migra

03

MIGRACIÓN Y ECOLOGÍA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES ESPAÑOLAS DE PARDELA CENICIENTA

Fundación IBERDROLA ESPAÑA

SEO BirdLife

Autores
José Manuel de los Reyes González. *Universitat de Barcelona* // Zuzana Zajková. *Universitat de Barcelona* // Virginia Morera-Pujol. *Universitat de Barcelona* // Fernanda de Felipe. *Universitat de Barcelona* // Teresa Militão. *Universitat de Barcelona* // Gaia Dell'Ariccia. *Universitat de Barcelona* // Raül Ramos. *Universitat de Barcelona* // José Manuel Igual. *Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, CSIC-UIB)* // José Manuel Arcos. *SEO/BirdLife* // Jacob González-Solís. *Universitat de Barcelona*

Coordinación editorial
Ana Bermejo, Javier de la Puente y Jose Manuel de los Reyes

Textos
© José Manuel de los Reyes, José Manuel Arcos y Jacob González-Solís

Mapas
© José Manuel de los Reyes

Figuras y animaciones
© José Manuel de los Reyes y Zuzana Zajková

Fotografía de portada
Pardela cenicienta mediterránea en vuelo en el golfo de Roses (Girona). © Juan Bécares

Fotografías de interior
Aïda Sabaté, BirdLife International Marine Programme, Elisa Miquel, *GEP (IMEDEA)*, Jacob González-Solís, Javier Elorriaga, José Manuel Arcos, José Manuel de los Reyes, Juan Bécares, Manolo García Tarrasón, Manuel Soto Cárdenas, Maties Rebassa, Raül Ramos, *Universitat de Barcelona* y Zuzana Zajková

Dibujo
© Martí Franch

Diseño y maquetación
Noemí Alonso (Moebo)

Cita recomendada / *Suggested citation*

Reyes-González, J. M.; Zajková, Z.; Morera-Pujol, V.; De Felipe, F.; Militão, T.; Dell'Ariccia, G.; Ramos, R.; Igual, J. M.; Arcos, J. M. y González-Solís, J. 2017. *Migración y ecología espacial de las poblaciones españolas de pardela cenicienta.* Monografía n.º 3 del programa Migra. SEO/BirdLife. Madrid. https://doi.org/10.31170/0056

© De la edición
SEO/BirdLife
C/ Melquiades Biencinto 34. E-28053 Madrid. España
Tel. +34 914 340 910 – Fax +34 914 340 911
seo@seo.org - www.seo.org

Este documento constituye la tercera monografía del programa Migra de SEO/BirdLife (www.migraciondeaves.org)

I.S.B.N.: 978-84-947864-2-6

DOI: 10.31170/0056

Reservados todos los derechos. Queda prohibida la reproducción total o parcial de este libro sin el consentimiento expreso de los autores. El titular del copyright requiere que todo uso de su obra le sea comunicado con el objeto de evaluar su impacto. Para la reproducción del texto, ilustraciones o animaciones en otras circunstancias, o para su uso en otras publicaciones, en traducciones o adaptaciones, debe solicitarse permiso. Correo electrónico: migracion@seo.org. Para más información sobre los temas tratados en este documento: migracion@seo.org.

All rights reserved. Total or partial reproduction of this book is not allowed without express permission of the authors. All use of this work must be communicated to the copyright holders in order to evaluate its impact. For any reproduction of the text, figures or animations in other circumstances or publications, translations or adaptations, permission must be requested. E-mail: migracion@seo.org.

Término de uso de las imágenes externas utilizadas: **Figura 1.** Reproducción de imagen bajo licencia Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0. El original puede ser encontrado en Camphuysen y Van der Meer (2001), disponible en http://www.marineornithology.org/PDF/29_2/29_2_6.pdf **Figura 2.** Imagen modificada a partir de original bajo licencia Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0. El original puede ser encontrado en Bridge *et al.* (2011), disponible en http://bioscience.oxfordjournals.org/content/61/9/689.full.pdf+html **Figura 38.** Imagen adaptada. Original de http://earth.nullschool.net © Cameron Beccario **Imagen de Seabird Tracking Database.** ©BirdLife International Marine Programme. Disponible en http://seabirdtracking.org

MIGRACIÓN Y ECOLOGÍA ESPACIAL DE LAS POBLACIONES ESPAÑOLAS DE PARDELA CENICIENTA

Con la colaboración de

UNIVERSITAT DE BARCELONA

IRBio Institut de Recerca de la Biodiversitat

Publicado por

SEO BirdLife

01 PRÓLOGO **6**

02 INTRODUCCIÓN **9**
Nuevas tecnologías, nuevas preguntas 11
Objetivos de esta monografía 13
Sobre la protagonista: la pardela cenicienta 14

03 METODOLOGÍA **17**
Tecnologías de seguimiento remoto **17**
Registradores GPS 17
Geolocalizadores por niveles de luz 17
Estructura y funcionamiento 17
Análisis de las curvas de luz e inferencia de localizaciones 19
Modelización de las localizaciones geográficas 20
Colonias estudiadas **22**
Esfuerzo de muestreo, tamaño muestral y períodos analizados 28
Distribución y comportamiento **29**
Zonas de alimentación durante la época reproductiva 29
Identificación de corredores migratorios 30
Áreas de invernada: situación geográfica, conectividad migratoria y fidelidad espacio-temporal 30
Análisis de comportamiento **32**
Comportamiento durante la cría 32
Comportamiento anual y durante la invernada 33
Fenología **34**
Información ambiental **35**
Entorno de trabajo y computación para el análisis de datos **35**

04 RESULTADOS Y DISCUSIÓN **37**
Movimientos y áreas de alimentación durante la época reproductiva **37**
Colonias del mar Mediterráneo 38
Colonias del océano Atlántico 49
Comportamiento en alta mar durante en la época reproductiva 60
Fases de la época reproductiva y diferencias en comportamiento: una breve introducción 60
Análisis de comportamiento de la pardela cenicienta mediterránea durante la época reproductiva 61
Análisis de comportamiento de la pardela cenicienta atlántica durante la época reproductiva 68

ÍNDICE

Migración **74**
Rutas migratorias individuales 74
Pardela cenicienta mediterránea 74
Pardela cenicienta atlántica 77
Corredores migratorios poblacionales 81
Áreas de invernada **87**
Situación de las áreas de invernada 87
Importancia relativa de las áreas de invernada 88
Fidelidad a las áreas de invernada 90
Conectividad migratoria 93
Ecología y comportamiento en las áreas de invernada 95
Pardela cenicienta mediterránea 99
Pardela cenicienta atlántica 107
Fenología, calendario migratorio y muda **108**
Comportamiento a lo largo del año **109**

05 CONSERVACIÓN EN ESPAÑA: ESTRATEGIAS BASADAS EN LOS NUEVOS CONOCIMIENTOS **115**
Áreas protegidas **115**
Áreas protegidas en el área de reproducción 115
Áreas protegidas en las áreas de migración e invernada 116
Patrones espaciales y solapamiento con actividades humanas **117**
Ecología en el mar **117**

06 RETOS DE FUTURO **119**

07 RESUMEN **121**

08 SUMMARY **127**

09 BIBLIOGRAFÍA **131**

10 AGRADECIMIENTOS **141**

11 SOBRE LOS AUTORES **145**

01

"Punta Marroquí, isla de las Palomas, Tarifa, octubre de 2007.

El viento huracanado del Este azota el estrecho de Gibraltar, y el mar plateado se agita rabiosamente animado por el choque de las corrientes del Atlántico y el Mediterráneo, encrespado por las duras rachas de un levante impenitente. Nadie en su sano juicio pensaría que en ese escenario irreal pudiera sobrevivir nada… Pero allí están. Allí, en el canal central del Estrecho, miles de pardelas cenicientas se afanan entre las olas volando hacia el oeste, hacia el fin del mundo, planeando en abanicos, catapultadas sobre las olas por el fuerte viento, describiendo amplios arcos en una enloquecida montaña rusa de destellos blancos y negros, una turbonada emplumada. Desde la costa, los ornitólogos tratan de seguir sus vaivenes con los telescopios y los "clickers" echan humo… "seiscientas en 10 minutos"… "mil quinientas en 10 minutos"…. ¡¡¡más de 7.600 a la hora!!! La jornada resulta a todas luces espectacular, emocionante para el que haya resistido al sol y al frío, al viento y la sal. La ficha del día indicará: 21.492 pardelas cenicientas. Observadores: José Manuel de los Reyes,…".

La migración de las aves resulta uno de los eventos más espectaculares y sorprendentes de la naturaleza y uno de los fenómenos naturales que más ha atraído la atención del ser humano desde hace siglos, o milenios. Sin embargo, hasta hace apenas un siglo no hemos empezado a conocer los pormenores de tan extraordinario comportamiento: ¿por qué lo hacen?, ¿cómo lo hacen?, ¿quiénes?, ¿cuándo?, ¿dónde?... A lo largo del último siglo, gracias al anillamiento científico o a la sistematización de las observaciones de miles de ornitólogos, hemos avanzado increíblemente en el conocimiento de los patrones espacio-temporales del movimiento de las especies más comunes. Y en los últimos 50 años, gracias a notables avances científicos y tecnológicos, la colaboración entre diferentes especialistas y la integración de distintas disciplinas, el conocimiento sobre la migración de las aves y otros grupos animales ha vivido una auténtica revolución. Hoy en día se trabaja con el seguimiento remoto de aves silvestres a través de radares o marcando a las aves con distintos tipos de dispositivos (emisores VHF, satelitales, sistemas GPS, geolocalizadores, etc.); se trabaja con aves cautivas en túneles de viento o en los laboratorios con técnicas moleculares o químicas (isótopos, marcadores genéticos, etc.); se realizan experimentos sobre fisiología, orientación, control del viaje y otros aspectos relevantes de la migración; se estudia su distribución y se desarrollan complejos modelos matemáticos. Hoy se integran aproximaciones que combinan teoría, observaciones de campo y estudios de laboratorio, vinculando física, fisiología y comportamiento para entender su ecología. Sin embargo, las aves marinas han sido uno de los grupos más desconocidos hasta fechas recientes, y sus complejos movimientos han sido casi un completo enigma, estando prácticamente ausentes de la mayor parte de manuales sobre migración. A ello ha contribuido, sin duda, el hecho de que muchas crían en islotes remotos y se mueven extraordinarias distancias sobre el mar, muchas veces en mitad del océano, en zonas inhóspitas y alejadas de los asentamientos humanos. Y éste es uno de los grupos que más se ha beneficiado de los avances indicados, como demuestra acertadamente esta completa monografía.

Conocí al primer autor de esta publicación hace ya 10 años contando aves marinas en el estrecho de Gibraltar, cuando participaba como voluntario dentro del programa Migres de seguimiento de aves marinas. A otros de sus autores los he conocido en distintas circunstancias, todas memorables.

PRÓLOGO

¡Quién me iba a decir que 10 años más tarde iba a estar escribiendo un prólogo en una monografía de pardelas escrita al alimón por un nutrido grupo de los mejores especialistas de aves marinas de la península Ibérica! Pero esta circunstancia es un buen punto para echar la vista atrás. Y una de las cuestiones más fascinantes de esta década es precisamente lo rápido que ha avanzado el conocimiento de ésta y otras especies. Hoy, gracias a las modernas técnicas genéticas y moleculares sabemos que no hay una especie de pardela cenicienta, ¡sino dos! Hoy, gracias a los análisis isotópicos conocemos su ecología trófica con gran precisión. Hoy, gracias a modernas tecnologías de seguimiento remoto conocemos al detalle sus increíbles movimientos, dónde se encuentran sus zonas de cría y alimentación, cómo realizan el viaje, cómo utilizan los vientos en el mar para desplazarse, cómo localizan las fuentes de alimento, cómo utilizan la navegación inercial o el olfato para orientarse... Algo impensable hace apenas 10 años. Hoy conocemos muchísimo más sobre la vida de las pardelas que hace una década. Y esto es gracias a una mágica confluencia de un entusiasta equipo de personas, que incluye a los investigadores de las pardelas, a los que las estudian y conservan, pero también a quienes han invertido recursos y han apostado por el conocimiento. Y todos ellos son indispensables.

¿Y para qué nos sirve toda esta información? Podríamos aducir que para cubrir nuestra curiosidad innata, para entender mejor el mundo en el que vivimos y el complejo funcionamiento de los sistemas marinos, o simplemente para disfrutar de la fascinante vida de estos incansables viajeros... Pero también es cierto que hoy, hay muchas menos pardelas que hace unas décadas y deberíamos preguntarnos por qué. Sabemos que las aves marinas son uno de los grupos de aves más castigados directa o indirectamente por la actividad humana, principalmente debido a la contaminación, la sobrepesca, la alteración de sus hábitats, o la mortalidad por predadores antropófilos, por pesca accidental o persecución directa. También sabemos que las aves marinas son depredadores apicales y actúan como un excelente centinela del estado de conservación del medio marino, y nos indican que estos ambientes se están deteriorando gravemente y que urge tomar medidas urgentemente. Y de esto también da buena cuenta esta monografía.

Hoy sabemos que no hay una migración de las aves sino miles de migraciones, pues cada especie, cada población, cada individuo, tiene sus peculiaridades. Pero todas comparten un hecho común: viajan para sobrevivir, para superar la estacionalidad del medio, para estar en el momento preciso en el lugar adecuado. A lo largo de generaciones se han ido seleccionado las mejores estrategias posibles. Para las pardelas esta estrategia ha sido viajar planeando miles de kilómetros por el mar Mediterráneo y el océano Atlántico, utilizando los vientos, rastreando los afloramientos y buscando las zonas de alta productividad marina. Pero el mundo marino está cambiando demasiado rápido y corremos el riesgo de que el sistema se rompa y no haya retorno. Necesitamos tomar medidas para que esto no ocurra, para que las pardelas puedan seguir repitiendo sus viajes año tras año, porque eso indicará que el mar sigue siendo un lugar habitable y sano. Y una prueba de ello es que seguiremos viéndolas cruzar el estrecho de Gibraltar todos los años, y disfrutaremos de ese magnífico espectáculo que nos brindan con su migración. Esta monografía contribuirá, sin duda, a que esto sea posible.

Alejandro Onrubia
Fundación Migres
Tarifa (Cádiz), 28 de octubre de 2017

Pardela cenicienta mediterránea en vuelo.
© José Manuel Arcos

02 INTRODUCCIÓN

El fenómeno migratorio probablemente sea el aspecto que más cautiva la atención de muchos de nosotros hacia las aves. Numerosas especies realizan desplazamientos periódicos, recordando el paso de las estaciones y fascinando de esa manera al ser humano desde la antigüedad. Hasta el siglo XVIII, singulares explicaciones a este fenómeno formaban parte del imaginario popular, como la creencia de que las golondrinas pasaban el invierno en el fondo de los lagos y estanques o que los cucos se transformaban en gavilanes durante el invierno (Newton, 2008). Encontrar una explicación acertada para la desaparición temporal y simultánea de tantas especies no vino, sin embargo, hasta bien entrado el siglo XIX, en Dinamarca. Allí, Hans Christian Cornelius Mortensen llevó a cabo el primer marcaje de aves —en esta ocasión, golondrinas— con anillas con remite fabricadas por sí mismo, siendo el primer paso de lo que terminaría denominándose como anillamiento científico de aves (Newton, 2010). Ya bien entrado el siglo XX, el marcaje individualizado a través del anillamiento fue instaurándose y permitió, al menos de forma parcial, la reconstrucción de la ruta migratoria de decenas de especies terrestres y acuáticas, gracias a la recaptura de individuos en localidades muy alejadas del lugar de marcaje.

En el caso de las aves marinas pelágicas, no obstante, el anillamiento científico de aves ha aportado pocos resultados en lo que atañe al conocimiento de la migración. Estas aves acuden a tierra firme únicamente durante el período de cría, para realizar sus tareas reproductivas, y es entonces cuando su modo de cría colonial las hace accesibles en grandes números para su estudio. En cambio, en el transcurso de la migración e invernada son difícilmente observables. Sus hábitos pelágicos las mantienen alejadas de las costas, en mar abierto, lo que limita enormemente tanto su recaptura como la lectura de anillas colocadas en las colonias de cría, y por ende nuestro conocimiento sobre sus desplazamientos migratorios. En los más de cien años de historia del anillamiento científico, la mayoría de recuperaciones de anillas fuera de las localidades de cría de estas especies correspondieron a individuos que murieron por diversas causas, como fuertes temporales de invierno o episodios de contaminación, y que fueron arrastrados hasta las costas por la deriva (García *et al*., 2003; Cadiou *et al*., 2004; Votier *et al*., 2008; Boano *et al*., 2010). Un caso particular dentro del anillamiento es el de los marcajes especiales, que permiten la identificación de los ejemplares marcados gracias al tipo de marca, la combinación de colores y/o el código empleado, discernibles a cierta distancia. Aunque este tipo de marcajes es poco adecuado para las especies más pelágicas, es de gran valor para especies costeras, y ha aportado gran cantidad de información en el caso de diversas especies de gaviotas, charranes y cormoranes. Un buen ejemplo de la información que puede obtenerse mediante esta metodología de marcaje puede verse en la primera monografía de esta serie, dedicada a la gaviota de Audouin (Bécares *et al*., 2016).

Además del anillamiento, la observación directa también ha contribuido históricamente al conocimiento de la distribución de las aves marinas pelágicas en las diferentes épocas del año (Sage, 1968; Briggs *et al*., 1985; Mateos-Rodríguez *et al*., 2010, 2012). Tanto desde costa como desde embarcación, cientos de observadores de aves han ayudado a completar poco a poco el mapa de distribución de muchas especies. En el contexto ibérico, el estudio de la migración de las aves marinas se ha basado tradicionalmente en la observación y recuento desde puntos fijos. Los puntos de observación de aves marinas son abundantes a lo largo de nuestras costas, destacando sobre todo aquellos accidentes geográficos que rompen la linealidad de las costas y se adentran en el mar, cortando el flujo de las aves en migración. Cabos, flechas litorales o grandes espigones artificiales han supuesto los puntos de encuentro de entusiastas y experimentados observadores de aves marinas que han contribuido enormemente al conocimiento del fenómeno migratorio en nuestras costas (Tellería, 1981; De Juana y Garcia, 2015; Sandoval Rey, 2016). Algunos valiosos ejemplos son el programa RAM "Red de observación

de Aves y Mamíferos Marinos" (http://redavesmarinas.blogspot.com.es), una red de observación de aves y mamíferos marinos compuesta por observadores voluntarios y altruistas que realizan censos a lo largo de las costas españolas y portuguesas, o el programa Migres Marinas, de la Fundación Migres, dedicado al seguimiento de la migración de aves marinas a través del estrecho de Gibraltar.

Gracias a este tipo de programas de seguimiento desde costa y a su combinación con censos en mar abierto (Ramírez *et al*., 2008; Arcos *et al*., 2009), sabemos hoy día que las costas de la península Ibérica suponen un punto obligado de paso para muchos individuos de diferentes especies en sus periplos migratorios. Ello se debe a su situación estratégica entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo, y por el hecho de constituir el borde occidental de Europa. En nuestras aguas se citan especies que crían en latitudes norteñas y de las que cierto contingente de individuos entra al Mediterráneo para invernar, como por ejemplo los frailecillos (*Fratercula artica*), las alcas (*Alca torda*), los alcatraces (*Morus bassanus*), o diversas especies de págalos (Tellería, 1981; Paterson, 1997; Mateos-Rodríguez, 2010). Algunas especies también crían en el norte pero tienen en las costas de la fachada atlántica del sur de Europa y de África sus cuarteles de invernada, como la gran mayoría de alcatraces (Fort *et al*., 2012), la gaviota de Sabine (*Xema sabini*), el charrán ártico (*Sterna paradisaea*) o el págalo grande (*Catharacta skua*). En cambio, algunas especies que crían en las islas mediterráneas salen al Atlántico fuera de su período reproductivo, como la pardela balear (*Puffinus mauretanicus*; Le Mao y Yésou, 1993; Mouriño *et al*., 2003; Ruiz y Martí, 2004; Guilford *et al*., 2012). Por último, algunas especies, como la pardela capirotada (*Ardenna gravis*) o la pardela sombría (*Ardenna grisea*), crían en latitudes muy alejadas, en pequeños archipiélagos del Atlántico austral, pero desarrollan extensas migraciones trans-ecuatoriales, a lo largo de las cuales se aproximan a las costas ibéricas (Valeiras, 2003; Louzao *et al*., 2015; Sandoval Rey, 2016).

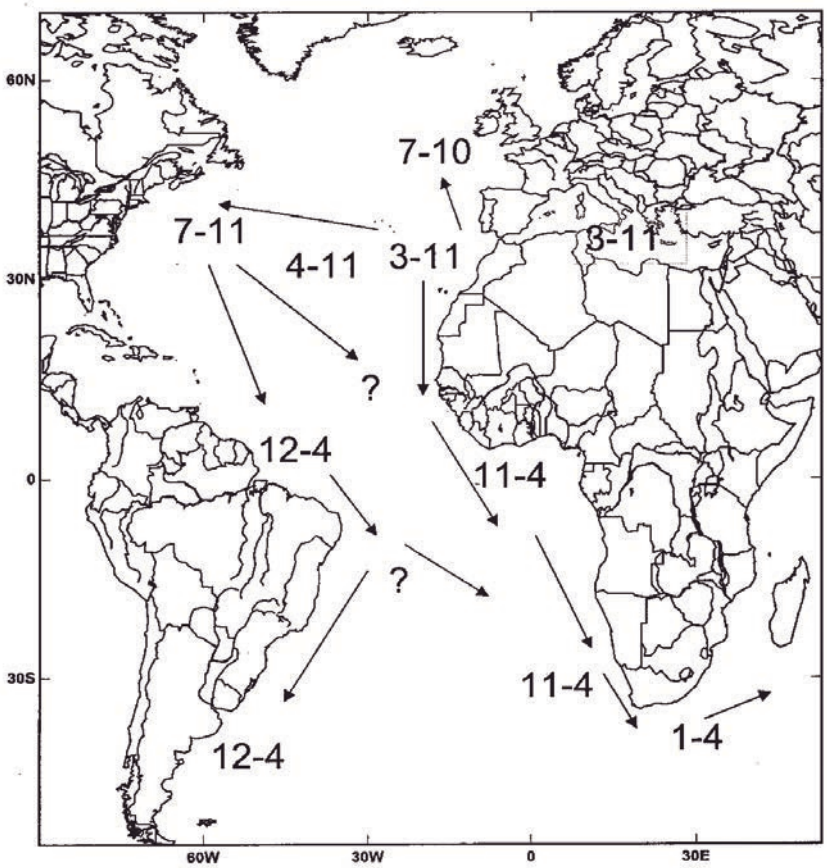


Figura 1
Representación sinóptica de los movimientos migratorios de pardela cenicienta tal como se suponían hasta inicios del siglo XXI, en base a observaciones en el mar y recuperaciones de anillas. Los números representan el día y mes en el que se estimaba que las aves cruzaban las diferentes zonas durante la migración (imagen extraída de Camphuysen y Van der Meer, 2001).

Figure 1
Inferred migratory movements of Cory's and Scopoli's shearwaters until the beginnings of the 21st century, based on observations at sea and ring recoveries. Numbers represent the day and month of birds crossing the different regions during migration (synoptic representation from Camphuysen & Van der Meer, 2001).

En cualquier caso, a pesar de sus virtudes, el estudio de los movimientos y la migración basado en la observación directa de este grupo de aves adolece también de importantes limitaciones. Por un lado, las observaciones se realizan a menudo desde amplias distancias, lo que dificulta la correcta identificación de muchas aves marinas. A ello se suma la meteorología, factor a menudo limitante en este tipo de observaciones, dado que en días de bonanza las aves marinas en paso suelen aumentar su distancia a la costa, aumentando aún más la dificultad de detectarlas, contarlas e identificarlas correctamente (Louzao *et al*., 2015). Además, el plumaje y la morfología de especies próximas suelen ser difíciles de distinguir, especialmente bajo malas condiciones de observación por viento, lluvia u oleaje. Por otro lado, estas observaciones rara vez permiten reconocer el sexo, la edad o el estado reproductor de los ejemplares, pero sobre todo no permiten conocer su población de origen, lo que impide conocer las fuentes de variabilidad de los patrones de movimiento.

La especie protagonista de las próximas páginas, la pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*, *sensu*

lato), es un buen ejemplo de lo comentado. En base a la recopilación de observaciones en alta mar y desde costa en diferentes regiones oceánicas, y a las escasas recuperaciones de anillas de aves orilladas, el conocimiento de la distribución anual de la especie era claramente deficiente hasta inicios del siglo XXI, y en buen grado especulativo en cuanto a sus rutas migratorias. La figura 1 muestra de forma sinóptica el grado de conocimiento de dicha distribución, según un artículo publicado en el año 2001 (Camphuysen y Van der Meer, 2001). En los últimos 15 años este escenario ha cambiado radicalmente y hoy en día disponemos de un conocimiento mucho más profundo de los movimientos de esta especie, tanto de búsqueda de alimento como migratorios. El lector no tiene más que comparar el mapa de la figura 1 con los mapas que muestran la migración de la pardela cenicienta elaborados para esta monografía, y entenderá rápidamente por qué la utilización de nuevas tecnologías ha supuesto una revolución incomparable en la forma de estudiar e interpretar la ecología del movimiento, especialmente en el caso de las aves marinas. El advenimiento de las tecnologías de seguimiento remoto y su perfeccionamiento han supuesto un notorio punto de inflexión en los estudios de migración y búsqueda de alimento en aves, no sólo incomparable, sino inimaginable hace tan sólo unos lustros.

NUEVAS TECNOLOGÍAS, NUEVAS PREGUNTAS

En la actualidad existen diversas tecnologías de seguimiento remoto empleadas para el estudio del movimiento de las aves. La primera de ellas, utilizada ya desde los años 60 del pasado siglo y que sigue aún vigente, es el seguimiento mediante emisores de radio de alta frecuencia (VHF; Southern, 1964; Wilson y Vandenabeele, 2012). Desde la aparición de los primeros trabajos utilizando estos emisores, se fueron desarrollando diversas tecnologías con diferentes características que las hacían más o menos apropiadas para los distintos grupos de aves. Por este motivo, los movimientos de mayor rango, como las migraciones de mediana a gran escala, no pudieron abordarse hasta la llegada de tecnología basada en telemetría por satélite. La tabla 1 recoge la mayoría de dispositivos de seguimiento que pueden utilizarse hoy día en el estudio de los movimientos de las aves, indicando sus pros y sus contras. A este respecto, el principal factor limitante viene determinado por la batería, que condiciona tanto el peso como el tamaño y el tiempo de funcionamiento del dispositivo.

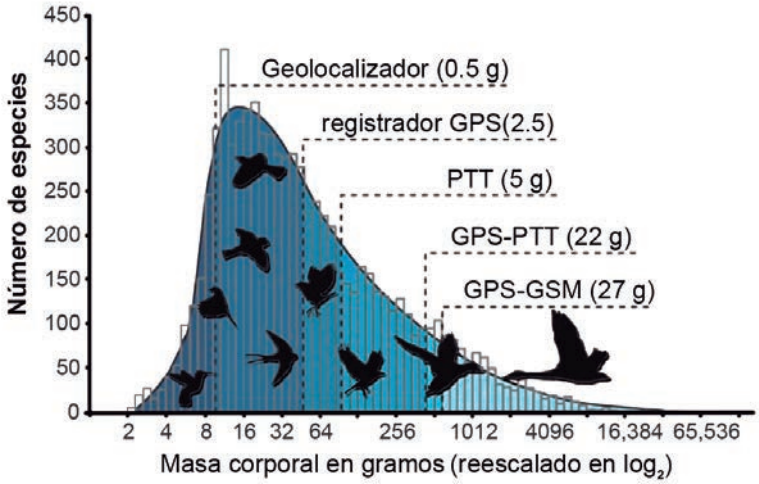


Figura 2

Número de especies, en relación a su masa corporal, que pueden ser equipadas en la actualidad con los diferentes tipos de dispositivos disponibles. El peso de cada uno de los dispositivos, indicado entre paréntesis junto a su nombre, refleja el peso más ligero disponible en el mercado en 2011, existiendo en la actualidad (2017) GPS-PTT y GPS-GSM de 10 g (extraído y adaptado de Bridge *et al.* 2011).

Figure 2

Number of species that can be equipped with the most advanced tracking devices currently available, according to the body mass of the birds in relation to the mass of the device. Values between brackets correspond to the minimum weight available for each type of device in 2011. GPS-PTT and GPS-GSM weighing 10 g have been developed since then (adapted from Bridge *et al.*, 2011).

Hasta hace apenas una década la gran mayoría de trabajos se limitaron a especies de porte mediano o grande (Bécares *et al.*, 2010; Wilson y Vandenabeele, 2012; López-López, 2016), aunque la miniaturización progresiva de los dispositivos ha permitido un aumento en el número de trabajos donde se estudian especies cada vez de menor porte (figura 2) y profundizar en aspectos antes inabordables. Un hito remarcable ocurrió en 1992, cuando aparecieron los geolocalizadores (Wilson *et al.*, 1992), aunque su uso no empezó a expandirse hasta bien entrada la década de los 2000. Paradójicamente, la geolocalización por niveles de luz fue implementada en dispositivos de seguimiento remoto muchos años después de generalizarse el uso de la telemetría satelital en estudios de fauna, y ello a pesar de estar basada en métodos matemáticos y astrofísicos elementales, utilizados por los navegantes desde la antigüedad. Su aparición se debió precisamente a la necesidad de desarrollar un método que permitiera utilizar dispositivos con un tamaño, peso y coste económico reducidos. En la última década los geolocalizadores han sufrido una drástica reducción de su peso, existiendo en la actualidad modelos inferiores a un gramo. En términos prácticos, esto ha supuesto una auténtica explosión en la cantidad de trabajos científicos que

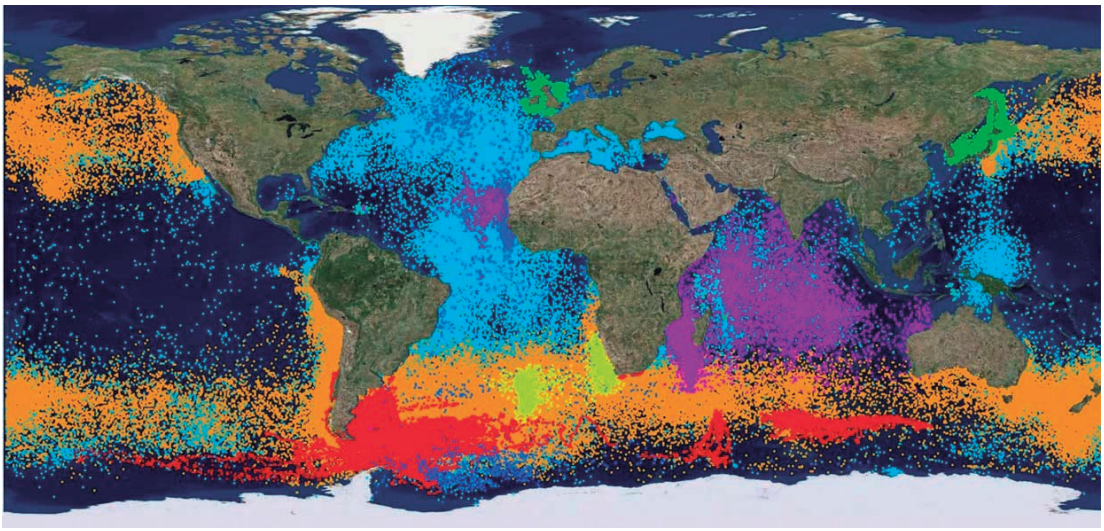
Una de las pardelas cenicientas instrumentadas con geolocalizador para este estudio fue fotografiada cuando se acercó a un barco turístico en aguas próximas a su colonia de cría en Pantaleu (Mallorca). El geolocalizador destaca en el tarso izquierdo del ave.
One of the individuals of Scopoli's Shearwater tagged for this study was photographed when it approached a touristic boat in waters close to its breeding colony in Pantaleu (Mallorca). The geolocator stands out in the left tarsus of the bird.
© Maties Rebassa

están contribuyendo a conocer en detalle las rutas migratorias y áreas de invernada de numerosas especies de diferente tamaño, tanto marinas como terrestres, incluyendo muchas especies de paseriformes. Sin duda, su reducido coste ha favorecido su rápida popularidad, puesto que un mismo presupuesto permite conseguir tamaños muestrales considerablemente elevados frente al abordable con un mismo presupuesto usando telemetría satelital (sistemas PTT y GPS-PTT; Bridge *et al.*, 2011, figura 2).

Sin embargo, las aves marinas pelágicas poseen una serie de particularidades que limitan más aún la utilización de dispositivos de seguimiento remoto. Este grupo, que incluye especies de tamaño mediano, como las pardelas, o de enormes dimensiones, como los grandes albatros o pingüinos, fue el primero en el que se utilizaron los geolocalizadores (Weimerskirch y Wilson, 2000; Afanasyev, 2004). Por aquel entonces, el peso de estos dispositivos rondaba los 20 g, ya habían sido utilizados en mamíferos como los elefantes marinos, y se amplió su uso al estudio de los movimientos de grandes aves como los albatros. A pesar de su considerable error de posicionamiento, de unos 200 km en promedio (problema del que se hablará más adelante), y de las limitaciones que supone tener que recapturar a los animales para recuperar el dispositivo y acceder a los datos almacenados, los geolocalizadores siguen siendo hoy día los dispositivos de seguimiento remoto más utilizados para estudiar la migración de las aves marinas. Esta vigencia, casi dos décadas después, responde a la imposibilidad de usar el resto de tecnologías una vez que las aves pelágicas abandonan el área de cría.

A pesar de tener tamaños adecuados para poder portar dispositivos de seguimiento de mayor precisión, existe una limitación impuesta por el sistema de fijación de otros dispositivos, relacionada con la capacidad de las aves marinas de cambiar su volumen corporal. Estas aves realizan períodos de ayuno y buceos bajo el agua que implican la reducción de su volumen corporal incluso a la mitad. Por ello, es imposible el uso de sistemas de fijación de larga duración, como los arneses, dado que si están apretados en exceso ponen en riesgo la supervivencia de los individuos, y si están poco apretados pueden perderse con facilidad o incluso causar enredos en artes de pesca, comprometiendo también la supervivencia (Murray y Fuller, 2000; Carey, 2009; Vandenabeele *et al.*, 2011; Thaxter *et al.*, 2016). Los geolocalizadores, sin embargo, son mucho más pequeños, pueden fijarse a una anilla de PVC, y su uso parece no comportar riesgos para especies de la talla de la pardela cenicienta, pues no se han encontrado efectos negativos relevantes a corto, medio, o largo plazo sobre el éxito reproductivo o la supervivencia (Igual *et al.*, 2005). Se trata por tanto del único método poco intrusivo, hasta el momento, para estudiar la migración de las aves marinas pelágicas. Además, su alta longevidad y su fidelidad al lugar de cría, retornando año tras año al mismo nido, aumentan las posibilidades de recuperar los geolocalizadores colocados la temporada anterior.

Dejando a un lado el estudio de los movimientos migratorios, estudiar los movimientos de estas aves durante el período de cría comparte sólo alguna de las limitaciones comentadas. Durante el período de cría, es posible seguir sus movimientos equipándolas con dispositivos que registran la localización geográfica a través de la red de satélites GPS, que tienen mucha más precisión que los geolocalizadores, y que son fácilmente recuperados después de cada viaje de alimentación. La mayoría de registradores GPS, de mayor peso que los geolocalizadores, funciona gracias a baterías solares o de polímero de Litio (Li-Po). Su tiempo de funcionamiento es un compromiso entre el peso, tamaño y la duración de la batería, la resolución temporal



Localizaciones de diferentes especies de aves marinas registradas desde la puesta en funcionamiento en el año 2003 de la base de datos Seabird Tracking Database (http://www.seabirdtracking.org). Gestionada por BirdLife International, esta base de datos es de carácter colaborativo, nutriéndose de la información aportada por los diferentes investigadores que trabajan con aves marinas en todo el mundo. Actualmente cuenta con más de diez millones de localizaciones geográficas, incluyendo la mayoría de los datos presentados en este trabajo.
Since it was released in 2003, the Seabird Tracking Database has gathered more than ten million locations at-sea from different species of seabirds (http://www.seabirdtracking.org). This database is managed by BirdLife International, and grows up thanks to the collaboration of seabird researchers all around the world. Most of the data included in this work is already in the database. In the image, each color represents a different species.
©BirdLife International Marine Programme

del posicionamiento y la duración del sistema de fijación. Ante la imposibilidad de utilizar arneses, estos dispositivos son fijados mediante un tipo especial de cinta adhesiva de alta resistencia al agua, que se adhiere a las plumas del dorso o de la cola. Esta cinta, y con ella el dispositivo, suele desprenderse espontáneamente en pocas semanas debido a la muda de las plumas corporales del dorso, que ocurre en verano durante la época reproductiva, cuando suelen realizarse los marcajes con aparatos de seguimiento. Es también, por tanto, un método seguro que no comporta riesgos para las aves siempre que se respetan los límites de peso del dispositivo en relación a la masa corporal del ave (entre el 3% y el 5% de la masa corporal; Phillips *et al*., 2003).

Las dificultades ligadas a las condiciones de vida de las aves marinas han impedido tradicionalmente una aproximación clásica para el estudio de su ecología y movimientos en alta mar. Sin embargo, el tamaño mediano o grande de muchas especies, junto a los avances tecnológicos, han llevado a la ejecución de un gran número de trabajos dirigidos a investigar estos aspectos, hasta el punto de que este grupo de aves es hoy día uno de los mejor conocidos. Por un lado, los geolocalizadores permiten su estudio durante la migración e invernada, y por otro, el resto de tecnologías lo permiten durante la época reproductiva. Una prueba del volumen de trabajo a escala global es la base de datos "*Seabird Tracking Database*", gestionada por BirdLife International (http://www.seabirdtracking.org), una herramienta colaborativa donde investigadores de todo el mundo que trabajan con aves marinas pueden aportar datos de seguimiento remoto. Su fin último es disponer de información aplicable a la conservación de estas especies y la gestión de sus hábitats. Actualmente cuenta con casi diez millones de localizaciones geográficas, de las cuales la *Universitat de Barcelona* y SEO/BirdLife son las dos entidades que mayor volumen de datos han contribuido a nivel mundial, con más de un millón de localizaciones geográficas aportadas por cada una. Asimismo, la aplicación de estos avances tecnológicos permite abrir nuevas preguntas y abordar viejas cuestiones con diferentes enfoques. Hoy día podemos estudiar aspectos tan interesantes como la relación entre las diferencias individuales en el movimiento y la dinámica de las poblaciones, el grado de adaptación de los individuos y las poblaciones a los cambios ambientales, la segregación espacial y temporal entre individuos, sexos, edades o poblaciones, el grado de amenaza al que están expuestas según diferentes ambientes, el efecto de las condiciones vividas en cada fase del ciclo anual sobre las fases posteriores y su éxito biológico, etc. (Hazen *et al*., 2012; Péron y Grémillet, 2013; López-López, 2016). La mayoría de estos aspectos aún están por aclarar, y de hecho todavía desconocemos los aspectos básicos sobre la distribución y los movimientos de muchas especies.

OBJETIVOS DE ESTA MONOGRAFÍA

Aunque la pardela cenicienta es una especie de ave marina que ha sido ampliamente estudiada (Reyes-González y González-Solís, 2016), el conocimiento detallado de los movimientos de las poblaciones españolas permanece en buena parte desconocido para el público general. Como otras aves marinas, su modo de vida las convierte en buenos

Dispositivo	Rango de distancias	Resolución espacial	Resolución temporal	Ventajas	Inconvenientes
Marcadores PIT (RFID)*	Muy corto	Alta	Baja	Coste de los dispositivos bajo	Las localizaciones se limitan al lugar donde está el receptor. En general, bajo número de localizaciones. Las antenas de recepción son caras
Emisores de radio de alta frecuencia (VHF*)	Corto	Alta	Baja	Coste de los emisores bajo	La distancia entre emisor-receptor debe ser relativamente baja. La vida de la batería de los emisores es de pocas semanas
Emisores PTT* (Argos Doppler)	Corto a largo	Alta	Alta	Bajo peso (generalmente baterías solares)	Uso de satélites Argos para conocer la localización, que implica error espacial de varios kilómetros. Número de localizaciones por día limitado. Elevado coste por uso satelital
Registradores GPS	Corto a largo	Muy alta	Muy alta	Precisión de metros, resolución temporal muy alta (limitada sólo por la batería). Coste moderado	La vida de la batería condiciona el tamaño, peso y resolución temporal. Requieren de la recaptura del animal para descargar la información
Emisores PTT-GPS	Corto a largo	Muy alta	Muy alta	Precisión de metros (satélites GPS), resolución temporal muy alta (limitada sólo por la capacidad de la batería). Uso de satélites Argos para descargar la información de forma remota	Coste muy elevado, principalmente por el pago de los servicios del satélite en relación al número de localizaciones obtenido
Registradores GPS-GSM*	Corto a largo	Muy alta	Muy alta	Precisión de metros. Descarga de información a través de sistemas de telefonía móvil	Necesidad de cobertura telefónica para la descarga de datos. La vida de la batería condiciona el tamaño, peso y resolución temporal
Registradores GPS-VHF	Corto a largo	Muy alta	Muy alta	Precisión de metros. Descarga de información a través de receptor de radio VHF	Los datos sólo se descargan cuando el individuo entra en el área de recepción del receptor. Coste elevado
Geolocalizadores	Medio a muy largo	Media	Baja	Reducido peso (entre 0,6 y 3,6 g según modelos y fabricantes). Larga duración de las baterías	Error en el posicionamiento de 200 km en promedio. La resolución espacial varía con la latitud y con las estaciones. Requiere de la recaptura del animal para descargar los datos

** PIT: Passive Integrated Transponder. RFID: Radio Frequency Identification. VHF: Very High Frequency telemetry. PTT: Platform Transmitter Terminal. GSM: Global System for Mobile communications.*

Tabla 1
Principales dispositivos de seguimiento remoto utilizados para el estudio de la ecología espacial en aves.

Table 1
Tracking devices mainly used to study spatial ecology in birds.

indicadores de la salud de nuestros mares. Además, su carisma convierte a la pardela cenicienta en una excelente especie bandera. Es por ello que SEO/BirdLife la eligió como Ave del Año en 2013, con la intención de llamar la atención de la sociedad sobre los problemas de conservación de las aves marinas y nuestros mares. Dada la importancia de esta especie, en los últimos años la *Universitat de Barcelona* y SEO/BirdLife han trabajado profusamente para conocer aspectos básicos y fundamentales de su ecología, con el objetivo de poder mejorar su estado de conservación. Muchos de estos aspectos permanecen aún inéditos y se presentan por primera vez en esta obra.

De manera sencilla y rigurosa, esta monografía pretende dar a conocer los movimientos y la ecología en mar abierto de las poblaciones españolas de pardela cenicienta. Esto incluye: (1) identificar y caracterizar el rango de movimiento, las principales zonas de alimentación y el comportamiento durante la época reproductiva; (2) localizar las áreas de invernada y caracterizar su ecología y comportamiento durante este período; (3) identificar los principales corredores migratorios que conectan las zonas de cría con las áreas de invernada; y (4) caracterizar la fenología anual. La relevancia de este trabajo radica en que los resultados expuestos derivan del análisis de una potente base de datos recopilada desde 2007, gracias a los trabajos desarrollados en diferentes localidades, y que está formada por unos 300 viajes migratorios provenientes de más de 150 individuos marcados con geolocalizador y más de 1.500 viajes de alimentación provenientes de unos 300 individuos marcados con registradores GPS.

SOBRE LA PROTAGONISTA: LA PARDELA CENICIENTA

La pardela cenicienta podría considerarse como una de las aves marinas más representativas de nuestros mares. Se trata de una especie de ave pelágica típica, con alas largas y apuntadas, adaptadas para aprovechar al máximo los vientos que constantemente soplan sobre la superficie marina. Su ámbito de distribución se restringe mayoritariamente a las aguas cálidas o templadas del océano Atlántico y el Mediterráneo, ocupando especialmente zonas neríticas sobre la plataforma continental, pero también algunas áreas estrictamente

oceánicas, y alimentándose en ellas principalmente de peces epipelágicos, cefalópodos y krill, aunque a veces también de peces demersales descartados por barcos de pesca de arrastre. Una revisión completa y actualizada sobre la biología de la especie y sus problemas de conservación puede encontrarse en Reyes-González y González-Solís (2016).

Perteneciente al orden de los Procelariformes, ha sido considerada una especie politípica hasta hace pocos años, con la forma nominal *Calonectris diomedea* subsp. *diomedea* (Scopoli 1769), que se reproduce en islas e islotes del mar Mediterráneo, y la forma atlántica *Calonectris diomedea* subsp. *borealis* (Cory 1881) que cría principalmente en las islas de la Macaronesia (Canarias, Azores, Madeira y Salvajes; Martí y Del Moral, 2003) y en algunas islas e islotes de la costa atlántica ibérica y francesa (Granadeiro, 1991; Mays *et al*., 2006; Munilla *et al*., 2016), aunque existen también pequeños núcleos reproductores en el mar de Alborán.

Sin embargo, estudios genéticos recientes (Gómez-Díaz *et al*., 2006, 2009) apuntan que las dos subespecies están suficientemente diferenciadas como para ser consideradas especies distintas, si bien otros autores recomiendan aún cierta prudencia antes de tratarlas como especies diferentes, ya que consideran que la separación ha sido reciente y aún existe un flujo genético entre ambos taxones (Genovart *et al*., 2013). A pesar de que el debate aún sigue abierto, la separación como taxones específicos ya ha sido aceptada por comités especializados, como la entidad británica British Ornithologist Union y la propia BirdLife International (Sangster *et al*., 2012; Del Hoyo *et al*., 2014, 2016). Además, tal como muestran los resultados de este trabajo en las próximas páginas, existen también diferencias remarcables en diversos caracteres de su ecología, como los patrones migratorios, el comportamiento y la distribución invernal, que implican al menos la necesidad de tratarlas como unidades de conservación diferentes, y al mismo tiempo apoyan desde nuevos frentes la consideración de especies separadas. Así pues, en este trabajo las trataremos en general como diferentes especies: la pardela cenicienta atlántica (*C. borealis*) y la pardela cenicienta mediterránea (*C. diomedea*).

En lo que respecta a su estado de conservación, las poblaciones españolas de ambas especies están sufriendo un acusado declive poblacional, que es más marcado para la especie del Mediterráneo (Carboneras y Lorenzo, 2003). En el caso de la única población española de la especie mediterránea para la que se cuentan con datos de seguimiento poblacional durante una serie extensa de años (Pantaleu, Mallorca), los análisis de viabilidad poblacional indican una alta mortalidad adulta, y sugieren que las poblaciones del oeste mediterráneo se estarían manteniendo estables gracias a la incorporación de individuos desde las grandes colonias del centro del Mediterráneo, como Zembra en Túnez (Sanz-Aguilar *et al*., 2016).

En España, se estima una población de 30.000 parejas reproductoras para la especie atlántica (Lorenzo, 2004; BirdLife International, 2016) y de 10.000 parejas para la mediterránea (Carboneras, 2004; BirdLife International, 2016), aunque estas cifras deben tomarse con cautela, pues a menudo se basan en estimas mediante métodos de censo indirectos, o incluso en meras apreciaciones groseras.

El archipiélago de Canarias aglutina las principales colonias de pardela cenicienta atlántica en territorio español, con los núcleos reproductores más importantes en los islotes localizados al norte de Lanzarote (Alegranza, Montaña Clara y Lobos). Asimismo, existe una pequeña población en Galicia, de aparición reciente, y dos núcleos de reproducción en el Mediterráneo, en las islas Chafarinas y en el islote de Terreros. En el caso de la pardela cenicienta mediterránea, las islas Baleares, y en particular Menorca, acogen los núcleos reproductores de mayor entidad, con otras colonias de menor envergadura repartidas entre varios islotes del levante ibérico, así como en el mar de Alborán (islas Chafarinas).

Pardela cenicienta mediterránea con un registrador GPS recién colocado sobre su espalda.
© José Manuel Arcos

03 METODOLOGÍA

TECNOLOGÍAS DE SEGUIMIENTO REMOTO

En España se han instrumentado (es decir, marcado con instrumentos o aparatos para su estudio de forma remota) pardelas cenicientas con tres sistemas diferentes: emisores vía satélite (PTT), registradores GPS y geolocalizadores. Para esta monografía se han excluido los datos de PTT, obtenidos por SEO/BirdLife en varias colonias entre 2005 y 2007, ya que aportan información similar a la de los GPS, pero con menor frecuencia y precisión. Se describen a continuación, con más detalle, los dos sistemas restantes.

Registradores GPS

Los movimientos durante el período de reproducción se estudiaron utilizando registradores GPS de pequeño tamaño y peso (alrededor de 4,5 x 2 x 0,5 cm y unos 20 a 25 gramos —existe una ligera variación según el fabricante—), con antena cuadrada para la recepción de señal GPS, batería Li-Po (generalmente de entre 320 y 750 mAh) y memoria de almacenamiento. La localización geográfica se reconoce por triangulación a través de la red de satélites GPS, con una precisión estimada de 5-25 m (Forin-Wiart *et al*., 2015), y se almacena en una memoria interna junto con la fecha y hora del posicionamiento. Dado que no emiten la información, requieren la recaptura del ave para la recuperación y descarga de la misma. La elevada precisión de las localizaciones geográficas aportadas por estos dispositivos permite conocer con gran detalle las áreas de alimentación y las características de los movimientos durante el período reproductivo. Además, son idóneos para aves como las pardelas que realizan largos viajes de alimentación, que suelen durar hasta 15 o 20 días, tanto durante la incubación como la cría del pollo. La duración de la batería permite registrar trayectorias completas durante 15 días a una resolución de 5 min o 25 días a 15 min.

Estos dispositivos se fijan en las aves mediante un tipo especial de cinta adhesiva resistente al agua marina. El emisor queda fijado de forma estable a las plumas del dorso, a la altura de la columna vertebral. Por otro lado, el período de muda de las plumas corporales de la pardela cenicienta coincide con el período reproductivo, cuando suelen realizarse los marcajes, lo que limita las probabilidades de recuperación de los aparatos, aunque al mismo tiempo facilita que estos se desprendan del dorso del ave en caso de no ser recuperados, minimizando así las molestias.

En este trabajo se incluyen datos registrados a una resolución temporal de un punto cada 5 min (colonias del Mediterráneo) y de un punto cada 15 min (colonias del Atlántico). Esta diferente resolución responde a la diferente duración de los viajes de alimentación, más largos en promedio en las colonias atlánticas, lo que obliga a disminuir la resolución temporal para poder obtener viajes completos sin riesgo de que la batería se agote.

Geolocalizadores por niveles de luz

Para el estudio de la migración y el comportamiento en las áreas de invernada se utilizaron geolocalizadores por niveles de luz de los fabricantes British Antarctic Survey (BAS) y Biotrack LTd. Estos aparatos, a veces denominados *GLS* (de sus siglas en inglés *Global Location Sensor*), son un tipo de bitácora electrónico que mide y almacena, en su diseño más sencillo, dos informaciones básicas: la intensidad de luz y la hora del día. Estos dispositivos únicamente registran esta información y no emiten ningún tipo de señal, lo que implica que deben ser recuperados para descargar los datos que han almacenado mientras estaban colocados en el animal.

Estructura y funcionamiento

En la actualidad existen diversos fabricantes y modelos de geolocalizadores, tienen un peso de entre 0,6 y 3,6 g, y están compuestos por varios elementos protegidos por una pequeña carcasa de resina con forma rectangular o circular. Los elementos básicos de un geolocalizador del fabricante Biotrack son:

Pardela cenicienta mediterránea, marcada por el equipo de la Universitat de Barcelona en la colonia de Cala Morell (Menorca) en agosto de 2013, y que fue observada por el ornitólogo Javier Elorriaga en el golfo de Cádiz durante una campaña oceanográfica en septiembre del mismo año. Este ejemplar, cuyo registrador GPS no pudo ser recuperado y descargado, inició la migración cuando aún no se había desprendido el aparato unas cuatro semanas después de su marcaje.
Scopoli's shearwater tagged with a GPS logger by the team of the University of Barcelona. The bird was tagged at Cala Morell (Menorca) in August 2013. One month later, the ornithologist Javier Elorriaga observed and photographed it in the Gulf of Cádiz, during an oceanographic survey. This bird was not recaptured again after the GPS deployment and thus the logger was lost. Once the bird started the postnuptial migration, it left the Mediterranean Sea and visited the Atlantic area of the Gulf of Cádiz after crossing the Strait of Gibraltar. The device remained on its back at least four weeks after deployment.
© Javier Elorriaga

- Batería, similar a la pila de un reloj. Son de larga duración y permiten a los dispositivos funcionar durante largos períodos, de unos pocos meses hasta 4 ó 5 años según el modelo.
- Sensor fotoeléctrico. Mide la intensidad de luz ambiental que está llegando al dispositivo, en una escala de 0 a 64, y la registra cada 5 ó 10 minutos, según el modelo. Esta información es utilizada para inferir posteriormente la localización del animal.
- Reloj. Registra la fecha y hora desde el momento en que se activa el dispositivo.
- Conectores metálicos. Un cátodo y un ánodo sirven de conexión con el ordenador, y en algunos modelos, registran la conductividad eléctrica cada pocos segundos, lo que se utiliza para saber si el animal está posado sobre agua salada.
- Microprocesador. Selecciona qué parte de la información medida en tiempo real debe ser almacenada.
- Memoria interna. Almacena la información.

La geolocalización por niveles de luz es un método que ha sido empleado por marineros y navegantes durante siglos. Se basa en el hecho de que la duración de los días cambia con la latitud, mientras que la hora del mediodía cambia con la longitud. Conociendo el momento del alba y ocaso, es posible inferir el momento de mediodía y de medianoche para cada día con registro de datos, y a partir de ellos, inferir la longitud geográfica. Por otro lado, gracias a la fecha y a la duración del día (tiempo transcurrido entre cada alba y ocaso, que varía sólo con la latitud), es posible inferir la latitud geográfica, excepto en fechas cercanas a los equinoccios. Ello se debe a que durante los equinoccios la duración del día y de la noche es exactamente la misma en todo el globo terráqueo y, por tanto, no es posible inferir la latitud. Este hecho es la principal fuente de error en la precisión de las localizaciones geográficas obtenidas mediante geolocalización por niveles de luz (Hill, 1994). Es importante remarcar que este error no se restringe exclusivamente al período equinoccial, sino que su influencia se extiende en el tiempo y es variable en función de la latitud a la que se encuentre el animal en cada momento, cambiando además su sentido latitudinal entre períodos inter-equinocciales (Lisovski *et al*., 2012). La longitud, sin embargo, no se ve afectada por los equinoccios. El error promedio de posicionamiento para los geolocalizadores utilizados en aves marinas en el medio oceánico, donde se pueden producir interferencias por nubes pero no aquellas debidas a la cobertura vegetal, ha sido estimado en unos 200 km (Phillips *et al*., 2004), siendo mínimo en los solsticios y máximo en fechas próximas a los equinoccios.

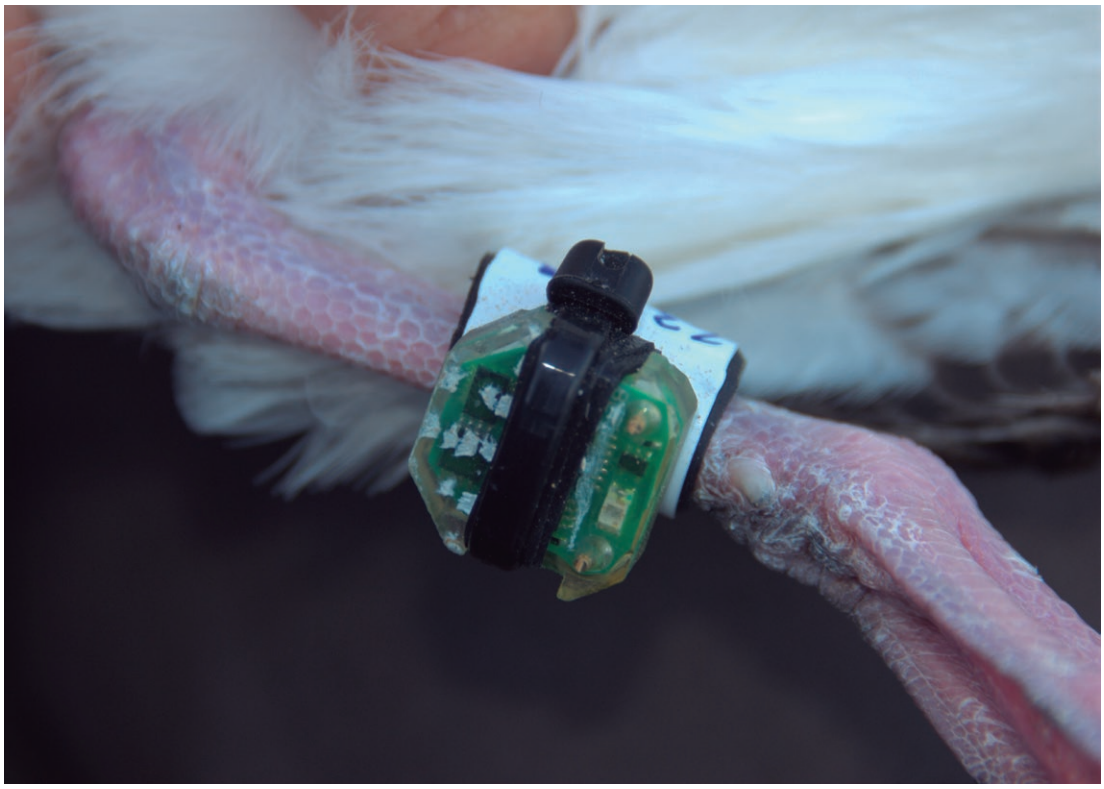
Así pues, los geolocalizadores cuentan principalmente con dos debilidades. Una de ellas es su amplio margen de error, intrínseco al método.

Aunque en su defensa, se incide en que la información aportada es, incluso así, extremadamente valiosa para estudios de migraciones de largo recorrido a gran escala. Su otra debilidad es el largo tiempo de procesamiento de la información almacenada hasta obtener las localizaciones geográficas, muy diferente de lo que ocurre con dispositivos como los registradores GPS o los PTT, en los que los datos que directamente se descarga de los dispositivos son las localizaciones geográficas. Las ventajas de los geolocalizadores, por el contrario, son su reducido peso, lo que permite marcar mayor número de especies de aves, y su pequeño tamaño, características que permiten marcajes de larga duración sin afectar a los individuos.

No en vano, en lo que respecta a sus debilidades, se ha de remarcar que en la actualidad varios equipos de investigación en el mundo trabajan en el diseño e implementación de algoritmos que permitan tanto reducir el tiempo de análisis y post-procesamiento, como disminuir el error de posicionamiento en base a modelos probabilísticos (Gunnarsson *et al*., 2002; Ristic *et al*., 2004; Tremblay *et al*., 2009; Rakhimberdiev *et al*., 2015, 2016; Merkel *et al*., 2016). Un ejemplo de estos métodos de refinamiento de las localizaciones ha sido utilizado en este trabajo, tal como se detalla más adelante.

Análisis de las curvas de luz e inferencia de localizaciones

La información proveniente de los geolocalizadores utilizados en este trabajo fue procesada mediante el software Bastrack©, desarrollado para tal fin por el instituto de investigación británico British Antarctic Survey. Las curvas de luz diarias fueron inspeccionadas visualmente para localizar posibles interferencias en los momentos de alba y ocaso que provocan estimaciones geográficas erróneas. Cuando se localizaron interferencias crepusculares, éstas fueron corregidas manualmente si existía una correspondencia evidente en la secuencia temporal de albas y ocasos previos y posteriores al crepúsculo con interferencia. Si la corrección no era posible, estos crepúsculos se etiquetaban mediante una escala de incertidumbre en función del desajuste temporal respecto al momento de crepúsculo teórico. En todos los geolocalizadores analizados se utilizó el valor de luminosidad de 20 como umbral entre alba y ocaso. Este valor de luminosidad se relaciona con un determinado ángulo solar a partir de los valores de luz obtenidos durante un período de calibración en el que los geolocalizadores son expuestos al aire libre en una localidad conocida durante unos días, con anterioridad a la colocación en el ave. Gracias al período de



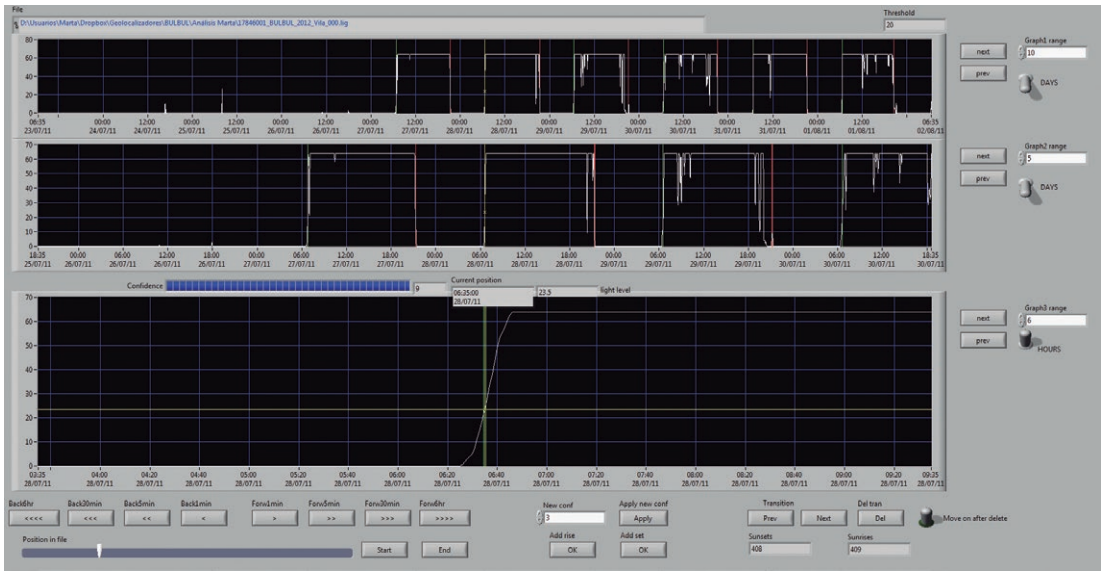
Geolocalizador por niveles de luz montado sobre una anilla de PVC y utilizado para el seguimiento remoto de pardela cenicienta durante la migración e invernada.
Light level geolocator mounted on a plastic ring. This kind of logger is used to track the movements of shearwaters during migration and wintering.
© Universitat de Barcelona

Los sensores de conductividad de los geolocalizadores registran cuándo el ave está en contacto con el agua, lo que permite inferir su comportamiento.
Light level geolocators equipped with wet-dry sensors allow researchers to infer the activity budgets of birds. © José Manuel Arcos

calibración se obtiene un valor de ángulo solar que se relaciona con el valor 20 de luminosidad fijado como umbral entre albas y ocasos. Dicho valor de ángulo solar se utiliza para inferir el posicionamiento geográfico del animal fuera de los períodos de calibración. Para todos los geolocalizadores utilizados en este trabajo, el valor de ángulo solar obtenido estuvo entre -2 y -6 grados (considerando el crepúsculo civil; Fox, 2010). Con el proceso anterior se generan dos localizaciones por día del calendario, una para el mediodía y otra para la medianoche, como puntos intermedios entre cada alba y ocaso. La credibilidad de cada localización obtenida fue asignada mediante supervisión sobre un mapa atendiendo a su distancia a la localización previa, al valor de incertidumbre previamente asignado a su crepúsculo en la supervisión de las curvas de luz, y al número de días hasta o desde el equinoccio. Este valor de credibilidad fue utilizado para retener exclusivamente las localizaciones más creíbles. A continuación se aplicó para cada trayectoria un filtro de velocidad cuadrática (McConnell *et al.*, 1992), identificando como inciertas las localizaciones con velocidad superior al percentil 95 de la distribución de valores de velocidad obtenidos.

Modelización de las localizaciones geográficas

La migración de la pardela cenicienta coincide en mayor o menor grado con los equinoccios de otoño y primavera. Por ello, y por el elevado número de interferencias que la geolocalización por niveles de luz conlleva, especialmente sobre un conjunto de datos tan grande como el tratado en este trabajo (figura 3), se llevó a cabo un proceso de modelización sobre las localizaciones obtenidas en el paso anterior, con el fin de definir las trayectorias que con mayor probabilidad siguieron las aves en sus movimiento anuales (Tremblay *et al.*, 2009). El movimiento animal puede interpretarse como una serie temporal de pasos, donde cada paso se caracteriza por una distancia determinada entre localizaciones geográficas, una velocidad, y un azimut. La distribución probabilística de los valores de azimut y de velocidad en la serie temporal determina el tipo de movimiento del animal, que puede ser una simple línea recta o un complejo movimiento aparentemente aleatorio. De acuerdo con esto,



Entorno de trabajo del software TransEdit de Bastrack para la visualización y procesamiento de las curvas de luz registradas por un geolocalizador.
Light curves registered by a light level geolocator, visualized through the software TransEdit from the suite Bastrack.
© BAS

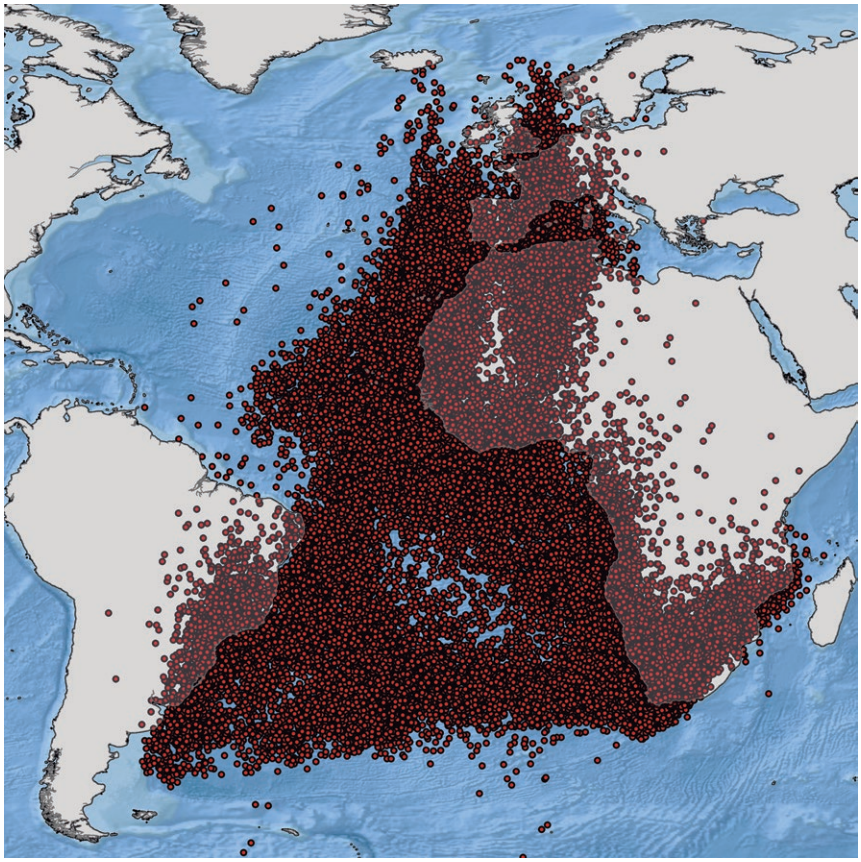


Figura 3
Conjunto total de localizaciones geográficas obtenidas por geolocalización tras el proceso de análisis y filtrado. Debe remarcarse que la imagen no muestra las localizaciones correspondientes a los 20 días previos y posteriores a los equinoccios por su elevado error. A pesar de ello, su influencia fuera de esa ventana temporal, aunque es menor, sigue existiendo. Así, este efecto sumado a las interferencias en la luz provoca que numerosas localizaciones se sitúen sobre los continentes, cuando se sabe que las pardelas raramente se adentran en tierra firme. Es además necesario recordar que las localizaciones sobre el mar pueden estar sujetas al mismo grado de error, aunque no seamos capaces de detectarlo.

Figure 3
Complete set of locations obtained from geolocators, after the speed filtering, removing locations obtained from light curves with high level of interference, and removing all locations inside a 20 days window around the equinoxes. Despite these filters, the influence of the equinoxes is still relevant. The high error of these devices results in a relevant percentage of locations on land, when we actually know shearwaters rarely travel inland. Note that locations over the sea are subject to the same error rate than those on land, although in this case it is difficult to recognise.

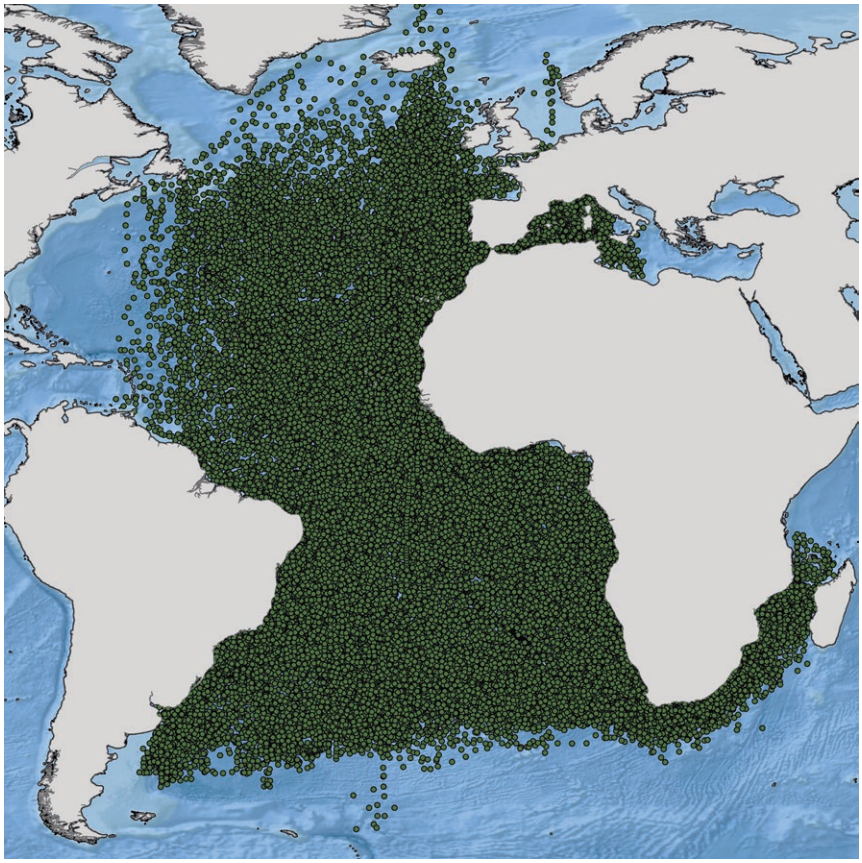


Figura 4
Localizaciones geográficas obtenidas tras el proceso de modelización de trayectorias, siguiendo el método de Tremblay *et al.* (2009). En este caso, las localizaciones ocurridas en los períodos de equinoccio sí se muestran en el mapa, dado que también son incluidas en el proceso de modelización. Estas posiciones fueron utilizadas para los sucesivos análisis.

Figure 4
Locations obtained after applying the modelling method developed by Tremblay *et al.* (2009) on the geolocation data. In this map, locations during equinox periods were not removed, given that the modelling method is able to compensate for this error. For further analyses we used the modelled data.

cada posible paso puede ser predicho, con una credibilidad probabilística asociada, mediante la selección aleatoria de valores de velocidad y azimut consecutivos y la ponderación en base a información adicional conocida (Tremblay *et al*., 2009). En el caso de la especie estudiada, esta información adicional incluía el lugar de inicio de cada viaje (la colonia de cría), las localizaciones previas y posteriores, la fiabilidad de la longitud geográfica (que no es afectada por los equinoccios), la velocidad máxima de vuelo, y la obligatoriedad de que las localizaciones geográficas se sitúen sobre el mar en el caso de las aves marinas pelágicas.

Para cada trayectoria resultante del análisis de las curvas de luz se generaron 50 posibles trayectorias de las que se obtuvo finalmente una trayectoria promedio por individuo y año, con 4 localizaciones interpoladas por día (figura 4), siguiendo un método mejorado basado en el trabajo de Tremblay *et al*. (2009).

Tanto para los mapas representando la distribución anual y de las rutas migratorias, como para los análisis con variables ambientales y los análisis de corredores migratorios, se emplearon las trayectorias obtenidas tras el proceso de modelización.

COLONIAS ESTUDIADAS

En esta monografía se han utilizado datos de pardela cenicienta obtenidos entre 2007 y 2015, en el marco de diferentes proyectos de investigación desarrollados fundamentalmente por la *Universitat de Barcelona*. Si bien se han usado datos de todas las colonias en las que se habían instrumentado animales y se contaba con un tamaño muestral adecuado, en el caso de los GPS sólo se han usado por cada localidad los datos del año del que se tenían mayor cantidad de viajes registrados, con objeto de simplificar los análisis. En el caso de los geolocalizadores se ha contado con datos obtenidos por la *Universitat de Barcelona* en tres localidades, colocados entre 2007 y 2012 y recuperados entre 2008 y 2013. En el caso de los registradores GPS, los datos corresponden a trabajos desarrollados por la *Universitat de Barcelona* y por SEO/BirdLife en un total de 13 localidades (2007-2015). En conjunto, supone un elevado porcentaje de las colonias donde la especie se reproduce en España, incluyendo Canarias, Baleares, islotes del mar de Alborán y Galicia, por lo que esta obra ofrece una extensa representación del conjunto de nuestras poblaciones. Concretamente, se incluyen datos obtenidos de seguimiento remoto de pardelas en las siguientes localidades:

1. **Barranco de Veneguera** (Gran Canaria, islas Canarias). Englobado dentro de la IBA marina *ES395* y la ZEPA *ES0000530 Espacio Marino de Mogán-La Aldea*, con una población reproductora estimada de unas 1.000 parejas de pardela cenicienta atlántica. Se incluyen en este trabajo datos obtenidos tras el marcaje con registradores GPS durante el período reproductor de 2012 (época prepuesta, de incubación y de cría del pollo) y con geolocalizadores entre los años 2007 y 2013.

2. **Islote de Montaña Clara** (Lanzarote, islas Canarias). Englobado en la IBA marina *ES327* y en la ZEPA *ES0000532 Espacio Marino de los Islotes de Lanzarote*, junto con los islotes de La Graciosa, Roque del Este, Roque del Oeste y Montaña Clara. La IBA recoge el conjunto de colonias de mayor entidad de la especie atlántica en España, con más de 11.000 parejas reproductoras. Se incluyen en este trabajo datos obtenidos tras el marcaje con registradores GPS en la época de cría del pollo de 2015 y con geolocalizadores en 2011 y 2012.

3. **Islote de Alegranza** (Lanzarote, islas Canarias). También englobado en la IBA marina *ES327* y en la ZEPA *ES0000532 Espacio Marino de los Islotes de Lanzarote*. Con unos escasos 10 km^2, este islote acoge probablemente el núcleo reproductor más importante de la especie atlántica en España, con más de 8.000 parejas, de las 11.000 estimadas para el conjunto de la IBA. Se incluyen en este trabajo datos obtenidos con registradores GPS durante la época de cría del pollo de 2010.

4. **Parque Nacional de Timanfaya** (Lanzarote, islas Canarias). El espacio marino adyacente a este parque nacional se engloba en la IBA marina *ES401* y en la ZEPA *ES0000531 Espacio Marino de La Bocaina.* La población estimada para el conjunto de la IBA es de entre 1.350 y 1.450 parejas de la especie atlántica. Se incluyen aquí los datos obtenidos con registradores GPS durante la época de cría del pollo de 2015.

5. **Islas Cíes** (Galicia). Englobadas dentro del Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia, en la IBA marina *ES402* y en la ZEPA *ES0000499 Espacio Marino de las Rías Baixas de*

Vista de uno de los acantilados costeros de Veneguera, al suroeste de Gran Canaria. Veneguera cliff from the sea. The southwest coast of Gran Canaria hosts an important breeding colony of Cory's shearwaters. © Zuzana Zajková

Montaña Clara, islote deshabitado al norte de Lanzarote, donde se reproduce un elevado número de parejas de pardela cenicienta atlántica. Montaña Clara, a desert islet north of Lanzarote, hosts a large colony of Cory's shearwaters. © Jacob González-Solís

El islote de Alegranza, en el Archipiélago Chinijo, aloja la mayor colonia de pardela cenicienta atlántica de las Islas Canarias. En el horizonte se observa el islote de Montaña Clara. Alegranza, in the Chinijo Archipelago, home to the largest breeding colony of Cory's shearwaters in the Canary Islands. Montaña CLara Islet is visible on the horizon. © Juan Bécares

Acantilados costeros del Parque Nacional de Timanfaya, en la isla de Lanzarote. Cliffs in the coast of Timanfaya National Park, in Lanzarote Island. © Juan Bécares

Vista del extremo norte de la isla de Monte Agudo, en Cíes (Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia), donde se localiza un pequeño núcleo reproductor de pardela cenicienta atlántica recientemente establecido. View of the north end of the island of Monte Agudo, in Cíes (Spanish National Park of Atlantic Islands of Galicia), where a small breeding colony of Cory's shearwaters has recently established. © José Manuel de los Reyes

El pequeño archipiélago de las Islas Chafarinas, frente a la costa este de Marruecos, alberga una importante colonia mixta de pardelas cenicientas mediterráneas y atlánticas. Chafarinas Islands, in the Alboran Sea, off the eastern coast of Morocco, host an important mixed breeding colony of Scopoli's and Cory's shearwaters. © Juan Bécares

Galicia, acogen una pequeña colonia de pardela cenicienta atlántica recientemente fundada (2007) con poco más de una veintena de nidos aparentemente ocupados (Munilla *et al*., 2016). En esta colonia se llevaron a cabo marcajes con registradores GPS durante la época de cría del pollo del año 2015.

6. **Islas Chafarinas**. La IBA marina *ES220* y la ZEPA *Islas Chafarinas ES0000036* cuenta con una población reproductora estimada de 800-1.000 parejas de la especie mediterránea y unas 20-30 parejas de la especie atlántica. Se sabe que también se forman algunas parejas híbridas (Gómez-Díaz *et al*., 2009). Aunque también existen individuos reproductores de la especie atlántica, su población no ha sido cuantificada. Se incluyen en este trabajo datos provenientes de los marcajes con registradores GPS durante la época de cría del pollo del año 2011.

7. **Islote de Terreros** (Almería). Englobado en la IBA marina *ES170* y la ZEPA *ES0000507 Espacio Marino de los Islotes Litorales de Murcia y Almería,* cuenta en la actualidad con una población reproductora de apenas una decena de parejas (autores, datos inéditos). Es, junto con Chafarinas, la única colonia donde se reproduce la especie atlántica dentro del mar Mediterráneo, y hasta donde se conoce, casi todos los individuos presentes pertenecen a esta especie. En esta colonia se llevaron a cabo marcajes con registradores GPS durante la época de cría del pollo del año 2014.

8. **Isla de Las Palomas** (Murcia). Englobada también en la IBA marina *ES170* y la ZEPA *ES0000507 Espacio Marino de los Islotes Litorales de Murcia y Almería*, con una población reproductora estimada de 37-88 parejas de la especie mediterránea en la isla. En esta colonia se llevaron a cabo marcajes con registradores GPS durante la época de cría del pollo del año 2014.

9. **Islas Columbretes** (Comunidad Valenciana). Situadas a unos 55 km frente a las costas de Castellón, están englobadas en la IBA marina *ES409* y la ZEPA *ES0000512 Espacio Marino del Delta de l'Ebre-Illes Columbretes.* Se estima que su colonia acoge unas 63 parejas reproductoras de la especie mediterránea. Se incluyen aquí los datos provenientes de los marcajes con registradores GPS que se llevaron a cabo en este espacio en 2012, durante la época de cría del pollo.

10. **Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera** (islas Baleares). El parque nacional y sus aguas adyacentes se engloban en las IBA marinas *ES324 Archipiélago de Cabrera* y *ES415 Aguas del sur de Mallorca y Cabrera*. Cuenta con una población reproductora estimada de 356 parejas de la especie mediterránea. Se incluyen los datos de los marcajes realizados durante la época de cría del pollo del año 2015 con registradores GPS, en los islotes de Na Pobra y Na Foradada.

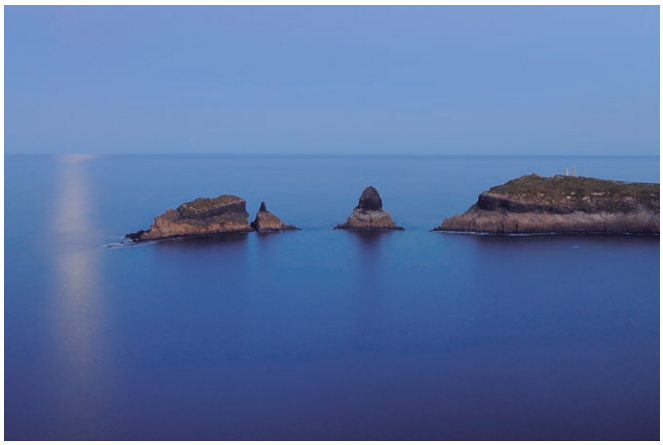
11. **Acantilados de Cala Morell**, Menorca (islas Baleares). Estos acantilados, englobados en la IBA marina *ES418* y la ZEPA *ES0000521 Espacio Marino del Norte y Oeste de Menorca,* acogen el mayor núcleo de la especie mediterránea en el conjunto de las islas Baleares, con una población reproductora estimada de entre 1.000 y 6.000 parejas, aunque la estima es controvertida debido a la inaccesibilidad del terreno. Se incluyen datos procedentes del marcaje con registradores GPS durante el período reproductivo (época prepuesta, de incubación y de cría del pollo) del año 2014.

12. **Isla del Aire**, Menorca (islas Baleares). Englobada dentro de la IBA marina *ES419* y la ZEPA *ES0000522 Espacio Marino del Sureste de Menorca,* con una población reproductora estimada de unas 50 parejas de la especie mediterránea. Los marcajes con registradores GPS en esta pequeña isla se realizaron durante la época de cría del pollo del año 2007.

13. **Es Pantaleu**, Mallorca (islas Baleares). Pequeño islote incluido en el Parque Natural de Sa Dragonera, sus aguas se encuentran englobadas en la IBA marina *ES416* y la ZEPA *ES0000519 Espacio Marino del Poniente de Mallorca*. La población reproductora estimada para el conjunto de la IBA es de 210 parejas de la especie mediterránea. Se incluyen en este trabajo los datos obtenidos del marcaje con registradores GPS durante la época de cría del pollo del año 2007 y con geolocalizadores durante los años 2009 a 2013.

Costa acantilada del pequeño islote de Terreros, en Almería, lugar de reproducción de una pequeña colonia de pardela cenicienta atlántica. Cliff of the small islet of Terreros, close to the coast of Almería, where a tiny population of Cory's Shearwater breeds. © Manuel Soto Cárdenas

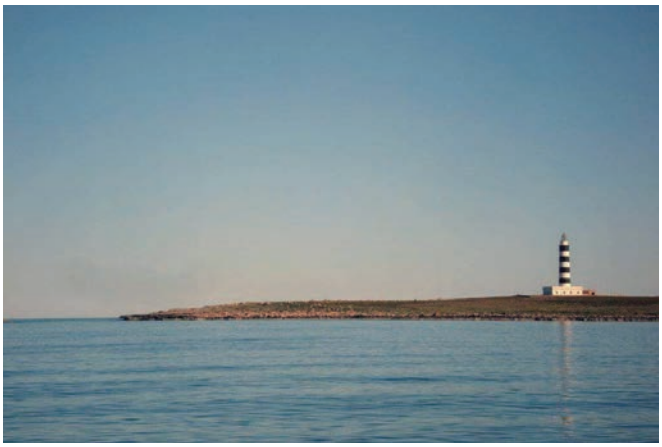
Isla de las Palomas, en el litoral de Murcia, donde cría un pequeño número de pardelas cenicientas mediterráneas. Palomas Islet, close to the coastline of Murcia, holds a small breeding colony of Scopoli's shearwaters. © Elisa Miquel



Las Islas Columbretes, frente a las costas de Castellón, albergan una colonia de pardela cenicienta mediterránea.
Columbretes Islands, off the coast of Castellón, host a breeding colony of Scopoli's shearwaters. © Juan Bécares

Isla e islotes del Parque Nacional Marítimo-Terrestre del Archipiélago de Cabrera.
Island and islets of the Spanish National Park of Cabrera Archipelago.
© Aïda Sabaté

Acantilados de Cala Morell, en el noroeste de la isla de Menorca, donde se encuentra una importante colonia de pardela cenicienta mediterránea. Cala Morell cliffs, in the northwest coast of Menorca, where an important breeding colony of Scopoli's shearwaters can be found. © Juan Bécares



La isla del Aire, en el extremo sudeste de la isla de Menorca, alberga una modesta colonia de pardelas cenicientas mediterráneas durante la estación reproductora.
The Aire islet, in the southeast of Menorca, is home to a modest colony of Scopoli's shearwaters during the breeding period. © Manolo García Tarrasón

Pantaleu, un pequeño islote frente a la costa noroccidental de Mallorca donde existe una colonia de pardela cenicienta del mediterráneo.
Pantaleu, a small islet off the northwest coast of Mallorca, where there is a breeding colony of Scopoli's shearwaters.
© *GEP (IMEDEA)*

El ejemplar de la foto lleva en su pata una anilla metálica que lo identifica.
This bird is wearing an identifying metallic ring in the tarsus.
© José Manuel Arcos

La localización de cada una de las colonias puede verse en la figura 5. Un repaso a la importancia de cada uno de los espacios y sus problemas de conservación pueden consultarse en Arcos *et al*. (2009) y en la orden ministerial por la que se declararon las ZEPA marinas en España (BOE, 2014).

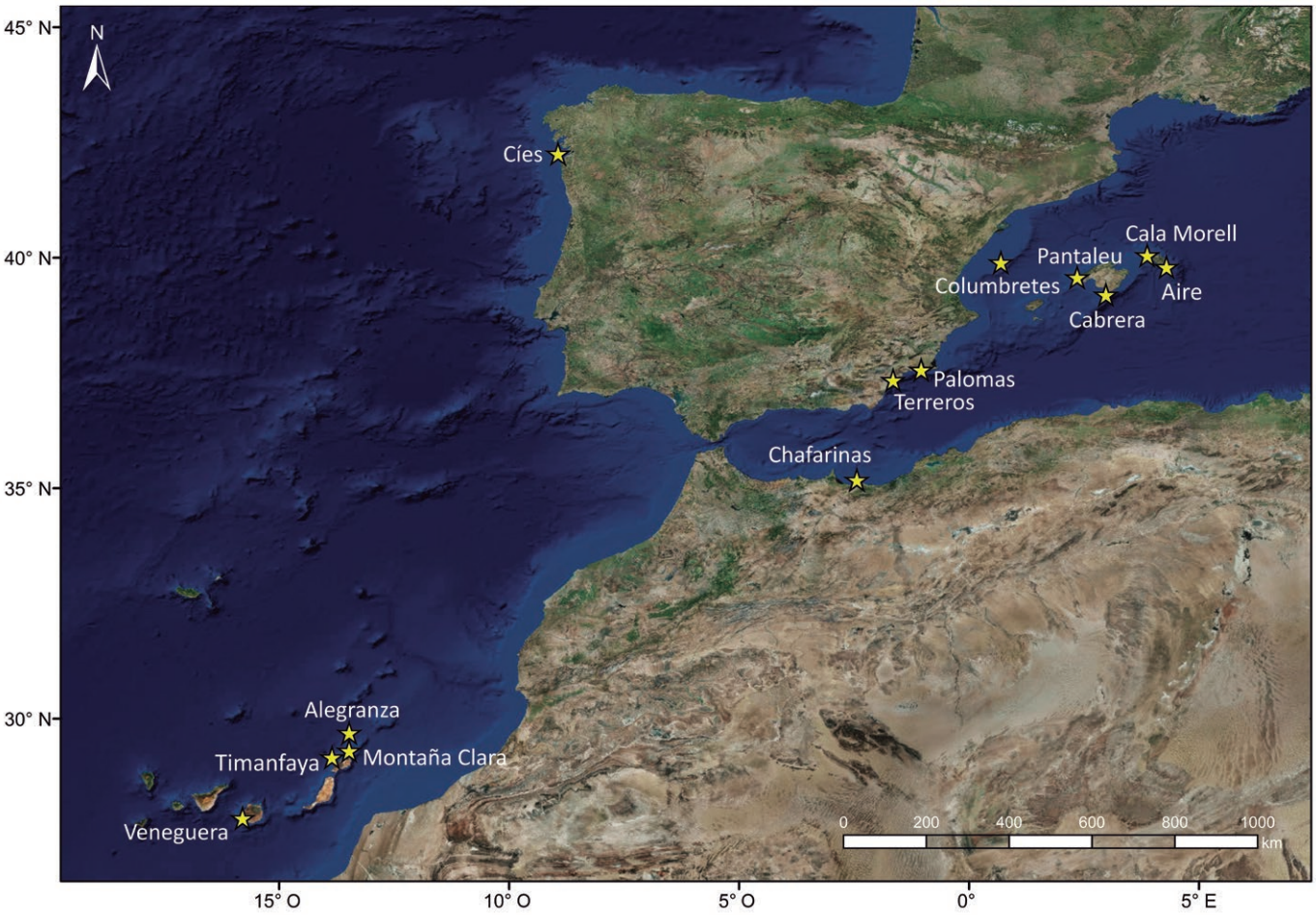


Figura 5

Localización de las colonias de cría de pardela cenicienta en las que se realizaron marcajes con dispositivos de seguimiento remoto incluidos en este trabajo. En todas ellas se marcaron aves con registradores GPS para determinar el rango de distribución y las zonas de alimentación durante la época reproductiva. Por otro lado, en las colonias de Veneguera, Montaña Clara y Pantaleu se marcaron también individuos con geolocalizador para poder determinar las áreas de invernada y el comportamiento migratorio.

Figure 5

Spatial location of breeding colonies of Cory's and Scopoli's shearwaters in Spain where tracking devices were deployed. From northeast to southwest, colonies are located in: Balearic archipelago (Cala Morell and Aire Islet, in Menorca, and Pantaleu Islet and Cabrera National Park, in Mallorca), Castellón offshore islets (Columbretes), Southeast Spain (Palomas and Terreros Islets), Alborán Sea (Chafarinas Islets), and Canary archipelago (Alegranza and Montaña Clara Islets, Timanfaya National Park in Lanzarote, and Veneguera in Gran Canaria). In all the colonies birds were tracked with GPS loggers to reveal movement range and foraging areas during the breeding period. In the colonies of Veneguera, Montaña Clara and Pantaleu birds were also tracked using light level geolocators to get insights of their winter distribution, migratory flyways and year-round behaviour.

Tabla 2
Número de localizaciones geográficas, de viajes de alimentación, y de individuos de pardela cenicienta seguidos con registradores GPS por cada especie, colonia y año, que han sido considerados para los análisis en esta monografía.

Table 2
Number of locations, foraging trips, and individuals tracked using GPS loggers. Table on the top corresponds to Scopoli's and table below corresponds to Cory's shearwaters. Columns, from left to right, mean: Colony, year and breeding stage (prelaying, incubation, chick-rearing).

Colonia	Año	Período	N.º de localizaciones	N.º de individuos	N.º de viajes
Pardela cenicienta mediterránea (*C. diomedea*)					
Aire	2007	Cría del pollo	5.770	4	9
Cabrera	2015	Cría del pollo	82.730	32	219
Chafarinas	2011	Cría del pollo	16.019	8	40
Columbretes	2012	Cría del pollo	70.051	18	182
Cala Morell	2014	Prepuesta	277.246	51	400
	2014	Incubación	22.098	10	19
	2014	Cría del pollo	69.386	25	134
Palomas	2014	Cría del pollo	104.633	21	111
Pantaleu	2007	Cría del pollo	5.044	6	22
Pardela cenicienta atlántica (*C. borealis*)					
Alegranza	2010	Cría del pollo	33.044	27	27
Chafarinas	2011	Cría del pollo	1.332	1	2
Cíes	2015	Cría del pollo	8.358	3	16
Montaña Clara	2015	Cría del pollo	21.859	10	34
Terreros	2014	Cría del pollo	7.426	3	20
Timanfaya	2015	Cría del pollo	39.249	29	176
Veneguera	2012	Prepuesta	4.042	11	51
	2012	Incubación	24.035	21	39
	2012	Cría del pollo	21.280	19	45

La colonia de pardela cenicienta atlántica de los acantilados de Veneguera, al suroeste de Gran Canaria, ha sido ampliamente estudiada desde hace más de una década por el equipo de la *Universitat de Barcelona*.
Cory's shearwaters breeding in Veneguera (Gran Canaria) have been studied and monitored for more than a decade by the team of the University of Barcelona.
© José Manuel de los Reyes

ESFUERZO DE MUESTREO, TAMAÑO MUESTRAL Y PERÍODOS ANALIZADOS

En lo que respecta a los marcajes con registradores GPS, con el fin de simplificar los análisis, se ha incluido en este trabajo un solo año de datos para cada una de las colonias de marcaje, aun cuando nuestros equipos cuentan con datos recogidos en diferentes años en varias de las colonias. Tan sólo en los casos concretos de las colonias de Cala Morell (Menorca) y Veneguera (Gran Canaria), donde se han realizado programas intensivos de marcaje, se incluyen en este trabajo los años para los que contamos con datos a lo largo de toda la época reproductiva, con objeto de analizar la variabilidad en las áreas utilizadas y en el comportamiento entre los períodos de prepuesta, de incubación, y de cría del pollo. Para el resto de colonias, sin embargo, se incluyen datos de marcajes realizados tan sólo durante el período de cría del pollo. Este último período es probablemente el más estudiado y en el que más esfuerzo de muestreo se ha invertido en términos generales. Es, por tanto, el más apropiado para hacer comparaciones entre colonias, por lo que se dan variables descriptivas de los viajes de alimentación para todas las colonias en este período. En resumen, se incluyen en este trabajo datos provenientes de 13 localidades y 6 años (2007, 2010, 2011, 2012, 2014, 2015),

	Pardela cenicienta mediterránea (*C. diomedea*)	Pardela cenicienta atlántica (*C. borealis*)	
Colonia	**Pantaleu**	**Veneguera**	**Montaña Clara**
Invernada	**N.º de viajes**	**N.º de viajes**	**N.º de viajes**
2007-2008	-	25	-
2008-2009	-	26	-
2009-2010	20	26	-
2010-2011	24	44	-
2011-2012	22	58	18
2012-2013	6	28	12
N.º de individuos	**46**	**95**	**20**

Tabla 3
Número de viajes obtenidos por año y número total de individuos diferentes seguidos con geolocalizador en Pantaleu (Mallorca, especie mediterránea), y en Veneguera y Montaña Clara (Gran Canaria y Lanzarote, especie atlántica).

Table 3
Number of trips per year and total number of individuals tracked by light level geolocation at the breeding colonies of Pantaleu (Mallorca, Balearic Islands, where Scopoli's Shearwater breeds) and Veneguera and Montaña Clara (Gran Canaria and Lanzarote, Canary Islands, where Cory's Shearwater breeds).

provenientes de 299 individuos que aportaron 813.602 localizaciones y 1.546 viajes de alimentación registrados.

En lo que respecta a los geolocalizadores, se incluyen datos provenientes de 214 geolocalizadores recuperados, que en promedio estuvieron operativos durante un año y medio, colocados en tres localidades diferentes entre los años 2007 y 2012, y recuperados desde 2008 hasta 2013. La base de datos resultante tras el proceso de análisis de las curvas de luz sin filtrado contiene un total de 203.427 localizaciones geográficas, correspondientes a 309 trayectorias anuales de 161 individuos diferentes, una vez excluidos los viajes migratorios cuyo registro quedó incompleto. De ellos, 46 individuos de Pantaleu aportaron 72 viajes, 95 individuos de Veneguera aportaron 207 viajes, y 20 individuos de Montaña Clara aportaron 30 viajes.

La información relativa al volumen de datos obtenido por especie, colonia de cría, y año se reflejan en las tablas 2 y 3 para registradores GPS y geolocalizadores, respectivamente.

DISTRIBUCIÓN Y COMPORTAMIENTO

Zonas de alimentación durante la época reproductiva

La información extraída de los registradores GPS permitió conocer los movimientos individuales de las aves instrumentadas y su distribución durante la época de cría. Como variables descriptivas de los viajes de alimentación durante el período de cría del pollo se calcularon para cada colonia la mediana y el intervalo de confianza al 95% de las variables: (1) distancia total recorrida, como la longitud total recorrida en todo el viaje desde su inicio en la colonia de cría; (2) duración total del viaje en horas, como el tiempo pasado desde el inicio del viaje hasta el retorno del individuo a la colonia; y (3) distancia máxima, como la distancia desde la colonia al punto más lejano alcanzado durante el viaje. Los intervalos de confianza se calcularon mediante técnicas de remuestreo estadístico.

Las zonas principales de alimentación durante la época reproductiva se identificaron utilizando los viajes ocurridos durante el período de cría del pollo de todas las colonias consideradas, pero también los viajes de incubación de Veneguera y Cala Morell. Para la identificación de estas zonas se utilizó el método de estimadores de densidad *Kernel* (KDE, por sus siglas en inglés) con distribución gaussiana (Fieberg y Kochanny, 2005; Kie *et al.*, 2010; Lascelles *et al.*, 2016). El método *de estimación de densidades Kernel* es una estimación de probabilidad de ocurrencia en el espacio basada en la distribución y densidad de localizaciones, con la que se obtiene una superficie continua en el espacio con una probabilidad de presencia creciente cuanto mayor es la intensidad de uso por parte de las aves. Es un método ampliamente utilizado en los estudios de seguimiento remoto de aves marinas (Wood *et al.*, 2000), incluyendo su empleo como herramienta para el diseño de áreas marinas protegidas, por ser sus resultados fácilmente interpretables (Arcos *et al.*, 2012; Lascelles *et al.*, 2016). Las zonas de alimentación se identificaron utilizando exclusivamente localizaciones correspondientes a comportamiento de búsqueda intensiva, previamente identificadas a través del método *EMbC* (*Garriga et al.* 2016; véanse detalles de esta metodología en el apartado *Comportamiento durante la cría*). Además, para evitar un sesgo en representatividad de las zonas próximas a cada colonia (donde por motivos evidentes la densidad de localizaciones es siempre mayor), en detrimento de zonas muy importantes en zonas distantes, el cálculo se hizo en varios pasos sucesivos, excluyendo primero las localizaciones a menos de 100 km de la colonia, después sin excluirlas, y por último, combinando todos los polígonos generados en uno común.

Las pardelas se caracterizan por volar a menudo a ras del agua. Su capacidad para aprovechar los vientos que siempre soplan sobre la superficie del mar les permite recorrer enormes distancias en los océanos. Shearwaters usually flight really close to the sea surface. Their ability to take advantage of the always blowing winds on the sea surface allows them to travel huge distances over the oceans. © José Manuel Arcos

Identificación de corredores migratorios

Para la identificación de los corredores migratorios se consideraron únicamente las localizaciones registradas entre el inicio de la migración postnupcial y la llegada al área principal de invernada, y las que tuvieron lugar entre el inicio de la migración prenupcial y la llegada al área de cría. Se utilizaron únicamente las trayectorias que se registraron completas, sin ningún día con falta de información. Los viajes generados a partir de las localizaciones geográficas modelizadas fueron agrupados por área principal de invernada, y sobre ellos se aplicaron estimadores de densidad Kernel basados en movimiento (*MKDE*, por sus siglas en inglés) para identificar los corredores migratorios, diferenciando entre migración postnupcial y prenupcial. A diferencia del método Kernel clásico, que considera las localizaciones independientes entre sí y la probabilidad de distribución en el espacio acorde a una función gaussiana, el método Kernel basado en movimiento *MKDE* tiene en cuenta la interrelación y dependencia entre localizaciones consecutivas, incorporando así al Kernel clásico el concepto de dinamismo intrínseco a las trayectorias (Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012). Es, por tanto, un método más apropiado para el estudio de aspectos espacialmente dinámicos en ecología animal, como las migraciones.

Áreas de invernada: situación geográfica, conectividad migratoria y fidelidad espacio-temporal

Se han considerado como áreas de distribución invernal aquéllas con un período de residencia fuera de la época de cría, una vez terminada la migración postnupcial y antes de comenzar la migración prenupcial. En el caso de los pocos individuos que utilizaron varias áreas durante un mismo período de invernada, se calculó el tiempo de permanencia en cada una de ellas, y se seleccionaron las localizaciones geográficas del área donde cada ave permaneció mayor número de días. Las localizaciones englobadas dentro de este período se utilizaron para el cálculo de estimadores de densidad Kernel (*KDE*), utilizando los polígonos generados como representativos de las áreas de invernada.

Dado que todos los geolocalizadores aportan el mismo número de localizaciones por día, y que no existen diferencias remarcables entre individuos en el número de días que pasan en las áreas de invernada, se utilizaron todas las localizaciones de individuos invernando en las mismas grandes áreas geográficas para el cálculo de los Kernel. Como núcleo central de las áreas de invernada se ha utilizado el polígono Kernel 50% del conjunto de localizaciones de individuos invernando en cada área. En los mapas en los que se representa una única localización geográfica por individuo durante la invernada, ésta corresponde al centroide del polígono Kernel 50% calculado a nivel individual.

La conectividad migratoria, esto es, el grado en que individuos o poblaciones con un mismo origen tienden durante la invernada a permanecer agregados o segregarse en diferentes áreas (Abel y Sander, 2014), se evaluó a través del índice propuesto por Ambrosini *et al*. (2009) y visualmente mediante diagrama de cuerdas (Gu *et al*., 2014). Para este análisis en particular y por limitaciones del tamaño muestral (tan sólo tres poblaciones) se consideraron los individuos de las tres colonias estudiadas (Pantaleu, Veneguera y Montaña Clara) como integrantes de poblaciones de un mismo grupo, es decir, sin diferenciar entre ambas especies.

Para evaluar la fidelidad temporal de cada individuo a las áreas de invernada, se hizo un recuento del número total de áreas visitada por cada individuo para aquellos individuos que fueron seguidos durante más de un año. Los individuos se

La pardela cenicienta fue nombrada "Ave del Año" en 2013 por SEO/BirdLife para llamar la atención sobre los problemas de conservación de las aves marinas y los océanos.
The protagonist species of this book were declared "Bird of the Year" in 2013 by the Spanish Society of Ornithology (SEO/BirdLife) in order to draw people's attention on conservation status of seabirds and threats of the seas.
© José Manuel Arcos

agruparon en función del número de años para el que sus migraciones fueron registradas. Para este análisis se consideraron conjuntamente ambas especies.

Con objeto de medir la consistencia individual entre años en la selección de la zona de invernada definimos un índice de solapamiento intraindividual. En este sentido, la consistencia individual es el grado de querencia recurrente que cada ejemplar presenta por regiones concretas y espacialmente definidas dentro del rango de invernada de la especie. Así, para cada individuo seguido con geolocalizador más de un año, se generó un polígono Kernel 95% con las localizaciones de cada una de sus invernadas registradas. A continuación se calculó el solapamiento entre estos polígonos. Tras ello se calculó el solapamiento intraindividual como el valor promedio del solapamiento entre polígonos Kernel de cada individuo. Para cada grupo de animales seguidos de 2 a 6 años, se calculó el valor promedio de sus valores de solapamiento y el intervalo de confianza del 95% mediante técnicas de remuestreo estadístico.

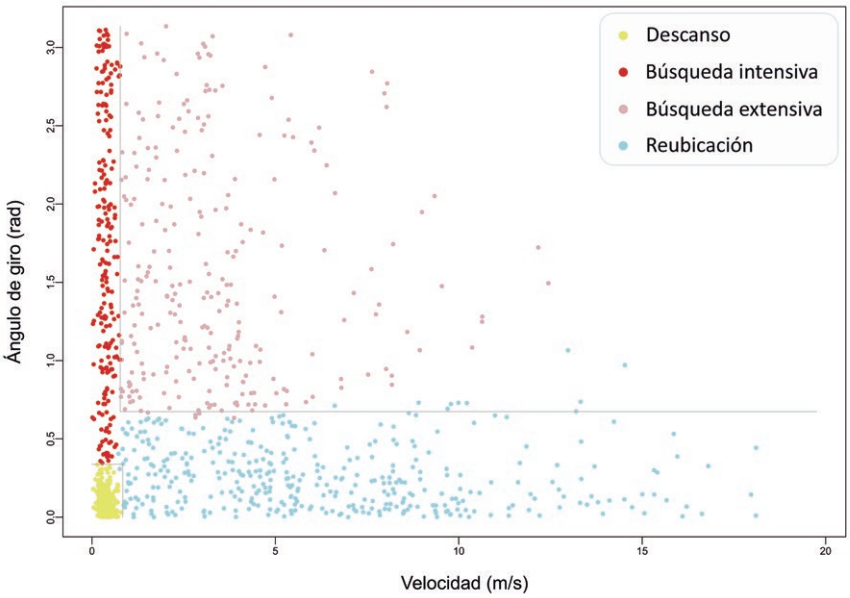


Figura 6

Clasificación de las localizaciones geográficas de una trayectoria de pardela cenicienta mediterránea seguida con registrador GPS mediante el algoritmo *EMbC* (Garriga *et al.*, 2016). Este método asigna la probabilidad de pertenencia de cada localización a cada uno de los cuatro posibles comportamientos que se generan al considerar los valores de velocidad y ángulo de giro (indicados con cuatro colores diferentes).

Figure 6

Classification of GPS locations after applying the *EMbC* algorithm over a trajectory of the dataset. The Expectation Maximization Binary Clustering algorithm developed by Garriga *et al.* (2016) is a method for the segmentation of animal trajectories based on speed and turning angles. Four possible behaviours are inferred: intensive search (red dots), extensive search (pink dots), resting (yellow dots) and relocating (blue dots).

ANÁLISIS DE COMPORTAMIENTO

Comportamiento durante la cría

El análisis de comportamiento se realizó a partir de la segmentación de las trayectorias obtenidas con registradores GPS mediante la aplicación del algoritmo *EMbC* (del inglés *Expectation Maximization Binary Clustering*) desarrollado por Garriga *et al.* (2016). Se trata de un método recientemente desarrollado, que determina una probabilidad de pertenencia de cada localización a un posible comportamiento. A diferencia de otros métodos, el algoritmo *EMbC* aporta una semántica sencilla y fácilmente interpretable en términos biológicos. Este algoritmo utiliza la velocidad y el ángulo de giro a lo largo de las trayectorias como atributos para la clasificación de las localizaciones. Con ello, las localizaciones se clasifican en cuatro grupos que corresponden a cuatro comportamiento básicos: (1) descanso, con combinaciones de valores de velocidad y de ángulo de giro bajos, (2) búsqueda intensiva, con combinaciones de valores de velocidad bajos y de ángulo de giro elevados, (3) búsqueda extensiva, con combinaciones de valores de velocidad y de ángulo de giro elevados y (4) reubicación, con valores de velocidad elevados y de ángulo de giro bajos (figura 6).

En su aplicación a la ecología de las aves marinas, estos cuatro tipos de comportamiento se interpretan como: (1) descanso sobre el agua, donde el ave deriva con la corriente a baja velocidad y en línea más o menos recta, (2) búsqueda intensiva de alimento en zonas con alta concentración de presas, (3) búsqueda extensiva entre zonas de alimentación, es decir, pequeños desplazamientos en busca de pequeñas áreas con concentración de alimento, y (4) grandes desplazamientos, generalmente entre la colonia y las grandes zonas de alimentación (figura 7, animación 1).

Las colonias de cría de Veneguera (Gran Canaria) y Cala Morell (Menorca) se tomaron como modelo para el análisis de la distribución espacial y temporal de los diferentes comportamientos a lo largo de la época reproductiva. Para ello, se construyeron *paisajes de comportamiento* (Dean *et al.*, 2012) para cada uno de los períodos de la época de cría (prepuesta, incubación y cría del pollo). En primer

lugar, se identificó el comportamiento asociado a cada localización de los individuos instrumentados con registrador GPS mediante el método *EMbC*. En segundo lugar, se identificó cada localización geográfica como diurna o nocturna. Los comportamientos de búsqueda extensiva e intensiva fueron agrupados en un único comportamiento de búsqueda de alimento. A continuación, la superficie total utilizada por las aves de cada colonia en el período reproductivo fue dividida en una malla con celdas de 0,2 grados geográficos de lado. Para cada celda de la malla se calculó el tiempo invertido en cada comportamiento durante las horas diurnas y durante las horas nocturnas. El valor del comportamiento mayoritario en cada celda fue relativizado al total de tiempo invertido en ese comportamiento en todo el período. Tras este proceso, se obtiene finalmente un índice de comportamiento en el espacio que representa el comportamiento más frecuente en cada zona (indicado por la gama de color de cada celda) para el día y la noche, al mismo tiempo que indica la importancia de cada zona para cada uno de los comportamientos (indicado por la intensidad de color) dentro del rango espacial utilizado (figura 8).

Comportamiento anual y durante la invernada

Algunos de los modelos de geolocalizadores utilizados para el seguimiento remoto de aves marinas son sensibles a la salinidad del agua de mar a través de sus conectores metálicos, siendo capaces de detectar la conductividad eléctrica. Esta conductividad es medida en modo cuasi-continuo (cada 3 ó 6 segundos, según el modelo de geolocalizador), contando y almacenando el número total de mediciones con valor positivo (en contacto con agua) por intervalos regulares de tiempo (cada 5 ó 10 minutos, de nuevo según el modelo), lo que supone entre 50.000 y 100.000 registros por geolocalizador al año. Básicamente, esta información indica si el dispositivo estaba en cada momento en contacto con el agua salada o no, lo que en el contexto de las aves marinas indica si el ave estaba posada sobre el mar o no.

Fuera del período de cría, cuando las pardelas nunca toman contacto con tierra, los períodos sin contacto con agua salada son directamente interpretables como fases de vuelo. Durante el período de cría, sin embargo, períodos sin conductividad pueden indicar tanto períodos de vuelo como períodos en tierra, normalmente en el interior de las cavidades donde anidan, las huras, o posados

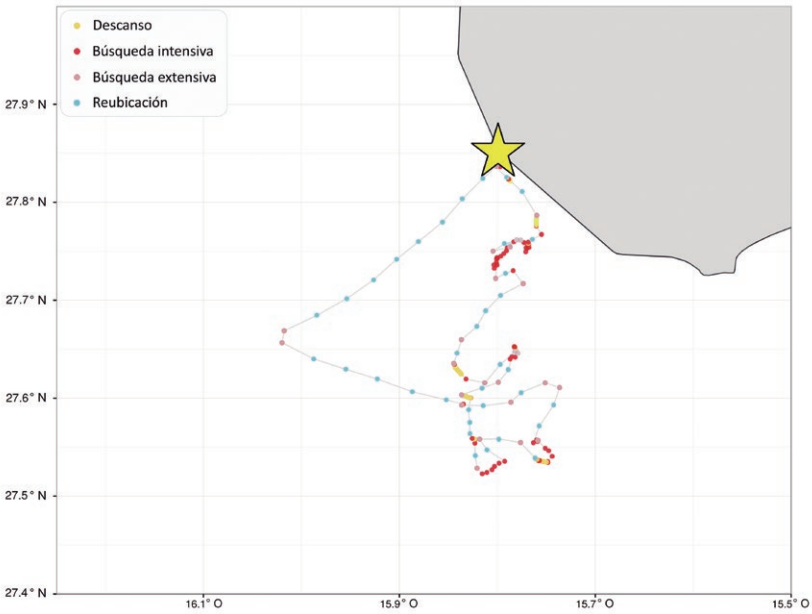


Figura 7
Trayectoria de una pardela cenicienta atlántica de la colonia de Veneguera (Gran Canaria) seguida mediante registrador GPS. Tras la aplicación del método *EMbC*, cada localización geográfica tiene un comportamiento asignado. La línea gris representa la trayectoria. La concentración de puntos rojos corresponde a zonas donde el ave realizó una búsqueda intensiva de alimento. Los momentos de descanso sobre el agua se representan con puntos amarillos. Los puntos de color rosado representan momentos de búsqueda extensiva de zonas de alimentación. Los puntos en azul claro corresponden a desplazamiento o reubicación entre zonas de alimentación. Por último, la estrella indica la localización de la colonia de cría.

Figure 7
Track of a Cory's shearwater tagged with GPS logger in Veneguera (Gran Canaria). After applying the *EMbC* method (Garriga *et al.*, 2016), a putative behaviour is assigned to each GPS location. The grey line represents the track. Red dots represent locations of intensive search (i.e. intensive foraging), pink dots represent locations of extensive search, yellow dots represent resting episodes and blue dots identify relocation. The yellow star indicates the location of the breeding colony.

en la colonia durante la noche. Así, la combinación del conocimiento mediante observación directa de la duración de turnos de incubación (que pueden superar fácilmente la semana sin salir del nido), con los datos de luz del geolocalizador (períodos diurnos en completa oscuridad o con breves interferencias), y de conductividad (días completos en seco), permite inferir la dinámica de los turnos de incubación de los ejemplares equipados con geolocalizador. No obstante, fuera del período de incubación, la información de los geolocalizadores ya no permite distinguir visitas nocturnas de corta duración a la colonia (por ejemplo para alimentar al pollo) de largos períodos de vuelo, dado que ambas situaciones registrarían una larga secuencia en seco y en oscuridad.

Animación 1
Identificación del comportamiento de una pardela cenicienta atlántica mediante la aplicación del algoritmo *EMbC*.

Animation1
Putative behaviour assigned to each location along a GPS track of a Cory's shearwater after applying the *EMbC* algorithm.

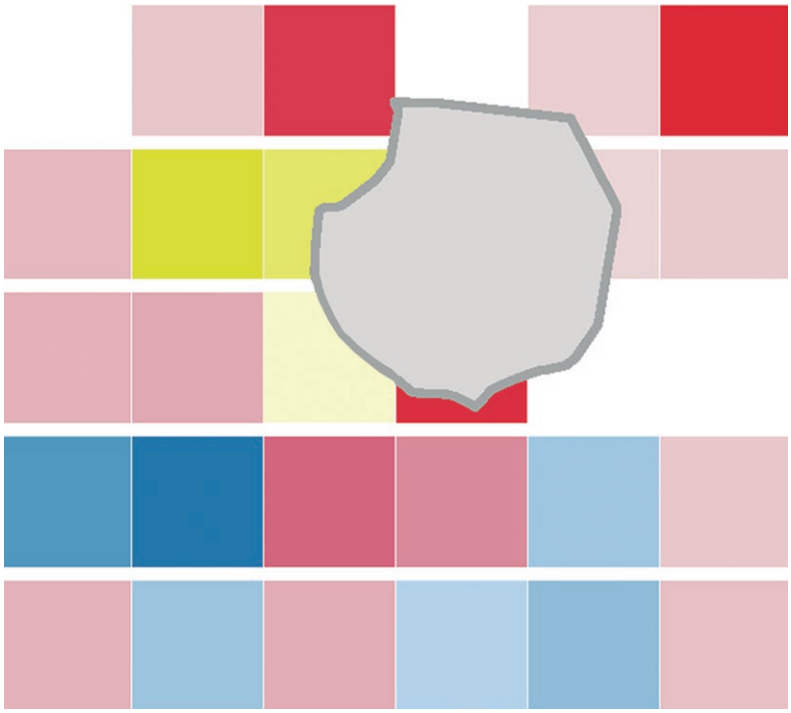


Figura 8
Ejemplo de paisaje de comportamiento alrededor de Gran Canaria. Las celdas con color en gama de rojos corresponden a zonas donde el comportamiento más frecuente fue la búsqueda de alimento. La intensidad del color es reflejo de la proporción de tiempo invertido en ese comportamiento respecto al total de tiempo empleado en ese mismo comportamiento en toda el área de distribución durante el período analizado. Siguiendo la misma interpretación, las celdas con color en gama de amarillos son aquéllas donde el comportamiento de descanso fue el más frecuente, y las celdas en gama de azules aquéllas donde el más frecuente fue el comportamiento de reubicación. Las celdas en blanco son zonas que no fueron utilizadas por ninguno de los animales equipados con registrador GPS.

Figure 8
Example of behavioural landscape of Cory's shearwaters around Gran Canaria. For the birds breeding on Veneguera (Gran Canaria) and Cala Morell (Menorca), and for the three breeding stages (pre-laying, incubation and chick-rearing), behavioural landscapes were built up based on the results from the *EMbC* algorithm. Intensive and extensive search behaviours were pooled as foraging. For each cell, the colour represents the most frequent behaviour, and the intensity indicates the importance of that cell for that particular behaviour across the distribution range. For example, the top-right cell in the map above was mainly used for foraging (red colour) and a large portion of the time spent foraging by all individuals of the colony was spent there (intense red colour). White cells represent areas without GPS locations.

Gracias a esta información podemos, por tanto, inferir de forma aproximada los patrones diarios de actividad de las aves a lo largo del año, sus ciclos circadianos, y relacionarlos con las características ecológicas de las zonas donde se encuentran. La alta resolución temporal de esta información condiciona a menudo una saturación rápida de la memoria que la almacena, por lo que el tamaño muestral de aves para las que se cuenta con datos de actividad es sensiblemente menor al de las aves con información de las curvas de luz. Los datos de actividad se utilizaron para interpretar el comportamiento a lo largo del ciclo anual de las dos especies, y para comparar los patrones de actividad en función del área de invernada seleccionada por los individuos.

Además, se construyeron paisajes de actividad para las áreas de invernada en base al índice de vuelo nocturno (Dias *et al*., 2012a; Ramos *et al*., 2015). Este índice representa la diferencia entre la proporción de tiempo invertido en volar durante la noche y durante el día, dividido por el más alto de estos dos valores. Así pues, el índice toma valores entre -1, cuando la actividad de vuelo se restringe exclusivamente a las horas diurnas, y +1, cuando la actividad de vuelo ocurre en su totalidad durante las horas de oscuridad. Este índice fue calculado sobre una malla con celdas de 2 grados geográficos de lado, acorde con el error espacial promedio de los geolocalizadores.

FENOLOGÍA

El estado fenológico de los individuos fue inferido a partir de la información proveniente de los geolocalizadores mediante la supervisión de las trayectorias a lo largo del ciclo anual. El inicio de la migración postnupcial fue identificado por un cambio muy marcado en direccionalidad y distancia recorrida, alejándose del núcleo de localizaciones previo en el área de cría. Tras ella, la primera localización en la que el ave mostraba un estado estacionario, sin direccionalidad evidente y con menor desplazamiento diario en el entorno del área principal de invernada seleccionada, se consideró como primera localización en dicha área. De igual forma, la última de las localizaciones con comportamiento estacionario fue considerada como el último día de invernada y su día posterior como inicio de la migración prenupcial. Como día de retorno al área de cría se consideró el primer día en que el ave se encontraba en las inmediaciones de la colonia de cría. En caso de coincidir con los equinoccios, y siempre que existieran datos de conductividad recogidos por los geolocalizadores, el primer día en el área de cría se corrigió en base a esta información, asumiendo que la aparición del primer registro continuo del geolocalizador sin detección de conductividad en agua salada durante una noche o gran parte de ella, después de la migración prenupcial, suponía la primera noche de visita a la colonia de cría.

Pardela cenicienta mediterránea en vuelo.
Scopoli's shearwater in flight over the Mediterranean.
© José Manuel Arcos

INFORMACIÓN AMBIENTAL

Como indicadores de la distribución de las aves durante el invierno se han utilizado dos variables ambientales: la clorofila *a* y la batimetría (Louzao *et al*., 2009, 2011). La concentración de clorofila *a* en la superficie marina, un pigmento producido por el fitoplancton, puede ser inferido mediante sensores específicos instalados en determinados satélites que son sensibles a las longitudes de onda reflejadas por dichos pigmentos (Carder *et al*., 2004). La concentración de clorofila *a* es frecuentemente utilizada para identificar las áreas de mayor productividad biológica en el océano, y suele determinar la abundancia de consumidores intermedios (macrozooplancton y pequeños peces epipelágicos), lo que en última instancia puede relacionarse con la presencia de depredadores superiores, como las aves marinas. Para explorar el rango seleccionado por las aves de estas variables ambientales, se extrajeron para cada área de invernada los valores de clorofila *a* y batimetría correspondientes a la posición geográfica de las localizaciones de las aves que habían sido identificadas fenológicamente como de invernada. Para los análisis aquí incluidos se utilizaron productos bajo procesado L3, con una resolución temporal de 30 días y espacial de 4 km, captados con el sensor AQUA MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) instalado en el satélite EOS PM-1. Estos productos fueron descargados de la plataforma NOAA ERDDAP (http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html; Simons, 2011). La información batimétrica del Atlántico proviene del modelo ETOPO 1 (Amante y Eakins, 2009) con resolución de 1 minuto sexagesimal por pixel.

ENTORNO DE TRABAJO Y COMPUTACIÓN PARA EL ANÁLISIS DE DATOS

La integración de datos provenientes de los geolocalizadores y de los registradores GPS en bases de datos se llevó a cabo con programación de código propio en el entorno de programación R (R Core Team, 2016). La información ambiental fue procesada y analizada utilizando los paquetes *raster* (Hijmans, 2016), *marmap* (Pante y Simon-Bouhet, 2013) y *maptools* (Bivand y Lewin-koh, 2016) del entorno R. El análisis espacial de las localizaciones se realizó principalmente mediante diversas funciones de los paquetes *sp* (Pebesma y Bivand, 2005; Bivand *et al*., 2013), *adehabitatHR* y *adehabitatLT* (Calenge, 2006, 2011) del entorno R. La asignación de comportamientos con los datos provenientes de registradores GPS fue realizada mediante el algoritmo proporcionado por el paquete de R *EMbC* (Garriga y Bartumeus, 2016). En el caso de los datos de conductividad provenientes de geolocalizadores, los análisis de comportamiento se hicieron también con programación de código propio en entorno R. Los análisis *MKDE* fueron realizados en entorno Pascal con la herramienta desarrollada por S. Benhamou denominada *Biased Random Bridges for Movement-based Kernel Density Estimation* (https://www.cefe.cnrs.fr/fr/recherche/ee/ec/807-c/216-simon-benhamou).

Los diferentes gráficos fueron realizados con el paquete *ggplot2* del entorno R (Wickham, 2009). Los mapas de trayectorias, corredores migratorios, y áreas de invernada se realizaron en ArcGIS 10.0 (ESRI, 2011) y en R (R Core Team, 2016).

Adulto de pardela cenicienta atlántica incubando en el interior de su hura.
© Jacob González-Solís

04 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

MOVIMIENTOS Y ÁREAS DE ALIMENTACIÓN DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA

Durante la época reproductiva, las pardelas, y en general todos los procelariformes, presentan en mayor o menor medida una estrategia de búsqueda de alimentación particular durante el período de cría del pollo, denominada "estrategia doble de búsqueda de alimento" (en inglés, *dual foraging strategy*). Esta estrategia consiste en la alternancia de una serie de viajes cortos seguida de un viaje mucho más largo. Durante los primeros, las aves se desplazan a aguas relativamente próximas a la colonia, donde consiguen alimento para cebar al pollo de forma frecuente. En los viajes largos, por norma menos frecuentes, las aves se dirigen a zonas alejadas pero generalmente más productivas, en las cuales se alimentan para reconstituir su propia condición física, intentando compensar así el desgaste producido por las tareas de alimentación del pollo (Weimerskirch *et al*., 1994; Magalhães *et al*., 2008; Shoji *et al*., 2015).

En este contexto, los individuos de la especie mediterránea hacen un uso extensivo de las aguas sobre la plataforma continental del levante ibérico, entre el estrecho de Gibraltar y el sur del golfo de León, donde las aguas son más productivas que en el entorno de las islas Baleares (Coll *et al*., 2010). Esto atañe a las aves que crían en las inmediaciones de esta zona (Columbretes, Palomas y Terreros), pero también a los viajes largos de las aves de Baleares (figura 9). De hecho, para algunas colonias de este último archipiélago la gran mayoría de los viajes se dirigieron a las aguas de la plataforma y talud ibéricos, si bien en otras se aprecia un mayor uso de las aguas baleáricas durante los viajes cortos, especialmente en el caso de los ejemplares de Cala Morell, en la isla de Menorca (figura 12). En el caso de Chafarinas, se observa un uso más intenso de las aguas de la plataforma africana en la orilla sur del Mediterráneo, donde también se alimentan algunas aves de la isla de Palomas (figuras 16 y 18). En general, en aves de las colonias del Mediterráneo la estrategia *doble* solo se aprecia levemente (figura 26), probablemente debido a la extensión limitada de esta cuenca, en la que las distancias entre las zonas más adecuadas para criar y las zonas más productivas suelen ser relativamente cortas. La longitud de los viajes fue de menos de 300 km, la distancia máxima alcanzada de 70 km, y la duración de alrededor de 24 h (valores correspondientes a la mediana; véanse detalles en tabla 4).

En el caso del Atlántico, y en particular de las colonias más importantes, en el archipiélago Canario, las aves se desplazan en sus viajes largos a la plataforma continental del nordeste de África (costa del Sáhara Occidental y sur de Marruecos; figura 10), donde existe un sistema de afloramiento de aguas frías altamente productivo (Navarro y González-Solís, 2009; Ramos *et al*., 2013; Grecian *et al*., 2016), por lo que concentran aquí sus zonas de alimentación. Sus viajes siguen una estrategia doble de forma más evidente en las colonias de Veneguera y Alegranza, con viajes largos de mucha mayor entidad respecto a lo que ocurre en el Mediterráneo, con valores medianos para algunas colonias de más de 1.000 km de longitud (tabla 4), y que se alternan con viajes cortos de uno o pocos días en aguas cercanas a las islas. En las colonias de Montaña Clara y Timanfaya, muy cercanas a África, el patrón bimodal queda desdibujado, probablemente porque incluso muchos de los viajes cortos se dirigen hacia esta zona. Las diferencias de Timanfaya y Montaña Clara respecto a Alegranza se deben probablemente a las diferencias anuales en las condiciones oceanográficas, dado que los trabajos en Alegranza se llevaron a cabo en un año diferente.

En el caso de las pequeñas colonias atlánticas de los islotes de Galicia, las aves hacen un uso intensivo de las aguas sobre la plataforma continental gallega y lusa durante los viajes cortos, mientras que se adentran en el Atlántico durante los viajes largos (figura 23).

Colonias del mar Mediterráneo

A pesar de su proximidad geográfica, los individuos de las diferentes colonias baleares explotan áreas muy diversas. En general, se aprecia una clara segregación espacial entre las áreas de alimentación utilizadas por los individuos de las diferentes colonias durante el período de cría del pollo, si bien la comparación de datos recogidos en años diferentes entre colonias no permite sacar conclusiones en firme. En lo que respecta a la duración de los viajes, en aquellas colonias donde se consiguió un elevado número de aves instrumentadas los viajes de un día son los más frecuentes, con una inversión decreciente de tiempo hacia viajes de mayor duración. Las colonias de isla del Aire, islote de Pantaleu y Chafarinas no parecen seguir este patrón, pero ello podría deberse al menor número de animales instrumentados en dichas colonias (figura 26).

Los pocos animales seguidos en la colonia de la pequeña isla del Aire, al sureste de Menorca, realizaron algunos viajes cortos por las costas del norte y sur de la isla de Menorca, mientras que en sus viajes largos llegaron hasta las costas francesas del golfo de León por el norte, y hasta el golfo de Valencia por el sur (figura 11, animación

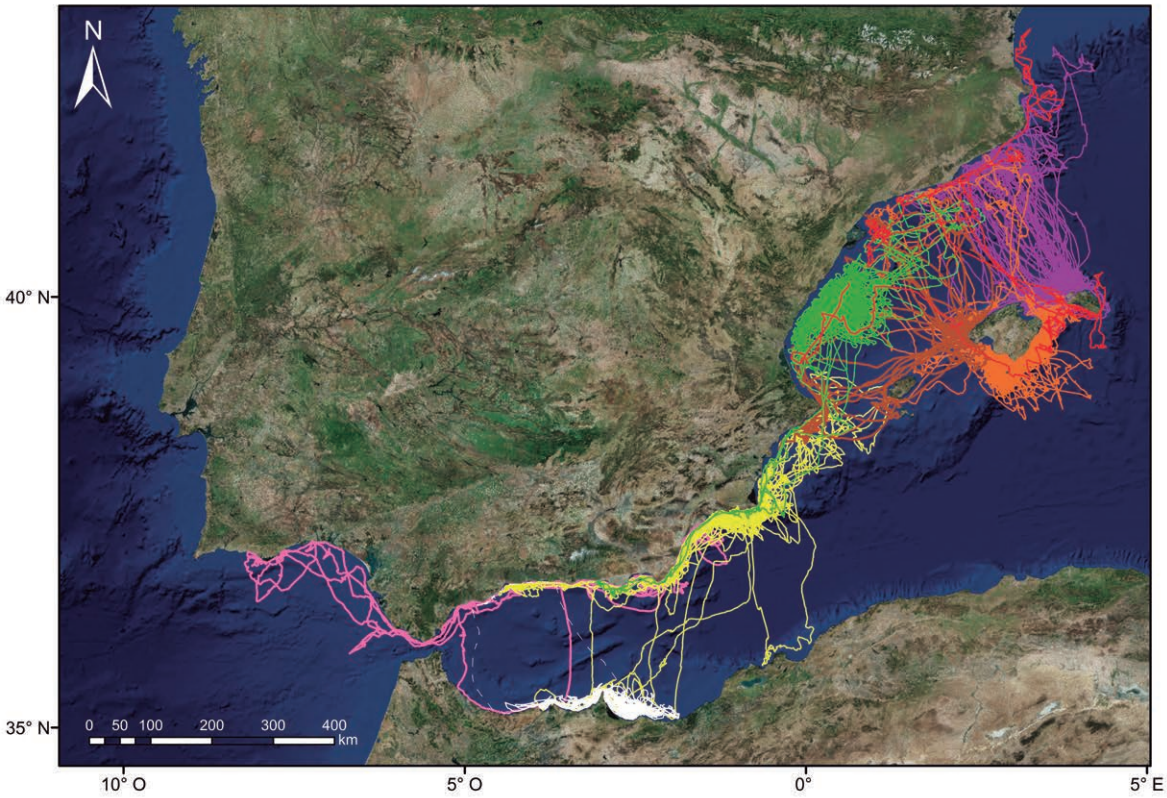


Figura 9

Viajes de alimentación realizados durante la época de cría de pollo por pardelas cenicientas de las colonias de cría del Mediterráneo. Las líneas representan los diferentes viajes de alimentación. Se indican en rojo los viajes realizados por individuos de la isla del Aire, en morado de Cala Morell, en naranja de Cabrera, en marrón de Pantaleu, en verde de Columbretes, y en amarillo de la isla de Palomas, todas ellas colonias donde se reproduce la especie mediterránea. En color blanco se muestran los viajes de individuos de Chafarinas, representando las líneas continuas viajes de la especie mediterránea, y las líneas discontinuas viajes de la especie atlántica, que también se reproduce en esta localidad. Los viajes de individuos del islote de Terreros (Almería), también pertenecientes a la especie atlántica, se representan en color rosa.

Figure 9

Foraging trips of Scopoli's and Cory's shearwaters from Spanish colonies in the Mediterranean Sea. Each line represents a trajectory from an adult breeder tracked with GPS logger during the chick-rearing period. Aire Islet (red), Cala Morell (purple), Cabrera (orange), Pantaleu (brown), Columbretes (green), Palomas (yellow), and Chafarinas (white solid lines) represent tracks from Scopoli's Shearwater. Regarding the Cory's Shearwater, white dashed lines correspond to individuals of this species from Chafarinas, where both species breed in sympatry. In Terreros (pink) lines represent tracks of Cory's Shearwater as well.

2). Por su parte, los animales que crían en Cala Morell, en el norte de Menorca, se alimentaron fundamentalmente en las zonas poco profundas del canal de Menorca, entre las islas de Mallorca y Menorca, durante sus viajes cortos, mientras que en los viajes largos se dirigieron a la plataforma continental de la costa catalana, desde el norte del Cap de Salou, en Tarragona, hasta el Cap de Creus y el Golf de Roses en Girona (figura 12, animación 3). Curiosamente, ningún individuo de esta colonia se dirigió hacia las aguas ricas en alimento del delta del Ebro o el golfo de Valencia.

En el caso de los individuos criando en los islotes del archipiélago de Cabrera, éstos utilizaron en su mayoría las aguas de la plataforma al sur y oeste de Mallorca, realizando algunos viajes a las aguas profundas que quedan al oeste de las islas Baleares. Además, realizaron algunos viajes largos a la costa peninsular, desde el golfo de Valencia hasta las costas de Barcelona (figura 13, animación 4).

Los individuos criando en el islote de Pantaleu utilizaron en sus viajes cortos las aguas del noroeste de la plataforma de Mallorca, y son los que más al sur se desplazaron en sus viajes largos, utilizando las aguas de la plataforma peninsular desde el delta del Ebro por el norte hasta el cabo de la Nao por el sur (figura 14, animación 5).

Los individuos que se reproducen en Columbretes explotaron mayoritariamente las aguas de la plataforma continental del Levante (alrededores del archipiélago de Columbretes y canal de Valencia). Sin embargo, también se desplazaron hasta las costas de la provincia de Barcelona, por el norte, o las costas Almería y Granada, ya en el mar de Alborán, por el sur (figura 15, animación 6).

Los individuos adultos que se reproducen en la isla de las Palomas, en Murcia, buscaron alimento en las aguas poco profundas de la bahía de Mazarrón y la amplia plataforma entre el cabo de Palos y el cabo de la Nao durante sus viajes cortos. En algunas ocasiones se desplazaron hasta el archipiélago balear para alimentarse alrededor de las islas de Ibiza y Formentera. Además, en sus viajes largos también se desplazaron hacia el suroeste siguiendo el perfil de la costa, adentrándose en el mar de Alborán. En general, el grueso de sus desplazamientos se concentró al norte del frente oceánico Almería-Orán, donde comienzan las aguas superficiales genuinamente mediterráneas, aunque algunos individuos llegaron a cruzar

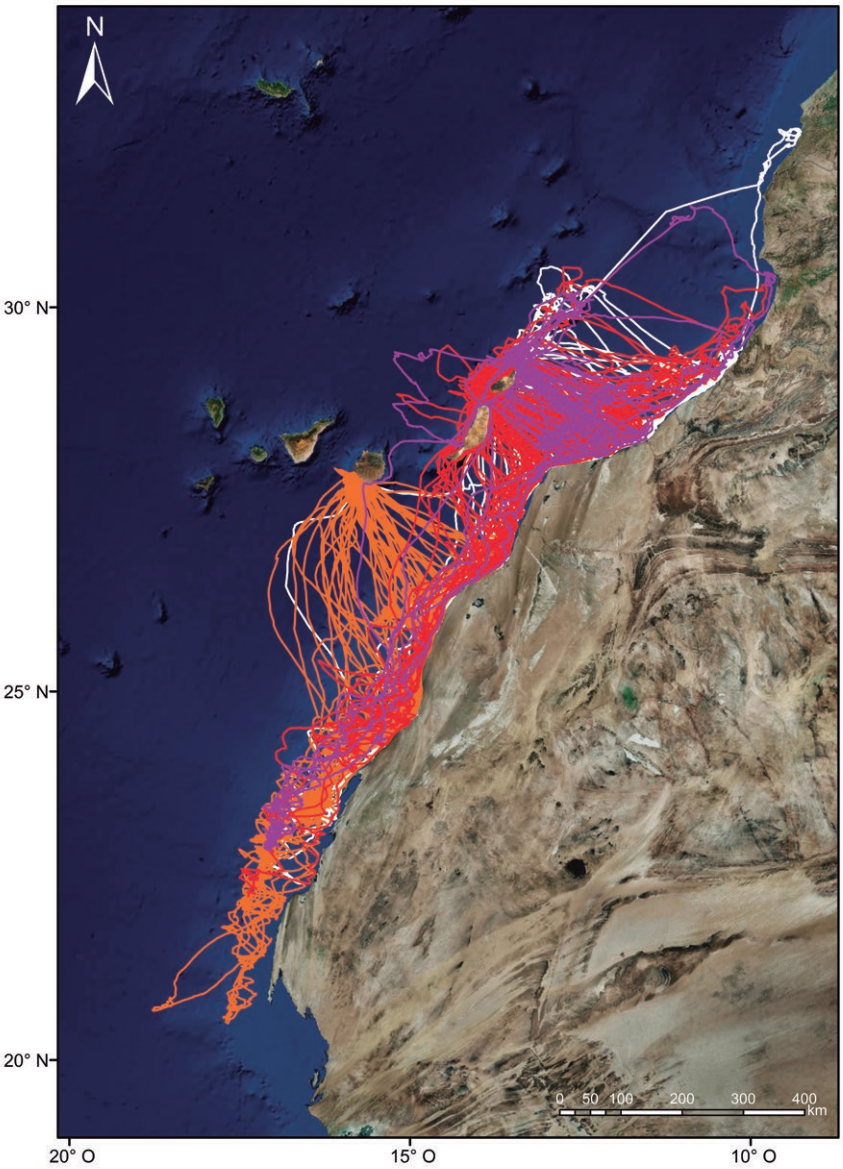


Figura 10
Viajes de alimentación realizados durante la época de cría de pollo por pardelas cenicientas atlánticas que se reproducen en el archipiélago de Canarias. Las líneas representan los diferentes viajes de alimentación. Se indican en blanco los viajes realizados por individuos de Alegranza, en morado de Montaña Clara, en rojo de Timanfaya, y en naranja de Veneguera. Se aprecia el intenso uso que las pardelas hacen de la plataforma continental del noroeste africano.

Figure 10
Foraging trips of Cory's shearwaters breeding in Canary Islands. Lines represent trajectories from adult breeders tracked with GPS logger during the chick-rearing period. Each colour represents a colony: Alegranza (white), Montaña Clara (purple), Timanfaya (red) and Veneguera (orange). Note the extensive use these birds make of the African shelf.

Tabla 4

Principales parámetros descriptivos de los viajes de alimentación de adultos de todas las colonias seguidos durante la época de cría del pollo. Se muestra la mediana y, entre paréntesis los intervalos de confianza del 95%, obtenidos mediante técnicas de remuestreo estadístico. En todas las colonias de pardela cenicienta atlántica, excepto Terreros, las aves realizan viajes más largos y de mayor duración que los de la especie mediterránea.

Table 4

Foraging trip characteristics during the chick-rearing period. From the left to the right: colony, species, number of trips, year, total distance travelled, maximum distance reached and total time (values show median and 95% CI, calculated by bootstrapping). In general, Cory's shearwaters perform longer foraging trips and travel larger distances than Scopoli's shearwaters.

Colonia	Especie	N.º de viajes	Año	Distancia total (km) mediana, IC 95%	Tiempo total (horas) mediana, IC 95%	Distancia máxima (km) mediana, IC 95%
Mar Mediterráneo						
Aire	*C. diomedea*	9	2007	143,86 (97,97-998,82)	20,52 (17,52-74,05)	56,80 (37,37-310,57)
Cala Morell	*C. diomedea*	145	2014	179,15 (162,34-217,67)	20,14 (18,13-21,98)	45,64 (36,90-51,59)
Cabrera	*C. diomedea*	219	2015	142,29 (131,81-159,05)	22,00 (21,15-22,74)	32,36 (27,69-35,42)
Pantaleu	*C. diomedea*	22	2007	292,82 (174,29-416,26)	23,00 (19,93-37,44)	73,17 (39,47-172,43)
Columbretes	*C. diomedea*	182	2012	140,61 (119,96-157,37)	20,52 (18,58-21,73)	35,98 (32,75-37,72)
Palomas	*C. diomedea*	111	2014	208,74 (179,75-231,45)	23,05 (21,51-40,12)	39,85 (33,14-44,06)
Terreros	*C. borealis*	20	2014	166,29 (111,08-247,19)	15,37 (14,7-15,97)	49,80 (28,01-101,73)
Chafarinas	*C. diomedea*	40	2011	177,07 (132,28-208,72)	23,31 (21,2-27,32)	35,63 (23,11-47,54)
Chafarinas	*C. borealis*	2	2011	480,51 (2,35-480,51)	55,82 (0,67-55,82)	131,48 (1,13-131,48)
Océano Atlántico						
Veneguera	*C. borealis*	45	2012	1073,63 (548,32-1.506,27)	110,21 (45,14-139,64)	320,55 (48,56-389,04)
Montaña Clara	*C. borealis*	34	2015	508,08 (336,21-585,77)	39,12 (19,69-42,95)	173,60 (135,05-190,95)
Timanfaya	*C. borealis*	176	2015	273,83 (218,28-396,47)	21,60 (19,24-24,97)	109,48 (45,55-146,87)
Alegranza	*C. borealis*	27	2010	1105,47 (582,11-1.676,04)	121,05 (44,12-140,88)	510,83 (230,50-547,1)
Cíes	*C. borealis*	16	2015	269,50 (199,36-701,02)	24,89 (17,59-67,16)	88,43 (53,90-168,89)

esta área marina para ir a alimentarse a las costas de Málaga y Granada, así como a las aguas de la orilla africana del Mediterráneo, en los alrededores de la bahía de Orán (Argelia) y del cabo de Tres Forcas (Marruecos; figura 16, animación 7).

En la isla de Terreros, en Almería, se encuentra una de las dos únicas colonias de pardela cenicienta atlántica en el Mediterráneo. La diferencia en los patrones de alimentación respecto a la especie mediterránea se hace evidente en este caso, con un claro contraste entre las zonas explotadas por los individuos de esta colonia y los de la cercana isla de las Palomas, pertenecientes a la especie mediterránea. Aunque también se registraron algunos viajes cortos por las aguas poco profundas de la bahía de Mazarrón, la mayoría de individuos de Terreros se alimentaron en aguas al sur del frente oceánico Almería-Orán, de fuerte influencia atlántica, como la costa del mar de Alborán y las aguas de la costa norte de Marruecos. Algunos individuos incluso llegaron a cruzar el estrecho de Gibraltar para llegar hasta las aguas del golfo de Cádiz, lo que nunca se observa en la especie mediterránea (figura 17, animación 8).

En las islas Chafarinas ambas especies de pardela cenicienta crían de forma simpátrica. Todos los individuos de la especie mediterránea instrumentados permanecieron en la orilla norteafricana, alimentándose en las aguas alrededor de la bahía de Alhucemas (Marruecos), el cabo de Tres Forcas (Argelia) y las aguas poco profundas alrededor del archipiélago de Chafarinas (figura 18, animación 9). El único individuo instrumentado de pardela cenicienta atlántica realizó un viaje comparativamente más largo que los llevados a cabo por los ejemplares de la especie mediterránea. En este viaje atravesó el mar de Alborán para ir a alimentarse a la costa peninsular, frente a las provincias de Málaga, Granada y Almería (figura 18, animación 9). Estas diferencias de comportamiento cuando ambas especies crían en simpatría ya han sido descritas para las pardelas cenicientas de Chafarinas, observándose que los ejemplares de la especie atlántica atraviesan a

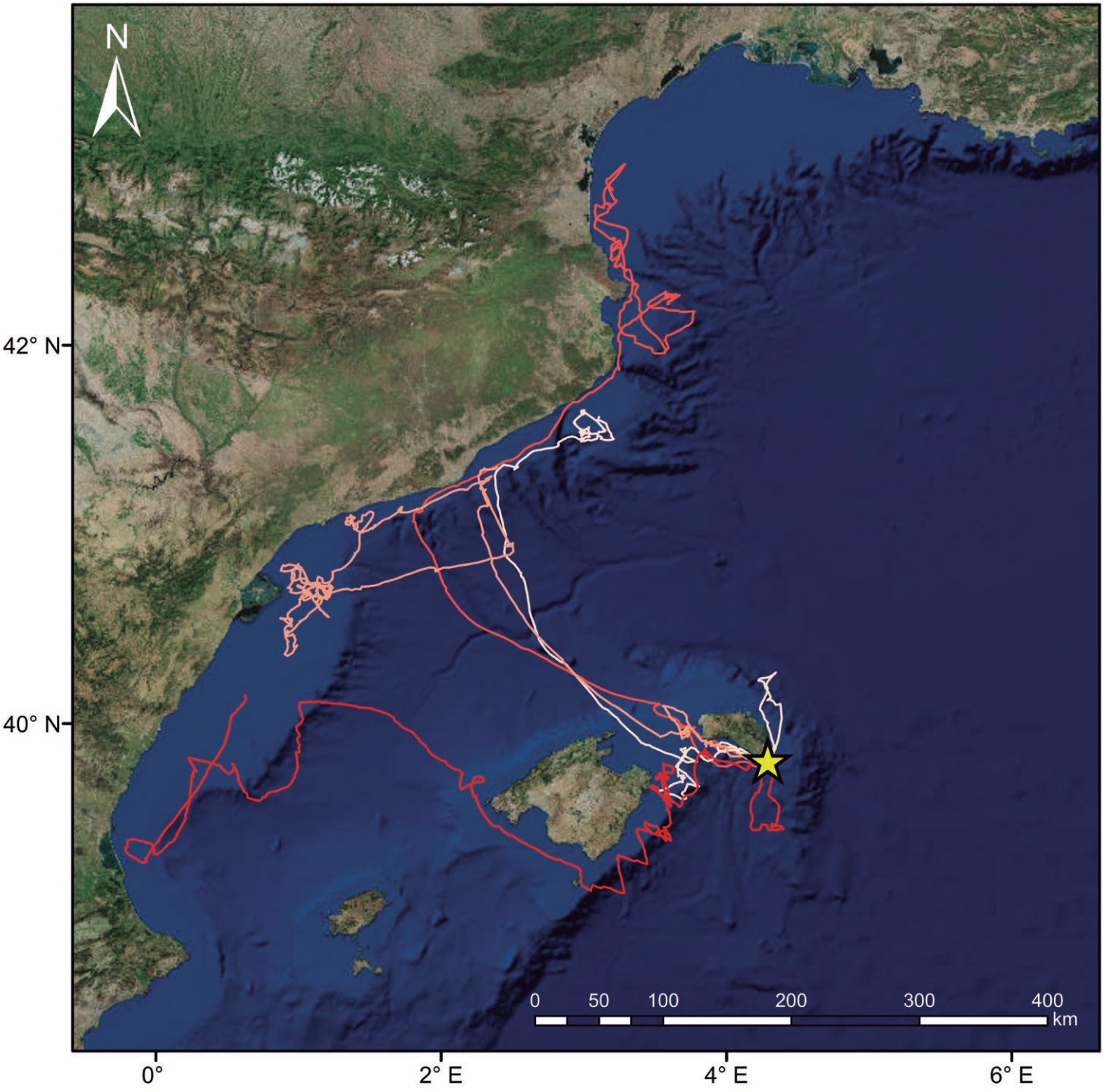
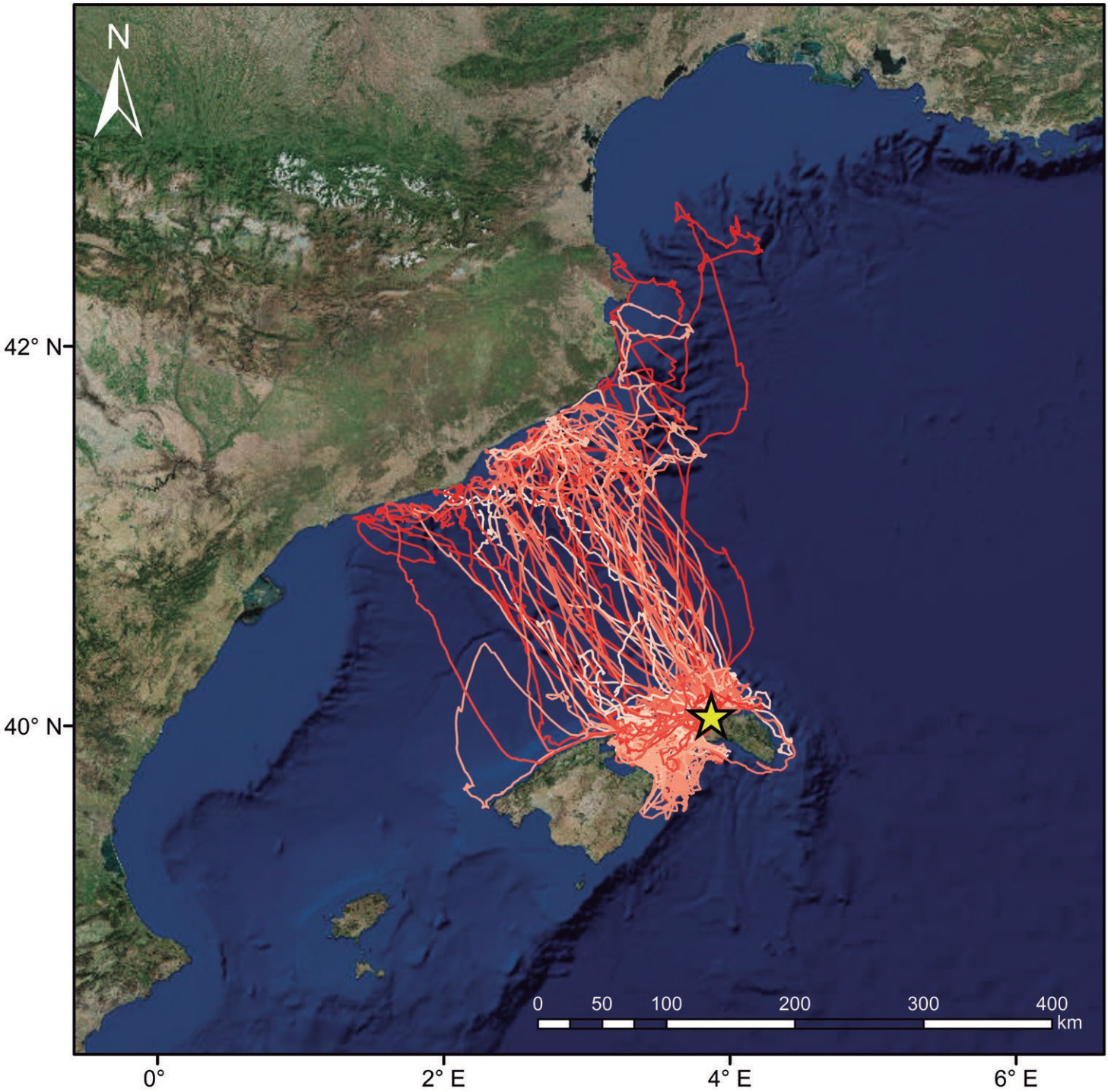


Figura 11
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de la isla del Aire, al oeste de Menorca, durante la época de cría del pollo del año 2007. Se incluyen nueve viajes de cuatro individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 11
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Aire Islet (Menorca). The map shows 9 trips from 4 breeders during the chick-rearing period in 2007. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 2
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de la isla del Aire (Menorca), durante la época de cría del pollo del año 2007.

Animation 2
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Aire Islet (Menorca) during the chick-rearing period in 2007.



Animación 3
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de Cala Morell (Menorca), durante la época de cría del pollo del año 2014.
Animation 3
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Cala Morell (Menorca) during the chick-rearing period in 2007.

Figura 12
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de Cala Morell, en la costa noroeste de la isla de Menorca, durante la época de cría del pollo del año 2014. Se incluyen 134 viajes de 25 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.
Figure 12
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Cala Morell (Menorca). The map shows 134 trips from 25 breeders during the chick-rearing period in 2014. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

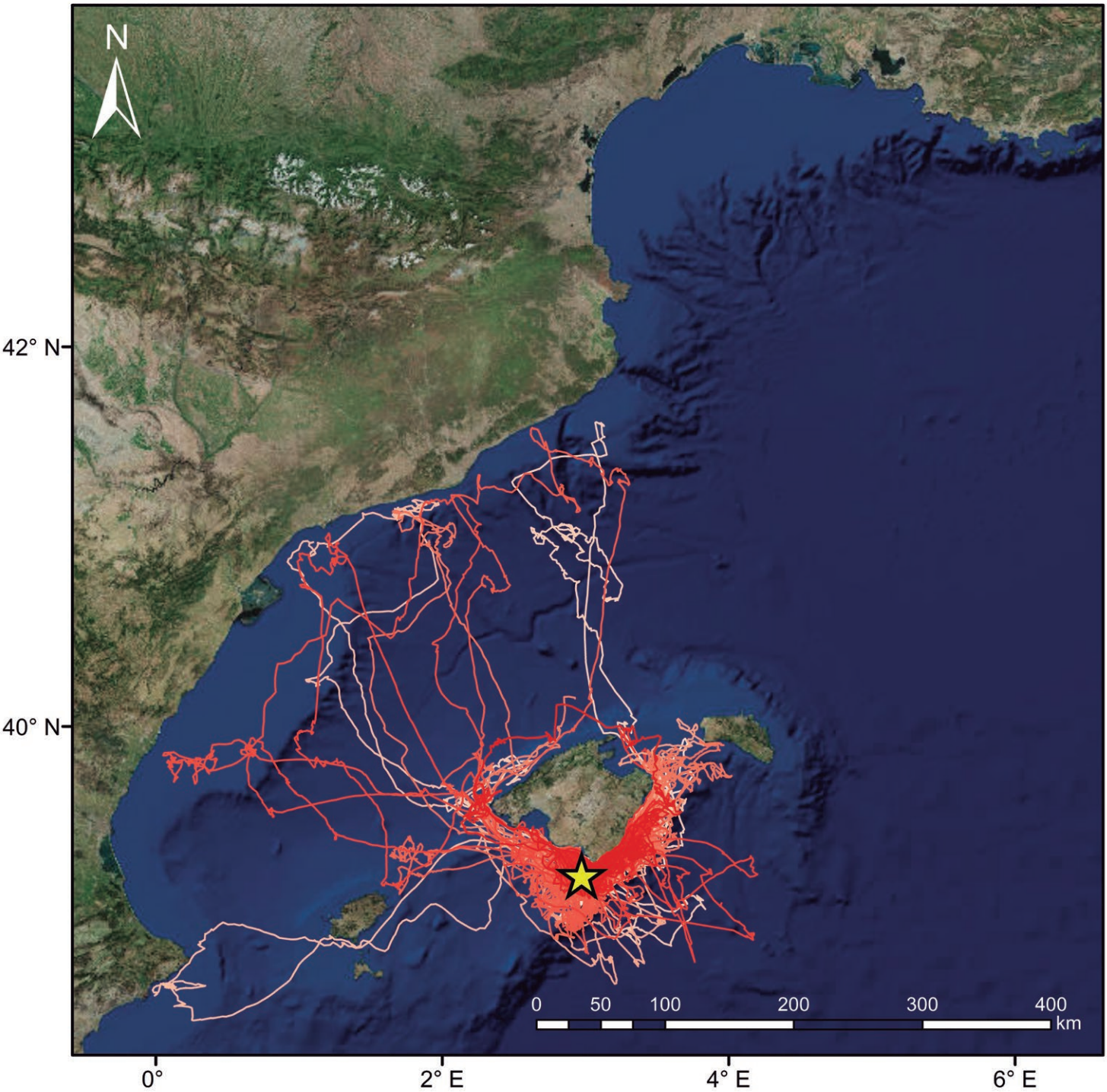
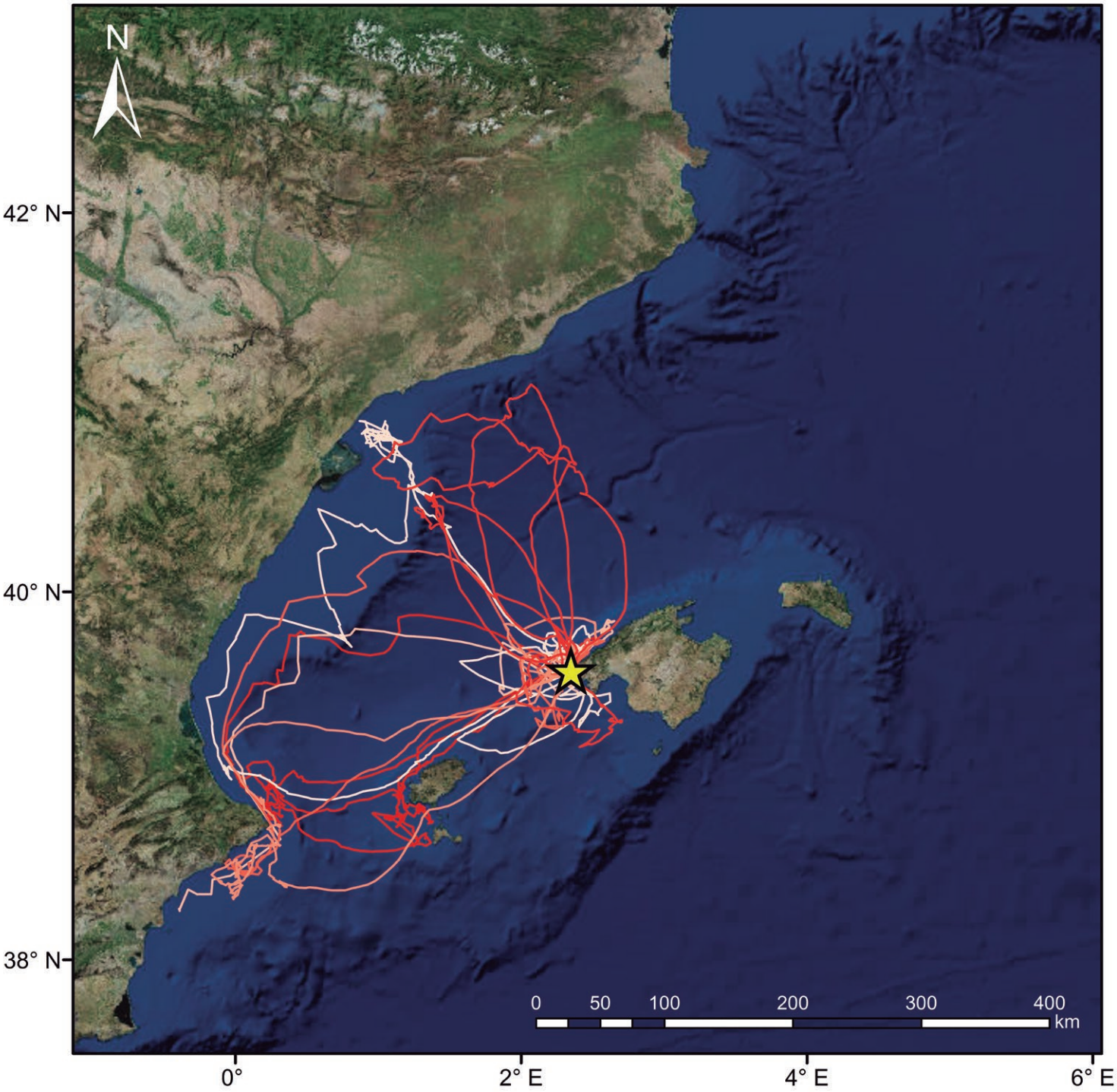


Figura 13
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea en el archipiélago de Cabrera, en los islotes de Na Foradada y Na Pobra, durante la época de cría del pollo del año 2015. Se incluyen 219 viajes de 32 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 13
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from the small archipelago of Cabrera (south of Mallorca), breeding in Na Foradada and Na Pobra Islets. The map shows 219 trips from 32 breeders during the chick-rearing period in 2015. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 4
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea del Parque Nacional de Cabrera (Mallorca), durante la época de cría del pollo del año 2015.

Animation 4
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Cabrera National Park (Mallorca) during the chick-rearing period in 2015.



Animación 5
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de Pantaleu (Mallorca), durante la época de cría del pollo del año 2007.
Animation 5
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Pantaleu (Mallorca) during the chick-rearing period in 2007.

Figura 14
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea del islote de Pantaleu, al oeste de Mallorca, durante la época de cría del pollo del año 2007. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 22 viajes de 6 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.
Figure 14
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Pantaleu Islet (west of Mallorca). The map shows 22 trips from 6 adult breeders during the chick-rearing period in 2007. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

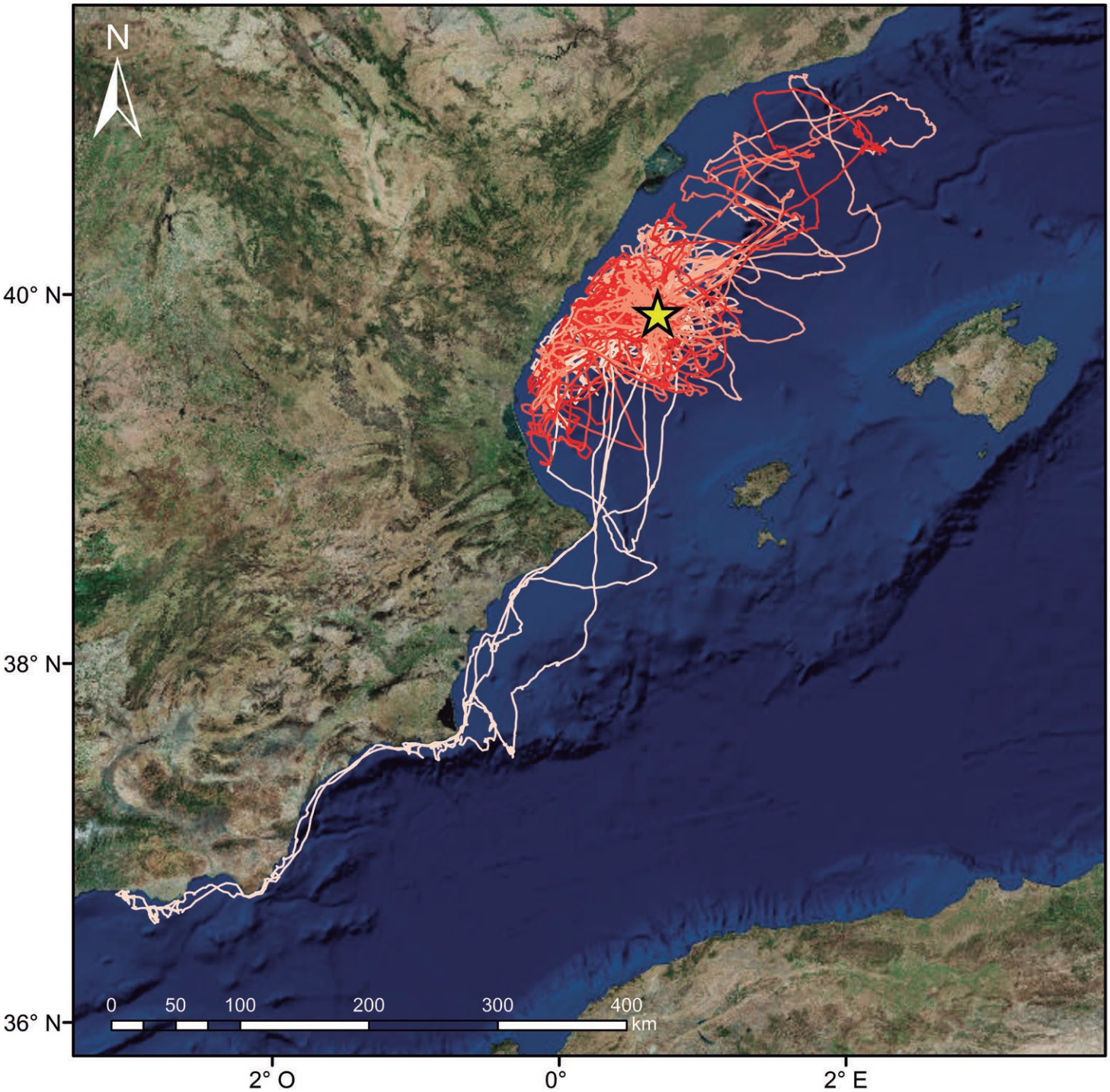
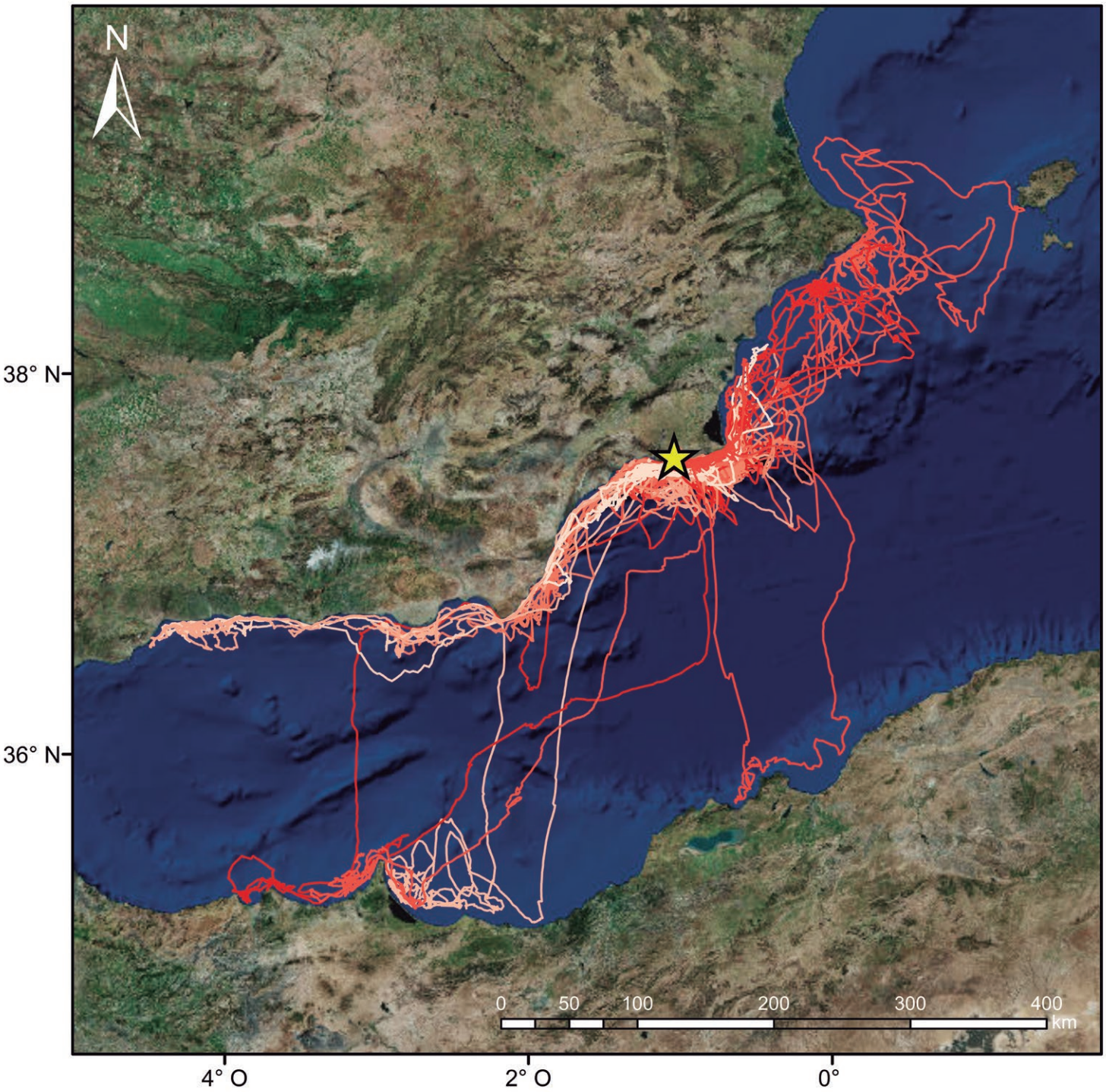


Figura 15
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea en las islas Columbretes, frente a la costa de Castellón, durante la época de cría del pollo del año 2012. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 182 viajes de 18 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 15
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Columbretes Islet (Castellón province offshore). The map shows 182 trips from 18 breeders during the chick-rearing period in 2012. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 6
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de las islas Columbretes (Castellón), durante la época de cría del pollo del año 2012.

Animation 6
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from the small archipelago of Columbretes (Castellón) during the chick-rearing period in 2012.



Animación 7
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la colonia de la isla de las Palomas (Murcia), durante la época de cría del pollo del año 2014.
Animation 7
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Palomas Islet (Murcia) during the chick-rearing period in 2014.

Figura 16
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea de la isla de Palomas, en la costa de Murcia, durante la época de cría del pollo del año 2014. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 111 viajes de 21 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.
Figure 16
Foraging trips of Scopoli's shearwaters from Palomas Islet (Murcia province). The map shows 111 trips from 21 breeders during the chick-rearing period in 2014. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

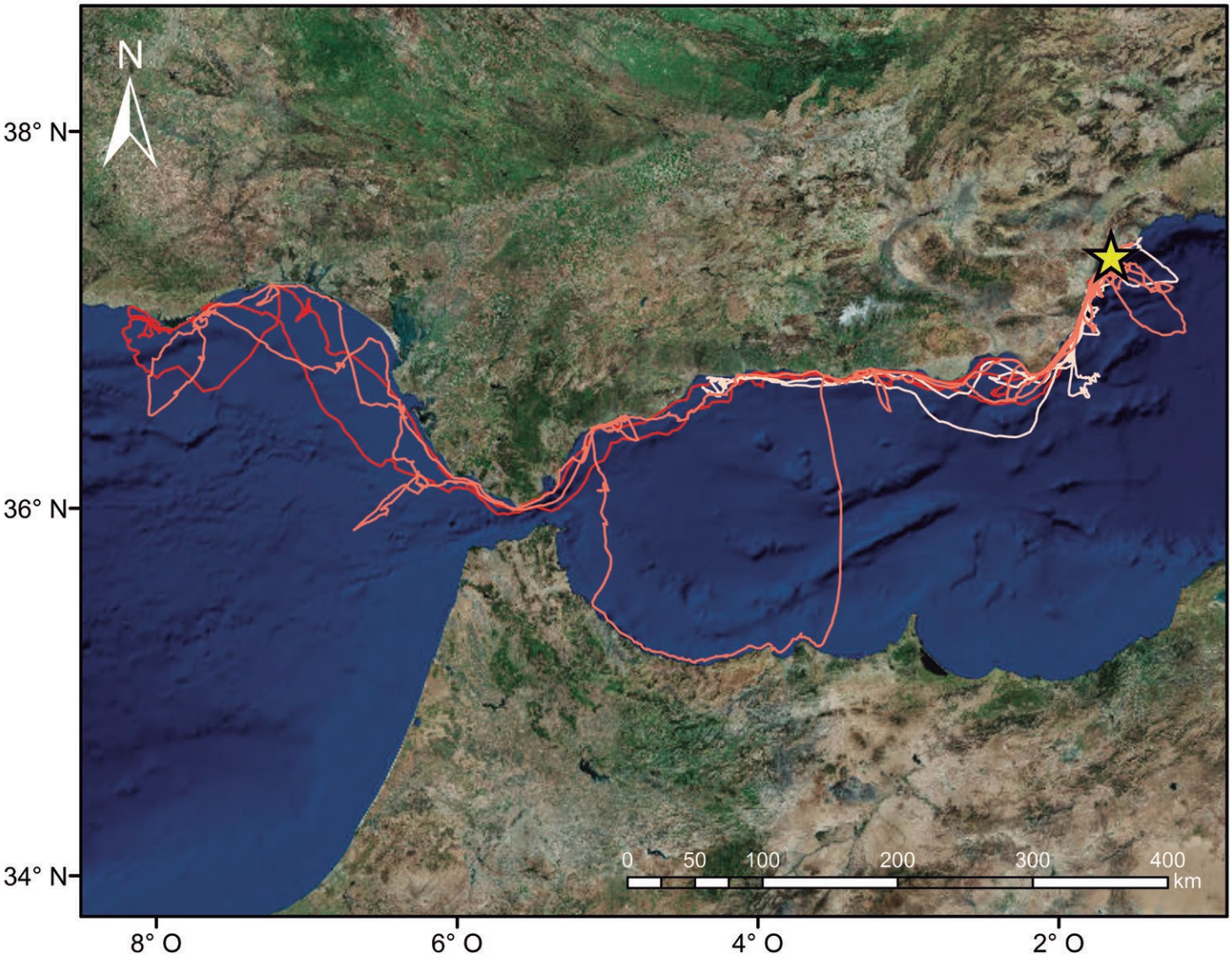
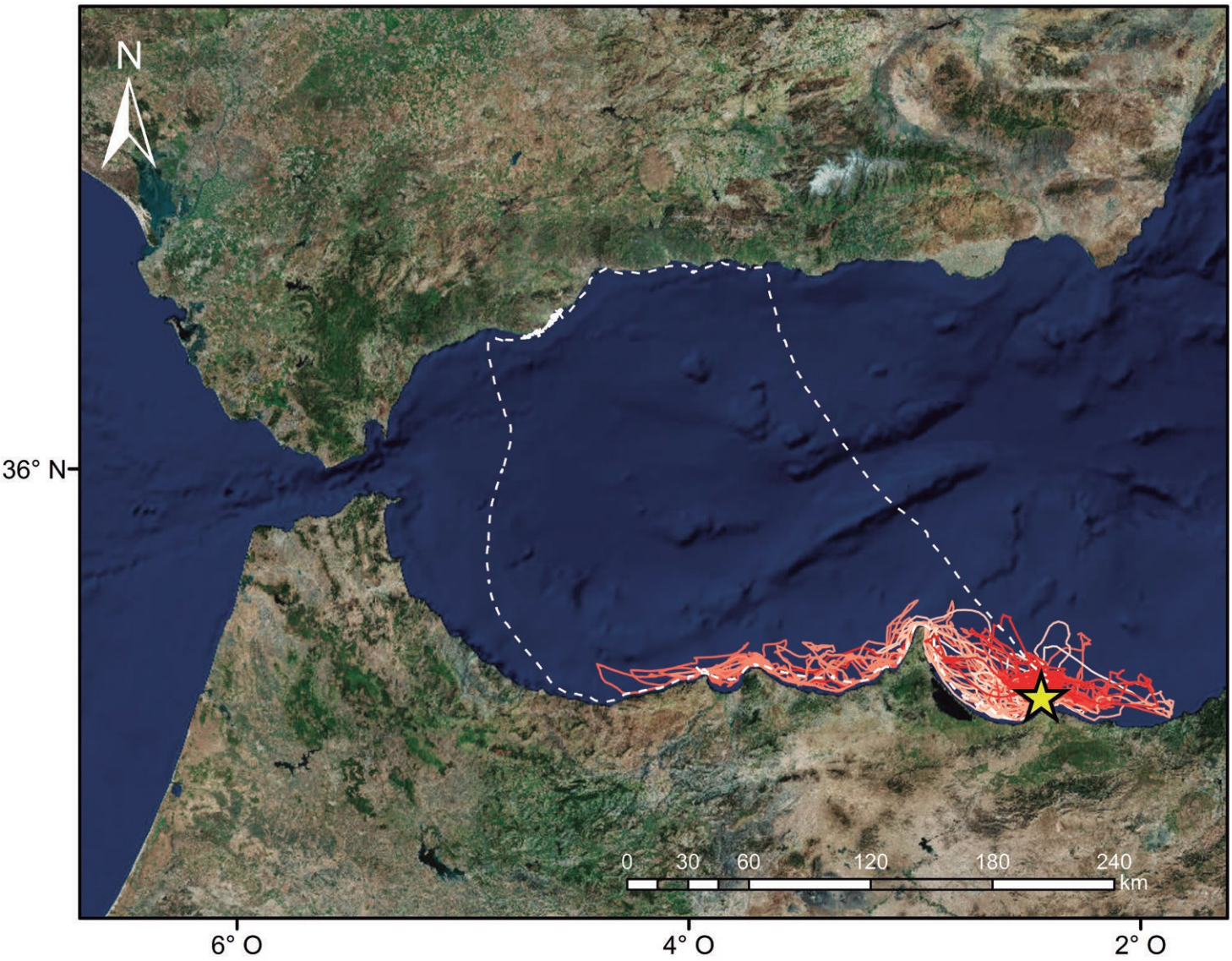


Figura 17
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica del islote de Terreros, frente a la costa de Almería, durante la época de cría del pollo del año 2014. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 20 viajes de 3 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 17
Foraging trips of Cory's shearwaters from Terreros Islet (Almería province). The map shows 20 trips from 3 breeders during the chick-rearing period in 2014. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 8
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica de la colonia del islote de Terreros (Almería), durante la época de cría del pollo del año 2014.

Animation 8
Foraging trips of Cory's shearwaters from Terreros Islet (Almería) during the chick-rearing period in 2014.



Animación 9
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta mediterránea y atlántica de la colonia de las islas Chafarinas (mar de Alborán), durante la época de cría del pollo del año 2011.

Animation 9
Foraging trips of Scopoli's and Cory's shearwaters from the small archipelago of Chafarinas (Alboran Sea) during the chick-rearing period in 2011.

Figura 18
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta mediterránea (en línea continua) y pardela cenicienta atlántica (en línea discontinua) que se reproducen en las islas Chafarinas, frente a la costa norte de Marruecos. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 40 viajes de 8 individuos de pardela cenicienta mediterránea, y 2 viajes de 1 individuo de pardela cenicienta atlántica (sólo en uno de los viajes cruzó hasta la orilla española), todos ellos marcados con registrador GPS en la época de cría del pollo del año 2011. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 18
Foraging trips of Scopoli's shearwaters (represented by solid lines in different shades of red) and Cory's Shearwater (represented by the white dashed line) from the small Chafarinas archipelago. The map shows 40 trips from 8 breeders of Scopoli's Shearwater and 2 trips of 1 breeder of Cory's Shearwater (only one trip is noticeable in the map). Birds were tracked during the chick-rearing period in 2011. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

menudo el estrecho de Gibraltar en sus viajes de alimentación para explotar las aguas del golfo de Cádiz y de la costa atlántica marroquí (Navarro *et al*., 2009; Afán *et al*., 2014).

Colonias del océano Atlántico

Los individuos de las colonias de Canarias utilizan mayoritariamente y sin excepción las aguas de la plataforma del nordeste africano, muy ricas en nutrientes y alimento gracias al sistema de afloramiento de aguas frías de la costa sahariana, dentro del sistema oceanográfico de la corriente de Canarias (figuras 10 y 25). Frente al Sahara y Mauritania, este sistema es especialmente activo durante el verano, cuando los vientos alisios soplan intensamente desde el NE y provocan el desplazamiento de las capas superficiales de agua, más cálidas, hacia el centro del Atlántico. Como consecuencia, las aguas frías de capas más profundas, cargadas de nutrientes, ascienden desde el fondo reemplazando a las anteriores (Pérez y Barton, 2001; Davenport *et al*., 2002; Hernández-León *et al*., 2007). Por ello, ésta es una zona de elevada riqueza que sustenta una elevada diversidad de aves marinas, así como de otros depredadores y también de enorme importancia por sus recursos pesqueros (Arístegui *et al*., 2006; Ramos *et al*., 2013; Scales *et al*., 2015; Grecian *et al*., 2016). Además, las islas del archipiélago canario, a poco más de 200 km de la costa africana, están totalmente influenciadas por este sistema oceanográfico, del que forman parte, con procesos donde la convergencia de los vientos alisios con la topografía de las islas montañosas promueven aumentos locales de productividad marina que tienen su base en la corriente de Canarias (Hernández-León, 1991).

En lo que respecta a la duración de los viajes de alimentación, no existe un patrón claro para las colonias del ámbito atlántico, con una frecuencia de duración de los viajes diferente según la colonia (figura 27). En las pardelas cenicientas de Veneguera (Gran Canaria) y Alegranza los viajes largos tienen una importancia relativa mayor que en Timanfaya (Lanzarote), siendo en esta última los viajes cortos los más frecuentes.

Veneguera es la localidad de cría más sureña de las que se han analizado datos en este trabajo. Durante la época de cría del pollo los individuos de esta colonia centran sus viajes cortos en las aguas del suroeste de la isla, mientras que en sus viajes largos son los que más al sur se desplazan, llegando hasta Cabo Blanco, en la frontera del Sáhara Occidental con Mauritania (figura 19, animación 10). Ninguno de los ejemplares seguidos en 2012 realizó nunca viajes en los que se desplazaran más al norte de la isla de Gran Canaria. Los individuos de Montaña Clara, Timanfaya y Alegranza realizaron viajes cortos en las aguas que rodean Lanzarote y Fuerteventura (mostrados respectivamente en: figura 20, animación 11; figura 21, animación 12; figura 22, animación 13). Las aves de estas colonias sí realizaron viajes hacia el norte del archipiélago canario, al banco de la Concepción y los volcanes submarinos que se encuentran al norte de los islotes del archipiélago Chinijo. Sobre la plataforma africana, los individuos tanto de Montaña Clara como de Timanfaya comparten zonas de alimentación, llegando por el norte hasta el cabo de Aguer, en Marruecos, y hacia el sur, hasta Cabo Bojador y Cabo Dajla (mostrados respectivamente en: figura 20, animación 11; figura 21, animación 12). Excepcionalmente, algunos individuos se aproximaron a Cabo Blanco, aunque quedándose siempre más al norte que los individuos de Veneguera.

Los individuos de la pequeña colonia de las islas Cíes (Galicia) dirigieron sus viajes cortos al entorno de las Rías Baixas gallegas, mientras que en sus viajes largos se distribuyeron ampliamente por la plataforma continental de Galicia y de Portugal, llegando hasta 200 km al sur. Además, realizaron viajes excepcionalmente largos, hacia el noroeste y el oeste, hasta unos 500 km de distancia de la colonia, en aguas plenamente oceánicas (figura 23, animación 14).

Vista desde el mar de los acantilados del suroeste de la isla de Gran Canaria.
Cliffs in the southwest coast of Gran Canaria Island.
© Zuzana Zajková

Figura 19
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica de la colonia del barranco de Veneguera, al suroeste de la isla de Gran Canaria, durante la época de cría del pollo del año 2012. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 45 viajes de 19 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 19
Foraging trips of Cory's shearwaters from Veneguera cliff (southwest of Gran Canaria). The map shows 45 trips from 19 breeders during the chick-rearing period in 2012. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 10
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica de la colonia de Veneguera (Gran Canaria), durante la época de cría del pollo del año 2012.

Animation 10
Foraging trips of Cory's shearwaters from Veneguera (Gran Canaria) during the chick-rearing period in 2012.

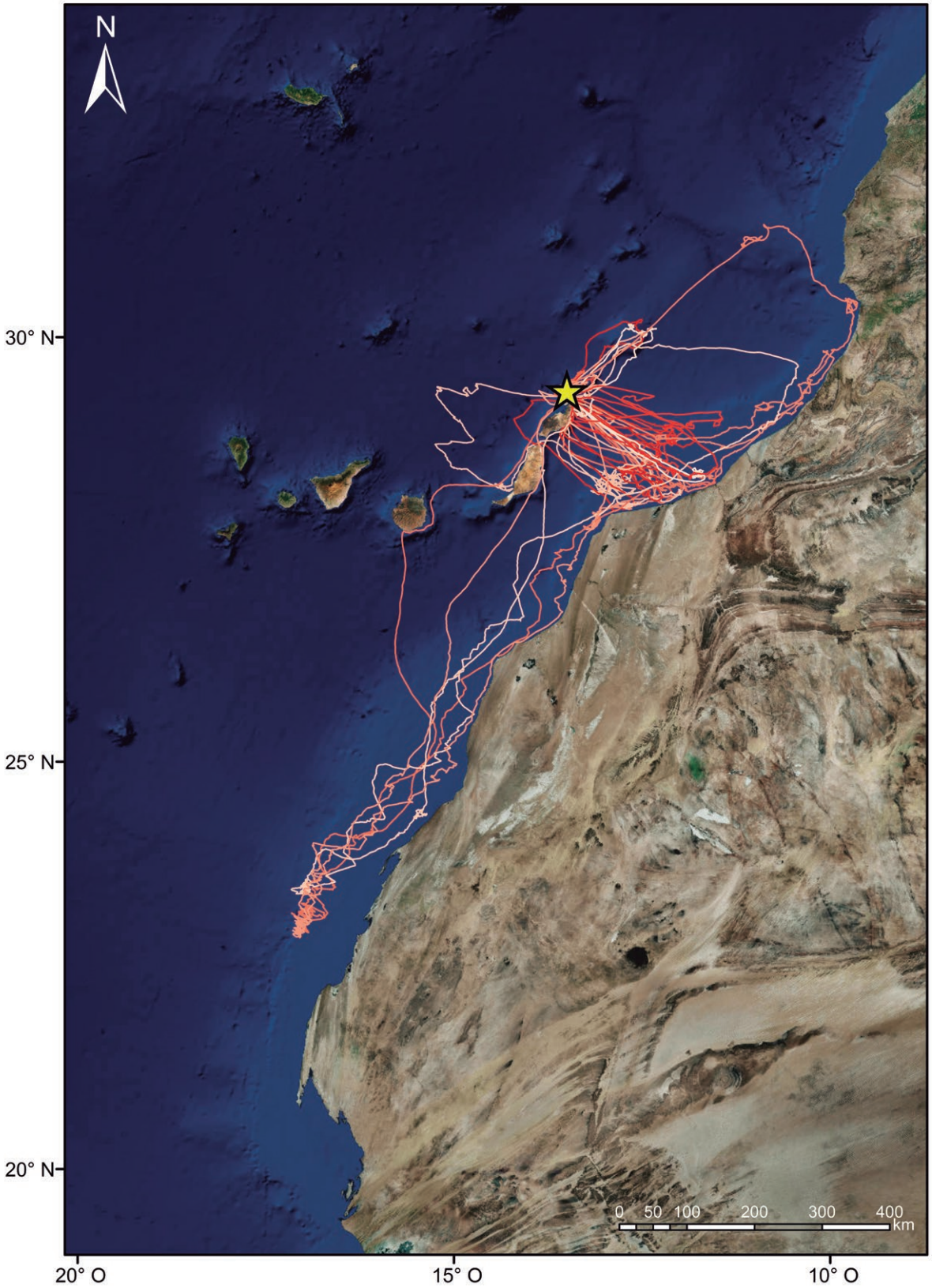


Figura 20
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica del islote de Montaña Clara, frente a la costa norte de Lanzarote, durante la época de cría del pollo del año 2015. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 34 viajes de 10 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

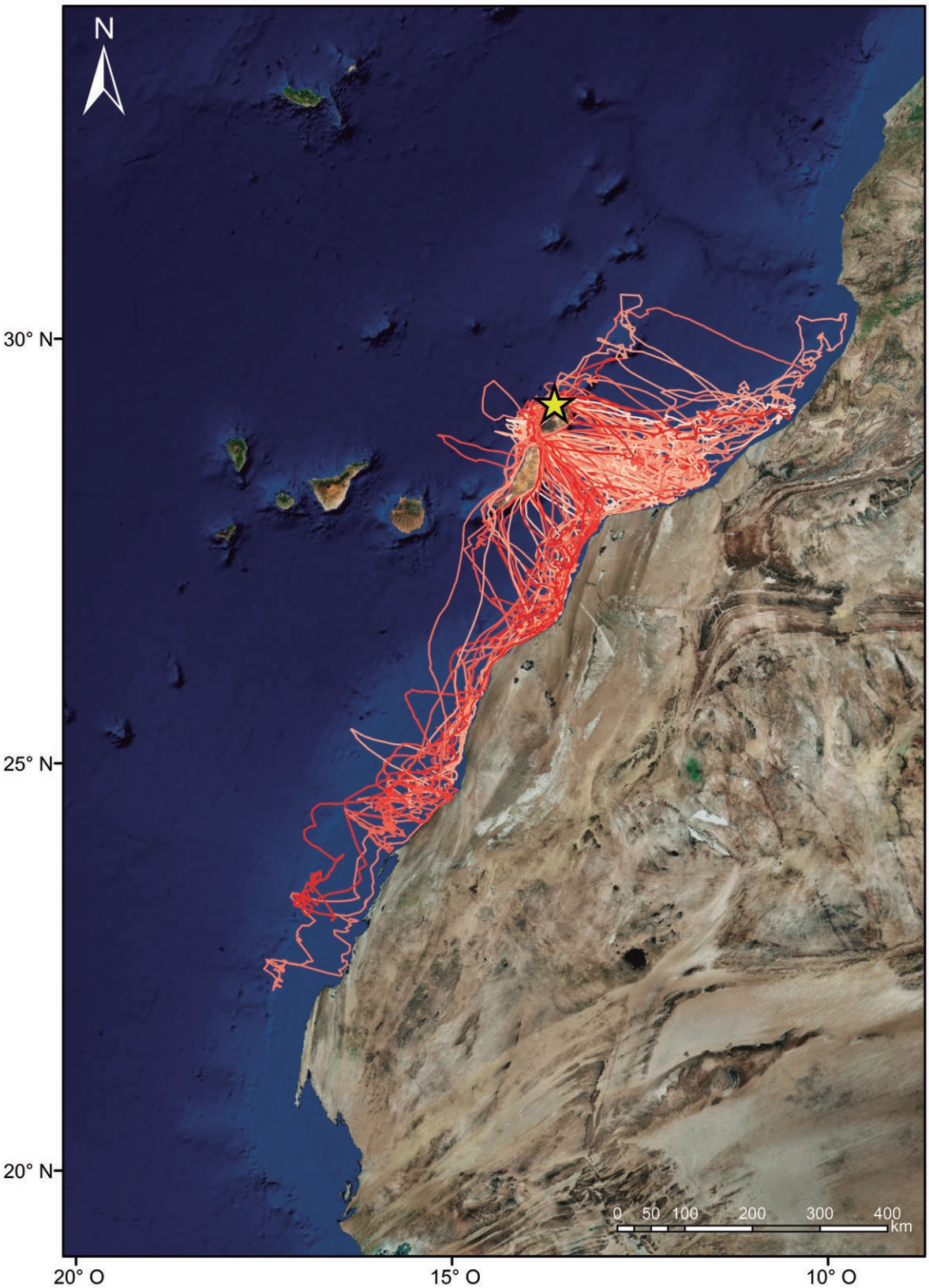
Figure 20
Foraging trips of Cory's shearwaters from Montaña Clara Islet (north of Lanzarote). The map shows 34 trips from 10 breeders during the chick-rearing period in 2015. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 11
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica del islote de Montaña Clara (norte de Lanzarote), durante la época de cría del pollo del año 2015.

Animation 11
Foraging trips of Cory's shearwaters from Montaña Clara Islet (north of Lanzarote) during the chick-rearing period in 2015.

Figura 21
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica de Timanfaya, en la costa oeste de Lanzarote, durante la época de cría del pollo del año 2015. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 176 viajes de 29 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 21
Foraging trips of Cory's Shearwater from Timanfaya National Park (Lanzarote). The map shows 176 trips from 29 breeders during the chick-rearing period in 2015. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.



Animación 12
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica del Parque Nacional de Timanfaya (Lanzarote), durante la época de cría del pollo del año 2015.

Animation 12
Foraging trips of Cory's shearwaters from Timanfaya National Park (Lanzarote) during the chick-rearing period in 2015.

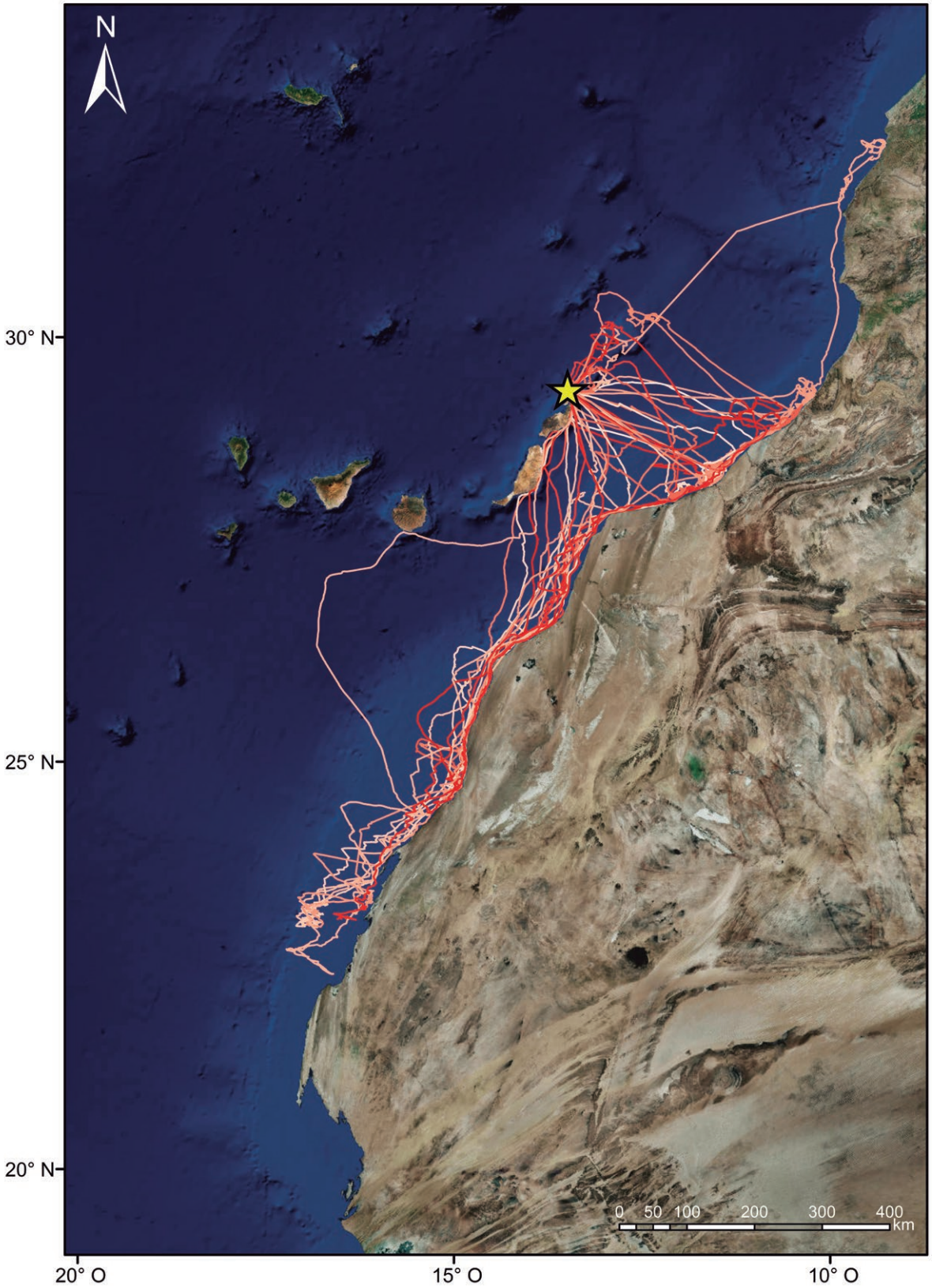


Figura 22
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica del islote de Alegranza, al norte de Lanzarote, durante la época de cría del pollo del año 2010. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 27 viajes de 27 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 22
Foraging trips of Cory's shearwaters from Alegranza Islet (north of Lanzarote). The map shows 27 trips from 27 breeders during the chick-rearing period in 2010. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 13
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica del islote de Alegranza (norte de Lanzarote), durante la época de cría del pollo del año 2010.

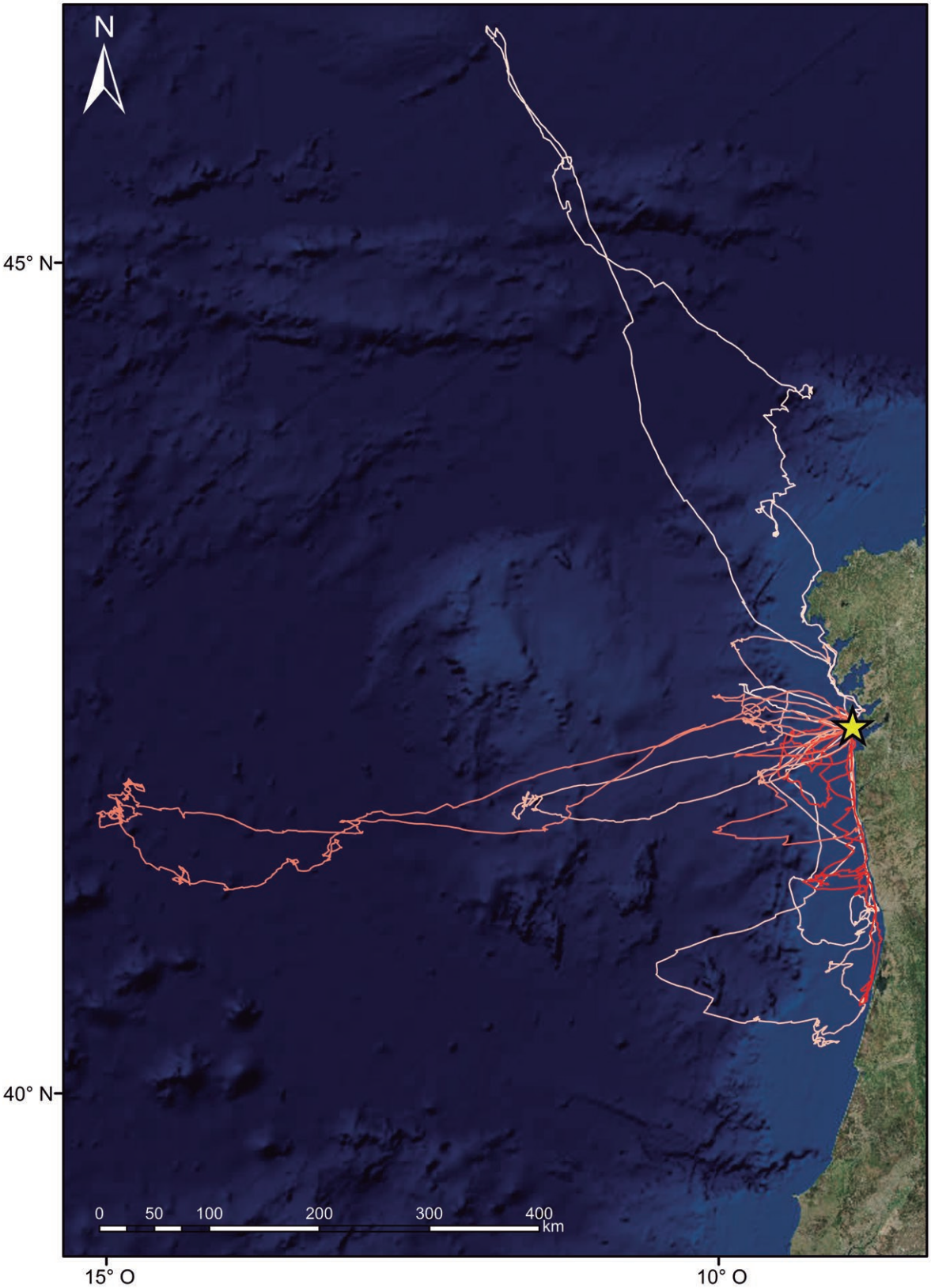
Animation 13
Foraging trips of Cory's shearwaters from Alegranza Islet (north of Lanzarote) during the chick-rearing period in 2010.

Figura 23
Viajes de alimentación de individuos reproductores de pardela cenicienta atlántica de la pequeña colonia de las islas Cíes, frente a las costas de Pontevedra, durante la época de cría del pollo del año 2015. Cada color indica un individuo diferente. Se incluyen 16 viajes de 3 individuos. Cada línea y color representa un viaje de alimentación de individuo diferente. La estrella indica la localización de la colonia.

Figure 23
Foraging trips of Cory's shearwaters from Cíes Islands (Islas Atlánticas National Park, Galicia). The map shows 16 trips from 3 breeders during the chick-rearing period in 2015. Each line represents a different trip. The star indicates the location of the breeding colony.

Animación 14
Viajes de alimentación de ejemplares reproductores de pardela cenicienta atlántica de la pequeña colonia de las islas Cíes, en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas de Galicia, durante la época de cría del pollo del año 2015.

Animation 14
Foraging trips of Cory's shearwaters from the tiny colony of Cíes Islands (National Park of Atlantic Islands of Galicia) during the chick-rearing period in 2015.



La pardela cenicienta mediterránea ocupa amplios sectores de la plataforma continental del levante ibérico durante sus viajes de alimentación.
Scopoli's shearwaters use wide areas over the Mediterranean continental shelf of Spain.
© José Manuel Arcos

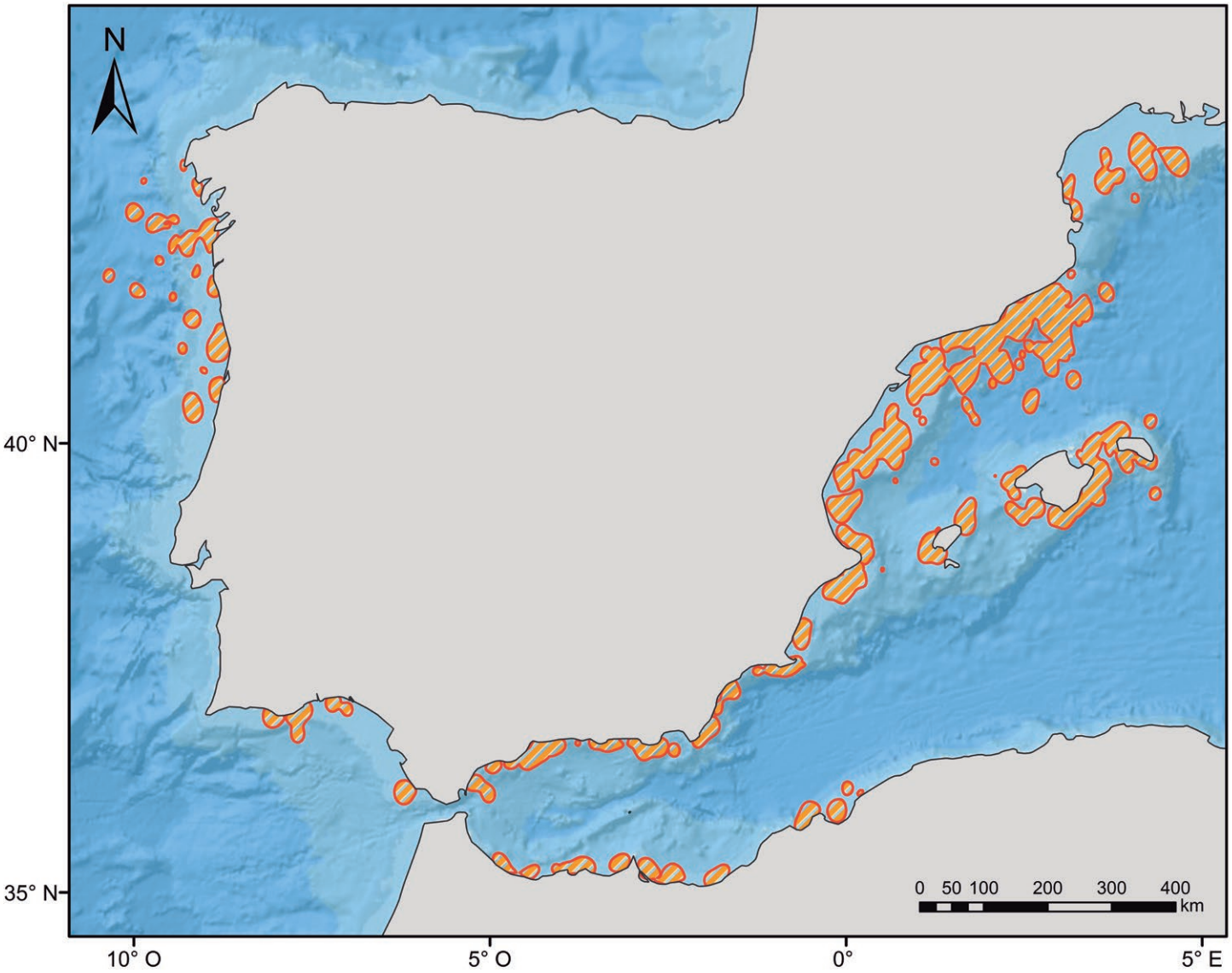


Figura 24

Principales zonas de alimentación, representadas en naranja, de la pardela cenicienta en aguas en torno a la península Ibérica, mar de Alborán y archipiélago balear. Se trata de las zonas utilizadas durante el período de cría del pollo, y también, para el caso de Cala Morell (Menorca), en el período de incubación. Estas áreas han sido identificadas mediante el método de estimadores de densidad Kernel *KDE* (Fieberg y Kochanny, 2005) empleando exclusivamente localizaciones GPS correspondientes a comportamiento de búsqueda intensiva de alimento, previamente identificadas mediante el algoritmo *EMbC* (Garriga *et al.*, 2016; véanse detalles de esta metodología en el apartado *Comportamiento durante la cría*).

Figure 24

Main foraging grounds of Cory's and Scopoli's shearwaters around the Iberian Peninsula and Alboran Sea, identified through Kernel density estimators (Fieberg y Kochanny, 2005) only based on intensive search behaviour locations identified by the *EMbC* algorithm (Garriga *et al.*, 2016). Kernel contours were computed for every colony, considering locations from chick-rearing period but also from incubation in the case of Cala Morell, and then merged.

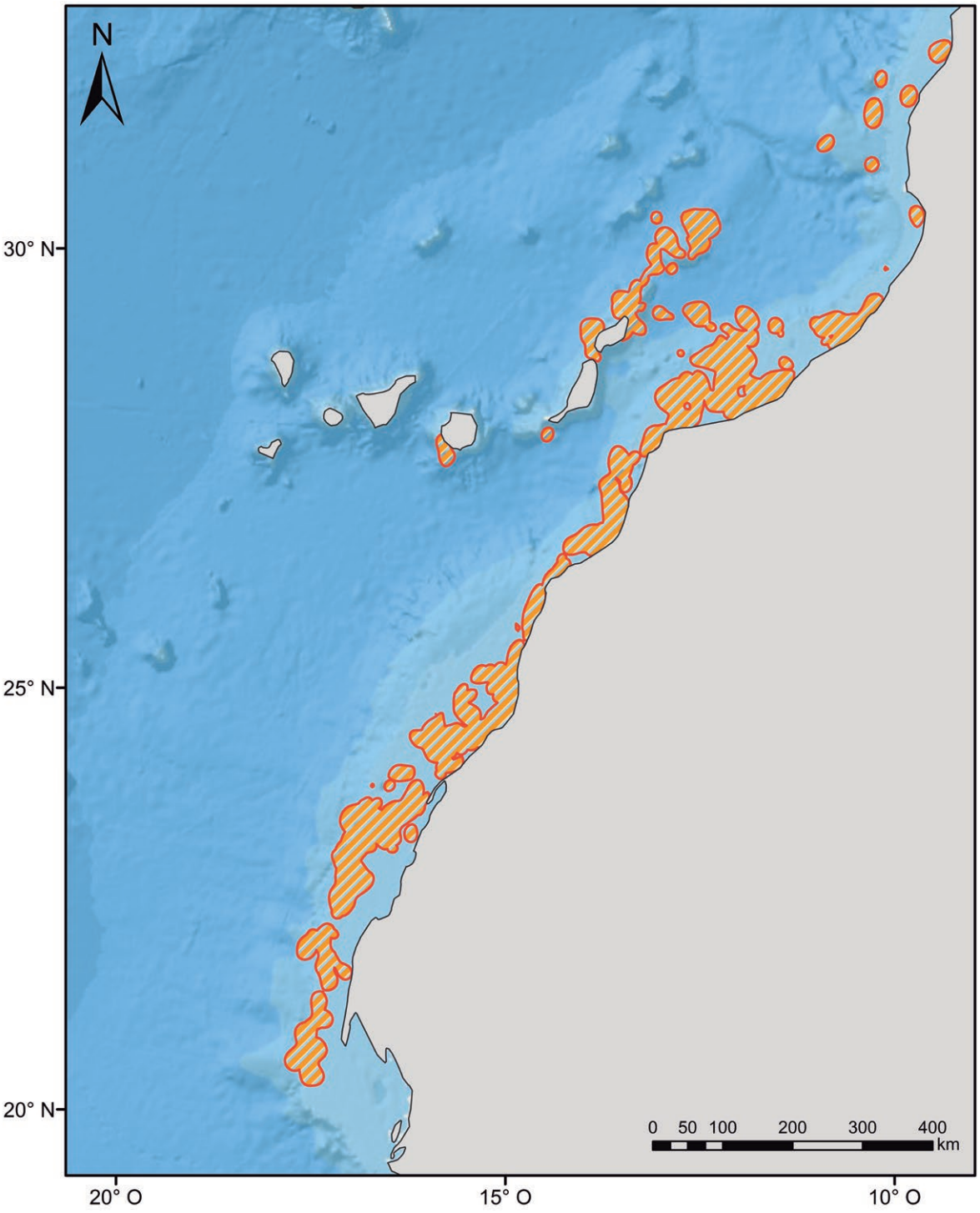


Figura 25
Principales zonas de alimentación, representadas en naranja, de la pardela cenicienta en el entorno del archipiélago canario y noroeste de África. Se trata de las zonas utilizadas durante el período de cría del pollo, y también, para el caso de Veneguera (Gran Canaria), en el período de incubación. Las aguas sobre la plataforma africana son de importancia capital para las poblaciones canarias de pardela cenicienta. Estas áreas han sido identificadas mediante el método de estimadores de densidad Kernel KDE (Fieberg y Kochanny, 2005) empleando exclusivamente localizaciones GPS correspondientes a comportamiento de búsqueda intensiva de alimento, previamente identificadas mediante el algoritmo *EMbC* (Garriga *et al.*, 2016; véanse detalles de esta metodología en el apartado *Comportamiento durante la cría*).

Figure 25
Main foraging grounds of Cory's shearwaters around Canary Islands and the African shelf, identified through kernel density estimators *KDE* (Fieberg y Kochanny, 2005), only based on intensive search behaviour locations identified by the *EMbC* algorithm (Garriga *et al.*, 2016). Kernel contours were computed for every colony, considering locations from chick-rearing period but also from incubation in the case of Veneguera, and then merged.

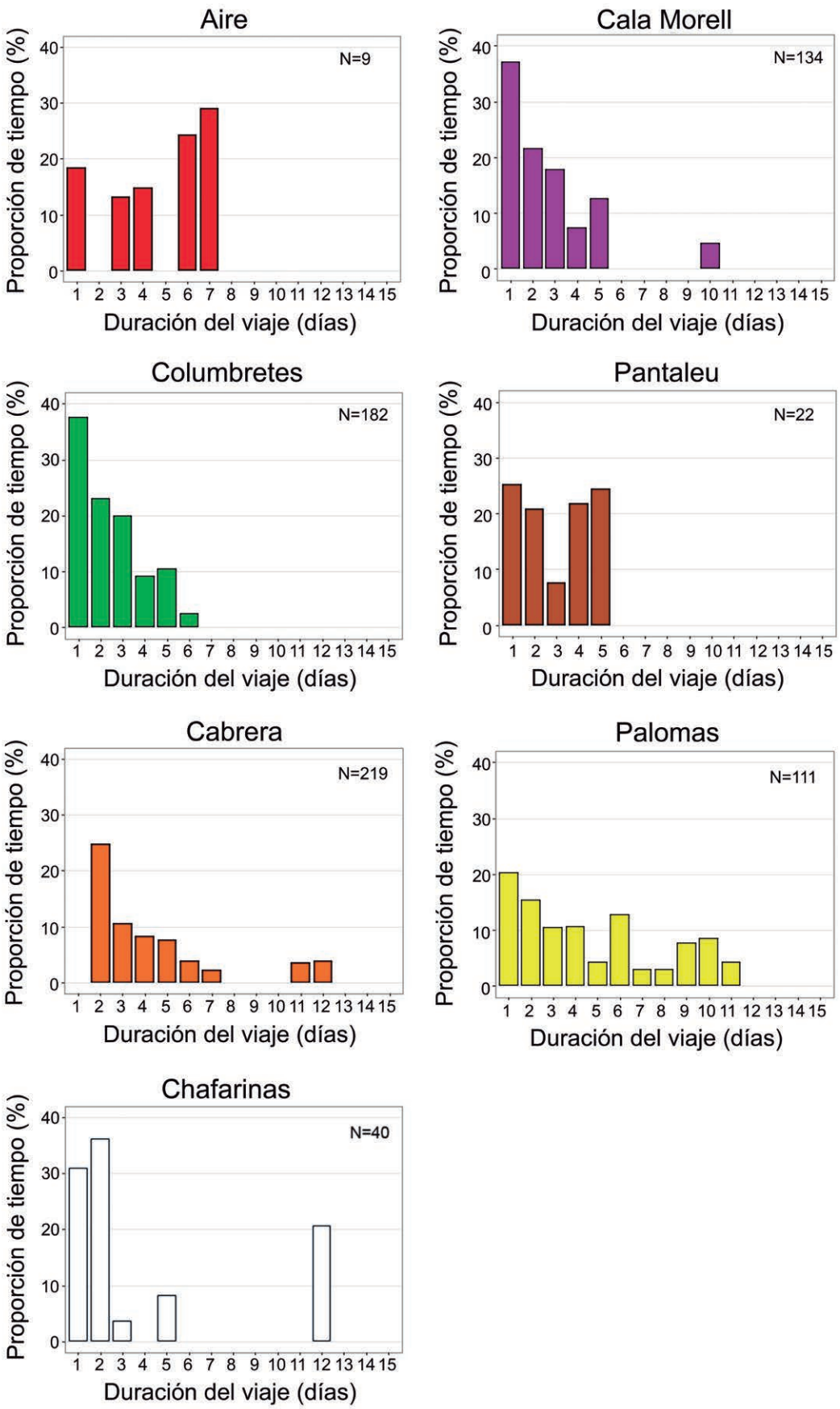


Figura 26
Gráficos de barras donde se muestra, para el conjunto de individuos de pardela cenicienta mediterránea seguidos con registradores GPS en cada colonia durante el período de cría del pollo, la proporción de tiempo invertido en viajes de alimentación de diferente duración, desde 1 hasta 15 días. Los colores son los mismos que en la figura 9. Se observa cómo las colonias donde se consiguió un buen tamaño muestral, los viajes de corta duración (de 1, 2, y 3 días) son los más frecuentes, siendo menos frecuentes los viajes largos. Suponen una excepción las colonias de la isla del Aire, Pantaleu y Chafarinas, probablemente porque el número de individuos instrumentados en estas colonias es reducido y son poco representativos en este sentido. En la esquina superior derecha de cada gráfico se indica el número de viajes de cada colonia.

Figure 26
Bar plots showing the proportion of time each population of Scopoli's Shearwater invested in foraging trips of different duration, from 1 to 15 days, during the chick-rearing period. Each chart represents a colony. Sample size is indicated with brackets in the right upper corner. At least for colonies with a representative sample size, foraging trips of 1, 2 and 3 days are the most frequent, being less frequent those of longer duration. For colour interpretation see figure 9.

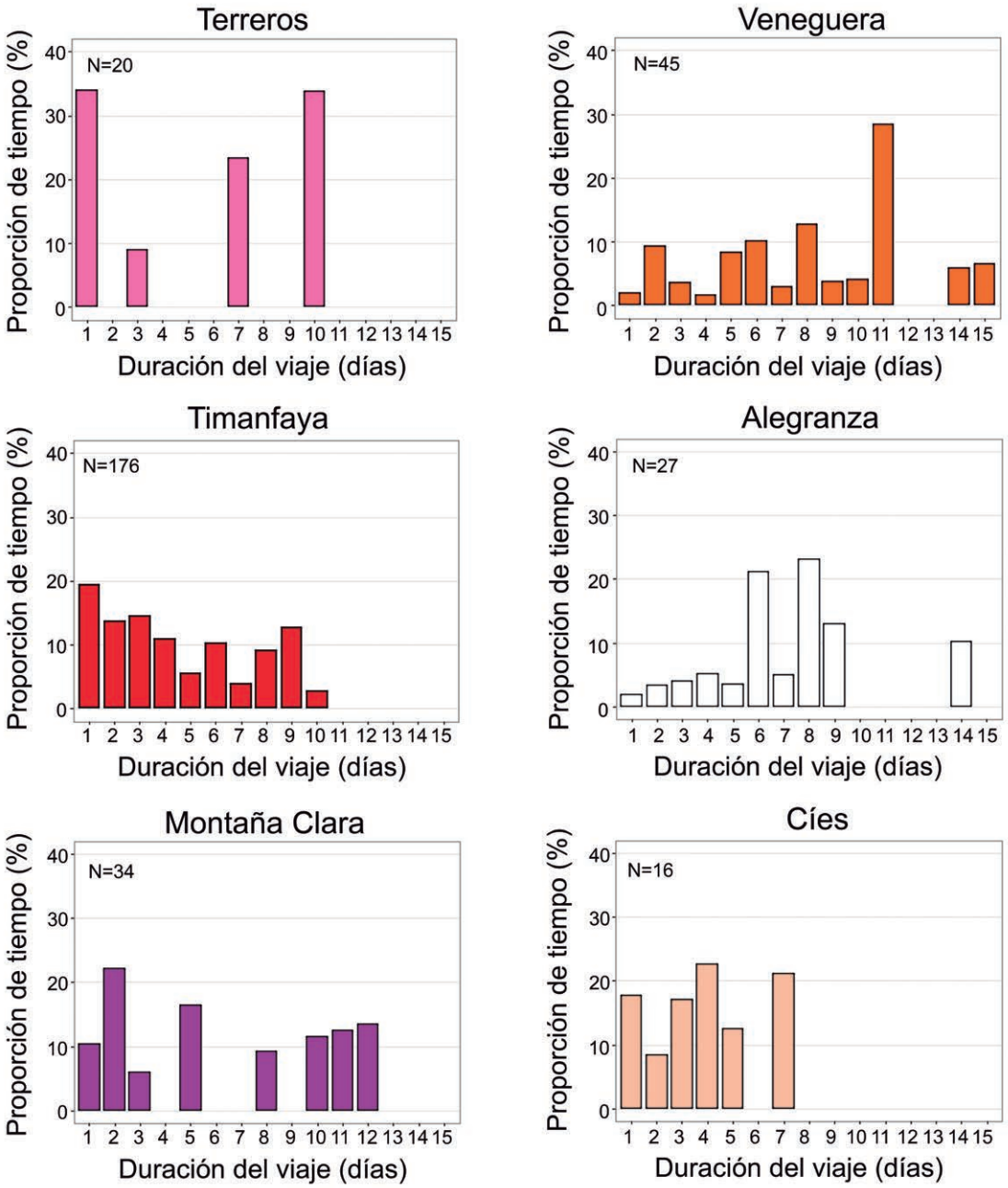


Figura 27

Gráficos de barras donde se muestra, para el conjunto de individuos de pardela cenicienta atlántica seguidos con registradores GPS en cada colonia, la proporción de tiempo invertido en viajes de alimentación de diferente duración, desde 1 hasta 15 días, durante la época de cría del pollo. Los coloren son los mismos que en la figura 10. A diferencia de las colonias de pardela cenicienta mediterránea, para las colonias de la especie atlántica no se observa un patrón claro. Al mismo tiempo, colonias muy cercanas como Alegranza y Timanfaya, que además distan en igual grado de la plataforma africana, tienen patrones opuestos, siendo en la primera más frecuentes los viajes largos (6, 8, 9 días) que los viajes cortos, y en la segunda más frecuentes los viajes cortos y en orden decreciente los viajes largos. El patrón de Veneguera es similar al de Alegranza. En las colonias de Montaña Clara, y de Cíes y Terreros (esta última en el Mediterráneo), el número de aves que se consiguió marcar con registrador GPS no fue suficiente como para observar patrones claros en este aspecto.

Figure 27

Bar plots showing the proportion of time each population of Cory's Shearwater invested in foraging trips of different duration, from 1 to 15 days, during the chick-rearing period. Each chart represents a colony. Sample size is indicated with brackets in the right upper corner. Unlike the colonies in the Mediterranean, for the colonies in the Atlantic there are no obvious patterns. For colour interpretation see figure 10.

Los barcos de pesca, especialmente los arrastreros, suelen arrojar por la borda capturas de especies que no son de interés comercial o no cumplen las tallas mínimas. Estos descartes pesqueros atraen a diversas especies de aves marinas que compiten por ellos. En la fotografía, tomada en el Mediterráneo occidental, se observan pardelas cenicientas, pardelas baleares, gaviotas patiamarillas y de Audouin.
Fishing boats, especially trawlers, often throw away catches that are not of commercial interest or do not meet minimum sizes. These fishing discards attract several species of seabirds. In the photo, taken in the western Mediterranean, several individuals of Scopoli's and Balearic shearwaters together with Audouin's and Yellow-legged gulls follow a fishing vessel.
© José Manuel Arcos

Comportamiento en alta mar durante en la época reproductiva

Fases de la época reproductiva y diferencias en comportamiento: una breve introducción

A finales de invierno y comienzos de primavera, las pardelas cenicientas culminan la migración prenupcial con la llegada a las áreas de cría, en las que una mayoría de los ejemplares adultos iniciará la época reproductiva. Esta época abarca casi 8 meses del año, desde el final de la migración prenupcial, en torno a febrero-marzo, hasta el inicio de la migración postnupcial, entre octubre y noviembre. Durante este tiempo se pueden reconocer tres períodos principales, con diferente actividad reproductora, en los que el comportamiento de las aves cambia: el período de prepuesta, el período de incubación y el período de cría del pollo (Navarro *et al*., 2007).

En el período de prepuesta las diferencias de comportamiento entre sexos son algo más marcadas, mientras que durante la incubación y en

la cría del pollo, machos y hembras se reparten las tareas a partes iguales y su comportamiento es similar (Paiva *et al*., 2010; Hedd *et al*., 2014; Phillips *et al*., 2017). Estos períodos pueden a su vez subdividirse en diferentes fases. La fenología de estos eventos varía según la especie (véase el apartado *Fenología, calendario migratorio y muda*). En el período de prepuesta se reconocen tres fases. La primera es aquella que se inicia tras la llegada al área de cría, cuando los animales empiezan a visitar la colonia, necesitan recuperarse del esfuerzo que supone la migración, y se preparan para la reproducción (Arizmendi-Mejía *et al*., 2013). En una segunda fase, las parejas empiezan a formarse o se reencuentran, se producen las cópulas, y los machos empiezan a defender los nidos (Werner *et al*., 2014). La tercera fase se conoce como éxodo prepuesta, un evento característico de los procelariformes: tras la fase de cópulas, las hembras emprenden un viaje de larga duración, que puede ser de entre dos semanas y un mes, a zonas donde encontrar recursos nutricionales específicos, como lípidos y proteínas necesarios para la formación del huevo (Jouanin *et al*., 2001; Navarro *et al*., 2007; Arizmendi-Mejía *et al*., 2013; Paiva *et al*., 2013b). Algunos autores apuntan que los machos pueden alimentarse durante este período en zonas más productivas que las hembras, sugiriendo que las hembras buscarían zonas que les aporten unos nutrientes específicos, que no tienen por qué coincidir espacialmente con las zonas más productivas (Werner *et al*., 2014). En cualquier caso, en lo que respecta a los machos, es habitual que durante esta fase acudan por las noches a la colonia para defender la hura hasta el momento en que la hembra regrese para poner el huevo.

El período de incubación comienza con la puesta del huevo. Normalmente la hembra regresa de nuevo al mar tras la puesta, para buscar alimento y recuperarse del esfuerzo que supone. Así, es el macho el que se encarga del primer turno de incubación. Se inicia entonces una serie de turnos en el que macho y hembra van relevándose para incubar el huevo (Granadeiro *et al*., 1998a). Los turnos de incubación pueden ser de algo menos de una semana hasta incluso de 20 días (Reyes-González y González-Solís, 2016), dependiendo de la especie, la colonia, la distancia a las zonas productivas y las condiciones de productividad anuales (Paiva *et al*., 2013a). Mientras que uno de los miembros está en el mar alimentándose, el otro permanece en la hura incubando el huevo, sin alimentarse, por lo que pueden llegar a perder mucho peso durante este período, que tratan de recuperar cuando realizan el relevo.

Tras la eclosión, se inicia el período de cría del pollo, en el que se diferencian también tres fases. Durante la primera semana, el pollo no es capaz de regular su temperatura corporal, por lo que necesita permanecer bajo uno de los progenitores para recibir calor. Es por ello que el comportamiento de los padres es similar al que muestran durante la incubación, turnándose para su cuidado, aunque se relevan en el nido con mayor frecuencia (Catry *et al*., 2009). Al cabo de unos días, cuando el pollo ya ha desarrollado más cantidad de plumón y no necesita ser calentado tan frecuentemente, los progenitores dejan el nido para salir a buscar alimento, quedando el pollo solo en el nido. Durante esta fase los progenitores van acudiendo al nido de forma independiente para cebar al pollo, exclusivamente por la noche, pudiendo ambos miembros de la pareja coincidir o no en el nido. Durante este período los adultos desarrollan la estrategia doble de búsqueda de alimento comentada en el apartado *Movimientos y áreas de alimentación durante la época reproductiva*, por lo que se dan períodos en los que el pollo puede permanecer sin ser alimentado durante varios días consecutivos. Por último, hacia el final del verano, una vez el pollo alcanza un peso superior al de los adultos debido a la acumulación de grasas, los progenitores dejan de cebarlo y no regresan más al nido. Hacia finales de octubre, con el plumaje totalmente desarrollado y las reservas de grasa mermadas, el hambre fuerza a los pollos a abandonar su nido (Reyes-González y González-Solís, 2016). Tras este primer vuelo abandonarán la colonia, a la que no retornarán hasta pasados 3 ó 4 años como prospectores, y en la que no tendrán su primer evento reproductivo hasta los 5 a 7 años de edad (Mougin *et al*., 2000; Jenouvrier *et al*., 2008).

Análisis de comportamiento de la pardela cenicienta mediterránea durante la época reproductiva

En la colonia de Cala Morell (Menorca) se realizaron marcajes con registradores GPS a lo largo de toda la época reproductiva del año 2014. En el caso del período de prepuesta, se registraron viajes durante los meses de abril y mayo, por lo que los datos incluyen la fase del éxodo prepuesta. Los viajes registrados a lo largo de la época reproductiva evidencian claramente cómo las aves modifican su comportamiento y estrategias en cada uno de los períodos. En todos ellos se

Balsa de pardelas descansando, esperando a que llegue la noche para acudir a la colonia.
Shearwaters rafting off the coast, awaiting nightfall to visit the colony.
© Jacob González-Solís

evidencia la preferencia de la especie por alimentarse en zonas sobre la plataforma continental, ya sea alrededor de Baleares o en las costas orientales de la península Ibérica y norte de África, alimentándose sólo ocasionalmente más allá del talud continental. Así, las zonas oceánicas funcionaron principalmente como corredores de paso entre las zonas anteriores, y sólo excepcionalmente como zonas de alimentación.

Durante el período de prepuesta, las aves instrumentadas (51 individuos, 400 viajes) hicieron un uso intensivo de las aguas en torno al archipiélago balear, así como también de la costa catalana (figura 28, mapa superior). Por otro lado, se registraron varios viajes excepcionalmente largos: algunas hembras llegaron al este hasta las costas de Córcega, mientras que algunos machos se desplazaron al sur hasta las costas de Argelia. La limitada extensión del Mediterráneo es probablemente el factor que produce que los viajes de las hembras durante el éxodo no sigan el patrón claro de otras colonias atlánticas, siendo similares a los de los machos en su extensión y duración (figura 28, mapa superior). Durante este período buena parte de la actividad de búsqueda de alimento ocurrió durante el día, y se localizó en las inmediaciones del talud marino que rodea a las islas Baleares, y en el canal entre Ibiza y Mallorca (figura 29, izquierda). Durante las horas nocturnas también se dan episodios de búsqueda de alimento, aunque el comportamiento mayoritario es el de descanso (figura 29 derecha; figura 32 izquierda).

Durante el período de incubación, las aves instrumentadas (10 individuos, 19 viajes) se desplazaron a zonas diferentes a las que habían visitado en el período de prepuesta, puesto que además de utilizar las aguas baleares, se distribuyeron a lo largo de toda la costa este de la península para alimentarse, desde el golfo de León en Francia hasta el cabo de Palos en Murcia, y también las aguas de la orilla sur del Mediterráneo, desde las costas de Tetuán (Marruecos) por el oeste hasta Argel (Argelia) por el este (figura 28, mapa central). De nuevo, en aquellas zonas en las que se registró mayor esfuerzo de búsqueda de alimento, este comportamiento ocurrió mayoritariamente de día (figura 30; figura 32, centro).

Por último, durante el período de cría del pollo, las aves instrumentadas (25 individuos, 134 viajes) utilizaron también las aguas del archipiélago balear durante los viajes cortos, pero a diferencia de los períodos anteriores, durante los viajes largos se dirigieron exclusivamente a las costas de Cataluña, más concretamente desde las aguas del norte de Tarragona hasta el Cap de Creus (figura 28, mapa inferior). La mayor inversión de tiempo para la búsqueda de alimento se registró en las aguas entre Mallorca y Menorca, mientras que en la costa catalana la búsqueda se concentró en las zonas correspondientes a cañones submarinos como el de Blanes o frente al delta de Llobregat y aguas circundantes en Barcelona. El comportamiento de búsqueda de alimento ocurrió mayoritariamente de día (figura 31) y el de descanso de noche (figura 32, derecha).

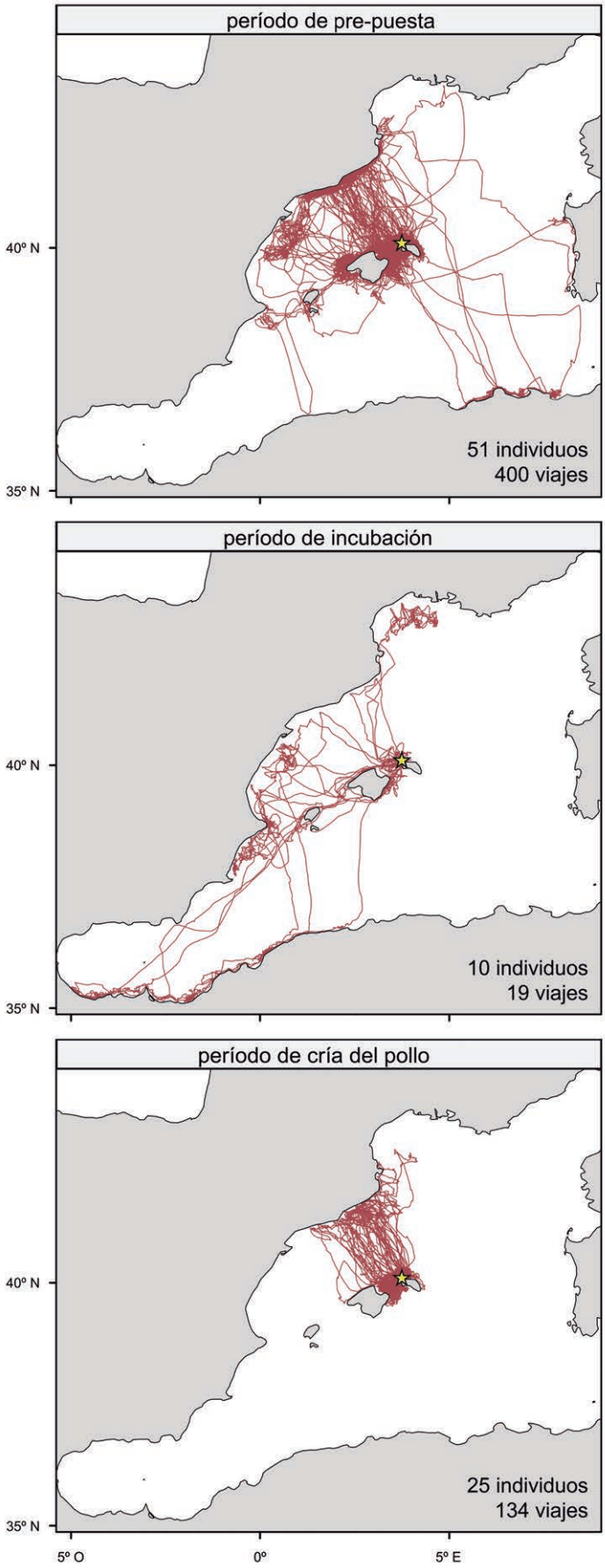


Figura 28

Viajes realizados por ejemplares de pardela cenicienta mediterránea reproductores en la colonia de Cala Morell (Menorca) en 2014. El mapa superior corresponde al período de prepuesta (viajes registrados en ejemplares previamente a la puesta, seguidos entre el 17 de abril y el 1 de junio). El mapa central corresponde al inicio del período de incubación (viajes registrados en ejemplares que ya habían realizado la puesta, seguidos entre el 23 de mayo y el 22 de junio). El mapa inferior corresponde al período de cría del pollo (viajes registrados en ejemplares con pollo seguidos entre el 22 de julio y el 12 de septiembre). Mientras que las aguas que circundan el archipiélago balear fueron siempre de igual importancia, las zonas utilizadas durante los viajes largos fueron muy diferentes entre los tres períodos. Se indica, para cada período, el número de animales seguidos con registrador GPS y el número de viajes obtenido.

Figure 28

Foraging trips performed by Scopoli's shearwaters breeding at Cala Morell (Menorca) during the breeding period of 2014. The map at the top shows the movements during the prelaying period (time window: April 17th – June 1st; 51 individuals, 400 trips). The map in the middle shows movements performed during the first weeks of the incubation period (time window: May 23rd – June 22nd; 10 individuals, 19 trips). The map on the bottom shows the movements during the chick-rearing period (time window: July 22nd – September 12th; 25 individuals, 134 trips). Waters surrounding the Balearic archipelago were always important for short trips, whereas during the long trips birds visited different areas depending on the breeding stage.

Ejemplar de pardela cenicienta mediterránea en su nido. Se puede apreciar la anilla metálica en el tarso.

Scopoli's shearwater inside the burrow. The metallic ring can be seen in the tarsus.

© GEP (IMEDEA)

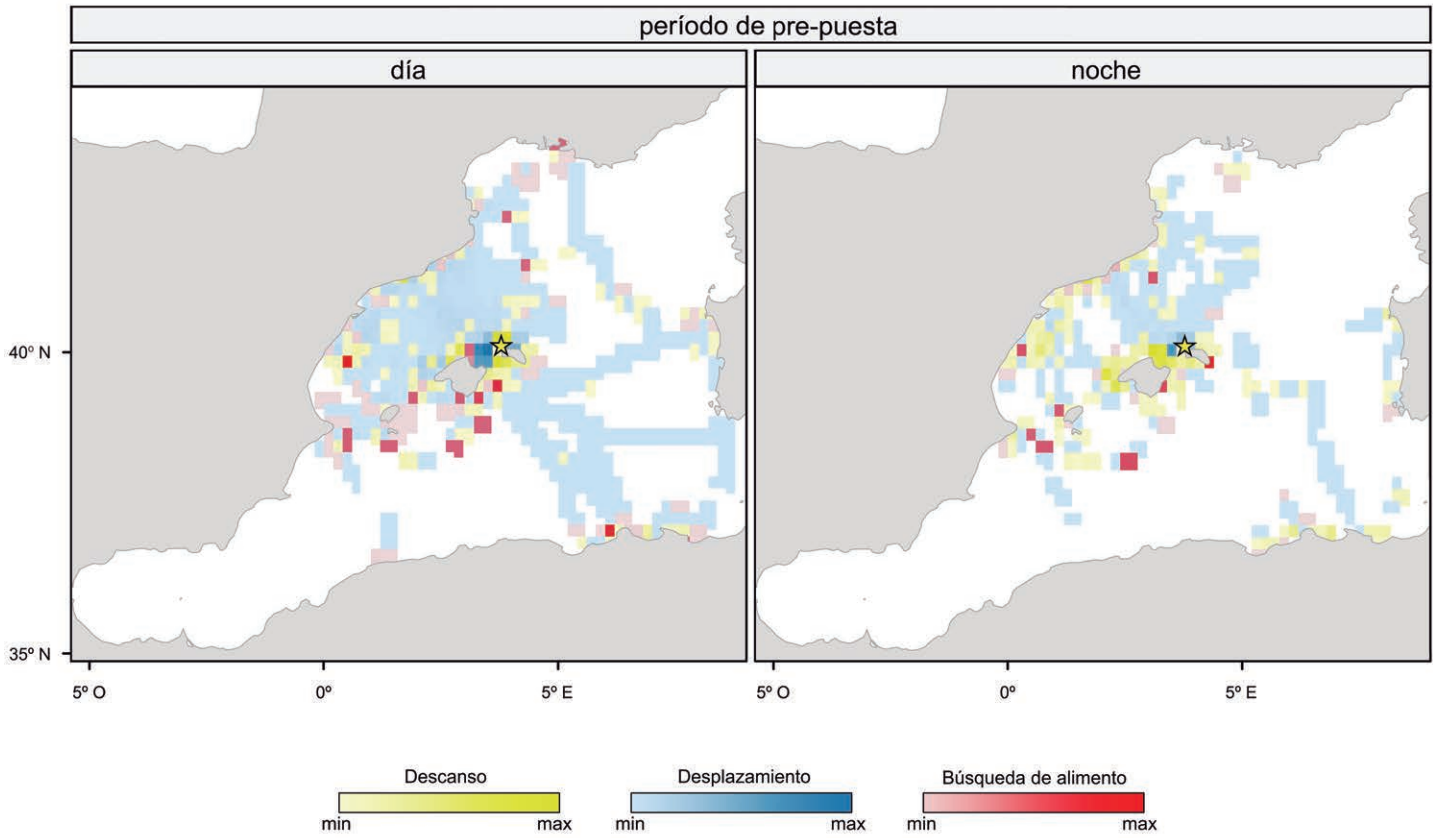


Figura 29

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta mediterránea para el período de prepuesta, incluido el éxodo prepuesta. El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 400 trayectorias procedentes de 51 individuos de la colonia de Cala Morell (Menorca) e instrumentados con registrador GPS entre el 17 de abril y el 1 de junio de 2014, con anterioridad a la puesta del huevo. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste ocurrió. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría.*

Figure 29

Behavioural landscapes of Scopoli's shearwaters during the prelaying period, including the prelaying exodus. The image on the left represents diurnal behaviour and the image on the right represents nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Maps were built up based on GPS data from 400 trips and 51 adult breeders from Cala Morell (Menorca), tracked between 17th of April and 1st of June of 2014. Details of trajectories used are shown in the upper map of figure 28.

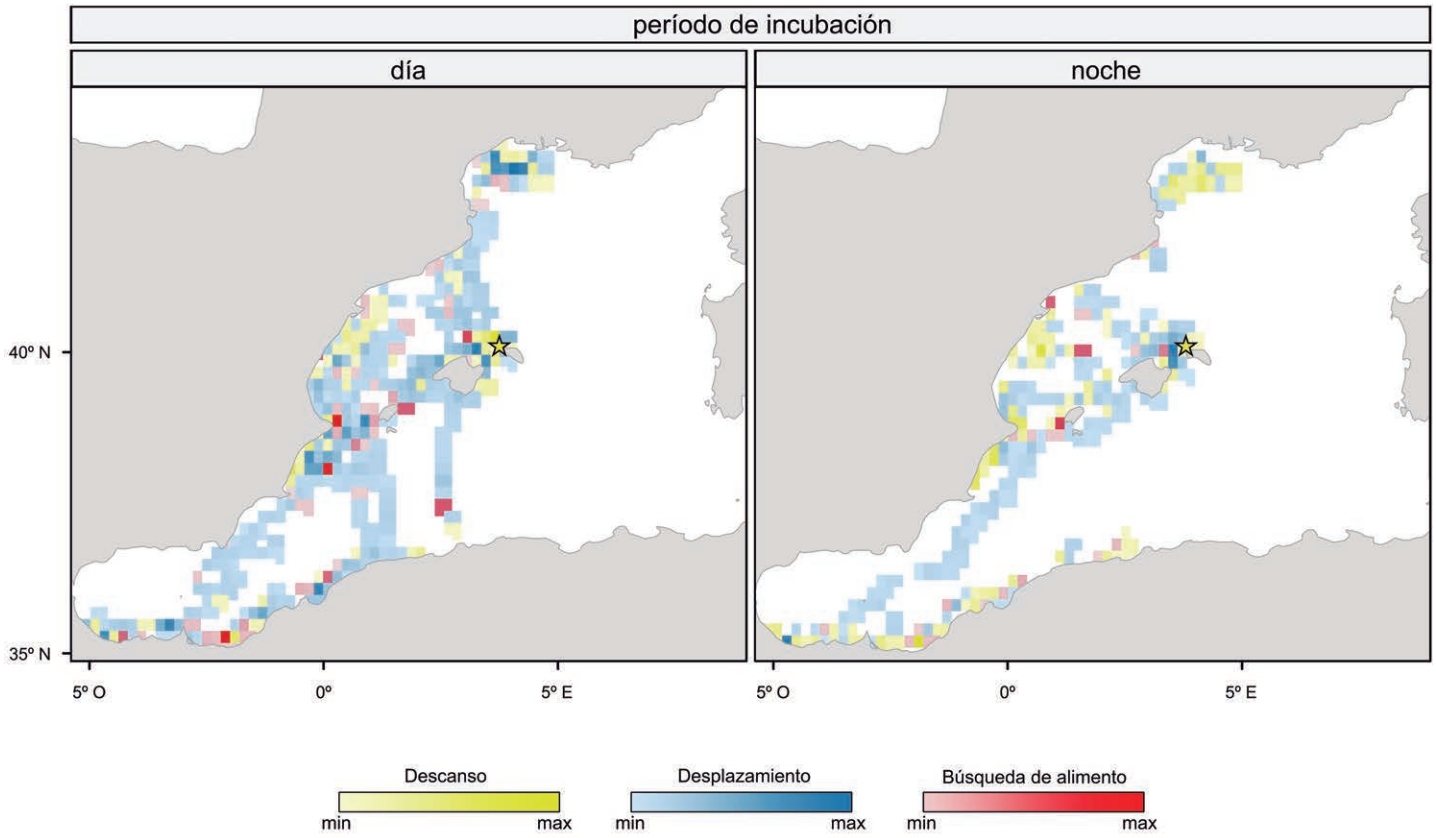


Figura 30

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta mediterránea para el período de incubación. El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 19 trayectorias procedentes de 10 individuos de la colonia de Cala Morell (Menorca) que efectuaron la puesta del huevo, y seguidos con registrador GPS entre el 23 de mayo y el 22 de junio de en 2014. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste ocurrió. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría*.

Figure 30

Behavioural landscapes of Scopoli's Shearwater for the incubation period. The image on the left represents diurnal behaviour and the one on the right the nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Maps were built up based on GPS data from 19 trips and 10 adult breeders from Cala Morell (Menorca), tracked between 23rd of May and 22nd of June of 2014. Details of trajectories used are shown in the map in the middle in figure 28.

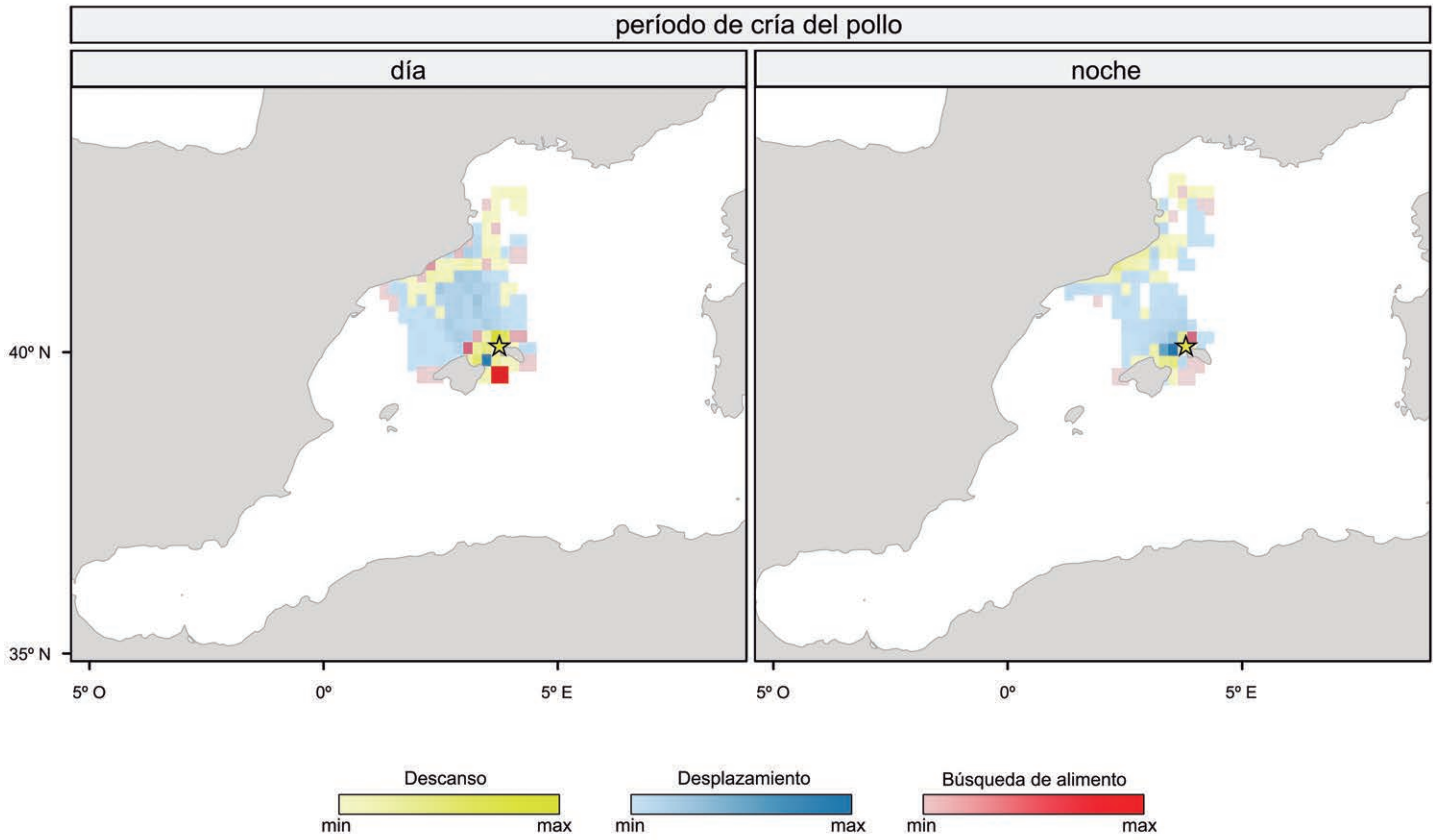


Figura 31

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta mediterránea para el período de cría del pollo. El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 134 trayectorias procedentes de 25 individuos de la colonia de Cala Morell (Menorca), cuyo huevo eclosionó con éxito, y seguidos con registrador GPS entre el 22 de julio y el 12 de septiembre de 2014. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste ocurrió. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría.*

Figure 31

Behavioural landscapes of Scopoli's shearwaters during the chick-rearing period. The image on the left represents diurnal behaviour and the one on the right the nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Maps were built up based on GPS data from 134 trips and 25 adult breeders from Cala Morell (Menorca), tracked between 22nd of July and 12th of September of 2014. Details of trajectories used are shown in the map on the bottom in figure 28.

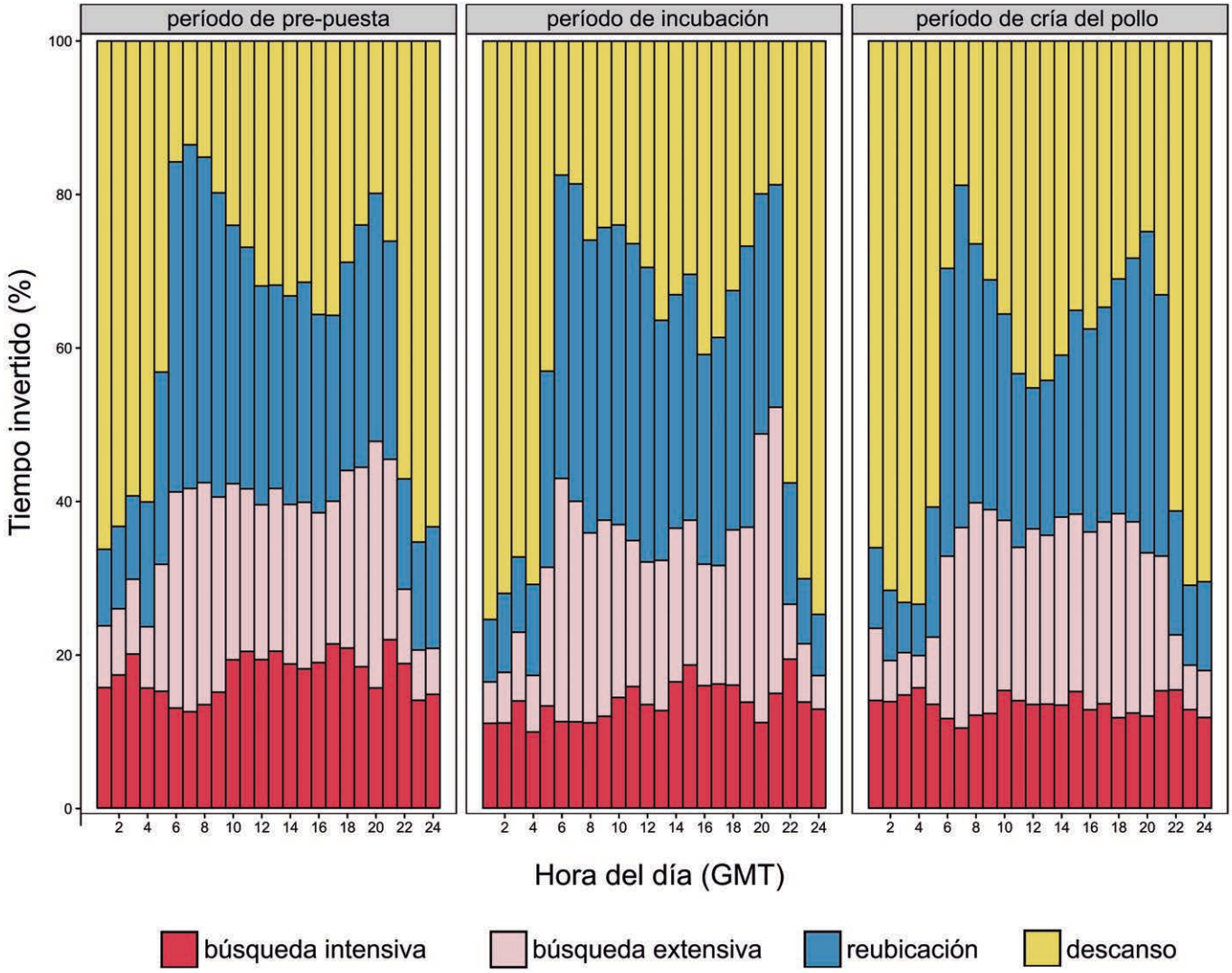


Figura 32

Patrón de comportamiento diario de la pardela cenicienta mediterránea. El gráfico muestra la distribución temporal por franja horaria, representada en el eje de abscisas (de 0 a 24 h), del porcentaje de tiempo invertido en cada comportamiento, representado en el eje de ordenadas. Los comportamientos, representados por diferentes colores, corresponden a los 4 tipos identificados mediante el método *EMbC*, aplicado sobre trayectorias de pardela cenicienta mediterránea de Cala Morell (Menorca) que fueron obtenidas mediante registradores GPS en los tres períodos de la época reproductiva de 2014. Los detalles de la metodología se describen en el apartado Comportamiento durante la cría.

Figure 32

Daily behavioural patterns of Scopoli's Shearwater from Cala Morell (Menorca) (from left to right: prelaying, incubation and chick-rearing periods). Charts illustrate the proportion of time invested on each behaviour (Y axis) per time band (X axis, from 0 to 24 h, GMT). Behaviours correspond to the behavioural states identified through the *EMbC* algorithm (Garriga *et al.*, 2016). Colours represents: red – intensive search, pink – extensive search, blue – relocation, yellow – resting.

Análisis de comportamiento de la pardela cenicienta atlántica durante la época reproductiva

En la colonia de Veneguera (Gran Canaria) se realizaron marcajes con registradores GPS durante los tres períodos de la época reproductiva en el año 2012. Sin embargo, durante el período de prepuesta tan sólo se obtuvieron algunos viajes en la segunda quincena de abril, previos al éxodo prepuesta, por lo que el comportamiento inferido no puede generalizarse a todo el período. En el sistema de la corriente de Canarias, la productividad sobre la plataforma continental del noroeste africano determina en gran medida la ecología espacial de la pardela cenicienta atlántica. Previo al éxodo prepuesta, las aves instrumentadas (11 individuos, 51 viajes) utilizaron intensamente las aguas al suroeste de Gran Canaria (figura 33, mapa superior), y la búsqueda de alimento se produjo mayoritariamente de día (figura 34, izquierda). Algunos viajes de mayor longitud llegaron hasta la plataforma continental africana, siendo en las cercanías del talud donde se concentró la actividad de búsqueda de alimento, tanto de día como también durante la noche (figura 34).

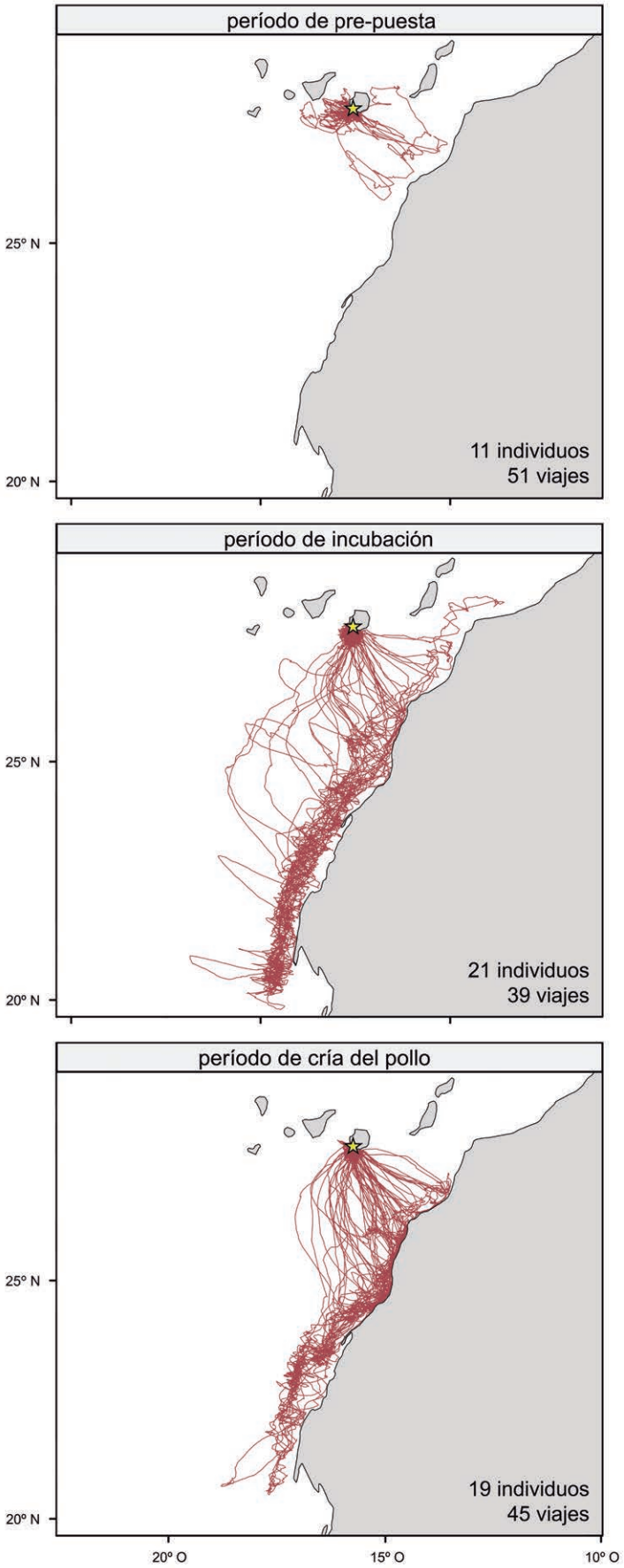


Figura 33
Viajes realizados por ejemplares de pardela cenicienta atlántica reproductores en la colonia de Veneguera (Gran Canaria) en 2012. El mapa superior corresponde al período de prepuesta, pero no incluye viajes durante el éxodo prepuesta (viajes registrados en ejemplares seguidos entre el 15 y el 25 de abril). El mapa central corresponde al período de incubación (viajes registrados en ejemplares seguidos entre el 16 de junio y el 30 de julio). El mapa inferior corresponde al período de cría del pollo (viajes registrados en ejemplares seguidos entre el 15 de agosto y el 11 de septiembre). Las aguas al sur de Gran Canaria fueron siempre importantes, aunque especialmente durante el período de prepuesta, dado que, al menos antes del éxodo prepuesta, no usaron la plataforma continental africana. Tanto en incubación como durante la cría del pollo, las aves explotaron intensamente las aguas sobre la plataforma continental del noroeste de África. Se indica, para cada período, el número de animales seguidos con registrador GPS y el número de viajes obtenido.

Figure 33
Foraging trips performed by Cory's shearwaters breeding at Veneguera (Gran Canaria) in 2012. The map at the top shows the trips during the prelaying period (time window: April 15th – April 25th; 11 individuals, 51 trips; this period does not include the prelaying exodus). The map in the middle shows trips performed by breeders in the first weeks of the incubation period (time window: June 16th – July 30th; 21 individuals, 39 trips). The map on the bottom shows the trips performed during the chick-rearing period (time window: August 15th – September 11th; 19 individuals, 45 trips). Waters surrounding the colony were always important for short trips, whereas during the long trips birds commuted always and consistently to the African shelf.

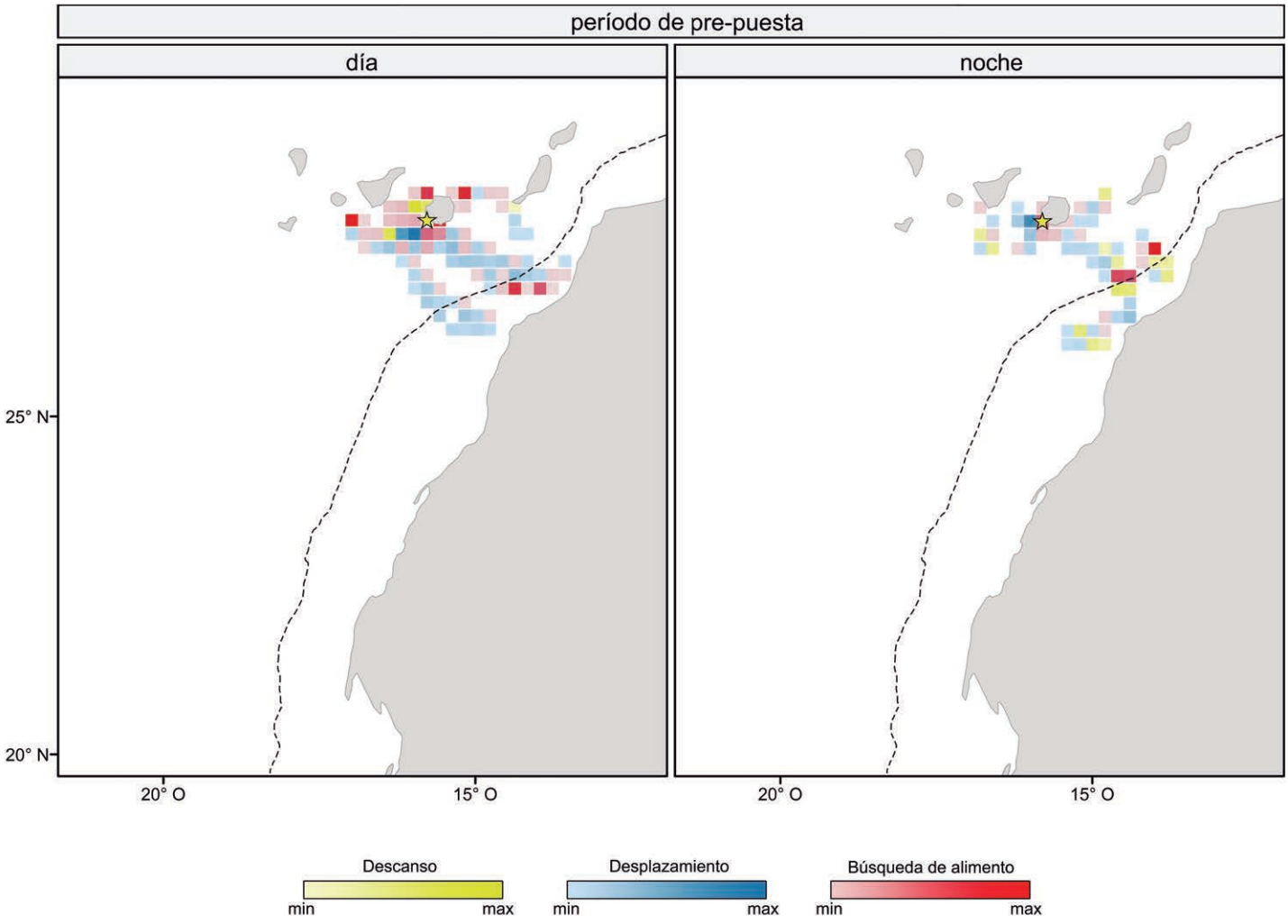


Figura 34

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta atlántica para el período de prepuesta (no se incluye el éxodo prepuesta). El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 51 trayectorias procedentes de 11 individuos de la colonia de Veneguera (Gran Canaria) seguidos con registrador GPS entre el 15 y el 25 de abril de 2012. La línea negra discontinua sobre cada mapa representa de forma aproximada el talud que define el límite de la plataforma continental. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste se registró. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría.*

Figure 34

Behavioural landscapes of Cory's shearwaters during the prelaying period (in this case data do not include prelaying exodus). The image on the left represents diurnal behaviour and the one on the right the nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Dashed line represents the edge of the continental shelf. Maps were built up based on GPS data from 51 trips and 11 adult breeders from Veneguera (Gran Canaria), tracked between 15th and 25th of April of 2012. Details of trajectories used are shown in the upper map in figure 33.

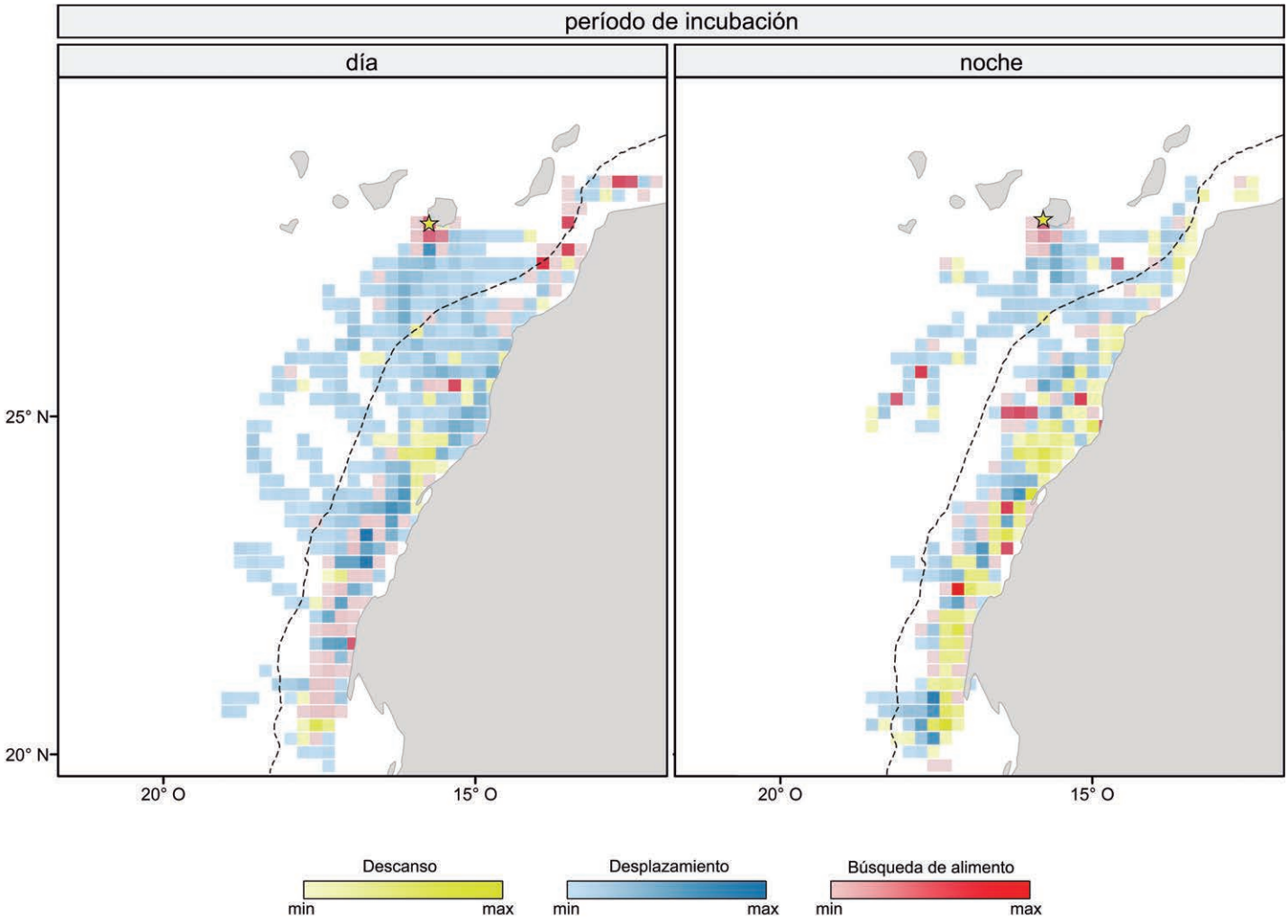


Figura 35

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta atlántica para el período de incubación. El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 39 trayectorias procedentes de 21 individuos de la colonia de Veneguera (Gran Canaria) y seguidos con registrador GPS entre el 16 de junio y el 30 de julio de 2012. La línea negra discontinua sobre cada mapa representa de forma aproximada el talud que define el límite de la plataforma continental. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste se registró. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría*.

Figure 35

Behavioural landscapes of Cory's shearwaters during the incubation period. The image on the left represents diurnal behaviour and the one on the right the nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Dashed line represents the edge of the continental shelf. Maps built up based on GPS data from 39 trips and 21 adult breeders from Veneguera (Gran Canaria), tracked between 16th of June and 30th of July of 2012. Details of trajectories used are shown in the map in the middle in figure 33.

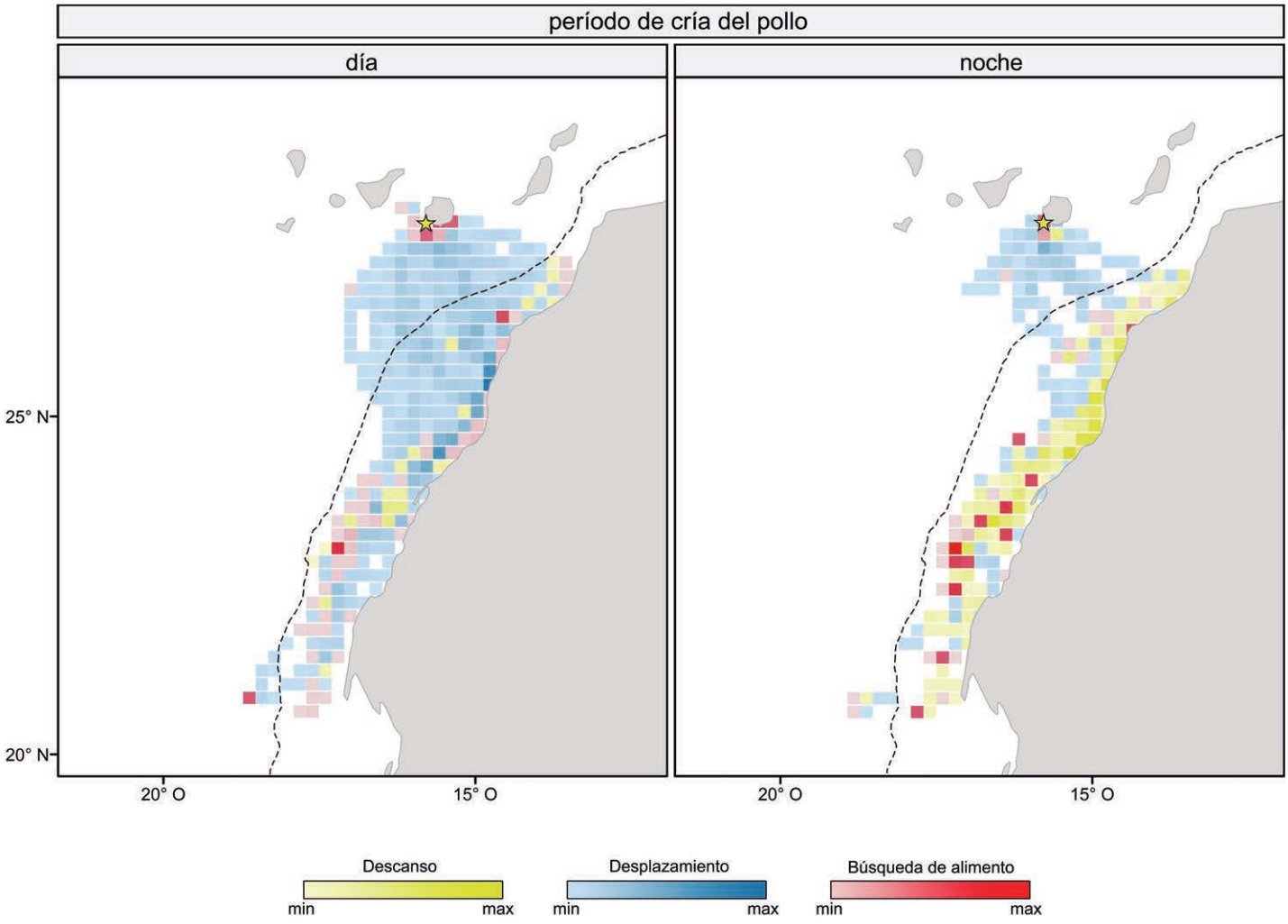


Figura 36

Paisajes de comportamiento de la pardela cenicienta atlántica para el período de cría del pollo. El mapa de la izquierda corresponde al comportamiento diurno y el mapa de la derecha al nocturno. Elaborados a partir de 45 trayectorias procedentes de 19 individuos de la colonia de Veneguera (Gran Canaria) y seguidos con registrador GPS entre el 15 de agosto y el 11 de septiembre de 2012. La línea negra discontinua sobre cada mapa representa de forma aproximada el talud que define el límite de la plataforma continental. Para cada celda, la paleta de color identifica el comportamiento que ocurrió con más frecuencia. La intensidad del color refleja la cantidad de tiempo invertido en la celda en relación al total de tiempo invertido en dicho comportamiento en el total de celdas donde éste se registró. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría*.

Figure 36

Behavioural landscapes of Cory's shearwaters during the chick-rearing period. The image on the left represents diurnal behaviour and the one on the right the nocturnal behaviour. For each cell the colour identifies the most frequent behaviour, and its intensity represents the amount of time invested for that particular behaviour across the distribution range. Yellow colour represents resting behaviour, red colour represents foraging, and blue colour represents relocation. Dashed line represents the edge of the continental shelf. Maps were built up based on GPS data from 45 trips and 19 adult breeders from Veneguera (Gran Canaria), tracked between 15th of August and 11th of September of 2012. Details of trajectories used are shown in the map on the bottom in figure 33.

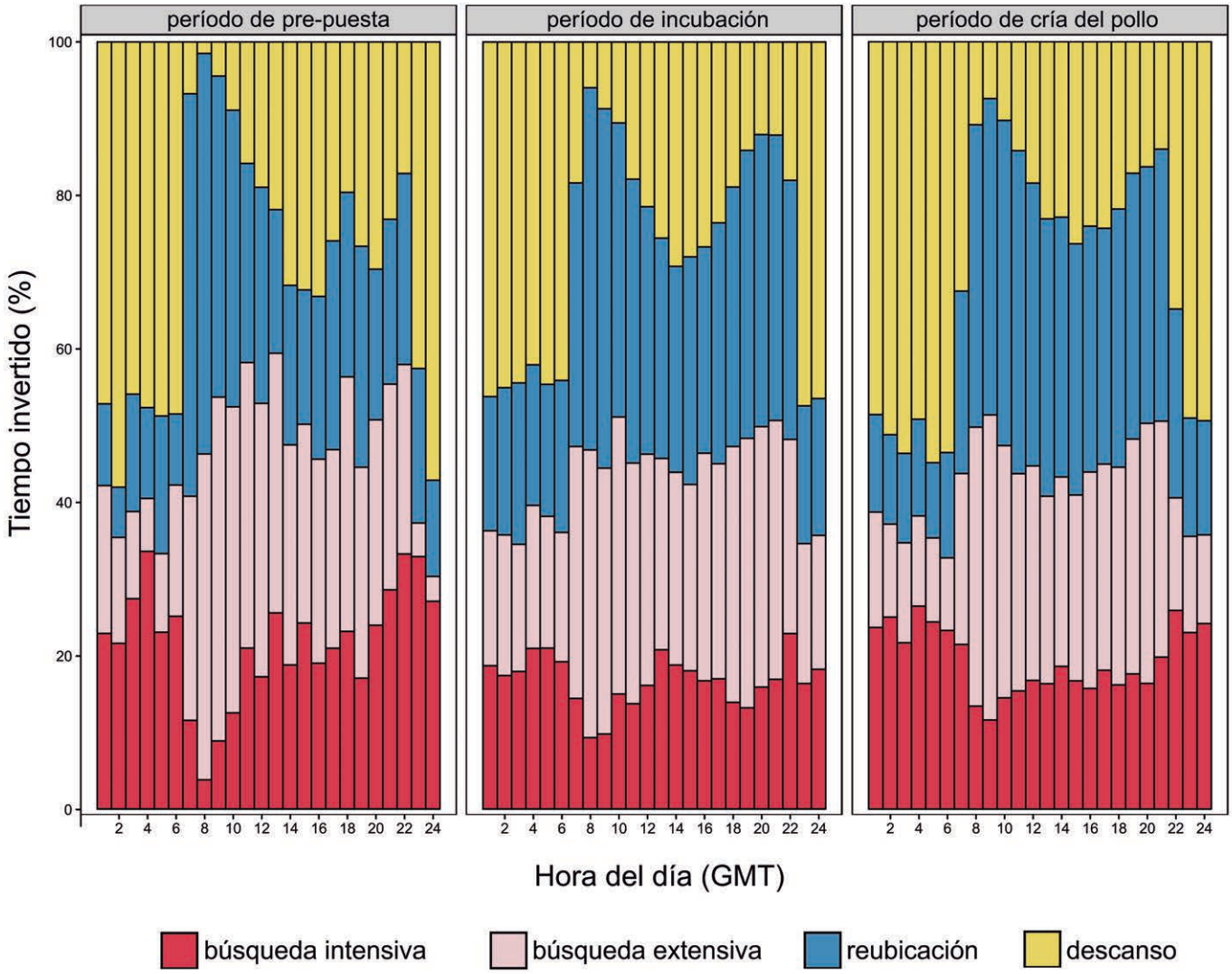


Figura 37

Patrón de comportamiento diario de la pardela cenicienta atlántica. El gráfico muestra la distribución temporal por franja horaria, representada en el eje de abscisas (de 0 a 24 h), del porcentaje de tiempo invertido en cada comportamiento, representado en el eje de ordenadas. Los comportamientos, representados por diferentes colores, corresponden a los cuatro tipos identificados mediante el método *EMbC*, aplicado sobre trayectorias de pardela cenicienta atlántica de Veneguera (Gran Canaria) que fueron obtenidas mediante registradores GPS en los tres períodos de la época reproductiva de 2012. Los detalles de la metodología se describen en el apartado *Comportamiento durante la cría*.

Figure 37

Daily behavioural patterns of Cory's Shearwater from Veneguera (Gran Canaria) (from left to right: prelaying, incubation and chick-rearing periods). Charts illustrate the proportion of time invested on each behaviour (Y axis) per time band (X axis, from 0 to 24 h, GMT). Behaviours correspond to the behavioural states identified through the *EMbC* algorithm (Garriga *et al.*, 2016). Colours represents: red – intensive search, pink – extensive search, blue – relocation, yellow – resting.

Pareja de pardelas cenicientas atlánticas durante la cópula, en el inicio de la época de reproducción en la colonia de Veneguera (Gran Canaria).
Cory's shearwater couple mating at the beginning of the breeding season, Veneguera (Gran Canaria).
© Jacob González-Solís

Durante el período de incubación, el rango de desplazamientos se amplía enormemente a lo largo del sistema de la corriente de Canarias, desde latitudes del archipiélago canario por el norte hasta el norte de Mauritania por el sur (figura 33, mapa central). Los paisajes de comportamiento para este período revelan, en primer lugar, que los desplazamientos entre la colonia de cría y las zonas de alimentación en África ocurren mayoritariamente de día, algo que también se evidencia durante el período de cría del pollo (figuras 35 y 36, respectivamente). Con respecto al comportamiento de búsqueda de alimento, éste ocurre en las aguas cercanas a Gran Canaria tanto de día como de noche (figura 35). Sobre la plataforma africana, la búsqueda de alimento ocurrió con mayor frecuencia durante el día (es decir, mayor cantidad de celdas donde este comportamiento fue el más frecuente), aunque también durante la noche fue el comportamiento más frecuente en algunas zonas (figura 35). Sin embargo, durante la noche, en la mayoría de las celdas sobre la plataforma africana el comportamiento más frecuente fue el de descanso. En el período de cría del pollo, el rango de distribución sobre la plataforma africana fue aproximadamente el mismo que durante la incubación (figura 33, mapa inferior). Durante este período, como ya se ha mencionado, los desplazamientos entre el archipiélago canario y las zonas de alimentación sobre la plataforma africana ocurrieron mayoritariamente durante las horas diurnas (figura 36). El descanso, por el contrario, fue más frecuente durante la noche, al igual que durante la incubación (figura 36, derecha). En cuanto al comportamiento de búsqueda de alimento, fue el más frecuente en un mayor número de celdas durante el día. Si bien es remarcable que durante la noche algunas celdas registraron una frecuencia de este comportamiento muy elevada respecto al resto de celdas, indicando que durante las horas nocturnas también se registró una búsqueda activa de alimento durante este período (figura 36 derecha, figura 37 derecha).

Los resultados del análisis de comportamiento en ambas especies revelan diferencias entre los diferentes períodos de la época reproductiva, tanto en la extensión de los desplazamientos como en las zonas utilizadas y la variación temporal en los comportamientos. En conjunto, ambas especies muestran durante la época reproductiva una alta preferencia por aguas neríticas sobre la plataforma continental o sobre el talud oceánico, al tiempo que hacen también un intenso uso de las aguas que circundan las islas donde crían. Los desplazamientos a las zonas de alimentación lejanas ocurren mayoritariamente de día, mientras que el descanso ocurre mayoritariamente de noche. La búsqueda de alimento también se concentra mayoritariamente en las horas diurnas en ambas especies, aunque es remarcable que en el caso de la especie atlántica, algunas zonas concretas sobre la plataforma africana registran durante la noche una alta inversión de tiempo en la búsqueda de alimento. En este sentido, probablemente puedan influir tanto los valores de productividad oceánica como los requerimientos alimenticios de cada fase del período reproductivo o que incluso pueda tratarse de un efecto de la fase lunar (Yamamoto *et al*., 2008; Dias *et al*., 2012a; Rubolini *et al*., 2015).

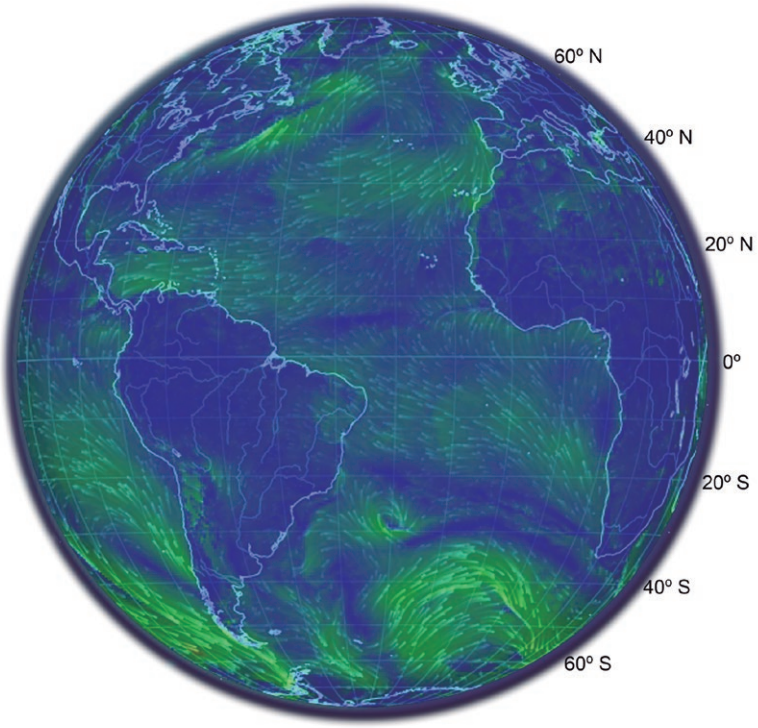


Figura 38
Patrón general de vientos en el océano Atlántico. Las flechas representan los vientos, cuya fuerza (reflejada por la intensidad del color verde) y direccionalidad (representada por la dirección de las flechas) varían geográficamente. La direccionalidad de los vientos en el hemisferio norte es la misma que siguen muchos de los ejemplares de ambas especies en su transcurso migratorio por el Atlántico Norte en la migración prenupcial. Los vientos con dirección sur que soplan en la mitad oriental del Atlántico son aprovechados por las aves para llegar a sus áreas de invernada en el hemisferio sur por la fachada oriental del Atlántico, contando así con vientos favorables en su migración postnupcial (Felicísimo *et al*., 2008). Imagen extraída y adaptada de http://earth.nullschool.net (©Cameron Beccario).

Figure 38
General wind pattern in the Atlantic Ocean. Arrows illustrate the direction of the winds, and green intensity the wind power. Cory's and Scopoli's shearwaters take advantage of the wind corridors to migrate across the Atlantic. During prenuptial migration birds follow the prevailing winds over the Atlantic in the Northern Hemisphere to reach the breeding colonies. After breeding, birds use again prevailing winds to reach their wintering quarters in the Southern Hemisphere (Felicísimo *et al*., 2008). Image adapted from http://earth.nullschool.net (©Cameron Beccario).

MIGRACIÓN

Ambas especies realizan complejas migraciones, con destinos diversos a lo largo del Atlántico. En general, la especie atlántica presenta un mayor número de destinos en los que pasar el invierno, con rutas migratorias más complejas y menos ligadas a la línea de costa para alcanzar las áreas de invernada. Para ambas especies el régimen de vientos es clave (véase figura 38), pues aprovechan las condiciones más favorables a modo de "autopistas" para desplazarse desde las zonas de cría hasta las zonas de invernada, en ocasiones realizando rutas que *a priori* podrían parecer más costosas por ser más largas, pero que en términos energéticos resultan ser menos costosas (Felicísimo *et al*., 2008). El "cinturón de calmas" asociado a la convergencia intertropical juega un papel particularmente relevante en el caso de la migración postnupcial. Este cinturón parece actuar a modo de barrera para la migración entre ambos hemisferios, y las pardelas no lo cruzan hasta su desaparición temporal, que coincide con el fin del monzón africano y la entrada de vientos del este, cuando se hace favorable el paso para las aves (Felicísimo *et al*., 2008; González-Solís *et al*., 2009).

Rutas migratorias individuales

Pardela cenicienta mediterránea

Durante sus migraciones los ejemplares de pardela cenicienta mediterránea instrumentados con geolocalizadores se dirigieron hacia el sur nada más cruzar el estrecho de Gibraltar. Tal y como ya se ha descrito previamente (González-Solís *et al*., 2007), siguieron la línea de costa hasta el primer área de invernada, la corriente de Canarias, aprovechando los vientos de cola que soplan en el mismo sentido

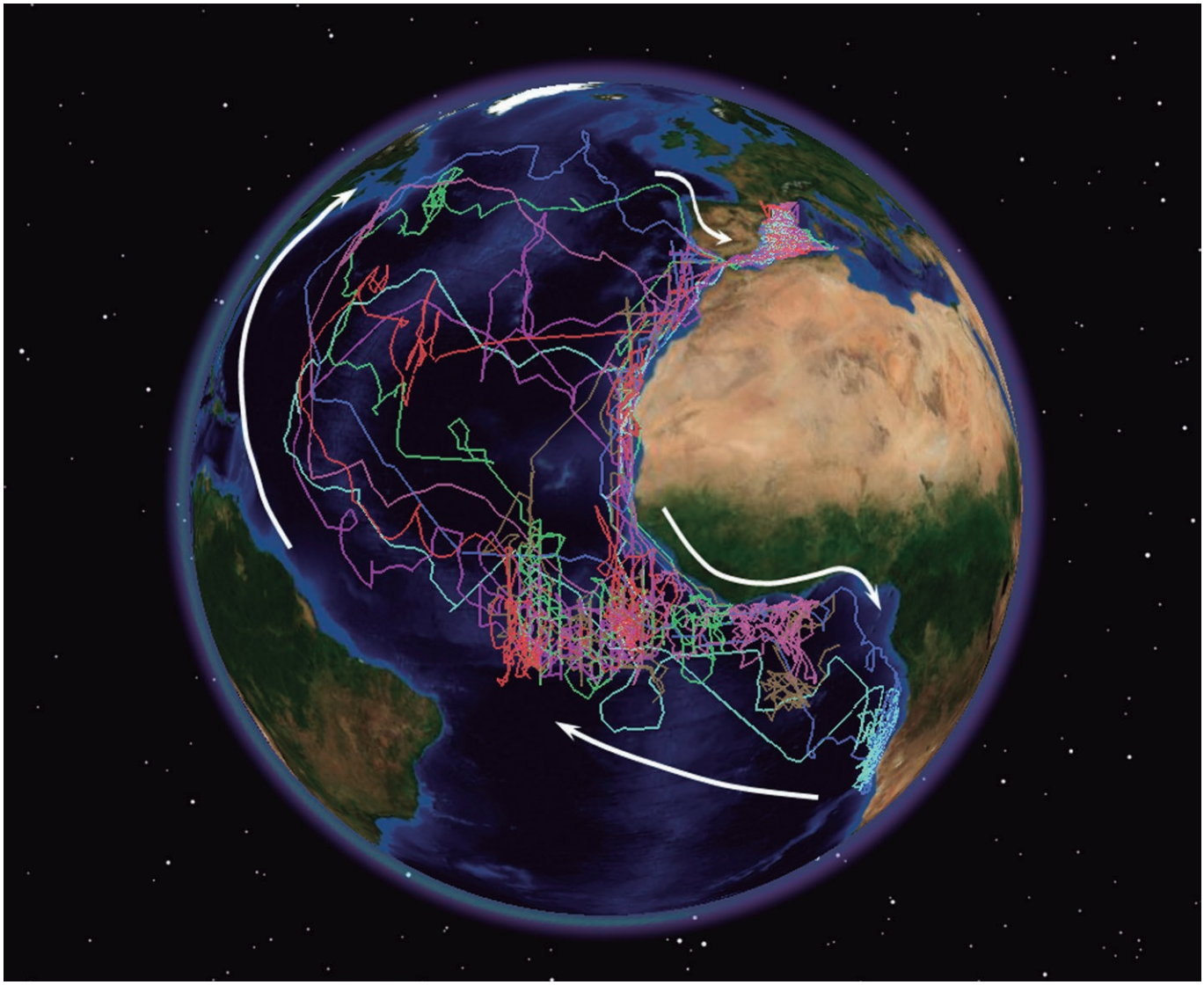


Figura 39
Representación de algunos viajes migratorios de individuos de pardela cenicienta mediterránea instrumentados con geolocalizador en Baleares y que invernaron en el golfo de Guinea y costas de Angola y Namibia. Cada color representa la trayectoria de un individuo diferente. Las flechas blancas indican el sentido del movimiento durante la migración. En general, las pardelas realizan el viaje siguiendo los vientos predominantes del Atlántico norte que circulan en el sentido de las agujas del reloj. En el caso de la migración postnupcial, van siguiendo la línea de costa hasta las áreas de invernada, mientras que en el viaje de retorno a la colonia tienden a adentrarse más en el Atlántico, sobrepasando la dorsal Mesoatlántica y llegando incluso a las proximidades de la costa norteamericana desde donde viran hacia el este para regresar hacia el Mediterráneo. Es de destacar también, que aquellos individuos que llegan hasta las costas de Angola y Namibia se alejan de la costa durante la migración postnupcial una vez sobrepasado el ecuador, y su migración de retorno ocurre igualmente cruzando el golfo de Guinea por mar abierto, a gran distancia de la costa.

Animación 15
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas mediterráneas instrumentadas con geolocalizador.

Figure 39
Representation of some migratory journeys of Scopoli's shearwaters breeding at Balearic Islands and wintering in the Gulf of Guinea and off the coast of Angola and Namibia. In the image, the track of each individual is represented with a different colour, and white arrows indicate the direction of the journey. In general, most birds followed the clockwise prevailing winds of the North Atlantic. During the postnuptial migration birds followed the coastline until reaching the wintering areas. To return to the breeding colony, however, they tend to cross the Mid-Atlantic Ridge and approach to the North American coastline where they head eastward towards Europe and the Strait of Gibraltar. It is also remarkable that some individuals wintering in Angola and Namibia waters get far from the coastline getting into the Gulf of Guinea during both pre- and postnuptial migration.

Animation 15
Year-round movements of some Scopoli's shearwaters tracked with geolocator.

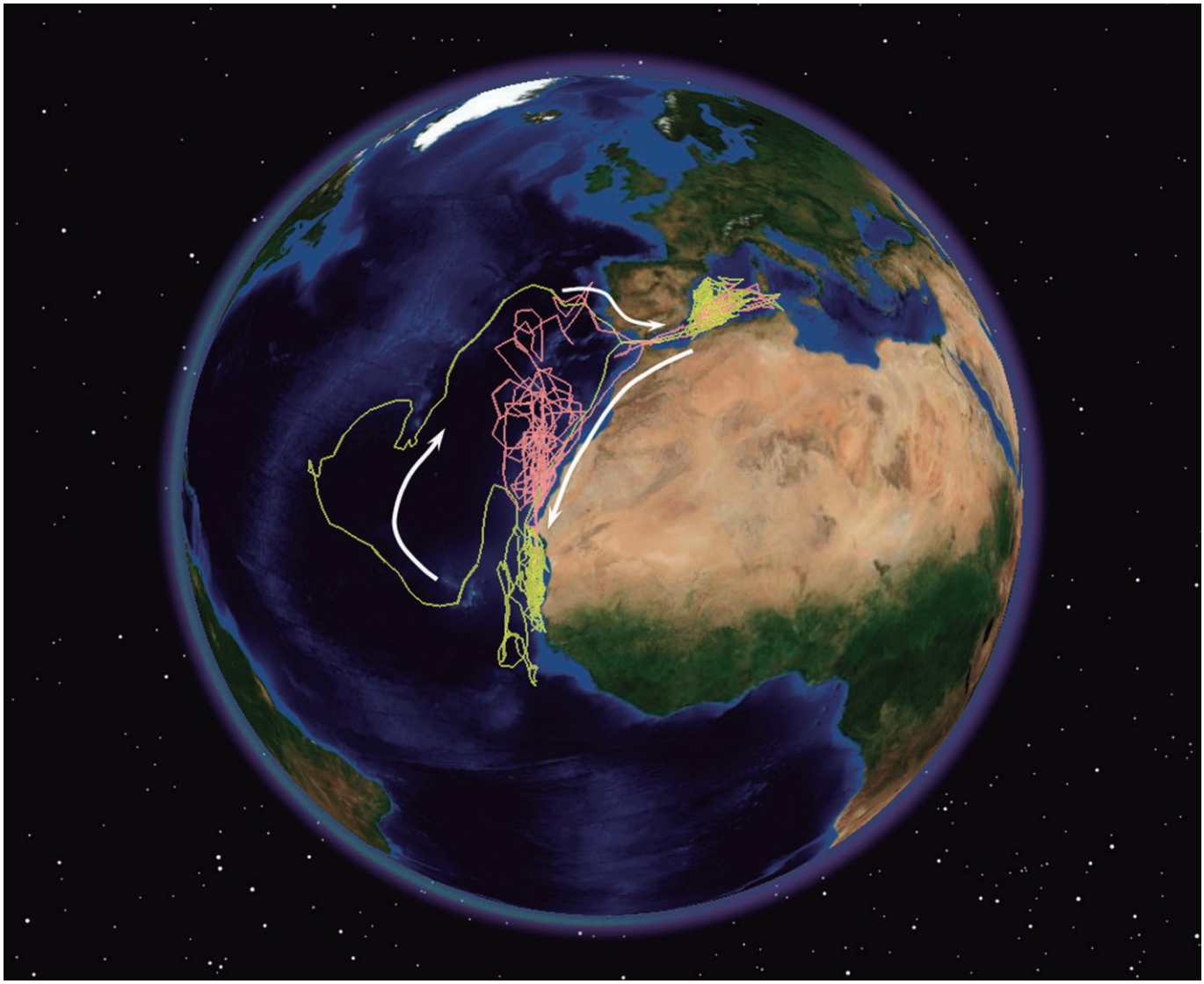


Figura 40
Representación de algunos viajes migratorios de individuos de pardela cenicienta mediterránea instrumentados con geolocalizador en Baleares y que invernaron en la corriente de Canarias. Cada color representa la trayectoria de un individuo diferente. Las flechas blancas indican el sentido del movimiento durante la migración. En este caso, las rutas seguidas durante la migración prenupcial no sobrepasan el límite marcado por la dorsal Mesoatlántica.

Figure 40
Representation of some migratory journeys of Scopoli's shearwaters breeding at Balearic Islands and wintering in the Canary Current. In the image, the track of each individual is represented with a different colour, and white arrows indicate the direction of the journey. Birds wintering in this area also perform a clockwise migration, but do not cross the Mid-Atlantic Ridge.

Animación 16
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas mediterráneas que invernaron en el golfo de Guinea y costas de Angola y Namibia.

Animation 16
Year-round movements of some Scopoli's shearwaters wintering in the Gulf of Guinea and off the coast of Angola and Namibia.

en el Atlántico Norte (figura 38) y reduciendo así el coste de sus desplazamientos (animación 15; Felicísimo *et al.*, 2008; González-Solís *et al.*, 2009).

En el caso de los individuos que prosiguieron su migración hacia el golfo de Guinea, la migración postnupcial discurrió siempre sobre aguas próximas a la costa africana, sin atender al régimen favorable de vientos, lo que podría sugerir que utilizan la línea costera como elemento de orientación. Algunos individuos que invernaron en aguas de Angola y Namibia no utilizaron la costa para orientarse a lo largo de todo el viaje. Así, en su migración postnupcial se alejaron de

ella una vez sobrepasado el ecuador, y de nuevo, en el inicio de la migración prenupcial, cruzaron el golfo de Guinea por mar abierto, a gran distancia de la costa (figura 39, animación 16).

En la migración prenupcial, en su viaje de retorno a la colonia, las pardelas presentaron mayor diversidad de rutas, probablemente ligado a la variabilidad temporal en los patrones de viento, aunque, en general, sus viajes conforman un lazo o arco de mayor o menor amplitud de sur a noroeste y de noroeste a este, en el sentido de los vientos favorables. En algunos casos llegaron a sobrepasar la dorsal Mesoatlántica hasta las proximidades de la costa norteamericana, aunque en otros, como en los individuos invernantes en Canarias, no sobrepasaron el límite marcado por dicha dorsal (figura 40, animación 17).

Pardela cenicienta atlántica

La especie atlántica muestra patrones migratorios mucho más complejos que la mediterránea, aprovechando tanto los vientos dominantes en el hemisferio norte como en el hemisferio sur (figura 38). A excepción de aquellos que permanecieron durante el invierno en la corriente de Canarias, el resto de individuos realizaron migraciones de ida y vuelta a las áreas de invernada que en conjunto dibujan un lazo en forma de ocho (animación 18; González-Solís *et al*., 2007, 2009).

Los individuos que se dirigieron a las costas de Namibia y a la corriente de Benguela cruzaron el Atlántico en dirección a las costas de Brasil. Una vez cruzado el ecuador, se desplazaron hacia el sur aprovechando los vientos predominantes en el Atlántico Sur, que soplan en sentido contrario a las agujas del reloj. A la altura del paralelo 35º S viraron hacia el este para dirigirse hasta las aguas de Sudáfrica. En su viaje de retorno, de nuevo utilizando los vientos favorables hacia el norte, se desplazaron prácticamente en línea recta desde el área de invernada hasta las aguas frente a Guinea, enlazando allí con los vientos dominantes del hemisferio norte que soplan en el sentido de las agujas del reloj, para circunnavegar el Atlántico Norte hasta llegar por el norte a las aguas de Canarias (figura 41, animación 19). Al igual que las pardelas cenicientas mediterráneas, algunos ejemplares de la especie atlántica circunnavegaron en su migración prenupcial todo el Atlántico Norte o buena parte de éste antes de regresar a sus colonias desde el noroeste. Sin embargo, algunos individuos atlánticos optaron por una entrada directa al archipiélago de Canarias desde el sur (por ejemplo la trayectoria en color rojo en la figura 41 y la trayectoria en color morado en la figura 42). Si bien es cierto que esta última estrategia puede implicar volar a contraviento, con lo que esta opción sería más lenta y costosa que circunnavegar el Atlántico Norte, también es cierto que la migración de retorno a las zonas de cría se da a final de invierno o principio de primavera, cuando los vientos alisios aún no soplan con tanta intensidad como en verano. La decisión de volar de forma directa desde el ecuador hasta las islas Canarias o circunnavegar el Atlántico Norte tal vez se relacione con posibles *ventanas temporales sin viento*, de forma similar y en consonancia con la propuesta de Felicísimo *et al.* (2008) y González-Solís *et al.* (2009) para la migración postnupcial hacia el sur.

Los ejemplares que invernaron en la confluencia de las corrientes de Benguela y Agujas y en la propia corriente de Agujas trazaron también un viaje migratorio en forma de ocho, pero truncándolo hacia el este poco después de sobrepasar el ecuador para evitar la circunnavegación completa del Atlántico. Esto es, su viaje de retorno estuvo dirigido hacia el centro del Atlántico y costas de Brasil, desde las cuales viraron en dirección este hacia las islas de Cabo Verde para llegar al archipiélago canario por el sur (figura 42, animación 20).

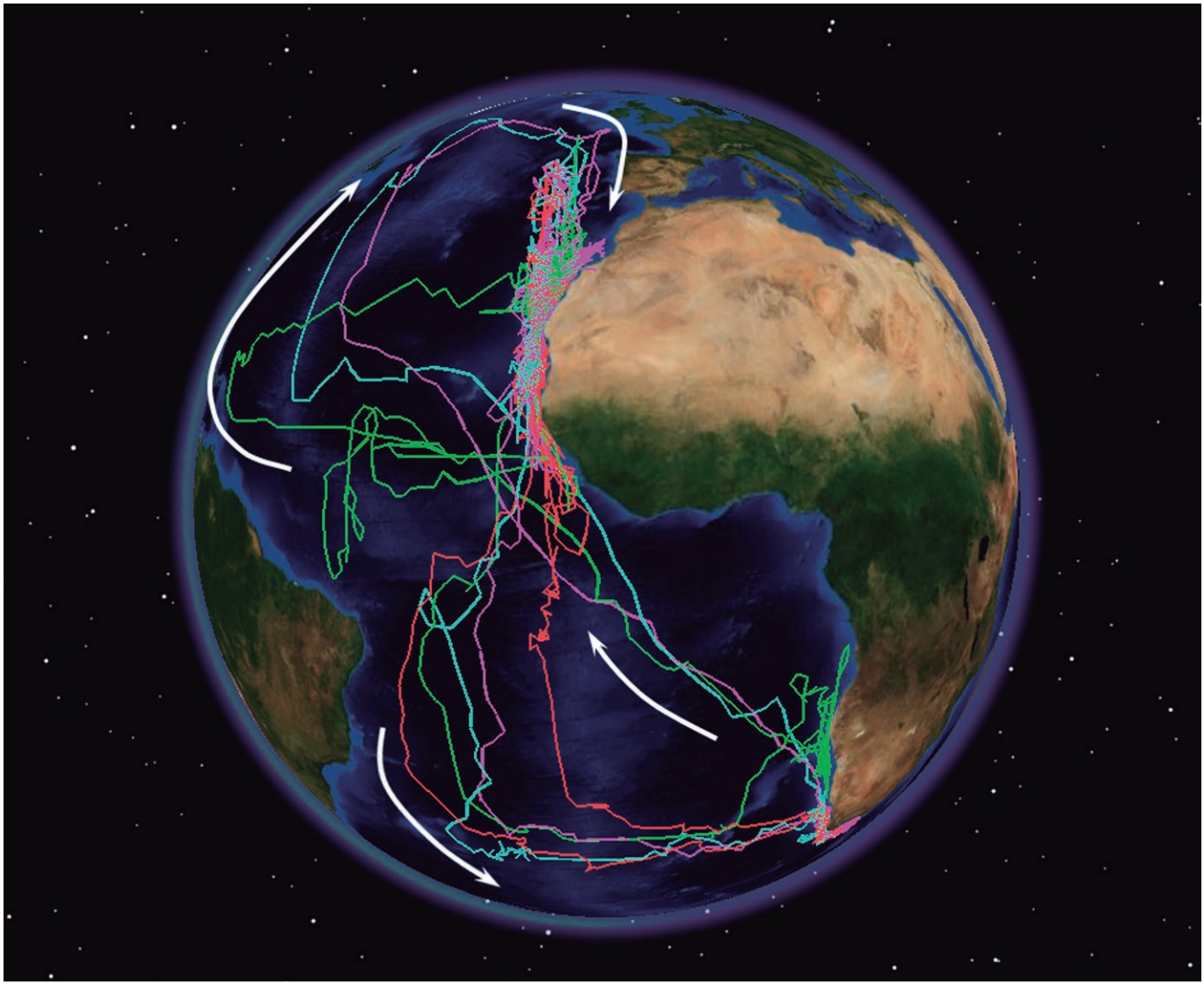
Por último, los individuos que pasaron el período invernal en aguas de la corriente de Brasil (figura 43, animación 21) o en el centro del Atlántico Sur (animación 22) también aprovecharon los vientos favorables en ambos hemisferios, dibujando de nuevo un lazo en forma de ocho. Sin embargo, alcanzaron el área de invernada aproximándose a la costa de Brasil desde el paralelo 10º S, para luego iniciar la migración prenupcial desde el sur, en torno al paralelo 40º S, dirigiéndose desde allí al centro del Atlántico en dirección este y de ahí tomando vuelo directo hacia el norte hasta enlazar con los vientos dominantes del Atlántico Norte, retornando a las colonias de cría en Canarias por el norte.

Animación 17
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas mediterráneas que invernaron en la corriente de Canarias.

Animation 17
Year-round movements of some Scopoli's shearwaters wintering in the Canary Current.

Animación 18
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas atlánticas instrumentadas con geolocalizador.

Animation 18
Year-round movements of some Cory's shearwaters tracked with geolocator.



Animación 19
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas atlánticas que invernaron en la corriente de Benguela, frente a las costas de Namibia y Sudáfrica.

Animation 19
Year-round movements of some Cory's shearwaters wintering associated to the Benguela Current, off Namibia and South Africa coast.

Figura 41
Representación de algunos viajes migratorios realizados por individuos de pardela cenicienta atlántica instrumentados con geolocalizador en sus colonias de cría de Canarias y que invernaron en la corriente de Benguela, frente a las costas de Namibia y Sudáfrica. Cada color representa la trayectoria de un individuo diferente. Las flechas blancas indican el sentido del movimiento durante la migración. A excepción de uno de los ejemplares, que utilizó una ruta similar para las migraciones pre- y postnupcial (trayectoria en color rojo), la mayoría de individuos hicieron una migración claramente en forma de ocho, aprovechando los vientos dominantes del Atlántico Sur para llegar a las áreas de invernada y los del Atlántico Norte para regresar a sus colonias de cría desde el norte.

Figure 41
Representation of some migratory journeys of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering associated to the Benguela Current, off Namibia and South Africa coast. In the image, the track of each individual is represented with a different colour, and white arrows indicate the direction of the journey. Most of these individuals performed an 8-shape loop across the Atlantic, taking advantage of the prevailing winds in both hemispheres, clockwise in the North Atlantic, and counter-clockwise in the South Atlantic, to reach the breeding colony and the wintering area. One individual, represented with red colour in the image, displayed a different behaviour, as from the south of Africa it headed west up to the Mid-Atlantic Ridge and then made a turn north flying up until reach the breeding colony in the Canary archipelago.

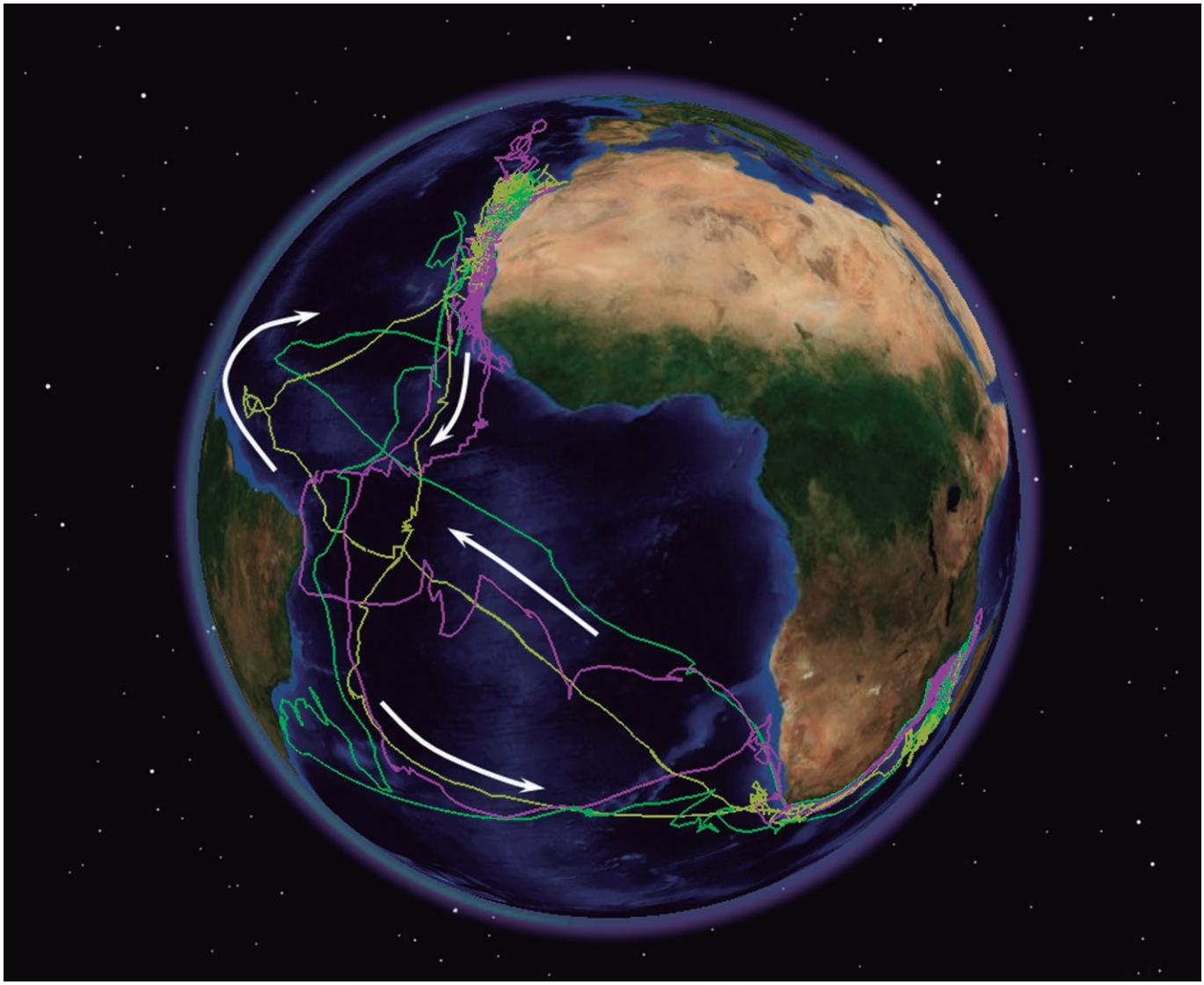
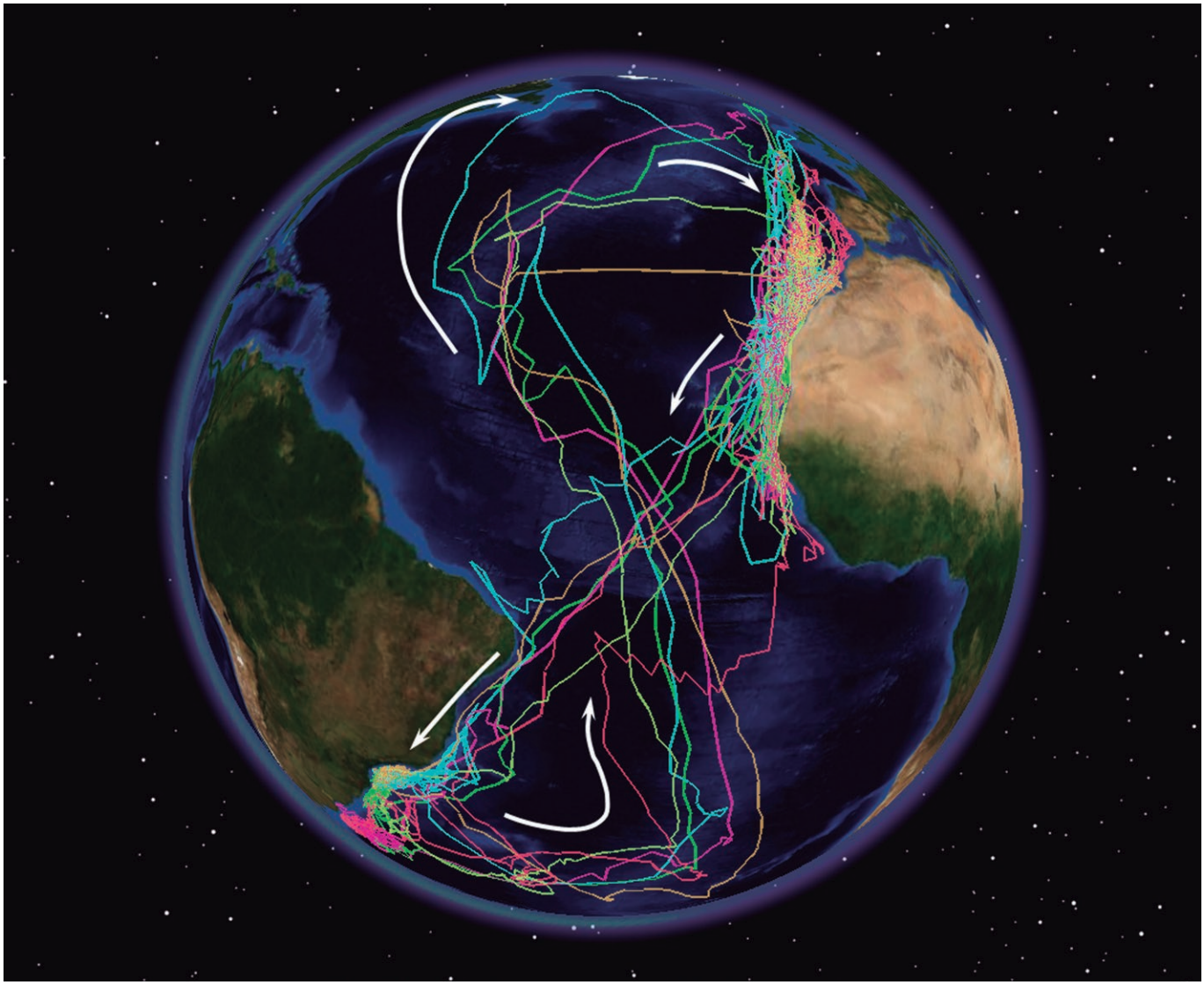


Figura 42
Representación de algunos viajes migratorios de individuos de pardela cenicienta atlántica instrumentados con geolocalizador en sus colonias de cría de Canarias y que invernaron en la costa índica de Sudáfrica y el Canal de Mozambique (zona septentrional de la corriente de Agujas). Cada color representa la trayectoria de un individuo diferente. Las flechas blancas indican el sentido del movimiento durante la migración. Estas aves dibujaron un lazo en forma de ocho truncado en su ruta, aproximándose a la costa africana desde las costas de Brasil a la altura de la corriente Ecuatorial, en lugar de circunnavegar el Atlántico Norte. El individuo representado en color violeta tomó una ruta similar para la migración prenupcial y postnupcial en la región del centro del Atlántico, a la altura del ecuador.

Figure 42
Representation of some migratory journeys of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering associated to the Agulhas Current. In the image, the track of each individual is represented with a different colour, and white arrows indicate the direction of the journey. These birds performed a truncated 8-shape loop, approaching to the African coafrom Brazilian waters near the equator, instead of circumnavigating the North Atlantic. The individual represented with violet colour took a similar flyway near the equator for both the pre- and postnuptial migration.

Animación 20
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas atlánticas que invernaron en las costas de Sudáfrica y el Canal de Mozambique, en la corriente de Agujas.

Animation 20
Year-round movements of some Cory's shearwaters wintering associated to the Agulhas Current.



Animación 21
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas atlánticas que invernaron en las costas de Brasil y Uruguay.

Animation 21
Year-round movements of some Cory's shearwaters wintering along the coast of Brazil and Uruguay.

Figura 43
Representación de algunos viajes migratorios de individuos de pardela cenicienta atlántica instrumentados con geolocalizador en sus colonias de cría de Canarias y que invernaron en las costas de Brasil y Uruguay. Cada color representa la trayectoria de un individuo diferente. Las flechas blancas indican el sentido del movimiento durante la migración. Sus rutas migratorias de ida y vuelta al área de invernada también dibujan un lazo en forma de ocho, enlazando los vientos favorables de ambos hemisferios. Sin embargo, en su viaje de regreso a las zonas de cría cruzan el Atlántico Sur sobre la dorsal Mesoatlántica, a diferencia de aquellas pardelas que invernan en las costas del sur de África.

Figure 43
Representation of some migratory journeys of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering along the coast of Brazil and Uruguay. In the image, the track of each individual is represented with a different colour, and white arrows indicate the direction of the journey. Again, these birds also performed an 8-shape loop, but in this case the postnuptial migration is straightforward, reaching fast South America. The prenuptial migration completes the 8-shape loop: from the wintering area birds did head east up to the centre of the South Atlantic and then made a turn left to fly north, following the Mid-Atlantic Ridge to circumnavigate the North Atlantic until approaching the Canary archipelago from the north.

Corredores migratorios poblacionales

El análisis desde una perspectiva conjunta de las rutas seguidas por los diferentes individuos permite definir y acotar corredores migratorios poblacionales. Estos corredores fueron identificados mediante estimadores de densidad *Kernel* basados en movimiento (*MKDE*), utilizando únicamente las trayectorias que fueron registradas completas, es decir, sin ningún día

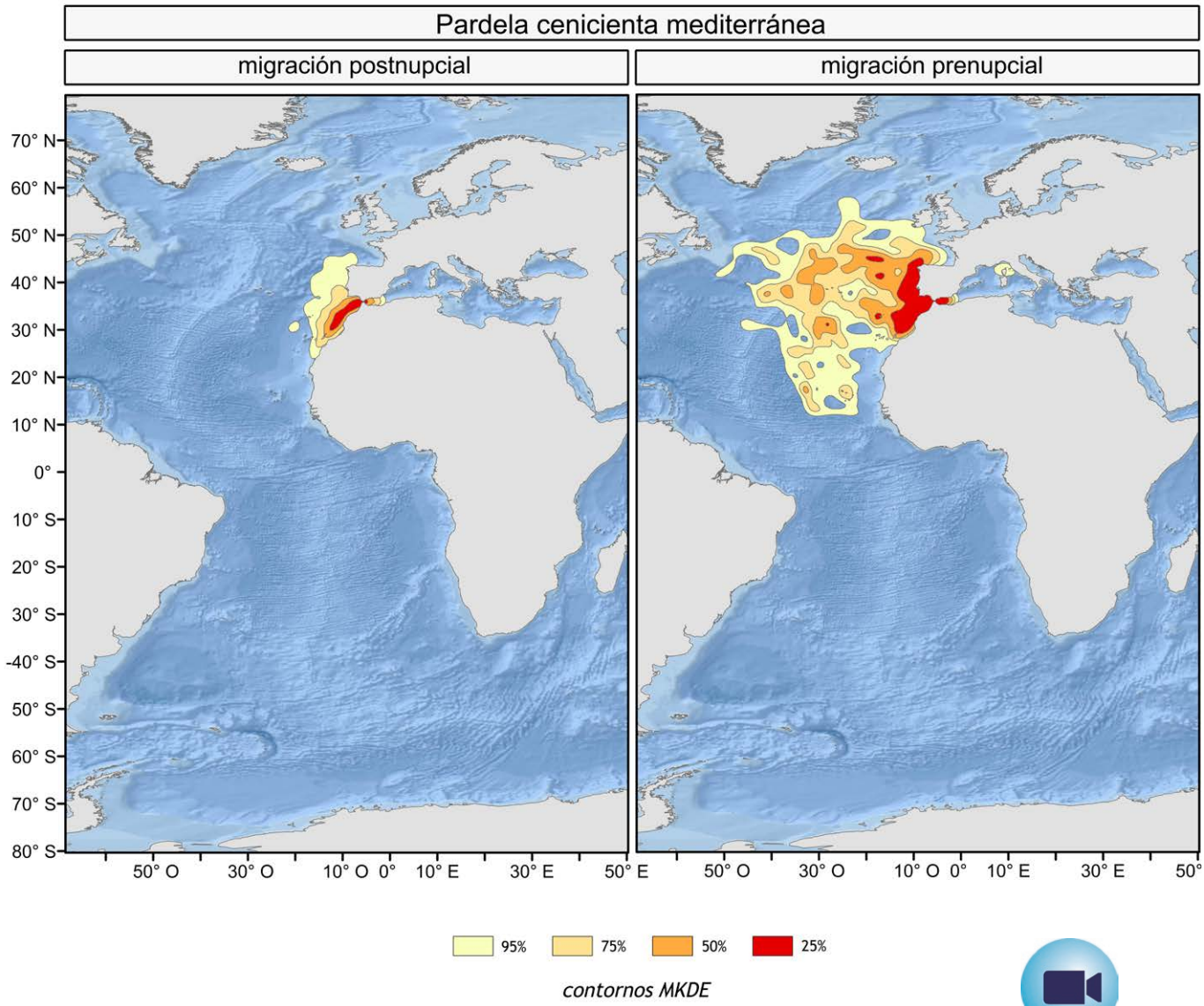


Figura 44
Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta mediterránea de Baleares que pasan el invierno en el área de la corriente de Canarias. Mientras que el corredor postnupcial (izquierda) es muy definido, el corredor prenupcial (derecho) es mucho más laxo y difuso. Corredores migratorios calculados con 29 viajes migratorios de 19 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 44
Migratory flyways used by Scopoli's shearwaters breeding at Balearic Islands and wintering associated to the Canary Current. Postnuptial flyway (map on the left) is well defined, but the prenuptial one (map on the right) is widespread. Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 29 complete migratory trips from 19 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

Animación 22
Movimientos anuales de algunas de las pardelas cenicientas atlánticas que invernaron en la zona central del Atlántico Sur.
Animation 22
Year-round movements of some Cory's shearwaters wintering in the center of the South Atlantic.

con lagunas de información, y agrupándolas por área de invernada (véanse detalles de la metodología en el apartado *Identificación de corredores migratorios*). Con independencia de la especie y el área que los ejemplares seleccionen para invernar, existe una clara diferencia entre los corredores migratorios postnupciales, utilizados por las aves para alcanzar las áreas de invernada una vez abandonan el área de cría, respecto a los corredores de migración prenupcial, utilizados para retornar a dichas áreas. Los corredores postnupciales son estrechos y

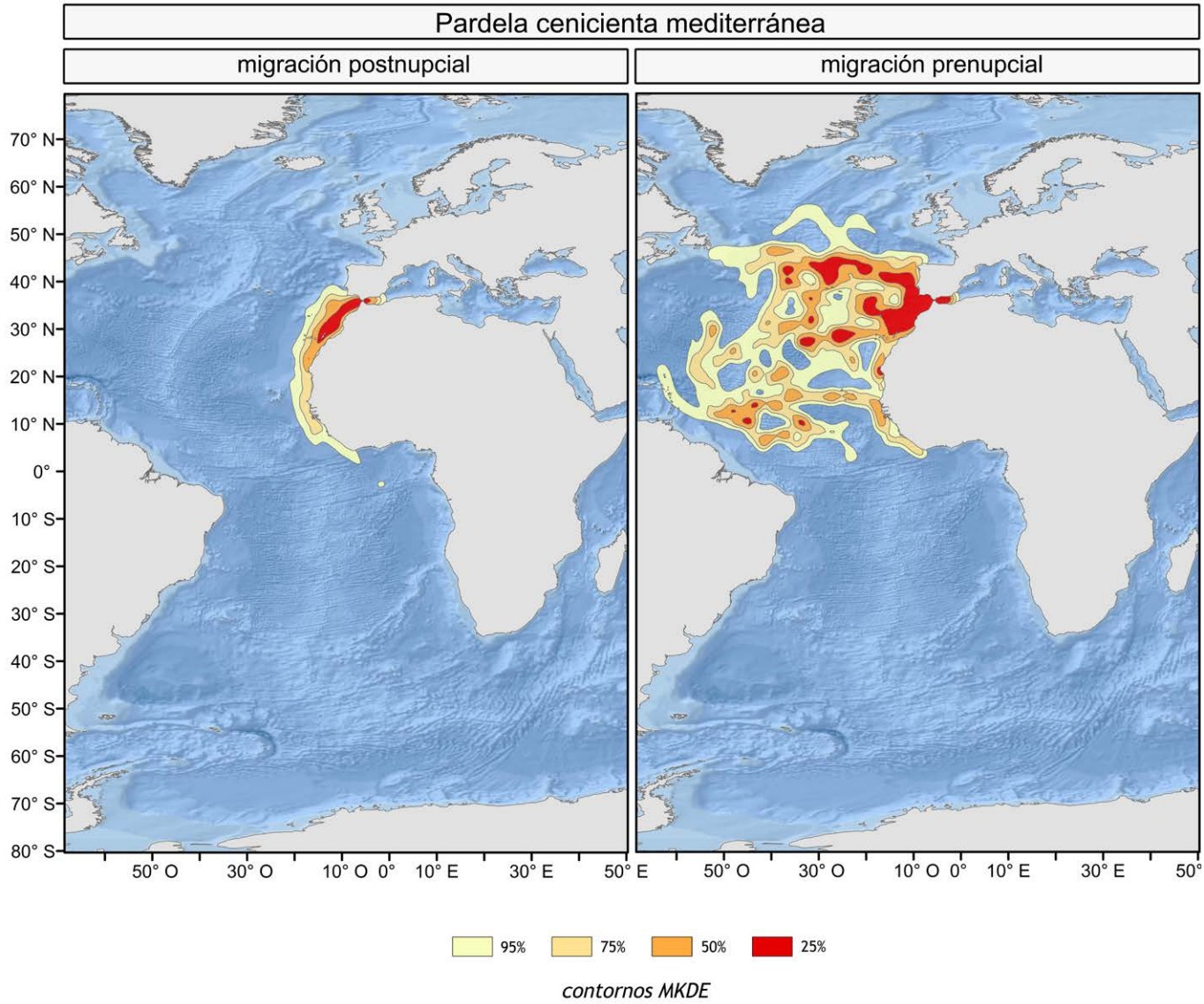


Figura 45

Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta mediterránea de Baleares que pasan el invierno en las aguas frente a Guinea y Ghana. Mientras que el corredor postnupcial (izquierda) es un cinturón bien definido sobre la plataforma continental africana, el corredor prenupcial (derecha) es mucho más difuso por el Atlántico Norte. Corredores migratorios calculados con 21 viajes migratorios de 15 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 45

Migratory flyways used by individuals of Scopoli's shearwaters breeding at Balearic Islands and wintering off Guinea and Ghana. Postnuptial flyway (map on the left) is well defined as a corridor along the coastline. The prenuptial flyway (map on the right) spreads over the North Atlantic. Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 21 complete migratory trips from 15 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

bien definidos, concentrando el grueso de los individuos durante la migración. Sin embargo, la migración prenupcial es espacialmente mucho más laxa, con corredores migratorios más difusos –incluso a menudo difíciles de definir como corredores– o, dicho de otro modo, existe una mayor variabilidad entre individuos a la hora de seleccionar la ruta de retorno hacia las colonias de cría. Los detalles de cada uno de estos corredores migratorios pueden verse en las figuras 44 a 49.

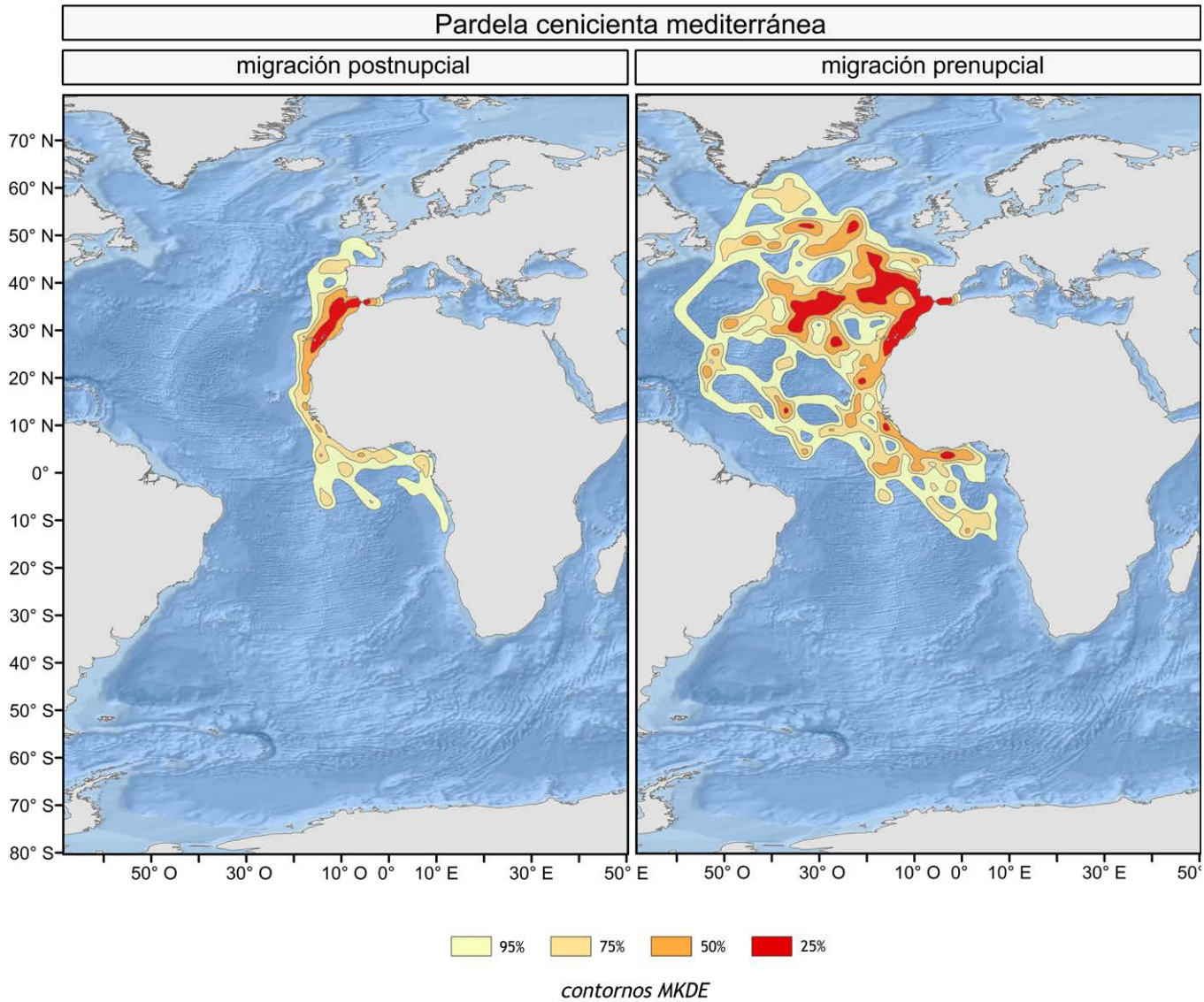


Figura 46

Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta mediterránea de Baleares que pasan el invierno en las aguas de Angola y Namibia. El corredor postnupcial (izquierda) es estrecho y siempre cercano a la costa africana, mientras que el corredor prenupcial (derecha) se adentra en el golfo de Guinea, lejos de la costa, y es mucho más difuso por el Atlántico Norte. Corredores migratorios calculados con 19 viajes migratorios de 15 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 46

Migratory flyways used by individuals of Scopoli's shearwaters breeding at Balearic Islands and wintering off the coast of Angola and Namibia. Postnuptial flyway (map on the left) is narrow and close to the African coastline. The prenuptial flyway (map on the right) enters into the Gulf of Guinea, far from the coastline, and spreads over the North Atlantic. Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 19 complete migratory trips from 15 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

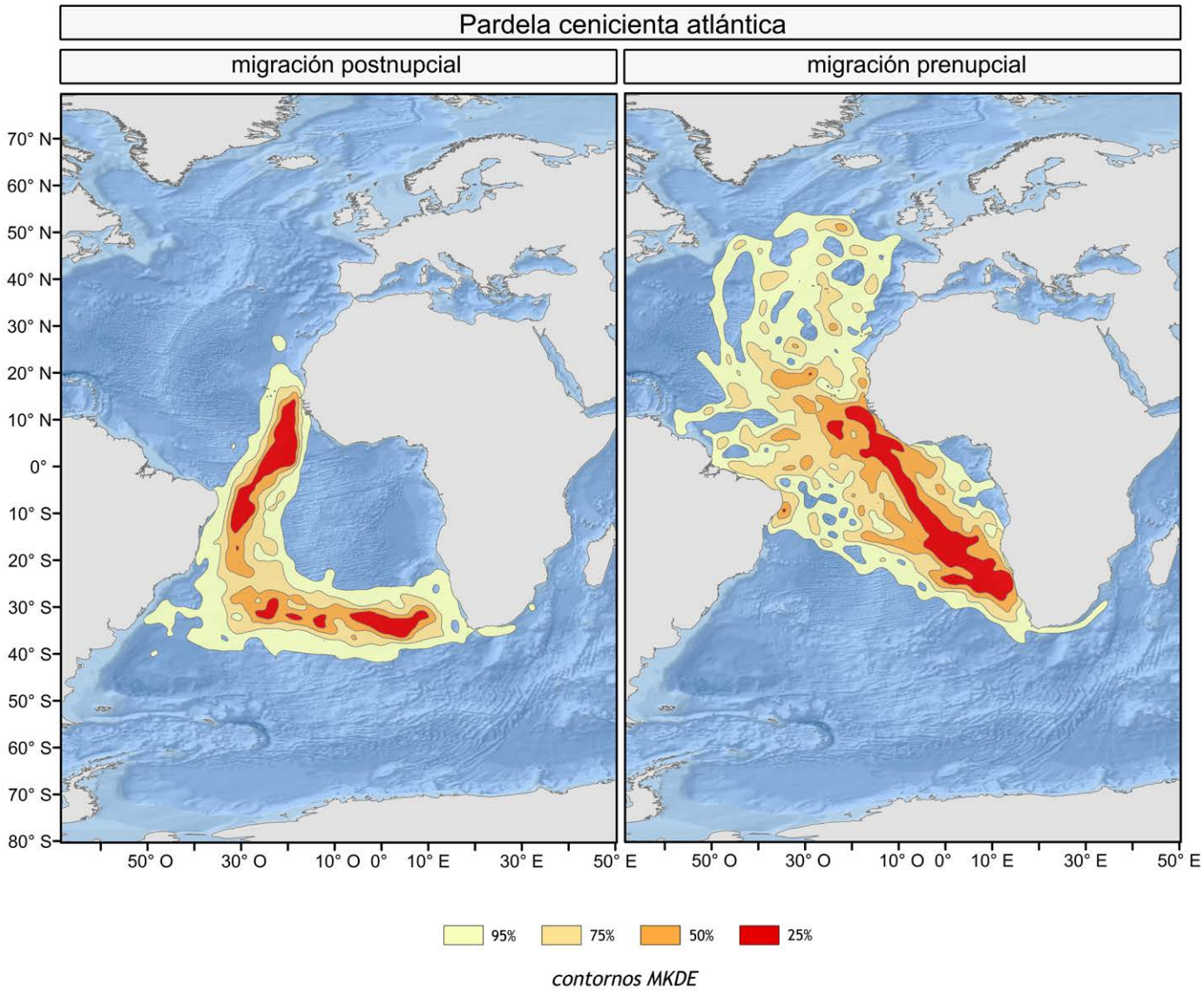


Figura 47

Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta atlántica de Canarias que pasan el invierno en las áreas de Namibia, corriente de Benguela, corriente de Agujas y su confluencia. El corredor postnupcial (izquierda) cruza el ecuador aproximándose hacia la costa de Brasil, desde donde cambia de dirección hacia las costas del extremo sur de África. En cambio, el corredor prenupcial (derecha) es más amplio y ocupa buena parte del océano Atlántico. Corredores migratorios calculados con 65 viajes migratorios de 47 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 47

Migratory flyways used by individuals of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering off Namibia, associated to the Benguela and Agulhas currents and their confluence. Postnuptial flyway (map on the left) crosses the equator approaching the coast of Brazil, where makes a turn left towards east heading to the coast of South Africa. In contrast, prenuptial flyway (map on the right) is wider and spreads over a vast area of the Atlantic. Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 65 complete migratory trips from 47 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

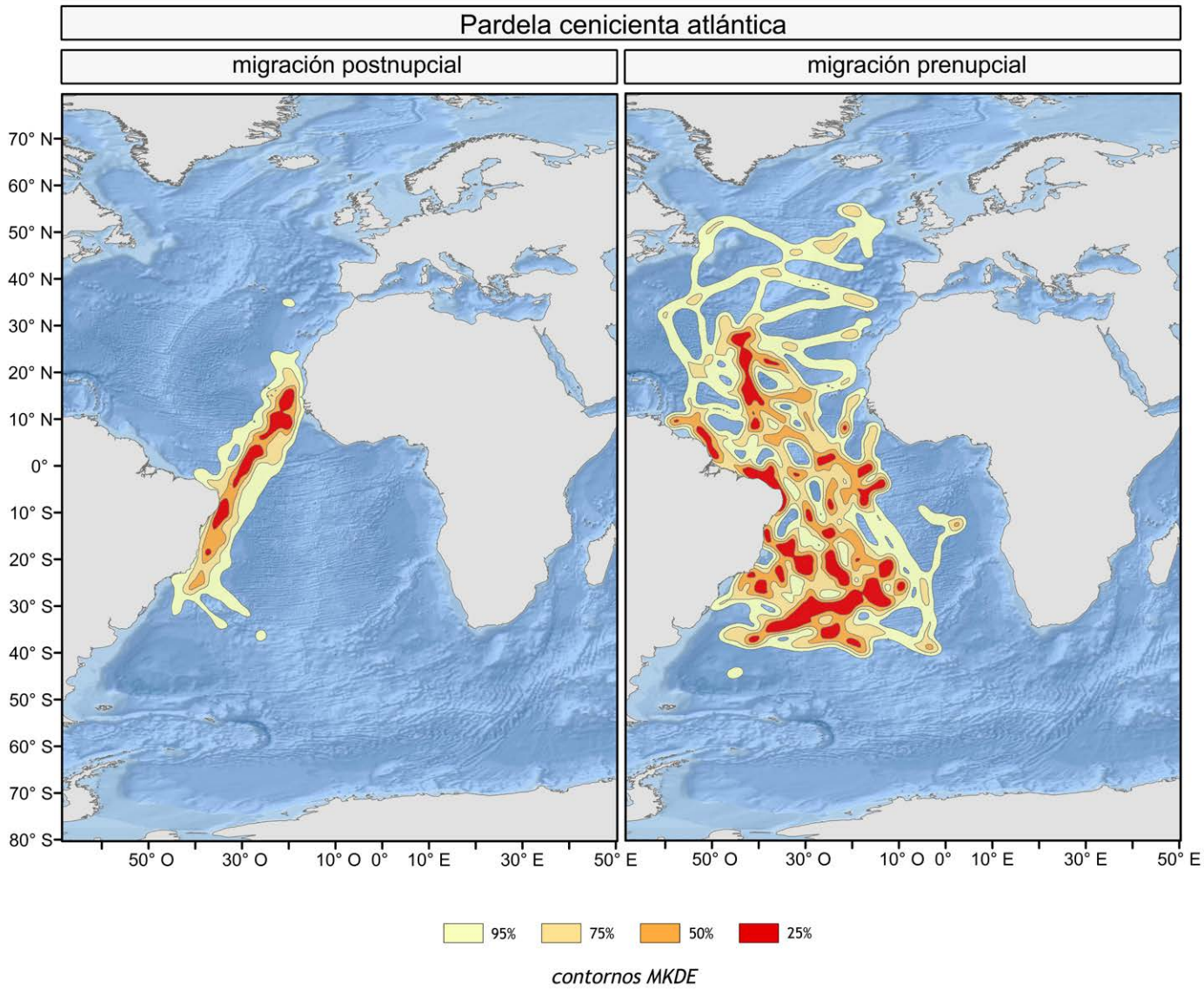


Figura 48

Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta atlántica de Canarias que pasan el invierno en la corriente de Brasil. Estas aves, que utilizan los vientos favorables para alcanzar fácilmente las costas de Brasil, utilizan un corredor muy estrecho y bien definido durante la migración postnupcial (izquierda), pero en la migración prenupcial, durante su regreso a las colonias de cría, se dispersan sin definir un corredor claro (derecha). Corredores migratorios calculados con 16 viajes migratorios de 13 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 48

Migratory flyways used by individuals of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering in waters off the Brazilian coast. Birds using this corridor reached the South American coast quickly following the prevalent winds blowing southwest, which explains the postnuptial flyway (map on the left) to be very narrow and well defined. However, prenuptial flyway (map on the right) is not so well defined and spreads over the West Atlantic. Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 16 complete migratory trips from 13 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

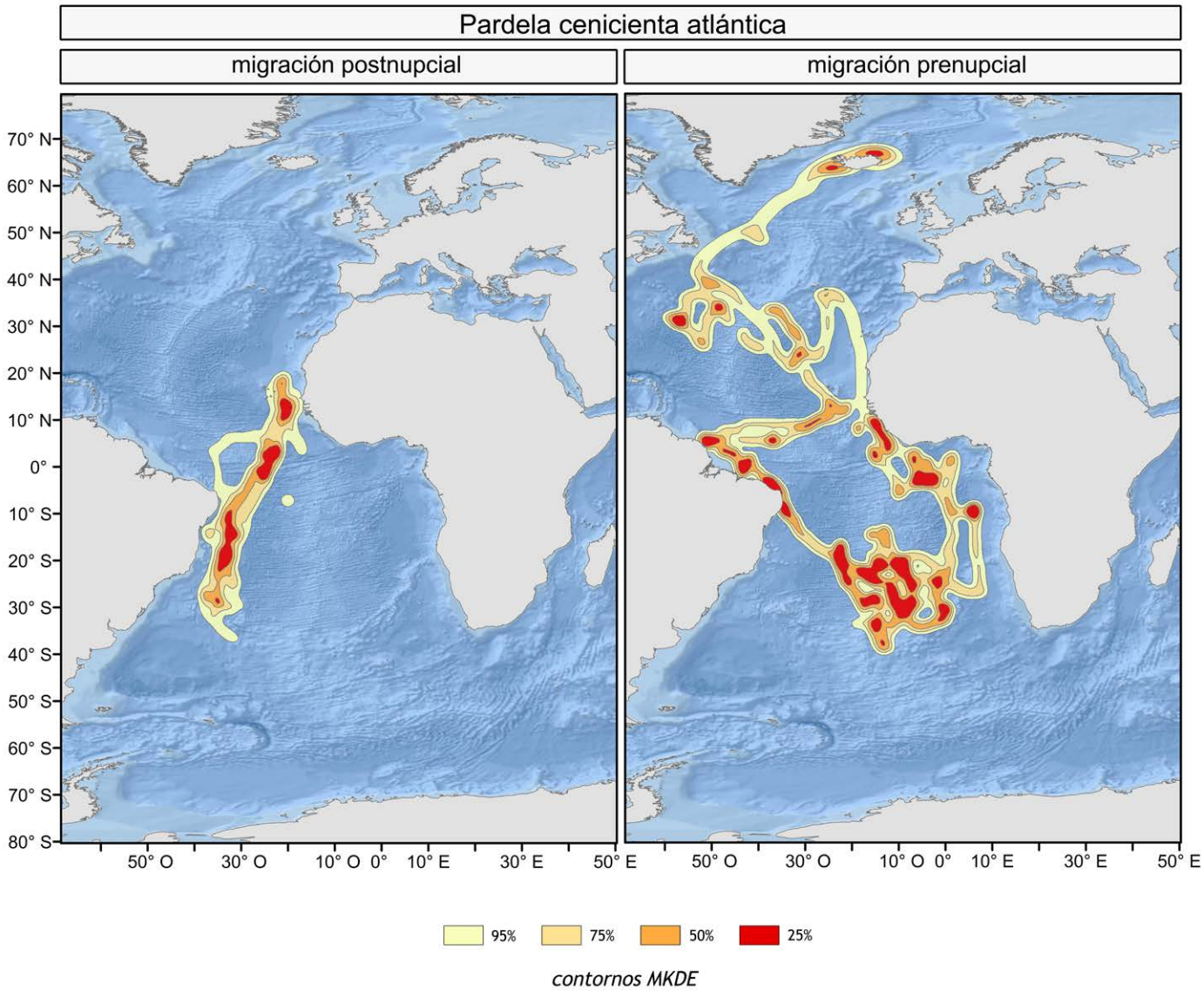


Figura 49

Corredores migratorios utilizados por los individuos de pardela cenicienta atlántica de Canarias que pasan el invierno en el área central del Atlántico Sur. Los pocos individuos que pasan el invierno en este área siguen, durante la migración postnupcial (izquierda), un corredor bien definido y estrecho. En el viaje de retorno (derecha) el corredor que dibujan se dirige primero hacia el norte-noroeste hasta las costas de Guinea para luego circunnavegar el Atlántico Norte. Corredores migratorios calculados con 6 viajes migratorios de 6 individuos. El gradiente de color, de amarillo a rojo, denota su importancia para la población. Las zonas en rojo concentran mayor tránsito de individuos durante las migraciones.

Figure 49

Migratory flyways used by individuals of Cory's shearwaters breeding at Canary Islands and wintering in the centre of the South Atlantic. This was the least visited area by the tracked birds. The few individuals wintering there arrived after following a well-defined corridor as postnuptial flyway (map on the left). To return to the breeding colonies, some birds approached the Brazilian coast and others approached the African coast up to the equator, splitting in two opposite prenuptial flyways (map on the right). Migratory flyways modelled through applying movement-based Kernel density estimators (MKDE, for details of methodology see: Benhamou y Cornélis, 2010; Benhamou, 2011; Benhamou y Riotte-Lambert, 2012) on migration locations. Analysis was performed splitting pre- and postnuptial migration, considering 6 complete migratory trips from 6 individuals. Colour gradient, from yellow to red, depicts the importance at population scale. Thus, the red colour indicates the highest amount of birds during migration.

ÁREAS DE INVERNADA

Situación de las áreas de invernada

La gran mayoría de individuos de ambas pardelas pasan el invierno boreal en zonas productivas del océano Atlántico, entre el trópico de Cáncer y las aguas templadas del hemisferio sur (a excepción de algunos ejemplares de la especie atlántica que llegan hasta el océano Índico). En general, la pardela cenicienta atlántica presenta una red más compleja de áreas de invernada disyuntas entre sí, a ambos lados del Atlántico. Algunas de estas áreas son colindantes o en parte solapadas con las de la pardela cenicienta mediterránea.

Los individuos instrumentados de pardela cenicienta mediterránea de las poblaciones españolas se distribuyeron durante la invernada en cuatro grandes áreas, localizadas exclusivamente en aguas del continente africano. Estas áreas, representadas en la figura 50, son:

- Corriente de Canarias, aproximadamente entre los paralelos 14° N y 23° N.
- Guinea, alrededor de paralelo 8° N con el meridiano 20° O.
- Ghana, entre la costa de este país y el ecuador, en torno al meridiano 0.
- Costa de Angola y Namibia, aproximadamente entre el ecuador y el paralelo 22° S.

Los individuos de las poblaciones españolas de pardela cenicienta atlántica se distribuyeron en seis grandes áreas de invernada localizadas en el hemisferio sur, pero a ambos lados del Atlántico. Estas áreas, representadas en la figura 51, son:

- Corriente de Canarias, entre los paralelos 10° y 25° N, algunos cientos de kilómetros al sur de las zonas de alimentación durante la época de cría.
- Corriente de Benguela, de 10° a 40° S, hasta aguas de Sudáfrica, incluyendo la costa de Namibia.
- Confluencia de las corrientes de Benguela y Agujas, frente a Sudáfrica, en torno al paralelo 40° S.
- Corriente de Agujas, desde aguas de Sudáfrica hasta el canal de Mozambique frente a Madagascar, siendo ya parte del océano Índico.
- Corriente de Brasil, desde el paralelo 15° S hasta la desembocadura del Río de la Plata, 40° S, donde confluyen esta corriente con la corriente de Malvinas.
- Centro del Atlántico Sur, con su centro en torno al paralelo 45° S y meridiano 25° O.

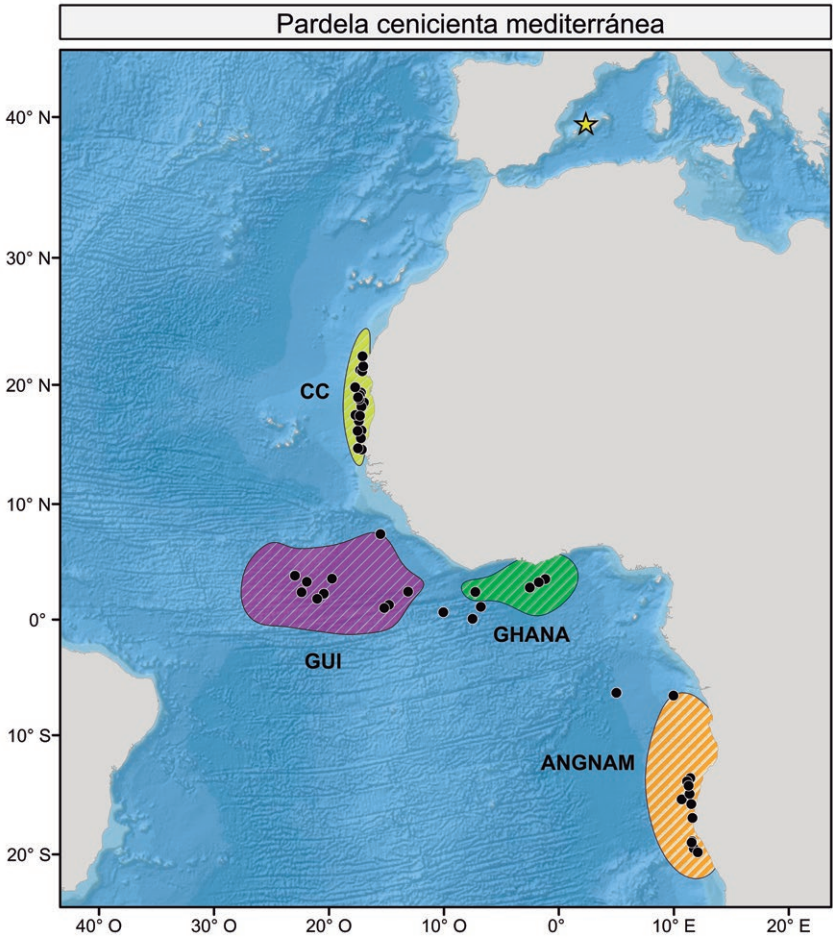


Figura 50
Áreas de invernada de las poblaciones españolas de pardela cenicienta mediterránea. Las áreas en color representan los polígonos Kernel 50% calculados con el conjunto de localizaciones aportadas por todos los individuos invernando en cada una de las áreas. Los puntos negros representan los centroides de los Kernel 50% de cada uno de los individuos seguidos con geolocalizador. Cada área corresponde a: corriente de Canarias (CC), en amarillo; aguas frente a Guinea (GUI), en violeta; costa de Ghana (GHANA), en verde; y costa de Angola y Namibia (ANGNAM), en naranja. Información generada a partir de 72 viajes de 46 individuos. La estrella amarilla indica la localización de la colonia de cría, en Pantaleu (Mallorca).

Figure 50
Wintering areas of Scopoli's shearwaters that breed in Spain. Birds tracked with geolocators were segregated in groups according to the location of the centroid of their individual distribution range during the wintering period (denoted with black dots). For each group, corresponding to a different wintering area, Kernel density estimation (KDE) was calculated. The map shows the 50% Kernel (KDE) contours of these areas, represented as: Canary Current (CC) in yellow; oceanic waters of Guinea (GUI) in violet; off coast of Ghana (GHANA) in green; and off coast of Angola and Namibia (ANGNAM) in orange. KDE performed with data from 46 individuals and 72 trips. Yellow star indicates the location of the breeding colony, in Pantaleu (Mallorca).

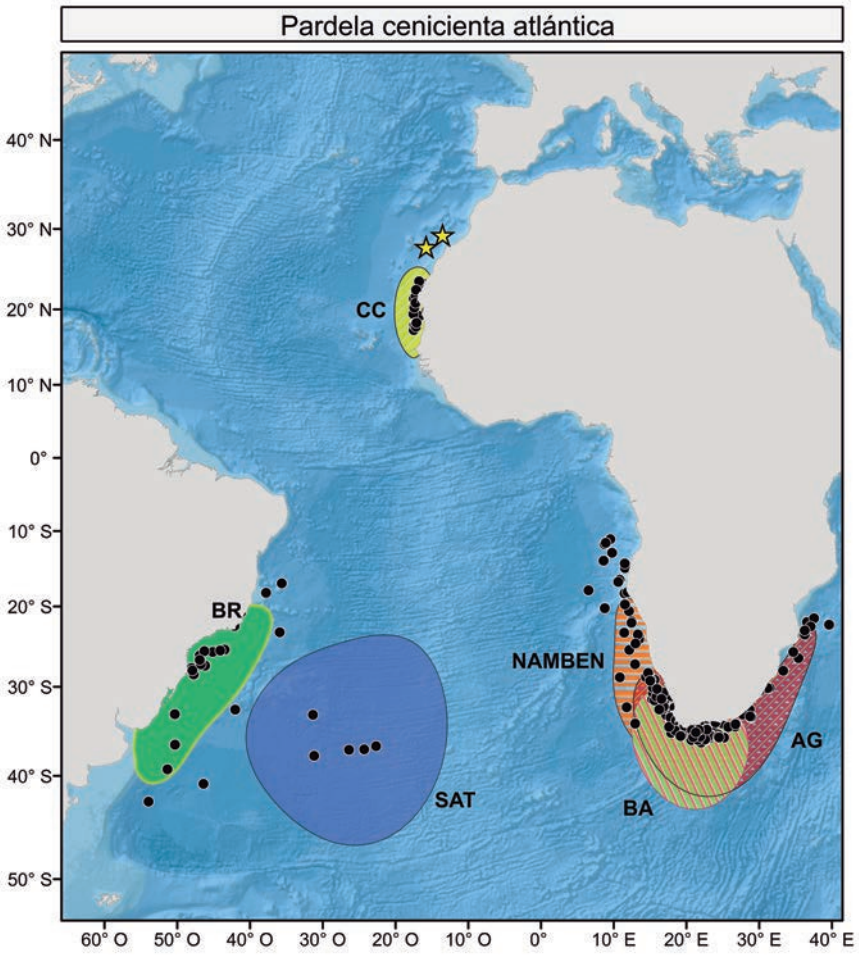


Figura 51
Áreas de invernada de la pardela cenicienta atlántica. Las áreas en color representan los polígonos Kernel 50% calculados con el conjunto de localizaciones aportadas por todos los individuos invernando en cada una de las áreas. Los puntos negros representan los centroides de los polígonos Kernel 50% de cada uno de los individuos seguidos con geolocalizador. Cada área corresponde a: corriente de Canarias (CC), en amarillo; costa de Namibia y corriente de Benguela (NAMBEN), en naranja; confluencia de Benguela y Agujas (BA), en líneas verdes y naranjas; corriente de Agujas (AG), en marrón; corriente de Brasil (BR), en verde; y centro del Atlántico Sur (SAT), en azul. Información generada a partir de 237 viajes de 115 individuos. Las estrellas amarillas indican la localización de las colonias de cría: barranco de Veneguera (Gran Canaria) e islote de Montaña Clara (norte de Lanzarote).

Figure 51
Wintering areas of Cory's shearwaters that breed in Spain. Birds tracked with geolocators were segregated in groups according to the location of the centroid of their individual distribution range during the wintering period (denoted with black dots). For each group, corresponding to a different wintering area, Kernel density estimation (KDE) was calculated. The map shows the 50% Kernel (KDE) contours of these areas, represented as: Canary Current (CC) in yellow; Benguela Current off the coast of Namibia (NAMBEN) in orange; Benguela-Agulhas Confluence (BA) in green and orange lines; Agulhas Current (AG) in brown; Brazil Current (BR) in green; and centre of South-Atlantic (SAT) in blue. KDE performed with data from 115 individuals and 237 trips. Yellow stars indicate the location of the breeding colonies, in Veneguera (Gran Canaria) and Montaña Clara islet (north of Lanzarote).

Si bien las áreas del sur de África podrían considerarse un único área de invernada por su proximidad y solapamiento, sus características oceanográficas, junto con el análisis pormenorizado de los desplazamientos individuales durante la época de invernada, indican cierta segregación espacial entre los individuos que seleccionan cada una de estas tres áreas.

Importancia relativa de las áreas de invernada

La importancia relativa de estas áreas de invernada para cada especie ha sido evaluada considerando el porcentaje de viajes que tuvo destino en cada una de ellas en relación al total de viajes acumulado en la serie de años estudiada. El factor individuo no fue considerado.

En el caso de la especie mediterránea, la corriente de Canarias supone la principal área de invernada, puesto que un 41,7% de los viajes tuvo como destino esta área, revelándose como una zona clave para las poblaciones españolas de esta especie. Siguiendo en orden de importancia, las aguas frente a Angola y Namibia fueron el destino migratorio de un 27,8% de los viajes. Las aguas frente a Guinea y Ghana tuvieron aproximadamente la misma importancia, agrupando entre un 16,7% y un 13,9% de los viajes respectivamente (tabla 5, figura 52). Estas grandes áreas de invernada son las mismas utilizadas por otras poblaciones de la especie que se reproducen en el Mediterráneo central (Müller *et al.*, 2014).

Para la especie atlántica, la región de mayor importancia fue el extremo sur de África, en las costas de Namibia y corriente de Benguela, con el 40,5% de los viajes con destino a esta área de invernada. El segundo destino principal fue la corriente de Agujas, desde el encuentro de los océanos Atlántico e Índico hasta el canal de Mozambique, con un 21,5% de los viajes. La confluencia de las corrientes de Benguela y Agujas, en aguas frente a Ciudad del Cabo, agrupó un 13,5% de los viajes, seguida de la corriente de Brasil (11,5%). Al menos para las poblaciones estudiadas, el área del centro del Atlántico Sur fue de escasa importancia, con tan sólo un 3,0% de los viajes con destino a dicha área (tabla 5, figura 53). Sorprendentemente, ninguno de los viajes tuvo como destino el Atlántico Norte central, región donde acuden a invernar buena parte de los individuos de pardela cenicienta atlántica que se reproducen en islas de Portugal (Azores, Salvajes y Berlengas; González-Solís *et al.*, 2007; Catry *et al.*, 2011a; Dias *et al.*, 2012b). Por último, una fracción

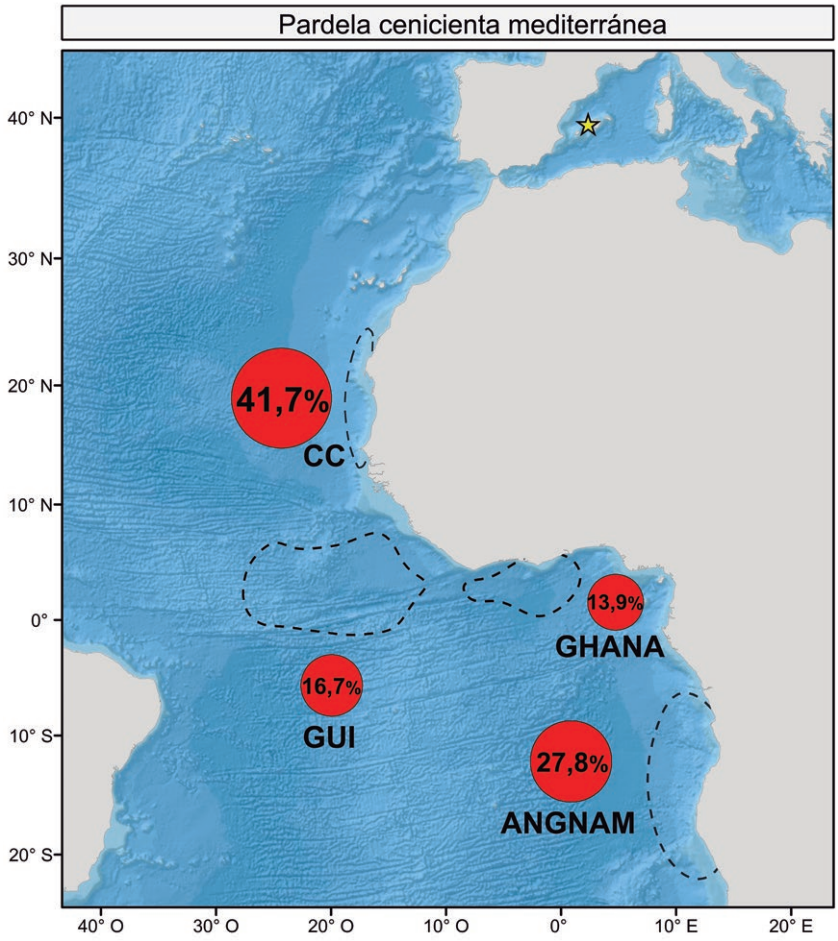


Figura 52
Importancia relativa de cada área de invernada para la población balear de pardela cenicienta mediterránea. Las líneas discontinuas indican el contorno del polígono Kernel 50% de los animales que eligieron cada área para invernar. El tamaño de cada círculo rojo representa la importancia relativa de las áreas de invernada, y en su interior se indica el porcentaje de viajes que tuvieron dicha área como destino para la invernada (N = 72 viajes, 46 individuos). La estrella representa la colonia de cría, en Pantaleu (Mallorca). CC = Corriente de Canarias, GUI = Guinea, GHANA = Ghana, ANGNAM = Angola-Namibia.

Figure 52
Relative importance of the wintering areas used by Scopoli's shearwaters that breed in Spain. Dashed lines depict the 50% Kernel contour of the wintering areas and the size of the red bubbles corresponds to the percentage of individuals spending the non-breeding period at each area. The analysis is based on 72 year-round tracks from 46 Scopoli's shearwaters. Yellow star indicates the location of the breeding colony, in Pantaleu (Mallorca). Acronyms stand for: CC = Canary Current, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia.

Especie Área de invernada	N.º de viajes	Porcentaje
Pardela cenicienta mediterránea		
C. Canarias (CC)	30	41,7
Angola-Namibia (ANGNAM)	20	27,8
Guinea (GUI)	12	16,7
Ghana (GHANA)	10	13,9
N.º de individuos = 46 | N.º de viajes = 72		
Pardela cenicienta atlántica		
Namibia-Benguela (NAMBEN)	96	40,5
Agujas (AG)	51	21,5
Benguela-Agujas (BA)	32	13,5
C. Canarias (CC)	27	11,5
Brasil (BR)	24	10,0
Centro del Atlántico Sur (SAT)	7	3,0
N.º de individuos = 115 | N.º de viajes = 237		

Tabla 5
Importancia relativa de las distintas áreas de invernada en función del número de viajes que tuvieron como destino cada una de ellas.

Table 5
Relative importance of wintering areas according to number of migratory trips headed to them. Analysis based on 72 year-round track from 46 Scopoli's shearwaters and 237 year-round tracks from 115 Cory's shearwaters. Upper box corresponds to Scopoli's and bottom box to Cory's shearwaters. From left to right, columns mean: Wintering area, Number of trips, and Percentage. Acronyms stand for: CC = Canary Current, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, AG = Agulhas Current, BA = Benguela-Agulhas Confluence, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic.

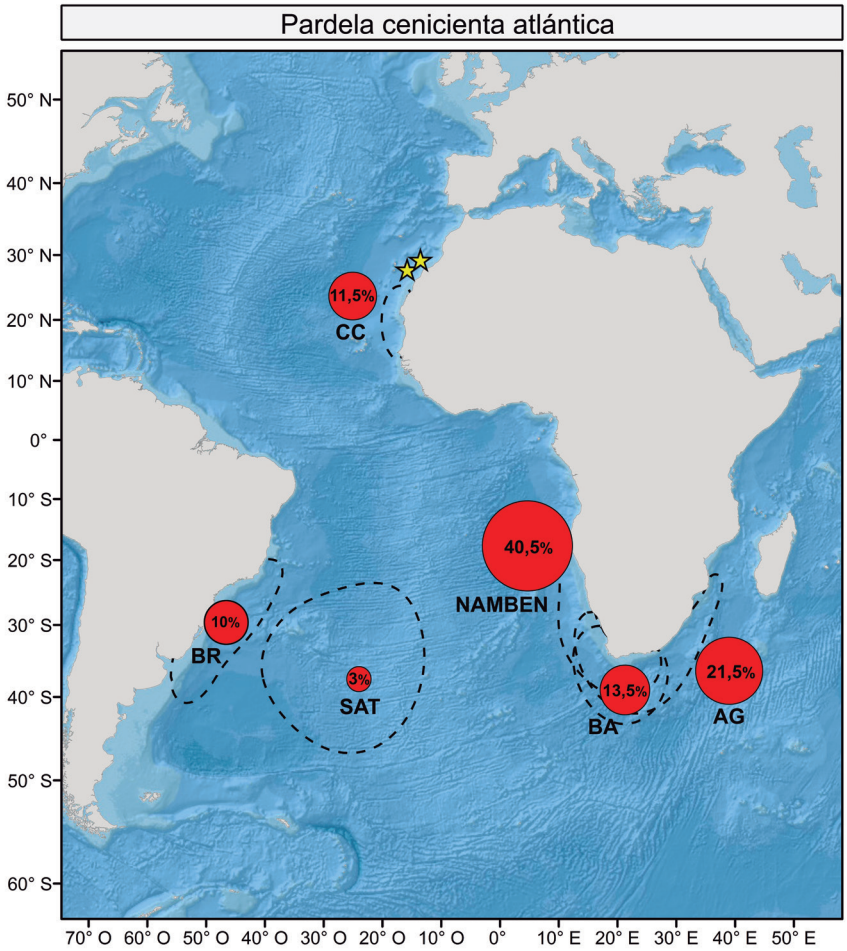


Figura 53

Importancia relativa de cada área de invernada para la población canaria de pardela cenicienta atlántica. Las líneas discontinuas indican el contorno del polígono Kernel 50% de los animales que eligieron cada área para invernar. El tamaño de cada círculo rojo representa la importancia relativa de las áreas de invernada, y en su interior se indica el porcentaje de viajes que tuvieron dicha área como destino para la invernada (N = 237 viajes, 115 individuos). Las estrellas representan las colonias de cría, en Montaña Clara (al norte de Lanzarote) y en Veneguera (Gran Canaria). CC = Corriente de Canarias, NAMBEN = Namibia-Benguela, BA = Benguela-Agujas, AG = Agujas, BR = Brasil, SAT = centro del Atlántico Sur.

Figure 53

Relative importance of the wintering areas used by Cory's shearwaters that breed in Spain. Dashed lines depict the 50% Kernel contour of the wintering areas and the size of the red bubbles corresponds to the percentage of individuals spending the non-breeding period at each area. The analysis is based on 237 year-round tracks from 115 Cory's shearwaters. Yellow stars indicate the location of the breeding colonies, in Veneguera (Gran Canaria) and Montaña Clara islet (north of Lanzarote). Acronyms stand for: CC = Canary Current, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, BA = Benguela-Agulhas Confluence, AG = Agulhas Current, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic.

de la población atlántica puede considerarse residente, puesto que en torno a un 11% de los ejemplares instrumentados pasaron el invierno en la corriente de Canarias. Este porcentaje es similar al encontrado para las aves de las islas Salvajes (Portugal). Respecto a esta fracción de residentes, probablemente los ejemplares que deciden permanecer en la corriente de Canarias son diferentes cada año, y su decisión de permanecer durante el invierno dependa de factores intrínsecos de los individuos, como pueda ser el éxito reproductor (se sabe que los machos de la colonia de las islas Salvajes que fracasan en la reproducción tienden a quedarse todo el año en la corriente de Canarias; Catry *et al.*, 2013), el sexo (dado que Pérez *et al.* (2014) encontraron una mayor preferencia de los machos por permanecer en esta área en invierno) o la experiencia de los individuos (Missagia *et al.*, 2015). Para los datos de las poblaciones españolas aquí analizados, no se encontraron diferencias entre sexos en la selección de las diferentes áreas de invernada.

Fidelidad a las áreas de invernada

El grado de fidelidad que las aves muestran por las diferentes áreas de invernada es clave para conocer la variabilidad de estrategias individuales presentes en la población, y en consecuencia, conocer la plasticidad de ésta ante posibles cambios en el entorno (Dingemanse *et al.*, 2010; Sih *et al.*, 2012). Además, la variabilidad en estrategias individuales supone un factor determinante en el desarrollo y evolución de las estrategias migratorias en términos poblacionales (Cote *et al.*, 2010).

Los datos acumulados tras varios años de estudio indican que ambas especies de pardela cenicienta son altamente fieles a sus áreas de invernada. El número máximo de áreas de invernada que un mismo animal llegó a visitar a lo largo del período de estudio fue de 3. Sin embargo, del total de individuos seguidos durante más de un año, un 77% utilizaron exclusivamente una única área, mientras que un 23% visitaron diferentes áreas de invernada en distintos años (tabla 6). Estos resultados indican una fidelidad ligeramente mayor a la encontrada para la población de las islas Salvajes (Portugal), donde un 65% de los ejemplares seguidos más de un año (9 de un total de 14) repitieron en el uso de las mismas áreas y un 35% cambiaron al menos una vez (Dias *et al.*, 2011). Probablemente estas diferencias puedan deberse a un menor tamaño muestral o al número de años que fue seguido cada individuo en el citado estudio. Además,

Tabla 6

Fidelidad de la pardela cenicienta a áreas de invernada específicas a lo largo del período de estudio (2008-2013). Se incluyen en este análisis las dos especies en conjunto, con 78 animales seguidos más de un año (224 viajes migratorios). Cada fila corresponde a un grupo de individuos en función del número de años para los que su migración fue registrada, desde 2 hasta 6 años consecutivos. Se indica el porcentaje de individuos de ese grupo que durante el tiempo en que fueron seguidos utilizaron una, dos o tres áreas de invernada diferentes. La última fila indica el número total de individuos seguidos más de un año, y el porcentaje de ellos que utilizó una única área o varias, sin distinguir entre el número de años de seguimiento de los individuos.

Table 6

Fidelity of Cory's and Scopoli's shearwaters that breed in Spain to specific wintering areas over the study period (2008-2013). Both species were considered together for this analysis, which includes 224 year-round tracks from 78 individuals. Each row in the table corresponds to a different group of individuals, according to the number of years every single individual was tracked with geolocator (ranging from 2 to 6 years). From left to right, columns denote years-of-tracking group, sample size (i.e. number of individuals tracked), percentage using a single same area, percentage using two different areas, and percentage using three different areas. Last row indicates total percentage, without segregating by years of tracking.

Años de seguimiento individual	Individuos seguidos	Un área de invernada	Dos áreas de invernada	Tres áreas de invernada
2	44	83,7%	16,3%	-
3	14	71,4%	28,6%	0,0%
4	8	55,6%	33,3%	11,1%
5	10	80,0%	20,0%	0,0%
6	2	50,0%	50,0%	0,0%
Total	**78**	**76,9%**	**21,8%**	**1,3%**

Los individuos de ambas especies de pardela cenicienta presentan una alta fidelidad a sus zonas de invernada.
Individuals of both Scopoli's and Cory's Shearwater present a high degree of fidelity to their wintering areas.
© José Manuel Arcos

sabemos que factores como la edad pueden influir en el comportamiento y jugar un papel relevante cuando los individuos deciden su destino para la invernada (Catry *et al*., 2006, 2011b; Missagia *et al*., 2015). Por otro lado, la probabilidad de observar cambios en el área de invernada fue mayor en el caso de aves seguidas cuatro o más años, pese a que el porcentaje de fidelidad a una misma área de invernada aún se mantuvo relativamente alto: un 55%, 80% y 50% de las aves seguidas durante 4, 5 y 6 años, respectivamente, se dirigió siempre a la misma área para pasar el invierno (tabla 6).

La consistencia de los individuos a lo largo de los años en el uso de zonas específicas de invernada o, dicho de otro modo, su querencia por regiones concretas dentro del rango de distribución de la especie en las áreas de invernada, es otro indicador de fidelidad individual a un espacio concreto fuera de la época reproductiva, cuando sus movimientos no están constreñidos por la necesidad de retornar al nido. En este sentido, los valores obtenidos del índice de solapamiento intraindividual indican, también, que los ejemplares de ambas especies presentan una alta fidelidad a territorios concretos en inviernos

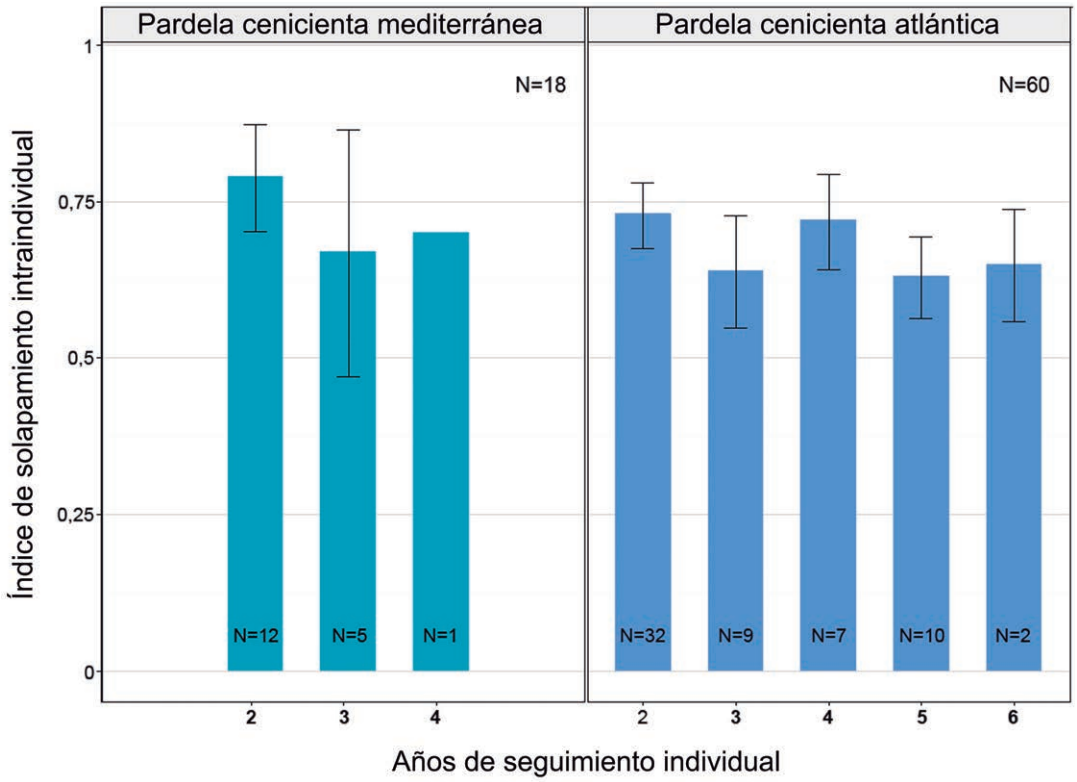


Figura 54

Índice de solapamiento intraindividual como indicador de fidelidad a la zona de invernada. El índice toma valores de 0 a 1, donde 0 indica ausencia total de solapamiento y 1 indica un solapamiento completo. Cada valor en el eje de abscisas agrupa a los individuos según el número de años que fueron seguidos con geolocalizador, desde dos hasta seis. La altura de cada barra azul respecto el eje de ordenadas corresponde al valor promedio del índice de solapamiento para los individuos de cada grupo en el eje de abscisas. Las barras de error indican los intervalos de confianza del 95% calculados mediante técnicas de remuestreo estadístico. Valores calculados con 78 individuos seguidos más de un año en 224 viajes migratorios.

Figure 54

Intra-individual overlap index, used as a proxy of fidelity to specific wintering grounds. The index takes values from 0 to 1, 0 meaning no overlap and 1 complete overlap of one individual with itself when comparing its different wintering grounds over the years. The X axis of the plots aggregates the individuals tracked with geolocator according to the number of years that were tracked. Height of the blue bars in relation to the Y axis corresponds to the average value of the index for each group of individuals, and the error bars depict the 95% confidence intervals calculated by bootstrapping. The plot on the left corresponds to Scopoli's shearwaters and the one on the right corresponds to Cory's shearwaters breeding in Spain. Total numbers of individuals considered for each species are indicated in the upper right corners. The numbers of individuals in each group are depicted on the bottom part of the bars. The analysis is based on Kernel overlap calculation performed in R with adehabitatHR package. Values calculated with data from 78 individuals and 224 year-round tracks.

sucesivos, a pesar de la enorme dimensión de sus desplazamientos migratorios. Todas las aves con viajes migratorios registrados más de dos años presentaron siempre un solapamiento relativamente elevado, con valores medios entre un 60% y 80% en todos los casos y para ambas especies (figura 54).

Conectividad migratoria

La conectividad migratoria entre las áreas de cría y las de invernada es un elemento clave de cara a interpretar diversos aspectos. En especies que realizan desplazamientos periódicos entre las áreas de cría y las de invernada, la conectividad migratoria describe el grado en que los individuos de una misma localidad de cría migran hacia un área de invernada determinada (Esler, 2000; Webster *et al*., 2002). Así, un grado de conectividad migratoria muy elevado indica que todos o una gran parte de los individuos de una misma localidad de origen migran a una única área de invernada y no se mezclan con individuos de otras localidades. Por el contrario, un bajo grado de conectividad o la ausencia de ésta ocurre cuando los individuos de una misma localidad de origen se reparten por igual entre diferentes áreas de invernada e individuos de diferentes localidades se entremezclan en ellas (Webster *et al*., 2002; Ambrosini *et al*., 2009). Conocer la conectividad migratoria es importante para evaluar el impacto desigual que las condiciones vividas en diferentes áreas de invernada tendrán en el éxito y eficacia biológica de los diferentes individuos, aspectos que en última instancia modulan la dinámica poblacional. Por otro lado, desde un punto de vista aplicado a la conservación, un alto grado de conectividad migratoria supone una mayor fragilidad para una especie o población, dado que la totalidad de sus efectivos se encontrarán siempre en un mismo escenario geográfico, con el riesgo que ello conlleva ante la aparición de una posible amenaza (Webster *et al*., 2002).

En el caso de las pardelas y otras especies que realizan grandes migraciones, la enorme distancia que separa los lugares de cría de los de invernada puede exponerlas a condiciones ambientales y amenazas diversas a lo largo del año. En este sentido, saber qué proporción de individuos de una determinada colonia utiliza un área de invernada concreta puede permitir evaluar el impacto que determinados eventos, ya sean de origen natural o antrópico (grandes temporales, escasez de recursos, derrames petrolíferos, interacciones con pesquerías, etc.), puedan tener en la dinámica poblacional de dicha colonia. Del mismo modo, las condiciones ambientales que las aves experimenten en estas áreas de invernada pueden explicar cierto grado de la variabilidad encontrada en determinados parámetros medidos en la colonia de cría, como por ejemplo el número de individuos que finalmente deciden criar, o cuáles lo hacen finalmente con éxito (Harrison *et al*., 2011). De este modo, cada período del ciclo anual puede estar condicionado por los anteriores y a su vez condicionar a los subsiguientes (Norris y Marra, 2007; Fayet *et al*., 2016).

El índice de conectividad migratoria (Ambrosini *et al*., 2009), que toma valores de 0 a 1, representa el grado en que la estructura espacial de las distancias entre individuos en las áreas de cría se mantiene también en las áreas de invernada. Un valor de 1 indicaría que la estructura espacial se mantiene totalmente y, por tanto, los individuos de cada colonia de cría migrarían siempre a un único destino donde no se mezclarían con individuos de otras colonias. El valor obtenido considerando las tres colonias estudiadas en conjunto es de 0,82. Se trata de un valor bastante elevado, y probablemente sea el resultado de la segregación espacial que se da entre los individuos de Pantaleu, pertenecientes a la especie mediterránea, y los de Veneguera y Montaña Clara, de la especie atlántica. Por otro lado, estos últimos también segregan en cierto grado durante la invernada, dado que los de Montaña Clara prácticamente no visitan la corriente de Agujas, y los de Veneguera visitan escasamente la corriente de Brasil. El diagrama de cuerdas de la figura 55 representa los flujos migratorios desde cada colonia a las diferentes áreas de invernada, permitiendo visualizar la importancia de éstas para cada colonia de origen, así como el grado en que los individuos de distintas colonias se mezclan en las áreas de invernada. La importancia de la corriente de Canarias para las aves de Pantaleu, pertenecientes a la especie mediterránea, es capital, puesto que supone el destino de casi tantos viajes migratorios como aquellos dirigidos a Guinea, Ghana, Angola y Namibia juntos. La corriente de Canarias es la única área donde ambas especies conviven durante la invernada, dado que siempre existen algunos individuos de Veneguera y en menor medida de Montaña Clara que no migran y permanecen allí todo el año. Para ambas colonias de la especie atlántica, Veneguera y Montaña Clara, el área de Namibia y Benguela es la más importante, en la que parcialmente también se solapan por el norte con la especie mediterránea. La confluencia de Benguela y Agujas también tiene una importancia similar para estas dos colonias, a diferencia de la corriente de Brasil, que parece ser más importante para los animales de Montaña Clara. Por último, la corriente de Agujas sólo es utilizada por aves de Veneguera (figura 55).

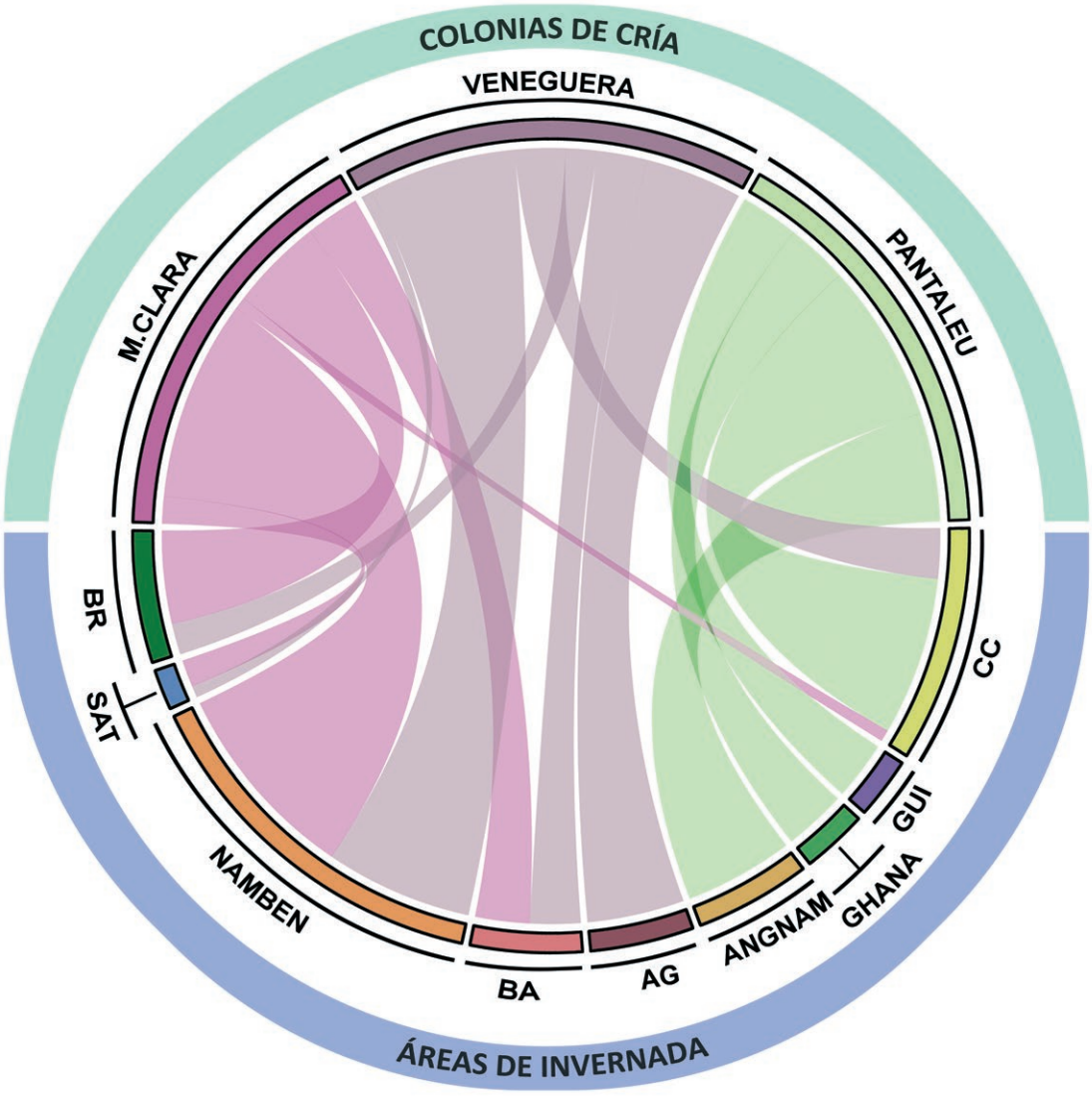


Figura 55

Diagrama de cuerdas que ilustra el flujo migratorio desde cada colonia de cría hacia las diferentes áreas de invernada. Los tres sectores superiores del gráfico corresponden a las localidades de cría donde se instrumentaron aves con geolocalizador (Montaña Clara, Veneguera y Pantaleu). La extensión de cada uno de estos sectores representa el cien por cien de los viajes migratorios realizados por los individuos de cada colonia. Los sectores de la sección inferior corresponden a las áreas de invernada identificadas para ambas especies. El grosor de los conectores que vinculan las colonias de cría con las áreas de invernada representa la magnitud del flujo migratorio, es decir, el porcentaje de viajes de cada colonia que tuvieron como destino cada área de invernada. CC = corriente de Canarias, BR = Brasil, GUI = Guinea, GHANA = Ghana, SAT = centro del Atlántico Sur, ANGNAM = Angola-Namibia, NAMBEN = Namibia-Benguela, BA = Benguela-Agujas, AG = Agujas.

Figure 55

Migratory connectivity of Cory's and Scopoli's shearwaters breeding in Spain. This analysis was performed splitting by breeding colony but not by species. This chord diagram illustrates the migratory flow from the studied breeding colonies to the main wintering areas. The upper divisions correspond to the breeding colonies where individuals were tracked with geolocators (Montaña Clara, Veneguera and Pantaleu). The lower divisions correspond to the wintering areas identified for both species. The chords connect the breeding colonies to wintering areas, and their thickness represent the magnitude of the migratory flow, that is, the proportion of trips from each colony that headed to each wintering area. Acronyms stand for: CC = Canary Current, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, AG = Agulhas Current, BA = Benguela-Agulhas Confluence, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic.

Ecología y comportamiento en las áreas de invernada

Las diferencias climáticas, topográficas y, en suma, oceanográficas a lo largo y ancho de los océanos promueven una marcada heterogeneidad espacial en la distribución de la productividad primaria, que constituye la base de las diferentes cadenas tróficas marinas. Las diferentes áreas ocupadas por los ejemplares de ambas especies de pardela cenicienta durante la invernada corresponden a regiones no sólo distantes en cientos o miles de kilómetros, sino también diferentes en sus características ambientales, como la profundidad, el patrón de vientos, la disposición de nutrientes y su estacionalidad, y que pueden presentar, en consecuencia, diferencias en sus niveles de productividad primaria (figura 56), así como en su estructura, composición y dinámica tróficas. Las pardelas, como depredadores apicales que son, deben afrontar esta heterogeneidad adaptando sus estrategias de búsqueda de alimento de la mejor forma posible.

Recapitulando, los grandes sistemas oceanográficos en los que se incluyen las áreas de invernada de las pardelas cenicientas que se reproducen en España, son: (1) la corriente de Canarias; (2) la corriente de Guinea, que incluye las áreas de invernada en aguas de Guinea y de Ghana; (3) la corriente de Benguela, que incluye las áreas de invernada en aguas frente a Angola, Namibia y costa atlántica de Sudáfrica; (4) la confluencia de las corrientes de Benguela y Agujas, en aguas frente a Sudáfrica; (5) la corriente de Agujas; (6) la corriente de Brasil y su confluencia con la corriente de Malvinas; y (7) la convergencia subtropical del Atlántico Sur, que consiste en la mezcla de aguas resultantes de la fusión de las dos corrientes anteriores, tomando dirección hacia el sudeste a través de la corriente del Atlántico Sur, alejándose así de las costas sudamericanas (figuras 56 y 57). A continuación se describen sucintamente las principales características de cada sistema (Longhurst, 1998):

- Las corrientes de Canarias y de Benguela están localizadas en el margen occidental del continente africano, donde la costa tiene orientación norte-sur. Son regiones marinas altamente productivas, debido principalmente a la existencia de afloramientos de aguas frías cargadas en nutrientes. La intensidad de estos afloramientos está regulada por la acción de intensos vientos que soplan con régimen regular en diferentes momentos del año, soplando desde tierra hacia el mar. Los vientos desplazan las capas superficiales de agua, más calientes debido a la acción del sol, y son sustituidas por las aguas frías que ascienden desde el fondo, cargadas de nutrientes. La presencia de un talud de acusada pendiente en el borde de la plataforma continental, paralelo a la línea de costa, da pie a corrientes de fondo que facilitan el ascenso de estas aguas profundas. Todo ello en conjunto promueve el aumento de la productividad sobre la plataforma continental, al ser aprovechados los nutrientes por el fitoplancton para su propio crecimiento. Fenómenos locales como plumas, giros y frentes oceánicos debidos a cambios en la topografía de la costa pueden incrementar aún más esta productividad.

- La corriente de Guinea, situada en su mayor parte en el golfo del mismo nombre, tiene orientación este-oeste, paralela al ecuador. Menos productiva que las anteriores, su productividad viene determinada por el encuentro y desplazamiento de capas de agua de diferente densidad a la altura del ecuador debido al efecto Ekman provocado por la fuerza de Coriolis.

- La corriente de Agujas se forma por la unión de varias corrientes de menor entidad que fluyen de norte a sur por el lado este del continente africano. Esta corriente genera una zona de convergencia que produce el hundimiento de las aguas superficiales, promoviendo el ascenso de las aguas profundas y ricas en nutrientes. Este sistema es especialmente productivo en su límite sur, donde confluye por el oeste con la corriente de Benguela y por el sur con el cinturón de la corriente Antártica Circumpolar, provocando un retorno de aguas conocido como retroflexión de las Agujas.

- La corriente de Brasil es un sistema de aguas cálidas que fluyen desde el ecuador hacia el sur a lo largo de la costa atlántica de Sudamérica, hasta la confluencia con la corriente de Malvinas, de aguas frías que fluyen en sentido norte. La corriente de Brasil fluye sobre la plataforma continental y el talud de este continente, dando pie al ascenso de aguas frías, ricas en nutrientes, gracias al efecto Ekman.

- La convergencia subtropical del Atlántico Sur está formada por la fusión de aguas cálidas y frías de las corrientes de Brasil y Malvinas y el encuentro de éstas con la corriente Circumpolar Antártica. Las aguas de este sistema fluyen hacia el sudeste-este gracias a la corriente del Atlántico Sur, hasta encontrarse con las aguas de la corriente de Benguela.

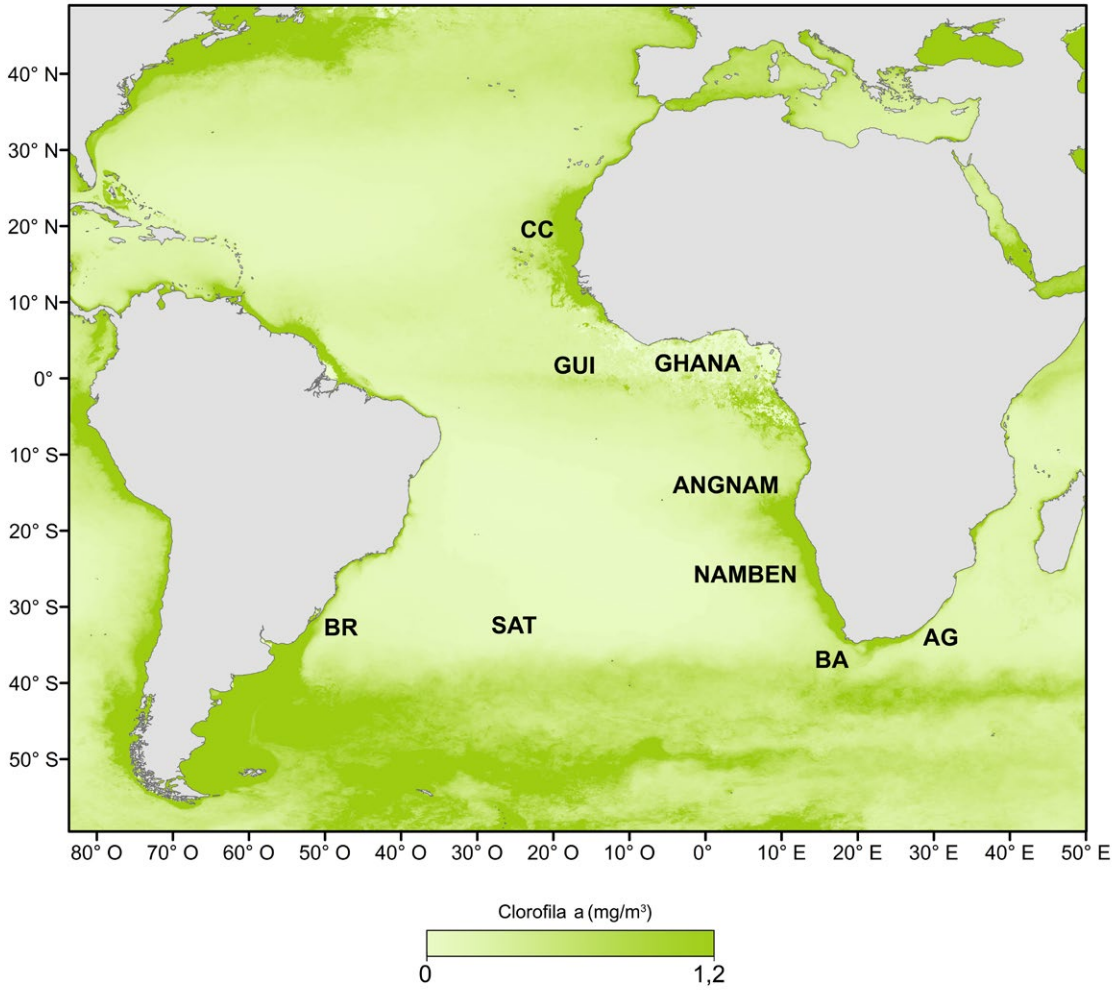


Figura 56

Mapa con niveles promedio de clorofila a en el Atlántico durante los meses del invierno boreal (diciembre a febrero) para el período de estudio con geolocalizadores (2006 a 2013). El fitoplancton, que constituye la base de las redes tróficas marinas, produce un pigmento denominado clorofila tipo a cuya abundancia se utiliza como indicador de la productividad en los océanos. La intensidad del color medido desde sensores en los satélites espaciales refleja la abundancia, en mg/m^3, de clorofila a en el océano, con valores que van desde 0 hasta un máximo de 1,2 en las áreas más productivas como las zonas de afloramiento (caso, por ejemplo, de la corriente de Canarias). La mayoría de pardelas cenicientas de ambas especies invernan en zonas de alta productividad primaria. CC = corriente de Canarias, BR = Brasil, GUI = Guinea, GHANA = Ghana, SAT = centro del Atlántico Sur, ANGNAM = Angola-Namibia, NAMBEN = Namibia-Benguela, BA = Benguela-Agujas, AG = Agujas. Elaboración propia a partir de promedios mensuales, resolución espacial de 4 km por pixel, procesado L3, sensor AQUA MODIS. Datos fuente extraídos de la plataforma NOAA Erddap http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html.

Figure 56

Map illustrating the average value of Chlorophyll a in the Atlantic during the boreal winter (December to February) for the study period tracking birds with geolocators (2006-2013). Phytoplankton is the base of the oceanic food chain, and produces a pigment called chlorophyll a, which is used as a proxy of ocean productivity. The intensity of the colour measured through sensors on satellites provides a value of abundance (in mg/m^3) of chlorophyll a. Most of the tracked shearwaters winter in areas with high ocean productivity, such as the Canary Current and other upwelling regions. Acronyms stand for: CC = Canary Current, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, AG = Agulhas Current, BA = Benguela-Agulhas Confluence, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic.

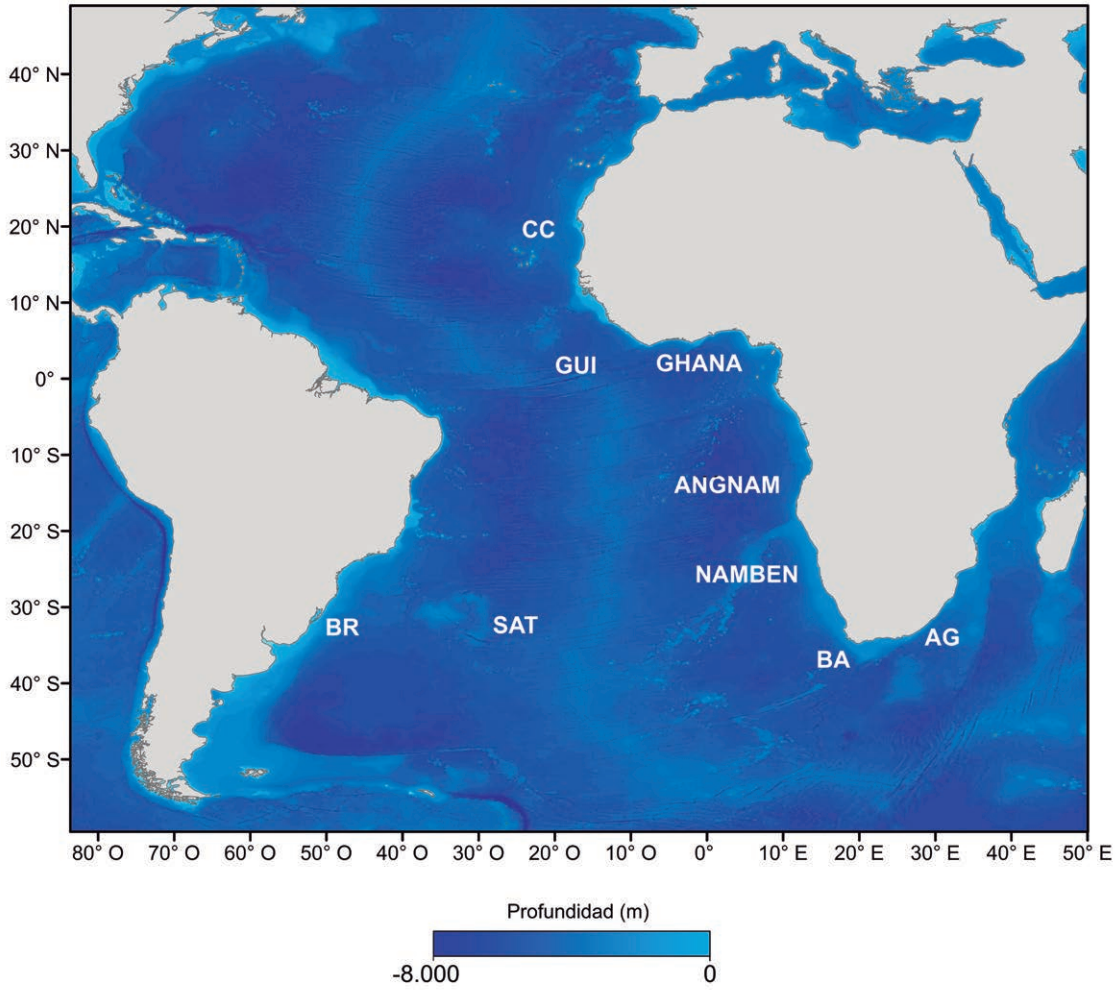


Figura 57

Mapa batimétrico del océano Atlántico. Todas las áreas de invernada de ambas especies se sitúan en zonas neríticas, sobre la plataforma continental y el borde del talud, excepto las que se sitúan en aguas de Ghana y del centro el Atlántico Sur, que son marcadamente oceánicas y pelágicas. CC = Corriente de Canarias, BR = Brasil, GUI = Guinea, GHANA = Ghana, SAT = centro del Atlántico Sur, ANGNAM = Angola-Namibia, NAMBEN = Namibia-Benguela, BA = Benguela-Agujas, AG = Agujas.

Figure 57

Map illustrating the bathymetry of the Atlantic Ocean. Almost all the wintering areas of Cory's and Scopoli's shearwaters species included in this analysis correspond to neritic areas, over the continental shelf and the shelf edge. Only two areas do not follow this pattern: the wintering areas of Ghana and centre of South-Atlantic, more oceanic. Values rank from -8000 to 0 metres. Acronyms stand for: CC = Canary Current, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, AG = Agulhas Current, BA = Benguela-Agulhas Confluence, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic.

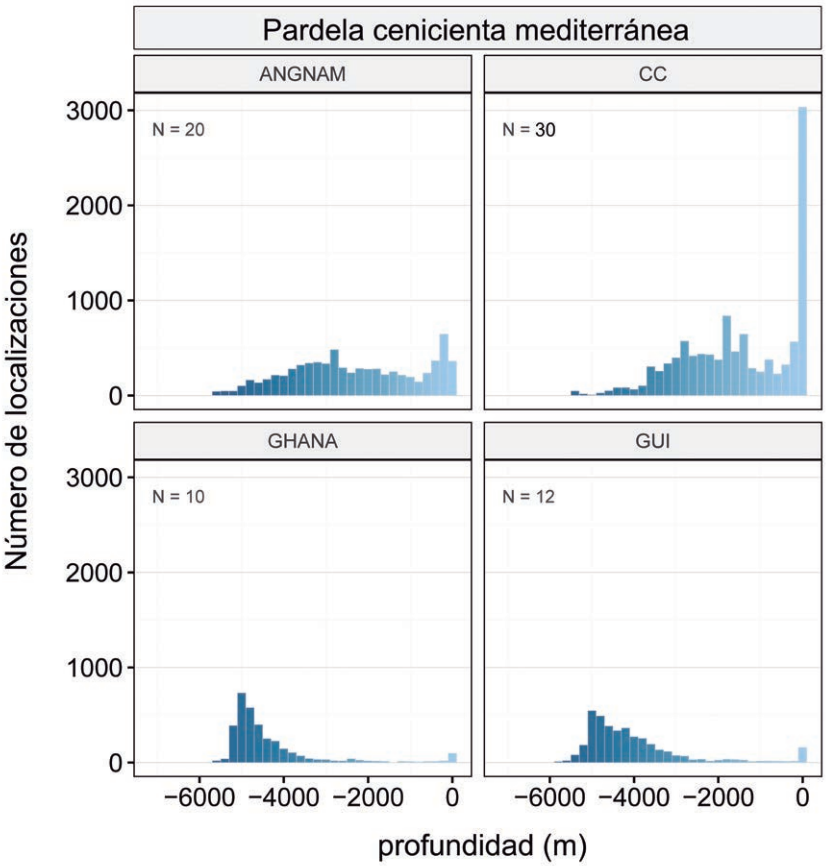


Figura 58
Histograma de los valores de batimetría de las localizaciones geográficas obtenidas con geolocalizadores para cada una de las áreas de invernada de la pardela cenicienta mediterránea. La intensidad del color azul refleja la profundidad, en consonancia con el mapa de la figura 57. Se observa como en Ghana y Guinea las aves seleccionan preferentemente aguas de carácter marcadamente oceánico, mientras que en la corriente de Canarias y en la costa de Angola y Namibia su distribución es más nerítica. ANGNAM = Angola-Namibia, CC = corriente de Canarias, GHANA = Ghana, GUI = Guinea. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área.

Figure 58
Bathymetry histograms of the locations of Scopoli's shearwaters tracked with geolocators. Each box corresponds to a different wintering area. X axes represent the depth (in metres), and Y axes represent the number of geolocator locations. Intensity of blue colour relates with depth, in accordance to map in figure 57. In the areas of Ghana and Guinea, birds preferably selected deeper pelagic zones, whereas in the Canary Current and in the coast of Angola and Namibia birds distributed across a gradient, especially over the neritic zones of the shelf. Acronyms stand for: ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, CC = Canary Current, GHANA = off coast of Ghana, GUI = oceanic waters of Guinea. The number of individual wintering events at each area is indicated in the upper left corner of the boxes.

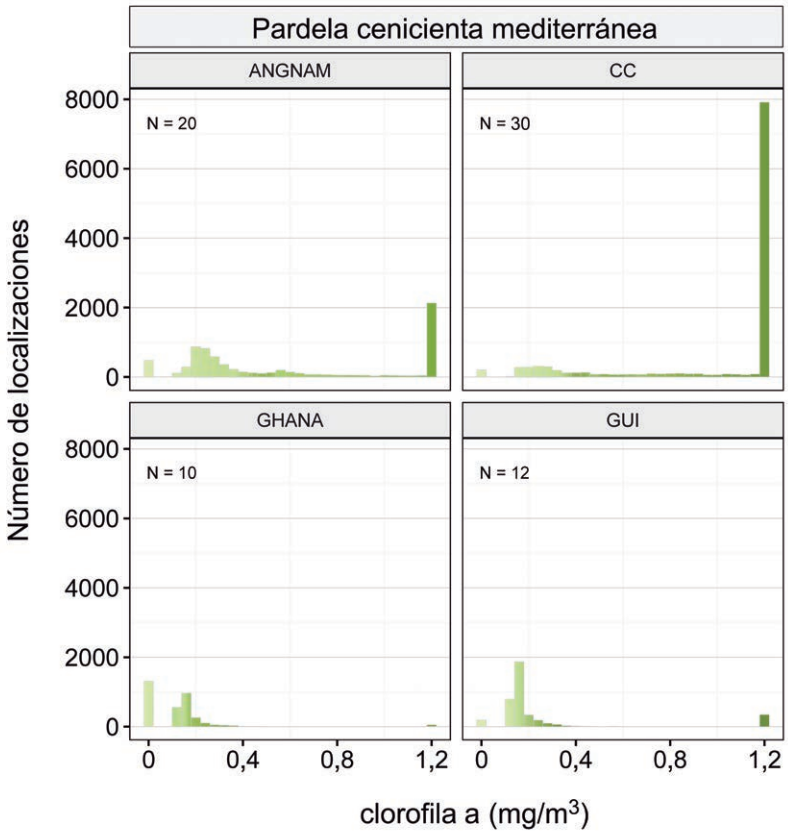


Figura 59
Histograma de los valores de clorofila tipo a de las localizaciones geográficas obtenidas con geolocalizadores para cada una de las áreas de invernada de la pardela cenicienta mediterránea. La intensidad del color verde refleja la abundancia de clorofila a, en consonancia con el mapa de la figura 56. En las áreas de invernada en la corriente de Canarias y en la costa de Angola y Namibia, sobre la plataforma continental, las aves se localizan en zonas con valores de clorofila a muy elevados, alrededor de 1 mg/m^3, mientras que las áreas de Ghana y Guinea, más pelágicas, presentan valores mucho más bajos. ANGNAM = Angola-Namibia, CC = corriente de Canarias, GHANA = Ghana, GUI = Guinea. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área.

Figure 59
Chlorophyll a histograms of the locations of Scopoli's shearwaters tracked with geolocators. Each box corresponds to a different wintering area. X axes represent the value of chlorophyll a (in mg/m^3), and Y axes represent the number of geolocator locations. Intensity of green colour relates to the abundance of chlorophyll a and thus marine productivity, in accordance to map in figure 56. In the areas of the Canary Current and the coast of Angola and Namibia, over the continental shelf, most locations matched with high values of productivity, about 1 mg/m^3, whereas in more oceanic areas, such as Ghana and Guinea, values were clearly lower. Acronyms stand for: ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, CC = Canary Current, GHANA = off coast of Ghana, GUI = oceanic waters of Guinea. The number of individual wintering events at each area is indicated in the upper left corner of the boxes.

Estos sistemas oceanográficos son predecibles a grandes escalas espaciales y temporales, por lo que los depredadores, incluidas las aves marinas, utilizan intensamente estas áreas para alimentarse (Bost *et al*., 2009; Block *et al*., 2011; Ramos *et al*., 2013; Scales *et al*., 2014; Grecian *et al*., 2016).

Pardela cenicienta mediterránea

La distribución espacial de las aves invernantes en la corriente de Canarias y en las costas de Angola y Namibia (sección norte de la corriente de Benguela) fue en buena parte nerítica, con una proporción importante de localizaciones en aguas sobre la plataforma continental o en las inmediaciones del talud (figura 58). Igualmente, la mayoría de localizaciones en estas dos áreas de invernada se concentraron en áreas con valores altos o muy altos de clorofila *a* (figura 59). En este tipo de sistemas, con alta productividad primaria, son abundantes las especies de pequeños peces epipelágicos, como sardinas, jureles y caballas, y pequeños cefalópodos, que son la base de la dieta de la pardela cenicienta (Granadeiro *et al*., 1998b). Estas presas son frecuentemente más accesibles durante los crepúsculos y/o de noche, cuando se acercan a la superficie (Giannoulaki *et al*., 1999; Hays, 2003; Brierley, 2014). Es posible que el aumento del tiempo en vuelo que las aves muestran antes del amanecer y, en el caso de Angola, también al atardecer, pueda corresponder a picos de actividad alimentándose de este tipo de presas crepusculares (figuras 60 y 61). En el área de Guinea, sin embargo, las aves se concentraron en aguas de carácter oceánico. Las localizaciones se sitúan casi en su mayor parte sobre profundidades cercanas a los 5.000 m (figura 58), y con valores de clorofila *a* menores de 0,4 mg/m^3 (figura 59).

En zonas de marcado carácter oceánico, el porcentaje de tiempo en vuelo fue inferior al observado para las áreas más neríticas de Canarias y Angola (figuras 60 y 61), y además, los valores del índice de vuelo nocturno reflejan mayor cantidad de zonas donde la actividad nocturna es más frecuente (figura 62). Ello sugiere que las pardelas en estas zonas más oceánicas se están alimentando de presas diferentes de los pequeños peces epipelágicos que capturan en zonas más neríticas. Algunas especies de pequeños cefalópodos, crustáceos, y peces mesopelágicos, de los que también se alimentan las pardelas (Granadeiro *et al*., 1998b) efectúan migraciones verticales nocturnas, ascendiendo hacia la superficie sólo por la noche (Angel y Pugh, 2000; Hays, 2003). En consecuencia, durante la noche

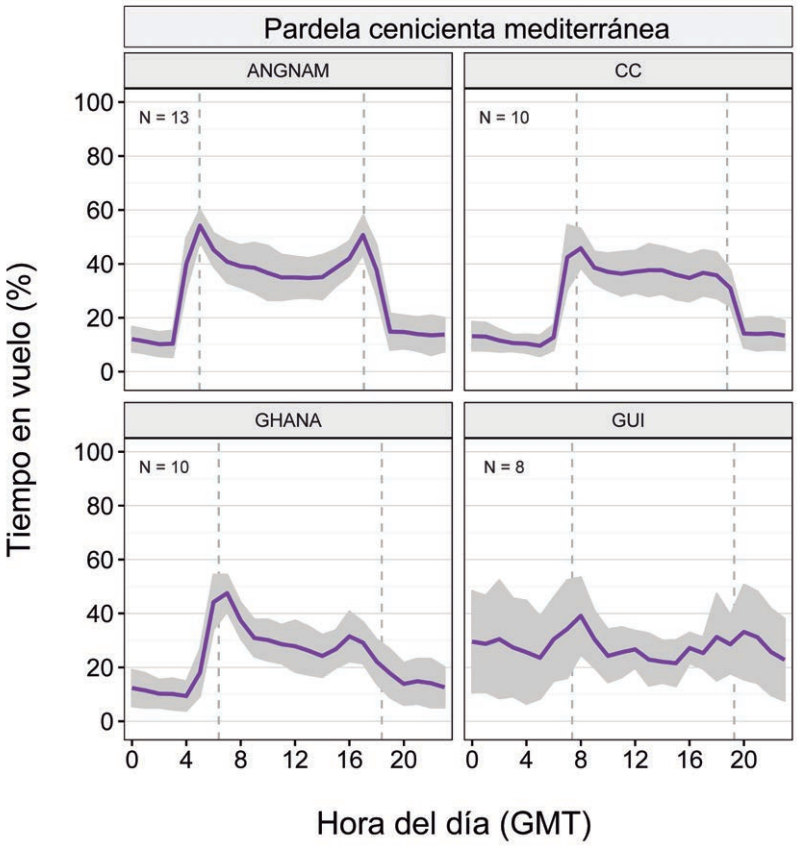


Figura 60
Porcentaje de tiempo que la pardela cenicienta mediterránea pasa en vuelo a lo largo del día, desglosado por áreas de invernada. La línea violeta indica el valor promedio de tiempo invertido en vuelo en cada franja horaria por todos los individuos que invernaron en cada área. La franja gris indica el intervalo de confianza 95%. Las líneas discontinuas verticales indican la hora promedio a la que amaneció (izquierda) y anocheció (derecha) en cada área durante el período de diciembre a febrero. Las aves se mostraron más activas (es decir, mayor actividad de vuelo) durante las horas diurnas, con picos de actividad en el alba y en menor medido en el ocaso. En el caso de Guinea, la actividad nocturna y diurna fue similar, con un pequeño pico durante el alba. Los títulos de las áreas de invernada corresponden a: ANGNAM = Angola-Namibia, CC = corriente de Canarias, GHANA = Ghana, GUI = Guinea. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área para los cuales se contó con datos de conductividad de los geolocalizadores.

Figure 60
Percentage of time flying spent over the day during the wintering period by Scopoli's shearwaters that breed in Spain. Each box shows a different wintering area. X axes represent the time of the day (GMT), and Y axes represent the percentage value of time flying. Violet lines represent the average value of the individuals at every time band. Grey shaded areas indicate the 95% confidence interval. Vertical dashed lines indicate the average sunrise (left) and sunset (right) time in the period between December and February. Birds were more active (i.e. more time flying) during daylight hours, with remarkable peaks around the sunrise and not so steep around the sunset. In the case of Guinea, however, birds were active in the same level during daylight and darkness hours, with a weak peak around sunrise. Acronyms stand for: ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, CC = Canary Current, GHANA = off coast of Ghana, GUI = oceanic waters of Guinea. Analysis performed from activity data provided by geolocators equipped with salt-water conductivity sensor. The number of individual wintering events registered including conductivity data is indicated in the left upper corner of each box.

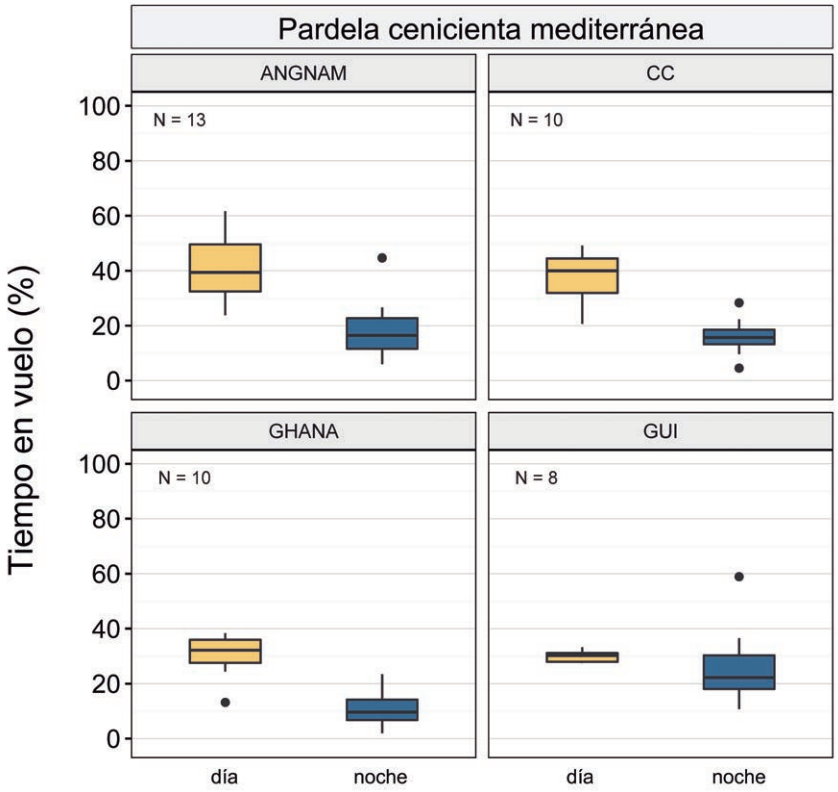


Figura 61
Diagramas de cajas, para cada área de invernada, donde se refleja el valor mediano del porcentaje de tiempo en vuelo para el día (en amarillo) y la noche (en azul) en la pardela cenicienta mediterránea durante la invernada. En todas las áreas de invernada excepto en aguas de Guinea las aves fueron más activas durante el día. El patrón en Guinea sugiere el uso de una estrategia de búsqueda de alimento diferente respecto a las áreas anteriores, capturando probablemente presas con comportamiento nocturno. Los títulos de las áreas de invernada corresponden a: ANGNAM = Angola-Namibia, CC = corriente de Canarias, GHANA = Ghana, GUI = Guinea. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área para los cuales se contó con datos de conductividad de los geolocalizadores.

Figure 61
Box plots showing the distribution of values of percentage of time flying in winter, during daylight (yellow boxes) and at night (blue boxes), by Scopoli's shearwaters that breed in Spain. Each box corresponds to a different wintering area. X axes identify daylight or darkness, and Y axes represent the percentage value of time flying. Birds were more active (i.e. more time flying) during daylight across all the wintering areas, with the unique exception of Guinea where birds were more nocturnal, which probably relates to a higher feeding activity on more abundant prey at night. Acronyms stand for: ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, CC = Canary Current, GHANA = off coast of Ghana, GUI = oceanic waters of Guinea. Analysis performed from activity data provided by geolocators equipped with salt-water conductivity sensor. The number of individual wintering events registered including conductivity data is indicated in the left upper corner of each box.

Pareja de pardelas cenicientas atlánticas.
Cory's shearwater couple in the colony.
© Jacob González-Solís

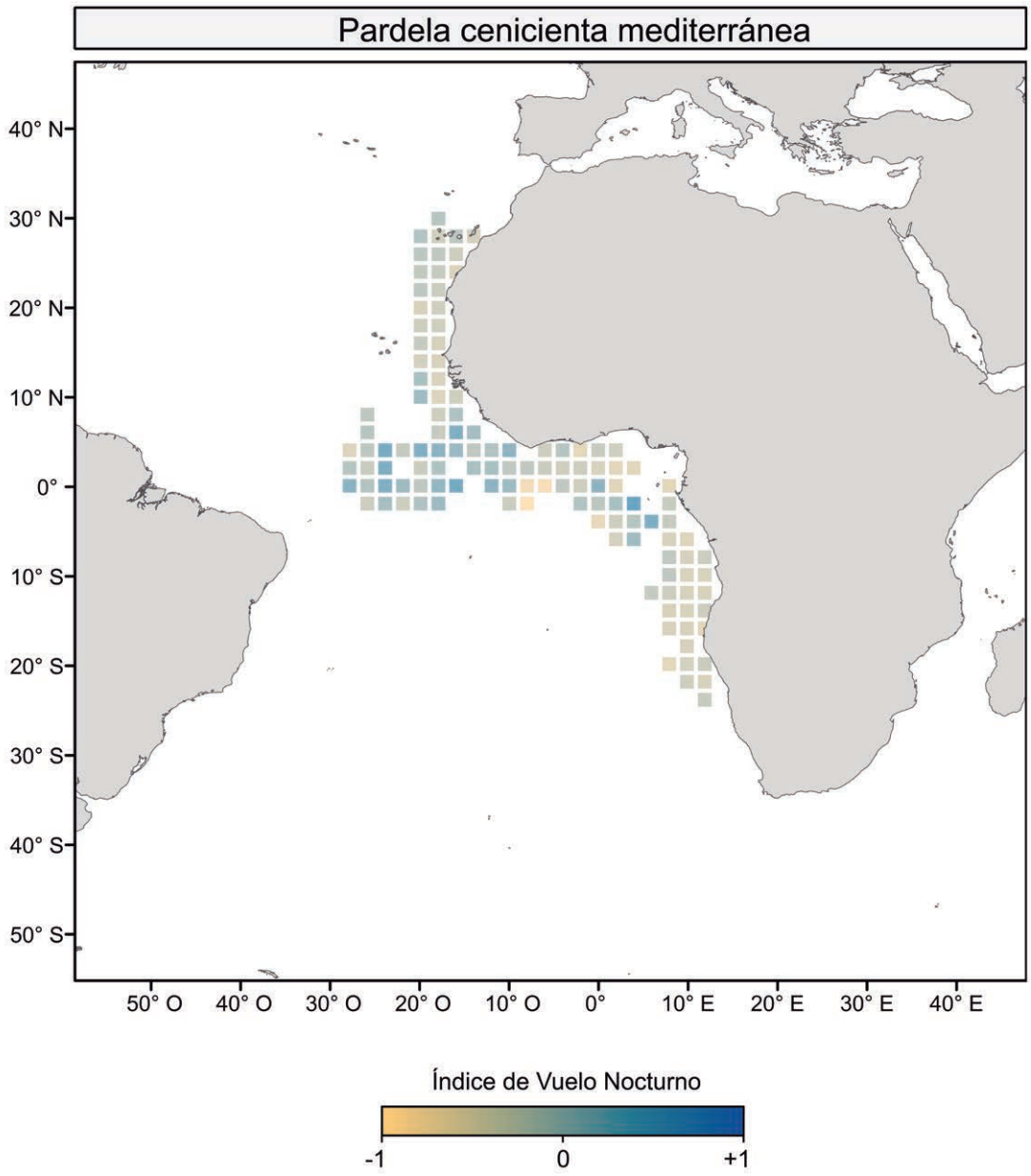


Figura 62

Representación espacial del índice de vuelo nocturno en todo el rango de distribución invernal de las poblaciones españolas de pardela cenicienta mediterránea durante la invernada. Las celdas, de un tamaño de dos grados geográficos de lado, reflejan valores próximos a 1, de azul intenso, cuando la actividad de las aves en esa zona fue básicamente nocturna, valores cercanos a -1, en color amarillo, cuando su actividad fue meramente diurna, y valores en torno a 0, en colores grises, cuando hubo un balance equitativo entre actividad nocturna y diurna. En general, en todo su rango de distribución invernal la actividad de vuelo en esta especie ocurre durante el día o de forma más o menos homogénea entre el día y la noche, con cierta tendencia a mostrarse más activa durante la noche cuanto mayor es la profundidad y la distancia a la costa. En este sentido destaca el área pelágica de Guinea, donde las zonas en las que las aves se muestran más activas durante la noche son más abundantes.

Figure 62

Map showing the spatial distribution of the Night Flight Index (NFI) values across the wintering range of Scopoli's shearwaters breeding in Spain. The colour of the grid cell, with a side size of 2 geographic degrees, shows the NFI value reflecting the diurnal-nocturnal flying activity (details of methodology in: Dias *et al.*, 2012a; Ramos *et al.*, 2015). NFI takes values range from -1 (in yellow), which means only diurnal flying, to +1 (in blue), which means only nocturnal flying. Values around 0 (in grey) mean no preference for diurnal or nocturnal flying. Scopoli's shearwaters breeding in Spain were mostly diurnal over the wintering distribution, but showing a tendency towards being more active at night with increasing depth and distance from the coast. In this regard, the oceanic area of Guinea shows most of its cells with nocturnal activity, which probably indicates a higher feeding activity on more abundant prey at night in this area.

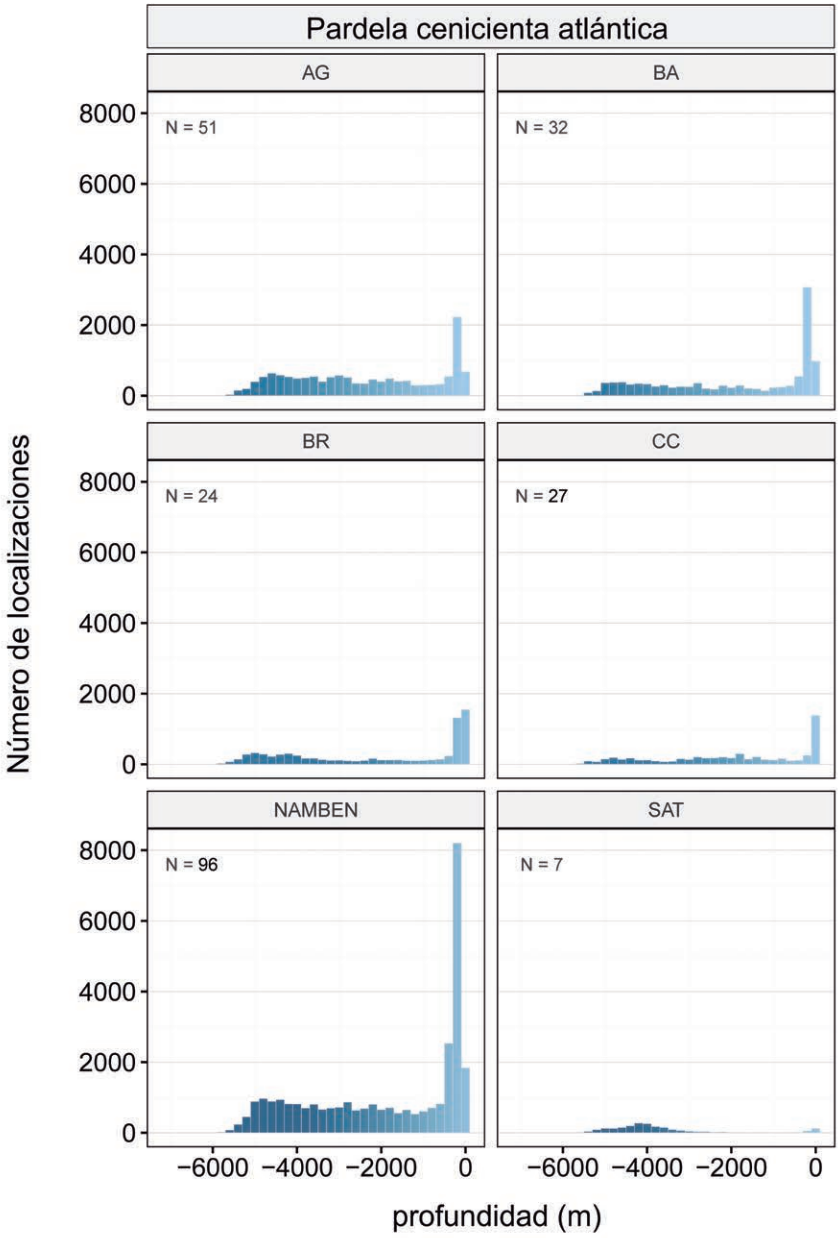


Figura 63

Batimetría de las localizaciones geográficas obtenidas con geolocalizadores para cada una de las áreas de invernada de la pardela cenicienta atlántica. La intensidad del color azul refleja la profundidad, en consonancia con el mapa de la figura 57. Se observa como en todas las áreas, excepto en el centro del Atlántico Sur, las aves seleccionaron aguas neríticas, concentrando la mayor parte de sus localizaciones en áreas con menos de 500 metros de profundidad. AG = Agujas, BA = confluencia Benguela-Agujas, BR = Brasil, CC = Corriente de Canarias, NAMBEN = Costa de Namibia y corriente de Benguela, SAT = centro del Atlántico Sur. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área.

Figure 63

Bathymetry histograms of the locations of Cory's shearwaters tracked with geolocators. Each box corresponds to a different wintering area. X axes represent the depth (in meters), and Y axes represent the number of geolocator locations. Intensity of blue colour relates with depth, in accordance to map in figure 57. Apart of the exception of the centre of the South Atlantic, birds preferably selected more neritic waters, concentrating the majority of locations over regions with less than 500 m depth. Acronyms stand for: CC = Canary Current, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, BA = Benguela-Agulhas Confluence, AG = Agulhas Current, BR = Brazil Current, SAT= centre of South-Atlantic. The number of individual wintering events at each area is indicated in the upper left corner of the boxes.

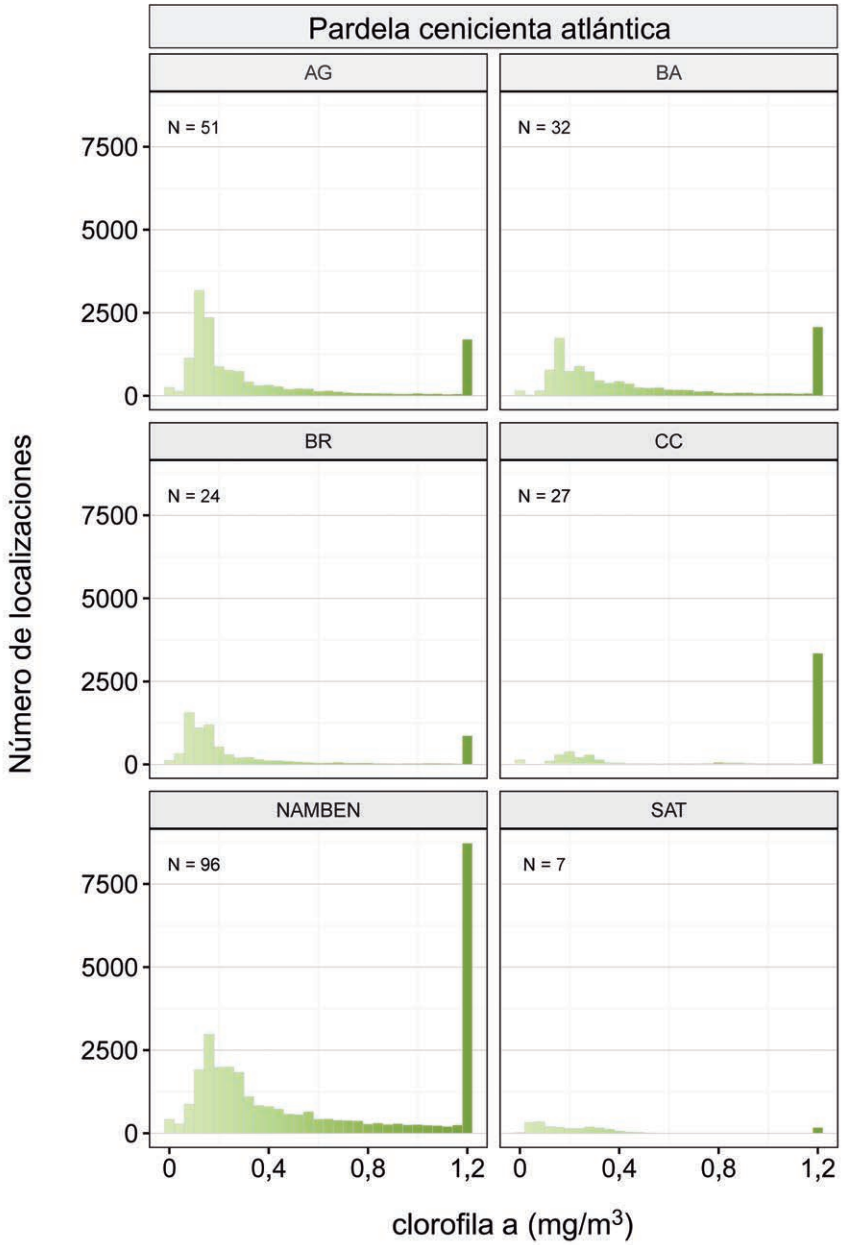


Figura 64

Valores de clorofila a de las localizaciones geográficas obtenidas con geolocalizadores para cada una de las áreas de invernada de la pardela cenicienta atlántica. La intensidad del color verde refleja la abundancia de clorofila a, en consonancia con el mapa de la figura 56. Los valores de clorofila a concurrentes con las localizaciones de las aves fueron más elevados en la corriente de Canarias y sobre todo en las costas de Namibia y Benguela, en comparación con las corrientes de Agujas, Brasil, y confluencia de Agujas-Benguela. Los valores más bajos correspondieron al área del centro del Atlántico Sur, región oligotrófica de elevada profundidad. En las áreas de invernada en la corriente de Canarias y de Benguela las aves se localizan en zonas con valores de clorofila a más elevados que en las corrientes de Agujas, Brasil, y confluencia de Agujas-Benguela. Los valores más bajos correspondieron al área del centro del Atlántico Sur, región oligotrófica de elevada profundidad. AG = Agujas, BA = confluencia Benguela-Agujas, BR = Brasil, CC = Corriente de Canarias, NAMBEN = Costa de Namibia y corriente de Benguela, SAT = centro del Atlántico Sur. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área.

Figure 64

Chlorophyll a histograms of the locations of Cory's shearwaters tracked with geolocators. Each box corresponds to a different wintering area. X axes represent the value of chlorophyll a (in mg/m^3), and Y axes represent the number of geolocator locations. Intensity of green colour relates to the abundance of chlorophyll a and thus marine productivity, in accordance to map in figure 56. Birds selected higher values of chlorophyll a in the Canary Current and especially in the coast of Namibia and Benguela Current than in the rest of areas. The lowest values were selected in the centre of the South-Atlantic, a deep oligotrophic region. Acronyms stand for: CC = Canary Current, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, BA = Benguela-Agulhas Confluence, AG = Agulhas Current, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic. The number of individual wintering events at each area is indicated in the upper left corner of the boxes.

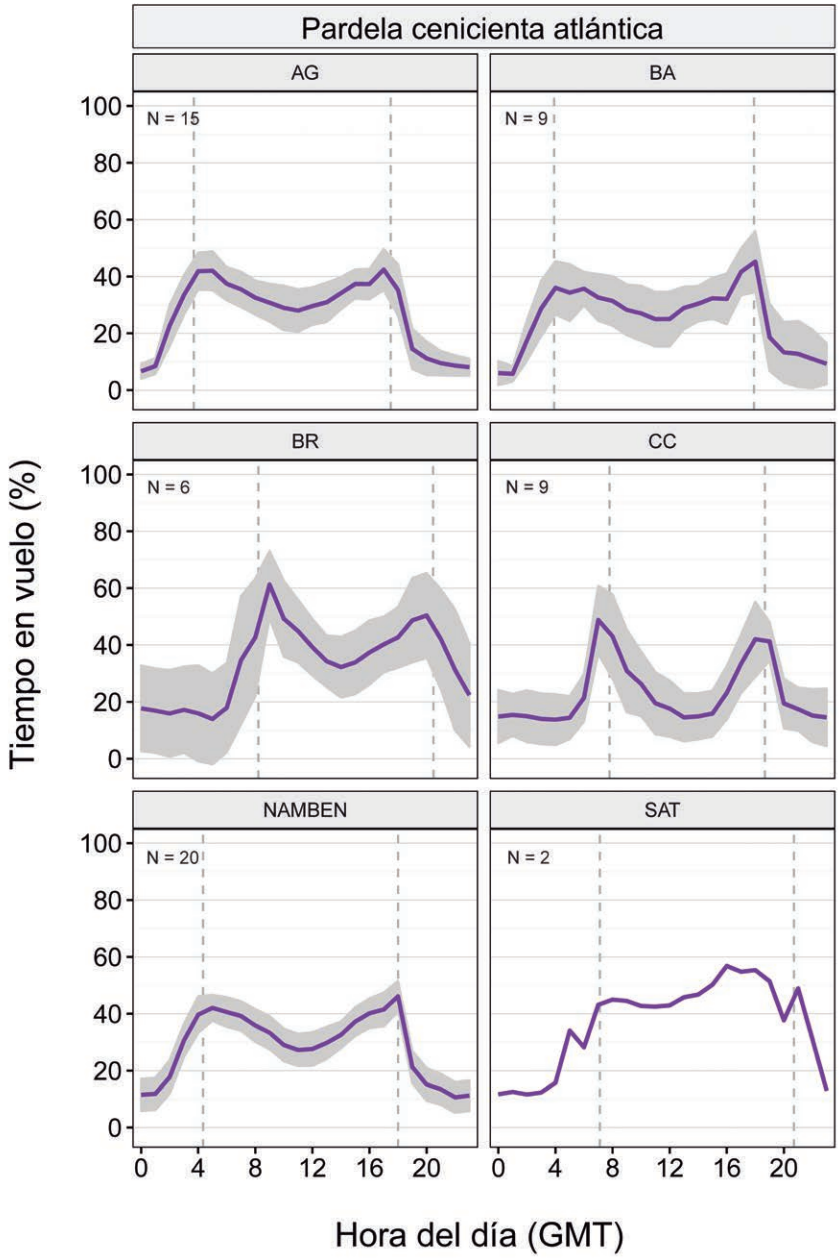


Figura 65

Tiempo (en porcentaje) que la pardela cenicienta atlántica pasa en vuelo a lo largo del día, desglosado por áreas de invernada. La línea violeta indica el valor promedio de tiempo invertido en vuelo en cada franja horaria por todos los individuos que invernaron en cada área. La franja gris indica el intervalo de confianza 95%. Las líneas discontinuas verticales indican la hora promedio a la que amaneció (izquierda) y anocheció (derecha) en cada área durante el período de diciembre a febrero. Las aves se mostraron más activas (es decir, mayor actividad de vuelo) durante las horas diurnas, con picos de actividad al alba y al ocaso. Los nombres de las áreas de invernada corresponden a: AG = Agujas, BA = confluencia Benguela-Agujas, BR = Brasil, CC = corriente de Canarias, NAMBEN = costa de Namibia y corriente de Benguela, SAT = centro del Atlántico Sur. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área para los cuales se contó con datos de conductividad de los geolocalizadores.

Figure 65

Percentage of time flying over the day during the wintering period by Cory's shearwaters that breed in Spain. Each box shows a different wintering area. X axes represent the time of the day (GMT), and Y axes represent the percentage of time flying. Violet lines represent the average value of the individuals at every time band. Grey shaded areas indicate the 95% confidence interval. Vertical dashed lines indicate the average sunrise (left) and sunset (right) time in the period from December to February. Birds were more active (i.e. more time flying) during daylight hours, with remarkable peaks around the sunrise and sunset. Acronyms stand for: CC = Canary Current, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, BA = Benguela-Agulhas Confluence, AG = Agulhas Current, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic. Analysis performed from activity data obtained from geolocators equipped with salt-water conductivity sensor. The number of individual wintering events registered including conductivity data is indicated in the left upper corner of each box.

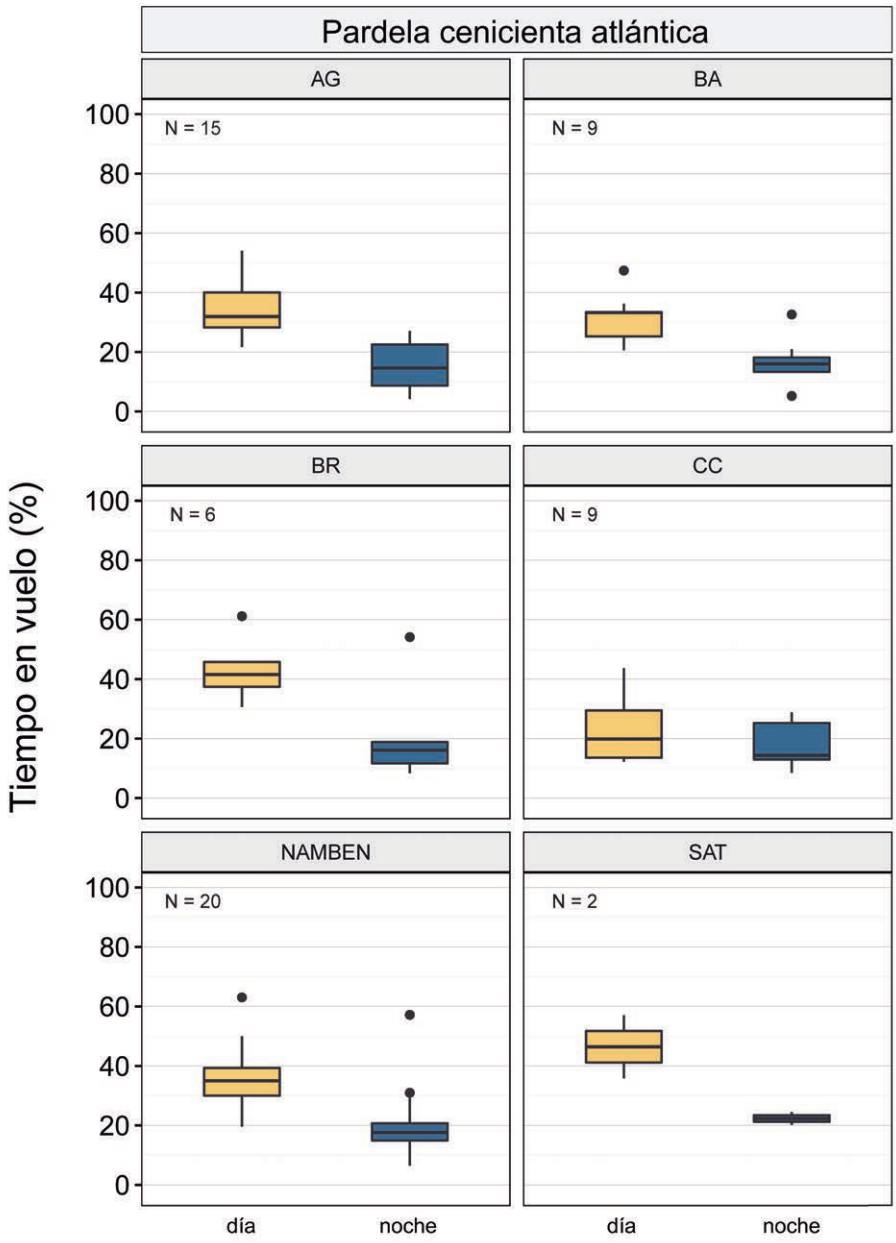


Figura 66

Diagramas de cajas, para cada área de invernada, donde se refleja el valor mediano del porcentaje de tiempo en vuelo para el día (en amarillo) y la noche (en azul) en la pardela cenicienta atlántica durante la invernada. En todas las áreas de invernada excepto en aguas de la corriente de Canarias las aves fueron más activas durante el día. Los nombres de las áreas de invernada corresponden a: AG = Agujas, BA = confluencia Benguela-Agujas, BR = Brasil, CC = corriente de Canarias, NAMBEN = costa de Namibia y corriente de Benguela, SAT = centro del Atlántico Sur. Se indica en cada caja el número de viajes que tuvieron como destino cada área para los cuales se contó con datos de conductividad de los geolocalizadores.

Figure 66

Box plots showing the distribution of values of percentage of time flying in winter, during daylight (yellow boxes) and at night (blue boxes), by Cory's shearwaters that breed in Spain. Each box corresponds to a different wintering area. X axes identify daylight or darkness, and Y axes represent the percentage value of time flying. Birds were more active (i.e. more time flying) during daylight across all the wintering areas. In the Canary Current, however, diurnal and nocturnal activities were similar. Acronyms stand for: CC = Canary Current, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, BA = Benguela-Agulhas Confluence, AG = Agulhas Current, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic. Analysis performed from activity data provided by geolocators equipped with salt-water conductivity sensor. The number of individual wintering events registered including conductivity data is indicated in the left upper corner of each box.

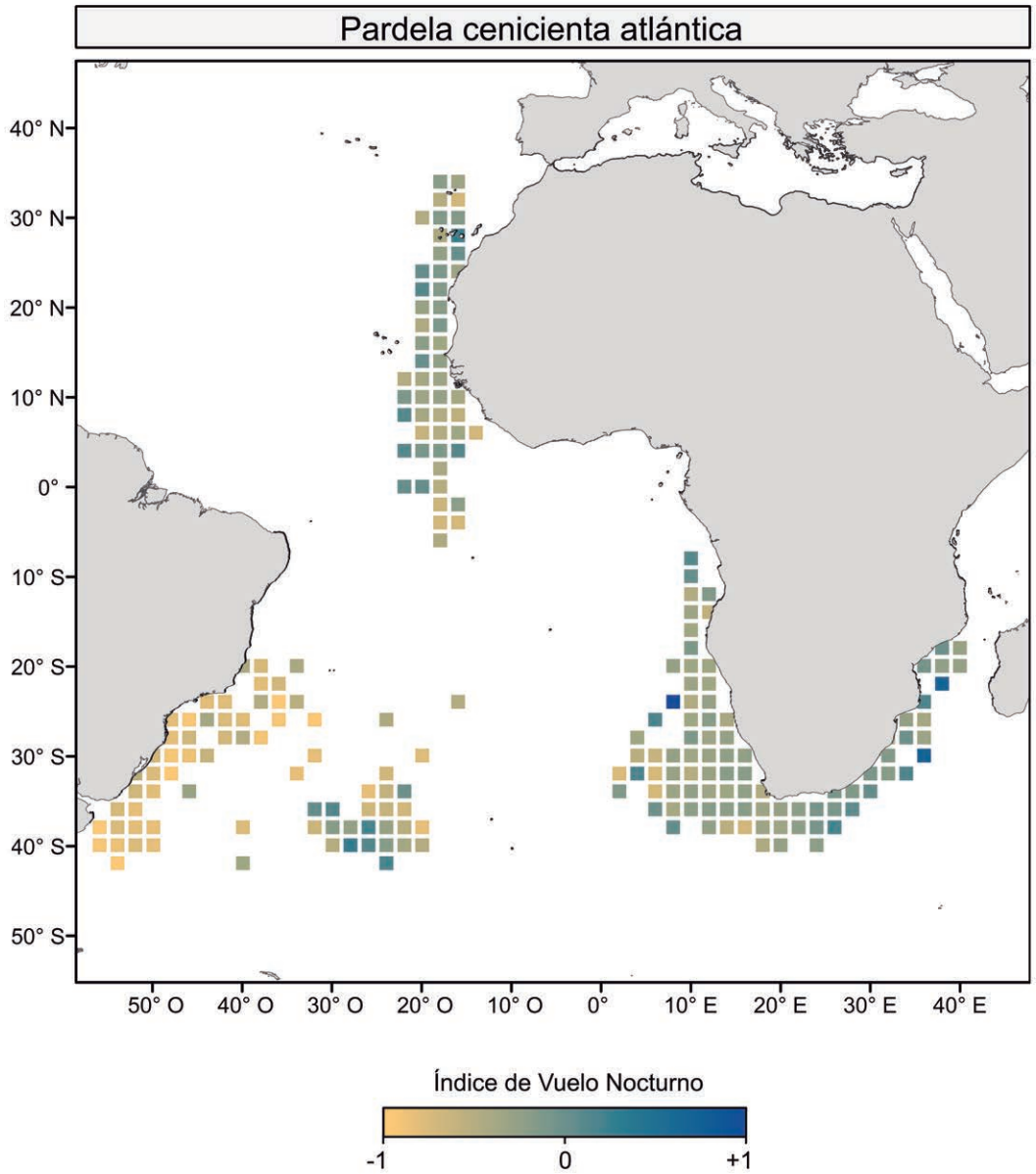


Figura 67

Representación espacial del índice de vuelo nocturno en todo el rango de distribución invernal de las poblaciones españolas de pardela cenicienta atlántica durante la invernada. Las celdas, de un tamaño de dos grados geográficos de lado, reflejan valores próximos a 1, de azul intenso, cuando la actividad de las aves en esa zona fue básicamente nocturna, valores cercanos a -1, en color amarillo, cuando su actividad fue meramente diurna, y valores en torno a 0, en colores grises, cuando hubo un balance equitativo entre actividad nocturna y diurna. La especie se muestra esencialmente diurna en el área de invernada de Brasil, mientras que en las demás áreas su carácter diurno no es tan marcado, con cierta tendencia a mostrarse más activa de noche cuanto mayor es la profundidad y la distancia a la costa.

Figure 67

Map showing the spatial distribution of the Night Flight Index (NFI) values across the wintering range of Cory's shearwaters breeding in Spain. The colour of the grid cell, with a side size of 2 geographic degrees, shows the NFI value reflecting the diurnal-nocturnal flying activity (details of methodology in: Dias *et al.*, 2012a; Ramos *et al.*, 2015). NFI takes values range from -1 (in yellow), which means only diurnal flying, to +1 (in blue), which means only nocturnal flying. Values around 0 (in grey) mean no preference for diurnal or nocturnal flying. Cory's shearwaters breeding in Spain show mostly diurnal flying in the wintering area of Brazil. In the rest of the areas there are no remarkable differences between diurnal and nocturnal activity, showing a slight tendency towards being more active at night with an increasing depth and distance from the coast.

se convierten en un recurso alimenticio para las aves marinas (Imber, 1973; Dias *et al*., 2012a). Para capturarlas durante la noche, parece que las aves marinas podrían utilizar una estrategia de espera y captura, posadas sobre la superficie del agua, reduciendo así la actividad de vuelo (Weimerskirch *et al*., 1997; Phalan *et al*., 2007; Louzao *et al*., 2014).

Pardela cenicienta atlántica

En el caso de la pardela cenicienta atlántica, su distribución espacial durante la invernada también fue en buena parte nerítica, concentrándose preferentemente en zonas con menos de 500 m de profundidad en todas las áreas de invernada, excepto en el centro del Atlántico Sur (figura 63). Las aves de las dos colonias de reproducción donde se instrumentaron ejemplares no presentaron diferencias en las áreas de invernada utilizadas, por lo que se representan los resultados de manera conjunta.

En las áreas de invernada de la corriente de Canarias y de Namibia-Benguela los valores de clorofila *a* concurrentes con las localizaciones de las aves fueron en una gran parte muy elevados (1,2 mg/m^3), mientras que en las corrientes de Brasil, Agujas, y en la confluencia de Benguela y Agujas, buena parte de las localizaciones ocurrió en aguas con valores más bajos de clorofila (0 a 0,4 mg/m^3; figura 64). En el área del centro del Atlántico Sur, con profundidades entre 2.000 y 6.000 m (figura 63), los valores de clorofila *a* fueron siempre muy bajos (próximos a 0 y con máximos de 0,4 mg/m^3). En todas las áreas las aves mostraron una mayor inversión de tiempo en vuelo preferentemente diurna, con picos de actividad al alba y al ocaso, siendo mayor durante las horas de luz que respecto a las de oscuridad (figuras 65 y 66), lo que sugiere que, para estas áreas, las aves estarían alimentándose de presas accesibles en superficie durante las horas diurnas, aprovechando tal vez picos de abundancia durante los crepúsculos ligados a los patrones de migración vertical y de congregación de algunas especies, como suele ocurrir en especies de pequeños peces pelágicos como la sardina y el boquerón (Giannoulaki *et al*., 1999). En lo que respecta al patrón espacial del índice de vuelo nocturno para todo el rango de distribución durante la invernada (figura 67), los resultados son similares a los descritos para aves que se reproducen en las islas Salvajes (Portugal; Dias *et al*., 2012a). Es decir, las áreas más oceánicas, como el área del centro del Atlántico Sur, muestran un buen número de cuadrículas donde

Pardela cenicienta atlántica en vuelo cerca de El Hierro (Islas Canarias).
Cory's shearwater in flight near El Hierro (Canary Islands).
© Juan Bécares

las aves tienen un comportamiento más nocturno. Al igual que para la especie mediterránea en el área de Guinea, las aves que invernan en el centro del Atlántico Sur, un área muy oceánica, probablemente desarrollan con mayor frecuencia una estrategia de búsqueda y captura de presas que realizan migraciones verticales nocturnas (Weimerskirch *et al*., 1997; Phalan *et al*., 2007; Dias *et al*., 2012a; Louzao *et al*., 2014).

FENOLOGÍA, CALENDARIO MIGRATORIO Y MUDA

Ambas especies muestran una fenología de cría similar, pero algo tardía y más larga respecto a las especies terrestres de latitudes parecidas. En relación a otras especies marinas reproductoras en España, también cría más tarde que la mayoría, entre junio y octubre; solamente el petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*) y el paíño europeo (*Hydrobates pelagicus*) solapan en gran medida con el período reproductor de la pardela cenicienta, si bien los pollos de estas especies suelen volar unas semanas antes que los de pardela cenicienta.

La pardela cenicienta mediterránea abandona el área de cría del Mediterráneo occidental la segunda quincena de octubre, iniciando una migración que dura escasamente 15 días hasta llegar a las áreas de invernada en el Atlántico. Permanecen en ellas en torno a 3 meses y medio, para iniciar el viaje de retorno a mediados de febrero, y llegar en escasos 10-15 días de nuevo a las colonias de cría del Mediterráneo (tabla 7, figuras 68 y 69).

La pardela cenicienta atlántica muestra mayor variación en el calendario migratorio que la pardela cenicienta mediterránea, en cierta medida como consecuencia de un mayor número de áreas de invernada. Es decir, la variabilidad en el inicio de la migración postnupcial se ve influida tanto por la colonia de procedencia de los individuos como por el área de invernada a la que éstos se dirigen (figuras 68 y 70). Los ejemplares de esta especie tardan unos 15 días para cruzar la línea del ecuador hasta llegar a latitudes australes. Excepcionalmente, algunos individuos vagan por el Atlántico Sur durante varios meses antes de instalarse en un área de invernada.

Comparando ambas especies, la pardela cenicienta mediterránea empieza la migración postnupcial e invernada unas dos semanas antes que la del Atlántico, pero el resto de eventos del calendario fenológico es más o menos acompasado entre ambas (figura 69).

En la pardela cenicienta el calendario de muda y su grado de solapamiento con el período de cría puede verse afectado por ciertas variables ambientales y biológicas, destacando particularmente el éxito reproductor. Se sabe que los adultos no reproductores y los que fracasan prematuramente en la reproducción adelantan el calendario de muda (Alonso *et al*., 2009). Los adultos reproductores realizan una muda anual completa que se solapa considerablemente con el período reproductor. En las fases previas a la puesta y en los primeros momentos de la incubación la renovación de plumas es mínima. El ciclo se inicia a mitad del período de incubación, con el reemplazo de las plumas

Tabla 7

Fecha promedio de las distintas fases del calendario migratorio de las dos especies de pardela cenicienta. En paréntesis se indican el día del año al que corresponde y la desviación estándar en días. La escasa diferencia entre la fecha de inicio de la migración postnupcial y de invernada en la pardela cenicienta atlántica se debe a los ejemplares que abandonan el archipiélago canario pero permanecen en el sistema de la corriente Canaria durante la invernada.

Table 7

Migratory phenology of Scopoli's (first row) and Cory's (second row) shearwaters from breeding colonies in Spain. Dates correspond to the average value. The day of the year and the standard deviation in days are indicated in brackets. Header columns means, from left to right: Species, onset of the postnuptial migration, onset of the wintering period, onset of the prenuptial migration, arrival to the breeding colony.

Especie	Inicio de la migración postnupcial	Inicio de la invernada	Inicio de la migración prenupcial	Llegada a la colonia de reproducción
Pardela cenicienta mediterránea (N.º de viajes = 72)	23-oct (298 ± 6)	1-nov (306 ± 8)	18-feb (50 ± 10)	1-mar (62 ± 9)
Pardela cenicienta atlántica (N.º de viajes = 237)	13-nov (318 ± 28)	14-nov (319 ± 68)	14-feb (45 ± 13)	5-mar (66 ± 15)

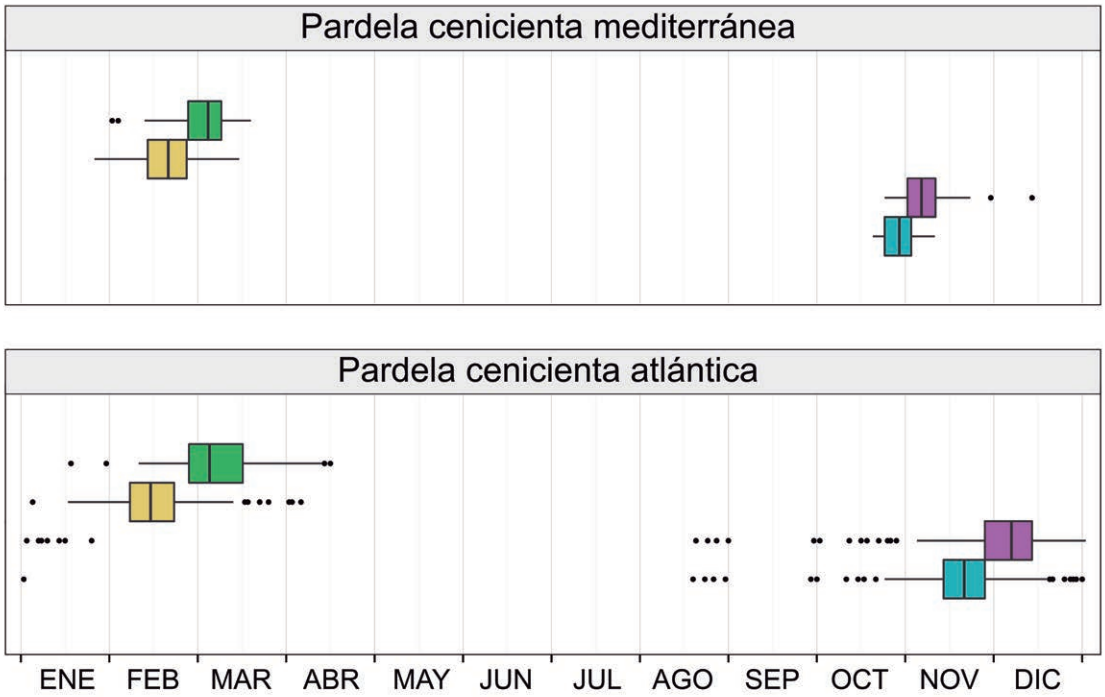


Figura 68

Diagrama de cajas representando la mediana, el rango intercuartílico y los valores extremos en las fechas de los principales eventos fenológicos de la migración. Los colores simbolizan: en amarillo, inicio de la migración prenupcial; en verde, llegada al área de cría; en azul, inicio de la migración postnupcial; y en violeta, inicio de la invernada. La fenología entre ambas especies difiere especialmente en las fechas de la migración postnupcial, que condiciona a su vez las de llegada a la zona de invernada. Los valores extremos en el mes de agosto corresponden a individuos que fracasaron durante la cría.

Figure 68

Box plots showing median, interquartile range and extreme values (black dots) of the main phenological events of the migration. Chart on the top corresponds to Scopoli's shearwaters and chart at the bottom corresponds to Cory's shearwaters breeding in Spain. Yellow indicates the onset of the prenuptial migration, green indicates the arrival at the breeding colony, blue indicates the onset of the postnuptial migration, and violet indicates the onset of the wintering period. X axis indicates months of the calendar year from left to right. Phenology between the two species differs in particular in the onset of the postnuptial migration, thereby influencing the arrival to the wintering areas. Extreme values of postnuptial migration in August correspond to failed breeders.

corporales del pecho, progresando hacia abajo y lateralmente hacia el vientre y los flancos. En la zona dorsal del cuerpo la muda parece seguir el mismo patrón. En cuanto a las plumas de vuelo, su muda abarca unos 200 días, entre finales de agosto y marzo, comenzando a mitad del proceso de cría del pollo. La renovación de las primarias es simple y descendiente, desde la pluma más interna (P1) a la más externa (P10). Las secundarias muestran un patrón algo más complejo, con tres puntos de inicio no sincronizados: el foco inicial ocurre en las plumas terciarias más internas (en torno a la S22), el segundo aproximadamente en la quinta secundaria (S5), y el tercero en la secundaria más externa (S1; véase figura 71). La muda de las rectrices es simple, comenzando en el centro de la cola y avanzando hacia las externas; tiene lugar en su mayor parte en las zonas de invernada, ya que en marzo-mayo el proceso está avanzado pero no terminado, es entonces aparentemente suspendido hasta agosto, cuando se reactiva para concluir, en la mayoría de las aves, antes de septiembre (Monteiro y Furness, 1996; Ramos *et al.*, 2009).

COMPORTAMIENTO A LO LARGO DEL AÑO

La interpretación de los datos de conductividad obtenidos de los geolocalizadores es inequívoca fuera del período de cría, puesto que cuando no

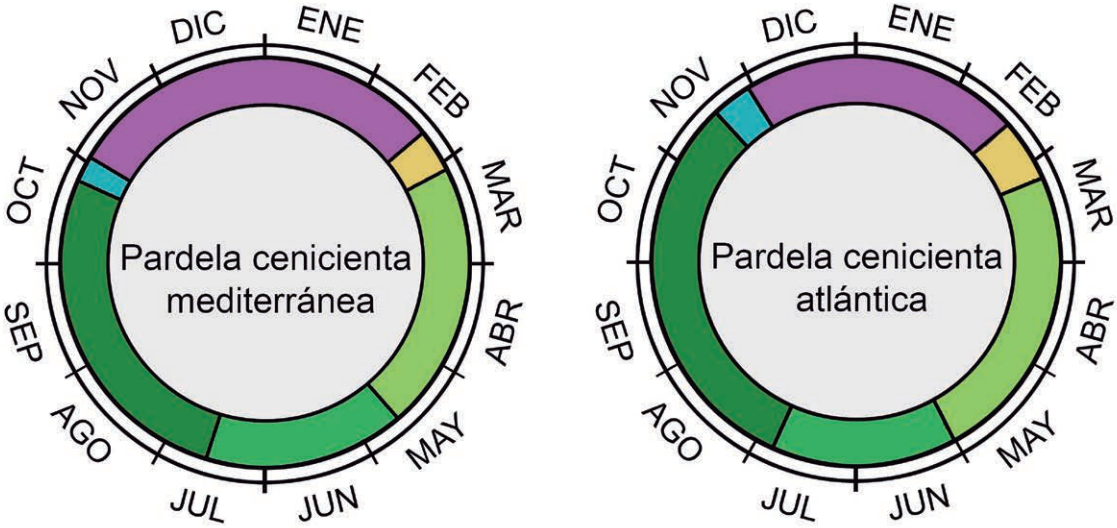


Figura 69

Diagrama circular reflejando la fenología reproductiva y migratoria de las dos especies de pardela cenicienta. Los colores simbolizan cada evento fenológico: en violeta, invernada; en amarillo, migración prenupcial; en verde claro, período de prepuesta; en verde oliva, incubación; en verde oscuro, cría y cuidados del pollo; en azul, migración postnupcial. El límite inicial de cada sector representa la fecha promedio para cada evento fenológico.

Figure 69

Circular plot showing the breeding and migratory phenology of Scopoli's (chart on the left) and Cory's (chart on the right) shearwaters breeding in Spain. In clockwise direction: violet indicates the wintering period, yellow the prenuptial migration, light green the prelaying period, green the incubation period, dark green the chick-rearing, and blue the postnuptial migration. Months of the calendar year are depicted outside the circles in clockwise direction. The delimiter before each sector represents the average starting date of each phenological event.

hay conductividad se puede asumir que las aves están volando. Durante la cría, sin embargo, la ausencia de conductividad es más difícil de interpretar, puesto que puede deberse al vuelo o a los períodos en la colonia, como las visitas a la hura, durante la incubación o durante la ceba del pollo. En este sentido, y considerando la variable *tiempo diario invertido "en seco"*, no se aprecian diferencias generales entre ambas especies a lo largo de un ciclo anual completo. Tal y como se observa en la figura 72, el *tiempo en seco* tiene sus máximos valores en las áreas de cría, de marzo a noviembre, motivado tanto por la necesidad de emplear más tiempo en la búsqueda de alimento para cebar al pollo, como por el tiempo en que los animales están en el interior del nido durante los turnos de incubación. Estos turnos quedan muy bien reflejados en los gráficos, donde se observan valles que corresponden a los turnos de incubación, cuando las aves permanecen en el nido y por tanto sin volar, que se intercalan con picos que corresponden a los viajes de alimentación. Los meses que corresponden a la invernada, entre diciembre y febrero, el tiempo en seco corresponde exclusivamente a episodios de vuelo, y muestran comparativamente valores mucho menores. Ello refleja la menor inversión en búsqueda de alimento durante este período, tanto por la ausencia de tareas reproductivas, como por la disminución de las capacidades de vuelo durante los períodos de muda activa. Por otro lado, el incremento paulatino de la tasa de vuelo desde semanas previas al inicio de la migración podría relacionarse con cierta inquietud migratoria, como la descrita para otras especies de aves terrestres (Helm, 2006). Finalmente, en el caso de la especie atlántica, que en comparación con la mediterránea recorre mayores distancias a través de mar abierto hasta llegar a sus áreas de invernada, aparece un pico de actividad de vuelo que encaja perfectamente con el período de la migración postnupcial (figura 72). La disminución de la actividad que se observa justo antes de este pico podría corresponder a un episodio de muda de algunas plumas de vuelo antes de iniciar la migración (Ramos *et al.*, 2009; Cherel *et al.*, 2016).

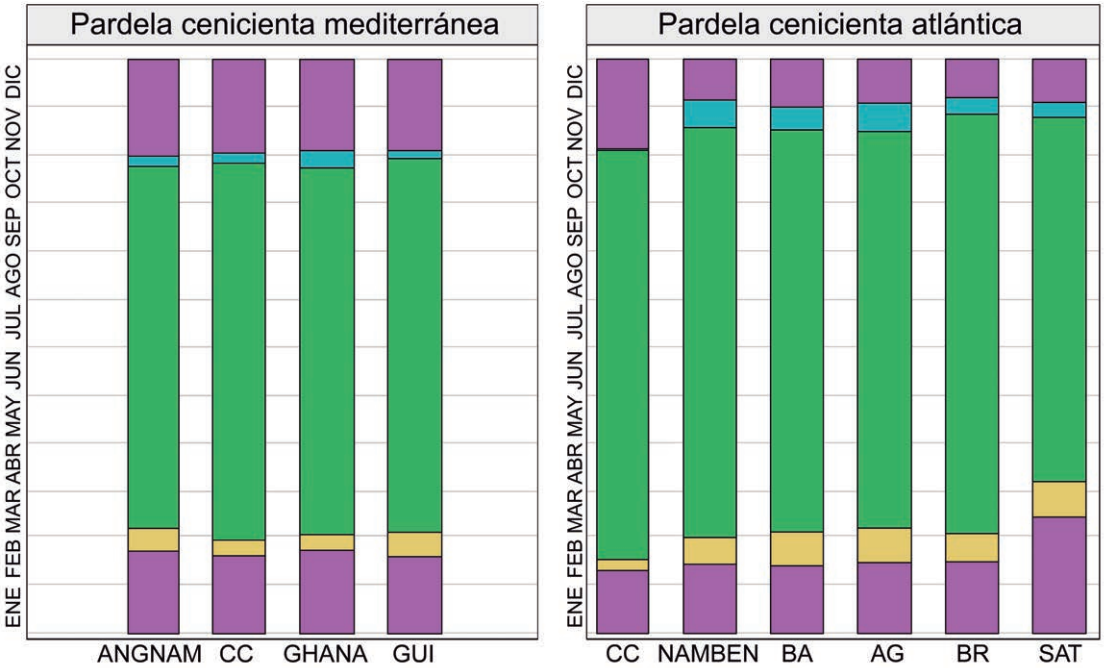


Figura 70

Principales eventos fenológicos desglosados por especie y área de invernada. Mientras que en la pardela cenicienta mediterránea la fenología es similar entre destinos migratorios, en el caso de la especie atlántica sí existen pequeñas diferencias, aunque esencialmente motivadas por la distancia entre el área de cría y las áreas de invernada. Los colores simbolizan: en violeta, invernada; en amarillo, migración prenupcial; en verde claro, período de prepuesta; en verde oliva, incubación; en verde oscuro, cría del pollo; en azul, migración postnupcial. CC = corriente de Canarias, BR = Brasil, GUI = Guinea, GHANA = Ghana, SAT = centro del Atlántico Sur, ANGNAM = Angola-Namibia, NAMBEN = Namibia-Benguela, BA = Benguela-Agujas, AG = Agujas.

Figure 70

Bar plots showing the migratory phenology of Scopoli's (chart on the left) and Cory's shearwaters (chart on the right) breeding in Spain by wintering area. Y axes indicate months of the calendar year from the bottom to the top. Violet indicates the wintering period, yellow the prenuptial migration, green the breeding period, and blue the postnuptial migration. Acronyms for wintering areas indicated in X axes stand for: CC = Canary Current, ANGNAM = off coast of Angola and Namibia, GUI = oceanic waters of Guinea, GHANA = off coast of Ghana, NAMBEN = Benguela Current off the coast of Namibia, AG = Agulhas Current, BA = Benguela-Agulhas Confluence, BR = Brazil Current, SAT = centre of South-Atlantic. Every delimiter between two sectors represents the average starting and ending date of the phenological event.

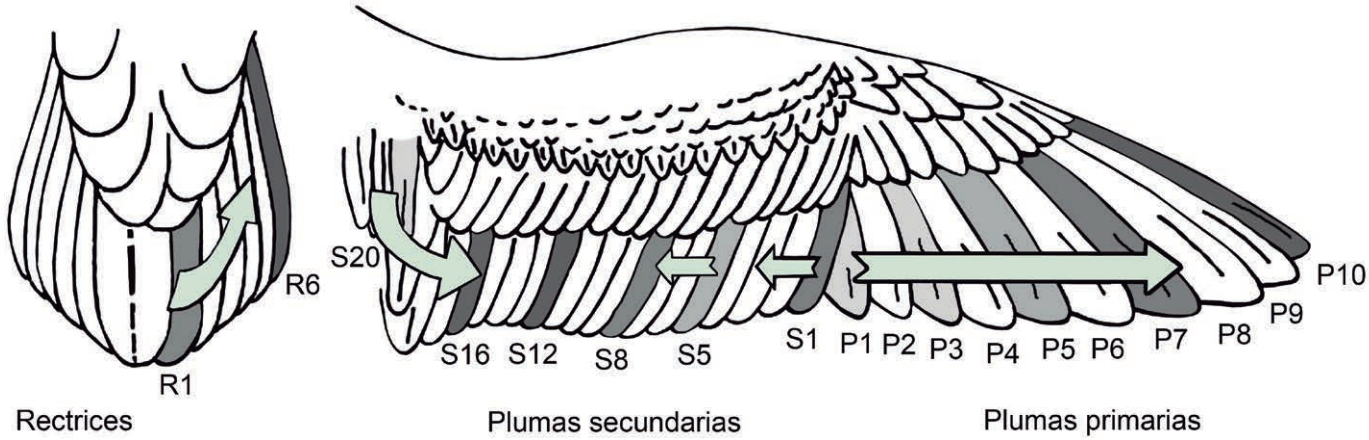


Figura 71
En ambas especies de pardela cenicienta, la renovación de las primarias es simple y descendiente, desde la pluma más interna (P1) a la más externa (P10). Sin embargo las secundarias muestran un patrón algo más complejo, ya que presentan tres puntos de inicio de muda no sincronizados. En las plumas terciarias (en torno a la S22) ocurre el foco inicial, aproximadamente en la quinta secundaria (S5) ocurre el segundo foco, y en la secundaria más externa (S1) el tercero (Monteiro y Furness, 1996, Ramos *et al*., 2009). En gris claro se representan las plumas mudadas en el entorno del área de cría y en gris oscuro las mudadas en el área de invernada. Imagen adaptada de Ramos *et al*. (2009).

Figure 71
In both species, the Scopoli's and the Cory's shearwaters, primary wing feathers are moulted according to a descendant pattern, from the inner-most primary feather (P1) to the outer-most one (P10). Secondary wing feathers show a more complex pattern with three non-synchronized moult foci: the first occurs within the tertiary feathers (around S22), the second approximately in the fifth secondary feather (S5), and the third in the most external secondary one (S1; Monteiro y Furness, 1996, Ramos *et al*., 2009). Light grey indicates feather moulted at the breeding grounds and dark grey those moulted at the wintering grounds. Image adapted from Ramos *et al*. (2009).

Colocación de un geolocalizador en una pardela cenicienta mediterránea. Los geolocalizadores se colocan montados en una anilla de PVC.
Geolocator deployment on a Scopoli's shearwater. The geolocators are deployed mounted on a PVC ring.
© *GEP (IMEDEA)*

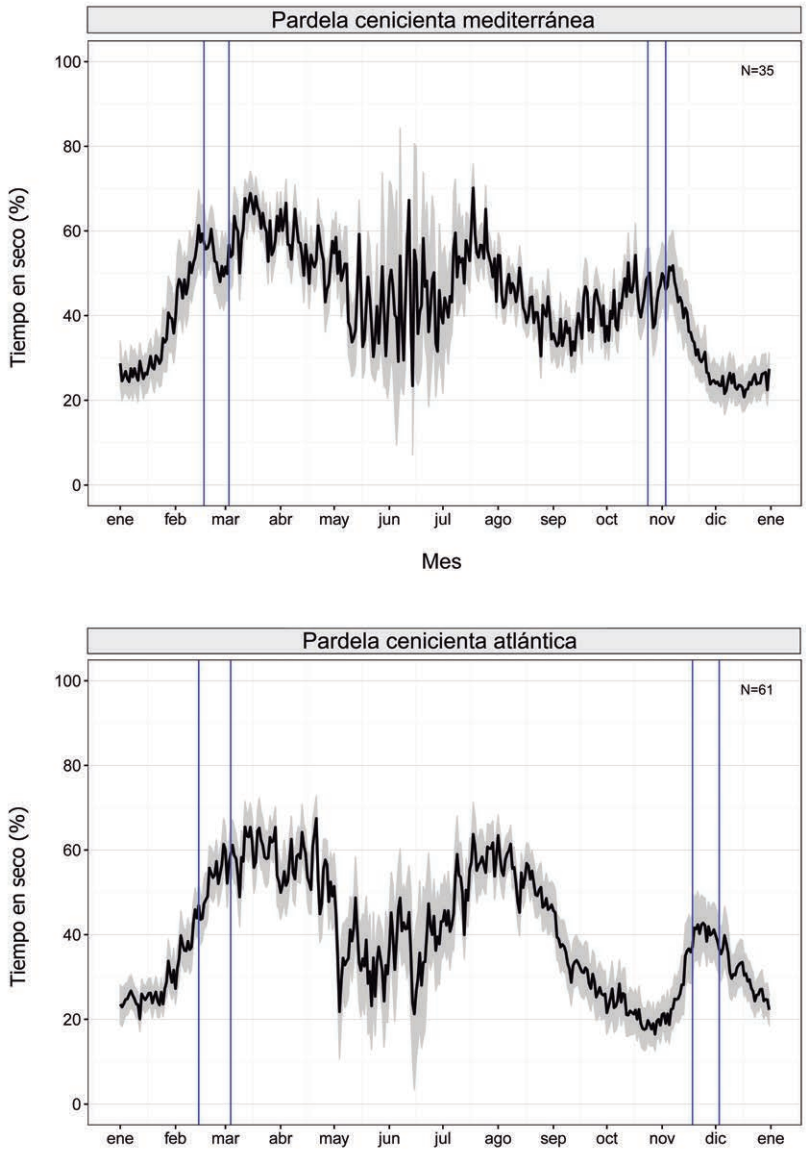


Figura 72

Patrón de actividad anual, de enero a diciembre, para la pardela cenicienta mediterránea (panel superior) y para la pardela cenicienta atlántica (panel inferior). Las líneas azules representan, de izquierda a derecha, el valor promedio de inicio de la migración prenupcial, llegada al área de cría, inicio de la migración postnupcial y llegada al área de invernada. La línea negra representa el valor promedio, para cada día calendario, del porcentaje diario de tiempo en seco de todos los individuos; la zona sombreada en gris indica el intervalo de confianza del 95% alrededor del promedio. Para cada especie se indica en la esquina superior derecha el número de individuos utilizado. Se aprecia una menor inversión de tiempo en seco durante la invernada (entre diciembre y febrero) respecto a la época de cría, así como una sucesión de picos y valles especialmente durante la incubación, cuando los animales realizan turnos de incubación en el nido de más de una semana alternados con viajes largos de alrededor de dos semanas de duración. En ambas especies se refleja muy bien el aumento del tiempo en vuelo durante la migración pre- y postnupcial.

Figure 72

Year-round activity patterns of Scopoli's (top chart) and Cory's (bottom chart) shearwaters breeding in Spain. X axes indicate the month of the calendar year. Y axes indicate percentage of time dry, which refers to time out of the sea water. During winter this means flying time, but during the breeding period it also includes the time inside the burrow. Vertical blue lines represent, from left to right, the average value for the onset of the prenuptial migration, arrival to the breeding colony, onset of the postnuptial migration and arrival to the wintering area. Black lines depict the daily average value of time dry for tracked individuals. Grey shaded areas indicate 95% confidence intervals. In the wintering period, from December to February, time dry is noticeably lower than in the breeding period. Note the peaks and valleys, especially during the incubation period, when birds alternate their incubation bouts in the burrow, usually for more than one week each bout. Time invested in flying before and during migrations is also remarkable. Analysis performed from activity data provided by geolocators equipped with salt-water conductivity sensor. Sample size used for this analysis, expressed as the number of year-round individual tracks registered including conductivity data, is indicated in the left upper corner of each box.

Pareja de pardelas cenicientas atlánticas durante la cópula, en el inicio de la época de reproducción.
© Jacob González-Solís

05 CONSERVACIÓN EN ESPAÑA: ESTRATEGIAS BASADAS EN LOS NUEVOS CONOCIMIENTOS

Las aves marinas, que dependen de los océanos y costas durante todo o buena parte de su ciclo vital, han sufrido en las últimas décadas una acelerada disminución de sus poblaciones a nivel mundial (Paleczny *et al*., 2015), conduciendo al 30% de las especies a encontrarse bajo algún grado de amenaza (Croxall *et al*., 2012). La mano del hombre se encuentra detrás de los problemas de conservación que han conducido a este declive, que se debe a la suma de impactos en el medio terrestre (introducción de especies invasoras como ratas y gatos en las colonias de cría, pérdida de hábitat costero para la cría, contaminación lumínica, recolección de huevos, caza de pollos y adultos, etc.) y en el medio marino (interacción con pesquerías, contaminación, actividades recreativas en el mar; Rich y Longcore, 2006; Jones *et al*., 2008; Roscales *et al*., 2010; Anderson *et al*., 2011; Croxall *et al*., 2012; Wilcox *et al*., 2015). Agresiones desde tierra y mar remarcan la complejidad de las características vitales de este grupo de aves, y al mismo tiempo evidencian las dificultades para su estudio y conservación. Las poblaciones de aves marinas que se reproducen en España no son una excepción, y la pardela cenicienta es un buen ejemplo del mencionado declive (Carboneras, 2004; Lorenzo, 2004; Derhé, 2012; Reyes-González y González-Solís, 2016; Sanz-Aguilar *et al*., 2016).

Una de las principales vías para frenar esta crítica tendencia es aumentar el conocimiento de estas especies y, por tanto, poder actuar con mayor conocimiento de causa tomando las medidas de conservación oportunas. En este sentido, los avances acontecidos en las tecnologías de seguimiento remoto, principal fuente de información de este trabajo, han permitido aumentar enormemente nuestro conocimiento sobre la ecología de las aves marinas, requisito indispensable para poder mejorar su estado de conservación con garantías de éxito. Y la pardela cenicienta tiene el privilegio de ser una de las especies modelo más estudiadas con diversas tecnologías de seguimiento remoto. La presente monografía pone en común un gran volumen de información novedosa y de gran calidad acerca de la ecología espacial de la pardela cenicienta a lo largo de todo su ciclo anual. El conocimiento detallado de sus movimientos y su distribución espacio-temporal puede contribuir notablemente a mejorar el estatus de conservación de la especie a distintos niveles, inclusive la protección de espacios y la gestión de actividades que puedan afectar negativamente a las pardelas, tanto a escala nacional como internacional. Además, las herramientas y metodologías utilizadas suponen la puesta en valor de técnicas de análisis dirigidas al desarrollo de planes de gestión eficaces (Allen y Singh, 2016), y que redunden en una mejora del estado de conservación de nuestras poblaciones de aves marinas.

Los resultados de este trabajo, incluyendo tanto la recogida de datos con diferentes dispositivos en diversas colonias de cría, como los análisis realizados, revelan aspectos novedosos y fundamentales sobre la biología de la pardela cenicienta en mar abierto a lo largo de su ciclo anual, como por ejemplo la forma en que las aves adaptan sus estrategias de comportamiento y ritmos biológicos en los diferentes entornos. Pero también posibilitan localizar lugares de importancia remarcable, informar sobre las zonas de alimentación, e incluso indicar de forma indirecta la abundancia o distribución de las especies de las que se alimentan.

ÁREAS PROTEGIDAS

Áreas protegidas en el área de reproducción

En el ámbito estatal, el inventario de Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (IBA) marinas (Arcos *et al*., 2009) ya dio cuenta de las principales zonas de concentración para la especie, actualmente incorporadas a la Red Natura 2000 como Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA). La información aportada en esta monografía es consistente en gran medida con las zonas identificadas previamente, entre las que destacan por ejemplo la costa central catalana, el entorno del delta del Ebro-islas Columbretes, el canal de Menorca, o el Banco de la Concepción.

También concuerdan las áreas utilizadas por las pardelas cenicientas fuera de las aguas jurisdiccionales españolas durante el período reproductor, en particular en la zona del Banco Sahariano. La información aportada para Galicia es particularmente interesante, ya que se muestran aquí los resultados de los primeros marcajes con aparatos de seguimiento de las colonias de esta región, de formación reciente (Munilla *et al*., 2016).

Pese a reforzar el inventario de IBA marinas, la monografía también pone de manifiesto la gran ubicuidad de las pardelas cenicientas en comparación a otras especies de procelariformes para las que se han identificado IBA marinas, como la pardela balear o el paíño europeo (Louzao *et al*., 2009; Arcos *et al*., 2012). En efecto, la práctica totalidad de la plataforma continental ibérica y balear parece apropiada para la alimentación de la pardela cenicienta durante el período reproductor, a excepción de la franja cantábrica, donde no existen colonias (figura 24). Igualmente, la plataforma continental africana adyacente al archipiélago canario aparece como una zona de alimentación trascendental, desde el sur de Marruecos hasta el norte de Mauritania (corriente de Canarias; figura 25). Esto recuerda algo que debería ser obvio, pero que a menudo se olvida, y que en el caso de la pardela cenicienta es particularmente importante: las áreas protegidas son útiles para focalizar las acciones de conservación donde son más necesarias, pero siempre deben contemplarse medidas más laxas a escala regional que complementen estos esfuerzos más locales e intensos.

Más allá de la identificación grosera de áreas destacadas en el mar, esta publicación va un paso más allá al estudiar en detalle los patrones de movimiento de las aves en función de su colonia de origen y, para ciertas colonias, de la fase del período reproductor (prepuesta, incubación y cría del pollo). La comparación entre colonias, si bien se limita a un año de datos por localidad y no evalúa la posible variabilidad interanual, muestra una notable segregación, de forma que aves de distintas colonias tienden a utilizar distintas áreas de alimentación en el mar. Esto tiene una gran relevancia para la conservación de la especie, pues permite relacionar cada colonia con determinadas zonas de alimentación en el mar y, por lo tanto, vincular determinadas afecciones en el mar con sus efectos a nivel poblacional. Así por ejemplo, se podría estudiar la relación entre la supervivencia adulta de las aves en distintas colonias con el esfuerzo pesquero en sus respectivas áreas de alimentación principales, y de esta forma poder establecer una relación entre capturas accidentales (una de las amenazas más graves para la especie) y dinámica poblacional. En consecuencia, se podría actuar en el mar, de forma precisa, para solucionar problemas detectados para las diferentes colonias. Igualmente, entender los cambios en los patrones de distribución por épocas también permite planificar mejor cualquier acción de conservación en el mar. Por ejemplo, en el caso del archipiélago canario se conocía que las pardelas cenicientas se alimentan predominantemente en las aguas del Banco Sahariano durante el período reproductor, pero los datos aquí presentados muestran un uso intensivo de las propias aguas canarias durante el período de prepuesta, indicando cuándo la especie es más sensible a posibles afecciones locales.

Áreas protegidas en las áreas de migración e invernada

La información aportada para las áreas de migración e invernada tiene una componente aún más novedosa en cuanto a poder proponer nuevos espacios marinos protegidos. BirdLife International ya ha iniciado el proceso de proponer IBA marinas en las aguas internacionales a través del atlas electrónico de IBA marinas (https://maps.birdlife.org/marineIBAs/), aprovechando el creciente volumen de datos de seguimiento remoto de aves marinas (http://seabirdtracking.org). Si bien la pardela cenicienta es una de las especies de las que más información se dispone (gracias en gran medida a la información usada en esta publicación), por ahora son pocas las áreas protegidas propuestas para su conservación, y la mayoría de éstas se encuentran asociadas a las zonas de alimentación durante el período reproductor.

Los datos muestran diferencias notables entre las pardelas cenicientas mediterráneas y atlánticas. Las mediterráneas tienden a quedarse cerca de los trópicos, destacando la corriente de Canarias y las aguas del oeste de Angola-Namibia, y en menor medida aguas plenamente tropicales frente a Guinea y Ghana. Las atlánticas se desplazan por norma algo más al sur, destacando la zona de las corrientes de Benguela y Agujas, y en menor medida la corriente de Brasil y la zona central del Atlántico Sur, aunque algunos individuos permanecen en invierno en la corriente de Canarias. La información de los marcajes con geolocalizadores permite definir razonablemente bien el contorno de estas zonas destacadas, y las

coloca como candidatas a IBA marinas. Lo mismo ocurre con los corredores migratorios poblacionales, especialmente durante el paso postnupcial, cuando éstos están mejor definidos.

Es importante notar que, más allá de las diferencias entre la especie mediterránea y la atlántica, también parece haber diferencias en las zonas de invernada según la colonia de origen. Esto no se ha podido constatar fehacientemente pues sólo se han usado datos de una colonia mediterránea y dos atlánticas, si bien entre las dos atlánticas existen ciertas diferencias. Y más allá de las colonias, es muy interesante comprobar la fidelidad de las aves a las áreas de invernada a título individual, con índices de solapamiento interanual razonablemente elevados (cerca del 77% de las aves repitieron las mismas zonas de invernada en distintos años; figura 54). Al igual que en el caso de la segregación entre colonias en época reproductora, la segregación en invierno permite estudiar diferencias entre colonias que puedan estar ligadas a factores asociados a las áreas de invernada y/o los corredores migratorios.

PATRONES ESPACIALES Y SOLAPAMIENTO CON ACTIVIDADES HUMANAS

El mejor conocimiento de los patrones de distribución espacio-temporales de las pardelas cenicientas permite identificar dónde existe solapamiento de éstas con actividades humanas que puedan representar algún tipo de amenaza para la especie, como pueden ser la pesca (especialmente palangreros, en el caso de las pardelas cenicientas), líneas de tráfico marítimo (y, ligadas a ellas, el riesgo de vertidos), plataformas petrolíferas, etc. Esto permite identificar de antemano las actuaciones potencialmente necesarias en cada región, sea a nivel de espacios protegidos o a escalas más amplias (Jodice y Suryan, 2010). A ello cabe sumar la importancia de conocer las principales colonias de origen de las aves que utilizan cada zona, como se ha comentado anteriormente.

ECOLOGÍA EN EL MAR

Además de definir los patrones de distribución de las pardelas cenicientas a lo largo del año, y de identificar áreas particularmente importantes para las poblaciones españolas de estas especies, la monografía aporta información de gran importancia sobre la actividad de las pardelas cenicientas en el mar, revelando los distintos usos que éstas hacen de cada zona (alimentación, paso) y los ritmos de actividad predominantes en ellas, por épocas. Asimismo, se define en gran detalle la fenología de la especie. Este tipo de información debe contribuir a diseñar medidas de conservación para los distintos espacios protegidos, a través de sus planes de gestión, así como estrategias de conservación a escala regional.

Es especialmente interesante la identificación de los ritmos de actividad de la especie a lo largo de todo el año, y cómo éstos varían en función de la zona donde se encuentran las pardelas. Así por ejemplo, las aves mediterráneas parecen ser más activas en la búsqueda de alimento durante las horas de luz, con picos durante las horas crepusculares, mientras que las aves atlánticas presentan también actividad notable durante la noche (véanse figuras 32 y 37). En las zonas de invernada, es interesante constatar que las aves que se concentran en zonas plenamente oceánicas son más nocturnas, probablemente para aprovechar las migraciones verticales de organismos marinos durante la noche (figuras 58-66).

La longitud del tarso es una de las medidas biométricas tomadas durante el anillamiento científico de la especie. En este caso, en una pardela cenicienta mediterránea en la colonia de Pantaleu. Measurement of the tarsus length of a Scopoli's shearwater in the colony of Pantaleu. © *GEP (IMEDEA)*

Adulto de pardela cenicienta atlántica junto a su pollo, nacido pocos días atrás. Los restos del cascarón aún se aprecian junto al adulto.
© Raül Ramos

06 RETOS DE FUTURO

La presente monografía aporta un gran volumen de datos de gran interés sobre los patrones de distribución de las pardelas cenicientas mediterránea y atlántica, derivado del uso de herramientas de seguimiento remoto. Esta información brinda la oportunidad de mejorar las estrategias de conservación de la especie a nivel nacional e internacional. Sin embargo, existen aún varios retos para el futuro.

Por un lado, es esencial combinar la información obtenida a partir de los datos de seguimiento remoto con otras fuentes de información complementarias, cuya calidad y cantidad también han mejorado en los últimos años. Algunos ejemplos a destacar son los censos en el mar, que complementan la información sobre los patrones de distribución (Louzao *et al*., 2009), los estudios de la ecología trófica (a partir de isótopos estables y otros marcadores intrínsecos; Ramos y González-Solís, 2012), el impacto de la interacción de las pardelas con la actividad pesquera y, en particular, la incidencia de las capturas accidentales (García-Barcelona *et al*., 2013; Soriano-Redondo *et al*., 2016; Cortés *et al*., 2017) y la presencia de microplásticos y de otros contaminantes (Roscales *et al*., 2010; Rodríguez *et al*., 2012; Codina-García *et al*., 2013). El análisis conjunto de toda esta información, aunado a los datos sobre la distribución de actividades humanas y amenazas potenciales, permitirá contribuir al diseño eficaz de planes de gestión de las áreas marinas protegidas que cuenten con la pardela cenicienta entre sus valores (como ocurre con numerosas ZEPA marinas en España), así como al diseño de estrategias de conservación específicas.

Por otro lado, aún existen lagunas de información derivadas de las limitaciones de la tecnología. En los próximos años es de esperar que continúe tanto la mejora y diversificación de aparatos de seguimiento remoto combinados con otro tipo de sensores, como la mejora de las técnicas analíticas de datos de elevada complejidad. En este sentido, los aspectos relativos a los patrones de distribución en migración e invernada han sido obtenidos mediante geolocalización, pues ésta es actualmente la única técnica viable para obtener este tipo de información a lo largo del ciclo anual. Sin embargo, su limitada resolución espacial (con errores brutos de más de 100 km, y que requieren de complejas técnicas de análisis para su corrección) y temporal (dos posiciones por día) obligan al uso de complejas técnicas de modelización de trayectorias, e invitan a la búsqueda de nuevos sistemas de mayor precisión y facilidad de uso que puedan ser también utilizados fuera de la época de reproducción. El imparable avance en la industria del seguimiento remoto, con una creciente miniaturización de los registradores GPS, combinado con aplicaciones de descarga remota de la información mediante antenas o por telefonía móvil, hacen prever que en los años venideros se pueda conocer en detalle la ecología en alta mar a lo largo de todo el ciclo anual, mejorando notablemente la precisión de la información en migración e invierno. Asimismo, este tipo de tecnologías podría permitir instrumentar aves jóvenes e inmaduras, para las que casi no existe información acerca de sus movimientos.

Es de esperar, también, que este avance tecnológico en el que nos encontramos (Kays *et al*., 2015; López-López, 2016) sumado al progresivo abaratamiento en los costes de producción, conduzca a un uso cada vez más generalizado de estas tecnologías como herramientas para la conservación (Hooker *et al*., 2011; Allen y Singh, 2016; Hazen *et al*., 2016; Wedding *et al*., 2016). No en vano, el mayor reto futuro pasa, por un lado, por la necesidad de avanzar en el desarrollo de métodos de análisis de datos complejos, capaces de manejar cantidades masivas de datos en cortos períodos de tiempo, y que permitan plantear, redirigir y modificar acciones de conservación en tiempos cortos, y por otro lado, por la voluntad de los actores sociales y políticos para incorporar estas herramientas de forma decidida y con eficacia en los programas de conservación de nuestras especies y ecosistemas.

La pardela cenicienta, con una envergadura que puede llegar a 1,35 metros, es una de las especies de ave marina más elegantes que podemos observar en nuestros mares y costas. © José Manuel Arcos

07 RESUMEN

La presente publicación analiza los movimientos y la ecología en mar abierto de las poblaciones españolas de pardela cenicienta del océano Atlántico y del mar Mediterráneo. Se detallan los resultados derivados del análisis de una parte importante de los datos obtenidos por los equipos de la *Universitat de Barcelona* y SEO/BirdLife en el marco de diferentes proyectos de investigación y conservación de pardela cenicienta. Tanto por su significación como unidades de conservación, como por el apoyo de estudios filogenéticos recientes, el consenso de diferentes comités taxonómicos, y las diferencias en comportamiento evidenciadas en este mismo trabajo, se han considerado aquí a los taxones de la pardela cenicienta atlántica y mediterránea como dos taxones específicos independientes. Conforme a ello, para la mayoría de los análisis desarrollados han sido tratadas de forma separada: la pardela cenicienta mediterránea (*Calonectris diomedea*) y la pardela cenicienta atlántica (*C. borealis*).

El trabajo aborda el comportamiento y los rangos de movimiento a lo largo del ciclo anual, incluyendo desde la identificación de las principales zonas de alimentación, descanso y tránsito durante la época reproductiva, hasta la identificación de las áreas de invernada y la caracterización de su ecología y comportamiento en éstas, delimitando también los principales corredores migratorios que conectan las zonas de cría con las áreas de invernada. Además, se describen también detalles técnicos sobre los aparatos de seguimiento y metodologías utilizadas que permitan al lector comprender mejor la naturaleza de los datos analizados. La magnitud de la base de datos de posicionamiento registrada, considerando tanto el número de individuos estudiados como el número y distribución de las colonias incluidas y el número de años de estudio, convierte probablemente a este trabajo en el más ambicioso hasta la fecha en abordar la ecología del movimiento de especies españolas mediante el uso de aparatos de seguimiento remoto de nueva generación. Esta obra constituye la tercera monografía del programa Migra (www.migraciondeaves.org), desarrollado por SEO/BirdLife desde 2011 y cuyo objetivo es conocer los movimientos y la migración de las aves que se reproducen en España.

Metodología

Para el desarrollo de esta monografía se han utilizado diferentes aparatos de seguimiento remoto que han permitido conocer detalles de la ecología en mar abierto de la pardela cenicienta, tanto a escala individual como poblacional. Los marcajes se realizaron en 13 colonias de cría distribuidas en diferentes regiones españolas con presencia de colonias de reproducción: islas Baleares (Cala Morell, isla del Aire, Pantaleu y Parque Nacional de Cabrera), Castellón (islas Columbretes), Murcia (islote de Palomas), Almería (islote de Terreros), islas Chafarinas, Galicia (Cíes, en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas), e islas Canarias (islotes de Alegranza y de Montaña Clara, y Parque Nacional de Timanfaya en Lanzarote, y Barranco de Veneguera en Gran Canaria).

Para el estudio detallado de los movimientos y comportamiento de las aves durante la época reproductiva se utilizaron registradores GPS de unos 20 a 25 g (existe cierta variación según el modelo utilizado), siempre dentro del umbral admisible respecto a la masa corporal promedio de la pardela cenicienta. Los aparatos fueron previamente impermeabilizados para su uso con especies marinas. Estos marcajes se llevaron a cabo en diferentes años, entre 2007 y 2015, en las 13 localidades mencionadas, de los que se obtuvieron datos de 299 individuos, que aportaron 813.602 localizaciones y 1.546 viajes de alimentación completos. Estos viajes corresponden para la mayoría de las colonias al período de cría del pollo, salvo en las colonias de Veneguera y Cala Morell, donde también se incluyen viajes de alimentación de los períodos de prepuesta e incubación.

El estudio de los movimientos anuales y el análisis del comportamiento en las zonas de invernada se abordaron mediante el uso de geolocalizadores por niveles de luz, de los fabricantes British Antarctic Survey y Biotrack LTd. Los trabajos de marcaje y

recuperación se realizaron entre los años 2007 y 2013 en las colonias de Veneguera, Montaña Clara y Pantaleu. Se recuperaron 214 geolocalizadores en funcionamiento, que en promedio estuvieron operativos durante un año y medio, y que aportaron un total de 203.427 localizaciones geográficas, correspondientes a 309 trayectorias anuales de 161 individuos diferentes, una vez excluidos los viajes migratorios cuyo registro quedó incompleto. De ellos, 46 individuos de Pantaleu aportaron 72 viajes, 95 individuos de Veneguera aportaron 207 viajes, y 20 individuos de Montaña Clara aportaron 30 viajes.

Resultados y discusión

La diversidad de colonias estudiada y el número de individuos muestreado, combinando registradores GPS y geolocalizadores, han proporcionado una visión amplia y completa de los movimientos anuales y del comportamiento en mar abierto de las poblaciones españolas de pardela cenicienta, arrojando con ello nuevos conocimientos sobre las estrategias de búsqueda de alimento, las zonas de alimentación, los patrones migratorios o la fenología de ambas especies. La aplicación de algoritmos de clasificación de última generación ha permitido caracterizar y cuantificar el comportamiento a lo largo del período reproductivo, tanto a escala temporal como espacial mediante la generación de paisajes de comportamiento. Por otro lado, los datos de conductividad aportados por los geolocalizadores han permitido caracterizar el comportamiento anual y en las zonas de invernada, permitiendo la comparativa en función de la especie o el área de distribución fuera del período de cría. Por último, el seguimiento de numerosos individuos a lo largo de varios años ha permitido arrojar luz sobre la conectividad migratoria y los patrones de fidelidad a las áreas de invernada.

Durante la época de reproducción ambas especies muestran diferencias entre los diferentes períodos, tanto en la extensión de los desplazamientos como en las zonas utilizadas. En general, ambas especies muestran una alta preferencia por aguas neríticas sobre la plataforma continental o sobre el talud oceánico, al tiempo que hacen también un intenso uso de las aguas que circundan las islas donde crían. Los individuos de las colonias del Mediterráneo hacen un uso extensivo de las aguas del Levante ibérico, desde el estrecho de Gibraltar hasta el sur del golfo de León, existiendo cierta segregación espacial de las zonas de alimentación entre individuos de diferentes colonias. En el contexto de la estrategia doble o dual de búsqueda de alimento durante la cría del pollo, los viajes largos efectuados por las aves de Columbretes, Palomas, Terreros y Baleares se dirigieron en su mayoría a las aguas de la plataforma continental y talud ibéricos, mientras que en los viajes cortos se aprecia un mayor uso de las aguas próximas a las colonias, particularmente en el caso de las colonias de Baleares en relación al canal de Menorca. En el caso de las aves de Chafarinas, se observa un uso más intenso de las aguas de la plataforma africana en la orilla sur del Mediterráneo, donde también se alimentan algunas aves de la isla de Palomas (Murcia). En general, en aves de las colonias del Mediterráneo la estrategia doble o dual solo se aprecia levemente, probablemente debido a la extensión limitada de esta cuenca marina, en la que las distancias entre las zonas más adecuadas para criar y las zonas más productivas suelen ser relativamente cortas. Así, la distancia máxima alcanzada durante los viajes fue por lo general inferior a 300 km desde la colonia. En el caso de Canarias, las aves se desplazan en sus viajes largos a la plataforma continental del nordeste de África, zona de elevada productividad oceánica. Los viajes cortos alrededor de las islas contrastan con los largos, que en algunos casos llegan a superar los 1.000 km de longitud. En el caso de las pequeñas colonias atlánticas de los islotes de Galicia, las aves hacen un uso intensivo de las aguas sobre la plataforma continental gallega y lusa durante los viajes cortos, mientras que se adentran en el Atlántico durante los viajes largos. Durante la época reproductiva los desplazamientos a las zonas de alimentación lejanas ocurren mayoritariamente de día en ambas especies, mientras que el descanso ocurre mayoritariamente de noche. Se muestran más activas durante el alba y el ocaso, seguido de las horas centrales del día. Sin embargo, el comportamiento de búsqueda intensiva de alimento parece darse en similares proporciones tanto en horas diurnas como nocturnas, tanto en el Mediterráneo como en el Atlántico, siendo incluso a veces más alta durante la noche para la especie atlántica, lo que podría asociarse con las condiciones específicas de cada fase de este período o las condiciones ambientales, incluyendo los niveles de productividad oceánica o el efecto de la fase lunar.

La población española de pardela cenicienta mediterránea utiliza cuatro áreas de invernada diferenciadas, en orden de importancia: la corriente de Canarias (plataforma africana entre los paralelos 14° N y 23° N), las aguas de Angola y Namibia

Pardela cenicienta atlántica en la entrada de su hura.
Cory's shearwater in the entrance of its burrow.
© Zuzana Zajková

(entre el ecuador y el paralelo 22° S), las aguas de Guinea (en torno al paralelo 8° N y el meridiano 20° O), y las aguas de Ghana (entre su costa y el ecuador). Las aves se mostraron más activas durante las horas diurnas en todas las áreas de invernada, con picos de actividad en el alba y en menor medida en el ocaso, aunque en el caso de Guinea la actividad nocturna tuvo mayor importancia. La población española de pardela cenicienta atlántica utiliza seis zonas de invernada diferenciadas, en orden de importancia: la corriente de Benguela (entre los paralelos 10° y 40° S), la corriente de Agujas, la confluencia de las corrientes de Benguela y Agujas (en torno al paralelo 40° S), la corriente de Canarias (entre los paralelos 10° y 25° N), la corriente de Brasil (del paralelo 15° S al 40° S) y la zona central del Atlántico Sur (en torno al paralelo 45° S y meridiano 25° O). En todas las áreas de invernada excepto en aguas de la corriente de Canarias las aves fueron más activas durante el día, con picos de actividad al alba y al ocaso. Ambas especies mostraron cierta tendencia a ser más activas durante la noche cuanto mayor es la profundidad y la distancia a la costa, lo que apunta a un cierto grado de plasticidad poblacional en las estrategias de alimentación como adaptación a las condiciones ambientales de cada área. Esta plasticidad poblacional está probablemente relacionada con una diversidad de estrategias individuales, dado que los resultados indican que un 75% de las aves utilizó una única área de invernada a lo largo de varios años y que el grado de solapamiento intra-individual durante sucesivas invernadas es también muy elevado.

Dada la diferente localización de sus áreas de invernada, los corredores migratorios de ambas especies también difieren, aunque coinciden en el hecho de que los corredores migratorios prenupciales son menos definidos que los postnupciales. La especie mediterránea alcanza las áreas de invernada siguiendo las costas africanas durante la migración postnupcial, mientras que se alejan de ellas adentrándose en el Atlántico

El seguimiento remoto de aves marinas proporciona nuevos conocimientos que son clave para una correcta planificación de las estrategias de conservación.
Seabird remote tracking provides new key insights to properly define management and conservation strategies.
© José Manuel Arcos

Norte durante la migración prenupcial, particularmente para aquellos individuos que invernaron más al sur. La especie atlántica tiene patrones más complejos, aunque en general la suma de las migraciones pre- y postnupciales dibuja una forma de ocho sobre el océano Atlántico, aprovechando siempre los vientos favorables. En cuanto a la fenología, la duración de la invernada es un poco más extensa en la especie mediterránea, mientras que en la especie atlántica el período reproductivo es algo más largo.

Conclusiones e implicaciones para la conservación

Los resultados de este trabajo, realizado gracias a los avances acontecidos en las tecnologías de seguimiento remoto, revelan aspectos muy relevantes sobre la biología de la pardela cenicienta en mar abierto a lo largo de su ciclo anual, como por ejemplo la forma en que las aves adaptan sus estrategias de comportamiento y ritmos biológicos en los diferentes entornos y momentos del año. Además, identifican lugares de importancia remarcable, informan sobre las zonas de alimentación, e incluso apuntan de forma indirecta la distribución o abundancia de las especies de las que se alimentan, todos ellos aspectos fundamentales para poder mejorar su estado de conservación con garantías de éxito.
La pardela cenicienta es una de las especies para las que se cuenta con mayor cantidad de información, gracias en gran medida a la información utilizada en esta monografía. Sin embargo, son pocas por ahora las áreas propuestas específicamente para su conservación, y la mayoría de éstas se encuentran asociadas a las zonas de alimentación durante el período reproductor. En el ámbito estatal, la información aportada en esta monografía respalda en gran medida con las zonas identificadas previamente en el inventario de Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (IBA) marinas (Arcos *et al*., 2009), actualmente incorporadas a la Red Natura 2000 como Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA; BOE, 2014).

Esta publicación también pone de manifiesto la gran ubicuidad de las pardelas cenicientas en comparación a otras especies de procelariformes para las que se han identificado IBA marinas, pues utilizan toda la plataforma continental ibérica y balear, y la plataforma continental africana (desde el sur de Marruecos hasta el norte de Mauritania) para alimentarse durante el período reproductor. Al mismo tiempo se observa, sin embargo, una notable segregación espacial, de forma que aves de distintas colonias tienden a utilizar distintas áreas de alimentación. Ambos aspectos tienen una gran relevancia para la conservación: por un lado, nos debe recordar que las áreas protegidas son útiles para focalizar las acciones de conservación donde son éstas más necesarias, pero que al mismo tiempo deben contemplarse siempre medidas más laxas a escala regional o internacional que complementen estos esfuerzos más locales e intensos; por otro lado, nos indica que la población de cada colonia está relacionada con determinadas zonas de alimentación que usan con mayor preferencia, lo que puede permitir vincular determinadas afecciones en el mar con sus efectos a nivel poblacional en cada colonia.

La información aportada para las áreas de migración e invernada tiene una componente aún más novedosa en cuanto a poder proponer nuevos espacios marinos protegidos en aguas internacionales, fuera de nuestras fronteras, donde BirdLife International ya ha iniciado el proceso de identificación y propuesta de IBA marinas gracias a la información incluida en este trabajo. Además, en lo relativo a las posibles interacciones el ser humano, el mejor conocimiento de los patrones de distribución espacio-temporales de las pardelas cenicientas permite identificar dónde existe solapamiento de éstas con las actividades humanas que puedan representar algún tipo de amenaza (como la pesca con palangre, el riesgo de vertidos, etc.), facilitando así el diseño de medidas adaptadas a cada región. En conjunto, el valor de esta información para poder actuar en el mar de forma espacialmente explícita, para solucionar tanto afecciones locales como contrarrestar tendencias poblacionales negativas detectadas en las distintas colonias, o para entender los cambios en los patrones de distribución, suponen una magnífica mejora para planificar mejor cualquier acción de conservación en el mar. El mayor reto futuro radica, por tanto, en que los actores sociales y políticos implicados tengan la voluntad de incorporar de forma decidida y con eficacia estas herramientas de nueva generación en los programas de conservación de nuestras especies y ecosistemas.

Pardelas cenicientas vuelan a ras de agua en las proximidades de un barco de pesca.
© José Manuel Arcos

08 SUMMARY

MIGRATION AND SPATIAL ECOLOGY OF THE SPANISH POPULATIONS OF SCOPOLI'S AND CORY'S SHEARWATERS

This publication analyses the movement ecology and at-sea behaviour of the populations of Scopoli's and Cory's shearwaters that breed in Spain, being both seabird species of conservation concern. Thanks to several research projects carried out by the University of Barcelona and SEO/BirdLife, a large set of remote tracking data was compiled in order to get critical knowledge to enhance conservation status of seabird populations breeding in Spain. The results included here arise from analysing part of this data set. We present the main insights found regarding ecology at sea and year-round movements, including the identification of the foraging grounds, resting areas and commuting corridors during the breeding period, the migratory phenology, the behaviour, and the location of the wintering areas and main migratory flyways. Moreover, we provide to non-specialized readers an introduction to technical details of remote tracking systems employed in order to ensure a proper understanding of pros and cons of each methodology and a correct interpretation of results and figures.

In accordance with recent phylogenetic studies and the British Ornithologists' Union Taxonomic Committee recommendations, here we have considered the Mediterranean and the Atlantic taxa as two different species: the Scopoli's (*Calonectris diomedea*) and the Cory's shearwater (*C. borealis*). This decision is also based on behavioural differences between taxa, including the migratory behaviour described in this monography, that support their consideration as different conservation units.

Because of the number of individuals tracked, the amount and representativeness of colonies studied, and the set of years considered, the work presented in this book is probably the most ambitious and comprehensive effort undertaken to date to address the study of any species breeding in Spain by using remote tracking systems. This book constitutes the third monography from the Migra programme (www.migraciondeaves.org), a long-term research project carried out by SEO/BirdLife since 2011, with the aim to use cutting-edge tracking technologies to unravel the movements and migration of birds breeding in Spain.

Methodology

Data was gathered using different remote tracking systems according to aims and limitations. Fieldwork and deployments were carried out at 13 different breeding colonies distributed across different regions of Spain: Balearic Islands (Cala Morell, Aire Islet, Pantaleu, Cabrera), Castellón (Columbretes Islands), Murcia (Palomas Islet), Almería (Terreros Islet), Chafarinas Islands, Galicia (Cíes Islands), and Canary Islands (Alegranza Islet, Montaña Clara Islet, Timanfaya and Veneguera).

We used ~20-25 g GPS loggers (from different manufacturers) in order to track the movements of adult individuals during the breeding period. These loggers were properly waterproofed in heat shrink tubing and attached to the back feathers using Tesa tape. Remote tracking was conducted from 2007 to 2015 and across the 13 breeding colonies referred above. We gathered 813,612 GPS locations and 1,546 foraging trips from 299 individuals. GPS data considered for the analyses correspond mainly to the chick-rearing period, but trips from prelaying and incubation were also included for birds breeding at Veneguera and Cala Morell colonies, where the most intensive fieldwork was carried out.

Light-level geolocation data loggers (manufactured by British Antarctic Survey and Biotrack LTd.), attached to plastic rings and deployed on tarsus, were used to study year-round movements. Many loggers were equipped with a salt-water immersion sensor, which also allowed the study of activity

budgets and daily behaviour at sea. Geolocators were deployed and recovered from 2007 to 2013 at 3 breeding colonies: Veneguera and Montaña Clara (for Cory's shearwaters) and Pantaleu (for Scopoli's shearwaters). This work includes data from 214 devices recovered, each working one year and a half on average. After analysing the light curves and before applying any filter, the dataset contained 203,427 geographic locations, corresponding to 309 tracks from 161 different individuals (Pantaleu: 72 trips from 46 individuals; Veneguera: 207 trips from 95 individuals; Montaña Clara: 30 trips from 20 individuals). For spatial analyses purposes, we modelled locations from geolocators in order to reduce uncertainty and get the most plausible trajectories.

Main results and discussion

Through the large number of tagged individuals and breeding colonies studied, and thanks to the use of two different tracking systems, we obtained a comprehensive overview of the annual movements and at sea behaviour of Scopoli's and Cory's shearwaters breeding in Spain. This allowed us to present new insights about foraging strategies, feeding grounds, migratory patterns and phenology for these populations. State-of-the-art algorithms to classify behavioural modes from GPS data were used to quantify behaviour at varying temporal and spatial scales and to build up behavioural landscapes. Furthermore, salt-water immersion data provided information to characterize individuals' behaviour year-round, allowing us to compare performance and daily activity budgets among wintering areas. Because of the large number of individuals tracked year round, we were also able to calculate migratory connectivity between breeding and wintering grounds. In addition, since we tracked a good amount of individuals for several years (some of them up to seven years) we also obtained new insights about spatial consistency and fidelity to wintering grounds.

During breeding, some differences were found between species regarding behaviour, movement range and areas visited. Both species, but particularly colonies in the Atlantic, showed a clear preference for neritic waters far away from the colony, over the continental shelf near the mainland. However, they also used waters surrounding the colonies, in what is known as the dual foraging strategy during the chick rearing. In the Mediterranean, birds foraged along the Iberian coast from the Strait of Gibraltar up to the Gulf of Lyon during the long trips, with some degree of spatial segregation among individuals from different colonies. In the case of birds at Chafarinas, birds commuted to the northern coast of Morocco, an area also used by birds from Palomas Islet. Overall, the distribution of trip length and duration values was not bimodal, which suggests that the size of the western Mediterranean basin is not large enough to promote a clear dual foraging strategy. Regarding population from the Canary Islands, birds consistently foraged along the highly productive African shelf, sometimes performing foraging trips of up to 1,000 km. Commuting flights were generally diurnal, whereas resting took place overnight. Birds were more active at sunrise and sunset, although they also foraged during the day. However, intensive foraging behaviour seems to occur in similar proportion during darkness and daylight, both in the Mediterranean and in the Atlantic. Indeed, in the Atlantic this behaviour seems to be more important during darkness in some moments, which may relate to individuals' intrinsic factors (such as the internal state of the individuals that affects their motivation and performance to behave, e.g. physiological, neurological, etc.), the environmental conditions or the moon phase.

The population of Scopoli's shearwaters breeding in Spain spends the non-breeding period in four main wintering areas, sorted by importance: the Canary Current (African shelf from 14° N to 23° N), offshore waters of Angola and Namibia (from the equator to the parallel 22° S), oceanic waters of Guinea (around parallel 8° N and meridian 20° W), and off coast of Ghana (from the coast to the equator). Birds were more active during daylight across most of the wintering areas, with peaks of activity at sunrise and sunset. In the area of Guinea, however, birds were more active at night. On the other hand, Cory's shearwaters breeding in Spain use six different wintering areas during the non-breeding period, sorted by importance: the Benguela Current off the coast of Namibia (from 10° S to 40° S), the Agulhas Current, the confluence between the Benguela and the Agulhas currents (around the parallel 40° S), the Canary Current (from 10° N to 25° N), the Brazil Current (from 15° S to 40° S), and the centre of the South-Atlantic (around parallel 45° S and meridian 25° W). Birds were more active during daylight, especially at sunrise and sunset, with the exception of the Canary Current where activity

during daylight and darkness were similar. Both species showed some trend towards being more active during darkness with an increasing depth and distance from the coast, suggesting population plasticity in the foraging strategies to adapt to the environment of each wintering area. This population plasticity is probably related to diversity of strategies across individuals, since results indicate 75% of them use a single area repeatedly over several years and show a high degree of intra-individual overlap.

As the wintering areas used by the two species differ, so do the migratory flyways. Scopoli's shearwaters reached the wintering areas following the coastline during the postnuptial migration, but entered into the pelagic areas of the North Atlantic during the prenuptial migration on their way back to the breeding colonies. This detour was more common in individuals wintering in the southern areas. Cory's shearwaters showed more complex migratory patterns, but overall, their complete migratory flyways – looking at prenuptial and postnuptial migration together – drew an 8-shape loop across the Atlantic, taking advantage of the prevailing winds. In both species, the prenuptial migratory corridors were weaker and more spread than the postnuptial ones. Regarding the migratory phenology, the duration of wintering period was slightly longer for Scopoli's shearwaters, while the breeding period was longer in the case of Cory's shearwaters.

Conclusions and applications to management and conservation

The results provided by this monography, thanks to advances in remote tracking technologies, unveil key knowledge about year-round at-sea ecology of Cory's and Scopoli's shearwaters, including behavioural strategies adopted throughout the year and in different areas. The insights presented here are fundamental to better define its conservation status.

Nowadays Cory's and Scopoli's shearwaters are probably among the best-known seabird species, primarily thanks to the intensive use of remote tracking. However, there are very few marine areas proposed for the conservation of these species so far, and the majority of them are related to areas used during breeding. At national scale, the results presented in this book support largely those areas identified by SEO/BirdLife as Marine IBAs in Spain (Arcos *et al*., 2009), which were later on included in Natura2000 network by the Spanish Government (BOE, 2014).

The results also reveal the great ubiquity of these species compared to other procellariforms for which marine IBAs have been identified, since Scopoli's shearwaters use the entire Iberian and Balearic continental shelf, and Cory's shearwaters use the African continental shelf, from southern Morocco to the north of Mauritania, to feed during the reproductive period. At the same time, however, some degree of spatial segregation tends to occur among birds from different colonies. Both aspects have strong implications for conservation. On one side, it is important to highlight that marine protected areas are useful to develop concrete site-specific conservation actions, but these local actions necessarily need to be complemented with more relaxed actions at regional or trans-boundary (both political and ecosystem) scales. On the other side, spatial segregation of foraging grounds among colonies may allow to link impacts at sea with population trends at each breeding colony.

The information regarding wintering areas and migratory flyways is even more original, since it will allow proposing new marine IBAs on international waters, outside jurisdictional Spanish waters. In fact, BirdLife International has already started this process worldwide as well as in several specific areas of the Atlantic (e.g. the Canary Current, the North Atlantic, Tristan da Cunha archipelago, etc.) for which the data used in this work are an important part of the main data set. Regarding interactions with human activities, the better knowledge of spatio-temporal patterns of these populations of Cory's and Scopoli's shearwaters will allow us to identify overlap with potentially negative disturbances and threats (such as fishing and longlining, oil spills, etc.), guiding the design and implementation of locally adapted management actions.

Overall, this information can be extremely helpful to better identify and address main threats and implement conservation and management actions at-sea that guarantee the viability of the shearwater populations. The greatest upcoming challenge is that social and political stakeholders involved in seabird and marine conservation become willing to effectively incorporate these new generation tracking tools in the conservation programs and strategies.

Las pardelas cenicientas suelen volar muy próximas a la superficie del agua.
© José Manuel Arcos

09 BIBLIOGRAFÍA

Abel, G. J. y Sander, N. 2014. Quantifying global international migration flows. *Science*, 343: 1520-1522.

Afán, I.; Navarro, J.; Cardador, L.; Ramírez, F.; Kato, A.; Rodríguez, B.; Ropert-Coudert, Y. y Forero, M. G. 2014. Foraging movements and habitat niche of two closely related seabirds breeding in sympatry. *Marine Biology*, 161: 657-668.

Afanasyev, V. 2004. A miniature daylight level and activity data recorder for tracking animals over long periods. *Memoirs of National Institute of Polar Research*, 58: 227-233.

Allen, A. M. y Singh, N. J. 2016. Linking movement ecology with wildlife management and conservation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 155.

Alonso, H.; Matias, R.; Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2009. Moult strategies of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea borealis*: the influence of colony location, sex and individual breeding status. *Journal of Ornithology*, 150: 329-337.

Amante, C. y Eakins, B. W. 2009. *ETOPO1 1 arc-minute global relief model: procedures, data sources and analysis*. NOAA Technical Memorandum NESDIS NGDC-24. National Oceanic and Atmospheric Administration. Boulder.

Ambrosini, R.; Møller, A. P. y Saino, N. 2009. A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257: 203-211.

Anderson, O. R. J.; Small, C. J.; Croxall, J. P.; Dunn, E. K.; Sullivan, B. J.; Yates, O. y Black, A. 2011. Global seabird bycatch in longline fisheries. *Endangered Species Research*, 14: 91-106.

Angel, M. V. y Pugh, P. R. 2000. Quantification of diel vertical migration by macroplankton and micronektonic taxa in the northeast Atlantic. *Hydrobiologia*, 440: 161-179.

Arcos, J. M.; Bécares, J.; Rodríguez, B. y Ruiz, A. 2009. Áreas importantes para la conservación de las aves marinas en España. LIFE04NAT/ES/000049. SEO/BirdLife. Madrid.

Arcos, J. M.; Bécares, J.; Villero, D.; Brotons, L.; Rodríguez, B. y Ruiz, A. 2012. Assessing the location and stability of foraging hotspots for pelagic seabirds: an approach to identify marine Important Bird Areas (IBAs) in Spain. *Biological Conservation*, 156: 30-42.

Arístegui, J.; Álvarez-Salgado, X. A.; Barton, E. D.; Figueiras, F. G.; Hernandez-León, S.; Roy, C. y Santos, A. 2006. Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian region of the Eastern North Atlantic (18a, E). En, Robinson, A. R. y Brink, K. (Eds.): *The Sea, Volume 14B: The global coastal ocean: Interdisciplinary regional studies and syntheses*, pp. 877-931. Harvard University Press. Harvard.

Arizmendi-Mejía, R.; Militão, T.; Viscor, G. y González-Solís, J. 2013. Pre-breeding ecophysiology of a long-distance migratory seabird. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 443: 162-168.

Bécares, J.; Rodríguez, B.; Arcos, J. M. y Ruiz, A. 2010. Técnicas de marcaje de aves marinas para el seguimiento remoto. *Revista de Anillamiento*, 25-26: 29-40.

Bécares, J.; Arcos, J. M. y Oro, D. 2016. *Migración y ecología espacial de la gaviota de Audouin en el Mediterráneo occidental y noroeste africano*. Monografía n.º 1 del programa Migra. SEO/BirdLife. Madrid.

Benhamou, S. 2011. Dynamic approach to space and habitat use based on biased random bridges. *PLoS ONE*, 6: e14592.

Benhamou, S. y Cornélis, D. 2010. Incorporating movement behaviour and barriers to improve Kernel home range space use estimates. *Journal of Wildlife Management*, 74: 1353-1360.

Benhamou, S. y Riotte-Lambert, L. 2012. Beyond the utilization distribution: identifying home range areas that are intensively exploited or repeatedly visited. *Ecological Modelling*, 227: 112-116.

BirdLife International. 2016. *Calonectris diomedea.* En, IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016. BirdLife International. Cambridge. *www.iucnredlist.org*.

Bivand, R. S. y Lewin-koh, N. 2016. *Maptools: tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8*. CRAN R Project. *https://cran.r-project.org/*.

Bivand, R. S.; Pebesma, E. J. y Gómez-Rubio, V. 2013. *Applied spatial data analysis with R.* Springer. Nueva York.

Block, B. A.; Jonsen, I. D.; Jorgensen, S. J.; Winship; A. J.; Shaffer; S. A.; Bograd, S. J.; Hazen, E. L.; Foley, D. G.; Breed, G. A.; Harrison, A. L.; Ganong, J. E.; Swithenbank, A.; Castleton, M.; Dewar, H.; Mate, B. R.; Shillinger, G. L.; Schaefer, K. M.; Benson, S. R.; Weise, M. J.; Henry, R. W. y Costa, D. P. 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475: 86-90.

Boano, G.; Brichetti, P. y Foschi, U. F. 2010. "La Niña"-driven Atlantic storms affect winter survival of Mediterranean Cory's Shearwaters. *Italian Journal of Zoology*, 77: 460-468.

BOE. 2014. *Orden AAA/1260/2014, de 9 de julio, por la que se declaran Zonas de Especial Protección para las Aves en aguas marinas españolas*. Boletín Oficial del Estado (BOE), 17 de julio de 2014, n.º 173, pp. 56451-56505.

Bost, C. A.; Cotté, C.; Bailleul, F.; Cherel, Y.; Charrassin, J. B.; Guinet, C.; Ainley, D. G. y Weimerskirch, H. 2009. The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, 78: 363-376.

Bridge, E. S.; Thorup, K.; Bowlin, M. S.; Chilson, P. B.; Diehl, R. H.; Fléron, R. W.; Hartl, P.; Kays, R.; Kelly, J. F.; Robinson, W. D. y Wikelski, M. 2011. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, 61: 689-698.

Brierley, A. S. 2014. Diel vertical migration. *Current biology*, 24: R1074-R1076.

Briggs, K. T.; Tyler, W. B. y Lewis, D. B. 1985. Comparison of ship and aerial surveys of birds at sea. *The Journal of Wildlife Management*, 49: 405-411.

Cadiou, B.; Riffaut, L.; McCoy, K. D.; Cabelguen, J.; Fortin, M.; Gelinaud, G.; Le Roch, A.; Tirard, C. y Boulinier, T. 2004. Ecological impact of the "Erika" oil spill: Determination of the geographic origin of the affected Common Guillemots. *Aquatic Living Resources*, 17: 369-377.

Calenge, C. 2006. The package "adehabitat" for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197: 516-519.

Calenge, C. 2011. *Home range estimation in R: the adehabitatHR Package. R vignette*. CRAN R Project. *https://cran.r-project.org/*.

Camphuysen, K. C. J. y Van der Meer, J. 2001. Pelagic distribution, moult and (sub-) specific status of Cory's shearwaters *Calonectris (d.) diomedea/borealis* wintering off southern Africa. *Marine Ornithology*, 29: 89-96.

Carboneras, C. 2004. Pardela cenicienta *Calonectris diomedea diomedea*. En, Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.): *Libro rojo de las aves de España*, pp. 39-43. Dirección General para la Biodiversidad y SEO/BirdLife. Madrid.

Carboneras, C. y Lorenzo, J. A. 2003. Parcela cenicienta *Calonectris diomedea*. En, Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.): *Atlas de las aves reproductoras de España*, pp. 84-85. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y SEO/BirdLife. Madrid.

Carder, K. L.; Chen, F. R.; Cannizzaro, J. P.; Campbell, J. W. y Mitchell, B. G. 2004. Performance of the MODIS semi-analytical ocean colour algorithm for chlorophyll-a. *Advances in Space Research*, 33: 1152-1159.

Carey, M. J. 2009. The effects of investigator disturbance on Procellariiform seabirds: a review. *New Zealand Journal of Zoology*, 36: 367-377.

Catry, P.; Phillips, R. A.; Phalan, B. y Croxall, J. P. 2006. Senescence effects in an extremely long-lived bird: the Grey-Headed Albatross *Thalassarche chrysostoma*. *The Royal Society. Proceedings: Biological Sciences*, 273: 1625-1630.

Catry, P.; Matias, R.; Vicente, L. y Granadeiro, J. P. 2009. Brood-guarding behaviour in Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea*. *Journal of Ornithology*, 150: 103-108.

Catry, P.; Dias, M. P.; Phillips, R. A. y Granadeiro, J. P. 2011a. Different means to the same end: long-distance migrant seabirds from two colonies differ in behaviour, despite common wintering grounds. *PLoS ONE*, 6: 4-9.

Catry, P.; Granadeiro, J. P.; Ramos, J. A.; Phillips, R. A. y Oliveira, P. 2011b. Either taking it easy or feeling too tired: old Cory's Shearwaters display reduced activity levels while at sea. *Journal of Ornithology*, 152: 549-555.

Catry, P.; Dias, M. P.; Phillips, R. A. y Granadeiro, J. P. 2013. Carry-over effects from breeding modulate the annual cycle of a long-distance migrant: an experimental demonstration. *Ecology*, 94: 1230-1235.

Cherel, Y.; Quillfeldt, P.; Delord, K. y Weimerskirch, H. 2016. Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 3.

Codina-García, M.; Militão, T.; Moreno, J. y González-Solís, J. 2013. Plastic debris in Mediterranean seabirds. *Marine Pollution Bulletin*, 77: 220-226.

Coll, M.; Piroddi, C.; Steenbeek, J.; *et al*. 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS ONE*, 5: e11842.

Cortés, V.; Arcos, J. M. y González-Solís, J. 2017. Seabirds and demersal longliners in the northwestern Mediterranean: factors driving their interactions and bycatch rates. *Marine Ecology Progress Series*, 565: 1-16.

Cote, J.; Clobert, J.; Brodin, T.; Fogarty, S. y Sih, A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 4065-4076.

Croxall, J. P.; Butchart, S. H. M.; Lascelles, B. G.; Stattersfield, A. J.; Sullivan, B.; Symes, A. y Taylor, P. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: a global assessment. *Bird Conservation International*, 22: 1-34.

Davenport, R.; Neuer, S.; Helmke, P.; Pérez-Marrero, J. y Llinas, O. 2002. Primary productivity in the northern Canary Islands region as inferred from SeaWiFS imagery. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49: 3481-3496.

De Juana, E. y Garcia, E. 2015. *The birds of the Iberian Peninsula*. Bloomsbury Publishing. Londres.

Dean, B.; Freeman, R.; Kirk, H.; Leonard, K.; Phillips, R. A.; Perrins, C. M. y Guilford, T. 2012. Behavioural mapping of a pelagic seabird: combining multiple sensors and a hidden Markov model reveals the distribution of at-sea behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*, 10: 20120570.

Del Hoyo, J.; Collar, N. J.; Christie, D. A.; Elliott, A. y Fishpool, L. D. 2014. *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 1*. Lynx Edicions. Barcelona.

Del Hoyo, J.; Collar, N. J. y Kirwan, G. M. 2016. Cory's Shearwater (*Calonectris borealis*). En, Del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J.; Christie, D. A. y De Juana, E. (Eds.): *Handbook of the birds of the world alive*, pp. XXX. Lynx Edicions. Barcelona.

Derhé, M. 2012. Developing a population assessment for Scopoli's and Cory's shearwaters *Calonectris diomedea/Calonectris borealis*. En, Yésou, P.; Baccetti, N. y Sultana, J. (Eds.): *Ecology and conservation of Mediterranean Seabirds and other bird species under the Barcelona Convention. Proceedings of the 13th Medmaravis Pan-Mediterranean Symposium*, pp. 29-38. Medmaravis. Alghero, Cerdeña.

Dias, M. P.; Granadeiro, J. P.; Phillips, R. A.; Alonso, H. y Catry, P. 2011. Breaking the routine: individual Cory's Shearwaters shift winter destinations between hemispheres and across ocean basins. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 1786-1793.

Dias, M. P.; Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2012a. Working the day or the night shift? Foraging schedules of Cory's Shearwaters vary according to marine habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 467: 245-252.

Dias, M. P.; Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2012b. Do seabirds differ from other migrants in their travel arrangements? On route strategies of Cory's Shearwater during its trans-equatorial journey. *PLoS ONE*, 7: e49376.

Dingemanse, N. J.; Kazem, A. J. N.; Réale, D. y Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 25: 81-89.

Esler, D. 2000. Applying metapopulation theory to conservation of migratory birds. *Conservation Biology*, 14: 366-372.

ESRI. 2011. *ArcGIS Desktop: release 10*. Environmental Systems Research Institute. Redlands.

Fayet, A. L.; Freeman, R.; Shoji, A.; Kirk, H. L.; Padget, O.; Perrins, C. M. y Guilford, T. 2016. CarryÐover effects on the annual cycle of a migratory seabird: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 85: 1516-1527.

Felicísimo, Á. M.; Muñoz, J. y González-Solís, J. 2008. Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PLoS ONE*, 3: e2928.

Fieberg, J. y Kochanny, C. O. 2005. Quantifying home-range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1346-1359.

Forin-Wiart, M.-A.; Hubert, P.; Sirguey, P. y Poulle, M.-L. 2015. Performance and accuracy of lightweight and low-cost GPS data loggers according to antenna positions, fix intervals, habitats and animal movements. *PLoS ONE*, 10: e0129271.

Fort, J.; Pettex, E.; Tremblay, Y.; Lorentsen, S.-H.; Garthe, S.; Votier, S. C.; Pons, J.-B.; Siorat, F.; Furness, R. W.; Grecian, W. J.; Bearhop, S.; Montevecchi, W. A. y Grémillet, D. 2012. Meta-population evidence of oriented chain migration in Northern Gannets (*Morus bassanus*). *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 237-242.

Fox, J. W. 2010. *Geolocator manual v8*. British Antarctic Survey. Cambridge.

García, L.; Viada, C.; Moreno-Opo, R.; Carboneras, C.; Alcalde, A. y González, F. 2003. *Impacto*

de la marea negra del Prestige sobre las aves marinas. SEO/BirdLife. Madrid.

García-Barcelona, S.; Báez, J. C.; De Urbina, J. M. O.; Gómez-Vives, M. J.; Macías, D.; Garc, S. y Mac, D. 2013. By-catch of Cory's Shearwater in the commercial longline fisheries based in the Mediterranean Coast and operating in east Atlantic waters. *Collective Volume of Scientific Papers-ICCAT*, 69: 1929-1934.

Garriga, J. y Bartumeus, F. 2016. *The EMbC R-package: quick reference*. CRAN R Project. *https://cran.r-project.org/*.

Garriga, J.; Palmer, J. R.; Oltra, A. y Bartumeus, F. 2016. Expectation-maximization binary clustering for behavioural annotation. *Plos One*, 11: e0151984.

Genovart, M.; Thibault, J. C.; Igual, J. M.; Bauzà-Ribot, M. D. M.; Rabouam, C. y Bretagnolle, V. 2013. Population structure and dispersal patterns within and between Atlantic and Mediterranean populations of a large-range pelagic seabird. *PLoS ONE*, 8: e70711.

Giannoulaki, M.; Machias, A. y Tsimenides, N. 1999. Ambient luminance and vertical migration of the Sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 178: 29-38.

Gómez-Díaz, E.; González-Solís, J.; Peinado, M. A. y Page, R. D. M. 2006. Phylogeography of *Calonectris* Shearwaters using molecular and morphometric data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41: 322-332.

Gómez-Díaz, E.; González-Solís, J. y Peinado, M. A. 2009. Population structure in a highly pelagic seabird, the Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*: an examination of genetics, morphology and ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 382: 197-209.

González-Solís, J.; Croxall, J. P.; Oro, D. y Ruiz, X. 2007. Trans-equatorial migration and mixing in the wintering areas of a pelagic seabird. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 297-301.

González-Solís, J.; Felicisimo, A.; Fox, J. W.; Afanasyev, V.; Kolbeinsson, Y. y Muñoz, J. 2009. Influence of sea surface winds on Shearwater migration detours. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 221-230.

Granadeiro, J. P. 1991. The breeding biology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea borealis* on Berlanga Island, Portugal. *Seabird*, 13: 30-39.

Granadeiro, J. P.; Burns, M. D. y Furness, R. W. 1998a. Patterns of activity and burrow attendance in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* as revealed by a novel logging technique. *Ibis*, 140: 458-466.

Granadeiro, J. P.; Monteiro, L. R. y Furness, R. W. 1998b. Diet and feeding ecology of Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* in the Azores, north-east Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 166: 267-276.

Grecian, W. J.; Witt, M. J.; Attrill, M. J.; Bearhop, S.; Becker, P. H.; Egevang, C.; Furness, R. W.; Godley, B. J.; González-Solís, J.; Grémillet, D.; Kopp, M.; Lescroël, A.; Matthiopoulos, J.; Patrick, S. C.; Peter, H.-U.; Phillips, R. A.; Stenhouse, I. J. y Votier, S. C. 2016. Seabird diversity hotspot linked to ocean productivity in the Canary Current large marine ecosystem. *Biology Letters*, 12: 20160024.

Gu, Z.; Gu, L.; Eils, R.; Schlesner, M. y Brors, B. 2014. Circlize implements and enhances circular visualization in R. *Bioinformatics*, 30: 2811-2812.

Guilford, T.; Wynn, R.; McMinn, M.; Rodríguez, A.; Fayet, A.; Maurice, L.; Jones, A. y Meier, R. 2012. Geolocators reveal migration and pre-breeding behaviour of the critically endangered Balearic Shearwater *Puffinus mauretanicus*. *PLoS ONE*, 7: e33753.

Gunnarsson, F.; Bergman, N.; Forssell, U.; Jansson, J.; Karlsson, R. y Nordlund, P. J. 2002. Particle filters for positioning, navigation, and tracking. *IEEE Transactions on Signal Processing*, 50: 425-437.

Harrison, X. A.; Blount, J. D.; Inger, R.; Norris, D. R. y Bearhop, S. 2011. CarryÐover effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80: 4-18.

Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503: 163-170.

Hazen, E. L.; Maxwell, S. M.; Bailey, H.; Bograd, S. J.; Hamann, M.; Gaspar, P.; Godley, B. J. y Shillinger, G. L. 2012. Ontogeny in marine tagging and tracking science: technologies and data gaps. *Marine Ecology Progress Series*, 457: 221-240.

Hazen, E. L.; Palacios, D. M.; Forney, K. A.; Howell, E. A.; Becker, E.; Hoover, A. L.; Irvine, L.; DeAngelis, M.; Bograd, S. J.; Mate, B. R. y Bailey, H. 2016. WhaleWatch: a dynamic management tool for predicting blue whale density in the California Current. *Journal of Applied Ecology*, 54: 1415-1428.

Hedd, A.; Montevecchi, W. A.; Phillips, R. A. y Fifield, D. A. 2014. Seasonal sexual segregation by monomorphic Sooty Shearwaters *Puffinus*

griseus reflects different reproductive roles during the pre-laying period. *PLoS ONE*, 9: e85572.

Helm, B. 2006. Zugunruhe of migratory and non-migratory birds in a circannual context. *Journal of Avian Biology*, 37: 533-540.

Hernández-León, S. 1991. Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Marine Biology*, 109: 141-147.

Hernández-León, S.; Gómez, M. y Arístegui, J. 2007. Mesozooplankton in the Canary Current System: the coastal-ocean transition zone. *Progress in Oceanography*, 74: 397-421.

Hijmans, R. J. 2016. *Raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8. https://CRAN.R-project.org/package=raster*

Hill, R. D. 1994. Theory of geolocation by light levels. En, Le Boeuf, B. J. y Laws, R. M. (Eds.): *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*, pp. 227-236. University of California Press. Berkeley.

Hooker, S. K.; Cañadas, A.; Hyrenbach, K.; Corrigan, C.; Polovina, J. J. y Reeves, R. 2011. Making protected area networks effective for marine top predators. *Endangered Species Research*, 13: 203-218.

Igual, J. M.; Forero, M. G.; Tavecchia, G.; González-Solís, J.; Martínez-Abraín, A.; Hobson, K. A.; Ruiz, X. y Oro, D. 2005. Short-term effects of data-loggers on Cory's Shearwater (*Calonectris diomedea*). *Marine Biology*, 146: 619-624.

Imber, M. J. 1973. The food of Grey-Faced Petrels (*Pterodroma macroptera gouldi* - Hutton), with special reference to diurnal vertical migration of their prey. *Journal of Animal Ecology*, 42: 645-662.

Jenouvrier, S.; Tavecchia, G.; Thibault, J. C.; Choquet, R. y Bretagnolle, V. 2008. Recruitment processes in long-lived species with delayed maturity: estimating key demographic parameters. *Oikos*, 117: 620-628.

Jodice, P. G. R. y Suryan, R. M. 2010. The transboundary nature of seabird ecology. En, Trombulak, S. C. y Baldwin, R. (Eds.): *Landscape-scale conservation planning*, pp. 139-165. Springer. Dordrecht.

Jones, H. P.; Tershy, B. R.; Zavaleta, E. S.; Croll, D. A.; Keitt, B. S.; Finkelstein, M. E. y Howald, G. R. 2008. Severity of the effects of invasive rats on seabirds: a global review. *Conservation Biology*, 22: 16-26.

Jouanin, C.; Mougin, J.-L. y Stahl, J. C. 2001. Prelaying exodus of Cory's Shearwaters (*Calonectris diomedea borealis*) on Selvagem Grande. *Journal für Ornithologie*, 147: 212-217.

Kays, R.; Crofoot, M. C.; Jetz, W. y Wikelski, M. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*, 348: aaa2478.

Kie, J. G.; Matthiopoulos, J.; Fieberg, J.; Powell, R. A.; Cagnacci, F.; Mitchell, M. S.; Gaillard, J.-M. y Moorcroft, P. R. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365: 2221-2231.

Lascelles, B. G.; Taylor, P. R.; Miller, M. G. R.; Dias, M. P.; Oppel, S.; Torres, L.; Hedd, A.; Le Corre, M.; Phillips, R. A.; Shaffer, S. A.; Weimerskirch, H. y Small, C. 2016. Applying global criteria to tracking data to define important areas for marine conservation. *Diversity and Distributions*, 22: 422-431.

Le Mao, P. y Yésou, P. 1993. The annual cycle of Balearic Shearwaters and western Mediterranean Yellow-Legged Gulls: some ecological considerations. En, Aguilar, J. S.; Monbaillu, X. y Paterson, A. M. (Eds.): *Status and conservation of seabirds. Proceedings of the 2nd Mediterranean Seabird Symposium*, pp. 135-145. SEO/BirdLife y Medmaravis. Madrid.

Lisovski, S.; Hewson, C. M.; Klaassen, R. H. G.; Korner-Nievergelt, F.; Kristensen, M. W. y Hahn, S. 2012. Geolocation by light: accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 603-612.

Longhurst, A. R. 1998. *Ecological geography of the sea*. Academic Press. San Diego.

López-López, P. 2016. Individual-based tracking systems in Ornithology: welcome to the era of big data. *Ardeola*, 63: 103-136.

Lorenzo, J. A. 2004. Pardela cenicienta *Calonectris diomedea borealis*. En, Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.): *Libro rojo de las aves de España*, pp. 43-45. Dirección General para la Biodiversidad y SEO/BirdLife. Madrid.

Louzao, M.; Bécares, J.; Rodríguez, B.; Hyrenbach, K. D.; Ruiz, A. y Arcos, J. M. 2009. Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key marine areas for seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 183-197.

Louzao, M.; Pinaud, D.; Péron, C.; Delord, K.; Wiegand, T. y Weimerskirch, H. 2011. Conserving pelagic habitats: seascape modelling of an oceanic top predator. *Journal of Applied Ecology*, 48: 121-132.

Louzao, M.; Wiegand, T.; Bartumeus, F. y Weimerskirch, H. 2014. Coupling instantaneous energy-budget models and behavioural mode analysis to estimate optimal foraging

strategy: an example with wandering albatrosses. *Movement Ecology*, 2: 8.

Louzao, M.; Afán, I.; Santos, M. y Brereton, T. 2015. The role of climate and food availability on driving decadal abundance patterns of highly migratory pelagic predators in the Bay of Biscay. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: 90.

Magalhães, M. C.; Santos, R. S. y Hamer, K. C. 2008. Dual-foraging of Cory's Shearwaters in Azores: feeding locations, behaviour at sea and implications for food provisioning of chicks. *Marine Ecology Progress Series*, 359: 283-293.

Martí, R. y Del Moral, J. C. (Eds.). 2003. *Atlas de las aves reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y SEO/BirdLife. Madrid.

Mateos-Rodríguez, M. 2010. *Aplicación de la tecnología de radar al estudio de la migración de las aves marinas a través del estrecho de Gibraltar*. Tesis doctoral. Universidad de Cádiz. Cádiz.

Mateos-Rodríguez, M.; Arroyo, G. M.; Rodríguez, A.; Cuenca, D. y De la Cruz, A. 2010. Calibration of visually estimated distances to migrating seabirds with radar measurements. *Journal of Field Ornithology*, 81: 302-309.

Mateos-Rodríguez, M.; Thomas, L. y Arroyo, G. M. 2012. The development and use of a method to fill time gaps in migration counts. *Condor*, 114: 513-522.

Mays, G.; Durand, J. M. y Gómez, G. 2006. Première nidification du Puffin Cendré *Calonectris diomedea* sur la façade atlantique française. *Ornithos*, 13: 316-319.

McConnell, B. J.; Chambers, C. y Fedak, M. A. 1992. Foraging ecology of southern Elephant Seals in relation to the bathymetry and productivity of the southern ocean. *Antarctic Science*, 4: 393-398.

Merkel, B.; Phillips, R. A.; Descamps, S.; Yoccoz, N. G.; Moe, B. y Strøm, H. 2016. A probabilistic algorithm to process geolocation data. *Movement Ecology*, 4: 26.

Missagia, R. V.; Ramos, J. A.; Louzao, M.; Delord, K.; Weimerskirch, H. y Paiva, V. H. 2015. Year-round distribution suggests spatial segregation of Cory's Shearwaters, based on individual experience. *Marine Biology*, 162: 2279-2289.

Monteiro, L. R. y Furness, R. W. 1996. Moult of Cory's Shearwater during the breeding season. *The Condor*, 98: 216-221.

Mougin, J.-L.; Jouanin, C.; Roux, F. y Zino, F. 2000. Fledging weight and juvenile survival of Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* on Selvagem Grande. *Ringing & Migration*, 20: 107-110.

Mouriño, J.; Arcos, F.; Salvadores, R.; Sandoval, A. y Vidal, C. 2003. Status of the Balearic Shearwater (*Puffinus mauretanicus*) on the Galician coast (NW Iberian Peninsula). *Scientia Marina*, 67: 135-142.

Müller, M. S.; Massa, B.; Phillips, R. A. y Dell'Omo, G. 2014. Individual consistency and sex differences in migration strategies of Scopoli's Shearwater *Calonectris diomedea* despite systematic year differences. *Current Zoology*, 60: 631-641.

Munilla, I.; Genovart, M.; Paiva, V. H. y Velando, A. 2016. Colony foundation in an oceanic seabird. *PLoS ONE*, 11: e0147222.

Murray, M. R. y Fuller, D. L. 2000. *A critical review of the effects of marking on the biology of vertebrates*. Columbia University Press. Nueva York.

Navarro, J. y González-Solís, J. 2009. Environmental determinants of foraging strategies in Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea* breeding on the Canary Island, NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 378: 259-267.

Navarro, J.; González-Solís, J. y Viscor, G. 2007. Nutritional and feeding ecology in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea* during breeding. *Marine Ecology Progress Series*, 351: 261-271.

Navarro, J.; Forero, M. G.; González-Solís, J.; Igual, J. M.; Bécares, J. y Hobson, K. A. 2009. Foraging segregation between two closely related shearwaters breeding in sympatry. *Marine Ecology Progress Series*, 398: 259-274.

Newton, I. 2008. *The migration ecology of birds*. Academic Press. Amsterdam.

Newton, I. 2010. *Bird migration*. Harper Collins Publisher. Londres.

Norris, D. R. y Marra, P. P. 2007. Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 109: 535-547.

Paiva, V. H.; Geraldes, P.; Ramírez, I.; Meirinho, A.; Garthe, S. y Ramos, J. A. 2010. Foraging plasticity in a pelagic seabird species along a marine productivity gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 398: 259-274.

Paiva, V. H.; Geraldes, P.; Marques, V.; Rodríguez, R.; Garthe, S. y Ramos, J. A. 2013a. Effects of environmental variability on different trophic levels of the North Atlantic food web. *Marine Ecology Progress Series*, 477: 15-28.

Paiva, V. H.; Geraldes, P.; Ramírez, I.; Werner, A.; Garthe, S. y Ramos, J. A. 2013b. Overcoming difficult times: the behavioural resilience of a

marine predator when facing environmental stochasticity. *Marine Ecology Progress Series*, 486: 277-288.

Paleczny, M.; Hammill, E.; Karpouzi, V. S. y Pauly, D. 2015. Population trend of the world's monitored seabirds, 1950-2010. *Plos One*, 10: e0129342.

Pante, E. y Simon-Bouhet, B. 2013. Marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *Plos One*, 8: e73051.

Paterson, A. M. 1997. *Las aves marinas de España y Portugal: península Ibérica, islas Baleares, Canarias, Azores y Madeira*. Lynx Edicions. Barcelona.

Pebesma, E. J. y Bivand, R. S. 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R news*, 5: 1-21.

Pérez, C.; Granadeiro, J. P.; Dias, M. P.; Alonso, H. y Catry, P. 2014. When males are more inclined to stay at home: insights into the partial migration of a pelagic seabird provided by geolocators and isotopes. *Behavioural Ecology*, 25: 313-319.

Pérez, E. N. y Barton, E. D. 2001. Seasonal and interannual variability of the Canary Current. *Scientia Marina*, 65: 205-213.

Péron, C. y Grémillet, D. 2013. Tracking through life stages: adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. *PLoS ONE*, 8: e72713.

Phalan, B.; Phillips, R. A.; Silk, J. R. D.; Afanasyev, V.; Fukuda, A.; Fox, J. W.; Catry, P.; Higuchi, H.; Croxall, J. P. y Georgia, S. 2007. Foraging behaviour of four albatross species by night and day. *Marine Ecology Progress Series*, 340: 271-286.

Phillips, R. A.; Xavier, J. C. y Croxall, J. P. 2003. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *The Auk*, 120: 1082-1090.

Phillips, R. A.; Silk, J. R. D.; Croxall, J. P.; Afanasyev, V. y Briggs, D. R. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 265-272.

Phillips, R. A.; Lewis, S.; González-Solís, J. y Daunt, F. 2017. Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 578: 117-150.

R Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing. Version 3.3.0*. CRAN R Project. *https://cran.r-project.org/*.

Rakhimberdiev, E.; Winkler, D. W.; Bridge, E.; Seavy, N. E.; Sheldon, D.; Piersma, T. y Saveliev, A. 2015. A hidden Markov model for reconstructing animal paths from solar geolocation loggers using templates for light intensity. *Movement Ecology*, 3: 25.

Rakhimberdiev, E.; Senner, N. R.; Verhoeven, M. A.; Winkler, D. W.; Bouten, W. y Piersma, T. 2016. Comparing inferences of solar geolocation data against high-precision GPS data: annual movements of a double-tagged Black-Tailed Godwit. *Journal of Avian Biology*, 47: 589-596.

Ramírez, I.; Geraldez, P.; Merinho, A.; Amorim, P. y Paiva, V. H. 2008. Áreas Importantes para as Aves Marinhas em Portugal. Sociedade Portuguesa para o Estudo das Aves (SPEA). Lisboa.

Ramos, R. y González-Solís, J. 2012. Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 258-266.

Ramos, R.; Militão, T.; González-Solís, J. y Ruiz, X. 2009. Moulting strategies of a long-distance migratory seabird, the Mediterranean Cory's Shearwater *Calonectris diomedea diomedea*. *Ibis*, 151: 151-159.

Ramos, R.; Granadeiro, J. P.; Rodríguez, B.; Navarro, J.; Paiva, V. H.; Bécares, J.; Reyes-González, J. M.; Fagundes, I.; Ruiz, A.; Arcos, J. M.; González-Solís, J. y Catry, P. 2013. Meta-population feeding grounds of Cory's Shearwater in the subtropical Atlantic Ocean: implications for the definition of Marine Protected Areas based on tracking studies. *Diversity and Distributions*, 19: 1284-1298.

Ramos, R.; Sanz, V.; Militão, T.; Bried, J.; Neves, V. C.; Biscoito, M.; Phillips, R. A.; Zino, F. y González-Solís, J. 2015. Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*). *Journal of Biogeography*, 42: 1651-1664.

Reyes-González, J. M. y González-Solís, J. 2016. Pardela cenicienta *Calonectris diomedea*. En, Salvador, A. y Morales, M. B. (Eds.): *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. *http://digital.csic.es/bitstream/10261/109461/5/caldio_v2.pdf* y *http://digital.csic.es/bitstream/10261/140831/1/calbor_v1.pdf*

Rich, C. y Longcore, T. 2006. *Ecological consequences of artificial night lighting*. Island Press. Washington DC.

Ristic, B.; Arulampalam, S. y Gordon, N. 2004. *Beyond the Kalman filter: particle filters for tracking applications*. Artech House. Boston.

Rodríguez, A.; Rodríguez, B. y Carrasco, M. N. 2012. High prevalence of parental delivery of plastic debris in Cory's Shearwaters (*Calonectris*

diomedea). *Marine Pollution Bulletin*, 64: 2219-2223.

Roscales, J. L.; Muñoz-Arnanz, J.; González-Solís, J. y Jiménez, B. 2010. Geographical PCB and DDT patterns in Shearwaters (*Calonectris* sp.) breeding across the NE Atlantic and the Mediterranean archipelagos. *Environmental Science y Technology*, 44: 2328-2334.

Rubolini, D.; Maggini, I.; Ambrosini, R.; Imperio, S.; Paiva, V. H.; Gaibani, G.; Saino, N. y Cecere, J. G. 2015. The effect of moonlight on Scopoli's Shearwater *Calonectris diomedea* colony attendance patterns and nocturnal foraging: a test of the foraging efficiency hypothesis. *Ethology*, 121: 284-299.

Ruiz, A. y Martí, R. 2004. *La pardela balear*. SEO/BirdLife y Conselleria de Medi Ambient del Govern de les Illes Balears. Madrid.

Sage, B. L. 1968. Ornithological transects in the North Atlantic. *Ibis*, 110: 1-16.

Sandoval Rey, A. 2016. *Las aves marinas de Estaca de Bares. Un diario personal*. Tundra Ediciones. Castellón.

Sangster, G.; Collinson, J. M.; Crochet, P. A.; Knox, A. G.; Parkin, D. T. y Votier, S. C. 2012. Taxonomic recommendations for British birds: eighth report. *Ibis*, 154: 874-883.

Sanz-Aguilar, A.; Igual, J. M.; Tavecchia, G.; Genovart, M. y Oro, D. 2016. When immigration mask threats: the rescue effect of a Scopoli's Shearwater colony in the Western Mediterranean as a case study. *Biological Conservation*, 198: 33-36.

Scales, K. L.; Miller, P. I.; Embling, C. B.; Ingram, S. N.; Pirotta, E.; Stephen, C. y Votier, S. C. 2014. Mesoscale fronts as foraging habitats: composite front mapping reveals oceanographic drivers of habitat use for a pelagic seabird. *Journal of the Royal Society Interface*, 11: 20140679.

Scales, K. L.; Miller, P. I.; Varo-Cruz, N.; Hodgson, D.; Hawkes, L. y Godley, B. 2015. Oceanic Loggerhead Turtles *Caretta caretta* associate with thermal fronts: evidence from the Canary Current Large Marine Ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 519: 195-207.

Shoji, A.; Aris-Brosou, S.; Fayet, A.; Padget, O.; Perrins, C. y Guilford, T. 2015. Dual foraging and pair coordination during chick provisioning by Manx Shearwaters: empirical evidence supported by a simple model. *Journal of Experimental Biology*, 218: 2116-2123.

Sih, A.; Cote, J.; Evans, M.; Fogarty, S. y Pruitt, J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, 15: 278-289.

Simons, R. A. 2011. *ERDDAP-The Environmental Research Division's Data Access Program*. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). Department of Commerce. Boulder.

Soriano-Redondo, A.; Cortés, V.; Reyes-González, J. M.; Guallar, S.; Bécares, J.; Rodríguez, B.; Arcos, J. M. y González-Solís, J. 2016. Relative abundance and distribution of fisheries influence risk of seabird bycatch. *Scientific Reports*, 6: 37373.

Southern, W. E. 1964. Additional observations on winter Bald Eagle populations: including remarks on biotelemetry techniques and immature plumages. *The Wilson Bulletin*, 76: 121-137.

Tellería, J. L. 1981. *La migración de las aves en el estrecho de Gibraltar. Vol. II. Aves no planeadoras*. Universidad Complutense de Madrid. Madrid.

Thaxter, C. B.; Ross-Smith, V. H.; Clark, J. A.; Clark, N. A.; Conway, G. J.; Masden, E. A.; Wade, H. M.; Leat, E. H. K.; Gear, S. C.; Marsh, M.; Booth, C.; Furness, R. W.; Votier, S. C. y Burton, N. H. K. 2016. Contrasting effects of GPS device and harness attachment on adult survival of Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* and Great Skuas *Stercorarius skua*. *Ibis*, 158: 279-290.

Tremblay, Y.; Robinson, P. W. y Costa, D. P. 2009. A parsimonious approach to modeling animal movement data. *PLoS ONE*, 4: e4711.

Valeiras, J. 2003. Attendance of scavenging seabirds at trawler discards off Galicia, Spain. *Scientia Marina*, 67: 77-82.

Vandenabeele, S. P.; Wilson, R. y Grogan, A. 2011. Tags on seabirds; how seriously are we considering instrument-induced behaviours? *Animal Welfare*, 20: 559-571.

Votier, S. C.; Birkhead, T. R.; Oro, D.; Trinder, M.; Grantham, M. J.; Clark, J. A.; McCleery, R. H. y Hatchwell, B. J. 2008. Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology*, 77: 974-983.

Webster, M. S.; Marra, P. P.; Haig, S. M.; Bensch, S. y Holmes, R. T. 2002. Links between worlds: unravelling migratory connectivity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 76-83.

Wedding, L. M.; Maxwell, S. M.; Hyrenbach, D.; Dunn, D. C.; Roberts, J. J.; Briscoe, D.; Hines, E. y Halpin, P. N. 2016. Geospatial approaches to support pelagic conservation planning and adaptive management. *Endangered Species Research*, 30: 1-9.

Weimerskirch, H.; Chastel, O.; Ackermann, L.; Chaurand, T.; Cuenot-Chaillet, F.; Hindermeyer, X. y Judas, J. 1994. Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Animal Behaviour*, 47: 472-476.

Weimerskirch, H.; Wilson, R. P. y Lys, P. 1997. Activity pattern of foraging in the Wandering Albatross: a marine predator with two modes of prey searching. *Marine Ecology Progress Series*, 151: 245-254.

Weimerskirch, H. y Wilson, R. P. 2000. Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature*, 406: 955-956.

Werner, A. C.; Paiva, V. H. y Ramos, J. A. 2014. On the "real estate market": individual quality and the foraging ecology of male Cory's Shearwaters. *The Auk*, 131: 265-274.

Wickham, H. 2009. G*gplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer. Nueva York.

Wilcox, C.; Sebille, E. Van y Denise, B. 2015. Threat of plastic pollution to seabirds is global, pervasive, and increasing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 11899-11904.

Wilson, R. P. y Vandenabeele, S. P. 2012. Technological innovation in archival tags used in seabird research. *Marine Ecology Progress Series*, 451: 245-262.

Wilson, R. P.; Ducamp, J. J.; Rees, W. G.; Culik, B. M. y Niekamp, K. 1992. Estimation of location: global coverage using light intensity. En, Priede, I. G. y Swift, S. M. (Eds.): *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*, pp. 131-134. Ellis Horwood Series in Environmental Management, Science & Technology. Ellis Horwood Ltd. Nueva York.

Wood, A. G.; Naef-Daenzer, B.; Prince, P. A. y Croxall, J. P. 2000. Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of Kernel estimation to albatross locations. *Journal of Avian Biology*, 31: 278-286.

Yamamoto, T.; Takahashi, A.; Yoda, K.; Katsumata, N.; Watanabe, S.; Sato, K. y Trathan, P. N. 2008. The lunar cycle affects at-sea behaviour in a pelagic seabird, the Streaked Shearwater, *Calonectris leucomelas*. *Animal Behaviour*, 76: 1647-1652.

Pardela cenicienta levantando el vuelo al atardecer.
© Jacob González-Solís

10 AGRADECIMIENTOS

Los autores queremos aprovechar esta publicación para agradecer la colaboración recibida por un enorme número de personas, y el apoyo y beneplácito de numerosas administraciones. Sin su apoyo, los datos aquí presentados no podrían haber sido recogidos. La ayuda de todos ha sido fundamental, pero pedimos disculpas de antemano si olvidamos mencionar a alguno de ellos.

Gracias a todos los estudiantes que colaboraron con el grupo de investigación en aves marinas del Departamento de Biología Animal (ahora denominado Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales), ayudando a realizar en estos años el complicado trabajo de campo que llevamos a cabo en las diferentes colonias. La mayoría, estudiantes de la *Universitat de Barcelona,* pero algunos también procedentes de otras universidades: Joan Ferrer, Elisa Miquel, David Torrens, Neus Matamalas, Andrea Soriano, Marta Cruz, Carlos Soria, Marina Codina, Manuel López, Erik Rodríguez, Ignacio de Diego, Laura Zango, Javier Moreno, Ana I. García-Cervigón, Néstor Pérez, Rosana Arizmendi, Antonio Vulcano, Víctor Sanz, Laura M. Stefan, Vero Cortés, Amaia Mendinueta, Iballa de Vicente, Marta Riera, Laila Aranda, Marina Pastor, Herculano Dinis, Chantal Astall, Robert Manzano, Jordi Escoruela, Helena Navalpotro, Patricia Serrano, María Smirly, Alessandro Guici, Carlos Passos, Laura Martínez, Aïda Sabaté, Lluis Coll y Yaiza Parra.

Nuestro agradecimiento especial a Juan Bécares y Beneharo Rodríguez, grandes profesionales y amigos, que coordinaron algunas de las campañas de marcaje en los proyectos de SEO/BirdLife que han contribuido a este trabajo. Luis Barroso, Santiago Bateman, Javier Blasco, Albert Cama, Raül Escandell, Laura Gangoso, David García, Marcel Gil, Óscar Macián, Rut Martínez, Juan Manuel Martínez-Carmona, Eli Miralles, Walo Moreno, Airam Rodríguez, Blanca Sarzo, José Torrent y Gustavo Tejera también participaron en el trabajo de campo de las campañas de SEO/BirdLife. En Veneguera, una de nuestras colonias de trabajo más importantes, el inicio hace más de una década de nuestro trabajo fue gracias al esfuerzo de Joan Navarro y Elena Gómez Díaz. El trabajo en las islas Cíes no hubiera sido posible sin la implicación de Álvaro Barros y la ayuda de Paula Rodríguez Lapido, Ricardo Álvarez y el resto del personal del Parque Nacional de Islas Atlánticas. Nuestro agradecimiento igualmente a Gustavo Tejera, y al personal del Parque Nacional de Timanfaya, por facilitarnos los trabajos en Lanzarote y en este parque. En el acceso al islote de Alegranza contamos con el apoyo de Moncho, Melo y Yeyo, la tripulación del César Manrique, y con el apoyo de David Duarte y Jeremías para acceder al islote de Montaña Clara. En el Parque Nacional de Cabrera contamos con el importante apoyo logístico del personal del parque: Joan y Pere, Joan Bover, Eduardo, Jorge, Dani, Ángel y Toni Calafell. Miguel McMinn también nos facilitó valiosa información al inicio de los trabajos en Cabrera. Gracias también a los miembros de la asociación ANSE y el grupo Rodopechys, a Jacinto Martínez Ródenas, a Ángel Sallent y a sus voluntarios, que ayudaron en los marcajes en los islotes de Murcia y Almería. En Columbretes contamos con el apoyo del personal del Parque Natural y de la Reserva: Lucía Gimeno, Kike Sánchez, Manuela Viñes, Bruno Sabater, Guillermo Portilla, Juan Torres, Vicente Ferris, Xavi del Señor, Eva Mestre y Patricia González. Joan Navarro, Isabel Afán, Laura Cardador, Manuela Forero y Francisco Ramírez participaron en los marcajes de islas Chafarinas, donde contaron con el apoyo del personal del OAPN: Gonzalo Martínez, Javier Díaz, Ángel Sanz, y Javier Zapata. Víctor García Matarranz, del Ministerio de Medio Ambiente, también participó con su ayuda en algunas de las campañas que han contribuido a esta monografía.

Muchas son las personas en Gran Canaria a las que mostrar nuestro agradecimiento, y sin las cuales nuestras intensas campañas en Veneguera habrían sido mucho más complicadas. Un enorme e infinito agradecimiento a Loli Estévez, por estar siempre dispuesta a facilitarnos el trabajo y la logística en Gran Canaria, siempre

recibiéndonos con una sonrisa y ayudándonos en todo lo posible. También debemos agradecer a Pascual Calabuig su apoyo en numerosas ocasiones desde el Centro de Fauna de Tafira. El personal de la Finca Tabaibales Costa Canaria, especialmente Juan, Alexis y Yerou Lobo, siempre colaboró con nosotros y nos facilitó nuestro trabajo en su finca. En Mogán, Juan y Pepa nos ayudaron con el alojamiento y el día a día durante las largas campañas de verano. Nuestro más sincero agradecimiento también a los pescadores de las cofradías de pescadores de Puerto de Mogán (a Rubén, y a Carmelo y José, del Ascada), de Arguineguín (Kiko) y de Taliarte (Cuco), en Gran Canaria, por su apoyo y confianza en los muchachos de las pardelas, y por su respeto a estas aves y su amor a la mar. Por último, un sentido agradecimiento a Manolo Quesada, por su cercanía, su amabilidad y su confianza, y por habernos enseñado mucho de los que habitan bajo el agua y conviven con las pardelas, y a como divisar a kilómetros de distancia los "averíos" en el mar.

Los trabajos en el islote de Pantaleu fueron posibles gracias a la implicación en estos años de Daniel Oro y los miembros del Grupo de Ecología de Poblaciones del IMEDEA-CSIC, por lo que agradecemos especialmente la colaboración a Dani Oro, Albert Fernández, Giacomo Tavecchia, Alejandro Martínez, Ana Sanz, Andreu Rotger, Meritxell Genovart, Pilar Santidrian, Serena Manserra, Noelia Hernández, Ana Payo y Enric Real. También tenemos que agradecer a Martí Mayol, director del Parque Natural de Dragonera, al que pertenece el islote de Pantaleu, que nos facilitase los trabajos en el islote todos estos años.

Los trabajos que se engloban en esta monografía no habrían podido llevarse a cabo sin el apoyo del personal de las diferentes administraciones: Pascual Calabuig, Carlos Canella, Miguel Ángel Peña, Gorgonio Días, Elena Mateo, Trinidad Melgarejo, Luis Pascual, Jeremías Cabrera, Pedro Toledo, Joan Mayol, Joan Terrasa, Martí Mayol, Vicente Piorno, Pepín Fernández Bouzas, Pep Amengual, Juan Jiménez, Emilio Aledo, Juan Carlos Nevado Ariza y Mariano Paracuellos. En el mismo sentido, nuestro agradecimiento al trabajo realizado por las diferentes entidades de anillamiento, en especial a Arantza Leal (SEO/BirdLife) y a Raül Aymí (ICO).

Para la modelización de los datos de geolocalización contamos con el apoyo de Yan Tremblay (UMR-MARBEC, Francia) y para el análisis de corredores migratorios con Simon Benhamou (CEFE/CNRS, Francia). Especial agradecimiento también para Frederic Bartumeus y Joan Garriga (CEAB-CSIC), por ayudarnos en las fases iniciales del uso de su algoritmo de clasificación comportamental, y que a la larga se convirtió en una pieza fundamental de nuestros análisis. Vaya para todos ellos también nuestro sincero agradecimiento.

Maties Rebassa y Javier Elorriaga cedieron amablemente las fotografías de aves marcadas con geolocalizador y registrador GPS que ilustran este libro y que con una buena dosis de suerte pudieron captar. Gracias también al resto de autores que con la cesión de sus magníficas fotografías han contribuido a enriquecer este libro. Nuestro agradecimiento también a Martí Franch por la ilustración que abre esta monografía.

Por último, nuestro agradecimiento a las diferentes administraciones que concedieron los permisos pertinentes: Gobierno Canario y Cabildos de Gran Canaria y Lanzarote, *Servei de Protecció de Especies* del Gobierno Balear, *Dirección Xeral de Conservación da Natureza da Consellería de Medio Ambiente, Territorio e Infraestruturas de la Xunta* de Galicia, Organismo Autónomo Parques Nacionales, administraciones de los Parques Nacionales de Cabrera, Timanfaya e Islas Atlánticas, Refugio Nacional de Caza de Chafarinas, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio de la Junta de Andalucía, *Consellería* de Infraestructuras, Territorio y Medio Ambiente de la Generalitat Valenciana, y Consejería de Agua, Agricultura y Medio Ambiente de la Región de Murcia.

Queremos agradecer a Juan Carlos del Moral, de SEO/BirdLife, todo su trabajo de coordinación y apoyo al programa Migra desde sus inicios, y a Carmen Recio, de Fundación Iberdrola España, por defender y creer desde el principio y en todo momento en este programa de seguimiento de aves.

Esta monografía constituye la tercera publicación técnica del programa Migra de SEO/BirdLife (www.migraciondeaves.org). Los trabajos de edición y maquetación de esta publicación se han llevado a cabo en el marco de este programa, cuyo principal financiador es la Fundación Iberdrola España.

Los datos recogidos en esta monografía se obtuvieron en el marco de diferentes proyectos financiados por los siguientes organismos:

Proyectos de la *Universitat de Barcelona*

- Gobierno de España, Programa Nacional de Biodiversidad, Ciencias de la Tierra y Cambio Global (Biodiversidad): *CGL2006-01315/BOS & CGL2006-27909-E/BOS.*
- Gobierno de España, Ministerio de Ciencia e Innovación, Plan Nacional de I+D+i: *CGL2009-11278/BOS.*
- Gobierno de España, Ministerio de Economía y Competitividad, Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación: *CGL2013-42585-P.*
- Gobierno de España, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente: *1248/2014.*
- Fundación Biodiversidad: *18PCA4328.*
- Fundación Biodiversidad y Fondo Europeo de Pesca: *20121964-FEP.*
- Fundación Banco Bilbao Vizcaya Argentaria: *BIOCON04/099.*
- Generalitat de Catalunya: *2005SGR00744*; *2009SGR963*; *2014SGR1155.*
- Comisión Europea: *CIG9 FP7-PEOPLE-2013-CIG.*
- SEO/BirdLife y Fundación Iberdrola España: *Programa Migra.*

Proyectos del IMEDEA-CSIC

- Gobierno de España, Ministerio de Ciencia e Innovación, Plan Nacional de I+D+i: *CGL2009-08298.*
- Gobierno de España, Ministerio de Economía y Competitividad, Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación: *CLG2013-42203-R.*

Proyectos de SEO/BirdLife

- Unión europea: LIFE04NAT/ES/000049.
- Unión europea: *LIFE+ Indemares LIFE07NAT/E/000732*.
- Unión europea: *Interreg FAME*.
- Fundación Iberdrola España: *Proyecto Migra*.

Los autores de este trabajo contaron con el apoyo económico de los siguientes programas y organismos públicos:

- José Manuel de los Reyes González: *FPU-AP2009-2163* (Min. Educación), *OAPN-1248/2014* (Min. Agr., Alim. y M. Amb).
- Zuzana Zajková: *APIF/2012* (*Universitat de Barcelona*).
- Virginia Morera-Pujol: *BES-2014-068025* (Min. Econ. y Comp.).
- Fernanda de Felipe: Doutorado Pleno CSF/Proceso *BEX número - 1307/13-4* (Capes-Brasil).
- Teresa Militão: *SFRH/BD/47467/2008* (FCT-Portugal).
- Gaia Dell'Ariccia: *2013-BP-B 00226* (Gen. Catalunya, Prog. Beatriu de Pinós).
- Raül Ramos: *2010-BPA-00173* (Gen. Catalunya, Prog. Beatriu de Pinós); *JCI-2012-11848* (Min. Econ. y Comp., Prog. Juan de la Cierva).

Todos los procesos que implicaron manipulación de los animales se realizaron de acuerdo a la legislación vigente nacional y autonómica de aplicación en cada una de las localidades donde se realizaron los trabajos, y cumpliendo siempre con los criterios de bienestar animal.

Las pardelas cenicientas suelen formar grupos alineados durante la migración.
© José Manuel Arcos

11 SOBRE LOS AUTORES

José Manuel de los Reyes es biólogo y realiza trabajos de investigación, gestión y análisis de bases de datos de seguimiento remoto, así como coordinación de proyectos, en el grupo de ecología de aves marinas del Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales de la *Universitat de Barcelona*, donde realiza su tesis doctoral sobre la consistencia espacio-temporal de las aves marinas. En este tiempo ha trabajado sobre diversos aspectos de su ecología, como la variabilidad en las estrategias de búsqueda de alimento, la migración y distribución anual, la selección de hábitat o la interacción con pesquerías.

https://orcid.org/0000-0001-8311-3235

ResearchGate

Zuzana Zajková es ecóloga y realiza su tesis doctoral en el mismo grupo de investigación de la *Universitat de Barcelona* y en el Centro de Estudios Avanzados del CSIC (Blanes, Girona), trabajando en el estudio de la ecología del movimiento y análisis de patrones de actividad en alta mar de las aves marinas, a través de la combinación de diferentes dispositivos electrónicos y el uso de algoritmos de clasificación de comportamiento.

https://orcid.org/0000-0002-7540-3651

ResearchGate

Virginia Morera-Pujol es bióloga y realiza su tesis doctoral en el mismo grupo de investigación de la *Universitat de Barcelona*, estudiando el rol de las interacciones entre individuos a escala metapoblacional en la ecología espacial de las aves marinas así como su distribución en áreas pelágicas durante la invernada y la conectividad migratoria.

https://orcid.org/0000-0001-6500-5548

ResearchGate

Raül Ramos es doctor en biología por la *Universitat de Barcelona.* Ha trabajado en diversos aspectos como la ecología trófica, la distribución anual, las interacciones estacionales, el uso de marcadores intrínsecos y la epidemiología de aves marinas, particularmente en pardelas y petreles del Atlántico y en gaviotas.

https://orcid.org/0000-0002-0551-8605

ResearchGate

Teresa Militão es doctora en biología por la *Universitat de Barcelona*, donde ha investigado diversos aspectos relacionados con los patrones migratorios de distintas especies de pardelas, a través marcadores intrínsecos, como los isótopos estables, y su uso combinado con la geolocalización.

https://orcid.org/0000-0002-2862-1592

ResearchGate

Fernanda de Felipe es oceanógrafa y en el marco de su tesis doctoral investiga las implicaciones de las diferencias sexuales en la segregación trófica y espacio-temporal de las aves marinas, dentro de las investigaciones del grupo de ecología de aves marinas de la *Universitat de Barcelona.*

ResearchGate

Gaia del'Ariccia es doctora en biología por la Universidad de Zurich. Ha desarrollado trabajos en el ámbito de la orientación y navegación en aves, destacando sus estudios sobre el papel del olfato en diferentes aspectos del comportamiento de las aves marinas como la orientación en mar abierto y el reconocimiento entre congéneres.

ResearchGate

José Manuel Igual es biólogo y anillador experto. Trabaja como técnico superior del Servicio de Ecología de Campo en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, CSIC-UIB), y es miembro del Grupo de Ecología de Poblaciones (GEP-IMEDEA), que estudia la dinámica y viabilidad de poblaciones de vertebrados amenazados, incluyendo las poblaciones de pardela cenicienta y pardela balear de las islas Baleares.

https://orcid.org/0000-0002-8369-3150

ResearchGate

José Manuel Arcos es doctor en biología por la *Universitat de Barcelona*, donde realizó la tesis estudiando la interacción entre aves marinas y pesca en aguas del Mediterráneo ibérico. Desde 2005 trabaja en SEO/BirdLife, actualmente como responsable del programa marino de la organización. Como tal ha coordinado diferentes proyectos y líneas de actuación destinados a la mejora del estado de conservación de las aves marinas, entre ellos la exitosa línea de trabajo que desembocó en la designación de las Zonas de Especial Protección para las Aves (ZEPA) marinas en España.

ResearchGate

Jacob González-Solís Bou es doctor en biología por la *Universitat de Barcelona,* y director e investigador principal del grupo de investigación en ecología de aves marinas del Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales de dicha universidad. Con una visión multidisciplinar, y utilizando tecnologías de vanguardia tanto para la toma de datos como para su análisis, dirige estudios de investigación básica y aplicada sobre la ecología (comportamiento en el mar, distribución y migraciones, fenología, estrategias de búsqueda de alimento, dieta), conservación (interacción con pesquerías, gestión y planificación espacial, bioacumulación de contaminantes) y biología evolutiva (genética, coevolución, relaciones huésped-parásito) de este grupo de aves, con especial atención a la pardela cenicienta, con la que lleva desarrollando proyectos de marcaje y seguimiento remoto desde hace más de 10 años en diversas colonias españolas. www.gonzalez-solis.com

https://orcid.org/0000-0002-8691-9397

ResearchGate

© Juan Bécares

Este documento constituye la tercera monografía del programa Migra de SEO/BirdLife

www.migraciondeaves.org

SEO
BirdLife
www.seo.org