadores de las especies indígenas. Antes de la introducción de los mamíferos exóticos, las poblaciones de aves marinas, que son especies indígenas en las islas oceánicas, se reproducían en ausencia de depredadores, por lo que durante su evolución no desarrollaron comportamientos de defensa y, como consecuencia, actualmente soportan elevadas pérdidas reproductivas.

La isla de Corvo fue descubierta y colonizada aproximadamente en el año 1580 (la última del Archipiélago de las Azores, por lo que en ella la introducción de especies exóticas es más reciente). Además, es la isla más alejada del continente europeo y la menos poblada del archipiélago (437 habitantes en 2011). Su único poblado se concentra en un área pequeña de la isla y casi la totalidad de su zona costera mantiene un estado de conservación favorable para la nidificación de las aves marinas. A pesar de que las poblaciones de estas aves han disminuido drásticamente en las restantes islas de las Azores, en Corvo, existen colonias importantes tanto por la diversidad de especies como por el elevado número de parejas reproductoras. Así, la población de pardela cenicienta (*Calonectris diomedea borealis*) es relativamente más numerosa en Corvo que en cualquier otra isla del archipiélago. Los nidos de pardela se encuentran distribuidos en zonas accesibles para los depredadores, a diferencia de otras especies de aves

marinas que nidifican, mayoritariamente, en los acantilados e islotes de la isla. El impacto de estos depredadores sobre el éxito reproductor de las pardelas de la Isla de Corvo es desconocido. No obstante, esta información es importante ya que hoy día se sabe que las medidas de conservación destinadas a mejorar el éxito reproductor son mucho más fáciles de implementar que aquellas propuestas para aumentar la supervivencia de las poblaciones adultas.

Con anterioridad a la puesta en marcha de esta investigación, se sabía que las tres especies de mamíferos invasores que existen en Corvo (el ratón casero *Mus musculus*, la rata negra *Rattus rattus* y el gato *Felis silvestris catus*) depredaban huevos, crías e incluso aves marinas adultas en otros ecosistemas insulares. Sin embargo, se desconocía su impacto global sobre el éxito reproductor de las aves marinas. Además, varios modelos matemáticos desarrollados previamente a la realización de este trabajo demostraron que los cambios en la abundancia de una especie de depredador pueden alterar el impacto de la otra especie depredadora sobre las poblaciones de presas. Por tanto, conocer el efecto de múltiples especies exóticas -en coexistencia- era imprescindible a la hora de implementar medidas de gestión para paliar sus efectos adversos sobre las poblaciones de aves marinas.

Esta investigación persiguió conocer, de forma empírica, el impacto global de los tres mamíferos exóticos introducidos en la isla de Corvo sobre el éxito reproductor de las pardelas. Para ello, en primer lugar, 169 nidos distribuidos en seis colonias distintas se visitaron semanalmente a lo largo de tres épocas de reproducción consecutivas. Se evaluaron las distintas causas de fracaso reproductor y se examinaron los restos de crías y huevos para identificar la especie de depredador, la cual fue posteriormente confirmada mediante cámaras automáticas instaladas en las entradas de los nidos. En cada una de las seis colonias de estudio se estimó un índice de actividad o abundancia para cada especie de mamífero exótico. Además, se evaluaron las características físicas de las colonias relacionadas con la capacidad de albergar un mayor número de depredadores. Para cada nido monitorizado se

analizaron, también, las dimensiones de entrada, su morfología, altitud y cobertura vegetal del área circundante, determinándose cuáles contribuyen en mayor medida al riesgo de depredación de la nidada de las pardelas.

En Corvo, el éxito reproductor de la pardela (0,38%; intervalo de confianza del 95%, 0,20-0,53) es uno de los más bajos entre todos los estudios disponibles sobre esta especie. Los principales depredadores de la nidada fueron los gatos, tanto los cimarrones como los domésticos (responsables del 80% de los nidos depredados), seguido de las ratas (20%), mientras que no se encontraron evidencias de depredación por ratones. Se determinó que los nidos con más riesgo de depredación eran aquellos que tenían alturas en la entrada más grandes, lo que fue consistente con el hecho de que los gatos son los depredadores principales, ya que debido a su mayor tamaño acceden más fácilmente a los nidos con grandes dimensiones. Además, el riesgo de depredación fue más elevado en nidos situados a altitudes más bajas sobre el nivel del mar, probablemente porque estos se encuentran más próximos al poblado donde la abundancia de gatos es mayor.

La supervivencia de la nidada (la pardela pone un único huevo) varió a lo largo del ciclo reproductor, y el máximo de depredación ocurrió durante las dos semanas posteriores al nacimiento de las crías. La supervivencia varió principalmente debido a diferencias entre las colonias de estudio, por ejemplo en el tipo de hábitat y en la distancia al poblado. También, la supervivencia aumentó con la abundancia de las ratas. Esto es probablemente debido a que las ratas son la principal fuente de alimento de los gatos, por lo que la disponibilidad de ratas puede limitar la depredación de la nidada de pardela. Sin embargo, la medida de actividad de los gatos estimada en las colonias no permitió explicar la variación observada en la supervivencia de la nidada.

En segundo lugar, como consecuencia de lo anterior y con el objetivo de utilizar una medida que cuantificase el impacto de todos los gatos (cimarrones y domésticos), se estudió su comportamiento trófico y espacial.

Por un lado, se estudió la composición de sus dietas y se relacionó con la disponibilidad de presas en el medio natural, con el fin de determinar si los gatos seleccionan las especies más abundantes, o bien depredan aquellas más fáciles de capturar, como ocurre con las aves marinas. Por el otro, se estimó el tamaño de las áreas de campeo de los gatos para averiguar si éstas coincidían con áreas de dispersión de especies nativas; por ejemplo, con las colonias de pardela. Para ello, se siguieron con unidades de GPS los movimientos de 21 gatos domésticos ya que no se pudieron recuperar los GPS colocados en gatos cimarrones. Posteriormente, se analizó si las características de estos individuos, tales como el sexo, edad, estado de esterilización y de confinamiento, así como la disponibilidad estacional de presas, influían en el tamaño del área de campeo. Adicionalmente, se instalaron unidades de GPS en posiciones fijas, con el fin de medir los errores de posición inherentes al modelo de dispositivo utilizado.

Los resultados mostraron que la dieta de los gatos está compuesta, principalmente, por mamíferos, aves y artrópodos. Además, la dieta varió estacionalmente conforme fluctuaron las abundancias de sus presas en el medio natural, lo que confirmó el comportamiento trófico de tipo generalista de los gatos introducidos en ambientes insulares. Las pardelas constituyeron la presa principal de los gatos durante el periodo estival. Las áreas de campeo fueron muy variables entre individuos con un rango de entre 0,5 hectáreas en el otoño a 20,3 ha en invierno por dos machos castrados y no confinados (sólo se dejan capturar por su dueños y pasa más tiempo fuera de casa que los gatos confinados). Las áreas de campeo variaron también estacionalmente y con el estado de confinamiento de los individuos, pero no en relación a la abundancia de presas. Así, se observó que los gatos confinados se alejaron menos de sus hogares que aquellos gatos no confinados. En promedio, sin embargo, los movimientos de ambos estuvieron dentro de un radio de 1 km alrededor de los hogares, y, por tanto, el impacto sobre la fauna nativa es presumiblemente mayor dentro de este radio. A través de los GPS utilizados en posiciones fijas se pudo saber que las estimaciones de áreas de campeo inferiores a 2 ha fueron debidas a errores de posición.

En tercer lugar, al igual que se hizo con los gatos, para poder cuantificar el impacto de las ratas sobre las pardelas se estudió la composición de su dieta. Dado que los ratones son especies omnívoras y podrían convertirse en depredadores de pardelas en ausencia de sus depredadores habituales (gatos y ratas), se consideró oportuno también abordar el estudio de su dieta. Ésta se estudió durante y fuera del ciclo de reproducción de las pardelas, con la finalidad de examinar variaciones debidas a la presencia de las pardelas en la isla, bien porque los roedores incorporan pardelas a su dieta o bien porque, mientras los gatos se alimentan de pardelas, otras fuentes de alimento permanecen disponibles para estos roedores. Dado que los gatos son depredadores más eficaces que las ratas, se consideró como hipótesis que las ratas consumirían una proporción baja de pardelas en presencia de gatos. Para inferir la influencia de los gatos en el comportamiento depredador de las ratas se utilizaron datos sobre la dieta de los gatos y se discriminó la abundancia de ratas en la misma. Además, si se confirmaba que los roedores no alteraban su dieta con la disponibilidad de pardelas y, por lo tanto, se alimentaban de las mismas presas a lo largo del año, se esperaba que éstos presentasen mejores condiciones corporales respecto a aquellos individuos que presentan dietas más diversas. Para ello, se capturaron individuos vivos, a lo largo de un año, en las proximidades de una colonia de pardelas. Se extrajeron sus tejidos para estudiar sus dietas y se tomaron medidas biométricas para calcular sus condiciones corporales. En el caso de las ratas la dieta se estudió a partir de la identificación de presas en sus contenidos estomacales y del análisis de isótopos estables en sus tejidos. Asimismo, se determinó la contribución relativa de cada presa en la dieta individual de las ratas mediante un modelo Bayesiano de mezcla de múltiples fuentes isotópicas. La dieta de los ratones se estudió únicamente mediante el análisis de isótopos estables debido a que el contenido de sus estómagos se encontraba en un estado muy digerido.

Los resultados mostraron que la dieta de las ratas está constituida, principalmente, por material vegetal, seguido de invertebrados, aves y ratones. Mientras que los ratones se alimentan, fundamentalmente, de

plantas e invertebrados. Los ratones se alimentaron de una diversidad de especies mayor durante la reproducción de las pardelas, probablemente porque en este periodo existen más presas diferentes disponibles. Sin embargo, no se encontraron variaciones en la dieta de las ratas a lo largo del año. Así, se pudo comprobar que ambas especies de roedor tenían dietas simples, compuestas por dos o tres presas diferentes a lo largo del año, lo cual favoreció la condición corporal de los individuos. Se corroboró que los ratones no incorporaban pardelas a sus dietas y éstas constituían únicamente el 10,6% de la composición de las dietas de las ratas. Dada la conocida capacidad de las ratas introducidas en islas para alimentarse de una amplia gama de recursos (incluidos los que tienen un alto valor nutricional como las aves marinas), factores tales como la reducida abundancia de ratas o la elevada tasa de depredación que sufren sus poblaciones por los gatos, podrían explicar el bajo consumo de pardelas. Así, se podría pensar que el comportamiento depredador de las ratas estuviese moderado por los gatos, lo cuales prevendrían que las ratas depreden pardelas con mayor intensidad.

Por último, se evaluó el impacto indirecto de los depredadores en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas. Este estudio se realizó porque, a pesar de que este impacto indirecto de los depredadores era conocido en aves terrestres, nunca se habían observado en especies de aves marinas, cuyas colonias y cavidades de nidificación poseen las características idóneas para albergar parásitos. Para ello, se calculó la intensidad de ectoparásitos y la condición corporal de las pardelas. Además, se estimó la actividad y la abundancia de los depredadores y se examinaron las características de los nidos relacionadas con las condiciones de idoneidad para los ectoparásitos. Se evaluó cómo influían la actividad de los depredadores, las características de los nidos y la condición corporal de las pardelas en la intensidad de ectoparásitos. De igual modo, se investigó la influencia conjunta de los depredadores, los ectoparásitos, la condición corporal de las pardelas y las características de los nidos en la supervivencia de la nidada. Adicionalmente, para detectar la presencia de parásitos sanguíneos se recogieron y

examinaron muestras de sangre y, finalmente, se describieron, por primera vez, los parásitos gastrointestinales de 13 pardelas encontradas muertas.

Se identificaron dos especies de pterópteros (*Austromenopon echinatum* y *Halipeurus abnormis*), una especie de sifonápteros (*Xenopsylla gratiosa*), y dos especies de garrapatas (*Ixodes ricinus* y *Haemaphysalis punctata*). La intensidad más elevada fue registrada por *H. abnormis*. No se detectó ningún parásito sanguíneo y, entre los parásitos gastrointestinales, se encontraron tres especies de nematodos (*Seuratia shipleyi*, *Contracaecum rudolphii* y *Thominx contorta*), una especie de cestodo (*Tetrabothrius minor*) y otra de trematodo (*Cardiocephalus physalis*). Se observó que, con un incremento en la actividad de depredadores, la intensidad de pterópteros y sifonápteros en las pardelas era más elevada. Además, las pardelas que albergaban mayores intensidades de pterópteros y sifonápteros presentaron una peor condición corporal. Para finalizar se observó que la interacción de los depredadores y los ectoparásitos disminuía la supervivencia de la nidada de las pardelas.

El conjunto de cuatro artículos científicos que integran este trabajo concluyó que existe un impacto directo de los depredadores exóticos sobre el éxito reproductor de las pardelas ocasionado principalmente por los gatos. Sin embargo, la erradicación aislada de los gatos podría no beneficiar al éxito reproductor de las pardelas. Esto se dedujo mediante la observación de dos tipos de interacciones entre gatos y ratas. Por un lado, la abundancia de las ratas disminuye la tasa de depredación de la nidada por parte de los gatos y, por otro lado, los gatos podrían evitar que las ratas depreden pardelas con mayor intensidad. A pesar de que un aumento en el éxito reproductor de las pardelas incrementaría solo ligeramente la tasa de crecimiento de la población, esta medida sería más viable que cualquier otra acción de conservación para la supervivencia de las pardelas. En este sentido, para aumentar su éxito reproductor, este trabajo propone restringir las áreas de campeo de los gatos a los alrededores del poblado o bien identificar y remover a los individuos que más se desplazan, los cuales tienen un impacto

mayor sobre las pardelas. Esta investigación, además, confirma que los depredadores exóticos influyen en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas. Este impacto indirecto de los depredadores introducidos merece ser investigado con mayor profundidad en el futuro, ya que coloca a las poblaciones de pardelas en una posición de desventaja, con importantes implicaciones tanto en el éxito reproductor como en la salud de los individuos.

EXTENDED SUMMARY

The movement of species by humans from their natural distribution to a new environment is a relatively common phenomenon, particularly in the last 200 years, that threatens the natural integrity of ecosystems. Oceanic islands have never been connected to continental masses and have disharmonic flora and fauna, therefore they are characterized by the absence of certain groups of animals, for example terrestrial mammals. When these mammals are introduced on islands they can easily occupy the highest positions within the food chain, and act as predators of native species. Before the introduction of exotic mammals, seabirds, which are indigenous species on oceanic islands, bred in the absence of predators; consequently they did not evolve defensive behaviors and, therefore, today they suffer high reproductive failures.

Corvo was the last island of the Azores to be discovered and colonized (approximately in 1580), so the introduction of exotic species is more recent. It is also the most distant island from mainland Europe and the least populated of the archipelago (437 inhabitants in 2011). Its only village is concentrated in a small area of the island, and almost its entire coastal zone maintains a favorable conservation status for nesting seabirds. Seabird populations have declined dramatically in other Azorean Islands; therefore the breeding populations on Corvo are important because of their diversity of species and high abundance of breeding pairs. Hence, the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*) population is relatively larger on Corvo than any other island in the archipelago. Cory's shearwater nests are distributed in areas accessible to predators, unlike other species of seabirds which breed, mostly, on the cliffs and islets of the island. The impact of these predators on Cory's shearwater breeding success is unknown in the island of Corvo. However, this information is important as the conservation measures to improve breeding success are much easier to implement than those proposed for increasing the survival of adult populations.

Of the three species of invasive mammals that exist on Corvo (the house mouse *Mus musculus*, the black rat *Rattus rattus* and the cat *Felis silvestris catus*), were known to prey on eggs, chicks and even adult seabirds in other insular ecosystems. However, their overall impact on the breeding success of seabirds was unknown. Several mathematical models developed before the completion of this study showed that changes in the abundance of a predator species can alter the impact of other predator species on prey populations. Therefore, the knowledge of the effect of multiple-co-existing- exotic species was essential when implementing management measures to mitigate their adverse effects.

This investigation aimed to gather empirical evidence of the global impact on Cory's shearwater breeding success of the three exotic mammalian species introduced on Corvo Island. To achieve this, firstly, 169 nests at six different colonies were visited weekly over three consecutive breeding seasons. The different causes of reproductive failure were evaluated, and remains of chicks and eggs were examined to identify the species of predator; this was subsequently confirmed by automatic cameras at nest entrances. In each of the six studied colonies an index of activity or abundance of each exotic mammalian species was measured. In addition, physical characteristics of each colony were evaluated, to determine their suitability to shelter a greater number of predators. At each monitored nest, entrance dimensions, nest morphology, elevation and vegetation cover of the surrounding area were examined to classify those most at risk from nest predation.

Cory's shearwater breeding success has one of the lowest breeding success on Corvo (0.38%; 95 % confidence interval 0.20–0.53), among all available studies of this species. Cats - both feral and domestic - were the main predators of Cory's shearwaters (80% of predated nests), followed by rats (20%), whereas no evidence of predation by mice was found. Nests with higher burrows had the highest risk of being predated. This pattern was consistent with cats being the key nest predator for Cory's shearwater, since due to their larger size they can easily access the nests with higher height entrances.

Furthermore, the risk of predation was higher in burrows at lower elevation, probably because most cats live around the village near sea level.

Nest survival varied over the breeding cycle, and the peak period of predation occurred during the two weeks after birth of the offspring. Nest survival varied mainly due to differences between study colonies such as habitat type and distance to village. Moreover, nest survival appeared to increase in colonies with a higher rat abundance index. A possible explanation for this result is that because rats serve as main food source for cats, a higher availability of rats may therefore limit cat predation of Cory's shearwater chicks. However, no measure of colony-specific cat activity was able to adequately explain variation in shearwater nest survival.

Therefore, secondly, in order to quantify the impact of all cats (feral and domestic), their feeding and spatial behavior was studied. The diet composition was studied and was related to prey availability in the environment, to determine if cats selected the most abundant species or those prey easier to capture such as seabirds. The home-range size of cats was estimated to determine whether their home-range areas coincide with dispersion areas of native species, for example, in Cory's shearwater colonies. For this, the movements of 21 domestic cats were followed by GPS units (it was not possible to recover GPS units from feral individuals). Subsequent data analysis was carried out to analyze whether the characteristics of individuals, such as gender, age, sterilization and confinement status, and the seasonal availability of prey, influenced home-range size. Additionally GPS units were installed in fixed positions in order to measure positional errors inherent to the device model.

The findings showed that the diet of cats consists mainly of mammals, birds and arthropods. In addition, their diet varied seasonally in relation to fluctuations in prey abundance in the environment, supporting the generalist feeding behavior of introduced cats on insular ecosystems. Cory's shearwaters were the main prey of cats during the summer. Home-ranges were extremely variable among individuals and ranged from 0.5 ha in autumn to 20.3 ha in

winter for two unconfined (only handled by owners and spend more time outside their houses than confined cats) neutered males. Home-range sizes of domestic cats varied also seasonally and with the confinement state of individuals, but not in relation to prey abundance. It was thus observed that confined domestic cats roam a shorter distance from their houses than unconfined domestic individuals. On average, however, movements were within a 1 km radius around the owner's house, and impacts on native wildlife are presumably greatest within this radius. The GPS units used in fixed positions revealed that the estimated home-range sizes below 2 ha were due to positional errors.

Thirdly, to quantify the impact of rats on Cory's shearwaters, the composition of their diet was studied, as it had been for cats. Whereas mice are omnivorous they could become predators of Cory's shearwaters in the absence of their usual predators (cats and rats), it was considered appropriate to also address the study of their diet. The composition of the diet was studied within and outside the Cory's shearwater breeding period, in order to examine whether diet varied due to the presence of Cory's shearwaters on the island - either because they incorporate Cory's shearwaters into their diet, or because, while cats feed on Cory's shearwaters, other food sources remain available for these rodents. Because cats are more effective seabird predators than rats, the latter were expected to consume a low proportion of Cory's shearwaters in presence of cats. The influence of cats in the predator behavior of rats was inferred by analysing the diet of cats and discriminating the relative abundance of rats. Furthermore, if the hypothesis that rodents do not alter their diet in the presence of Cory's shearwaters was confirmed, therefore, they would feed on the same food sources throughout the year; so it was expected to observe better body condition compared to those individuals with a more diverse diet. To do this, individuals were captured alive over one year, in the vicinity of a Cory's shearwater colony. Their tissues were removed to study their diet and biometric measurements were taken to calculate their body condition. The diet of rats was studied by identification of prey in their stomach contents and stable isotope analysis in their tissues, and the relative contribution of each prey in the diet of

individuals was determined using a Bayesian multi-source stable isotope mixing model. The diet of mice was only studied using stable isotope analysis because the contents of their stomachs were considerably digested.

The results showed that the diet of the rats consisted mainly of plant material, followed by invertebrates, birds and mice, while mice fed mainly on plants and invertebrates. Mice fed on a higher diversity of species during the Cory's shearwater breeding season, probably because during this period they have a more varied selection of prey available. However, there were no changes in the diet of rats throughout the year. Thus, both rodent species fed on the same prey all year around and this consistency in diet favored their body condition. It was confirmed that mice did not include Cory's shearwaters in their diet, and Cory's shearwaters accounted for only 10.6 % of the composition of the diet of rats. Considering the known ability of introduced rats on islands to feed on a wide range of resources (including those with a high nutritional value such as seabirds), factors including the small size of rat population and a high level of rat predation by cats could explain the little consumption of Cory's shearwaters by rats. Therefore, the predator behavior of rats could be moderated by cats, preventing Cory's shearwaters from being preyed upon by rats.

Finally, we assessed the potential indirect impact of predators on Cory's shearwater ectoparasite intensity. This indirect impact of predators was known in landbirds but had never been observed in seabird species, whose colonies and nesting cavities have the ideal characteristics to harbor high numbers of parasites. To do this, the body condition and the intensity of ectoparasites in Cory's shearwaters were calculated. Furthermore, the activity of predators was estimated in the colonies and the characteristics of nests were examined, to determine their suitability for ectoparasites. The influence of predator activity, nest characteristics and body condition index on Cory's shearwater ectoparasite intensity was examined. Similarly, the influence of predators, ectoparasites, body condition and nest characteristics on Cory's shearwater breeding success was assessed. Additionally, blood samples were collected and examined for the

presence of parasites, and, lastly, gastrointestinal parasites were described - for the first time - in 13 Cory's shearwater individuals found dead.

This examination identified two species of phthiraptera (*Austromenopon echinatum* and *Halipeurus abnormis*), one species of siphonaptera (*Xenopsylla gratioiosa*), and two species of ticks (*Ixodes ricinus* and *Haemaphysalis punctata*). The highest intensity was recorded for *H. abnormis*. No blood parasites were detected and three species of nematodes (*Seuratia shipleyi*, *Contraecaecum rudolphii* and *Thominx contorta*), one species of cestode (*Tetrabothrius minor*) and one trematode (*Cardiocephalus physalis*) were found. It was observed that with an increase in the activity of predators, the intensity of phthiraptera and siphonaptera in Cory's shearwaters were higher. In addition, Cory's shearwaters harboring greater siphonaptera and phthiraptera intensities presented a worse body condition. Lastly, the interaction between predator activity and ectoparasite intensity decreased Cory's shearwater nest survival.

The group of four scientific papers that make up this work concluded that there is an indirect impact of exotic mammals on Cory's shearwater breeding success, cats being the principal predators. However, the removal of only cats could not benefit the Cory's shearwater breeding success. This was deduced through the observation of two types of interactions between cats and rats: firstly, a high availability of rats would limit cat predation of Cory's shearwaters; and, secondly, cats could prevent rat predation on Cory's shearwaters with greater intensity. Although an increase in the reproductive success of Cory's shearwaters only slightly raises the rate of population growth, this may be more feasible than any other conservation action to improve the survival of the Cory's shearwater. To increase breeding success, this research proposed to restrict the home ranges of cats around the village or to identify and remove the individuals that roam more widely, and therefore threaten the breeding success of Cory's shearwaters. This work also confirms that introduced predators influence Cory's shearwater ectoparasite intensity. Further research into this specific indirect impact of predators is required since it put seabird populations at a

disadvantage - which have important implications on the Cory's shearwater breeding success as well as the health of individuals.



RESUMO

O transporte de espécies pelos humanos, da sua distribuição natural para um ambiente novo, é um fenómeno relativamente comum nos últimos 200 anos e que ameaça a integridade natural dos ecossistemas. As ilhas oceânicas nunca estiveram conetadas às massas continentais e apresentam flora e fauna pouco equilibradas, portanto, caracterizam-se pela ausência de alguns grupos animais, como por exemplo mamíferos terrestres. Assim, quando esses mamíferos são introduzidos em ilhas podem ocupar facilmente as posições mais altas da cadeia trófica; ou seja, podem atuar como predadores de espécies nativas. Antes da introdução de mamíferos, as aves marinhas, que são espécies nativas em ilhas oceânicas, reproduziam-se na ausência de predadores, e por esta razão, durante a sua evolução não desenvolveram comportamentos defensivos e, portanto, sofrem agora grandes perdas reprodutivas.

A ilha do Corvo foi a última ilha dos Açores em ser descoberta e colonizada (aproximadamente em 1580), pelo que a introdução de espécies é mais recente. É também a ilha mais distante do continente europeu e menos povoada do arquipélago (437 habitantes no ano 2011). A sua única vila está concentrada numa pequena área da ilha e quase toda a sua zona costeira mantém um estado de conservação favorável para a nidificação de aves marinhas. Apesar das populações de aves marinhas terem diminuído drasticamente nas outras ilhas dos Açores, no Corvo nidificam importantes colónias de aves marinhas, quer pela diversidade de espécies quer pelo número elevado de casais reprodutores. Assim, a população de cagarros (*Calonectris diomedea borealis*) é relativamente maior no Corvo do que em qualquer outra ilha do arquipélago. Os ninhos de cagarro estão distribuídos em áreas acessíveis aos predadores, ao contrário de outras espécies de aves marinhas que nidificam, principalmente, em falésias e ilhéus da ilha. O impacto destes predadores no sucesso reprodutor dos cagarros é desconhecido na ilha do Corvo. No entanto, esta informação é importante, uma vez que as medidas de conservação para

melhorar o sucesso reprodutor são muito mais fáceis de implementar do que as propostas para aumentar a sobrevivência das populações adultas.

Das três espécies de mamíferos invasores que existem no Corvo (o rato-caseiro *Mus musculus*, o rato-preto *Rattus rattus* e o gato *Felis silvestris catus*), eram conhecidos por predação de ovos, crias e inclusive aves marinhas adultas, em outros ecossistemas insulares. No entanto, desconhecia-se o seu impacto global no sucesso reprodutivo das aves marinhas. Modelos matemáticos desenvolvidos previamente à realização deste estudo mostraram que as variações na abundância de uma espécie predadora podem alterar o impacto de outras espécies predadoras nas populações de presas. Portanto, conhecer o efeito de múltiplas espécies exóticas em -coexistência- era essencial na implementação de medidas de gestão para mitigar os seus efeitos negativos.

Este trabalho pretendeu conhecer empiricamente o impacto global dos três mamíferos introduzidos na ilha do Corvo no sucesso reprodutor dos cagarros. Para fazer isso, em primeiro lugar, 169 ninhos distribuídos em seis colónias diferentes foram visitados semanalmente ao longo de três épocas de reprodução consecutivas. Avaliaram-se as diferentes causas de falha reprodutiva e examinaram-se os restos de crias e ovos para identificar as espécies de predadores, o qual foi posteriormente confirmado através de câmaras automáticas instaladas nas entradas dos ninhos. Em cada uma das seis colónias de estudo mediu-se um índice de atividade ou abundância de cada espécie de mamíferos exóticos. Além disso, avaliaram-se as características físicas das colónias com capacidade de albergar um maior número de predadores relacionados. Para cada ninho monitorizado mediram-se também as dimensões de entrada do ninho, sua morfologia, altitude e cobertura vegetal da sua área circundante, e classificaram-se aquelas características que mais contribuem para o risco de predação do ninho.

No Corvo, o sucesso reprodutor do cagarro (0,38%; intervalo de confiança de 95%, 0,20-0,53) tem um dos valores más baixos entre todos os estudos disponíveis sobre esta espécie. Os principais predadores de cagarro

foram os gatos, tanto assilvestrados como domésticos (responsáveis por 80% dos ninhos predados), seguidos pelos ratos (20%), enquanto não se encontraram evidências de predação pelo rato-caseiro. Determinou-se que os ninhos com mais risco de predação eram aqueles com uma dimensão de entrada maior, o que foi consistente com o facto de que os gatos são os principais predadores e devido ao seu maior tamanho acedem mais facilmente aos ninhos com entradas mais altas. Além disso, o risco de predação foi maior em ninhos localizados em altitudes mais baixas acima do mar, provavelmente porque estes se encontram mais perto da vila onde a abundância de gatos é maior.

A sobrevivência dos ninhos variou ao longo do ciclo reprodutivo, e o pico de predação ocorreu durante as duas semanas após o nascimento das crias. A sobrevivência nos ninhos variou principalmente devido às diferenças entre as colónias de estudo, por exemplo o tipo de habitat e a distância da vila. Além disso, a sobrevivência nos ninhos aumentou com a abundância de ratos, provavelmente porque os ratos são a fonte de alimento principal dos gatos, pelo que a disponibilidade de ratos pode limitar a predação de pardelas. No entanto, a medida de atividade dos gatos estimada nas colónias não permitiu explicar a variação na sobrevivência dos ninhos.

Por esta razão, e com o fim de utilizar uma medida para quantificar o impacto de todos os gatos (assilvestrados e domésticos) estudou-se o seu comportamento alimentar e espacial. Primeiro, estudou-se a composição da dieta e relacionou-se com a disponibilidade de presas no ambiente para determinar se os gatos seleccionam as espécies mais abundantes ou as mais fáceis de capturar, caso das aves marinas. Segundo, estimou-se o tamanho das áreas vitais dos gatos para determinar se estas coincidem com as zonas de dispersão das espécies nativas, por exemplo as colónias de cagarro. Para isso, os movimentos de 21 gatos domésticos foram seguidos com unidades de GPS e não foi possível recuperar os GPS colocados em gatos assilvestrados. A posteriori, analisaram-se as características dos indivíduos, tais como, o sexo, idade, estado de esterilização e de confinamento, assim como a disponibilidade sazonal de presas, que influenciavam o tamanho da área vital. Adicionalmente, instalaram-

se GPS em posições fixas, a fim de medir os erros posicionais inerentes ao modelo de dispositivo utilizado.

Os resultados mostraram que a dieta dos gatos consiste principalmente em mamíferos, aves e artrópodes. Além disso, a dieta variou sazonalmente conforme as flutuações da abundância de presas no ambiente, o qual confirmou o comportamento alimentar generalista dos gatos introduzidos em ambientes insulares. Os cagarros constituíram a presa principal dos gatos durante o Verão. As áreas vitais foram muito variáveis entre indivíduos e oscilaram entre 0,5 ha (outono) a 20,3 ha (inverno) para dois machos esterilizados não confinados (só se deixam capturar pelo dono e passam fora de casa maior tempo do que os gatos confinados). As áreas vitais também variaram sazonalmente e com o estado de confinamento dos indivíduos, mas não em relação à abundância de presas. Assim, observou-se que os gatos confinados afastaram-se menos dos seus lares que os gatos não confinados. Em média, no entanto, os movimentos estiveram dentro de um raio de 1 km em torno dos seus lares, pelo que o impacto sobre a fauna nativa é presumivelmente maior dentro deste raio. Através dos GPS utilizados em posições fixas sabe-se que os tamanhos estimados da área vital inferiores a 2 ha ocorreram em consequência de erros posicionais.

Em terceiro lugar, e analogamente aos gatos, estudou-se a composição da dieta dos ratos, para quantificar o impacto destes sobre os cagarros. Uma vez que o rato-caseiro é omnívoro e pode tornar-se predador de cagarros na ausência dos seus predadores habituais (gatos e ratos), considerou-se adequado abordar também o estudo da sua dieta. A composição da dieta estudou-se dentro e fora do ciclo reprodutor dos cagarros, a fim de examinar se esta variava, devido à presença de cagarros na ilha, ora porque incorporam cagarros à sua dieta ora porque enquanto os gatos se alimentam de cagarros outras fontes de alimento permanecem disponíveis para estes roedores. Devido a que os gatos são predadores mais eficazes de aves marinhas do que os ratos, considerou-se a hipótese de que os ratos teriam um impacto pequeno sobre os cagarros em presença de gatos e, portanto, a sua dieta devia ser pouco influenciada pela

presença destas aves. Para inferir a influência dos gatos no comportamento predador dos ratos utilizaram-se dados da dieta de los gatos e discriminou-se a abundância de ratos. Além disso, se havia confirmação de que os roedores não alteravam a sua dieta com a disponibilidade de cagarros e, portanto, alimentavam-se das mesmas presas ao longo do ano, esperava-se que apresentassem melhor condição corporal que os indivíduos com uma dieta mais diversificada. Para isso, capturaram-se indivíduos vivos, ao longo de um ano, nas proximidades de uma colónia de cagarros, extraíram-se tecidos para estudar a sua dieta e retiraram-se as medidas biométricas para calcular a sua condição corporal. A dieta dos ratos estudou-se a partir da identificação de presas nos seus conteúdos estomacais e da análise de isótopos estáveis nos seus tecidos, e determinou-se a contribuição relativa de cada presa na dieta individual dos ratos, utilizando um modelo de mistura isotópica bayesiano. A dieta do rato-caseiro estudou-se através da análise de isótopos estáveis, pois o conteúdo de seus estômagos encontrava-se num estado muito digerido.

Os resultados mostraram que a dieta dos ratos consiste principalmente em material vegetal, seguido de invertebrados, aves e ratos, enquanto que o rato-caseiro alimentava-se principalmente de plantas e invertebrados. Os ratos-caseiro alimentaram-se de uma diversidade maior de espécies durante a época de reprodução dos cagarros, provavelmente porque durante esse período têm mais presas diferentes disponíveis. No entanto, não se encontraram variações na dieta dos ratos ao longo do ano. Assim, verificou-se que ambas espécies de roedores alimentavam-se, principalmente, das mesmas presas ao longo do ano, o que favoreceu a condição corporal dos indivíduos. Confirmou-se que os ratos-caseiro não incluíam cagarros na sua dieta e estes, apenas constituíram 10,6% da composição da dieta dos ratos. Considerando-se a conhecida capacidade dos ratos introduzidos em ilhas para se alimentar de uma vasta gama de recursos (incluindo aqueles com um elevado valor nutritivo, como as aves marinhas), a reduzida abundância de ratos e as numerosas predações que sofrem as suas populações pelos gatos, poderiam explicar o baixo consumo de cagarros por ratos. Assim, podia-se pensar que os gatos influenciam o comportamento

predador dos ratos, impedindo que os cagarros sejam predados por ratos com maior intensidade.

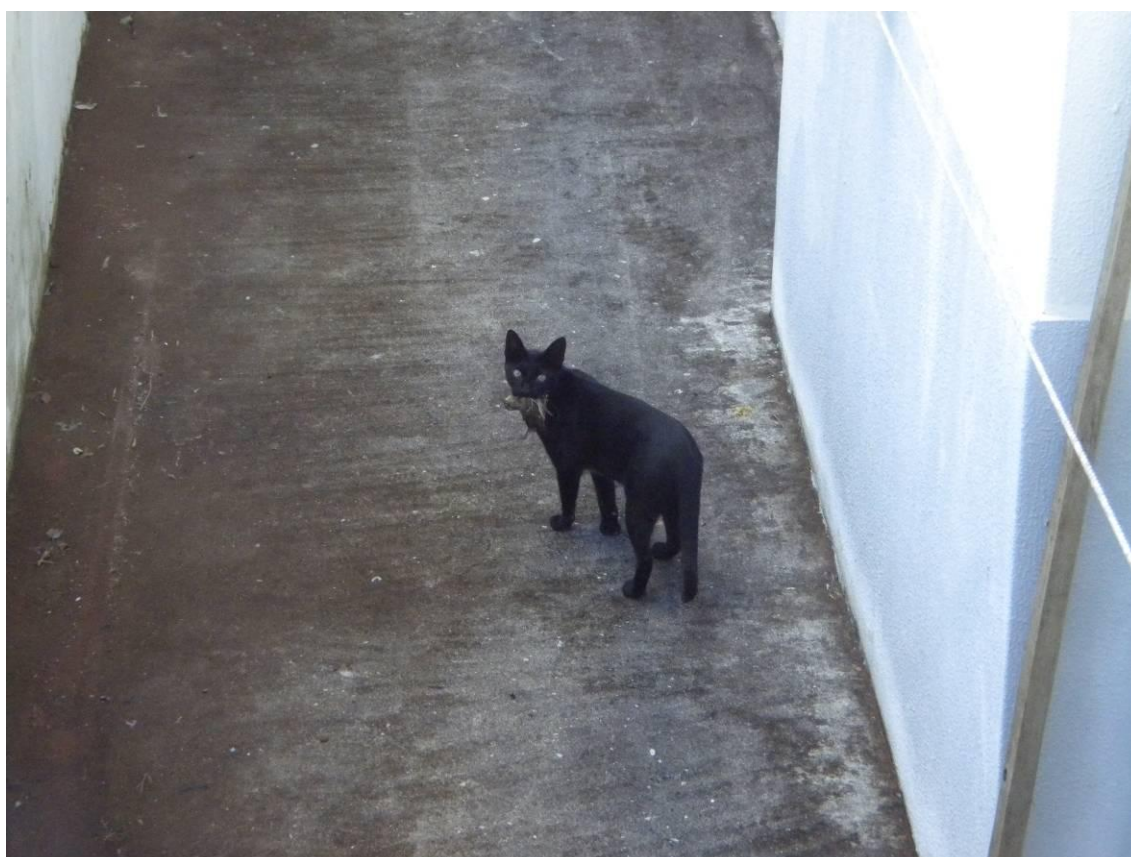
Finalmente, avaliou-se o impacto indireto dos predadores na intensidade de ectoparasitos de las pardelas. Este impacto indireto apesar de conhecido em aves terrestres nunca tinha sido observado em espécies de aves marinhas, cujas colónias e cavidades de nidificação têm as características ideais para abrigar parasitas. Assim, calculou-se a condição corporal e intensidade de ectoparasitas nos cagarros. Além disso, estimou-se a abundância de predadores em redor dos ninhos e analisaram-se as características dos ninhos, relacionadas com condições de idoneidade para os ectoparasitas. Avaliou-se a influência de predadores, as características dos ninhos e a condição corporal na intensidade de ectoparasitas dos cagarros. Assim mesmo, investigou-se a influência de predadores, de ectoparasitas, a condição corporal e as características dos ninhos na sobrevivência nos ninhos de cagarro. Também, recolheram-se e examinaram-se amostras de sangue para detectar a presença de parasitas e, por último, descreveu-se, pela primeira vez, os parasitas gastrointestinais em 13 cagarros encontrados mortos.

Identificaram-se duas espécies de ptiráteros (*Austromenopon echinatum* e *Halipeurus abnormis*), uma espécie de sifonápteros (*Xenopsylla gratiosa*), e duas espécies de carrapatos (*Ixodes ricinus* e *Haemaphysalis punctata*). A intensidade mais elevada foi registada por *H. abnormis*. Não se detectou qualquer parasita em sangue e descobriram-se três espécies de nematóides (*Seuratia shipleyi*, *Contracaecum rudolphii* e *Thominx contorta*), uma espécie de cestóides (*Tetrabothrius menor*) e um trematóide (*Cardiocephalus physalis*). Observou-se que, com um aumento na atividade de predadores, a intensidade de ptiráteros e sifonápteros em cagarros era mais elevada. Além disso, os cagarros que albergavam maiores intensidades de sifonápteros e ptiráteros apresentaram uma pior condição corporal. Assim, a ação combinada da atividade de predadores e intensidade de ectoparasitas diminuiu a sobrevivência nos ninhos de cagarro.

O conjunto de quatro artigos científicos que compõem este trabalho concluiu que existe um impacto direto dos mamíferos exóticos no sucesso reprodutor dos cagarros, sendo os gatos os predadores principais. No entanto, a eliminação de apenas os gatos poderia não beneficiar o sucesso reprodutor dos cagarros. O anterior foi deduzido através da observação de dois tipos de interações entre os gatos e os ratos, por um lado, a abundância dos ratos diminui a taxa de predação dos gatos e, por outro lado, os gatos evitam que os ratos predem cagarros com maior frequência. Embora o aumento do sucesso reprodutor dos cagarros contribuiria apenas para um ligeiro incremento da taxa de crescimento da população, esta medida pode ser mais viável do que qualquer outra acção de conservação para a sobrevivência dos cagarros. Para aumentar o sucesso reprodutor, este estudo propõe restringir as áreas vitais dos gatos em redor da vila, ou identificar e remover os indivíduos mais móveis. Para além disso, este trabalho também confirma que os predadores introduzidos influenciam a intensidade de ectoparasitas dos cagarros. Este impacto indireto dos predadores merece ser investigado no futuro, já que coloca as populações de aves marinhas em desvantagem com implicações importantes no sucesso reprodutor e, portanto, na saúde dos indivíduos.



2 INTRODUCCIÓN



2.1 ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL TEMA

2.1.1 Las introducciones biológicas

El movimiento de especies fuera de su medio natural (especie exótica¹), como resultado de acciones deliberadas o accidentales de los seres humanos, origina las introducciones biológicas (Houston & Schreiner 1995). Las especies exóticas que viven en libertad, bien sean de origen vegetal o animal (inclusive los agentes patógenos), son a menudo generalistas² ecológicos, por lo que pueden colonizar con éxito una amplia gama de hábitats (Simberloff & Von Holle 1999). Asimismo, las especies exóticas tienen potencial para tornarse invasoras³, lo que ocurre cuando sus individuos se establecen, proliferan y propagan en el nuevo hábitat (McNeely 2001). De este modo, éstas interfieren con el crecimiento y la reproducción de las especies nativas⁴, causando una pérdida de diversidad y de estructura de la comunidad. Como ocurrió por ejemplo con la expansión en Europa del mejillón cebra (*Dreissena polymorpha*), desde el mar Caspio y mar Negro, facilitada por el comercio de la madera la cual era transportada en tanques de agua que contenían mejillones (Nalepa & Schloesser 1993). En casos extremos, los invasores pueden conducir a la extinción de especies nativas y a la modificación de los procesos de los ecosistemas, como está ocurriendo por ejemplo con la perca del Nilo (*Lates niloticus*) desde su introducción en el lago Victoria (África centro-oriental) en los años 1960 (Hughes 1986). Pero, además de estas consecuencias ecológicas, la introducción de especies invasoras acarrea problemas sociales y de salud, tanto para la vida salvaje y doméstica como para los seres humanos, debido a que algunas especies introducidas son organismos patógenos o vectores de enfermedades. Por ejemplo, el mosquito portador del parásito de la malaria de las aves, que fue introducido en las islas hawaianas en 1826. Por último, graves daños económicos están asociados a las introducciones biológicas ya que, a los costos derivados del efecto de los invasores, es necesario sumar los gastos referentes a su manejo, detección, prevención, y erradicación, así como de las acciones de protección o recuperación de las especies nativas afectadas (Perrings et al. 2000).

Cuadro 1 Glosario de términos

<p>¹ Especie exótica: (sinónimo de alóctona, foránea o no nativa) cualquier especie, subespecie o taxón inferior, introducida por los humanos fuera de su ámbito biogeográfico pasado o actual.</p>
<p>² Especie generalista: aquella que puede vivir en muchos ambientes distintos, ingerir gran variedad de alimentos y tolerar una amplia gama de condiciones climáticas.</p>
<p>³ Especie invasora: especie exótica que se establece profusamente en un ecosistema o hábitat natural o semi-natural. Es un agente de cambio y amenaza la diversidad biológica nativa.</p>
<p>⁴ Especie nativa: (sinónimo de indígena o autóctona) especie que pertenece a un determinado ámbito geográfico como resultado de fenómenos naturales, y sin intervención humana.</p>
<p>⁵ Isla oceánica: isla alejada de los continentes y que tiene un origen distinto de estos. Puede aparecer cuando una montaña o dorsal submarina se eleva sobre la superficie del mar. Por este motivo, suele tener un relieve abrupto. Otras veces es el resultado de grandes plegamientos o porciones del supercontinente original (pangea) que no se fusionaron con los actuales, por lo que nunca estuvo conectada a las masas continentales.</p>
<p>Isla continental: parte de tierra conectada por la plataforma continental a un continente, o bien lo estuvo en algún momento.</p>
<p>⁶ Especie endémica: aquella especie o taxón restringida a una ubicación geográfica muy concreta y fuera de esta ubicación no se encuentra en otra parte. Surge como consecuencia de la especiación que se provoca ante la aparición de barreras naturales que impiden el intercambio genético. De este modo, aparecen especies diferentes restringidas a esas zonas geográficas. Estas especies son especialmente vulnerables a la extinción debido a que sus poblaciones suelen tener un número reducido de individuos y, por tanto, su respuesta genética ante el cambio de las condiciones naturales es menor.</p>

Las introducciones biológicas surgen con los primeros movimientos de las poblaciones humanas en el año 1500, cuando los europeos transportaron especies a sus nuevos asentamientos en el hemisferio Occidental y otras partes del mundo. Los manifiestos de estos viajes ya mencionan el transporte deliberado de especies para el cultivo y de ganado. En las últimas décadas, la introducción de especies se ha incrementado exponencialmente debido a la capacidad humana de eliminar barreras geográficas mediante la expansión del transporte y el comercio. La mayor velocidad de los medios de transporte, el elevado grado de perturbación de los ecosistemas invadidos y los efectos derivados del cambio climático contribuyen,

entre otros factores críticos, al asentamiento de nuevas especies exóticas. Hoy día, las invasiones biológicas son fenómenos comunes, y lo seguirán siendo mientras perduren los conflictos de intereses entre el comercio mundial y el control de invasores (McNeely 2001). Por ejemplo, el ecosistema de los pantanos de Florida ha sido severamente transformado en monocultivos del pimentero brasileño (*Schinus terebinthifolius*), el cual es utilizado como planta ornamental y tiene también usos culinarios, siendo catastróficos sus efectos en la biota nativa (Williams et al. 2005).

2.1.2 Introducciones en los ecosistemas insulares: características principales de las especies invasoras más comunes

La proporción de especies introducidas en ambientes insulares es mayor que en los continentes y tienen consecuencias más drásticas debido a la fragilidad de sus ecosistemas (Veitch & Clout 2002). Las islas representan tan sólo un 3% de las tierras emergidas (Nunn 1994) y en ellas se encuentran un tercio de las especies amenazadas de mamíferos, aves y anfibios a nivel mundial. Además, en ellas se han documentado el 35% de las extinciones de plantas, 45% de insectos, 95% de reptiles, 81% de aves y 61% de mamíferos (Baillie et al. 2004, Alcover et al. 1998). Por este motivo la conservación de especies nativas en ecosistemas insulares es un reto mucho mayor que en los continentales.

Las islas oceánicas⁵, en particular, componen ecosistemas geográficamente aislados y, como tales, se caracterizan por una gran riqueza en especies endémicas⁶ y por la ausencia de algunos taxones, como por ejemplo, los mamíferos terrestres (Darwin 1859). La principal causa de extinción de especies en islas es la introducción de invasores. Por ejemplo varias especies de passeriformes de Nueva Zelandia, el xenicus de Lyall (*Xenicus lyalli*) de la isla Stephens y el acantisita de matorral (*Xenicus longipes*), fueron extinguidas debido a la introducción de gatos y ratas, respectivamente (Galbreath & Brown 2004; Bell 1978). El impacto mayor se produce cuando una especie invasora realiza una función ecológica completamente

nueva en el ambiente de acogida, como ocurre cuando los mamíferos terrestres invaden islas (Elton 1958).

Cuadro 2 Glosario de términos

<p>⁷ Depredador: individuo que caza a otro (presa) para subsistir, entre los cuales se establece una interacción biológica. Un mismo individuo puede ser depredador de algunos animales y a su vez presa de otros, aunque en todos los casos el predador es carnívoro.</p>
<p>⁸ Cadena trófica: relación que se establece entre las distintas especies para su alimentación. Constituye la ruta del alimento, la cual empieza con el productor y sigue con los consumidores clasificados en primarios, secundarios y así sucesivamente.</p>
<p>⁹ Meso-depredador: especie que se encuentra justo por debajo de los depredadores superiores (o super-depredadores) en la cadena trófica. Es un cazador versátil y con capacidad de alcanzar altas densidades poblacionales. Cuando los depredadores superiores son removidos de un ambiente (por ejemplo los gatos y los zorros), el meso-depredador (por ejemplo los roedores) puede incrementar rápidamente su abundancia, ya que tienden a ser especies generalistas y con una elevada tasa reproductiva, y empujar a las especies presa hacia la extinción.</p>
<p>¹⁰ Super-depredador: depredador que se encuentran en la cima de la cadena alimentaria de los ecosistemas.</p>
<p>¹¹ Especie omnívora: se aplica al animal que se alimenta de toda clase de sustancias orgánicas, es decir, tanto vegetales como animales.</p>
<p>¹² Especie carnívora: se aplica al animal que se alimenta o puede alimentarse de carne. Se caracteriza por tener los dientes fuertes y cortantes (secodontos).</p>

Los mamíferos exóticos invaden con éxito más del 80% de las principales islas del mundo, siendo numerosos los daños descritos sobre la biodiversidad nativa (Atkinson 1985, Courchamp et al. 2003, Jones et al. 2008, Towns et al. 2009). Los mamíferos exóticos tienen en común características que contribuyen a aumentar el tamaño de sus poblaciones en los ecosistemas invadidos: una gran capacidad para colonizar diferentes tipos de hábitats, un tamaño pequeño que facilita su acceso a fuentes de alimentos inexplorables por otros grupos animales, una coloración mimética para evitar a los depredadores⁷, una elevada fertilidad y una posición importante en las cadenas tróficas⁸, ya sea como meso-depredador⁹ o como super-depredador¹⁰ (Veitch & Clout 2002).

Entre los mamíferos exóticos más comunes, los ratones, las ratas y los gatos son ampliamente reconocidos como los depredadores principales de las especies nativas en islas (Jones et al. 2008, Towns et al. 2009, Bonnaud et al. 2009, Diamond et al. 1989). Los roedores son omnívoros¹¹ y, por lo tanto, pueden mantener densidades de población más elevadas y causar mayor presión de depredación que los gatos, incluso aunque la abundancia de presas (invertebrados y plantas) sea pequeña. Por su parte, los gatos carnívoros¹² ocasionan altas tasas de depredación (Newman & McFadden 1990, Campbell & Atkinson 2002, Stapp 2002).

2.1.3 Impacto de los mamíferos invasores en las poblaciones de aves marinas

Las aves marinas constituyen con frecuencia la principal fuente de alimento de los mamíferos exóticos, los cuales pueden depredar los huevos, las crías e incluso aves adultas, aunque principalmente de las especies más pequeñas (Medina et al. 2011, Imber 1976, Jones et al. 2008) y que anidan en cavidades más expuestas (Thibault 1995, Bourgeois & Vidal 2007, Igual et al. 2006). Por ejemplo, en la isla de Ascensión (Atlántico Sur) un gran número de adultos de charrán sombrío (*Onychoprion fuscatus*) eran depredados por gatos antes de que éstos fuesen erradicados (Hughes et al. 2008).

Las aves marinas que nidifican en islas oceánicas y acantilados inaccesibles evolucionaron en ausencia de depredadores nativos, por lo que carecen de las adaptaciones conductuales para hacerles frente con éxito (Burger & Gochfeld 1994). Con la introducción de mamíferos exóticos, las aves marinas, incluso siendo con frecuencia de tamaño superior al de su depredador, se convirtieron en presas fáciles dada su falta de mecanismos de defensa. Por ejemplo, las crías de albatros de Tristán (*Diomedea dabbenena*) son depredadas por ratones en la isla de Gough (Atlántico Sur) (Wanless et al. 2007). Además, las aves marinas tienen un valor nutritivo más elevado que cualquier presa terrestre (Drever & Harestad 1998). Como consecuencia, los mamíferos exóticos son responsables de numerosos casos de fracaso en la reproducción, fuertes declives en las poblaciones reproductoras y

pérdida de poblaciones y extinción de especies (Monteiro et al. 1996, Towns et al. 2006, Atkinson 1985). Algunos ejemplos de extinciones son: dos especies de petrel de la isla de Santa Elena (*Bulweria bifax* y *Pseudobulweria rupinarum*) en el Océano Atlántico, el petrel de la isla de Guadalupe (*Oceanodroma macrodactyla*) en México, la pardela de las Bermudas (*Puffinus parvus*) en el mar de los Sargazos, una pardela de las islas Canarias (*Puffinus olsoni*) y la pardela de Scarlett (*Puffinus spelaeus*) de Nueva Zelanda. Por estos motivos, actualmente, las aves marinas constituyen uno de los grupos más vulnerables al impacto de los mamíferos exóticos.

2.1.4 Estrategias tróficas: especies especialistas vs. generalistas

Desde el punto de vista de las introducciones biológicas, una especie generalista puede colonizar distintos ecosistemas y explorar los recursos con mayor facilidad que una especie especialista. Además, la especie generalista basa su dieta en una diversidad amplia de especies y tiene la capacidad de cambiar de un tipo de presa a otra, cuando la disponibilidad de la primera en el medio es limitada (Glasser 1982). Por este motivo, ésta es menos vulnerable a las fluctuaciones propias de la dinámica poblacional de sus presas. En contraposición a esto, la especie especialista se pueden alimentar de una sola presa (super-especialización) o de un número muy reducido de éstas. Este tipo de dieta especializada les hace muy vulnerables a alteraciones bruscas en la abundancia y distribución de sus presas. Así, las enfermedades que merman las poblaciones de sus presas, la competencia por ellas con especies introducidas, la caza y otras presiones antrópicas pueden empujar a una especie especialista al borde de la extinción (Myers 1986), como ocurre por ejemplo con los marsupiales de Australia (Fisher et al. 2003).

La mayoría de los mamíferos exóticos son considerados especies generalistas y, como tales, se espera que se alimenten de diferentes presas dependiendo de su disponibilidad en el ecosistema invadido (Clark, 1981; Fitzgerald, 1988). No obstante, esta teoría nunca ha sido comprobada en el caso de los gatos introducidos en islas. Además, el impacto de las especies introducidas de tipo generalista difiere entre islas con una composición de fauna y flora diferentes

(p. ej. Ehrlich 1989). Por este motivo, hacer predicciones exitosas de los resultados de cada especie exótica sobre las comunidades nativas resulta de una complejidad extrema (Simberloff 1990).

2.1.5 Interacciones entre especies depredadoras

En respuesta al problema asociado a las invasiones biológicas, la mayoría de las medidas de restauración llevadas a cabo durante las últimas tres décadas, se basaron en el control o la erradicación de mamíferos exóticos (Oppel et al. 2011, Veitch et al. 2011). Como resultado, algunas comunidades de aves marinas se beneficiaron de la remoción de estos depredadores de su hábitat de nidificación (Veitch & Clout 2002, Nogales et al. 2004). En la isla de Selvagem Grande (Portugal) la erradicación simultánea del ratón y del conejo incrementó en un 35% el éxito de supervivencia de los juveniles de pardela (Zino et al. 2008). Sin embargo, recientemente (última década) se ha demostrado que en islas invadidas por más de una especie de depredador, fluctuaciones en la abundancia de una de las especies de depredador tiene como resultado alteraciones en la abundancia de las otras especies depredadoras (Bergstrom et al. 2009, Caut et al. 2007, Bonnaud et al. 2010), lo que altera la magnitud del impacto de la especie depredadora que permanece sobre las aves marinas (Hughes et al. 2008, Rayner et al. 2007). Esto se debe a que cuando una misma especie es depredada por múltiples mamíferos exóticos simultáneamente, la tasa de depredación de cada mamífero exótico depende de su posición en la cadena trófica así como de las interacciones tróficas establecidas entre los mismos (Rayner et al. 2007). Si bien hasta el momento se ha llegado a esta conclusión exclusivamente siguiendo modelos matemáticos, nunca con datos experimentales (Hughes et al. 2008).

Soulé et al. (1988) describen por vez primera el efecto de la "liberación del meso-depredador" que se produce cuando, en un ecosistema de tres niveles tróficos, el super-depredador es eliminado, lo que permite al meso-depredador expandirse con el consiguiente aumento en la presión depredadora sobre las presas. Posteriormente, para simular cómo influyen estos efectos en las

poblaciones de aves marinas, surgieron modelos matemáticos para “aves-roedores-gatos” (Courchamp et al. 1999), los cuales sugieren que cambios en la dinámica poblacional de los gatos pueden provocar aumentos de la presión de depredación de los roedores sobre las aves marinas. Por ejemplo, esto sucede donde se eliminan los gatos que mantenían la abundancia de ratas bajo control. Por otro lado, la eliminación de los roedores puede inducir cambios en la dieta del gato, que pasa de consumir mamíferos (por ejemplo roedores) a alimentarse a partir de aves marinas (Murphy & Bradfield 1992, Dumont et al. 2010). Además, se ha descrito el efecto "liberación del competidor" que ocurriría, por ejemplo entre dos especies coexistentes de roedores, cuando se eliminan las ratas y aumenta la abundancia de ratones debido a que hay más alimento a su disposición (Caut et al. 2007). Por tanto, si se pretende evitar efectos secundarios inesperados posteriores a la remoción de una de las especies exóticas presentes, es imprescindible reconocer la importancia relativa de la población presa para cada especie de mamífero exótico dentro de un mismo ecosistema (Cuthbert 2002, Bonnaud et al. 2010, Ogden & Gilbert 2009).

Como se ha expuesto anteriormente, conocer la intensidad de las interacciones entre depredadores tiene implicaciones importantes a la hora de inferir sus impactos sobre especies nativas, particularmente en los ecosistemas insulares que contienen mamíferos exóticos. La literatura científica existente corrobora dos tipos de interacciones entre el meso-depredador y el super-depredador: (1) interacciones letales y, (2) moderación del comportamiento depredador. Ambas pueden afectar la abundancia de la población del mesodepredador (Ritchie & Johnson 2009).

Las interacciones letales son ampliamente reconocidas, especialmente entre mamíferos. La especie de mayor tamaño causa la muerte de la especie más pequeña y, en el caso específico de gatos y roedores, se debe a motivos alimentarios, ya que los roedores constituyen la presa principal del gato en la mayoría de los ecosistemas insulares estudiados (Bonnaud et al. 2011).

En el segundo tipo de interacción el super-depredador puede influir en el comportamiento del meso-depredador. Esto se fundamenta en una relación de miedo y/o aversión del meso-depredador hacia el super-depredador, como consecuencia de la persecución activa del super-depredador para matar a los meso-depredadores, lo que les coloca en una posición de desventaja (Ritchie & Johnson 2009). Por su parte, el meso-depredador evita los encuentros con el super-depredador de dos formas, restringiendo su distribución usual a áreas que ofrecen protección contra los super-depredadores (Palomares et al. 1996), o bien alterando su comportamiento trófico (Griffen & Byers 2006). De esta forma, el uso de hábitat y la disponibilidad de presas del meso-depredador se ve reducida, lo que puede afectar a su crecimiento, reproducción y supervivencia (Sergio & Hiraldo 2008).

Sorprendentemente, el efecto moderador del comportamiento del meso-depredador por el super-depredador, que es menos evidente que la depredación directa, recibe poca atención (Glen & Dickman 2005). A pesar de que este efecto es susceptible de aparecer en ecosistemas insulares con presencia de gatos, roedores y aves marinas, nunca ha sido investigado (Schoener & Spiller 2010).

2.1.6 Depredadores y parásitos: influencia del depredador en la relación hospedador-parásito

Además del impacto directo (depredador-presa) de los mamíferos exóticos sobre las poblaciones indígenas que ha sido abordado con anterioridad, éstos pueden también influir en la probabilidad de los individuos de contraer parásitos. Esto es probablemente debido a que la presencia de depredadores causa estrés en sus presas. El estrés debilita el sistema inmunitario y, con ello, es más fácil que los individuos estresados alcancen mayores intensidades de parasitación (Oppliger et al. 1996). Al mismo tiempo, ya que el parasitismo aumenta la demanda de energía del organismo, coloca a los individuos en una situación de desventaja, pudiendo ser más fácilmente depredados (Lincoln et al. 1982, Packer et al. 2003), cerrándose así un ciclo que se retroalimenta.

Las aves marinas son hospedadores de varios artrópodos, incluyendo pterípteros, sifonápteros y garrapatas (Duffy 1991, McCoy et al. 2002, Hughes & Page 2007). Como consecuencia de la intensidad de ectoparásitos de los individuos sometidos a una gran presión de depredadores, se puede ver afectada su condición corporal (Gustafsson et al. 1994). Además, estos ectoparásitos pueden aumentar el coste metabólico de los individuos (Booth et al. 1993) y ocasionar fracasos en la reproducción (Boulinier & Danchin 1996). Por otra parte, durante el periodo de reproducción de las aves, el esfuerzo constante para evitar a los depredadores debilita a las aves y puede tener efectos aún más perjudiciales, como por ejemplo, modificar su ciclo biológico (Bost & Le Maho 1993).

A pesar de que las aves marinas forman densas colonias con excelentes condiciones para albergar elevadas cantidades de ectoparásitos (Clifford 1979) y que conviven con depredadores introducidos, la influencia de éstos últimos en la relación hospedador-parásito nunca se ha evaluado. Debido a que es el grupo de aves más amenazado del mundo (Croxall et al. 2012), conocer la influencia de los depredadores sobre su intensidad de parasitación, así como los efectos de los parásitos en la condición corporal y el éxito reproductor de las aves marinas, resulta de gran importancia para comprender la dinámica de sus poblaciones.

2.2 MOTIVACIÓN PARA LA REALIZACIÓN DEL ESTUDIO

Dado que las introducciones biológicas son procesos ecológicos, envuelven numerosas y complejas interacciones entre las especies, sus funciones vitales y los factores abióticos. Comprender estas interacciones resulta de máxima importancia cuando se persigue restablecer el equilibrio de los ecosistemas. Los ambientes insulares y, en particular, las islas oceánicas, reúnen las características ideales para estudiar las interacciones biológicas asociadas a la introducción de especies. Esto se debe a que en ellos participan un menor número de especies y, por tanto, se establecen relaciones menos complejas (por ejemplo, en la cadena trófica) que en los ecosistemas continentales.

Dentro de este contexto, la motivación que lleva a realizar este trabajo parte de tres premisas básicas:

- (a)** Actualmente, casi la totalidad de las islas están invadidas por más de una especie exótica, cuyo impacto sobre la biodiversidad nativa está condicionado, tanto por su posición en la cadena trófica, como por las interacciones biológicas que establecen en los ecosistemas de acogida. Conjuntamente, múltiples especies exóticas en convivencia pueden producir un impacto diferente al que cabría esperar si fuese ejercido por cada especie exótica de forma aislada.

Con la finalidad de mitigar los efectos de los mamíferos exóticos sobre las especies nativas, en las últimas décadas ha aumentado el número de erradicaciones en numerosos sistemas insulares. Sin embargo, la erradicación de una especie de mamífero exótico puede producir cambios en la abundancia de otra especie, la cual puede producir un impacto aún mayor en las poblaciones de presas. Por este motivo, el estudio de su impacto de forma conjunta es importante a la hora de evitar posibles efectos secundarios consecutivos a la remoción de una única especie depredadora.

Mientras que el impacto individual de los tres mamíferos exóticos más comunes – gatos, ratas y ratones – en las poblaciones de aves marinas se ha analizado con profundidad, su efecto simultáneo se ha examinado, principalmente, desde el punto de vista teórico a través de modelos matemáticos. Por lo tanto, se plantea un estudio experimental que permita evaluar simultáneamente la influencia relativa de tres especies de mamíferos exóticos en el éxito reproductor de una población de aves marinas.

- (b)** Cuando la causa principal del fracaso reproductor de una población de aves marinas es la depredación por mamíferos exóticos, la evaluación de su impacto exige conocer la importancia de estas aves en la composición de

sus dietas. Como caso de estudio, se supone una cadena alimentaria de tres niveles descrita por una presa (aves marinas), que puede ser comida simultáneamente por un meso-depredador, por ejemplo las ratas, y por un super-depredador (generalmente de mayor tamaño y dotado con mejores habilidades para la caza que el meso-depredador), como ejemplo los gatos. La comunidad científica que apoya que los dos depredadores son especies generalistas, espera que ambos se alimenten de aves marinas durante la época de nidificación. Sin embargo, se identifican dos lagunas científicas a este respecto.

En primer lugar, a partir de la teoría generalista, los gatos pueden variar su dieta en función de la disponibilidad de presas, por lo tanto, se debía esperar que consumiesen las especies más abundantes en el medio. Generalmente, en los ecosistemas insulares oceánicos, donde la disponibilidad de presas es más reducida que en los sistemas continentales, las aves marinas constituyen un componente importante en la dieta de los gatos debido a su falta de comportamiento anti-depredador. Sin embargo, hasta este momento se desconoce si los gatos prefieren consumir aves marinas que son más fáciles de capturar, o bien si consumen especies de forma aleatoria proporcionalmente a su abundancia. Esto último dificulta predecir el impacto de los gatos sobre las aves marinas y es debido a que no se han evaluado simultáneamente la dieta de los gatos y la disponibilidad de sus presas en islas oceánicas. Además, aunque los gatos domésticos y los gatos cimarrones conviven en la mayoría de las islas donde han sido introducidos y pueden afectar a la biodiversidad nativa de forma similar, su impacto ha sido evaluado de forma disociada hasta el momento. Por tanto, se proyecta un estudio para estimar el impacto global de los gatos domésticos y cimarrones combinando información sobre su ecología trófica con su comportamiento espacial.

En segundo lugar, en los ecosistemas insulares donde gatos y roedores están presentes, los roedores a menudo constituyen la presa principal en la dieta del gato, por lo que éstos pueden afectar las

poblaciones de los primeros. Además, los roedores son depredadores de aves marinas menos eficaces que los gatos. Por estos dos motivos, se ha observado un impacto moderado de los roedores en las poblaciones de aves marinas, probablemente, por la presencia de los gatos. Inesperadamente, la mayoría de las tentativas para evaluar el impacto de los roedores en las aves marinas no tienen en cuenta posibles cambios en su comportamiento trófico inducidos por las interacciones con el super-depredador. Por ejemplo, los gatos podrían desalentar la incorporación de aves marinas en la dieta de los roedores. Así, se plantea un estudio para conocer la importancia de las aves marinas en la dieta de los roedores, en presencia de un depredador de un nivel trófico superior.

- (c)** El impacto de los mamíferos exóticos sobre las especies nativas puede ser directo (por ejemplo, depredación) o indirecto (por ejemplo, aumentando la intensidad de parásitos o reduciendo la condición corporal de los individuos), aunque los efectos indirectos han sido raramente estudiados.

Los individuos son más vulnerables a la infección por parásitos durante su reproducción debido, en términos fisiológicos, al coste energético. Durante este periodo, además, otros factores como la presencia constante de depredadores, incrementan el nivel de estrés de los individuos reproductores, lo que puede contribuir a aumentar su carga parasitaria. Como consecuencia, individuos más intensamente infectados por parásitos son más vulnerables al ataque de los depredadores.

Las aves marinas anidan en cavidades rocosas con condiciones excelentes para la proliferación de parásitos y, a menudo, están expuestas a tasas de depredación elevadas. Por tanto, se podría esperar que aquellos individuos que se enfrentan a una mayor presión de depredadores fuesen más susceptibles de ser infectados por parásitos. Se conoce que los ectoparásitos perjudican la condición corporal de los individuos reproductores, pueden disminuir su éxito reproductor y afectar la salud de los individuos y, por tanto, su supervivencia. Dado que los efectos de la

interacción entre depredadores y parásitos todavía no están claros en las aves terrestres, además de que nunca se han investigado en aves marinas, se propuso un estudio para desvelar la importancia de los depredadores sobre la intensidad de parásitos del hospedador, que es un ave marina.

2.3 OBJETIVO Y ESTRUCTURA DEL ESTUDIO

Este trabajo tuvo como objetivo principal investigar el impacto directo e indirecto de múltiples mamíferos exóticos sobre una población de aves marinas, en un ecosistema insular oceánico habitado por humanos en una época relativamente reciente. Específicamente, se persiguió evaluar el impacto relativo del ratón (*Mus domesticus*), de la rata (*Rattus rattus*) y de los gatos (*Felis silvestris catus*), en la población de pardelas (*Calonectris diomedea borealis*) más importante de todo el Archipiélago de las Azores. Para ello, se estudió la actividad y el comportamiento trófico de cada una de las especies exóticas en coexistencia, así como las interacciones tróficas establecidas entre ellas. Además del impacto directo de los mamíferos exóticos, se examinó si su presencia alrededor de los nidos de pardela podía facilitar la aparición de un impacto indirecto, como por ejemplo un incremento del nivel de parasitación de éstas aves, así como la influencia de los ectoparásitos sobre el éxito reproductor y la condición corporal de las mismas.

Para alcanzar este objetivo, este trabajo contempla cuatro artículos científicos referidos a lo largo del texto mediante números romanos:

- I Hervías, S., A. Henriques, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, J. A. Ramos, M. Nogales, P. L. Geraldés, C. Silva, R. Ruiz de Ybáñez & S. Opperl (2013) **Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival.** *Biological Invasions*, **15**, 143-155 DOI 10.1007/s10530-012-0274-1.

En este estudio se pretendió conocer la influencia simultánea del ratón, la rata y el gato en el éxito reproductor de la pardela. Para ello se

monitorizaron seis colonias de pardela con diferentes características físicas (tales como el número de nidos o la distancia al poblado) e índices de abundancia de depredadores. Una vez conocida la influencia de múltiples mamíferos exóticos en el éxito reproductor de las pardelas, se procedió a estimar su impacto de forma individualizada (Artículos II y III).

- II** Hervías, S., S. Opper, F. M. Medina, T. Pipa, A. Díez, J. A. Ramos, R. Ruiz de Ybáñez & M. Nogales (2013) **Assessing the impacts of introduced cats (*Felis silvestris catus*) on island biodiversity by combining dietary and movement analysis.** *Journal of Zoology; in press.*

El objetivo principal de este estudio fue evaluar el impacto de todos los gatos presentes en la isla (domésticos y cimarrones) sobre la biodiversidad nativa. Para ello, se propuso incorporar un enfoque novedoso combinando información de la dieta (qué especies consume) con el tamaño del área de campeo (cuánto se dispersan para encontrar a sus presas).

- III** Hervías, S., F. Ceia, T. Pipa, M. Nogales, R. Ruiz de Ybáñez & J. A. Ramos. **How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator?** *Zoology; under review.*

Este estudio persiguió conocer la importancia de las pardelas en la dieta de las ratas en presencia de un super-depredador. Así, se presentó un caso de estudio en el que la reconocida capacidad de las ratas para alimentarse de una amplia gama de recursos puede verse limitada por los gatos que son depredadores más eficaces. Adicionalmente, se consideró también estudiar la dieta de los ratones para ver si ésta estaba influenciada por la presencia de las pardelas en la isla.

- IV** Hervías, S., J. A. Ramos, M. Nogales & R. Ruiz de Ybáñez (2013) **Effect of exotic mammalian predators on parasites of Cory's shearwater:**

ecological effect on population health and breeding success.

Parasitology Research, **112**, 2721-2730 DOI 10.1007/s00436-013-3443-y.

Este estudio pretendió investigar la existencia de un impacto indirecto de los depredadores sobre las pardelas, concretamente si la presión de los depredadores en los nidos suponía un factor capaz de modificar la relación “parásito-hospedador” a favor del primero. Así mismo, se persiguió valorar el impacto que ese aumento de la parasitación podía tener en la condición corporal de las pardelas y en su éxito reproductor.

2.4 REFERENCIAS

- Alcover, J. A., A. Sans & M. Palmer (1998) The extent of extinctions of mammals on islands. *J. Biogeography*, **25**, 913-918.
- Atkinson, I. A. E. (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. In: *Conservation of Island Birds*: pp 35-81. P. J. Moors (Ed.). International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- Baillie, J. E. M., C. Hilton-Taylor & S. N. Stuart (2004) *Red list of threatened species. A global species assessment*. IUCN, Gland.
- Bell, B. D (1978) The Big South Cape Islands rat irruption. In: *The ecology and control of rodents in New Zealand nature reserves*: pp 7-31. P. R. Dingwell, I. A. E. Atkinson & C. Hay (Eds.). New Zealand Department of Lands and Survey, Wellington.
- Bergstrom, D. M., A. Lucieer, K. Kiefer, J. Wasley, L. Belbin, T. K. Pedersen & S. L. Chown (2009) Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *J. Appl. Ecol.*, **46**, 73-81.
- Bonnaud, E., K. Bourgeois, E. Vidal, J. Legrand & M. Le Corre (2009) How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A meta-population structure as a solution? *Popul. Ecol.*, **51**, 261-270.
- Bonnaud, E., F. M. Medina, E. Vidal, M. Nogales, B. Tershy, E. S. Zavaleta, C. J. Donlan, B. Keitt, M. Le Corre & S. V. Horwath (2011) The diet of feral cats on islands: a review and a call for more studies. *Biol. Invas.*, **13**, 581-603.
- Bonnaud, E., D. Zarzoso-Lacoste, K. Bourgeois, L. Ruffino, J. Legrand & E. Vidal (2010) Top-predator control on islands boosts endemic prey but not mesopredator. *Anim. Conserv.*, **13**, 556-567.

- Booth, D. T., D. H. Clayton & B. A. Block (1993) Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proc. R. Soc. London Ser. B: Biol. Sci.*, **253**, 125-129.
- Bost, C. & Y. Le Maho (1993) Seabirds as bio-indicators of changing marine ecosystems: new perspectives. *Acta Oecol.*, **14**, 463-470.
- Boulinier, T. & E. Danchin (1996) Population trends in kittiwake (*Rissa tridactyla*) colonies in relation to tick infestation. *Ibis*, **138**, 326-334.
- Bourgeois, K. & E. Vidal (2007) Yelkouan shearwater nest-cavity selection and breeding success. *Compt. Rend. Biol.*, **330**, 205-214.
- Burger, J. & M. Gochfeld (1994) Predation and effects of humans on island-nesting seabirds. In: *Seabirds on islands, threats, case studies and action plans*: pp 39-67. D. N. Nettleship, J. Burger & M. Gochfeld (Eds.). BirdLife Conservation Series, Cambridge, UK.
- Campbell, D. J. & I. A. E. Atkinson (2002) Depression of tree recruitment by the Pacific rat (*Rattus exulans* Peale) on New Zealand's northern offshore islands. *Biol. Conserv.*, **107**, 19-35.
- Caut, S., J. G. Casanovas, E. Virgos, J. Lozano, G. W. Witmer & F. Courchamp (2007) Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecol.*, **32**, 858-868.
- Clark, D. A. (1981) Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica*, **13**, 182-194.
- Clifford, C. M. (1979) Tick-borne viruses of seabirds. In: *Arctic and tropical arboviruses*: pp 83-100. E. Kurstak (Ed.). Academic Press, London, UK.
- Courchamp, F., J. L. Chapuis & M. Pascal (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, **78**, 347-383.

- Courchamp, F., M. Langlais & G. Sugihara (1999) Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *J. Anim. Ecol.*, **68**, 282-292.
- Croxall, J. P., S. H. M. Butchart, B. Lascelles, A. J. Stattersfield, B. Sullivan, A. Symes & P. Taylor (2012) Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conserv. Int.*, **22**, 1-34.
- Cuthbert, R. (2002) The role of introduced mammals and inverse density-dependent predation in the conservation of Hutton's shearwater. *Biol. Conserv.*, **108**, 69-78.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London, UK.
- Diamond, J. M., N. Ashmole & P. Purves (1989) The present, past and future of human-caused extinctions [and discussion]. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B: Biol. Sci.*, **325**, 469-477.
- Drever, M. C. & A. S. Harestad (1998) Diet of Norway rats, *Rattus norvegicus*, on Langara Island, Queen Charlotte Islands, British Columbia: implications for conservation of breeding seabirds. *Can. Field Natur.*, **112**, 676-683.
- Duffy, D. C. (1991) Ants, ticks, and nesting seabirds: dynamic interactions. In: *Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour*: pp 242-257. J. E. Loye & M. Zuk (Eds.). Oxford University Press, New York.
- Dumont, Y., J. C. Russell, V. Lecomte & M. Le Corre (2010) Conservation of endangered endemic seabirds within a multi-predator context: The Barau's petrel in Réunion Island. *Nat. Res. Mod.*, **23**, 381-436.
- Ehrlich, P. R. (1989) Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. In: *Biological invasions: a global perspective*: pp 315-328. J. A.

- Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (Eds.). Wiley, New York.
- Elton, C. S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Fisher, D. O., S. P. Blomberg & I. P. F. Owens (2003) Extrinsic versus intrinsic factors in the decline and extinction of Australian marsupials. *Proc. R. Soc. London Ser. B: Biol. Sci.*, **270**, 1801-1808.
- Fitzgerald, B. M. (1988) Diet of domestic cats and their impact on prey populations. In: *The domestic cat: the biology of its behavior*: pp 123-150. D. C. Turner & P. Bateson (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Glasser, J. W. (1982) A theory of trophic strategies - the evolution of facultative specialists. *Am. Nat.*, **119**, 250-262.
- Galbreath, R. & D. Brown (2004) The tale of the lighthouse-keeper's cat: discovery and extinction of the Stephens Island wren (*Traversia lyalli*). *Notornis* **51**, 193-200.
- Glen, A. S. & C. R. Dickman (2005) Complex interactions among mammalian carnivores in Australia, and their implications for wildlife management. *Biol. Rev.*, **80**, 387-401.
- Griffen, B. D. & J. E. Byers (2006) Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *J. Anim. Ecol.*, **75**, 959-966.
- Gustafsson, L., D. Nordling, M. Andersson, B. Sheldon & A. Qvarnstrom (1994) Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B: Biol. Sci.*, **346**, 323-331.
- Houston, D. B. & E. G. Schreiner (1995) Alien species in national parks: drawing lines in space and time. *Conserv. Biol.*, **9**, 204-209.

- Hughes, N. F. (1986) Changes in the feeding biology of the Nile perch, *Lates niloticus* (L.) (Pisces: Centropomidae), in Lake Victoria, East Africa since its introduction in 1960, and its impact on the native fish community of the Nyanza Gulf. *J. Fish Biol.* **29**, 541-548.
- Hughes, B. J., G. R. Martin & S. J. Reynolds (2008) Cats and seabirds: effects of feral domestic cat *Felis silvestris catus* eradication on the population of Sooty Terns *Onychoprion fuscatus* on Ascension Island, South Atlantic. *Ibis*, **150**, 122-131.
- Hughes, J. & R. D. M. Page (2007) Comparative tests of ectoparasite species richness in seabirds. *BMC Evol. Biol.*, **7**, 227.
- Igual, J. M., M. G. Forero, T. Gomez, J. F. Orueta & D. Oro (2006) Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. *Anim. Conserv.*, **9**, 59-65.
- Imber, M. J. (1976) Breeding biology of the grey-faced petrel *Pterodroma macroptera govdi*. *Ibis*, **118**, 51-64.
- Jones, H. P., B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, D. A. Croll, B. S. Keitt, M. E. Finkelstein & G. R. Howald (2008) Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conserv. Biol.*, **22**, 16-26.
- Lincoln, R. J., G. A. Boxshall & P. F. Clark (1982) *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McCoy, K. D., T. Boulinier, S. Schjørring & Y. Michalakis (2002) Local adaptation of the ectoparasite *Ixodes uriae* to its seabird host. *Evol. Ecol. Res.*, **4**, 441-456.
- McNeely, J. A. (2001) *Global strategy on invasive alien species*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Medina, F. M., E. Bonnaud, E. Vidal, B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, C. J. Donlan, B. S. Keitt, M. Corre, S. V. Horwath & M. Nogales

- (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biol.*, **17**, 3503-3510.
- Monteiro, L. R., J. A. Ramos & R. W. Furness (1996) Past and present status and conservation of the seabirds breeding in the Azores Archipelago. *Biol. Conserv.*, **78**, 319-328.
- Murphy, E. & P. Bradfield (1992) Change in diet of stoats following poisoning of rats in a New Zealand forest. *NZ J. Ecol.*, **16**, 137-140.
- Myers, K. (1986) Introduced vertebrates in Australia, with emphasis on the mammals. In: *Ecology of biological invasions*: pp 120-136. R. H. Groves & J. J. Burdon (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nalepa, T. & D. Schloesser (1993) *Zebra Mussels: biology, impact, and control*. Boca Raton, Florida, USA.
- Newman, D. G. & I. McFadden (1990) Seasonal fluctuations of numbers, breeding, and food of kiore (*Rattus exulans*) on Lady Alice Island (Hen and Chickens group), with a consideration of kiore: tuatara (*Sphenodon punctatus*) relationships in New Zealand. *NZ J. Ecol.*, **17**, 55-63.
- Nogales, M., A. Martin, B. R. Tershy, C. J. Donlan, D. Veitch, N. Puerta, B. Wood & J. Alonso (2004) A review of feral cat eradication on islands. *Conserv. Biol.*, **18**, 310-319.
- Nunn, P. D. (1994) *Oceanic islands*. Blackwell, Oxford, UK.
- Ogden, J. & J. Gilbert (2009) Prospects for the eradication of rats from a large inhabited island: community based ecosystem studies on Great Barrier Island, New Zealand. *Biol. Invasions*, **11**, 1705-1717.
- Oppel, S., B. Beaven, M. Bolton, J. A. Vickery & T. W. Bodey (2011) Eradication of invasive mammals on islands inhabited by humans and domestic

- animals. *Conserv. Biol.*, **25**, 232-240.
- Oppliger, A., P. Christe & H. Richner (1996) Clutch size and malaria resistance. *Nature*, **381**, 565.
- Packer, C., R. D. Holt, P. J. Hudson, K. D. Lafferty & A. P. Dobson (2003) Keeping the herds healthy and alert: implications of predator control for infectious disease. *Ecol. Lett.*, **6**, 797-802.
- Palomares, F., P. Ferreras, J. M. Fedriani & M. Delibes (1996) Spatial relationships between *Iberian lynx* and other carnivores in an area of south-western Spain. *J. Appl. Ecol.*, **33**, 5-13.
- Perrings, C., M. Williamson & S. Dalmazzone (2000) *The economics of biological invasions*. Edward Elgar, Cheltenham.
- Rayner, M. J., M. N. Clout, R. K. Stamp, M. J. Imber, D. H. Brunton & M. E. Hauber (2007) Predictive habitat modelling for the population census of a burrowing seabird: a study of the endangered Cook's petrel. *Biol. Conserv.*, **138**, 235-247.
- Ritchie, E. G. & C. N. Johnson (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.*, **12**, 982-998.
- Schoener, T. W. & D. A. Spiller (2010) Trophic cascade. Islands. In: *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*: pp 179-202. J. Terborgh & J. Estes (Eds.). Island Press, Washington.
- Sergio, F. & F. Hiraldo (2008) Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis*, **150**, 132-145.
- Simberloff, D. (1990) Community effects of biological introductions and their implications for restoration. In: *Engineered organisms in the environment: scientific issues*: pp 128-136. D. R. Towns, C. H. Daugherty & I. A. E. Atkinson (Eds.). American Society for Microbiology, Washington, D.C.

- Simberloff, D. & B. Von Holle (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invasions*, **1**, 21-32.
- Soulé, M. E., D. T. Bolger, A. C. Alberts, J. Wrights, M. Sorice & S. Hill (1988) Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conserv. Biol.*, **2**, 75-92.
- Stapp, P. (2002) Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. *J. Appl. Ecol.*, **39**, 831-840.
- Thibault, J. (1995) Effect of predation by the black rat *Rattus rattus* on the breeding success of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* in Corsica. *Mar. Ornithol.*, **23**, 1-10.
- Towns, D. R., I. A. E. Atkinson & C. H. Daugherty (2006) Have the harmful effects of introduced rats on islands been exaggerated? *Biol. Invas.*, **8**, 863-891.
- Towns, D. R., D. A. Wardle, C. P. H. Mulder, G. W. Yeates, B. M. Fitzgerald, G. R. Parrish, P. J. Bellingham & K. I. Bonner (2009) Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. *Oikos*, **118**, 420-430.
- Van Aarde, R. (1980) The diet and feeding behaviour of feral cats, *Felis catus* at Marion Island. *South African J. Wildl. Res.*, **10**, 123-128.
- Veitch, C. R. & M. N. Clout (2002) *Turning the tide: the eradication of invasive species*. Proceedings of the International Conference on Eradication of Island Invasives. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Veitch, C. R., M. N. Clout & D. R. Towns (2011) *Island Invasives: eradication and management*. Proceedings of the International Conference on Island Invasives. IUCN and CBB, Gland, Switzerland and Auckland, New Zealand.

Wanless, R. M., A. Angel, R. J. Cuthbert, G. M. Hilton & P. G. Ryan (2007) Can predation by invasive mice drive seabird extinctions? *Biol. Lett.* **3**, 241-244.

Williams D. A., W. A. Overholt, J. P. Cuda & C. R. Hughes (2005) Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. *Mol. Ecol.* **14**, 3643–3656.

Zino, F., M. V. Hounsome, A. P. Buckle & M. Bischoito (2008) Was the removal of rabbits and house mice from Selvagem Grande beneficial to the breeding of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea borealis*? *Oryx*, **42**, 151-154.

3 ARTÍCULOS CIENTÍFICOS



ARTÍCULO: Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival

_ REVISTA: *Biological Invasions*

_ ABSTRACT:

The most common invasive mammals - mice, rats, and cats - have been introduced to islands around the world, where they continue to negatively affect native biodiversity. The eradication of those invasive mammals has had positive effects on many species of seabirds. However, the removal of one invasive mammal species may result in abundance changes of other species due to trophic and competitive interactions among species. Understanding the overall impact of several invasive species is a key challenge when evaluating the possible effects of eradication programmes. Here we assess the influence of the three most common invasive mammals on nest survival of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*). We monitored six breeding colonies over three years and measured the activity of mice, rats and cats to examine the influence of invasive mammals on nest survival. We found that nest survival showed a similar temporal trend in all years, with lowest weekly survival probabilities shortly after chicks hatched. Cats were identified as major predators of chicks, but no measure of colony-specific cat activity was able to adequately explain variation in shearwater nest survival. Nest survival was on average 0.38 (95% confidence interval 0.20 - 0.53) and varied among colonies as well as over time. We found a small positive influence of rats on nest survival, which may indicate that the presence of small rodents as alternative prey may reduce cat predation of chicks. Our findings suggest that the eradication of rodents alone may exacerbate the adverse effects of cats on shearwater nest survival.

_ DIRECCIÓN URL:

DOI 10.1007/s10530-012-0274-1

ARTÍCULO: Assessing the impacts of introduced cats (*Felis silvestris catus*) on island biodiversity by combining dietary and movement analysis

_ REVISTA: *Journal of Zoology*

_ ABSTRACT:

Populations of feral (not owned by humans) and domestic cats (*Felis silvestris catus*) coexist on most inhabited islands and they have similar impacts on native species. Feral cats are generally believed to vary their diet according to prey availability; however no previous studies of diet have tested this hypothesis on insular ecosystems with a limited range of available prey. Because domestic cats kill prey independently of hunger, the spatial extent of their impact on wildlife will be influenced by home-range size. In this study we combined dietary information with cat movements to assess the impacts of feral and domestic cats on island biodiversity. We quantified the diet of cats from scat samples collected across one year and tested whether diet varies by season. The abundance of main prey categories was also estimated to document seasonal variation in prey availability for cats. Finally, we tracked domestic cats by GPS units in all four seasons to examine whether home-range patterns varied seasonally. The diet of cats constituted three prey groups (rodents, birds and invertebrates) and the seasonal variation in consumption of each taxon matched the seasonal variation in prey availability, thus supporting the generalist behaviour of cats on oceanic islands. Roaming behaviour varied among individuals and across seasons but could not be explained by availability of prey. Unconfined cats had larger home-ranges than confined cats, but most domestic cats strayed < 1 km from home. Thus, confinement of domestic cats might reduce the spatial extent of cat impact on native prey populations on oceanic islands.

_ DIRECCIÓN URL: aún no publicado.

_ ARTÍCULO: Effect of exotic mammalian predators on parasites of Cory's shearwater: ecological effect on population health and breeding success

_ REVISTA: *Parasitology Research*

_ ABSTRACT:

Predator activity around the nests induces stress in breeding birds, which may have weaker immunity and are therefore more susceptible to parasite infections. The influence of predators on parasites has only been observed in land birds, and most studies are experimental. As seabird colonies offer excellent conditions for parasites, here we assess the influence of mouse, rat, and cat activity on parasites in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*). Adults were examined for blood parasites and one adult and the juvenile from 53 nests were inspected for ectoparasites over two consecutive years (2010 and 2011). Nests differed in their physical characteristics and indices of mammal predator activity and were checked weekly to assess breeding success. Our results showed absence of blood parasites. Among the environmental factors, predator pressure received the most support (89 %) from the data as influencing nest ectoparasite intensity. Birds most infected had worse body condition, and breeding success was negatively influenced by predator activity and ectoparasite intensity. To our knowledge, this is the first analysis of the interaction between mammal predators and ectoparasites in seabird species and supports greater protection through eradication efforts. In addition, we provide the first data on the endoparasite fauna of Cory's shearwater.

_ DIRECCIÓN URL:

DOI 10.1007/s00436-013-3443-y

4 SÍNTESIS DEL TRABAJO



4.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Este trabajo, realizado en un ecosistema insular oceánico, investigó el impacto directo e indirecto de múltiples mamíferos exóticos sobre las poblaciones de aves marinas. Para ello, en los cuatro artículos científicos aquí recogidos, se utilizó un enfoque integrado donde participan una especie de ave marina (la pardela) y tres especies de mamíferos exóticos: el ratón, la rata y el gato.

- I Hervías, S., A. Henriques, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, J. A. Ramos, M. Nogales, P. L. Geraldes, C. Silva, R. Ruiz de Ybáñez & S. Oppel (2013) **Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival.** *Biological Invasions*, **15**, 143-155 DOI 10.1007/s10530-012-0274-1.

Este estudio tuvo como objetivo conocer la influencia global de los ratones, las ratas y los gatos en el éxito reproductor de las pardelas en seis colonias de estudio, que diferían en el tipo de hábitat, la altitud y la proximidad al poblado y, por tanto, debido a esas características la abundancia o actividad de los depredadores también sería diferente entre colonias. Además, se persiguió identificar las variables que aumentan el riesgo de depredación de los nidos como, por ejemplo, las dimensiones de entrada.

Específicamente se pretendió responder a tres cuestiones:

- ¿Son los depredadores la principal causa del fracaso reproductor de la pardela?
- ¿El éxito reproductor varía con las características de las colonias, las cuales favorecen la presencia de depredadores, y con el índice de abundancia o actividad de los mamíferos exóticos?
- ¿Qué características de los nidos aumentan el riesgo de depredación?

Este primer artículo constituyó la base fundamental para la correcta interpretación de los datos obtenidos en los estudios posteriores.

- II Hervías, S., S. Opperl, F. M. Medina, T. Pipa, A. Díez, J. A. Ramos, R. Ruiz de Ybáñez & M. Nogales (2013). **Assessing the impacts of introduced cats (*Felis silvestris catus*) on island biodiversity by combining dietary and movement analysis.** *Journal of Zoology*; *in press*.

El objetivo de este estudio fue evaluar el impacto de los gatos cimarrones y domésticos que habitan en la isla de Corvo sobre las especies nativas. Además se pretendió examinar la dieta de los gatos y relacionar ésta con la disponibilidad de presas en el medio natural. Por último, estimar los tamaños de área de campeo para saber hasta dónde se dispersan los gatos para encontrar sus presas.

Específicamente, se trató de responder a dos cuestiones:

- ¿Qué prefieren comer los gatos, aves marinas (que son más fáciles de capturar) o cualquier presa abundante en el medio?
- ¿La disponibilidad de presas y las características de los individuos (por ejemplo sexo y edad) influyen en las variaciones estacionales de tamaño del área de campeo de los gatos domésticos?

- III Hervías, S., F. Ceia, T. Pipa, M. Nogales, R. Ruiz de Ybáñez & J. A. Ramos. **How important are seabirds in the diet of black rats on islands with a superpredator?** *Zoology*; *under review*.

El objetivo de este estudio fue conocer la importancia de las pardelas en la dieta de las ratas en presencia de un depredador a un nivel trófico superior. Además, se pretendió inferir la dieta de los ratones mediante el análisis de los isótopos estables y examinar si ésta variaba con la presencia de las pardelas en la isla. Se persiguió también examinar si los individuos con dietas simples (compuestas por dos a tres presas a lo largo del año) tenían mejor condición corporal que aquellos que exhibían dietas más complejas.

Concretamente se evaluaron tres cuestiones:

- ¿Cuál es el impacto de las ratas sobre las pardelas en presencia de gatos?
- ¿Las dietas de la rata y del ratón varían en relación al ciclo reproductor de las pardelas?
- ¿Los individuos que se alimentan de las mismas presas a lo largo del año presentan condiciones corporales mejores respecto a aquellos individuos que varían sus dietas?

IV Hervías, S., J. A. Ramos, M. Nogales & R. Ruiz de Ybáñez (2013) **Effect of exotic mammalian predators on parasites of Cory's shearwater: ecological effect on population health and breeding success.** *Parasitology Research*, **112**, 2721-2730 DOI 10.1007/s00436-013-3443-y.

Este estudio tuvo como objetivo evaluar el impacto indirecto causado por los depredadores sobre la intensidad de ectoparásitos de las pardelas, así como comprobar si los ectoparásitos perjudican la condición corporal de éstas aves. Además, se pretendió investigar la influencia conjunta de los depredadores y de los ectoparásitos en la supervivencia de la nidada.

Especialmente, se proyectó responder a tres cuestiones:

- ¿Cuál es el papel de los depredadores y de las características de los nidos en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas?
- ¿La intensidad de ectoparásitos disminuye la condición corporal de las pardelas?
- ¿Cómo influyen la actividad de los depredadores, la condición corporal de las pardelas y su intensidad de ectoparásitos en la supervivencia de la nidada?

4.2 MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1 Área de estudio: ¿por qué la isla de Corvo?

Parte de los contenidos de este epígrafe están publicados en:

Hervías, S., C. Silva, T. Pipa, N. Oliveira, A. Henriques, P. L. Geraldés, S. Mealha, E. Diaz, I. Bravo, S. Opiel & F. M. Medina (2012) Invasive mammal species on Corvo Island: is their eradication technically feasible? *Airo*, **22**, 12-28.

Opiel, S., **S. Hervías**, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, C. Silva, P. L. Geraldés (2012) Estimating feral cat density on Corvo Island, Azores, to assess the feasibility of feral cat eradication. *Airo*, **22**, 3-11.

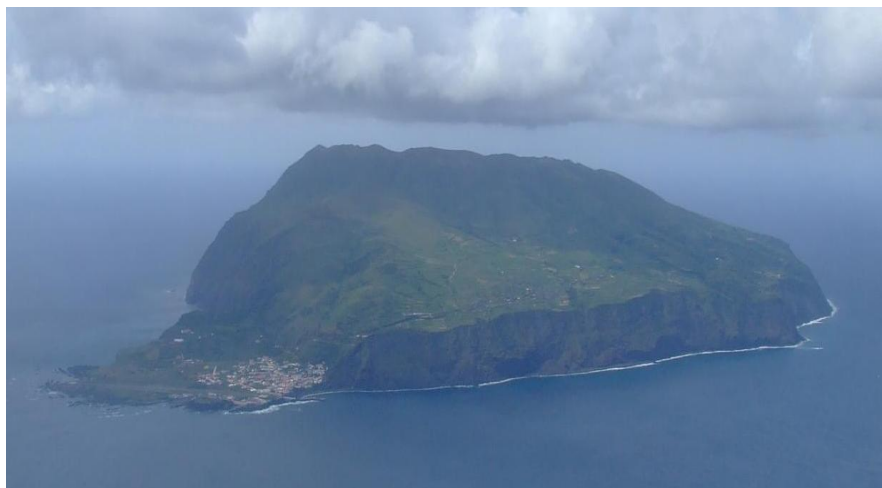


Imagen 1 Panorámica aérea de la isla de Corvo

El trabajo de campo de esta investigación se ubicó en Corvo, la isla más pequeña, con una superficie de 1.700 hectáreas (ha), y más occidental del Archipiélago de las Azores. Está situada aproximadamente a mitad de camino entre

el continente europeo y el americano, en las latitudes $39^{\circ} 49'$ - $39^{\circ} 43'$ N y $31^{\circ} 5'$ - $31^{\circ} 8'$ W.



Fig. 1 Localización geográfica de la isla de Corvo



Imagen 2 Panorámica de los acantilados de la vertiente oeste de la isla

La isla es de origen volcánico y contiene una montaña única con un gran cráter, llamado *Caldeirão*, con 3,5 kilómetros (Km) de perímetro y 300 metros (m) de profundidad. Corvo está rodeada, casi en su totalidad, de acantilados verticales que van desde el nivel del mar hasta algo más de 700 m, encontrándose el punto más alto de la isla en la cresta sur del *Caldeirão* a 718 m. El clima se caracteriza por un periodo estival, moderadamente cálido y soleado (temperatura media: 17,6°C) y otro invernal (temperatura media: 14°C), con lluvias frecuentes (precipitación media anual: 915,7 milímetros) y vientos fuertes (velocidad media: 19 Km /hora).



Imagen 3 Panorámica del único poblado existente en la isla

La isla fue colonizada aproximadamente en 1558 por los portugueses (Chagas & Matos 1989). Existe un único poblado (Vila de Corvo), con 437 habitantes, localizado en una planicie de escasa altitud en el extremo sur de la isla. Durante el proceso de población, la cubierta vegetal nativa fue casi exterminada (> 90%), encontrándose en la actualidad restringida a pequeñas manchas, en los acantilados y otras zonas inaccesibles de la isla, principalmente de fayas (*Morera faya*), brezos (*Erica azorica*), laurel de Azores (*Laurus azorica*) y enebros (*Juniperus brevifolia*). El hábitat dominante de Corvo son los pastos ocupados por

vacas domésticas (*Bos taurus*), debido a que las principales actividades económicas son la ganadería y la agricultura. Existen, además, pequeñas áreas de cultivo y bosquetes constituidos por plantas exóticas, principalmente taray (*Tamarix africana*), Pittosporum dulce (*Pittosporum undulatum*) y hortensia (*Hydrangea macrophylla*).

En Corvo, existen solo dos especies de mamíferos (nóctulo de las Azores *Nyctalus azoreum*, endémico de Azores, y un murciélago del género *Pipistrellus*) y no existen reptiles nativos. De los invertebrados, se conocen 45 especies de lepidópteros, de los cuales una especie es nativa de la Macaronésia (*Caloptilia schinella*), ocho son endémicas de las Azores y un taxón (*Hipparchia azorina occidentalis*) exclusivo en las islas de Corvo y Flores (isla más próxima a Corvo) (Sousa 1985). Además, se identifican dos especies de himenópteros, *Glyptapanteles militaris* y *Lisibia nana* (Vieira et al. 2004).

En relación a la avifauna, 16 especies de aves terrestres y dulciacuícolas se reproducen en la isla (ánade real *Anas platyrhynchos*, jilguero *Carduelis carduelis*, paloma bravía *Columba livia*, paloma torcaz *Columba palumbus*, codorniz *Coturnix coturnix*, pinzón vulgar *Fringilla coelebs*, agachadiza común *Gallinago gallinago*, polla de agua *Gallinula chloropus*, gaviota patiamarilla *Larus michahellis*, lavandera cascadeña *Motacilla cinerea*, gorrión común *Passer domesticus*, chocha perdiz *Scolopax rusticola*, canario *Serinus canaria*, estornino pinto *Sturnus vulgaris*, curruca capirotada *Sylvia atricapilla* y mirlo común *Turdus merula*) y siete especies de aves marinas (procelariiformes: pardela cenicienta, pardela chica *Puffinus assimilis*, pardela pichoneta *Puffinus puffinus*, paño de Madeira *Oceanodroma Castro*, probablemente paño de Monteiro *Oceanodroma monteiroi*; charadriiformes: charrán rosado *Sterna dougallii* y charrán común *Sterna hirundo*) (Monteiro et al. 1996, Le Grand 1983, Rodebrand 2011).

Dentro de la fauna exótica silvestre, se identifican tres órdenes taxonómicos de mamíferos: roedores (ratón y rata), carnívoros (gato) y artiodáctilos (cabras *Capra aegagrus* y ovejas *Ovis aries*); un anfibio (rana común *Pelophylax perezii*) y un reptil (lagartija de Madeira *Lacerta dugesii*). La introducción de roedores cabras y

ovejas se refiere a la época de la colonización y, posteriormente (1717), tuvo lugar la de los gatos (Fructuoso 1591, Chagas & Matos 1989).

Las dos especies de roedores existentes se distribuyen, principalmente, en las áreas inferiores a los 250 m de altitud, siendo el ratón la especie más común. El índice de abundancia máxima, registrado en la estimación de noviembre de 2010, para los ratones fue de $13,5 \pm 9,7$ individuos en 100 noches de captura (ind./100TN) y para las ratas $4,1 \pm 5,8$ ind./100TN (Hervías et al. 2012). A pesar de que la rata parda (*Rattus norvegicus*) está introducida en todas las islas del archipiélago, se confirmó su ausencia en la isla de Corvo.

Considerando que los gatos cimarrones son lo que viven y se reproducen en libertad, mientras que los domésticos pertenecen a un hogar (Liberg et al. 2000), en Corvo coexisten dos poblaciones distintas de gatos: una compuesta por entre 150 a 200 individuos cimarrones y otra que cuenta con 100-120 individuos domésticos. (Oppel et al. 2012, estimación de 2011). Los gatos cimarrones se distribuyen, principalmente, en áreas por encima de los 250 m, mientras que los domésticos ocupan, mayoritariamente, zonas próximas al poblado y de menor altitud. Entre los domésticos, además, se distinguen dos tipos: los confinados a las áreas circundantes a sus hogares y los no confinados. Estos últimos, emplean la mayor parte del tiempo fuera de sus casas y evitan la aproximación de personas (Bradshaw et al. 1999). Actualmente no se están implementando medidas para controlar (por ejemplo con esterilizaciones) los gatos cimarrones y domésticos en Corvo.

Las cabras y ovejas se distribuyen, principalmente, por los acantilados de la vertiente oeste de la isla. El número máximo, registrado en la estimación de 2010, fue de 92 ovejas y 93 cabras (Hervías et al. 2012, estimación de 2010). Su impacto se produce, principalmente, en la flora nativa reminiscente de los acantilados, a través de la defoliación y la erosión del suelo (Desender et al. 1999), lo cual disminuye el hábitat de nidificación de las aves marinas (McChesney & Tershy 1998). Debido a que no tienen un efecto directo sobre el éxito reproductor de las aves marinas no se consideraron objeto de estudio en este trabajo.

En las islas Azores, las poblaciones de las aves marinas han disminuido drásticamente como consecuencia de la explotación humana, la pérdida de hábitat y la depredación por mamíferos exóticos (Monteiro et al. 1996). Por estos motivos, en la actualidad, sus hábitats de nidificación están confinados a áreas menos accesibles para los depredadores, como son los acantilados e islotes próximos a las islas. Corvo fue la última isla de las Azores en ser colonizada, por lo que en ella la introducción de mamíferos exóticos se produjo relativamente más tarde. Además, es la isla menos poblada y peor comunicada por medios marítimos y aéreos del archipiélago. Por ello, Corvo mantiene poblaciones importantes de aves marinas, tanto en número de especies como de individuos, y aún preserva un ambiente costero con condiciones óptimas para la nidificación de estas especies (Rodrigues & Cunha 2012). Con la finalidad de preservar estas singularidades y proteger las especies nativas, se han creado varios estatus de conservación durante la última década: un Área de Importancia para las Aves (IBA), dos Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA), un Lugar de Interés Comunitario (SIC), forma parte de la Red Natura 2000, Reserva de la Biosfera (2007) y Parque Natural, bajo el Decreto Legislativo Regional 44/2008/A (2008), que incluye el *Caldeirão* y los acantilados.



Imagen 4 Adulto y cría de pardela recién salida del huevo

La población de pardelas de las Azores constituye el 70% de la población mundial, con una población reproductora comprendida entre las 30.000 y 70.000 parejas (Monteiro et al. 1996). Para la isla de Corvo se estima que existen 8579 nidos de pardela (95% intervalo de confianza: 2964 - 15,522; Opperl et al. *submitted*), siendo este número relativamente mayor que en cualquier otra isla del Archipiélago (Furness et al. 2000).

Las pardelas se ven afectadas por la depredación de mamíferos introducidos en todo el Archipiélago (Fontaine et al. 2011) pero para la mayoría de las islas no se sabe si las poblaciones están disminuyendo o se mantienen estables. Esto es debido a que las estimaciones realizadas para inferir el tamaño de sus poblaciones no permiten detectar cambios en las mismas a través del tiempo. Por otro lado, sí es posible estudiar su éxito reproductor e identificar a las especies depredadores de la nidada, ya que es la única especie de ave marina que nidifica en lugares accesibles de la isla y, por tanto, durante su época de reproducción es susceptible de investigaciones científicas.

La pardela presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras ligeramente más pequeñas que los machos (Granadeiro 1993). Inician su ciclo reproductor en mayo y transcurre hasta octubre. La puesta de los huevos se produce a finales de mayo y su eclosión a finales de julio. A partir de ese momento, la cría permanece sola en el nido durante el día y es alimentada por los adultos a lo largo de la noche. Su crecimiento se prolonga hasta finales de octubre, que es cuando las pardelas juveniles abandonan los nidos en dirección al mar (Granadeiro 1991).



Imagen 5 Cría de pardela con dos semanas, y juvenil con dos y tres meses de vida (de izquierda a derecha).

4.2.1.1 Proyecto LIFE07 NAT/P/000649 Islas Santuario para las aves marinas

El proyecto LIFE “Islas Santuario para las aves marinas” se llevó a cabo en la isla de Corvo, durante el periodo 2009-2012, y tuvo como objetivo investigar la viabilidad de un programa de erradicación de mamíferos exóticos en estado silvestre.

Durante el proyecto se realizaron acciones de conservación dirigidas tanto a la protección de las especies nativas como de sus hábitats. En una de las áreas de intervención (2,5 ha) se creó una zona de exclusión de mamíferos exóticos mediante la construcción de una cerca. En su interior se instalaron nidos artificiales, con el fin de aumentar el área de nidificación para las poblaciones de aves marinas. Además, se llevó a cabo, con éxito, la primera traslocación de crías de pardela desde sus nidos naturales a los nidos artificiales, mostrando el potencial de esta técnica para facilitar el establecimiento de nuevas colonias, en áreas previamente erradicadas de mamíferos exóticos (Sigger et al. 2012).

Una de las acciones más importantes fue la elaboración de un plan operativo que contempló las opciones posibles, en base a la literatura científica, de gestión de las poblaciones de mamíferos exóticos en la isla. Una de las opciones consideradas fue la erradicación de todas las especies de mamíferos exóticos, así como, sus ventajas y desventajas potenciales para la economía y la sociedad local. El trabajo presente, aporta información base sobre los efectos adversos de la erradicación de mamíferos exóticos sobre la población de pardelas.

La erradicación de los mamíferos exóticos de la isla de Corvo es viable desde el punto de vista técnico (Oppel et al. 2012, Hervías et al. 2012). No obstante, no será posible mientras permanezca la actual situación socio-económica y política local. Esto se justificó por la falta de compromisos de participación social e institucional a largo plazo, así como por la ausencia de garantías sociales y políticas y de recursos económicos destinados a las finalidades de erradicación y prevención futura. Por tanto, no existe hasta el momento una solución para limitar los efectos adversos de los mamíferos exóticos sobre las aves marinas.

A diferencia de lo esperado, las acciones de conservación destinadas a mitigar los efectos negativos de las especies exóticas tuvieron un impacto positivo en el desarrollo económico a nivel local. El proyecto LIFE fue una muestra de esta afirmación. Realizada una evaluación económica de sus efectos se estimó un aumento en el número de empleos creados que coincidió con los cuatro años de implantación del proyecto. Los aumentos se observaron en un incremento del producto interno bruto (PIB) de la región y de la isla de Corvo (Benedicto 2013). Ello representa una razón más por la que los proyectos de conservación de especies nativas tienen beneficios para todos.

4.2.2 Artículo I

El trabajo de campo consistió, por un lado, en la monitorización de la supervivencia de la nidada de las pardelas mediante visitas semanales a un total de 461 nidos, realizadas durante tres épocas de reproducción consecutivas (2009-2011). Los nidos se agruparon, acorde a su distribución espacial, en seis colonias diferentes.



Imagen 6 Nido de pardela

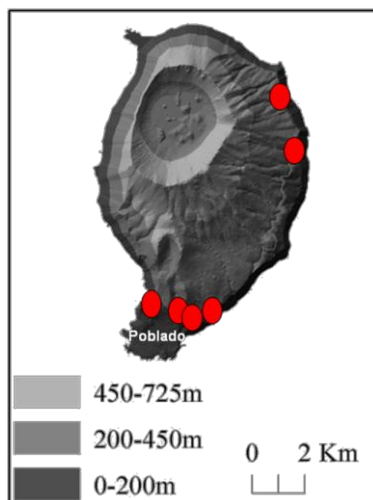


Fig. 2 Distribución espacial de las seis colonias de pardela estudiadas

Se asumió depredación cuando en la entrada -o dentro del nido- estaban presentes restos de huevos o crías (Igal et al. 2006), los cuales se examinaron con el propósito de identificar la especie del depredador. Con el fin de confirmar las especies depredadoras de la pardela, se instalaron cámaras automáticas con detector de movimiento infrarrojo en la entrada de 11 nidos, elegidos de forma aleatoria.



Imagen 7 Restos de juvenil de pardela depredada por un gato

Con la finalidad de examinar la influencia de los factores ambientales en la supervivencia de la nidada, se evaluaron cuatro características físicas en cada colonia de estudio: (1) composición vegetal del hábitat, (2) sustrato del suelo dominante, (3) orientación y (4) proximidad al centro del poblado.

Además, se midieron ocho variables en cada nido estudiado: (1) altitud sobre el nivel del mar, (2) anchura máxima de la entrada a nivel del suelo, (3) altura máxima en la entrada, (4) longitud máxima (5) cobertura vegetal existente en un área de un metro distante a la entrada, (6) presencia de muros naturales en las proximidades (usados por los gatos para divisar sus presas), (7) presencia en la entrada de abrigo (que ofrece protección contra las adversidades climáticas) y (8) presencia de curvas en el interior del nido (protección frente a posibles intrusiones).

Por otro lado, para examinar la influencia de los depredadores en la supervivencia de la nidada de las pardelas, se estimó un índice de abundancia de las dos especies de roedor y un índice de actividad de los gatos (depredadores potenciales de la pardela) en las seis colonias de estudio. Para los ratones y las ratas, se utilizaron 45 túneles de muestreo, distribuidos a lo largo de las seis colonias de pardela, una noche al mes, durante la época de nidificación en 2009. Esta técnica permitió detectar la presencia de roedores a través de la identificación de sus huellas o impresiones cóncavas que dejan grabadas cuando atraviesan el túnel para comer el cebo (crema de cacahuete). Los túneles de muestreo, sin embargo, resultaron ser inadecuados debido a que sus materiales eran deteriorados con las elevadas lluvias locales. Por lo tanto, en 2010 y 2011 se utilizaron cebos elaborados con parafina y crema de cacahuete (en proporción 9:1). La presencia de individuos fue determinada a través de las marcas que dejan sus cuatro incisivos al alimentarse del cebo. Ambas técnicas permitieron además la discriminación de las dos especies de roedores. Se estimó un índice de abundancia relativa, para cada especie, como el número de cebos con marcas de incisivos dividido por el número total de cebos empleados en cada colonia.



Imagen 8 Túnel de muestreo con huellas de rata (1) y de ratón (2)

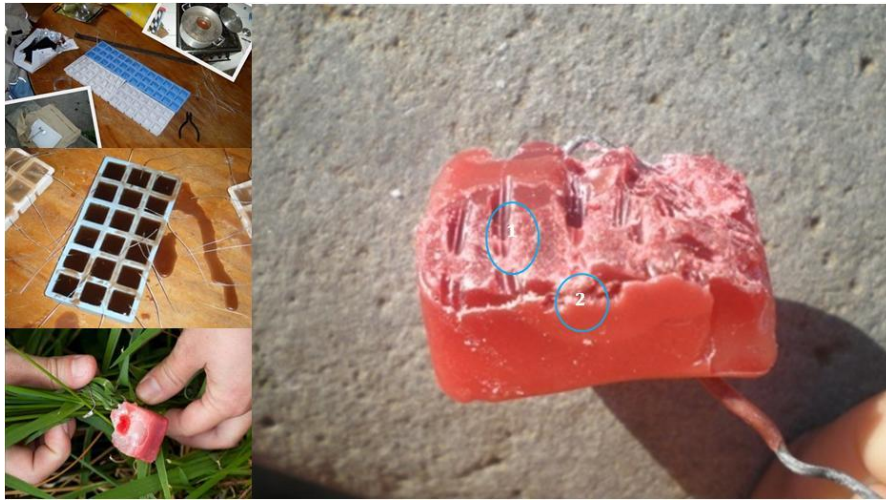


Imagen 9 Elaboración, colocación y recogida de cebo con marcas de incisivos de rata (1) y de ratón (2)

Para los gatos, se utilizaron de tres a cuatro cámaras automáticas por colonia (dependiendo de su área), las cuales se rotaban de posición cada dos semanas, para ser instaladas en un total de 20 puntos aleatorios, durante la época de nidificación de la pardela en 2010. Las imágenes grabadas en las cámaras se procesaron para detectar la presencia de gatos, y cada individuo diferente fue identificado atendiendo al patrón y color de su pelo. Para explorar la actividad de los gatos, se estimaron tres índices diferentes: (1) número de individuos por cámara activa al día en cada colonia, (2) número de individuos en cada colonia, durante la época de nidificación de la pardela y, (3) número de individuos al mes.

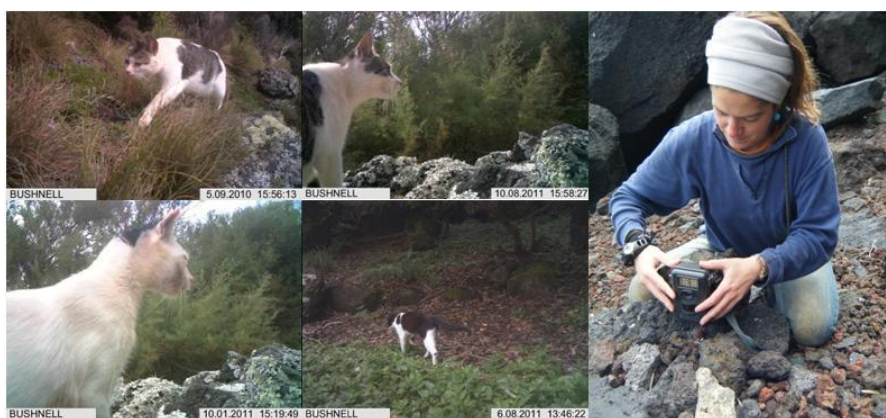


Imagen 10 Capturas de gatos con cámaras automáticas instaladas en las colonias de pardela

4.2.3 Artículo II

Se estudiaron dos aspectos de la ecología de los gatos: el comportamiento trófico de todos los gatos (domésticos y cimarrones) y el tamaño del área de campeo de los gatos domésticos. La importancia de este nuevo enfoque para evaluar el impacto de los gatos domésticos radica en la hipótesis de que, debido a que éstos son alimentados con comida humana, no necesitarían ajustar su área de campeo a la abundancia de presas, a diferencia de lo esperado para los gatos cimarrones que se alimentarían de las especies más abundantes a partir de la teoría generalista.

El estudio de la ecología trófica tuvo dos componentes principales. El primero consistió en la colecta de excrementos en ocho áreas de muestreo: las seis colonias de pardela y dos áreas control sin nidos conocidos de cualquier especie de ave marina. Para describir la composición de la dieta de los gatos, los excrementos se agruparon por estaciones y las presas se identificaron bajo la lupa binocular. Con el fin de reducir errores asociados al tamaño de las especies consumidas, las presas del gato se clasificaron según su Índice de Importancia Relativa (IRI), calculado como $\%F * (\%RF + \%B)$, donde F es la frecuencia de aparición, RF es la frecuencia relativa y B la biomasa (Medina et al. 2010).

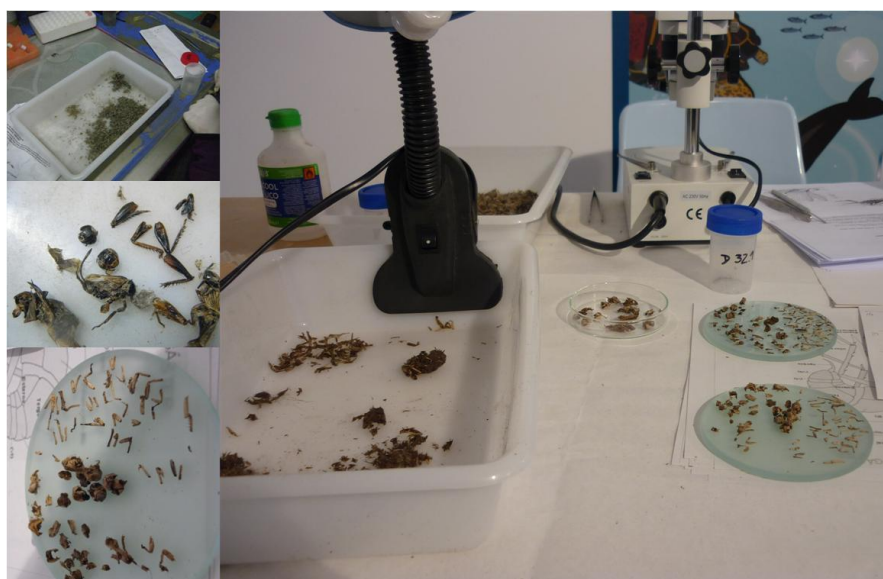


Imagen 11 Identificación y contabilización de presas en excrementos de gato

El segundo componente pretendió estimar la disponibilidad estacional de los tres taxones identificados como presas de los gatos (roedores, aves e invertebrados) en el hábitat dominante de la isla de Corvo (pastos). Los roedores se capturaron a dos altitudes diferentes con trampas vivas, durante cuatro noches consecutivas al mes, y se calculó un índice de abundancia relativa como el número de individuos en 100 noches de captura (ind./100TN), siguiendo Cunningham & Moors (1983). Las aves terrestres fueron censadas en 10 puntos aleatorios de la isla, en los cuales se contabilizó, durante cinco minutos, el máximo número de individuos diferentes detectados en base a sus vocalizaciones de alarma (Denny 2009). En total se visitaron semanalmente, durante la época de reproducción, 169 nidos de pardela (probablemente la única especie de ave marina con nidos accesibles a los gatos), para contabilizar el número de nidos ocupados que podían ser potencialmente depredados por este felino. Por último, los invertebrados se capturaron con trampas de caída o *pitfall* y, posteriormente, se identificaron y contabilizaron todos los individuos capturados durante cinco noches consecutivas.



Imagen 12 Identificación y recuento de los invertebrados capturados con trampas *pitfall*

Para determinar el tamaño del área de campeo, se siguieron los movimientos de 21 gatos domésticos diferentes utilizando unidades de GPS (*Global Positioning System*) en las cuatro estaciones del año. Los gatos cimarrones no

fueron considerados debido a la imposibilidad de recuperar los GPS colocados en los mismos. Todos los individuos fueron pesados y clasificados atendiendo a su edad, sexo, estado de esterilización (si o no) y confinamiento (relegados o no a espacios reducidos próximos a sus hogares). Para cada localización registrada se recogieron datos de latitud, longitud, hora y fecha, que se descargaron a través del Programa CatTraQ (<http://www.mr-lee-catcam.de/cattraq>). Con el objetivo de medir los errores de posición inherentes al modelo de GPS utilizado, se colocaron unidades de GPS en dos ubicaciones fijas, el tejado y el interior de una de las casas del poblado.



Imagen 13 Dispositivo GPS colocado en un gato doméstico

4.2.4 Artículo III

Se realizaron sesiones de trampeo mensuales, entre 2011 y 2012, para la captura de un mínimo de tres individuos vivos de cada especie de roedor en las proximidades de una colonia de pardela. Con el fin de calcular la condición corporal de los individuos capturados, se determinó el sexo, el peso y las

longitudes del cuerpo, la cola, el pie y la oreja de todos los individuos capturados. Posteriormente, con el objetivo de estudiar la dieta mediante un análisis de los isótopos estables, se recogió una muestra de tejido muscular, pelo y sangre, la cual se centrifugó para separar el sobrenadante (plasma) de las células sanguíneas. Además, se extrajeron los estómagos, y se examinaron sus contenidos con la finalidad de identificar a las presas. Lo anterior no fue posible en el caso de los ratones ya que sus contenidos estomacales estaban completamente digeridos. Para describir la composición de la dieta de las ratas se utilizó tanto la frecuencia de aparición como la proporción de estómagos que contenían una presa específica.



Imagen 14 Medida de la longitud de la oreja del ratón

Las muestras biológicas de ambos roedores y las presas identificadas en los estómagos de las ratas se sometieron al análisis de isótopos estables del Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). Específicamente, las presas que se utilizaron fueron: las plumas de cría de pardela, tres órdenes de artrópodos (Isopoda, Diplopoda e Hymenoptera) y las partes vegetativas de plantas herbáceas y helechos. Previamente al análisis de isótopos estables, las muestras fueron sometidas a lavados sucesivos en una solución de cloroformo-metanol (2:1) siguiendo las indicaciones de Cherel et al. (2005).

Los isótopos estables fueron determinados vía Interfase ConFlo II para un espectrómetro de masas Delta V-S, conectado a un analizador elemental Flash EA1112 y empleando aproximadamente 0,3 miligramos de cada muestra. Las mediciones duplicadas indicaron una precisión inferior a 0,2 ‰ tanto en $\delta^{13}\text{C}$ como para $\delta^{15}\text{N}$.

Con el objetivo de detectar eventos de depredación de la nidada de las pardelas por ratas se colocaron cámaras automáticas en la entrada de los nidos durante el periodo reproductor. Además, para inferir la influencia de los gatos en el comportamiento depredador de las ratas se utilizó la información recogida en el Artículo II y en Hervías et al. (2012) para identificar las presas principales de los gatos y estimar la abundancia relativa de ratas durante y fuera el periodo reproductor de las pardelas.

4.2.5 Artículo IV

Se determinó la presencia de ectoparásitos en 53 pardelas adultas durante el máximo de depredación de los nidos (posterior a la eclosión del huevo), y en sus 53 juveniles al final del periodo reproductor, tanto durante 2010 como en 2011 ($n = 106$ nidos). Todas las aves se pesaron y clasificaron según sexo, y se midieron tres datos biométricos de los adultos, longitud del ala, tarso y culmen, así como la longitud del ala de los juveniles. Adicionalmente, para detectar la presencia de parásitos sanguíneos, se recogieron y examinaron muestras de sangre de 53 adultos en 2010. Por último, con el objetivo de describir los parásitos gastrointestinales de las pardelas, se inspeccionaron 13 individuos encontrados muertos, los cuales no se incluyeron en los análisis estadísticos.

Para el cálculo del índice de la condición corporal de los pardelas adultas, en primer lugar, se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) con las tres medidas biométricas. Debido el dimorfismo sexual propio de las pardelas, se

utilizó un PCA distinto para cada sexo. En segundo lugar, se usaron los residuos de la regresión entre el peso y el PC1 como un índice de la condición corporal.

Para inferir el grado de desarrollo de las pardelas juveniles, en base a previas estudios en juveniles desnutridos que mostraron masas corporales y longitudes de ala reducidas (Sagar & Horning 1998, Ramos et al. 2003), se utilizaron los pesos y las longitudes del ala medidos en la semana 15 de vida, antes de que abandonasen los nidos.

El estudio sobre los factores que pueden influir en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas (medida como el número de especímenes por animal capturado; Bush et al. 1997), tuvo dos componentes. Por un lado, una vez que los ectoparásitos estudiados están asociados al plumaje y al micro-hábitat de nidificación de su hospedador (nido), se identificaron las características físicas del nido asociadas con la idoneidad de hábitat para los ectoparásitos. Así, para cada nido se midieron cuatro variables: (1) distancia al nido más próximo, (2) altitud sobre el nivel del mar, (3) sustrato y, (4) cobertura vegetal. Por otro lado, para relacionar la presión ejercida por los depredadores en los nidos con la intensidad de ectoparásitos de las pardelas, se estimó la actividad de los depredadores en el periodo de incubación de los adultos y en el periodo de crecimiento de los juveniles de pardela. Para los roedores, se colocaron cinco cebos de parafina y crema de cacahuete por nido, distanciados 50 m entre sí y se calculó un índice de abundancia relativo como el número de cebos con marcas de incisivos dividido por el número total de cebos utilizados. Para los gatos, se instaló una cámara automática por nido, durante tres noches consecutivas, y se calculó un índice de actividad como el número de individuos por cámara activa al día. En último lugar, para seleccionar los factores con una mayor influencia en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas, a partir de estas variables, se realizaron tres análisis de componentes principales: el primero, con el índice de abundancia y actividad de los roedores y de los gatos, respectivamente, en el periodo de incubación del huevo; el segundo, con el índice de actividad y abundancia de los mismos en el

periodo de crecimiento de los juveniles y; el tercero, incluyendo las cuatro variables medidas para los nidos.

4.2.6 Análisis de datos

En los Artículos I, II y IV, a partir de los datos de origen, se utilizaron “modelos biológicos candidatos” para evaluar la importancia de los factores estimados en la variable de estudio. Estos modelos se elaboraron en base a aspectos ecológicos conocidos de la especie estudiada y se relacionaron con los factores estimados para conocer su influencia. Finalmente, se analizaron en el Programa R 2.11.1 (R Development Core Team 2010), y se escogió aquel modelo que tuvo el criterio de información de AIC (*Akaike's information criterion*) menor, el cual proporciona el porcentaje de variación en los datos que es explicado por el propio modelo (Burnham & Anderson 2002). Específicamente, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLMs), para explicar las variaciones en la supervivencia de la nidada (**I**) y en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas (**IV**), y modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs), para evaluar los factores que explican las variaciones en el tamaño del área de campeo de los gatos domésticos (**II**). Además, en los Artículos **II**, **III** y **IV**, se realizaron hipótesis de contraste y la hipótesis nula se rechazó para un p valor $< 0,05$.

Para estimar el éxito reproductor de las pardelas (**Artículo I**) se emplearon dos métodos distintos: (a) método de Mayfield (1961) que calcula el número de juveniles vivos al final del periodo reproductor, dividido por el número total de parejas reproductoras y, (b) Programa Mark (White & Burnham 1999) para inferir la supervivencia temporal de la nidada (Dinsmore et al. 2002).

El método de Mayfield parte del supuesto de que la supervivencia de la nidada es constante en el tiempo. Sin embargo, para especies con ciclos de reproducción muy largos, como es el caso de la pardela (mayo-octubre), la supervivencia de la nidada puede variar a lo largo del ciclo. En contrapartida, el programa Mark permite evaluar distintos modelos de supervivencia dependiendo

de si ésta varía o no en el tiempo. Para ello se calculó la supervivencia de la nidada, en intervalos de tiempo semanales ($n = 21$ semanas) y se construyeron posibles modelos biológicos (GLMs; distribución Poisson con función log link) para explicar variaciones en la supervivencia de la nidada debidas tanto a fluctuaciones en la abundancia de los roedores, como a variables ambientales relacionadas con las características de las colonias.

Para explicar las variaciones en la supervivencia de la nidada ocasionadas por los gatos, se construyó un conjunto de modelos biológicos como los descritos anteriormente pero, esta vez, incluyendo los índice estimados sobre la actividad de los gatos en la época de reproducción de 2010, dada la imposibilidad de recoger datos relativos a la actividad de los gatos durante 2011 y 2012.

Una vez que se sabía que la causa principal de fracaso reproductor de las pardelas era la depredación de los nidos, se emplearon árboles de decisión con el paquete *RandomForest* (Breiman 2001) del Programa R para clasificar, de forma estocástica, las variables de los nidos que contribuyen al riesgo de depredación de la nidada.

Para testar la hipótesis de estrategia de alimentación generalista para los gatos (**Artículo II**), por un lado, se utilizó un análisis categórico para comparar el consumo de presas entre estaciones, medido como la frecuencia de aparición relativa de cada taxón en las heces (porcentaje del total de heces en una estación que contenían restos de un determinado taxón). Por otro lado, se empleó la prueba de la chi-cuadrado para comprobar si los gatos consumían presas en proporción a su abundancia, utilizando la frecuencia de aparición relativa en la dieta por estación como “valores observados”, y la abundancia relativa del taxón respectivo en el medio natural como “valor esperado”.

Los movimientos espaciales de los gatos se analizaron con los paquetes “*adehabitat*” (Calenge 2006) y “*lme4*” del Programa R. Para el cálculo del área de campeo se utilizaron dos estimadores distintos: kernel al 95% (polígono que

agrupó al 95% las localizaciones para cada individuo) y el Mínimo Polígono Convexo (MCP), utilizando el 100% de las posiciones.

Por último, para evaluar si los tamaños del área de campeo variaban en función de la disponibilidad de presas, se utilizaron GLMMs (distribución Gaussiana). En estos modelos se incluyeron, como efectos aleatorios, las características de los individuos (sexo, edad, peso estado de esterilización y de confinamiento), para explicar la falta de independencia como resultado de muestrear los mismos individuos en las cuatro estaciones del año (Gillies et al. 2006). Para ello, se procedió en dos fases; primeramente, se construyó un conjunto de “modelos biológicos candidatos” para investigar la influencia de las características de los individuos en la variación temporal del área de campeo; posteriormente, esas variables fueron incluidas en otro grupo de modelos para examinar si la disponibilidad de presas explicaba la variación de tamaño en el área de campeo.

Con la finalidad de analizar variaciones en la dieta de los roedores en relación al ciclo reproductor de las pardelas (**Artículo III**), los datos recogidos durante un año se agruparon en dos periodos: (1) reproductor (mayo-octubre) y (2) no reproductor (noviembre-abril) de las pardelas, relacionados con su presencia o ausencia en la isla. Por un lado, para comparar la composición de la dieta de las ratas entre estos dos periodos, a partir de sus contenidos estomacales, las frecuencias de aparición se analizaron, previamente, a través de un test de MANOVA que no mostró diferencias y, posteriormente mediante un test de ANOVA de una vía con *bootstrap* (1000 muestras) para cada presa individualizada. Por otro lado, a partir de los valores de los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ dentro del mismo tejido, se comparó la dieta de las ratas y de los ratones, entre el periodo reproductor y el no reproductor de las aves, empleando una ANOVA de una vía para cada especie de roedor.

A través de regresiones entre los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plasma y células sanguíneas (indica una dieta simple a corto plazo) y células sanguíneas y músculo (indica dieta simple a largo plazo), se evaluó si los individuos variaban su dieta o,

por el contrario, tenían dietas simples (compuestas por dos o tres presas diferentes) a lo largo del tiempo. (Votier et al. 2010).

Se comprobó también si la condición corporal de los individuos podía verse afectada por el consumo de dietas más complejas (más de tres presas diferentes) y que variaban entre el periodo reproductor y no reproductor de las pardelas (Williams et al. 2007). Para ello, se correlacionaron (Coeficiente de Pearson) los valores del $\delta^{15}\text{N}$ (indicativo del nivel trófico) en plasma, células sanguíneas y músculo con el índice de condición corporal de los individuos. Previamente, se estimó un valor único de tamaño corporal para cada especie, a través de un PCA con las longitudes biométricas de los individuos. Seguidamente, el índice de condición corporal se calculó como los residuos de la regresión entre el tamaño corporal y el componente PC1. Los test citados se realizaron con el Programa SPSS 20.0.0.

Para finalizar, y con el propósito de cuantificar la importancia de las pardelas en la dieta de las ratas, se determinó la contribución relativa de cada presa en la dieta individual, mediante un modelo Bayesiano de mezcla de múltiples fuentes isotópicas (SIAR: Stable Isotope Analyses en R; Parnell et al. 2010). Las posibles combinaciones de la contribución de cada presa en la dieta de un individuo se examinaron usando los valores de sus isótopos estables en plasma, que está más estrechamente vinculado con la presa que se encuentra en el estómago, su media y desviación estándar. Se utilizó una desviación estándar del 1 ‰ para el Carbono y el Nitrógeno, siguiendo el método descrito en Major et al. (2007).

En el **Artículo IV** se llevaron a cabo diferentes análisis comparativos con el Programa Systat 13. A través del test de Mann–Whitney se comparó la intensidad de ectoparásitos de las pardelas, tanto entre machos y hembras, como entre adultos y juveniles. Para ello, se consideró la intensidad de pterópteros (considerando las dos especies identificadas) de forma individualizada con respecto a la intensidad de sifonápteros.

Para examinar posibles diferencias en el grado de desarrollo de los juveniles debidas a cambios en la disponibilidad de alimento entre los dos años de estudio (2010 y 2011), se compararon sus pesos y longitudes de ala recogidos anualmente con un análisis de t de Student. Se llevó a cabo un test diferente para cada sexo.

Se construyeron un conjunto de “modelos biológicos candidatos” (GLMs; distribución Poisson con función log link) para adultos y otro conjunto para juveniles, con el fin de evaluar cómo influyen los depredadores, las características de los nidos y la condición corporal de las pardelas en la intensidad de ectoparásitos.

Por último, se investigó la influencia de los depredadores, la intensidad de ectoparásitos y la condición corporal de las pardelas, y las características de los nidos sobre la supervivencia de la nidada (1 = cría con éxito; 0 = cría sin éxito) (GLMs; distribución Binomial con función log link).

4.3 RESULTADOS

El éxito reproductor de la pardela (**Artículo I**) ($n = 461$ nidos) fue de 0.38 (95 % intervalo de confianza 0.20–0.53) durante el periodo de reproducción 2009-2011. La primera causa del fracaso reproductor fue la depredación: de 287 nidos fracasados, en 81% se encontraron evidencias de depredación, el 8% murieron de forma natural y para el 11% los motivos fueron desconocidos. Los depredadores principales fueron los gatos, responsables del 84% de los nidos depredados frente al 16% del que fueron responsables las ratas. No se mostraron evidencias de depredación por ratones en el análisis de los restos de huevos y crías, ni en las cámaras automáticas instaladas en los nidos.

La abundancia de los roedores varió entre las seis colonias de estudio, siendo la colonia situada más próxima al poblado, a menor altitud y con menos vegetación, la que registró los valores de abundancia más bajos para ambas

especies. Además, la abundancia de roedores varió a lo largo del periodo reproductor de las pardelas. Los ratones fueron más abundantes durante la incubación y las ratas durante el crecimiento de las crías. Los tres índices de actividad calculados para los gatos fueron consistentes entre sí y mostraron mayor actividad en la colonia más cercana al vertedero, mientras que el índice de menor actividad fue registrado en la colonia más alejada del poblado.

La supervivencia de la nidada varió semanalmente con una caída pronunciada en los primeros días de vida de las crías (6-14 días). Esta variación fue explicada, en primer lugar, por diferencias entre las colonias de estudio y, secundariamente, por la abundancia de los roedores. Específicamente, la supervivencia aumentó con la abundancia de las ratas y disminuyó con la abundancia de los ratones. Ninguno de los tres índices de actividad calculados para los gatos pudo explicar la variación temporal observada en la supervivencia de la nidada de las pardelas.

El clasificador *RandomForest* determinó que la probabilidad de depredación era mayor en aquellos nidos que presentaban una altura máxima en la entrada mayor y localizados en cotas a baja altitud sobre el nivel del mar.

Se analizaron un total de 146 excrementos de gatos (**Artículo II**), que contenían 278 presas pertenecientes a 17 especies animales. La dieta de los gatos, compuesta principalmente por mamíferos, aves y artrópodos, varió estacionalmente conforme fluctuaron sus abundancias en el medio natural. Según el IRI, la pardela fue la presa más importante de los gatos en verano.

Se obtuvieron de 10 a 1358 localizaciones fijas en un total de 70 muestreos con dispositivos de GPS utilizados para estimar el tamaño del área de campeo de los gatos domésticos. Aunque la mayoría de los individuos nunca se alejó más de 800 m de sus residencias, el área de campeo varió considerablemente entre individuos y estaciones (0,5-20,3 ha). El error de posición inherente al modelo de GPS utilizado, fue mayor en las unidades fijadas en el interior (2,2 ha) que al aire libre (0,5 ha).

El modelo biológico que mejor explicó las variaciones de tamaño en el área de campeo confirmó que los gatos adultos no confinados tienen un tamaño de área de campeo mayor. Además, este modelo incluyó una interacción entre la estación y el estado de confinamiento, indicando una variación estacional en el área de campeo más pronunciada para los gatos no confinados. Las restantes características de los individuos (peso, sexo y estado de esterilización), así como la disponibilidad de presas, no explicaron las variaciones de tamaño en el área de campeo de los gatos domésticos.

En 22 de las 30 ratas capturadas (**Artículo III**) fue posible distinguir el contenido estomacal, que contenía 407 presas pertenecientes a 17 especies distintas. La dieta de las ratas está compuesta por material vegetal (40%, principalmente hojas y raíces), seguido de invertebrados (36,6%, principalmente Hymenoptera, Diplopoda e Isopoda), ratones (17,6%) y pardelas (10,6%). Mientras, el análisis de la composición isotópica en tejidos de ratones reveló que éstos parecen no incorporar pardelas a su dieta.

En ratones, los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en plasma, células sanguíneas y músculo variaron entre el periodo reproductor y el no reproductor de las pardelas (ANOVA, $p \leq 0,014$), específicamente la composición isotópica fue más variada durante el periodo reproductor de las pardelas. Mientras que en el caso de las ratas no se encontraron diferencias, ni en los valores de los isótopos estables, ni en las frecuencias de aparición de las presas en los estómagos.

En el análisis de componentes principales, realizado con las longitudes biométricas de los individuos, para estimar un valor único de tamaño corporal para cada especie, el PC1 explicó el 68,4% y 76,5% para ratones y ratas, respectivamente. La regresión entre el tamaño corporal y el componente PC1 fue significativa, tanto para los ratones ($p = 0,015$) como para las ratas ($p < 0,001$).

Las regresiones realizadas con los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, en plasma y células sanguíneas y células sanguíneas y músculo, mostraron que ambas especies de roedores tienen una dieta simple, tanto a corto como a largo plazo y, por tanto,

durante y fuera del periodo reproductor de las pardelas. Además, esta dieta simple favorece la condición corporal de los individuos, como corroboró la relación positiva entre la condición corporal con los valores del $\delta^{15}\text{N}$, en todos los tejidos de ratones y ratas ($p \leq 0,043$ y $p \leq 0,001$, respectivamente).

Cinco cámaras/nido/día estuvieron colocadas en los nidos de pardela durante 160 días consecutivos. Durante ese periodo un total de 19 nidos fueron monitorizados con cámaras, de los cuales cinco fueron depredados por gatos y un por ratas.

Las ratas constituyeron el alimento principal de los gatos tanto en el periodo reproductor como en el no reproductor de las pardelas. La mínima abundancia de ratas fue registrada durante el periodo reproductor de las pardelas.

Todos las pardelas examinadas albergaban ectoparásitos (**Artículo IV**). Se identificaron dos especies de pterópteros (*Austromenopon echinatum* y *Halipeurus abnormis*), una especie de sifonáptero (*Xenopsylla gratiosa*), y dos especies de garrapatas (*Ixodes ricinus* y *Haemaphysalis punctata*). *Halipeurus abnormis* registró la intensidad más elevada y estuvo presente en todas las pardelas. Las garrapatas no se incluyeron en el análisis estadístico debido a su baja prevalencia (un individuo de cada especie).

Este trabajo constituye el primer estudio relativo a los endoparásitos de las pardelas. Se encontraron un total de 59 helmintos gastrointestinales pertenecientes a tres especies de nematodos (*Seuratia shipleyi*, *Contracaecum rudolphii* y *Thominx contorta*), una especie de cestodo (*Tetrabothrius minor*) y una especie de trematodo (*Cardiocephalus physalis*). El apéndice primero (6.1) de este trabajo contempla una descripción ilustrada de la morfología, así como la sistemática y ciclo biológico de los especímenes hallados. En relación a los parásitos sanguíneos, éstos estuvieron ausentes en las 53 pardelas adultas examinadas.

En el análisis de componentes principales para calcular un índice de la condición corporal de las pardelas adultas, el PC1 tuvo la mayor correlación con las

medidas biométricas, explicando el 74% y 75% de la varianza para machos y hembras, respectivamente. La regresión entre el peso y el PC1 como un índice de la condición corporal fue significativa ($p < 0,001$).

El grado de desarrollo de las pardelas juveniles no varió entre periodos de reproducción correspondientes a años diferentes. La intensidad de ptiráteros y sifonáteros fue superior en las pardelas juveniles que en las adultas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre sexos.

En los tres análisis de componentes principales, realizados para seleccionar los factores influyentes en la intensidad de ectoparásitos de las pardelas, el PC1 tuvo mayor correlación con el índice de abundancia de los roedores en los periodos de incubación y crecimiento de los juveniles, así como con la distancia al nido más próximo, explicando el 79%, 81% y 76% de la varianza, respectivamente.

El modelo que mejor explicó las variaciones existentes en la intensidad de ectoparásitos incluyó la actividad de los depredadores. Con un incremento en la actividad de depredadores, la intensidad de ptiráteros (88,6% de la varianza explicada) y sifonáteros (89,4%) fue más elevada en adultos y también en juveniles (74,5% para ptiráteros y 80,3% para sifonáteros). Además, las pardelas adultas que albergaban mayores intensidades de ptiráteros y sifonáteros presentaron peores condiciones corporales. Por último, la acción conjunta de la actividad de los depredadores y la intensidad de ectoparásitos condicionó una menor supervivencia de la nidada.

4.4 DISCUSIÓN

4.4.1 ¿Cómo influyen los mamíferos exóticos en el éxito reproductor de las pardelas?

4.4.1.1 Relaciones depredador-presa

Este trabajo investiga la influencia de múltiples mamíferos exóticos el éxito reproductor de las pardelas y revela la depredación es la causa más importante del fracaso reproductor, siendo los gatos los principales responsables. Las crías de pardela sufren la tasa mayor de depredación, que ocurre durante sus primeras dos semanas de vida. Como consecuencia, las pardelas en la isla de Corvo exhiben uno de los éxitos reproductores más reducidos (0,38) con respecto a aquellas islas donde solo roedores están presentes (0,37, Granadeiro 1991; 0,52, J. Bried unpublished data), no existiendo datos comparativos disponibles para esta especie en islas con roedores y gatos. Sin embargo, en islas donde no existen mamíferos exóticos el éxito reproductor aumenta sustancialmente (0,83, Pascal et al. 2008).

El análisis para seleccionar las variables que más contribuyen al riesgo de depredación de los nidos permitió determinar dos características relevantes y comunes a partir de los nidos depredados estudiados: (1) las dimensiones de la entrada, específicamente los nidos con mayor altura en la entrada, permiten el acceso de los depredadores de mayor tamaño a su interior (en el caso de la isla de Corvo son los gatos) y, por tanto, tienen más riesgo de depredación que aquellos nidos con entradas pequeñas; y (2) la altitud, concretamente los nidos ubicados a altitudes más elevadas sobre el nivel del mar son más depredados que aquellos que se encuentran en altitudes más bajas donde la densidad de gatos es mayor. Por tanto, este análisis fue consistente con la identificación de los gatos como depredadores dominantes.

La primera de las características mencionadas es una especialidad de los gatos que se puede extender a otras islas donde también ocurre depredación de nidos de aves marinas por este felino. Mientras, el hecho de que los nidos localizados a cotas de elevación más bajas tengan mayor probabilidad de ser atacados por los gatos es una peculiaridad de la isla de Corvo, relacionada probablemente con la localización del poblado y con el mayor riesgo de que los nidos sean depredados por los dos tipos de gatos presentes en la isla, domésticos y cimarrones (Oppel et al. 2012; Hervías et al. 2012).

4.4.1.2 Relaciones depredador-hospedador

En este trabajo se han identificado, por primera vez, dos especies de garrapatas parasitando a las pardelas. Además, se detectaron especies de pterópteros y sifonápteros que ya habían sido descritas anteriormente por Gómez-Díaz et al. (2008), y que son considerados parásitos específicos de la pardela (Beaucournu et al. 2005). Dada la baja prevalencia de garrapatas (dos ejemplares), lo más probable es que accedieran a las pardelas accidentalmente desde sus hospedadores principales, los herbívoros (cabras y ovejas), los cuales se distribuyen, principalmente, en los acantilados de la isla, próximos a la ubicación de los nidos estudiados.

No se hallaron parásitos en las muestras de sangre de las pardelas examinadas. Considerando que la isla de Corvo está situada a 1500 km del continente más cercano (Europa), este resultado confirma la teoría que plantea la dificultad que encuentran los vectores de los parásitos sanguíneos para su dispersión hasta las islas oceánicas (Little & Earlé 1994).

Las poblaciones de aves marinas se han estudiado en numerosos sistemas insulares, principalmente, para conocer el impacto directo ocasionado por la introducción de depredadores exóticos (Medina et al. 2011). Sin embargo, debido a que las aves marinas son especies coloniales, existe en

ellas un mayor riesgo de transmisión de parásitos y otros patógenos dado el estrecho contacto entre individuos (Davis & Brown 1999). Hasta el momento, casi la totalidad de las relaciones entre parásitos, depredadores y sus efectos en las aves se han estudiado en diseños experimentales de laboratorio y nunca antes en aves marinas como se hizo en el **Artículo IV** para alcanzar uno de los objetivos de este trabajo, concretamente el conocer el impacto indirecto de los depredadores como un factor predisponente para aumentar la intensidad de parasitación de las pardelas.

En el caso de individuos reproductores expuestos simultáneamente a depredadores y parásitos (es decir, que actúan como presas y hospedadores de dos organismos diferentes), Clinchy et al. (2004) defienden la teoría de que los depredadores aumentan el riesgo de los individuos a ser infectados por parásitos. Por el contrario, existe una segunda teoría (Hudson et al. 1992), que afirma que los parásitos aumentan la vulnerabilidad de los individuos a ser depredados. En este trabajo se estudió una población reproductora de pardelas con elevadas tasas de depredación, resultando que los depredadores influían en la intensidad de parasitación de las pardelas, confirmando, por tanto, la teoría de Clinchy et al. (2004).

A través de estudios etológicos se sabe que los vertebrados silvestres, pueden verse afectados por dos factores principalmente: (1) cambios en la disponibilidad de alimento, y (2) por el esfuerzo constante para evitar a los depredadores (Forrester & Lankester 1997). Dado que las pardelas estudiadas presentaron un buen grado de desarrollo en los dos años de estudio, se descartó la posibilidad de que la disponibilidad de alimento estuviese debilitando a estas aves. Sin embargo, la presión ejercida por los depredadores en los nidos sí que aumentó la intensidad de ectoparásitos de las pardelas. Por tanto, el esfuerzo constante de estas aves para evitar a los depredadores, probablemente, tiene un efecto debilitador en las mismas (Raouf et al. 2006).

La mayor intensidad de ectoparásitos en las pardelas juveniles que en las adultas puede ser atribuida a una transmisión vertical de los ectoparásitos

(Gómez-Díaz et al. 2008), a niveles de inmunocompetencia significativamente superiores en adultos (Forero et al. 2006), pero, también a una mayor presión de los depredadores durante el crecimiento de los juveniles, como se corroboró en el **Artículo I** de este trabajo.

Estudios previos a la realización de este trabajo, sobre los efectos de los ectoparásitos en las poblaciones de aves marinas, mostraron consecuencias energéticas (Booth et. al, 1993) y poco efecto sobre el éxito reproductor (Clayton & Tompkins 1995) por parte de los pterápteros. En cuanto a los sifonápteros, *X. gratioosa* reduce la supervivencia de los paños (*Hydrobates pelagicus*) (Merino et al. 1999). Igualmente, efectos negativos de las garrapatas en el éxito reproductor ha sido documentado anteriormente en gaviotas (*Rissa tridactyla*) y charranes (*Sterna dougallii*) (Boulinier & Danchin 1996, Ramos et al. 2001, respectivamente). Sin embargo, este trabajo revela que las pardelas sometidas a la interacción de depredadores y ectoparásitos, tanto pterápteros como sifonápteros, presentan peor condición corporal que aquellas expuestas a menos depredadores y ectoparásitos y, en última instancia, esta interacción disminuye la supervivencia de la nidada.

4.4.2 ¿Cuál es el impacto relativo de cada especie invasora y de las interacciones entre las mismas?

4.4.2.1 El ratón

La importancia de utilizar el análisis de isótopos estables en combinación con los contenidos estomacales, radica en la posibilidad de contrastar la información obtenida en ambas técnicas. Sin embargo, debido a que los contenidos estomacales estaban digeridos, esta parte del estudio no pudo realizarse en el caso de los ratones. Así, únicamente a partir del análisis de isótopos estables en sus tejidos, se observó que la composición isotópica de las presas consumidas por los ratones no correspondía a aves marinas (Artículo

III). Ello, asociado a que tampoco se observaron evidencias de depredación de pardelas a través de cámaras automáticas instaladas en los nidos (Artículo I y III), llevó a concluir que los ratones no son depredadores de las pardelas en la isla de Corvo.

La composición isotópica de los tejidos de los ratones varió ligeramente a lo largo de un ciclo anual, la cual fue más variada durante el ciclo reproductor de las pardelas (Artículo III). Esto podría deberse a que cuando los gatos y ratas se alimentan de estas aves, una mayor variedad de presas quedan disponible para los ratones. No obstante, también podría ser debido a una disminución de la competitividad intraespecífica entre individuos de la misma especie, ya que la abundancia de ratones disminuye en los meses de verano, coincidiendo con la presencia de pardelas en la isla (Artículo II). En cualquiera de los dos casos, la presencia de las pardelas en la isla influye en la dieta de los ratones y, por tanto, es un factor a tener en cuenta a la hora de planear la erradicación o el control de las ratas o gatos, tal y como ha sido observado en otros sistemas insulares (Cuthbert & Hilton 2004).

4.4.2.2 La rata

Los resultados obtenidos sobre la composición de la dieta de las ratas, a través del examen de sus contenidos estomacales, fueron consistentes con el análisis de los isótopos estables en sus tejidos. La dieta se compone principalmente de materia vegetal, al igual que en otros sistemas insulares (Ruffino et al. 2009, Quillfeldt et al. 2008), aunque la proporción de passeriformes y ratones es también importante para las ratas en la isla de Corvo.

Las ratas introducidas en la isla de Corvo se alimentan fundamentalmente de plantas herbáceas e invertebrados aunque passeriformes y ratones son también importantes en su dieta. En base al análisis de los contenidos estomacales, hojas y raíces de herbáceas y ratones fueron sus presas principales durante o periodo no reproductor de las pardelas. Mientras

que, durante el periodo reproductor de las pardelas, las ratas consumieron más semillas y helechos y menos ratones aunque esas diferencias no fueron significativas. Durante este periodo además, las pardelas constituyeron el 8.3% (frecuencia de aparición) de la dieta de las ratas, valor inferior al observado en las islas Falkland (61%; Quillfeldt et al. 2008), Surprise (Nueva Caledonia) (56%; Caut et al. 2008), Juan de Nova (Canal de Mozambique) (16.9%; Russell et al. 2011) y Shiant (Escocia) (12%; Stapp 2002). Por otro lado, los resultados del modelo SIAR fueron consistentes con el análisis estomacal y mostraron que la nidada de la pardela representa apenas el 10,6% de la composición de la dieta de las ratas. Esta proporción es también inferior a la observada en otras islas donde las ratas son el único depredador de aves marinas, las cuales consumen tanto crías y huevos (24%; Caut et al. 2008; 21%, Drever et al. 2000) como aves marinas adultas (17%, Major et al. 2006). Existen tan solo dos estudios que analizaron previamente la dieta de las ratas en presencia de gatos (Quillfeldt et al. 2008; Russell et al. 2011) mostrando un impacto pequeño de las ratas sobre las aves marinas bien porque la abundancia de ratas es pequeña o bien por la existencia de interacciones (por ejemplo, competición trófica) entre ratas y gatos.

En base a las cámaras automáticas se sabe que las ratas depredan a la nidada de las pardelas durante su periodo de reproducción. Sin embargo, en comparación con los estudios citados anteriormente, el consumo de pardelas por parte de las ratas en Corvo es pequeño. Debido a este bajo consumo es poco probable que esta presa pueda subsistir poblaciones de ratas más abundantes (Stapp 2002; Caut et al. 2008). Esto es consistente con los valores bajos de abundancia de ratas obtenidos en este trabajo (2.81 ind./100TN) y en Hervías et al. (2012) comparados con 59.3 ind./100TN en la isla de Buck (Caribe) (Witmer et al. 2007) y 141 ind./100TN en la isla de Bird (Seychelles) (Merton et al. 2002). Estos resultados son esperados teniendo en cuenta que las ratas están expuestas a niveles de depredación por gatos muy elevados todo el año, por lo que los gatos podrían estar manteniendo reducidas las poblaciones de ratas (van Heezik et al. 2010). Además, a diferencia de lo

observado en la isla de Juan de Nova (Peck et al. 2008) en Corvo los gatos no cesan el consumir ratas cuando las pardelas están disponibles. Por tanto, esto sugiere que la conocida capacidad de las ratas para alimentarse de una gran variedad de recursos tróficos (Jones et al., 2008) (incluyendo aquellos con alto valor nutritivo como es el caso de las aves marinas) podría estar influenciada por gatos, los cuales son depredadores mucho más eficaces de aves marinas que las ratas (Moors and Atkinson, 1984).

Los valores de peso (140-167 g) y tamaño corporal (195-196 mm) de las ratas introducidas en la isla de Corvo son superiores a los registrados en otras islas donde las aves marinas tampoco son un componente importante en la dieta de las ratas. (Hawaii: 111 g, 162 mm; Shiels 2011; Nueva Zelanda: 120-160 g; Atkinson & Towns 2005 e islas Falkland 122-130 g, 154-159 mm; Quillfeldt et al. 2008). Mientras, las ratas que se alimentan de aves marinas tienen un peso mayor que las ratas de Corvo (islas Shiant: 211-226 g, Stapp 2002). La correlación positiva de los isótopos estables en los diferentes tejidos de los individuos mostraron que éstos se alimentan de los mismos recursos a lo largo del tiempo. En concordancia con otros estudios, este tipo de dieta parece beneficiar la condición corporal de los individuos (Major et al. 2006; Stapp 2002).

4.4.2.3 El gato

En general, de acuerdo con la teoría sobre las estrategias de alimentación (Glasser 1982), especies generalistas son aquellas que consumen las presas más abundantes pudiéndose alimentar de una amplia gama de especies diferentes, mientras que las especies especialistas prefieren alimentarse de un número reducido de especies (con frecuencia de una o dos presas diferentes), independientemente de su disponibilidad en el medio. La mayor parte de la literatura científica sugiere que los gatos varían su dieta estacionalmente, coincidiendo con fluctuaciones temporales de la abundancia de presas (Fitzgerald & Karl 1979). Este trabajo, sin embargo, es el primero en

demostrar la estrategia de la alimentación generalista en el caso de los gatos en islas oceánicas (Artículo II).

La dieta de los gatos en la isla de Corvo la componen, fundamentalmente, los roedores exóticos, de forma similar a otros ecosistemas insulares donde no existen presas alternativas (conejos o reptiles) (Faulquier et al. 2009, Fitzgerald et al. 1991). Mientras que las ratas fueron importantes en la dieta anual de los gatos, la importancia de los ratones disminuyó notablemente en verano. Esto pudo deberse bien a la mayor disponibilidad de aves marinas, o bien a una menor abundancia de ratones. Teniendo en cuenta la dependencia parcial por los roedores en la dieta del gato, así como su comportamiento trófico generalista, la ausencia de roedores en la isla puede incrementar el impacto de los gatos en el éxito reproductor de las pardelas, tal y como ha sido referido para otras islas (Dumont et al. 2010).

Las áreas de campeo de los gatos domésticos variaron estacionalmente y entre individuos, en consonancia con estudios previos (Metsers et al. 2010; van Heezik et al. 2010), pero no en relación a la abundancia de presas en el medio. Debido a que los gatos domésticos son alimentados con comida por parte de la población humana, probablemente, no necesitan ajustar sus movimientos a la disponibilidad de presas. Los gatos confinados tuvieron menos probabilidad de alejarse de sus hogares, mientras que algunos gatos no confinados se desplazaron más de 10 km en una única noche. En promedio, sin embargo, los movimientos de ambos estuvieron dentro de un radio de 1 km alrededor de los hogares, y, por tanto, el impacto de los gatos sobre la fauna nativa de Corvo es presumiblemente mayor dentro de este radio.

4.4.2.4 Interacciones entre especies de mamíferos invasores

Este trabajo identifica dos tipos de interacciones entre gatos y ratas: (1) los gatos depredan a las ratas, las cuales son, junto a los ratones, sus presas

principales (Artículo II) y, (2) los gatos, además, podrían influir el comportamiento depredador de las ratas (Artículo III).

A través de modelos teóricos se sabe que el super-depredador puede tener un efecto que favorece el éxito reproductor de las aves marinas cuando limita la abundancia de los meso-depredadores (Courchamp et al. 1999). En la isla de Corvo, las ratas fueron importantes en la dieta de los gatos todo el año. Este consumo intenso, probablemente, mantiene reducida la población de ratas, lo que es consistente con los exiguos valores de abundancia estimados para esta especie (Hervías et al. 2012). Además, la disponibilidad de ratas en las colonias favoreció el éxito reproductor de las pardelas, reduciendo las depredaciones de estas aves por parte de los gatos. Por tanto, este trabajo corrobora, experimentalmente, el modelo matemático de Courchamp et al. (1999).

Como se observó en las interacciones letales entre gatos y ratas, el efecto moderador del comportamiento de los meso-depredadores por el super-depredador (Rayner et al. 2007; Schoener & Spiller 2010), podría beneficiar el éxito reproductor de las pardelas, evitando que éstas sean depredadas por las ratas con mayor intensidad.

A diferencia de lo que ocurre con las ratas, los ratones fueron menos consumidos por los gatos cuando las pardelas estuvieron disponibles. Durante este periodo, los gatos prefieren cazar ratas, probablemente porque de esta manera reducen la competencia parcial por las mismas presas (Ritchie & Johnson 2009). Esto está relacionado con el hecho de que los ratones no consumen pardelas y, por tanto, no compiten por ellas. Una vez que los gatos reducen considerablemente el consumo de ratones en verano, sus densidades poblacionales, sometidas a elevadas tasas de depredación el resto del año, pueden recuperarse durante este periodo estival. Así, se observa un incremento de la abundancia de ratones en las estaciones consecutivas, lo que podría explicar por qué, de un modo general a lo largo del año, la abundancia de ratones es más elevada que la de ratas en la isla de Corvo (Hervías et al.

2012). En última instancia, esto parece indicar que la población de ratones también podría estar controlada por los gatos, por lo que debería ser tenido en consideración en las acciones de gestión de estos mamíferos que se realicen en el futuro.

4.4.3 Objetivos futuros en el estudio de los mamíferos invasores

Tal y como acontece en otros sistemas insulares donde los mamíferos exóticos han sido introducciones, la depredación es la principal causa de fracaso reproductor de las pardelas en la isla de Corvo (Jones et al. 2008; Medina et al. 2011). A la hora de explicar la variación temporal en la supervivencia de la nidada debido a la actividad de los depredadores existe una complejidad mayor en el caso de las aves marinas, con ciclos de reproducción más prolongados que en otras especies. Por tanto, dada la larga duración del periodo reproductor de las pardelas, cabía esperar que los índices de abundancia relativa y de actividad de los roedores y gatos, respectivamente, fluctuasen temporalmente debido a factores relacionados, por ejemplo, con su reproducción o la disponibilidad de alimento (Clark 1981; Van Aarde 1980). Sin embargo, las estimaciones sobre el índice de actividad de los gatos fueron constantes en el tiempo y, probablemente como consecuencia, en el **Artículo I** no se pudo encontrar una relación entre la actividad de los gatos y la temporal en la supervivencia de la nidada. Así, se piensa que la correlación entre la supervivencia de la nidada y la actividad de los gatos podría ser mejorada aumentando la resolución espacial de las cámaras automáticas. Este trabajo combinó las medidas de la actividad de los gatos con el estudio sobre la ecología trófica (**Artículo II**), para conseguir una mejor evaluación de su impacto (Molsher et al. 1999) sobre la población de pardelas en la isla de Corvo.

En el estudio sobre el comportamiento espacial de los gatos domésticos (**Artículo II**), se utilizaron cinco variables de los individuos (peso, edad, sexo, estado de esterilización y confinamiento). Para cada una de estas variables los tamaños muestrales utilizados fueron pequeños, lo que podría explicar la gran variación en el tamaño de las áreas de campeo observada entre individuos.

Conforme a la información recogida en el Artículo I, las ratas y los gatos parecían seguir una distribución diferente en las colonias de pardela estudiadas. Además el Artículo II pone de manifiesto que las ratas son la presa principal de los gatos y, probablemente, éstos últimos limitan las poblaciones de ratas. Así, el **Artículo III** partió de estas premisas para evaluar la importancia de las pardelas en la dieta de las ratas en presencia de gatos. Estudios para conocer la tasa de depredación de las ratas en ausencia de gatos podrían ser llevados a cabo en el área de exclusión de mamíferos exóticos creada en el ámbito del proyecto LIFE Islas Santuario para las aves marinas. Esta experiencia permitiría, además, conocer los efectos de los roedores en el éxito reproductor de las pardelas con posterioridad a la erradicación hipotética de los gatos cimarrones en la isla de Corvo.

Los datos recogidos en el **Artículo IV** revelaron que las pardelas presentaban un buen grado de desarrollo. Sin embargo, debido a que la disponibilidad de alimento para éstas es susceptible de sufrir variaciones temporales, su limitación puede coincidir, de forma sinérgica, con los depredadores, originando un mayor estrés en los individuos. Por último, serían deseables más estudios en colonias de aves marinas sometidas simultáneamente a depredadores y ectoparásitos, ya que, como este trabajo confirma, su interacción deteriora la condición corporal de las pardelas e contribuye a disminuir la supervivencia de la nidada.

4.4.4 Preservación del éxito reproductor de las pardelas

Para las especies longevas, como es el caso de la pardela, es probable que la supervivencia de adultos tenga una mayor influencia en la dinámica de la población que el éxito reproductor (Frederiksen et al. 2008). Se sabe que las tasas de supervivencia actuales de las poblaciones de pardela, pueden ser demasiado reducidas como para mantener sus poblaciones estables (Fontaine et al. 2011). Sin embargo, las medidas de conservación necesarias para mejorar la supervivencia de las pardelas adultas, como por ejemplo disminuir las capturas accidentales en las

redes de pesca, son extremadamente complejas (Valeiras & Camiñas 2003). En este sentido, un aumento en el éxito reproductor de las pardelas, aunque aumentaría solo ligeramente la tasa de crecimiento de la población, puede ser más viable desde el punto de vista político, social y económico de la isla de Corvo (SPEA 2013).

En esta isla, el éxito reproductor de las pardelas está actualmente amenazado por los mamíferos exóticos, especialmente por los gatos. Éstos tienen un impacto directo, a través de la depredación de sus crías y huevos, y otro indirecto, influyendo en la intensidad de los parásitos que infectan a estas aves. Probablemente el tamaño de los adultos y juveniles, en las últimas semanas del periodo reproductor, pueda protegerles contra la depredación de gatos y ratas pero no frente a la infección por parásitos como consecuencia de la presión de los depredadores. En definitiva, el efecto de la interacción entre depredadores y parásitos resulta negativo para la supervivencia de la nidada de las pardelas.

En la evaluación de los efectos beneficiosos y desfavorables de una hipotética erradicación de los mamíferos exóticos sobre el éxito reproductor de las pardelas se concluye: (1) no se recomienda la erradicación aislada de ninguno de los roedores presentes en la isla de Corvo debido a que, con la actual estructura de la red trófica, los gatos consumen fundamentalmente roedores, por lo que su remoción incrementaría el impacto de los gatos sobre las pardelas; (2) la erradicación de los gatos cimarrones puede disminuir la tasa de depredación de las pardelas, pero también puede aumentar la población de roedores. Como consecuencia, las ratas podrían convertirse en los depredadores principales de las pardelas. Además, la gestión de los gatos se complica por la coexistencia de gatos cimarrones y domésticos. Los gatos domésticos también depredan nidos de pardela, por lo que la erradicación única de gatos cimarrones no resolvería por completo el problema.

Con la finalidad de aumentar el éxito reproductor de las pardelas, se recomienda restringir las áreas de dispersión de los gatos al poblado, o bien identificar a los individuos que más se desplazan. Estas medidas tendrían efectos más notables que, por ejemplo, la esterilización de los gatos domésticos (Calver et

al. 2011), debido a que ésta no evita que los gatos domésticos continúen desplazándose hasta las colonias de pardela.

Toda la información recogida en este y otros trabajos realizados en ambientes insulares conducen a la conclusión de que las especies exóticas son una de las principales amenazas de las poblaciones de aves marinas durante su reproducción. En el Archipiélago de las Azores, especies de aves marinas de menor tamaño que la pardela (por ejemplo el paíño, pardela chica y pardela pichoneta) probablemente formaron gran parte de la dieta de los mamíferos exóticos y, por esa razón, hoy en día su distribución y abundancia están restringidas a áreas inaccesibles para estos depredadores (Monteiro et al. 1996). Actualmente, se conoce muy poco sobre la dinámica poblacional de estas especies vulnerables, lo que dificulta la puesta en marcha de medidas que mejoren su conservación. La población más importante de pardelas en las Azores se encuentra en la isla de Corvo y, por tanto, esta isla merece una atención especial a la hora de implementar medidas que reduzcan los efectos de los gatos. Un aumento del éxito reproductor contribuiría a salvaguardar la persistencia de esta especie en la isla de Corvo, conservando así la integridad de los ecosistemas de las Islas Azores.

4.5 REFERENCIAS

- Atkinson, I. A. E. & D. R. Towns (2005) Kiore. In: *The handbook of New Zealand mammals*: pp 159-174. C. M. King (Ed.). Oxford University Press, Melbourne, Australia.
- Beaucournu, J. C., B. Degeilh & C. Guiguen (2005) Bird fleas (Insecta: Siphonaptera): taxonomic diversity, biogeographical distribution. *Parasite*, **12**, 111-121.
- Benedicto, J. (2013) Avaliação socioeconómica do Projeto LIFE "Ilhas Santuário para as aves marinhas" na ilha do Corvo e na Região Autónoma dos Açores. LIFE+ Safe Islands for Seabirds. Relatório Final. Sociedade Portuguesa para o Estudo das Aves (SPEA), Lisboa.
- Booth, D. T., D. H. Clayton & B. A. Block (1993) Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proc. R. Soc. London Ser. B: Biol. Sci.*, **253**, 125-129.
- Boulinier, T. & E. Danchin (1996) Population trends in kittiwake (*Rissa tridactyla*) colonies in relation to tick infestation. *Ibis*, **138**, 326-334.
- Bradshaw, J. W. S., G. F. Horsfield, J. A. Allen & I. H. Robinson (1999) Feral cats: their role in the population dynamics of *Felis catus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **65**, 273-283.
- Breiman, L. (2001) Random forests. *Mach. Learn.*, **45**, 5-32.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz & A. W. Shostak (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.*, **83**, 575-583.

- Calenge, C. (2006) The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Model.*, **197**, 516-519.
- Calver, M. C., J. Grayson, M. Lilith & C. R. Dickman (2011) Applying the precautionary principle to the issue of impacts by pet cats on urban wildlife. *Biol. Conserv.*, **144**, 1895-1901.
- Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp (2008) Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet. *Can. J. Zool.*, **86**, 438-445.
- Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp (2008) Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.*, **45**, 428-437.
- Chagas, F. D. & A. T. Matos (1989) *Espelho cristalino em jardim de várias flores*. Universidade dos Açores. Secretaria Regional da Educação e Cultura / Direcção Regional dos Assuntos Culturais, Ponta Delgada, São Miguel, Azores, Portugal.
- Cherel, Y., K. A. Hobson, F. Bailleul & R. Groscolas (2005) Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecol.*, **86**, 2881-2888.
- Clark, D. A. (1981) Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica*, **13**, 182-194.
- Clayton, D. H. & D. M. Tompkins (1995) Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *Parasitol.*, **110**, 195-195.
- Clinchy, M., L. Zanette, R. Boonstra, J. C. Wingfield & J. N. M. Smith (2004) Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proc. Roy. Soc. London Ser. B. Biol. Sci.*, **271**, 2473-2479.
- Courchamp, F., M. Langlais & G. Sugihara (1999) Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *J. Anim. Ecol.*, **68**, 282-292.

- Cunningham, D. M. & P. Moors (1983) *A guide to the identification and collection of New Zealand rodents*. Wellington, New Zealand.
- Cuthbert, R. & G. Hilton (2004) Introduced house mice *Mus musculus*: a significant predator of threatened and endemic birds on Gough Island, South Atlantic Ocean? *Biol. Conserv.*, **117**, 483-489.
- Davis, J. A. & C. R. Brown (1999) Costs of coloniality and the effect of colony size on reproductive success in purple martins. *Condor*, **101**, 737-745.
- Denny, K. M., (2009) *The diet of moreporks (Ninox novaeseelandiae) in relation to prey availability, and their roost site characteristics and breeding success on Ponui Island, Hauraki Gulf, New Zealand*. Master thesis. Massey University, Albany, New Zealand.
- Desender, K., L. Baert, J. P. Maelfait & P. Verdyck (1999) Conservation on Volcan Alcedo (Galapagos): terrestrial invertebrates and the impact of introduced feral goats. *Biol. Conserv.*, **87**, 303-310.
- Dinsmore, S. J., G. C. White & F. L. Knopf (2002) Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecol.*, **83**, 3476-3488.
- Drever, M. C., L. K. Blight, K. A. Hobson & D. F. Bertram (2000) Predation on seabird eggs by Keen's mice (*Peromyscus keeni*): using stable isotopes to decipher the diet of a terrestrial omnivore on a remote offshore island. *Can. J. Zool.* **78**, 2010-2018.
- Dumont, Y., J. C. Russell, V. Lecomte & M. Le Corre (2010) Conservation of endangered endemic seabirds within a multi-predator context: the Barau's petrel in Réunion Island. *Nat. Resour. Model.*, **23**, 381-436.
- Faulquier, L., R. Fontaine, E. Vidal, M. Salamolard & M. Le Corre (2009) Feral cats *Felis catus* threaten the endangered

- endemic Barau's petrel *Pterodroma barau* at Reunion Island (Western Indian Ocean). *Waterbirds*, **32**, 330-336.
- Fitzgerald, B. M. & B. J. Karl (1979) Foods of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington. *NZ J. Ecol.*, **6**, 107-126.
- Fitzgerald, B. M., B. J. Karl & C. Veitch (1991) The diet of feral cats (*Felis catus*) on Raoul Island, Kermadec Group. *NZ J. Ecol.*, **15**, 123-129.
- Fontaine, R., O. Gimenez & J. Bried (2011) The impact of introduced predators, light-induced mortality of fledglings and poaching on the dynamics of the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*) population from the Azores, northeastern subtropical Atlantic. *Biol. Conserv.*, **144**, 1998-2011.
- Forero, M. G., J. González-Solis, J. M. Igual, K. A. Hobson, X. Ruíz & G. Viscor (2006) Ecological and physiological variance in T-cell mediated immune response in Cory's shearwaters. *Condor*, **108**, 865-876.
- Forrester, S. G. & M. W. Lankester (1997) Extracting protostrongylid nematode larvae from ungulate feces. *J. Wildl. Dis.*, **33**, 511-516.
- Frederiksen, M., F. Daunt, M. P. Harris & S. Wanless (2008) The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *J. Anim. Ecol.*, **77**, 1020-1029.
- Fructuoso, G. (1591) *Saudades da Terra VI*. Instituto Cultural de Ponta Delgada, Azores, Portugal.
- Furness, R. W., G. Hilton & L. R. Monteiro (2000) Influences of coastal habitat characteristics on the distribution of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea* in the Azores archipelago. *Bird Study*, **47**, 257-265.
- Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L.

- Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens & C. L. Jerde (2006) Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J. Anim. Ecol.*, **75**, 887-898.
- Glasser, J. W. (1982) A theory of trophic strategies - the evolution of facultative specialists. *Am. Nat.*, **119**, 250-262.
- Gómez-Díaz, E., J. Navarro & J. González-Solís (2008) Ectoparasite community structure on three closely related seabird hosts: a multiscale approach combining ecological and genetic data. *Ecography*, **31**, 477-489.
- Granadeiro, J. P. (1993) Variation in measurements of Cory's Shearwater between populations and sexing by discriminant analysis. *Ring Mig.*, **14**, 103-112.
- Granadeiro, J. P. (1991) The breeding biology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Berlenga Island, Portugal. *Seabird*, **13**, 30-39.
- Hervías, S., C. Silva, T. Pipa, N. Oliveira, A. Henriques, P. L. Geraldes, S. Mealha, E. Diaz, I. Bravo, S. Opperl & F. M. Medina (2012) Invasive mammal species on Corvo Island: is their eradication technically feasible? *Airo*, **22**, 12-28.
- Hudson, P. J., A. P. Dobson & D. Newborn (1992) Do parasites make prey vulnerable to predation? Red grouse and parasites. *J. Anim. Ecol.*, **61**, 681-692.
- Igual, J. M., M. G. Forero, T. Gomez, J. F. Orueta & D. Oro (2006) Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning effort and habitat features. *Anim. Conserv.*, **9**, 59-65.
- Jones, H. P., B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, D. A. Croll, B. S. Keitt, M. E. Finkelstein & G. R. Howald (2008) Severity of the effects of invasive rats on

- seabirds: a global review. *Conserv. Biol.*, **22**, 16-26.
- Le Grand, G. (1983) Checklist of the birds of the Azores. *Arquipélago*, **4**, 49-58.
- Liberg, O., M. Sandell, D. Pontier & E. Natoli (2000) Density, spatial organisation and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. In: *The domestic cat. The biology of its behaviour*: pp 119–148. D. C. Turner & P. Bateson (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Little, R. M. & R. A. Earlé (1994) Lack of avian haematozoa in the Phasianinae of Robben Island. *Ostrich*, **65**, 343–344.
- Major, H. L., I. L. Jones, G. V. Byrd, J. C. Williams & C. Handel (2006) Assessing the effects of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) on survival and productivity of Least Auklets (*Aethia pusilla*). *Auk*, **123**, 681-694.
- Major, H. L., I. L. Jones, M.- R. Charette & A. W. Diamond (2007) Variations in the diet of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) inferred using stable isotope analysis. *J. Zool.*, **271**, 463-468.
- Mayfield, H. (1961) Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.*, **73**, 255-261.
- McChesney, G. J. & B. R. Tershy (1998) History and status of introduced mammals and impacts to breeding seabirds on the California Channel and northwestern Baja California Islands. *Colon. Waterbirds*, **21**, 335-347.
- Medina, F. M., E. Bonnaud, E. Vidal, B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, C. J. Donlan, B. S. Keitt, M. Corre, S. V. Horwath & M. Nogales (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biol.*, **17**, 3503-3510.
- Medina, F. M., P. Oliveira, D. Menezes, S. Teixeira, R. García & M. Nogales (2010) Trophic habits of feral cats in the high mountain shrublands of the Macaronesian islands (NW

- Africa, Atlantic Ocean). *Acta Theriol.*, **55**, 241-250.
- Merino, S., E. Mínguez & B. Belliure (1999) Ectoparasite effects on nestling European storm-petrels. *Waterbirds*, **22**, 297-301.
- Merton, D., G. Climo, V. Laboudallon, S. Robert & C. Mander (2002) Alien mammal eradication and quarantine on inhabited islands. In: *Turning the tide: the eradication of invasive species*: pp 226-232. C. R. Veitch & M. N. Clout (Eds.). IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Metsers, E. M., P. J. Seddon & Y. M. van Heezik (2010) Cat-exclusion zones in rural and urban-fringe landscapes: how large would they have to be? *Wildl. Res.*, **37**, 47-56.
- Molsher, R., A. Newsome & C. Dickman (1999) Feeding ecology and population dynamics of the feral cat (*Felis catus*) in relation to the availability of prey in central-eastern New South Wales. *Wildl. Res.*, **26**, 593-607.
- Monteiro, L. R., J. A. Ramos & R. W. Furness (1996) Past and present status and conservation of the seabirds breeding in the Azores Archipelago. *Biol. Conserv.*, **78**, 319-328.
- Moors, P. J. & I. A. E. Atkinson (1984) Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. In: *Conservation of island birds: case studies for the management of threatened island birds*: pp 667-690. P. J. Moors (Ed.). International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- Oppel, S., S. Hervías, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, C. Silva & P. L. Geraldes (2012) Estimating feral cat density on Corvo Island, Azores, to assess the feasibility of feral cat eradication. *Airo*, **22**, 3-11.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson (2010) Source partitioning using stable

- isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, **5**, e9672.
- Pascal, M., O. Lorvelec, V. Bretagnolle & J. M. Culioli (2008) Improving the breeding success of a colonial seabird: a cost-benefit comparison of the eradication and control of its rat predator. *Endang. Sp. Res.*, **4**, 267-276.
- Peck, D. R., L. Faulquier, P. Pinet, S. Jaquemet & M. Le Corre (2008) Feral cat diet and impact on sooty terns at Juan de Nova Island, Mozambique Channel. *Anim. Conserv.*, **11**, 65-74.
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R. A. R. McGill, I. J. Strange, J. F. Masello, A. Gladbach, V. Roesch & R. W. Furness (2008) Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.*, **31**, 333-349.
- R Development Core Team (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramos, J. A., J. Bowler, L. Davis, S. Venis, J. Quinn & C. Middleton (2001) Activity patterns and effect of ticks on growth and survival of tropical Roseate Tern nestlings. *Auk*, **118**, 709-716.
- Ramos, J. A., Z. Moniz, E. Solá & L. R. Monteiro (2003) Reproductive measures and chick provisioning of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* in the Azores: timing of breeding influenced wing-length at fledging, and egg size may be an indicator of fledging weight and the amount of food received by chicks. *Bird Study*, **50**, 47-54.
- Raouf, S. A., L. C. Smith, M. B. Brown, J. C. Wingfield & C. R. Brown (2006) Glucocorticoid hormone levels increase with group size and parasite load in cliff swallows. *Anim. Behav.*, **71**, 39-48.

- Rayner, M. J., M. E. Hauber, M. J. Imber, R. K. Stamp & M. N. Clout (2007) Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **104**, 20862-20865.
- Ritchie, E. G. & C. N. Johnson (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.*, **12**, 982-998.
- Rodebrand, S. (2011) Checklist of the birds of the Azores including 2011. Birding Azores Team (<http://www.birdingazores.com/?page=2011checklist>).
- Rodrigues, P. & R. T. D. Cunha (2012) Birds as a tool for island habitat conservation and management. *Am. J. Environ. Sci.*, **8**, 5-10.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, P. Sposimo, N. Baccetti, M. Pascal & D. Oro (2009) Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol. Invas.*, **11**, 1631-1651.
- Russell, J. C., D. Ringler, A. Trombini & M. Le Corre (2011) The island syndrome and population dynamics of introduced rats. *Oecol.* **167**, 667-676.
- Sagar, P. & D. Horning (1998) Mass-related survival of fledgling Sooty Shearwaters *Puffinus griseus* at The Snares, New Zealand. *Ibis*, **140**, 329-331.
- Schoener, T. W. & D. A. Spiller (2010) Trophic cascade. Islands. In: *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*: pp 179-202. J. Terborgh & J. Estes (Eds.). Island Press, Washington.
- Shiels A. B. (2011) Frugivory by introduced black rats (*Rattus rattus*) promotes dispersal of invasive plant seeds. *Biol. Invas.* **13**, 781-792.
- Sigger, R., S. Hervías, T. Pipa, P. Geraldes, J. Tavares & C. Silva (2012) The first translocation of Cory's Shearwater

- Calonectris diomedea borealis* chicks, and review of SOS Cagarro campaigns, on Corvo Island, Azores. *Airo*, **22**, 29-42.
- Sousa, A. B. (1985) Duas novas subespécies de *Hipparchia azorina* (Lepidoptera, Satyridae) dos Açores: *H. azorina barbara* n. ssp. e *H. azorina minima* n. ssp. respectivamente das ilhas Terceira e Corvo. *Bol. Soc. Portuguesa Entomol.*, **1**, 375-382.
- SPEA (2013) LIFE+ Safe Islands for Seabirds. Relatório Final. Lisboa.
- Stapp, P. (2002) Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. *J. Appl. Ecol.*, **39**, 831-840.
- Valeiras, J. & J. A. Camiñas (2003) The incidental capture of seabirds by Spanish drifting longline fisheries in the western Mediterranean Sea. *Sci. Mar.*, **67**, 65-68.
- Van Aarde, R. (1980) The diet and feeding behaviour of feral cats, *Felis catus* at Marion Island. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, **10**, 123-128.
- van Heezik, Y., A. Smyth, A. Adams & J. Gordon (2010) Do domestic cats impose an unsustainable harvest on urban bird populations? *Biol. Conserv.*, **143**, 121-130.
- Vieira, V., L. Oliveira, P. García & J. Tavares (2004) Assessment of *Pseudaletia unipuncta* (haworth) (Lipidoptera: Noctuidae) populations in Azorean pastures by light and pheromone traps. *Arquipélago*, **21**, 33-42.
- Votier, S. C., S. Bearhop, M. J. Witt, R. Inger, D. Thompson & J. Newton (2010) Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *J. Appl. Ecol.*, **47**, 487-497.
- White, G. C. & K. P. Burnham (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**, 120-139.

Williams, C. T., C. L. Buck, J. Sears & A. S. Kitaysky (2007) Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds. *Oecol.*, **153**, 11-18.

Witmer, G. W., F. Boyd & Z. Hillis-Starr (2007) The successful eradication of introduced roof rats (*Rattus rattus*) from Buck Island using diphacinone, followed by an irruption of house mice (*Mus musculus*). *Wildl. Res.*, **34**, 108–115.

5 CONCLUSIONES

PRIMERA: La evaluación del impacto simultáneo de múltiples mamíferos exóticos en el éxito reproductor de las pardelas (*Calonectris diomedea borealis*) revela que, aunque estas aves son depredadas principalmente por los gatos (*Felis silvestris catus*), la disponibilidad de ratas (*Rattus rattus*) podría reducir las depredaciones de pardelas por los gatos.

SEGUNDA: El mayor riesgo de depredación lo sufren las crías de pardela durante sus primeras dos semanas de vida y que crecen (1) en nidos con grandes dimensiones de entrada (específicamente los que tienen una mayor altura), ya que permiten el acceso del depredador principal (los gatos), y (2) situados a escasa elevación sobre el nivel del mar, probablemente, porque estos nidos están más próximos al poblado donde la densidad de gatos es mayor.

TERCERA: La presión ejercida por los depredadores en las proximidades de los nidos incrementa la probabilidad de hospedar pterópteros y sifonápteros en las pardelas, lo que puede ser debido al esfuerzo constante que tienen que hacer estas aves para evitar ser depredadas. Como consecuencia, el impacto indirecto de la interacción entre depredadores y ectoparásitos disminuye la condición corporal de estas aves y reduce la supervivencia de la nidada.

CUARTA: Aunque en este trabajo se encontraron por primera vez *Ixodes ricinus* y *Haemaphysalis punctata* en pardela, dada su presencia ocasional se considera una parasitación accidental. Además, se describen, por primera vez, los parásitos gastrointestinales de esta ave marina; tres especies de nematodos: *Seuratia shipleyi*, *Contracecum rudolphii* y

Thominx contorta; una especie de cestodo: *Tetrabothrius minor*; y una especie de trematodo: *Cardiocephalus physalis*.

QUINTA: Las pardelas representan un porcentaje pequeño en la dieta de las ratas introducidas en la isla Corvo, lo que podría ser debido al reducido tamaño de sus poblaciones y a que éstas sufren elevadas tasa de depredación por gatos. Por tanto, los gatos podrían influir en el comportamiento depredador de las ratas, evitando un impacto más intenso de este roedor sobre el éxito reproductor de las pardelas.

SEXTA: Los ratones introducidos en Corvo tienen una dieta ligeramente más variada durante el ciclo reproductor de las pardelas, lo que puede deberse a que, mientras los gatos y algunas ratas se alimentan de pardelas, una mayor variedad de presas quedan disponibles para ellos. Esto confirma el comportamiento trófico oportunista de esta especie, que podría alimentarse también de pardelas en ausencia de gatos o ratas.

SÉPTIMA: Los gatos domésticos no necesitan ajustar sus áreas de campeo a la disponibilidad de presas, probablemente porque son alimentados por los habitantes de la isla de Corvo. Sin embargo, los gatos cimarrones depredan las especies más abundantes y, por tanto, en ausencia de roedores, su impacto en el éxito reproductor de las pardelas podría ser aún más elevado que el estimado en este trabajo.

CONCLUSIONS

- FIRST: The study of the simultaneous impact of multiple exotic mammals on Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*) breeding success reveals that although Cory's shearwaters are preyed upon by both cats (*Felis silvestris catus*) and rats (*Rattus rattus*), the availability of the latter could have a positive effect on breeding success, because cats would feed on rats partially, thus reducing their impact on Cory's shearwaters.
- SECOND: Cory's shearwater chicks have the highest risk of predation during their first two weeks of life and nest characteristics predisposing them to predation include (1) those with larger sizes (specifically maximum height of the nest entrance), so the main predator (cats) can easily access the nests, and (2) located at a lower elevation above sea level, which are within closer proximity to the village where the density of both feral and domestic cats is higher.
- THIRD: The pressure exerted by predators in the vicinity of nests increases the probability of Cory's shearwaters hosting phthiraptera and siphonaptera, probably due to the constant tension to avoid predators. As a result, the overall indirect impact of predators and ectoparasites decreases bird body condition and nest survival.
- FOURTH: Although this research represents the first record of *Ixodes ricinus* and *Haemaphysalis punctata* in Cory's shearwater, due to their low prevalences, they are considered an accidental parasitism. In addition, the gastrointestinal parasites are described for the first time; three nematode species: *Seuratia shipleyi*, *Contracaecum rudolphii* and *Thominx contorta*; one cestode species: *Tetrabothrius minor*; and one trematode species: *Cardiocephalus physalis*.
- FIFTH: Cory's shearwaters represent a small percentage of the diet of exotic rats on Corvo probably because the small size of rat population and a

high level of rat predation by cats. Therefore, cats could moderate the predatory behavior of rats, thereby reducing their impact on Cory's shearwater breeding success.

SIXTH: Introduced mice on Corvo vary their diet slightly more during the Cory's shearwater breeding period because, while cats and some rats feed on Cory's shearwaters, a greater variety of prey are available to them. This confirms the opportunistic feeding behavior of this species and, therefore, they could also feed on Cory's shearwaters in the absence of cats or rats.

SEVENTH: Domestic cats do not need to adjust their home range areas in accordance with the availability of prey, probably because they are fed by the island's inhabitants. However, feral cats prey upon the most abundant species and, therefore, in the absence of rodents, their impact on Cory's shearwater breeding success would be even higher than estimated in this work.

6 APÉNDICES



6.1 SISTEMÁTICA, MORFOLOGÍA Y CICLO BIOLÓGICO DE LOS HELMINTOS HALLADOS EN LAS PARDELAS

Durante dos épocas de reproducción consecutivas de las pardelas (2010 y 2011), se encontraron un total de 13 pardelas muertas, las cuales se examinaron para la detención de endoparásitos. Los cuerpos se localizaron, principalmente, dentro del poblado, uno dentro de una de las colonias de estudio (*Fajã*) y dos en el *Caldeirão*. Se identificaron, como causas de muerte, hemorragias internas como resultado de atropello o colisión, falta de alimento debido a que la fractura de un ala le imposibilitaba volar y ahogo.

Tabla 1 Edad y data de encuentro de las 13 pardelas muertas y especie y número de helmintos identificados en el examen de sus órganos.

ID	Edad (años)	Fecha	Nematoda			Cestoda		Digenea		
			sp.	n machos	n hembras	n larvas	sp.	n	sp.	n
1	< 1	06-10-10					<i>Tetrabothrius minor</i>	2		
2	< 1	27-10-10					<i>Tetrabothrius minor</i>	1		
3	< 1	06-10-10	<i>Seuratia shipleyi</i>	0	1					
			<i>Thominx contorta</i>	0	1					
4	> 2	10-08-10								
5	< 1	02-11-10								
6	> 2	09-06-10					<i>Tetrabothrius minor</i>	13		
7	> 2	06-08-10	<i>Seuratia shipleyi</i>	0	1					
			<i>Thominx contorta</i>	0	1					
8	> 2	08-10-10								
9	> 2	24-05-10	<i>Seuratia shipleyi</i>	0	1					
			<i>Thominx contorta</i>	0	0	4			<i>Cardiocephalus physalis</i>	1
10*	< 1	04-10-11	<i>Seuratia shipleyi</i>	1	1					
11*	> 2	05-11-11	<i>Seuratia shipleyi</i>	7	19					
			<i>Contracaecum rudolphi</i>	1	0					
12*	< 1	04-10-11	<i>Thominx contorta</i>	2	0					
13*	< 1	28-10-11					<i>Tetrabothrius minor</i>	1	<i>Cardiocephalus physalis</i>	1

*Las pardelas 10, 12 y 13 son machos mientras que la pardela 11 es una hembra. Para el resto de los individuos el sexo es desconocido.

1 PHYLUM NEMATODA

1.1 *Contracaecum rudolphii* Rudolphi, 1819

Sinónimos: *C. spiculigerum*; *C. microcephalum* Rudolphi, 1809

Sistemática:

Orden Ascaridida Skrjabin & Schlz, 1940

Superfamilia Ascaridoidea Railliet & Henry, 1915

Familia Anisakidae Skrjabini & Karokhin, 1945

Género *Contracaecum* spp. Railliet & Henry 1912

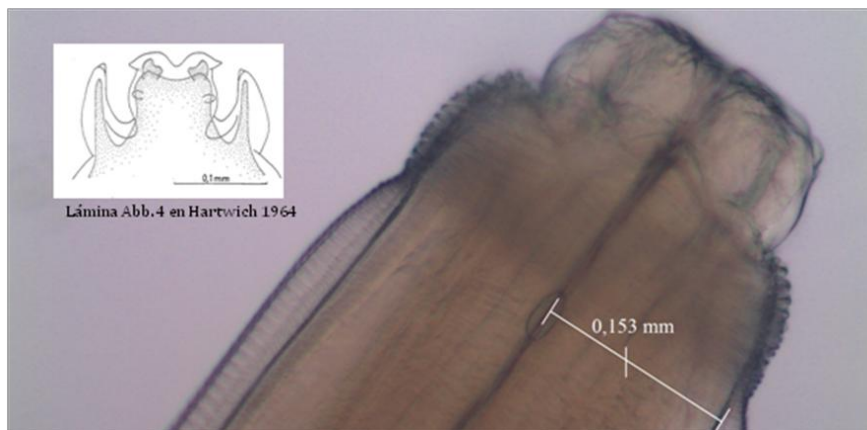


Imagen 1 Región cefálica de *Contracaecum rudolphii*

Morfología: el único ejemplar adulto encontrado de esta especie correspondió a la identificación de Hartwich (1959). Su cuerpo se estrecha en los extremos y posee una cutícula estriada con pliegues transversales. La boca está provista de tres labios redondos y cada uno posee 2 lóbulos en el margen interior. Los labios son ligeramente más anchos que largos y el labio superior tiene una marcada profundización medial. El anillo nervioso rodea parte del esófago, cuya sección muscular es cilíndrica. El esófago mide 0,376 mm de largo y representa casi el 13% de la longitud total del cuerpo.

Tabla 2 Morfometría del macho adulto de *Contracaecum rudolphii*

Variable	Macho (n = 1)
Longitud (mm)	26,04
Anchura (mm)	0,76

No se presentan datos morfométricos de la hembra debido a que no se hallaron especímenes de dicho sexo en las pardelas examinadas. Para todas las mediciones realizadas en este trabajo se utilizó el ocular micrométrico.

**Imagen 2** Extremo posterior del macho de *Contracaecum rudolphii*

Presenta 30 pares de papilas precloacales, dispuestas irregularmente en dos filas longitudinales, y siete pares de papilas postcloacales. Su extremo caudal

es curvado con forma cónica. Las dos espículas son similares y tienen aproximadamente la misma longitud (7,6 mm).

Ciclo biológico: el ciclo biológico de *C. rudolphii* es directo, es decir, sin hospedador intermediario obligado. Las larvas realizan dos mudas en el interior del huevo y las larvas del tercer estadio ya son infectantes. Estas larvas crecen en copépodos, que son los hospedadores paraténicos, aunque parecen no realizar ninguna muda en su interior. Podrían también actuar como hospedadores paraténicos los insectos depredadores, anfípodos, y peces. Las aves marinas que consumen copépodos con larvas del tercer estadio se convierten en sus hospedadores definitivos. Estas larvas sufren dos mudas más en el tracto digestivo de las aves marinas antes de alcanzar la madurez (Moravec 2009, Mozgovoy et al. 1965).

Hospedadores definitivo: ha sido previamente aislando en alca común (*Alca torda*), pato aguja asiático (*Anhinga melanogaster*), frailecillo corniculado (*Fratercula corniculata*), cormorán africano (*Phalacrocorax africanus*), cormorán orejudo (*P. auritus*), cormorán moñudo (*P. aristotelis*), cormorán neotropical (*P. brasiliensis*), cormorán grande (*P. carbo*), cormorán de Kerguelen (*P. verrucosus*), mérgulo antiguo (*Synthliboramphus antiquus*), arao común (*Uria algae*) y arao de Brünnich (*U. lomvia*) (Garbín 2009, Amato et al. 2006, Muzaffar & Jones 2004).

Localización: intestino.

Distribución geográfica: Posee una amplia distribución geográfica una vez que ha sido aislado en estudios realizados en África, Sudamérica y Europa.

1.2 *Seuratia shipleyi* Stoss, 1990

Sinónimos: *Gnathostoma shipleyi*; *Rictularia paradoxa* Linstow, 1903;
Acuaria pelagica Seurat, 1916

Sistemática:

Orden Spirurida Chitwood, 1933

Superfamilia Acuarioidea Sobolev, 1949

Familia Acuariidae Railliet et al. 1912; Chabaud, 1975

Subfamilia Acuariinae Railliet et al. 1912

Género *Seuratia* Skrjabin, 1916



Imagen 3 Región cefálica de *Seuratia shipleyi* y detalle de las espinas cervicales

Morfología: los especímenes aislados en las pardelas examinadas coincide con la descripción de Skrjabin et al. (1961) y Mendonça & Rodrigues (1968). *Seuratia shipleyi* tiene una cutícula gruesa y provista de cuatro hileras longitudinales de espinas. La región cefálica está revestida por un capuz bilobulado con 0,101 mm de longitud y 0,130 mm de anchura en el macho y 0,125 mm de longitud y 0,184 mm de anchura en la hembra. El capuz está dividido en dos lóbulos a través de una hendidura dorso-ventral que se extiende hasta las proximidades de la boca. La periferia del capuz está provista de una secuencia de 74 espinas de tamaño gradual divididas en 37 para cada lado. Papilas cervicales contiguas y situadas encima de

las espinas cervicales. Las espinas cervicales, agrupadas de tres en tres, comparten una base común. Boca circular con 0,022 mm de diámetro y circundada por dos labios laterales con dentículo que poseen una expansión papiliforme en el ápice. Esófago largo nítidamente dividido en dos porciones, una anterior muscular y otra posterior granular.

Tabla 3 Morfometría del macho y de la hembra adultos de *Seuratia shipleyi*

Variable	Macho ($n = 8$)	Hembra ($n = 23$)
Longitud (mm)	15,58	21,49
Anchura (mm)	0,211	0,374

Macho: extremidad caudal enrollada y provista de alas. Existen cuatro pares de papilas pedunculadas pre-anales y cinco pares pos-anales, de las cuales tres pares están localizados inmediatamente detrás del ano y los dos pares restantes están más alejados, junto al extremo caudal. Espículas desiguales, una mayor de punta aguda y otra menor que tiene la punta alargada con una expansión hialina membranosa terminal. Ano en la extremidad posterior. Gubernáculo ausente.

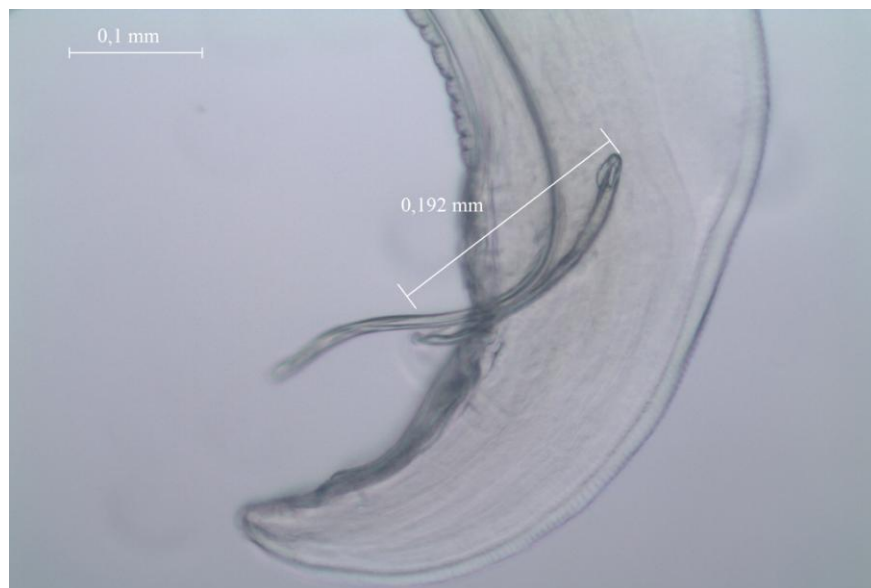


Imagen 4 Extremo posterior del macho de *Seuratia shipleyi*

Hembra: con dos ovarios (didelfa), uno dispuesto en la parte anterior y el otro en la posterior (anfidelfa) y ovípara. Vulva en la región media del cuerpo.

Ovoyector largo con cuello divergente y huevos ovalados. Ano en la extremidad posterior. Ápice caudal cónico que termina en un tubérculo.

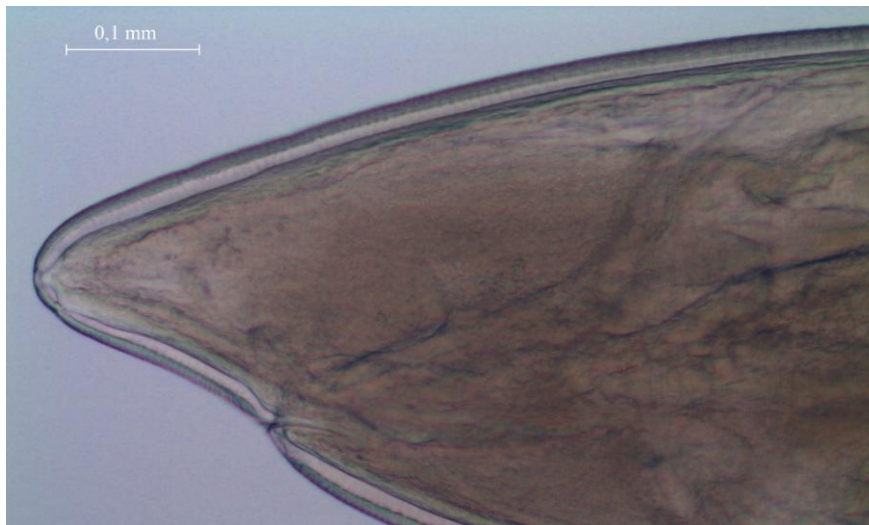


Imagen 5 Extremo posterior de la hembra de *Seuratia shipleyi*

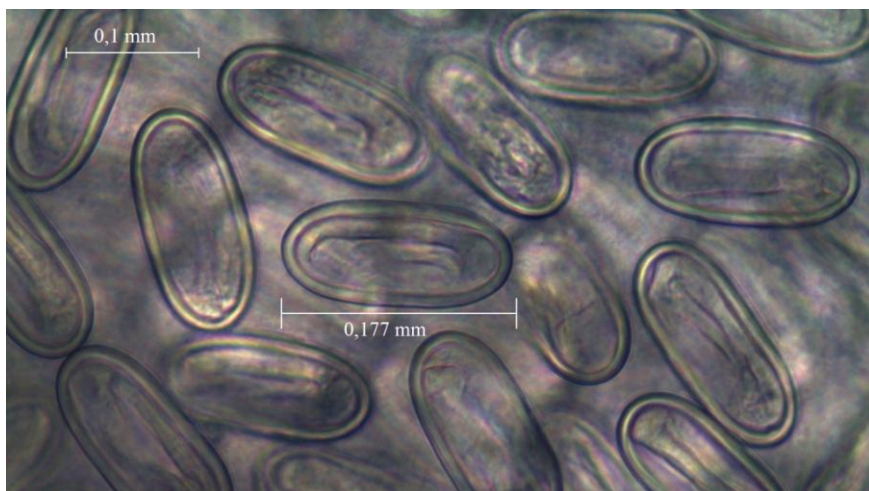


Imagen 6 Detalle de la morfología del huevo de *Seuratia shipleyi*

Ciclo biológico: el ciclo biológico presenta cierta flexibilidad; requiere de dos hospedadores intermediarios y uno definitivo. Además, puede utilizar también hospedadores paraténicos. Las larvas que emergen del huevo son de segundo estadio y ya son infectantes. Los copépodos ciclopoides son los primeros hospedadores intermediarios y en ellos ocurre el tercer estadio larvario, el cual invade la cavidad celómica. Como segundos hospedadores intermediarios puede

utilizar varias especies de peces mientras que los hospedadores definitivos de *S. shingleyi* son las aves marinas.

Hospedadores definitivos: ha sido previamente descrito en pardela cenicienta del Mediterráneo (*Calonectris diomedea diomedea*, referida como *Puffinus kuhli*), petrel damero (*Daption capense*), albatros de pico amarillo (*Diomedea chlororhyncha*), albatros errante (*D. exulans*), albatros ojeroso (*D. melanophris*), frailecillo corniculado, gaviota argénteo (*Larus argentatus*), gaviota cana (*Larus canus*), petrel gigante antártico (*Macronectes giganteus*), pato-petrel piquiancho (*Pachyptila vittata*), albatros tiznado (*Phoebastria palpebrata*), petrel de Juan Fernández (*Pterodroma externa*), pardela negra de Juan Fernández (*Pterodroma neglecta*), pardela capirotada (*Puffinus gravis*), pardela sombría (*P. griseus*), pardela pichoneta (*P. puffinus*), pardela de Tasmania (*P. tenuirostris*) y albatros de cabeza gris (*Thalassarche chrysostoma*) (Mendonça & Rodrigues 1968, Hoberg & Ryan 1989, Diaz et al. 2007, de Melo et al. 2012).

Localización: buche.

Distribución geográfica: Pacífico Oeste y costa de Brasil, África, Rusia y Atlántico Norte.

1.3 *Thominx contorta* Creplin, 1839

Sinónimos: *Capillaria contorta* Creplin, 1839; *Trichosoma contortum* Creplin, 1839

Sistemática:

Orden Enoplida Schuurmans et al. 1933

Superfamilia Trichinelloidea Hall, 1916

Familia Trichuridae Ransom, 1911, Railliet, 1915

Subfamilia Capillariinae Railliet, 1915

Género *Capillaria* Zeder, 1800

Morfología: la identificación de estos especímenes corresponde con la descripción de Yamaguti (1961). Cutícula estriada transversalmente. Cuerpo capilar con forma filiforme. Boca muy simple. El esófago aumenta de tamaño gradualmente, de manera que la porción anterior es más corta y un poco más delgada que la parte posterior.

Tabla 4 Morfometría del macho y de la hembra adultos de *Thominx contorta*

Variable	Macho (n = 2)	Hembra (n = 2)
Longitud (mm)	9,612	35,00
Anchura (mm)	0,055	0,125

Machos: espícula larga y delgada con punta roma y envuelta en una bolsa cubierta con pelos finos. Extremo caudal recto con dos dilataciones prominentes a ambos lados. Ano terminal con pared muscular delgada en la parte anterior y posterior a los puntos de entrada de las espículas.

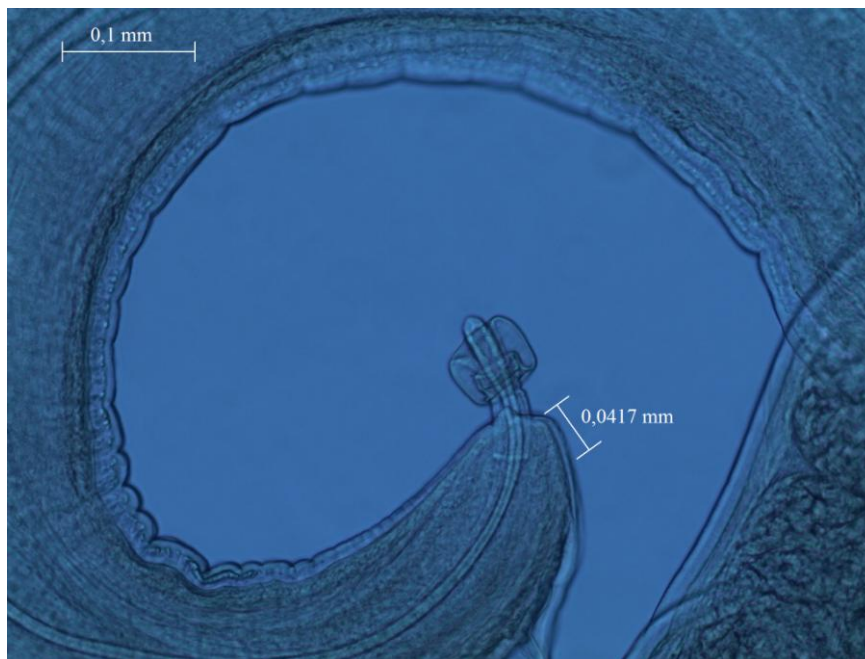


Imagen 7 Extremo posterior del macho de *Thominx contorta* y detalle de la bolsa de la espícula

Hembras: con un solo ovario (monodelfa) y ovípara. Huevos elípticos con la cáscara fina. Vulva en estrecha unión y detrás del esófago e intestino, con su labio

anterior prominente que sobresale hace afuera. Extremo posterior redondeado. Apertura anal terminal.

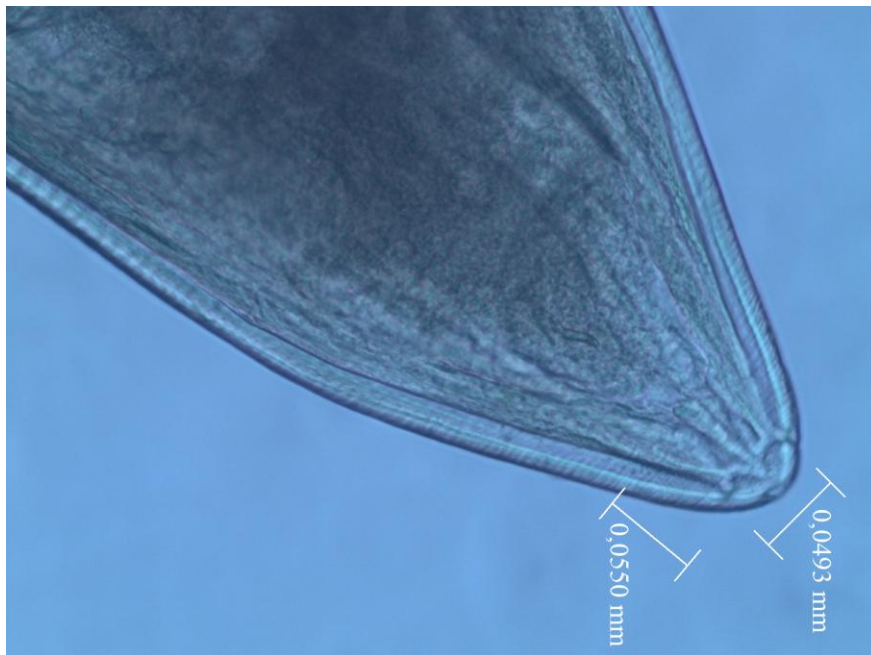


Imagen 8 Extremo posterior de la hembra de *Thominx contorta*

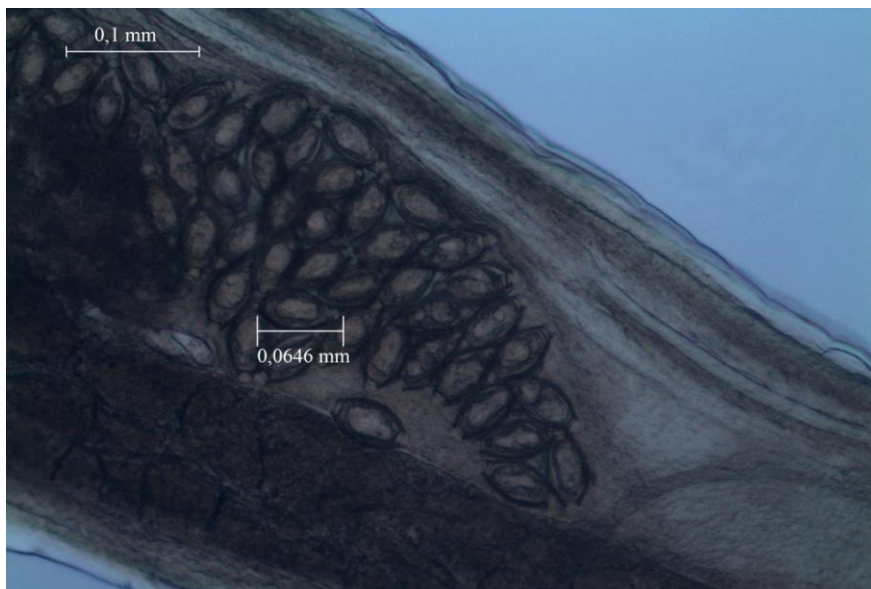


Imagen 9 Detalle de la morfología del huevo de *Thominx contorta*

Ciclo biológico: el ciclo biológico de *T. contorta* es directo. La larva infectante se desarrolla dentro del huevo y es muy resistente a los cambios ambientales. Cuando estos huevos son ingeridos por el hospedador eclosionan y liberan las larvas en el

intestino. Éstas se instalan en la mucosa y submucosa donde completan su desarrollo hasta adultos.

Hospedadores definitivos: incluye una gran variedad de especies de aves terrestres y marinas diferentes, tanto domésticas como silvestres. Entre las especies silvestres ha sido aislado en aves anseriformes (pato común *Anas platyrhynchos*), charadriiformes (cigüeñuela de cuello negro *Himantopus mexicanus*, gaviota reidora *Chroicocephalus ridibundus* y gaviota argétea), pelecaniformes (pelícano pardo *Pelecanus occidentalis*) y galliformes (gallo de las praderas rabudo *Tympanuchus phasianellus*) (Lepojev et al. 1990, Fedynich & Pence 1994, Morgan & Hamerstrom 1941, Threlfall 1967, Hinojos & Canaris 1988, Dyer et al. 2002).

Localización: buche.

Distribución geográfica: Europa, América del Sur y del Norte y Asia.

2 PHYLUM PLATHELMINTHES

2.1 Clase Cestoda

2.1.1 *Tetrabothrius minor*

Sinónimos: *Bothriotaenia erostris minor* Loennberg, 1893;
Tetrabothrius monticellii Fuhrmann, 1899; *Tetrabothrius strangulatus*, Baylis, 1914; *Tetrabothrius minutus*, Szpotanska, 1917.

Sistemática:

Orden Tetrabothriidea Baer, 1954

Familia Tetrabothriidae Linton, 1871

Género *Tetrabothrius* Rudolphi, 1819

Subgénero *Tetrabothrius* Nybelin, 1929

Morfología: para la identificación de esta especie se recurrió a la clave de identificación dada por Baer (1954). Las características que se utilizaron para la identificación de los 17 especímenes hallados en pardela fueron: porción atrial de la vagina sin pared muscular aparente, atrio de tamaño mediano y entre seis y diez testículos.

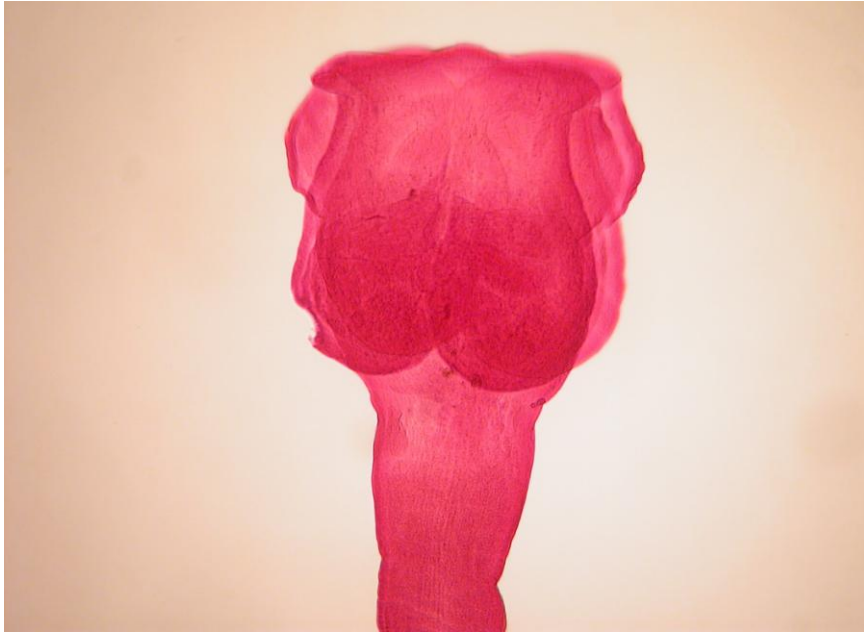


Imagen 10 Escólex de *Tetrabothrius minor*

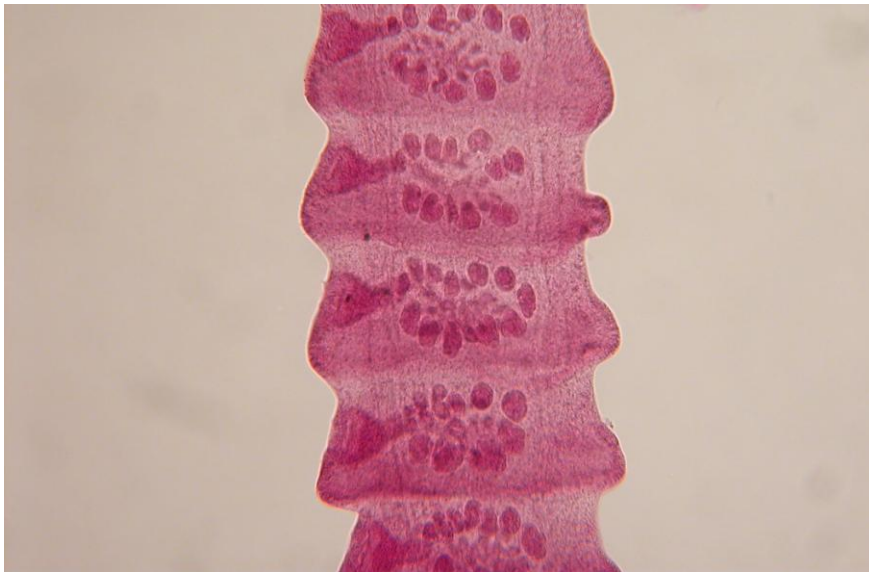


Imagen 11 Detalle de los testículos de *Tetrabothrius minor*

Ciclo biológico: el ciclo de vida de *T. minor* envuelve crustáceos del zooplancton y bentos como hospedadores intermediarios primarios y cefalópodos y peces como hospedadores intermediarios secundarios, aunque estos últimos pueden también ser hospedadores paraténicos. El estadio adulto se alcanza en los hospedadores

definitivos cuando estos consumen peces teleósteos con larvas plerocercoides (Baer 1954).

Hospedadores definitivos: Ha sido descrito previamente en fulmar boreal (*Fulmarus glacialis*) y pardela capirotada (Foster et al. 1996, Riley & Owen 1975).

Localización: intestino.

Distribución geográfica: Europa Norte, África y Australia.

2.2 Clase Trematoda

2.2.1 *Cardiocephalus physalis* Lutz, 1926, Dubois, 1937

Sinónimos: *Strigea physalis* Lutz, 1926

Sistemática:

Subclase Digenea Carus, 1863

Orden Strigeatida Larue, 1926, Sudarikov, 1959

Familia Strigeidae Railliet, 1919

Subfamilia Strigeinae Railliet, 1919

Género *Cardiocephalus* Szidat, 1928, modificado por Dubois, 1964

Morfología: la identificación se realizó en base a la descripción dada en Dubois (1970). La longitud de los dos especímenes aislados está comprendida entre los 12,4 y 12,5 mm de longitud. Esta medida permitió su distinción de la especie *C. szidati* (6,4 mm) Hartwich 1954.



Imagen 12 *Cardiocephalus physalis*

Ciclo biológico: Estudios parasitológicos con metacercarias de *Cardiocephaloides* sp. demuestran que especies de peces del género *Engraulis* son sus hospedadores intermediarios. Los aves marinas se convierten en sus hospedadores definitivos cuando consumen estos peces con larvas infectantes, bien durante la migración o bien durante la época de reproducción de estas aves (Timi 2003).

Hospedadores definitivos: ha sido previamente aislado en pardela capirotada, gaviota argentéa, pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) (Hoberg & Ryan 1989, Mann 1992, González-Acuña et al. 2008).

Localización: intestino.

Distribución geográfica: Australia, América Central y Sur y Atlántico Norte.

REFERENCIAS

- Amato, J. F., C. M. Monteiro & S. B. Amato (2006) *Contracaecum rudolphii* Hartwich (Nematoda, Anisakidae) from the Neotropical Cormorant, *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin)(Aves, Phalacrocoracidae) in southern Brazil. *Rev. Brasil. Zool.*, **23**, 1284-1289.
- Baer, J. G. (1954) *Revision taxinomique et étude biologique des Cestodes de la famille des Tetrabothriidae: parasites d'oiseaux de haute mer et de mammifères marins*. Mémoires de l'Université de Neuchatel, Série in quarto **1**, 1-121.
- de Melo, C. M. F., J. B. de Oliveira, A. C. R. Athayde, A. F. M. Dantas, T. F. Feitosa, V. L. R. Vilela, D. J. A. de Menezes & P. G. C. Wagner (2012) Identification of parasites in *Puffinus puffinus* (Birds, Procellariiformes) from Northeastern Brazil. *Vet. Res. Comm.*, **36**, 235-238.
- Diaz, J. I., M. S. Sepúlveda & J. M. Kinsella (2007) A new genus and species of acuarioid nematode (Acuariidae: Seuratiinae) in petrels *Pterodroma externa* and *P. neglecta* from the Juan Fernandez Islands, Chile. *J. Parasitol.*, **93**, 650-654.
- Dubois, G. (1970) Les strigeata (Trematoda) de la collection A. Lutz. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **68**, 169-196.
- Dyer, W. G., E. H. Williams, A. A. Mignucci-Giannoni, N. M. Jimenez-Marrero, L. Bunkley-Williams, D. P. Moore & D. B. Pence (2002) Helminth and arthropod parasites of the brown pelican, *Pelecanus occidentalis*, in Puerto Rico, with a compilation of all metazoan parasites reported from this host in the Western Hemisphere. *Avian Pathol.*, **31**, 441-448.
- Fedynich, A. M. & D. B. Pence (1994) Helminth community structure and pattern in a migratory host (*Anas platyrhynchos*). *Can. J. Zool.*, **72**, 496-505.

- Foster, G. W., J. M. Kinsella, R. D. Price, J. Mertins & D. Forrester (1996) Parasitic helminths and arthropods of Greater Shearwaters (*Puffinus gravis*) from Florida. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, **63**, 83-88.
- Garbín, L. E. (2009) *Taxonomía y evaluación de la especificidad hospedatoria de nematodos Anisakidae parásitos de aves marinas en el área de Península Valdés, Chubut, Argentina*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- González-Acuña, D., J. M. Kinsella, J. Lara & G. Valenzuela-Dellarossa (2008) Parásitos gastrointestinales en pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) y pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en las costas del centro y centro sur de Chile. *Parasitol. Latinoam.*, **63**, 58-63.
- Hartwich, G. (1959) Revision der vogelparasitischen Nematoden Mitteleuropas I. Die Gattung *Porrocaecum* Railliet & Henry, 1912 (Ascaridoidea). *Aus dem Institut für Spezielle Zoologie und Zoologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin*, **35**, 107-147.
- Hinojos, J. G. & A. G. Canaris (1988) Metazoan parasites of *Himantopus mexicanus* Muller (Aves) from southwestern Texas, with a checklist of helminth parasites from North America. *J. Parasitol.*, **74**, 326-331.
- Hoberg, E. P. & P. G. Ryan (1989) Ecology of helminth parasitism in *Puffinus gravis* (Procellariiformes) on the breeding grounds at Gough Island. *Can. J. Zool.*, **67**, 220-225.
- Lepojev, O., Z. Kulisic, N. Aleksic & S. Dimitrijevic (1990) Nematodes of gulls (*Larus ridibundus* L.) in the Belgrade area [Yugoslavia]. *Acta Vet.*, **40**, 159-161.
- Mann, A. (1992) *Fauna parasitaria en el pingüino de Humboldt (Spheniscus humboldti), en la zona central de Chile*. Memoria. Facultad de Medicina

- Veterinaria. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Mendonça, J. & H. Rodrigues (1968) Revisão do gênero *Seurattia* Skrjabin, 1916 e redescrção da espécie *Seurattia shipleyi* (Stossich, 1900) Skrjabin, 1916 (Nematoda, Spiruroidea). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **66**, 117-129.
- Moravec, F. (2009) Experimental studies on the development of *Contraecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) in copepod and fish paratenic hosts. *Folia Parasitol.*, **56**, 185-193.
- Morgan, B. & F. Hamerstrom (1941) Notes on the endoparasites of Wisconsin pinnated and sharp-tailed grouse. *J. Wildl. Manag.*, **5**, 194-198.
- Mozgovoy, A., V. Shakhmatova & M. Semenova (1965) Study of the life cycle of *Contraecum spiculigerum* (Ascaridata: Anisakidae), a nematode of fish-eating birds. *Mater. Sci. Conf. All-Union Soc. Parasitol.* **4**, 169-174.
- Muzaffar, S. & I. Jones (2004) Parasites and diseases of the auks (Alcidae) of the world and their ecology—a review. *Mar. Ornithol.*, **32**, 121-146.
- Riley, J. & R. W. Owen (1975) Competition between two closely related *Tetrabothrius* cestodes of the fulmar (*Fulmarus glacialis* L.). *Zeit. Parasit.*, **46**, 221-228.
- Skrjabin, K., N. Shikhobalova, R. Schulz, T. Popova, S. Boev & S. Delyamure (1961). Key to parasitic nematodes. In: *Strongylata*: p 890. The Academy of Sciences of the USSR (Ed.). Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Threlfall, W. (1967) Studies on the helminth parasites of the herring gull, *Larus argentatus* Pontopp., in northern Caernarvonshire and Anglesey. *Parasitol.*, **57**, 431-453.
- Timi, J. T. (2003) Parasites of Argentine anchovy in the south-west Atlantic: latitudinal patterns and their use for

discrimination of host populations. *J. Fish Biol.*, **63**, 90-107.

Yamaguti, S. (1961) *Systema Helminthum, Vol. III. The Nematodes of Vertebrates. Parts 1 and 2.* Interscience Publisher, New York.

6.2 INVASIVE MAMMAL SPECIES ON CORVO ISLAND: IS THEIR ERADICATION TECHNICALLY FEASIBLE?

Airo (2012) 22, 12-28

http://www.spea.pt/fotos/editor2/airo_22.pdf

ABSTRACT

The successful eradication of exotic mammals from an island depends on many factors: the number of invasive species, the number of individuals of each species, biogeography and size of the island, and the support of the government authorities and people inhabiting the island. The LIFE project “Safe Island for Seabirds” (2009-2012) attempted to investigate the feasibility of performing an eradication programme of the exotic mammals on Corvo Island. This study presents results of monitoring the black rat *Rattus rattus*, house mouse *Mus domesticus*, cat *Felis silvestris catus*, goat *Capra aegagrus hircus*, and sheep *Ovis aries*, carried out during the project. The relative abundance and distribution of rodents, goats and sheep was determined each month, and a sterilisation campaign was developed for cats. Our results showed that the eradication of rodents is technically feasible, and should be attempted in April (when the lowest peak in abundance occurred for both species). For cats, although a higher numbers of feral cats than those estimated for Corvo have been eradicated on other islands, there are several constraints that will have to be overcome - in particular, the limits of legal responsibility for the management of cats. The eradication of goats and sheep could be attempted, but due to the island's steep cliffs it would be very expensive. Education programmes must be carried out to inform the human inhabitants about the problems caused by exotic mammals for endangered species, since currently local government authorities do not see the eradication of invasive species as a political priority.

6.3 ESTIMATING FERAL CAT DENSITY ON CORVO ISLAND, AZORES, TO ASSESS THE FEASIBILITY OF FERAL CAT ERADICATION

Airo (2012) 22, 3-11

http://www.spea.pt/fotos/editor2/airo_22.pdf

ABSTRACT

Feral cats have had negative effects on native biodiversity on many islands worldwide. Eradicating feral cats from islands is often feasible, and can yield great benefits to native biodiversity, especially for seabirds. Corvo Island (Azores) is an important island where feral cats limit the distribution and abundance of breeding seabirds. To assess whether the eradication of feral cats on Corvo would be feasible we used camera traps to estimate the density of feral cats. We deployed 24 camera traps at 253 locations around the island for 14 months, and identified cats detected by camera traps individually based on the coat colour. We then used spatially explicit capture recapture models to estimate cat density for Corvo. Cat density in the uninhabited upland part of Corvo, which is dominated by cow pastures, was 0.036 (95% CI 0.025 – 0.054) cats/ha. The lowland part of Corvo, which is inhabited by humans and contains domestic cats, had an estimated cat density of 0.734 (0.581 – 0.927) cats/ha. Overall, we estimated that the cat population on Corvo during our study period included 163 (123 - 228) individuals. The estimated cat densities are within the range of cat densities from other islands where cats have been successfully eradicated, and we conclude that feral cat eradication on Corvo would be technically feasible. However, the co-existence of feral and domestic cats would create operational challenges, and the current lack of a legal framework to ensure that all domestic cats are sterilised would increase the risk of a feral cat population becoming re-established after eradication.

ARTÍCULO III **HOW IMPORTANT ARE SEABIRDS IN THE DIET
OF BLACK RATS ON ISLANDS WITH A
SUPERPREDATOR?**

S. Hervías^{1,3,4}, F. R. Ceia², T. Pipa⁴,
M. Nogales³, R. Ruiz de Ybáñez¹ &
J. A. Ramos²

¹ Animal Health Department, Faculty of Veterinary. University of Murcia, 30100-Espinardo. Murcia, Spain

² Marine and Environmental Research Center (IMAR/CMA), Department of Life Sciences, University of Coimbra, Apartado 3046, 3001-401 Coimbra, Portugal

³ Island Ecology and Evolution Research Group (IPNA-CSIC), Astrofísico Francisco Sánchez 3, 38206 La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain

⁴ Portuguese Society for the Study of Birds, Avenida João Crisóstomo, 18 - 4^o Dto., 1000-179 Lisboa, Portugal

Zoology (2013); under review

ABSTRACT

This study assessed the impact of introduced black rats on Cory's shearwater in a multi-invaded insular ecosystem where rats are mesopredators. We hypothesized that black rats should have little impact on Cory's shearwaters in the presence of cats as top predators. Stomach contents and stable isotope analysis (SIA) in tissues of black rats were analyzed to assess the trophic ecology and estimate the importance of Cory's shearwater in their diet. We also studied the isotopic composition of house mouse to confirm previous data showing no predation of this species on Cory's shearwaters. For both rodent species temporal variation in diet composition in response to the availability of seabird prey was evaluated and short- and long-term consistency in diet was tested using different tissues from the same individual. For black rats a Bayesian isotope mixing model (SIAR) was applied to determine the relative contribution of each prey to the individual diet. SIA of house mouse tissues varied between the Cory's shearwater breeding and the non-breeding periods but no significant differences were found in diet and SIA for black rats. However, individuals of both species showed a strong consistency in diet which apparently benefited their body condition index. Although black rats supplement the diet with Cory's shearwater eggs and chicks (10.6% in SIAR model and 8.3% in stomach content), their current impact on the Cory's shearwater population appears to be small, probably due to several factors including the small size of rat population and a high level of rat predation by cats.

Key words: body condition; *Calonectris diomedea*; exotic mammals; *Mus domesticus*; *Rattus rattus*; stable isotopes; stomach analysis; temporal diet consistency.

INTRODUCTION

Despite considerable evidence for a strong negative effect of introduced rodents on island seabirds (Brooke et al. 2010; Ruffino et al. 2009), the assessment of prey selection and impact caused by rodents is often difficult to measure (Major et al. 2006). Understanding the feeding behaviour of rodents and their trophic interactions with other exotic mammals on islands is the first step in the design of conservation plans (Jones et al. 2008).

Among seabirds, procellariiform species are strongly affected by exotic rodent species throughout the world (Atkinson 1985; Jones et al. 2008; Towns et al. 2009). However, effects of rodents on seabirds can be more complex when they are preyed upon by other introduced vertebrates (Rayner et al. 2007). Research on the effects of multiple invasive mammals on islands has increased in the last decade (Bonnaud et al. 2010; Cuthbert 2002; Hervías et al. 2013), because several predator species may produce different effects on prey populations from what might be expected for each predator species individually (see Ritchie & Johnson 2009 for review). Cats (*Felis silvestris catus*), black rats (*Rattus rattus*) and house mice (*Mus domesticus*), that coexist in many insular systems (Jeschke & Genovesi 2008), are known as predators of seabirds (Igal et al. 2006; Medina et al. 2011; Wanless et al. 2009). In a multi-invaded ecosystem where both introduced mammals (rodents and cats) and native seabirds occur sympatrically, superpredators (cats) may moderate the impact on seabirds by killing mesopredators (rats) and lower ranked predators (mice), or restricting their populations and distribution (Rayner et al. 2007; Russell et al. 2009).

The study of the diet of exotic species (e.g., rodents) is challenging because diet may change among islands, seasons, and within a habitat (Clark 1981; Yabe et al. 2010). Rodents have generalist and opportunistic foraging strategies; modifying their diet in relation to prey availability (Ruffino et al. 2011). This results in strongly fluctuating impacts on alternative resources, as occurs during the breeding season of seabirds (Atkinson 1985), when rodents may obtain higher nutritional values from their consumption than from terrestrial prey items (Drever

& Harestad 1998). Previous studies have used stable isotopes analyses (hereafter SIA) to evaluate the importance of seabirds in the diet of rodents but mostly on relatively simple ecosystems with rodents as the sole predator of seabirds (Caut et al. 2008; Pisanu et al. 2011; Stapp 2002).

Because superpredators can suppress mesopredators by killing them or installing fear which motivates changes in behaviour and habitat use that limit mesopredator distribution and abundance (Ritchie & Johnson 2009; Russell et al. 2011), we took into account the possible influence of cats on feeding behavior of rats. The goal of this study was to evaluate the impact of black rats as mesopredators of Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea borealis*) in a multi-invaded insular ecosystem where cats play the role of top predators. Moreover, we assessed the isotopic composition of house mouse tissues to confirm previous data showing no predation of this species on Cory's shearwaters using automatic cameras (Hervías et al. 2013). The diet of black rats and isotopic composition of black rats and house mice were studied over a whole year to identify differences between the seabird breeding and non-breeding periods. Rat stomach contents were analyzed and simultaneously SIA (representing digested food) was performed for multiple tissues with different turnover rates to measure changes in diet and consistency (diet overlap) within and among individuals (Araújo et al. 2007). Although rats and cats can compete partially for seabirds, the latter are more effective seabird predator (Moors & Atkinson 1984) and, therefore, black rats were expected to have little impact on Cory's shearwaters. If individuals of both rodent species do not shift diet in relation to the availability of Cory's shearwater, resulting in the exploration of different resources which could be consistent over time, there may be advantages for more consistent individuals, such as a higher body condition (Ceia et al. 2012; Votier et al. 2010). We hypothesized that more consistent individuals in diet should have better body condition than those exploring less consistent food resources over time. Specifically, we asked whether: 1) diet and isotopic composition of both rodent species change between the Cory's shearwater breeding and non-breeding periods, 2) individual dietary differences are consistent within short- and long-term periods, and 3) consistency in diet benefits body condition?

MATERIAL AND METHODS

Study site

The study site was *Pão de Açúcar* (39° 40' 36" N, 31° 06' 57" W) on Corvo Island (Azores, North Atlantic Ocean), above 100 m elevation and at 500 m distance from human population. Corvo is a small oceanic island (17 km²; 0-718 m a.s.l.) mainly covered by pastures with steep cliffs (> 200 m in height) surrounding most of the island. No native mammals are present but there are three introduced mammalian species: house mice, black rats and cats (domestic and feral ones). Only the two latter are known to prey upon Cory's shearwaters (Hervías et al., 2013). In 2011 cat density estimated in the study area was 0.734 (0.581 – 0.927) cats/ha (Oppel et al. 2012) which falls within the ranges obtained on other islands (0.2-8.5 cats/ha. Copson & Whinam 2001; Sims et al. 2008, respectively).

The estimated Cory's shearwater population in the Azores is 188,000 pairs (65-70% european population; BirdLife International 2004). Specifically, Corvo houses the highest density of Cory's shearwater in the archipelago (Furness et al. 2000) and provides nesting habitat for a total of six seabird species (Groz et al. 2005). Cory's shearwaters arrive in March, laying typically occurs in late May, hatching in late July, and juveniles leave the burrows in late October/ beginning of November (Granadeiro 1991; Ramos et al. 2003). Seabirds are not available to rodents from November to May in the study site.

Captures and biometrics of rodents

Trapping was carried out every month from March 2011 to February 2012. Each month 15 Sherman traps (XLF15, 10x10x38cm) baited with peanut butter were placed around Cory's shearwater nests and were activated every night until at least three individuals of each rodent species were captured. To prevent capturing individuals with empty stomachs, traps were only opened four hours after sunset. The rodents caught were euthanized by ether asphyxiation *in situ* and blood samples were collected from the jugular vein and kept on ice until centrifugation. Individuals were identified as black rat or house mouse and classified according to sex (by examination of external genitalia). Measurements (in millimetres) of body, tail, foot and ear length were taken using a stopped rule. Rodents were weighted (in grams) using a Pesola balance (100 g for house mouse and 600 g for black rat).

Samples of muscle and hair were collected from both species, and the stomach of each rat was removed. We could not use stomach contents of house mice because they were found either empty or with food too highly fragmented (e.g. Osinski et al. 2002). The stomach content of black rats was analysed in the laboratory using a magnifying glass. Tissues were stored at -20°C (muscle) or in a dry place (hair) for later SIA. The blood samples were separated into plasma and red blood cells (RBC) using a centrifuge (15 min at 3000 rpm), stored frozen, and later freeze-dried and homogenized prior to SIA.

Rat stomach analysis

Stomach contents of black rats were separated into different components (animal or plant matter) and when possible, individual prey items were identified to species-level. The identification of invertebrates was done following the criteria of Vieira et al. (2003). Dietary information was presented in percentage of occurrence, defined as the proportion of stomachs with a particular food item, following Daniel (1973).

Stable Isotopes Analysis

Stable isotopes values were determined for rat and mouse tissues (plasma, RBC, muscle and hair), and for the prey identified in rat stomach contents. Feathers from killed Cory's shearwater chicks collected at the nests were included in the stable isotope assessment. Herbivorous plants and ferns were collected and dried, and the most common terrestrial invertebrates found in stomachs (Isopoda, Diplopoda and Hymenoptera) were stored in 80% ethanol.

Prior to SIA, plasma, RBC and muscle samples were freeze-dried and ground to a fine powder. Lipids were extracted from plasma and muscle using successive rinses 2:1 chloroform : methanol solution (Cherel et al. 2005). Hair and feathers were cleaned of surface contaminants using the same solution, air-dried and then cut into very small pieces. Plant and invertebrate samples were ground to a fine powder.

Stable isotopes ratios of Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and Nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) were determined via Finnigan Conflo II interface to a Thermo Delta V S mass spectrometer coupled to a Flash EA1112 Series elemental analyser. Approximately 0.3 mg of each sample was combusted in a tin cup for the simultaneous determination of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Results are presented in the usual δ notation based on the PeeDee Belemnite (PDB) for carbon and atmospheric N^2 (AIR) for nitrogen, and expressed as ‰. Several hundreds of replicated measurements of internal laboratory standards (acetanilide) indicate precision $< 0.2\text{‰}$ for both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$.

The importance of black rats and Cory's shearwaters in the diet of cats

During the Cory's shearwater breeding season we used five passive infra-red motion sensor cameras (Bushnell TrophyCam 8MP) at entrance of burrows to record predation events, from late May (incubation) to last October (chick rearing). Cameras from predated nests were removed and placed in occupied burrows. We reported the number of cameras/nest/day.

We inferred the influence of cats in the predator behaviour of black rats by analysing the diet of cats and discriminating the relative abundance of rats in their diet between the Cory's shearwater breeding and non-breeding periods. We present the frequency of occurrence and percentage of biomass (as the biomass of the same prey taxon divided by the total biomass consumed) of cat scats with: a) black rats, b) Cory's shearwater and c) other items, using data collected over one-year period by Hervías et al. (*in press*). As part of another study (Hervías et al. 2012) we surveyed the study area to estimate the relative abundance of black rats using live-traps. Individuals were trapped for four consecutive nights every month from March 2010 to February 2011. We calculated an abundance index as the number of individuals captured per 100 trap nights for each period.

Data analyses

To assess the diet of rodents in relation to the Cory's shearwater breeding season, the samples were divided into breeding (from May to October) and non-breeding (from November to April) periods. The frequency of occurrence in the number of food items was compared between these two periods using a MANOVA with bootstrap (1000 samples). The frequencies of occurrence of food items were arcsine transformed and used as dependent variables and period as the explanatory variable. Because the MANOVA failed to show differences in diet between the breeding and non-breeding period of Cory's shearwater (Wilks' $\lambda = 0.55$; $F = 1.59$; $df = 7,14$; $P = 0.218$), we used separate one-way ANOVAs with bootstrap (1000 samples) for each prey item. All stomachs that contained

unidentifiable material or trap bait, or were empty were excluded from the analyses.

To evaluate whether the isotopic composition of black rats and house mice changed with the Cory's shearwater breeding season, mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of similar tissues were compared between the breeding and non-breeding periods using one-way ANOVA, separately for each rodent species.

Stable isotope data of tissues of different turnover rates allow detection of diet switches (Tieszen et al. 1983). Individual consistency in diet was analyzed using plasma (representing the diet from a few days prior to sample collection), RBC (indicative of the diet two-three weeks previous to sample collection) and muscle tissue (representing diet over a period of one-two months previous to sample collection, Ceia et al. 2012; Votier et al. 2010). To obtain an index of short-term consistency in diet, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in plasma were regressed on those in RBC, and of long-term consistency in diet, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in RBC were regressed in muscle. If individuals show high consistency between: a) plasma and RBC, and b) RBC and muscle they would be specialized in prey types for a time of several weeks or months, respectively. A low correlation between the isotope ratios in a) and b) would indicate an opportunistic feeding behaviour (i.e. lower consistency in diet) of individuals in the short- and long-term, respectively. We did not use hair tissue in the analysis of consistency in diet to avoid overlap between samples given that rodents replace hair seasonally (Gray 2002).

To test whether body condition of individuals can be affected by differences in diet (Williams et al. 2007) between periods, we correlated (Pearson correlation coefficients) $\delta^{15}\text{N}$ (as a measure of the consistency in the trophic level) in plasma, RBC and muscle with an index of body condition. Previously, one principal component analysis (PCA) was performed for each species with the body, tail, foot and ear length to estimate a single value of body size (Fitzgerald & Karl 1979). The PC1 scores explained 76.5% and 68.4% of the total variance in black rats and house mice, respectively. The body condition index was calculated as the residuals from the linear regression of body mass of black rats and house mice on PC1 factor scores (for black rat $r = 0.916$; $P < 0.001$; for house mouse $r = 0.814$; $P = 0.015$). All

these tests were performed with SPSS Statistics 20.0.0., and significance was assumed to be at $P < 0.05$. Values are given as mean \pm SD.

The Bayesian multi-source stable isotope mixing model (SIAR: stable isotope analyses in R; Parnell et al. 2010) was applied to determine the relative contribution of each prey species to the individual diet of black rats. All possible combinations of each source contribution were examined using isotope values from plasma (as this is more closely linked with prey found in the stomachs) for each individual, and the mean and standard deviation for each of the prey sources. We used the diet-blood fractionation factors available for rodents: 1‰ for carbon and 3‰ for nitrogen, as adopted in other studies with rodents (Major et al. 2007). As this is a generalist species and considering potential differences in fractionation factors among species, a standard deviation of 1‰ for both carbon and nitrogen was taken into account.

RESULTS

Rodent captures and biometrics

From a total of 30 black rats captured (17 males and 13 females), 22 had stomach contents with identifiable items useful to describe diet. Moreover, tissues from 27 of the 30 black rats were used for SIA (we were unable to collect rat tissues in March). Thirty house mouse individuals (16 males and 14 females) were captured, and tissues from all individuals were used for SIA.

Rat males had a mean weight (W) of 167.7 ± 43.8 g, body length (BL) of 196.2 ± 29.7 mm, tail length (TL) of 220.2 ± 22.5 mm, foot length (FL) of 35.4 ± 0.7 mm and an ear length (EL) of 19.2 ± 2.9 mm. Female rats were 139.9 ± 45.4 g, and the lengths: 195.8 ± 9.9 mm, 223.7 ± 7.2 mm, 35.0 ± 1.1 mm, and 21.3 ± 4.8 mm, respectively. Mean W of male house mice was 16.5 ± 2.7 g, BL: 82.5 ± 5.9 mm, TL: 85.0 ± 5.1 mm, FL: 16.0 ± 1.7 mm and EL: 13.9 ± 1.0 mm. The female house mouse W was 17.0 ± 2.8 g, and the lengths: 82.8 ± 3.7 mm, 82.9 ± 2.5 mm, 16.6 ± 1.0 mm and 13.8 ± 0.7 mm, respectively.

Stomach analysis of black rats

A total of 17 prey items were identified in the stomach contents of black rats. Plant component was an important food resource throughout the year, followed by invertebrates, house mice and birds. ANOVA analysis did not show variation in diet between the seabird breeding and the non-breeding period for any prey item (Table 1).

Stable Isotopes Analysis

SIA was consistent with stomach contents, providing no evidence to support temporal variation in black rat's diet, because mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of the different tissues did not vary significantly between the Cory's shearwater breeding and the non-breeding periods (Table 2). On the other hand, differences in $\delta^{15}\text{N}$ for house mouse between periods were found in plasma, RBC, and muscle (Table 2). Specifically, the isotopic composition was more diverse during the Cory's shearwater breeding period. The distribution of carbon source ($\delta^{13}\text{C}$) and trophic level ($\delta^{15}\text{N}$) of tissues from black rat and house mouse individuals overlapped broadly (Fig. 1). Moreover, the relationship between plasma and RBC and RBC and muscle, showed a high degree of individual consistency in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ over the two different periods of the year for both rodent species (Table 3).

Table 1 Percentage of occurrence of food items found in stomachs of black rat (*Rattus rattus*) in two different time periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*), on Corvo Island from March 2011 to February 2012. Bait and empty stomachs were excluded. One-way ANOVAs with bootstrap (1000 samples) comparing percentage of occurrence of invertebrates, passerines, house mice, plant reproductive parts, plant seeds and plant vegetative parts between the breeding and the non-breeding period of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*) is shown, with P values < 0.10 in bold.

Season		Breeding	Non-breeding	ANOVA	
n stomachs		11	11	<i>F</i>	<i>P</i>
ANIMAL MATTER		76.2	67.5		
Invertebrates	Crustacea	15.5	0.00		
	Malacostraca	15.5	0.00		
	<i>Isopoda</i>	15.5	0.00		
	Arthropoda	76.2	32.5		
	Diplopoda	8.30	0.00		
	Insecta	76.2	32.5	1.90	0.184
	<i>Hymenoptera (formicidae)</i>	67.9	12.5		
	<i>Coleoptera</i>	15.5	20.0		
	<i>Orthoptera (caelifera)</i>	7.10	0.00		
Birds	Chordata	40.5	47.5		
	Passeriform	0.00	12.5	1.00	0.329
	<i>Calonectris diomedea</i>	8.30	0.00		
	<i>Mus domesticus</i>	32.1	35.0	3.24	0.087
PLANT MATTER		100	100		
Reproductive parts		47.6	10.0	0.72	0.406
Herbaceous	Herbs (flowers)	8.30	10.0		
	<i>Duchesnia indica</i> seeds*	25.0	0.00		
	<i>Medicago lupulina</i> seeds*	7.10	0.00		
	<i>Lotus pedunculatus</i> seeds*	7.10	0.00	3.64	0.071
	Poaceae seeds	7.10	0.00		
	Vegetative parts	92.9	100	1.07	0.312
Ferns	Herbs (leaves)	70.2	80.0		
	Herbs (roots)	56.0	40.0		
	<i>Pteridium aquilinum</i>	16.7	10.0	4.17	0.055
	<i>Cyrtomium falcatum</i>	8.30	0.00		

Table 2 Significance values associated with ANOVA tests to identify variation in stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) between two periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*), in different tissues of black rats (*Rattus rattus*) and house mice (*Mus domesticus*) captured on Corvo Island from March 2011 to February 2012 (NS = not significant).

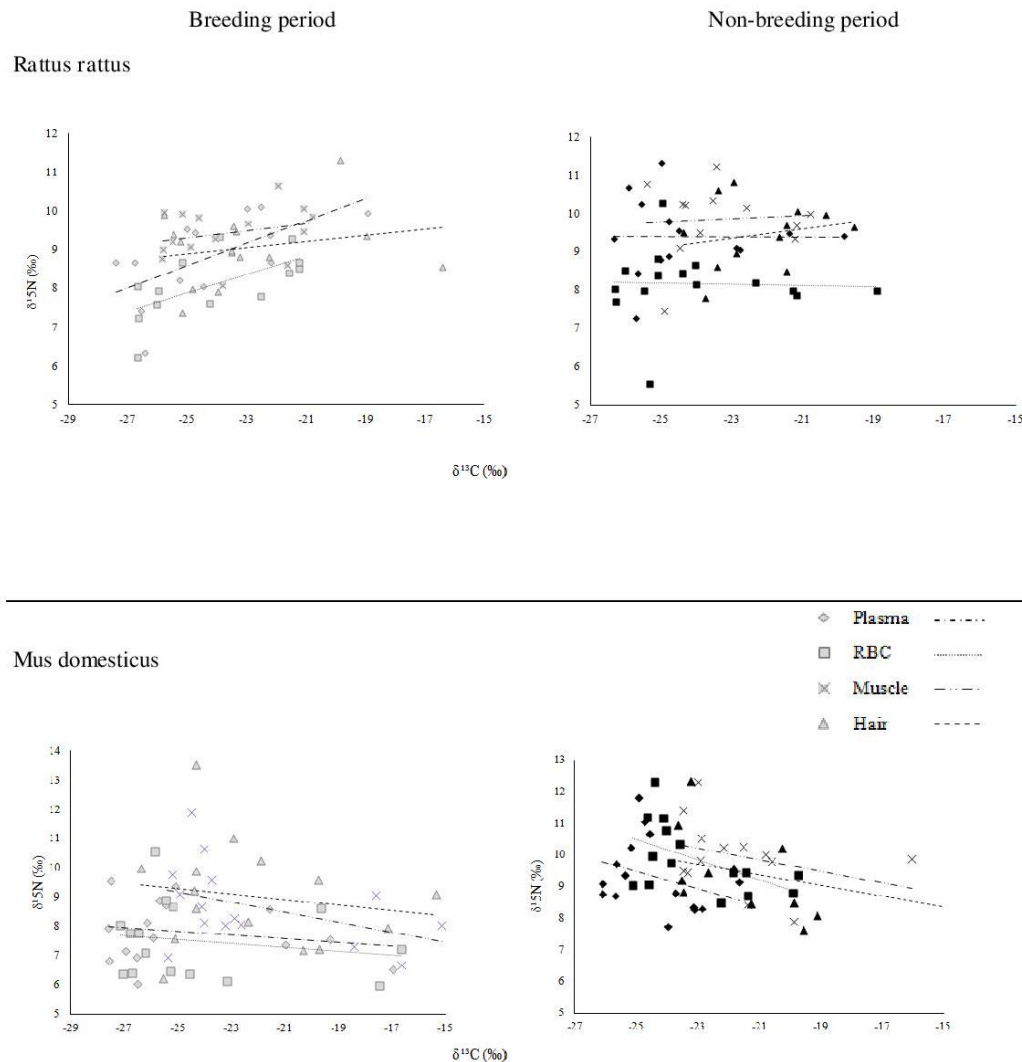
	Tissue	ANOVA	P	Effect	
<i>(n = 27) Rattus rattus</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Plasma	0.00	0.965	NS
		RBC	0.04	0.850	NS
		Muscle	1.59	0.219	NS
		Hair	0.70	0.410	NS
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Plasma	1.31	0.263	NS
		RBC	2.02	0.167	NS
		Muscle	1.62	0.215	NS
		Hair	0.24	0.627	NS
<i>(n = 30) Mus domesticus</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Plasma	0.05	0.832	NS
		RBC	1.43	0.241	NS
		Muscle	0.22	0.640	NS
		Hair	1.97	0.172	NS
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Plasma	13.9	0.001	non-breeding > breeding period
		RBC	29.0	0.000	non-breeding > breeding period
		Muscle	6.94	0.014	non-breeding > breeding period
		Hair	0.19	0.665	NS

Table 3 Pearson correlation coefficients between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in red blood cells (RBC) and plasma (short-term consistency in diet), and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in muscle and RBC (long-term consistency) for black rat (*Rattus rattus*) and house mouse (*Mus domesticus*) captured on Corvo Island in two different periods, the breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*), from March 2011 to February 2012.

	Tissue	Cory's breeding season	Non-breeding period	
<i>(n = 27) R. rattus</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Plasma vs RBC	0.867**	0.717**
		RBC vs muscle	0.848**	0.925***
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Plasma vs RBC	0.967***	0.675**
		RBC vs muscle	0.876***	0.347*
<i>(n = 30) M. domesticus</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Plasma vs RBC	0.842***	0.846***
		RBC vs muscle	0.923***	0.824***
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Plasma vs RBC	0.572**	0.799***
		RBC vs muscle	0.826***	0.704***

* denotes significance values of $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$

Fig. 1 Distribution of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values among tissues (plasma, RBC, muscle and hair) of house mouse (*Mus domesticus*) and black rat (*Rattus rattus*) captured on Corvo Island and deposited in two different periods: breeding and non-breeding season of Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*), from March 2011 to February 2012 ($n = 27$ black rats and 30 house mice).



The body condition index of black rats was positively correlated with $\delta^{15}\text{N}$ in RBC ($r = 0.84$; $P < 0.001$), plasma ($r = 0.70$; $P = 0.001$) and muscle ($r = 0.70$; $P < 0.001$). For house mice a positive relationship was also found between body condition and $\delta^{15}\text{N}$ in RBC ($r = 0.72$; $P = 0.021$), plasma ($r = 0.69$; $P = 0.032$) and muscle ($r = 0.63$; $P = 0.043$).

SIAR mixing model indicated that plant matter (40.4%) was the largest component in the diet of black rat, followed by invertebrates (36.6%), and these results were consistent with the stomach analyses (Fig 2). Among plant matter,

leaves and roots represented the highest proportion (16.9%), followed by seeds (12.2%) and ferns (11.2%). Of invertebrates, Hymenoptera (14.1%), Diplopoda (11.3%) and Isopoda (11.2%) were the most important components. House mouse represented 17.6% and Cory's shearwater eggs and chicks 10.6% of diet composition (Fig 3). Some individual rats obtained a much greater proportion from plant matter (0.19-0.65) and house mice (0.03-0.37) than others, whereas invertebrates (0.25 to 0.47) and Cory's shearwaters (0.02-0.17) were consumed in more similar proportions among all individuals.

Fig. 2 Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in plasma of 27 individual black rats (*Rattus rattus*) captured in two different periods: during the Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*) incubation (summer) and chick-rearing stages (autumn) and outside the breeding season (winter and spring), on Corvo Island from March 2011 to February 2012, and common prey items based on stomach analysis. Mean isotope values of prey were corrected for trophic discrimination (see Methods). Bars represent standard deviations.

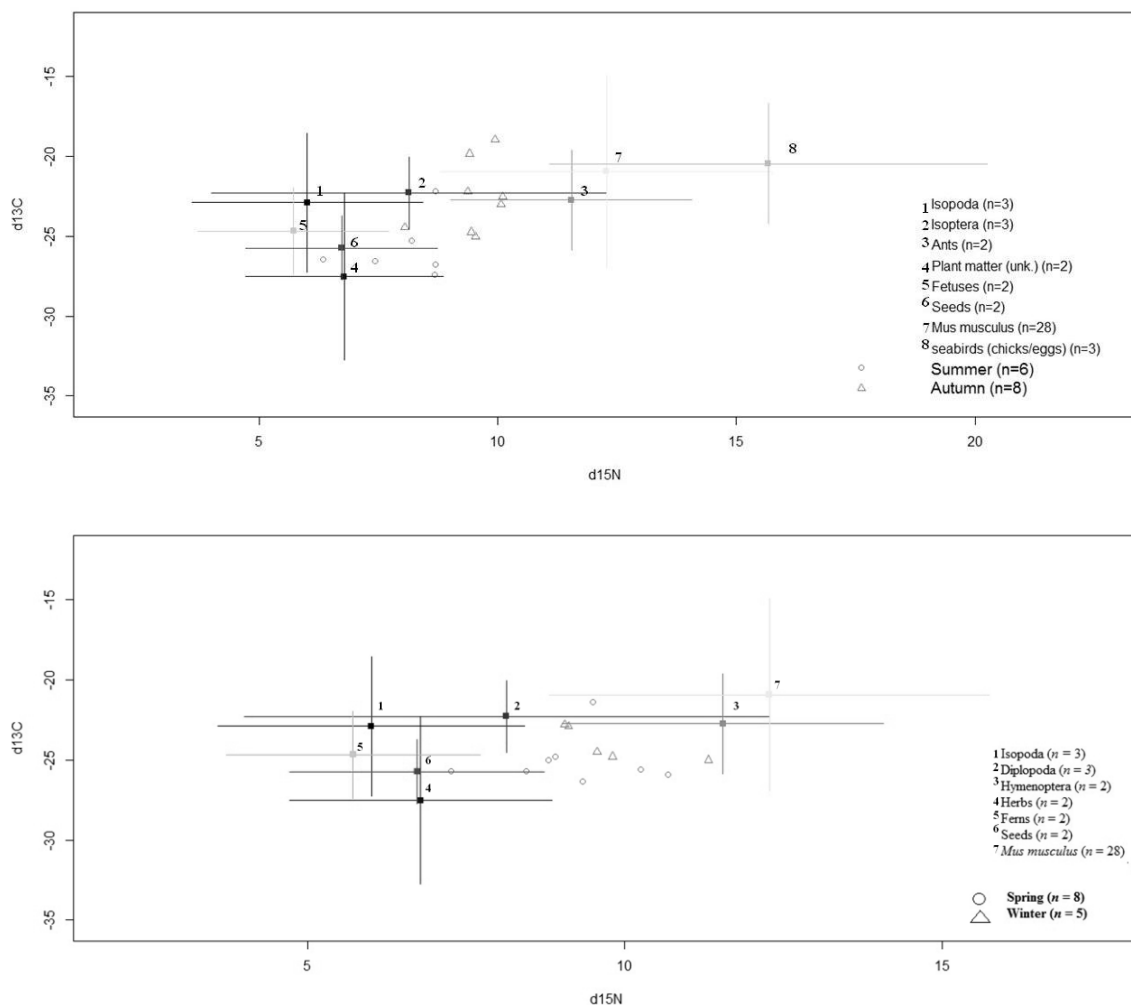
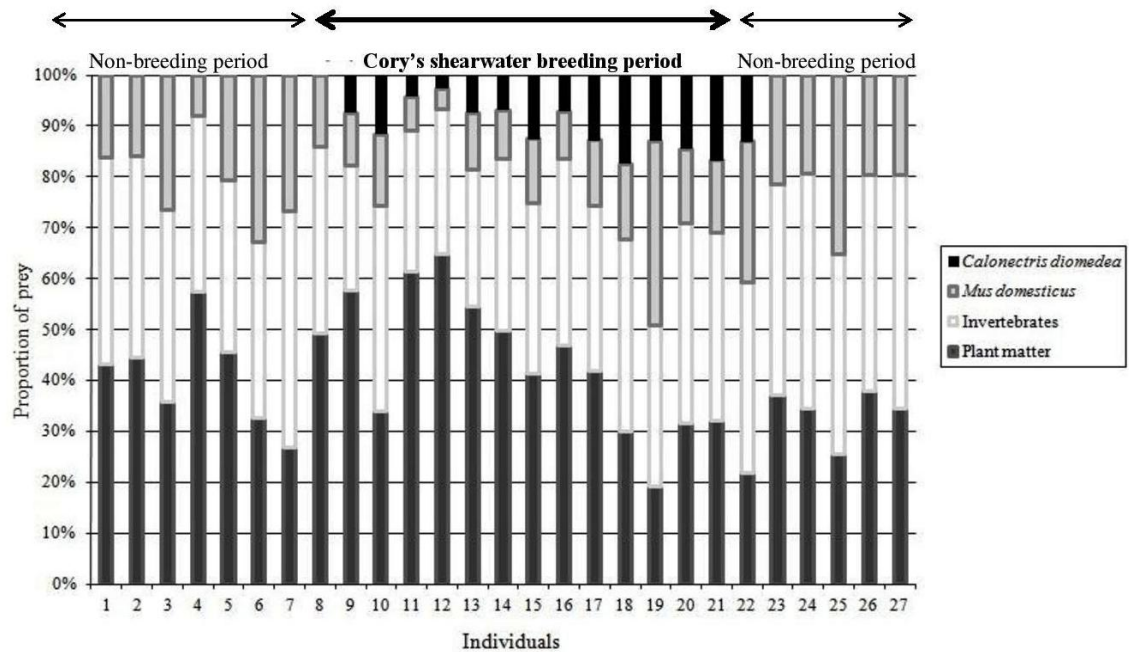


Fig. 3 Range of possible proportions of plant matter, invertebrates, house mouse (*Mus domesticus*) and Cory's shearwater (*Calonectris diomedea borealis*) in the diet of 27 black rats (*Rattus rattus*) captured over two periods of the year defined in relation to the life cycle of Cory's shearwater, on Corvo Island from March 2011 to February 2012. Values were given by Stable Isotope Analysis in R (SIAR; Parnell et al. 2010).



The importance of black rats and Cory's shearwaters in the diet of cats

A total of five cameras/nest/day were placed in the Cory's shearwater burrows during 160 days. Predation events were recorded in six nests of a total of 19 monitored, five of which were preyed upon by cats and one by black rats.

Black rats were the most important food source in the cat scats in terms of biomass, especially when Cory's shearwaters were absent, but also during the Cory's shearwater breeding period (Table 4). The abundance of black rats varied across the year and the maximum number was registered during the Cory's shearwater breeding period.

Table 4 Frequency of occurrence (%F), and of biomass (%B) of food items found in cats' scats (*Felis silvestris catus*), and mean abundance (SD) of black rat (*Rattus rattus*) individuals captured per 100 trap nights (ind/100TN), grouped into two periods, the Cory's shearwater breeding and non-breeding season.

CAT DIET (n = 146 scats)	Breeding period		Non-breeding period	
	%F	%B	%F	%B
Prey				
<i>Rattus rattus</i>	10.58	40.47	21.1	74.7
<i>Calonectris diomedea</i>	6.890	36.06	0	0
Other	82.53	23.47	78.9	25.3
RAT ABUNDANCE	2.81 (3.39)		0.65 (1.05)	

DISCUSSION

Black rats on Corvo Island fed mainly on herbaceous plants and invertebrates, although passerines and house mice were also important in their diet. Based on the analysis of stomach contents, leaves and roots of herbaceous plants and mice were the main components of rats' diet during the Cory's shearwater non-breeding period, followed by mice, arthropods and passerines. During the Cory's shearwater breeding period black rats ingested more seeds and ferns and less mice, however these differences were not significant. Rat consumption of seabirds (8.3%

frequency of occurrence) on Corvo was lower than that on New Island (Falkland Islands) (61%; Quillfeldt et al. 2008), Surprise Island (New Caledonia) (56%; Caut et al. 2008), Juan de Nova Island (Mozambique Channel) (16.9%; Russell et al. 2011) and Shiant Islands (Scotland) (12%; Stapp 2002). However plant matter was as important on Corvo as on the previous islands (100% frequency of occurrence). Entire seeds of three exotic species were also found in the diet of black rats as observed on islands of New Zealand (e.g. Mulder et al. 2009).

The SIAR mixing model was consistent with stomach content analysis showing that Cory's shearwater eggs and chicks was the lowest component of the diet of black rats (10.6%). Other studies using SIA analysis found higher proportions of eggs and chicks in the diet of rodents (24%; Caut et al. 2008; 21%, Drever et al. 2000) and rat predation of adult seabirds (17%, Major et al. 2006) on islands with rats as the sole seabird predator. To our knowledge, previously only two studies analyzed the diet of rats in presence of cats (Quillfeldt et al. 2008; Russell et al. 2011) both showing little impact of rats on seabirds due to the small size of rat population or the presence of interacting predators and competitors such as cats.

Our results on the diet composition of black rats would be more accurate analysing a higher number of stomachs, but an increase in the number of trapping days per month, did not translate in the capture of more black rats. However, due to the small size of Corvo Island and the low abundance of rats, we think that our results are representative of diet variation over time. Furthermore, the information provided from the stomach content analysis was supported by the isotopic composition of rat tissues.

Isotopic composition of house mouse

Because isotopic values of house mice tissues did not match with the isotopic values of Cory's shearwater tissues, we confirmed that house mice do not appear to prey upon Cory's shearwaters on Corvo Island.

Although individuals overlapped in their isotopic composition, house mice consumed a broader range of isotopic resources ($\delta^{15}\text{N}$) during the Cory's shearwater breeding period than in the non-breeding period (Fig. 1). Because predators of house mice, mainly cats but also black rats, fed on seabirds during the breeding season, more prey resources should be available for house mice during this period. Therefore, the importance of seabirds in explaining the trophic ecology of house mice (see Cuthbert & Hilton 2004) may be higher than expected for Corvo Island.

Dietary consistency and body condition

The body mass (140-167 g) and body size (195-196 mm) of black rats from Corvo are higher than those on other islands where seabirds were also not important in their diet (Hawaii: 111 g, 162 mm; Shiels 2011; New Zealand: 120-160 g; Atkinson & Towns 2005 and Falkland Islands 122-130 g, 154-159 mm; Quillfeldt et al. 2008). However, on islands where rats have access to plenty of marine derived-food their body mass is higher and body size lower than those on Corvo Island (Shiant Islands: 211-226 g, 175-184 mm; Stapp 2002).

The positive correlations in stable isotope ratios between different rat and house mouse tissues (RBC and plasma for short-term and muscle and RBC for long-term) showed a high degrees of dietary consistency, mixing various isotopically distinct sources. This consistency in diet may benefit the body condition index of individuals as has been observed before in other studies (Major et al. 2006; Stapp 2002). We were unable to demonstrate that body mass of black rats differed significantly between individuals feeding on Cory's shearwater because of their low consumption of seabirds. However, a diet composed of different isotopic resources that presented a relatively small variation over the year appears to be an advantage for the body condition of individuals. The advantages of such high consistency in diet may be related to improvements in other traits such as the reproductive role or helping reduce intra-specific competition (Ceia et al. 2012).

Interactions between black rats and cats and coexistence with seabirds

Predation events captured by the cameras confirmed that black rats preyed upon Cory's shearwater chicks. Therefore, scavenging, for example of individuals previously preyed upon by cats, does not itself explain the intake of Cory's shearwater by black rats. Although Cory's shearwaters were detected in the diet and SIA of rat tissues during the breeding period, black rat consumption of Cory's shearwater appears to be low. Therefore, this seabird species cannot subsidize rat population permitting higher densities than would be possible based on terrestrial resources alone, as observed on other insular ecosystems (Stapp 2002; Caut et al. 2008). This is consistent with the low abundance values obtained in this study (2.81 ind./100TN) and in Hervías et al. (2012) compared with 59.3 ind./100TN on Buck Island (Caribbean) (Witmer et al. 2007) and 141 ind./100TN on Bird Island (Seychelles) (Merton et al. 2002). Our findings are expected because black rats are exposed to high levels of predation by cats as observed in other areas where cat predation perform an important role in suppressing rodent populations (van Heezik et al. 2010). On Corvo cats fed mainly on black rats in both, the breeding and the non-breeding period of Cory's shearwater. Although Cory's shearwaters were also important in cat diet, cats did not switch from rats to seabirds when they become available as observed by Peck et al. (2008) on Juan de Nova Island, Indian Ocean. Altogether this suggest that the known ability of introduced rats to feed on a broad range of resources (Jones et al. 2008), including those with high nutritional value such as seabirds, may be influenced by cats, which are more effective seabird predators (Moors & Atkinson 1984).

Concluding remarks

We aimed at assessing the impact of black rats as mesopredators of Cory's shearwaters in a multi-invaded insular ecosystem where cats play the role of top predators, and found that black rats only complemented their diet with a relatively small proportion (10.6%) of eggs and chicks but not adults which would be more vulnerable for burrow-nesting species such as Cory's shearwaters.

On Corvo Island, Cory's shearwater eggs and chicks are probably the most accessible nutritional prey for rodents and, indeed, some rat individuals fed on them. However, our findings suggest that black rats on Corvo have little impact on Cory's shearwaters due to factors including the low abundance of the rat population and a high level of rat predation by cats. As a consequence of frequent lethal encounters between these two exotic mammals it is also likely that cats intimidated the predator behaviour of black rats, a fact supported by other studies (Schoener & Spiller 2010) that needs to be tested on Corvo Island.

The low impact of black rats on Cory's shearwater does not support the need to eradicate this rodent from Corvo Island. However, the influence of cats in the predator behaviour of rats should be taken into account when planning the removal of the main Cory's shearwater predator (cats), because the potential for expansion of mesopredators following top predator removal, i.e. the "mesopredator release" effect of black rats (Innes et al. 1995), may lead to a negative cascading effect on Cory's shearwater when the rodent eradication is not possible (Courchamp et al. 1999; Dumont et al. 2010). Therefore, in order to avoid counter-productive secondary effects impeding successful eradications on

Corvo Island and other similar insular ecosystems, the importance of Cory's shearwater in the diet of black rats and the trophic behaviour of house mice should also be considered in presence of cats.

ACKNOWLEDGMENTS

The project LIFE07 NAT/P/000649 'Safe Islands for Seabirds' made this work possible. We thank J. Benedicto, P. Domingos, C. Silva, L. Ferreira and R. Ceia for their fieldwork assistance, V. Fidalgo, C. Docal and A. Baeta for helping and providing the facilities to carry out this work in the IMAR laboratory and S. Oppel for providing previous discussions on the analysis. We are grateful to the Health Centre of Corvo Island and Goreti Melo for the centrifugation of blood samples. We are also thankful for permission for handling and sampling of wildlife (no. 84;

2011) given by the *Direcção Regional do Ambiente* (Horta, Portugal). The authors declare that this study complied with the current laws of Portugal.

REFERENCES

- Araújo, M., D. Bolnick, G. Machado, A. Giaretta & S. dos Reis (2007) Using d¹³C stable isotopes to quantify individual-level diet variation. *Oecol.*, **152**, 643-654.
- Atkinson, I. A. E. (1985) The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. In: *Conservation of island birds*: pp 35-81. P. J. Moors (Ed.). International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- Atkinson, I. A. E. & D. R. Towns (2005) Kiore. In: *The handbook of New Zealand mammals*: pp 159-174. C. M. King (Ed.). Oxford University Press, Melbourne, Australia.
- BirdLife International (2004) *Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status*. BirdLife Conservation Series No. 12. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Bonnaud, E., D. Zarzoso-Lacoste, K. Bourgeois, L. Ruffino, J. Legrand & E. Vidal (2010) Top-predator control on islands boosts endemic prey but not mesopredator. *Anim. Conserv.*, **13**, 556-567.
- Brooke, M. L., T. C. O. Connell, D. Wingate, J. Madeiro, G. M. Hilton & N. Ratcliffe (2010) Potential for rat predation to cause decline of the globally threatened Henderson petrel *Pterodroma atrata*: evidence from the field, stable isotopes and population modelling. *Endang. Sp. Res.* **11**, 47-59.
- Caut, S., E. Angulo & F. Courchamp (2008) Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *J. Appl. Ecol.*, **45**, 428-437.
- Ceia, F. R., R. A. Phillips, J. A. Ramos, Y. Cherel, R. P. Vieira, P. Richard & J. C. Xavier (2012) Short-and long-term consistency in the foraging niche of wandering albatrosses. *Mar. Biol.*, **159**, 1581-1591.

- Cherel, Y., K. A. Hobson & H. Weimerskirch (2005) Using stable isotopes to study resource acquisition and allocation in procellariiform seabirds. *Oecol.*, **145**, 533-540.
- Clark, D. A. (1981) Foraging patterns of black rats across a desert-montane forest gradient in the Galapagos Islands. *Biotropica*, **13**, 182-194.
- Copson, G. & J. Whinam (2001) Review of ecological restoration program on sub-Antarctic Macquarie Islands: pest management progress and future directions. *Ecol. Manag. Restor.* **2**, 129-138.
- Courchamp, F., M. Langlais & G. Sugihara (1999) Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *J. Anim. Ecol.*, **68**, 282-292.
- Cuthbert, R. (2002) The role of introduced mammals and inverse density-dependent predation in the conservation of Hutton's shearwater. *Biol. Conserv.*, **108**, 69-78.
- Cuthbert, R. & G. Hilton (2004) Introduced house mice *Mus musculus*: a significant predator of threatened and endemic birds on Gough Island, South Atlantic Ocean? *Biol. Conserv.*, **117**, 483-489.
- Daniel, M. (1973) Seasonal diet of the ship rat (*Rattus r. rattus*) in lowland forest in New Zealand. *Proc. NZ Ecol. Soc.*, **20**, 21-30.
- Drever, M. C. & A. S. Harestad (1998) Diets of Norway rats, *Rattus norvegicus*, on Langara Island, Queen Charlotte Islands, British Columbia: implications for conservation of breeding seabirds. *Can. Field Natur.*, **112**, 676-683.
- Drever, M. C., L. K. Blight, K. A. Hobson & D. F. Bertram (2000) Predation on seabird eggs by Keen's mice (*Peromyscus keeni*): using stable isotopes to decipher the diet of a terrestrial omnivore on a remote offshore island. *Can. J. Zool.* **78**, 2010-2018.
- Dumont, Y., J. C. Russell, V. Lecomte & M. Le Corre (2010) Conservation of endangered endemic seabirds within a multi-predator context: the

- Barau's petrel in Réunion Island. *Natur. Res. Mod.*, **23**, 381-436.
- Fitzgerald, B. M. & B. J. Karl (1979) Foods of feral house cats (*Felis catus* L.) in forest of the Orongorongo Valley, Wellington. *NZ J. Ecol.*, **6**, 107-126.
- Furness, R. W., G. Hilton & L. R. Monteiro (2000) Influences of coastal habitat characteristics on the distribution of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea* in the Azores archipelago. *Bird Study*, **47**, 257-265.
- Granadeiro, J. P. (1991) The breeding biology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Berlenga Island, Portugal. *Seabird*, **13**, 30-39.
- Gray, J. S. (2002) Biology of *Ixodes* species ticks in relation to tick-borne zoonoses. *Wien. Klin. Wochenschr.*, **114**, 473-478.
- Griffen, B. D. & J. E. Byers (2006) Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *J. Anim. Ecol.*, **75**, 959-966.
- Groz, M. P., L. R. Monteiro, J. Pereira, A. Silva & J. A. Ramos (2005) Conservation of *Puffinus* species in the Azores. *Airo*, **15**, 11-17.
- Hervías, S., A. Henriques, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, J. A. Ramos, M. Nogales, P. L. Geraldés, C. Silva, R. Ruiz de Ybáñez & S. Opperl (2013) Studying the effects of multiple invasive mammals on Cory's shearwater nest survival. *Biol. Invas.*, **15**, 143-155.
- Hervías, S., S. Opperl, F. M. Medina, T. Pipa, A. Díez, J. A. Ramos, R. Ruiz de Ybáñez & M. Nogales. Assessing the impacts of introduced cats (*Felis catus*) on island biodiversity by combining dietary and movement analysis. *J. Zool. (in press)*.
- Igual, J. M., M. G. Forero, T. Gomez, J. F. Orueta & D. Oro (2006) Rat control and breeding performance in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*): effects of poisoning

- effort and habitat features. *Anim. Conserv.*, **9**, 59-65.
- Jeschke, J. M. & P. Genovesi (2008) Do biodiversity and human impact influence the introduction or establishment of alien mammals? *Oikos*, **120**, 57-64.
- Jones, H. P., B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, D. A. Croll, B. S. Keitt, M. E. Finkelstein & G. R. Howald (2008) Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conserv. Biol.*, **22**, 16-26.
- Major, H. L., I. L. Jones, M. R. Charette & A. W. Diamond (2007) Variations in the diet of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) inferred using stable isotope analysis. *J. Zool.*, **271**, 463-468.
- Major, H. L., I. L. Jones, G. V. Byrd, J. C. Williams & C. Handel (2006) Assessing the effects of introduced Norway rats (*Rattus norvegicus*) on survival and productivity of Least Auklets (*Aethia pusilla*). *Auk*, **123**, 681-694.
- Medina, F. M., E. Bonnaud, E. Vidal, B. R. Tershy, E. S. Zavaleta, C. J. Donlan, B. S. Keitt, M. Corre, S. V. Horwath & M. Nogales (2011) A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. *Global Change Biol.*, **17**, 3503-3510.
- Merton, D., G. Climo, V. Laboudallon, S. Robert & C. Mander (2002) Alien mammal eradication and quarantine on inhabited islands. In: *Turning the tide: the eradication of invasive species*: pp 226-232. C. R. Veitch & M. Clout (Eds.) IUCN SSC Invasive Species Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Moors, P. J. & I. A. E. Atkinson (1984) Predation on seabirds by introduced animals, and factors affecting its severity. In: *Conservation of island birds: case studies for the management of threatened island birds*: pp 667-690. P. J. Moors (Ed.). International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- Mulder, C. P. H., M. N. Grant-Hoffman, D. R. Towns, P. J. Bellingham,

- D. A. Wardle, M. S. Durrett, T. Fukami & K. I. Bonner (2009) Direct and indirect effects of rats: does rat eradication restore ecosystem functioning of New Zealand seabird islands? *Biol. Invas.*, **11**, 1671-1688.
- Murphy, E. C. & C. R. Pickard (1990) House mouse. In: *The handbook of New Zealand mammals*: pp 225-245. C. M. King (Ed.). Oxford University Press Auckland, Auckland, New Zealand.
- Oppel, S., S. Hervías, N. Oliveira, T. Pipa, H. Cowen, C. Silva & P. L. Geraldes (2012) Estimating feral cat density on Corvo Island, Azores, to assess the feasibility of feral cat eradication. *Airo* **22**, 3-11.
- Osinski, M., T. Seifert, B. Cox & G. Gintant (2002) An improved method of evaluation of drug-evoked changes in gastric emptying in mice. *J. Pharmacol. Toxicol. Methods*, **47**, 115-120.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop & A. L. Jackson (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, **5**, e9672.
- Pisanu, B., S. Caut, S. Gutjahr, P. Vernon & J. L. Chapuis (2011) Introduced black rats *Rattus rattus* on Ile de la Possession (Iles Crozet, Subantarctic): diet and trophic position in food webs. *Polar Biol.*, **34**, 169-180.
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R. A. R. McGill, I. J. Strange, J. F. Masello, A. Gladbach, V. Roesch & R. W. Furness (2008) Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.*, **31**, 333-349.
- Ramos, J. A., Z. Moniz, E. Solá & L. R. Monteiro (2003) Reproductive measures and chick provisioning of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* in the Azores: timing of breeding influenced wing-length at fledging, and egg size may be an indicator of fledging weight and the amount of food

- received by chicks. *Bird Study*, **50**, 47-54.
- Rayner, M. J., M. E. Hauber, M. J. Imber, R. K. Stamp & M. N. Clout (2007) Spatial heterogeneity of mesopredator release within an oceanic island system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 20862-20865.
- Ritchie, E. G. & C. N. Johnson (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.*, **12**, 982-998.
- Ruffino, L., K. Bourgeois, E. Vidal, C. Duhem, M. Paracuellos, F. Escribano, P. Sposimo, N. Baccetti, M. Pascal & D. Oro (2009) Invasive rats and seabirds after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol. Invas.*, **11**, 1631-1651.
- Ruffino, L., J. Russell, B. Pisanu, S. Caut & E. Vidal (2011) Low individual-level dietary plasticity in an island-invasive generalist forager. *Popul. Ecol.* **53**, 535-548.
- Russell, J. C., V. Lecomte, Y. Dumont & M. Le Corre (2009) Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecol. Model.* **220**, 1098-1104.
- Russell, J. C., D. Ringler, A. Trombini & M. Le Corre (2011) The island syndrome and population dynamics of introduced rats. *Oecol.* **167**, 667-676.
- Schoener, T. W. & D. A. Spiller (2010) Trophic cascade. Islands. In: *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*: pp 179-202. J. Terborgh & J. Estes (Eds.). Island Press, Washington.
- Shiels A. B. (2011) Frugivory by introduced black rats (*Rattus rattus*) promotes dispersal of invasive plant seeds. *Biol. Invas.* **13**, 781-792.
- Sims, V., K. L. Evans, S. E. Newson, J. A. Tratalos & K. J. Gaston (2008) Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments. *Diver. Distrib.* **14**, 387-399.

- Stapp, P. (2002) Stable isotopes reveal evidence of predation by ship rats on seabirds on the Shiant Islands, Scotland. *J. Appl. Ecol.*, **39**, 831-840.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl & N. A. Slade (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecol.* **57**, 32-37.
- Towns, D. R., D. A. Wardle, C. P. Mulder, G. W. Yeates, B. M. Fitzgerald, G. R. Parrish, P. J. Bellingham & K. I. Bonner (2009) Predation of seabirds by invasive rats: multiple indirect consequences for invertebrate communities. *Oikos*, **118**, 420-430.
- Vieira, V., P. A. Borges, O. Karsholt & J. Wunderlich (2003) The Arthropoda fauna of Corvo Island (Azores): new records and updated list of species. *Vieraea*, **31**, 1-6.
- Votier, S. C., S. Bearhop, M. J. Witt, R. Inger, D. Thompson & J. Newton (2010) Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *J. Appl. Ecol.*, **47**, 487-497.
- Wanless, R. M., P. G. Ryan, R. Altwegg, A. Angel, J. Cooper, R. Cuthbert & G. M. Hilton (2009) From both sides: Dire demographic consequences of carnivorous mice and longlining for the critically endangered Tristan albatrosses on Gough Island. *Biol. Conserv.*, **142**, 1710-1718.
- Wardle, D. A., P. J. Bellingham, K. I. Bonner & C. P. H. Mulder (2009) Indirect effects of invasive predators on litter decomposition and nutrient resorption on seabird-dominated islands. *Ecol.*, **90**, 452-464.
- Williams, C., L. C. Buck, J. Sears & A. Kitaysky (2007) Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds. *Oecol.*, **153**, 11-18.
- Witmer, G. W., F. Boyd & Z. Hillis-Starr (2007) The successful eradication of introduced roof

rats (*Rattus rattus*) from Buck Island using diphacinone, followed by an irruption of house mice (*Mus musculus*). *Wild. Res.* **34**, 108–115.

Yabe, T., T. Hashimoto, M. Takiguchi, M. Aoki & M. Fujita (2010)

Twig cutting by the black rat, *Rattus rattus* (Rodentia: Muridae), on the Ogasawara (Bonin) Islands. *Pacific Sci.*, **64**, 93-97.