

Cormorán moñudo – *Phalacrocorax aristotelis* (Linnaeus, 1761)

Álvaro Barros, David Álvarez y Alberto Velando

Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal, Facultade de Ciencias Experimentais,
Universidade de Vigo

Fecha de publicación: 16-07-2013



© D. Álvarez

Nombres vernáculos

Castellano: cormorán moñudo; gallego: corvo mariño cristado, pata (Mariña lucense), coca (ría de Ortigueira), chímpatejosé (Baiona), galo mariño (Illa de Ons); catalán: corb marí emplomallat, corb marí (Baleares), corba marina emplomallada (Valencia); vasco: ubarroi mottoduna; inglés: European shag; portugués: corvo-marinho-de-crista; francés: cormoran huppé; alemán: krähenscharbe; italiano: marangone dal ciuffo.

Sistemática

El cormorán moñudo pertenece a la familia Phalacrocoracidae, la de mayor diversidad específica dentro del orden Pelecaniformes. Esta familia de aves acuáticas incluye a 27 especies de un solo género, *Phalacrocorax*. Desde el punto de vista de la sistemática, el cormorán moñudo se situó dentro de la subfamilia monofilética Leucocarboinae. Van Tets (1976) en su análisis zoogeográfico dividió a la subfamilia en dos subgéneros, *Phalacrocorax* y *Leucocarbo*. No obstante, una clasificación cladística basada en caracteres osteológicos, dividió a la subfamilia en cinco géneros (Siegel-Causey, 1988). Así, en esta clasificación el cormorán moñudo quedaría incluido en el género *Stictocarbo* (Bonaparte 1855) que englobaría a los cormoranes de acantilado (cormoranes con el cráneo comprimido y con la postura de descanso más erguida). El cormorán moñudo, según esta clasificación, pertenecería al grupo basal del género, que comprende aves oscuras que se alimentan a pocos metros de profundidad y que estaría caracterizado por dimensiones del cráneo y del tarso asociadas a la flexión de las patas y a sus requerimientos tróficos. No obstante, los resultados de un análisis taxonómico basado en la hibridación de ADN realizado por Sibley y Monroe (1990) no mostraron la diversidad taxonómica prevista (dos subfamilias y nueve géneros). Aun así, estos autores adoptaron la secuencia de especies propuesta por Siegel-Causey (1988). Sin embargo, análisis moleculares más recientes basados en tres genes mitocondriales (12S, ATPasa 6 y ATPasa 8) señalan que los géneros propuestos son polifiléticos (Kennedy et al., 2000). Por consiguiente, el uso del nombre genérico *Stictocarbo* no está justificado y las 27 especies deben incluirse en el género *Phalacrocorax*. La posición exacta del cormorán moñudo no está bien resuelta en el árbol resultante de estos tres genes mitocondriales (Kennedy et al., 2000).

Identificación

Ave marina de tamaño medio-grande que puede alcanzar una longitud entre 65 y 80 cm de pico a cola y una envergadura de hasta 115 cm. El peso de los adultos varía, según el sexo, entre los 1.360 g y los 2.300 g en los ejemplares más grandes. Es un ave marina estrechamente ligada al medio costero, con una clara adaptación morfológica al buceo: cuerpo fusiforme, alas relativamente cortas, cola larga, que usa como timón durante las inmersiones, y disposición retrasada de las patas. Su vuelo es rasante sobre la superficie del agua, caracterizado por un rápido batir de alas. Los cormoranes, al contrario que la mayoría de las aves marinas, no poseen un plumaje impermeable, por lo que precisan secar sus alas al aire, adoptando una típica postura en los posaderos en la que permanecen con el cuello estirado y las alas abiertas. Se ha sugerido que esta permeabilidad del plumaje es una adaptación al buceo, ya que al ser más pesadas podrían bucear a mayor profundidad (Del Hoyo et al., 1992).

El plumaje de los adultos es de color negro brillante con irisaciones verdes, que se hacen más conspicuas durante el cortejo. Las plumas del manto y las escapulares son de color negro aterciopelado y cuando están recién mudados pueden aparecer unas filoplumas blancas en el cuello. Durante la época de celo, ambos sexos desarrollan un penacho de plumas en la cabeza, que varía notablemente entre los distintos individuos, siendo algo menor en las hembras. La longitud de este penacho es un buen indicador de la calidad de los individuos y se ha sugerido que está involucrado en los procesos de elección de pareja (Daunt et al., 2003). Este tupé, mal llamado moño del cual deriva el nombre vulgar de la especie, suele desaparecer después de la puesta de los huevos, aunque en algunos individuos puede permanecer durante más tiempo. El pico es negro y curvado en la punta, con la parte interna de la comisura de la boca y la bolsa de color amarillo punteada de negro. Los ojos son de color verde esmeralda y las patas, muy retrasadas en el cuerpo, son negras, aunque en algunos individuos pueden ser de color marrón claro e incluso amarillo. Los adultos fuera de la época de reproducción tienen

un color más apagado y con menos irisaciones, pudiendo aparecer también algunas zonas moteadas de marrón en la garganta, que presenta un color más apagado. El plumaje de los juveniles es muy variable entre individuos (Flumm, 1993; Yesou et al., 2005). Las partes superiores son de color pardo más o menos fuerte, en cualquier caso más oscuro que las partes inferiores, las cuales pueden ser desde completamente blancas (subespecie *desmarestii*) a grises muy oscuras, pasando por distintas intensidades de cremas, marrones e incluso tonalidades rosáceas. Las patas suelen ser más claras que en los adultos y los ojos durante el primer año son de color azul grisáceo.

El plumaje de adulto se alcanza entre el segundo y el tercer otoño, aunque hay algunos ejemplares que ya presentan el plumaje completo a los dos años. A lo largo de sucesivas mudas durante este periodo, el manto se va oscureciendo paulatinamente aunque se conservan las partes más claras del vientre.

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual no es muy aparente externamente, limitándose básicamente al tamaño, ya que los machos son mayores y más robustos que las hembras, con una cabeza más voluminosa. De hecho todas las medidas morfométricas son mayores en los machos que las de las hembras, con la única excepción de la longitud del pico (Martínez-Abraín et al., 2006a). Snow (1960) señala que en Escocia los machos son un 22% mayores que las hembras durante la época de cría. Los cormoranes moñudos macho capturados en Galicia y Asturias son un 15% más pesados que las hembras.

Biometría

En la Tabla 1 se presentan datos propios de biometría tomados a ejemplares anillados en las colonias gallegas y asturianas en los últimos 20 años.

Tabla 1. Medidas (en mm) de cormoranes moñudos adultos capturados en Galicia y Asturias y en las Islas Shetland (Escocia). Se indica el sexo y el tamaño de muestra (entre paréntesis), así como los valores promedio \pm desviación estándar. Fuentes: datos propios (Galicia y Asturias) y Calvo y Bolton (1997) (Islas Shetland).

	Tarso	Ala	Cabeza	Pico
Galicia y Asturias				
Machos	65,12 \pm 2,60 (n= 63)	272,12 \pm 16,51 (n = 64)	132,49 \pm 7,61 (n = 14)	63,79 \pm 3,2 (n= 64)
Hembras	60,10 \pm 5,92 (n= 64)	260,37 \pm 7,47 (n = 63)	131,53 \pm 4,96 (n = 36)	63,26 \pm 3,15 (n= 67)
Islas Shetland				
Machos		275,64 \pm 4,86 (n = 149)	135,19 \pm 3,94 (n = 57)	62,90 \pm 2,35 (n= 149)
Hembras		265,91 \pm 5,04 (n = 335)	131,39 \pm 3,70 (n = 103)	62,70 \pm 2,69 (n = 335)

Masa corporal

En la Isla de May (Escocia), durante la reproducción, la masa corporal osciló entre de 1.360 y 2.300 g en machos (n = 303) y 1.395 y 1.950 g en hembras (n = 250) (Nelson, 2005). En Galicia y en Asturias, los machos también son más pesados que las hembras: machos 1.861 \pm 121,34 g; n= 53; hembras 1575,25 \pm 127,48; n = 61.

Variación geográfica

Se han descrito tres subespecies, la nominal *P. a. aristotelis* (Linnaeus 1761), la mediterránea *P. a. desmarestii* (Payraudeau 1826) y la marroquí *P. a. riggenbachi* (Hartet 1923).

Subespecie *aristotelis* durante la época de cría en la isla escocesa de May (Escocia) (Nelson, 2005). Tarso: machos 64,7 mm (62-68), n = 12; hembras 62 mm (58-65), n = 18. Ala: machos 271 mm (261-278) n = 12; hembras 258 mm (251-269), n = 18; pico: machos 56,4 mm (51-61), n = 45; hembras 56,7 mm (51-63), n = 34.

Subespecie *desmarestii* durante la época de cría. Ala: machos 258 mm (243-271), n = 12; hembras 249 mm (240-265), n = 11. Pico: machos 61 mm (58-65), n = 6; hembras 63 mm (61-65), n = 5 (Cramp y Simmons, 1977).

Vaurie (1965) da una longitud de pico de 59 mm (n = 10) para machos y 58,8 mm (n = 10) para hembras de la subespecie *aristotelis*. Para la subespecie *desmarestii* da las siguientes longitudes: machos 69,2 mm (n = 7) y hembras 69,4 mm (n = 9).

No hay datos disponibles de la subespecie africana *riggenbachi*.

P. a. riggenbachi tiene una talla menor que la subespecie típica pero dimensiones del pico como en ésta. *P. a. desmarestii* es más pequeño que la subespecie típica y con el pico más largo. La piel desnuda en la base de la mandíbula inferior es más extensa, de color amarillo pálido. El pico es amarillo con la punta negra. La cresta es más corta. Las partes inferiores son más claras (Cramp y Simmons, 1977). Los juveniles son marcadamente más claros que los de la subespecie nominal. Es posible que la subespecie *riggenbachi* no esté separada taxonómicamente de *desmarestii* (Vaurie 1965 en Jonhsgard, 1993). Las poblaciones de cormorán moñudo que crían en las costas atlánticas de la Península Ibérica fueron consideradas por Bernis (1968) como pertenecientes a la subespecie nominal *P. a. aristotelis*.

En cuanto a la diversidad genética de la especie, un trabajo reciente en el que se analizaron muestras de 19 colonias distribuidas por el oeste y norte de Europa y una del Mediterráneo (Córcega), señala una escasa diferenciación genética entre poblaciones (Barlow et al., 2011). Así, a pesar del alto grado de filopatría de la especie y los escasos movimientos a larga distancia que realiza, el estudio de marcadores microsatélites y mitocondriales indicó que el mar abierto no es una barrera infranqueable para el flujo genético entre las poblaciones de esta especie costera (Barlow et al., 2011). Aun así, en este estudio se describen tres clústeres genéticos; uno abarcaría las poblaciones del sur de Europa (Córcega y Península Ibérica), otro sería propio del este de las Islas Británicas y el tercero sería compartido por las poblaciones del norte del Reino Unido, Islandia y la Península Escandinava.

Muda

No hay datos completos sobre los patrones de muda en la Península Ibérica. A continuación se incluyen los patrones de muda de la subespecie nominal *P. aristotelis aristotelis* obtenidos en las poblaciones británicas (Potts, 1971; Cramp y Simmons, 1977) donde la reproducción es más tardía, por lo que deberían estar retrasados respecto a lo que ocurre en las poblaciones ibéricas.

Adulto post-reproducción: muda completa. Comienza entre junio y agosto reemplazándose una primaria cada mes. La muda se detiene en septiembre y continúa en febrero, aunque a una tasa menor que en otoño. Las plumas de la cabeza y el cuello son mudadas a partir de junio y después ocurre la muda del resto del cuerpo.

Adulto pre-reproducción: muda parcial. Se junta con la muda post-reproducción. Ocurre entre noviembre y febrero. El plumaje de la cabeza y del resto del cuerpo se renueva otra vez.

Post-juvenil: completa. Dura más de un año. Las primarias se mudan desde mayo del segundo año calendario, a veces antes. La mayoría de los individuos terminan la muda antes de diciembre, aunque muchos individuos (la mayoría de los machos) retienen la P10 hasta el siguiente verano. Las plumas de la cabeza y el manto se empiezan a mudar a partir de septiembre del primer año. Las plumas de la cola se mudan siguiendo una secuencia irregular durante todo el segundo año calendario.

Post-inmaduro: completa. Las plumas de las alas son mudadas a partir del tercer año calendario, adquiriendo el plumaje de adulto. Algunos ejemplares pueden retener algunas plumas marrones, sobre todo en las alas y el vientre hasta el quinto año calendario.

Hábitat

Especie marina litoral, se encuentra especialmente en costas rocosas e islas (Cramp y Simmons, 1977).

El hábitat de nidificación del cormorán moñudo comprende un amplio rango de sitios inaccesibles en la costa, como cavidades, fisuras, cuevas (*furnas*) y repisas en acantilados. Son coloniales y la primera vez que crían seleccionan sitios cercanos a otros nidos ya establecidos (Snow, 1963). Los cormoranes son fieles a la zona donde criaron por primera vez, ocupando mejores sitios de cría con la edad (Aebischer et al., 1995).



Figura 1. Dos tipos de nidos de cormorán moñudo: hipogeo (Illas Cíes) y en repisa vertical (Illa de Ons). (C) A. Velando

Los resultados obtenidos en diferentes estudios muestran la existencia de un modelo general de selección de hábitat de nidificación para esta especie, según el cual los cormoranes buscan, principalmente, sitios que protejan los nidos de los agentes atmosféricos, de los depredadores y que, además, permitan la visión del entorno físico y social (Velando y Freire, 2003). La selección de hábitat de nidificación ha sido estudiada en varias colonias británicas con los nidos situados sobre repisas en acantilados (Potts et al., 1980; Aebischer, 1985; Olsthorn y Nelson, 1990). En las islas Farne, el éxito reproductor se relacionó con la protección frente al mar y la lluvia, con la accesibilidad desde el mar y con el tamaño del sitio de nido (Potts et al., 1980). En la zona acantilada de Aberdeen el éxito reproductivo se relacionó negativamente con el grado de encharcamiento de los sitios en los que se ubicaron los nidos (Olsthorn y Nelson, 1990).

En Galicia, la selección de hábitat de nidificación muestra grandes diferencias entre islas incluso cercanas, como entre las Illas Cíes y la Illa de Ons (Velando, 1997), aunque también puntos en común. A grandes rasgos, los sitios de los nidos en la Illa de Ons son repisas en acantilados verticales, mientras que en las Illas Cíes predominan los nidos hipogeos, en cavidades entre derrubios de bloques rocosos (Figura 1). En la Illa de Ons el principal factor que afecta al éxito reproductor es la protección superior del nido frente a la lluvia, otros agentes atmosféricos y, quizás también, frente a los depredadores aéreos. En las Illas Cíes, el drenaje, la cobertura (superior y lateral) y la visibilidad afectan al éxito reproductor (Figura 2) y a la ocupación (Velando y Freire, 2003). Los nidos de mejor calidad se ocupan más temprano, indicando una preferencia por sitios de alta calidad en las aves con puestas tempranas.

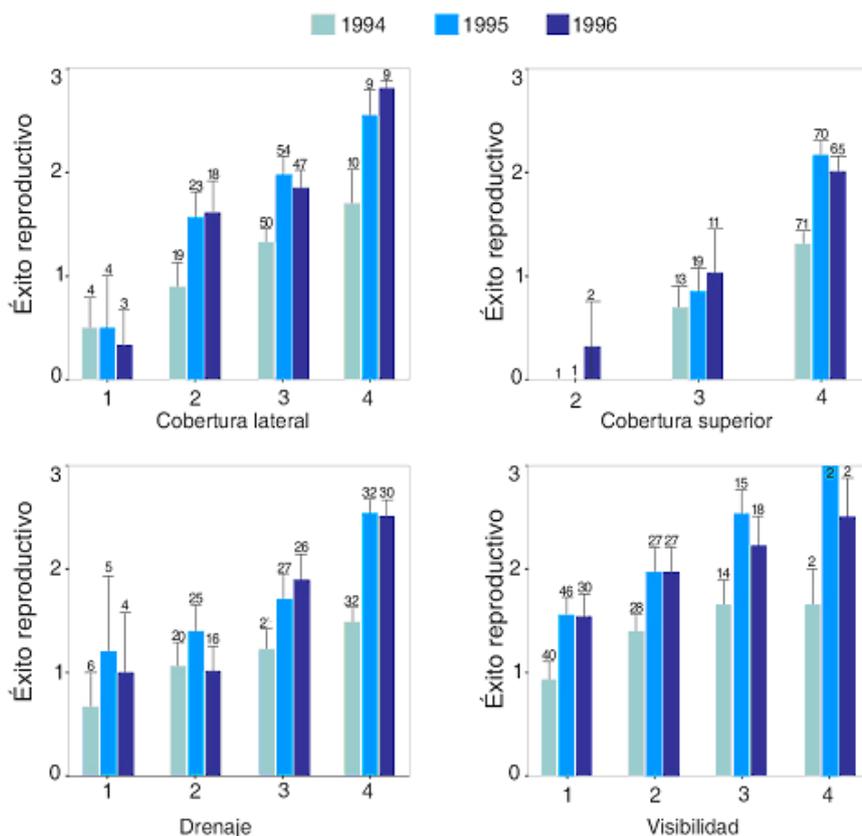


Figura 2. Media (\pm desviación estándar) del éxito reproductivo (número de pollos volados por pareja) en las Illas Cíes para tres años de estudio en relación a la calidad de los sitios de nido. Para cada variable analizada (coberturas lateral y superior, drenaje y visibilidad) se presenta un valor de puntuación de 1 (poca calidad) a 4 (calidad máxima). Según Velando y Freire (2003).

Población y tendencia

La población global de cormorán moñudo supera las 75.000 parejas (Tabla 1). Gran Bretaña, Noruega, Islandia y Francia reúnen las poblaciones más importantes.

Tabla 1. Desglose de la población reproductora global de cormorán moñudo. Los datos son referidos al período 1998-2002. Según Mitchell et al. (2004).

Población	Parejas
Gran Bretaña, isla de Man y Channel Isles	26.204
Irlanda	3.202
Noruega	17.500
Islandia	8.500
Feroe	1.500
Francia	6.095
España	2.912
Portugal	150
Rusia	350
Marruecos atlántico	6.500
Mediterráneo	3.000
Total	75.563

La población española de cormorán moñudo en 2006 y 2007 se estimó en 3.764 parejas, de las que 2.087 corresponderían a la subespecie mediterránea y 1.667 a la subespecie nominal (Tabla 3). El 87% de la población se encuentra en dos comunidades autónomas: Galicia (34% del total) y las Islas Baleares (53% del total).

Tabla 2. Población reproductora en número de parejas de cormorán moñudo en España en 2006-2007. Entre paréntesis se indica el número de parejas probables. Fuente: Álvarez y Velando (2007) y datos propios.

	Nº parejas	Tendencia
Andalucía	4	↓
Murcia	0	
Comunidad Valenciana	25	↑
Cataluña	41	↑
Islas Baleares	2.017	↑
País Vasco	105	=
Cantabria	73	=
Asturias	235	=↓
Galicia	1.264	↓
Total	3.764	

La fracción más importante de la subespecie nominal se concentra en el Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia, donde se encuentran las únicas colonias ibéricas de más de 100 parejas. Las colonias cantábricas oscilan en su mayoría entre las 5 y las 20 parejas. Al contrario que en el Cantábrico y Atlántico peninsular, donde la población presenta una distribución prácticamente continua a lo largo de toda la costa, en el litoral mediterráneo la presencia de nidificantes es muy escasa.

El cormorán moñudo mantiene poblaciones numerosas en el norte de Europa, aunque con tendencia a la baja en las últimas dos décadas. De hecho, en las Islas Británicas, donde nidifica cerca de la mitad población mundial, se ha constatado un descenso próximo al 40% en muchas de sus poblaciones (Mitchell et al., 2004). En España, los cormoranes moñudos fueron cazados con armas de fuego y sus pollos capturados para consumo humano hasta finales de los años setenta del siglo pasado. Existe constancia de estas actividades en numerosos lugares de Asturias y Galicia (Velando et al., 1999a). A partir de su inclusión en el catálogo nacional de especies protegidas y la consiguiente prohibición de darle caza o de recolectar sus huevos, la especie respondió con un fuerte incremento poblacional desde las estimas iniciales (Rodríguez Silvar y Bermejo Díaz De Rábago, 1976; Bárcena et al., 1987), hasta alcanzar los máximos conocidos a finales del siglo XX. Las colonias del Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia se situaron incluso entre las mayores de Europa, llegando a representar el 2% del total de la población mundial de la especie (Velando et al., 1999a). En la actualidad, la subespecie nominal se encuentra en un marcado proceso de declive, especialmente patente en las colonias situadas en las Illas Cíes y en la Illa de Ons, las cuales sumaron aproximadamente el 90% de los efectivos ibéricos y que ahora apenas alcanzan el 50%. En A Costa da Morte (A Coruña), otro importante núcleo reproductor, el cormorán moñudo también ha sufrido una importante regresión en la última década. Por ejemplo, la población de las Illas Sisargas ha sufrido un descenso del 50% en los últimos 5 años (A. Barros datos propios). Por el contrario, en otras zonas de Galicia y en el Cantábrico la tendencia poblacional del cormorán moñudo es más variable. En el norte de A Coruña algunas colonias han experimentado incrementos de población muy notables en los últimos años, mientras que en Asturias parece encontrarse en un periodo de estabilidad o de moderado descenso (Álvarez y Velando, 2007). En el País Vasco ha aumentado sensiblemente en los últimos años (Jon Hidalgo com. pers.).

Las poblaciones del Mediterráneo se habían considerado que estaban en una situación de conservación delicada, aunque los censos eran incompletos (De Juana, 1984). En Cabrera la población reproductora se redujo desde las 295 parejas censadas en 1974 (Araújo et al., 1976) a las más de 93 parejas en 1999. Sin embargo, las poblaciones españolas han experimentado

un notable incremento en las últimas décadas, especialmente notable en el archipiélago balear (Álvarez y Velando, 2007). Sin embargo, hay indicios que apuntan a que los datos de los últimos censos pueden estar sobreestimados, por lo que deben ser tomados con precaución y es necesario actualizar la información para asegurarse de cuál es la tendencia real de la población (Álvarez y Velando 2007).

Estado de conservación

Situación a nivel global

Categoría global IUCN (2012): Preocupación Menor (LC) (BirdLife International, (2012). Es importante señalar que, en vista del ya comentado descenso experimentado por la especie en las Islas Británicas, esta calificación probablemente deba ser revisada. Según los propios criterios de la UICN, este descenso sería suficiente para que el cormorán moñudo se incluyera en la categoría de “*en peligro*”. A pesar de que la población reproductora ha sufrido un moderado declive entre 1990 y 2000, BirdLife International (2004) considera que la especie presenta en Europa un estado de conservación favorable. Las poblaciones del Mediterráneo están incluidas en el Anexo II de la Convención de Berna y en el Anexo I de la Directiva Aves 79/409.

Situación en España

Incluida en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, regulado por el Real Decreto 439/1990 en la categoría de “interés especial” y en la de “vulnerable” por el vigente Real Decreto 139/2011. Aplicando los criterios de la UICN a España, las poblaciones del Atlántico se consideran como “En Peligro” (Velando y Álvarez, 2004) en base a una disminución drástica del tamaño poblacional (superior al 50% en las tres últimas generaciones) por factores que siguen actuando: merma de la calidad del hábitat, fragmentación severa de las poblaciones y fluctuaciones extremas de las mismas. Ese declive ha sido especialmente patente en el Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia, sobre todo en las Illas Cíes, donde se ha confirmado una reducción del 70% del número de parejas reproductoras entre 1992 y 1999. En concreto, en la Illa de O Faro la población reproductora se redujo un 85,3% en el periodo comprendido entre 1997 y 2007 (Velando y Munilla, 2008).

Las poblaciones del Mediterráneo están consideradas como “Vulnerable” (Muntaner, 2004) en base a un declive esperado de la población adulta superior al 10% en los próximos 10 años (Álvarez y Velando, 2007). Los datos recientes obtenidos en las Islas Baleares podrían hacer replantearse esta categoría.

Factores de amenaza

A continuación se comentan los principales factores a los que se enfrenta la especie de manera generalizada en su área de distribución española.

Mortalidad por enmalle

Debido a sus hábitos alimentarios, los cormoranes corren un grave riesgo de quedar atrapados en las redes de pesca y morir ahogados. De hecho, junto con los álcidos, son las especies más afectadas por la captura accidental en artes de enmalle (Tasker et al., 2000; Sewell et al., 2007). Las redes de materiales sintéticos son muy peligrosas para las aves marinas porque son prácticamente invisibles bajo el agua. Un análisis acerca del estado de conservación de las poblaciones de cormorán moñudo de las Illas Cíes aporta evidencias que indican que la baja tasa de supervivencia de adultos observada puede ser debida a una gran mortalidad en artes de este tipo (Velando y Freire, 2002). De las 35 recuperaciones de cormoranes anillados en las colonias del Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia en las que se informa acerca de la posible causa de muerte, 30 figuran como enmallados en artes de pesca (Velando y Munilla, 2008).

En Galicia, en los últimos años, debido sobre todo a la reducción en las capturas de especies más comerciales, se ha intensificado el uso de *trasmallos* (un tipo de arte de enmalle) en muchas cofradías, lo que ha producido un aumento de la mortalidad por esta causa. En este sentido, el número de barcos dedicados a la pesca de enmalle pasó de 1.091 a 2.461 entre

1989 y 2004, lo que corresponde a una tasa de aumento anual del 5.6% (Velando y Munilla, 2008). En la costa asturiana, la mayor parte de la mortalidad accidental en aparejos de pesca ocurre también en *trasmallos* y otras artes de pesca (D. Álvarez datos propios). En el Mediterráneo la principal causa de muerte (55% de las aves anilladas recuperadas) se debe también a la captura accidental en artes de enmalle (Muntaner, 2004). De Pablo (2004) ha estimado la mortalidad por enmalle en Menorca en 18 cormoranes/año en una población de unos 746 individuos.

Contaminación

Los accidentes de buques petroleros suelen llevar asociados episodios de mortandad masiva de aves marinas. No obstante, los efectos de las mareas negras no tienen únicamente consecuencias directas a corto plazo, sino que pueden mantenerse muchos años después del vertido. En noviembre de 2002 el petrolero *Prestige* se fue a pique a unas 200 millas de la costa de Galicia provocando el derrame de unas 70.000 toneladas de fuel que afectó principalmente a las costas gallegas en una sucesión de mareas negras. Con ocasión de este desastre ambiental se documentaron tres tipos de efectos sobre las poblaciones de cormorán moñudo: (i) mortalidad directa, que tiene efectos a corto plazo en la población, (ii) efectos subletales y (iii) efectos sobre la disponibilidad de alimento.

El *Prestige* produjo en la población de cormorán moñudo de las Rías Baixas una mortandad relativamente baja, muriendo 340 aves, apenas el 2% de la población estimada (Velando et al., 2005a). Los cormoranes muertos durante el *Prestige* por la toxicidad del fuel presentaron además estrés nutricional, según reflejaron los altos niveles de isótopos de nitrógeno detectados en los tejidos blandos (Sanpera et al., 2008). La contaminación del *Prestige* fue persistente, como indican las concentraciones de cobre y plomo en plumas de pollos de esta especie tres años después del derrame, que fueron entre 3 y 5 veces superiores a las registradas antes del derrame (Moreno et al., 2011a).

El derrame del *Prestige* probablemente tuvo efectos complejos en las poblaciones de cormorán moñudo. Así, por ejemplo la mortalidad directa durante el derrame estuvo muy sesgada hacia las hembras, lo que pudo provocar una disminución en el número de parejas nidificantes debida a un desbalance en la proporción de sexos. Ambos efectos (descenso poblacional, mortalidad sesgada por sexo) explican la disminución del 11% en la población de cormorán moñudo del Parque Nacional tras el citado derrame (Martínez-Abraín et al., 2006b).

Los hidrocarburos se incorporan a las redes tróficas y pueden acabar afectando a la salud de los animales (efectos subletales). Dos años después del *Prestige* los cormoranes moñudos de las áreas afectadas seguían mostrando niveles muy altos de hidrocarburos en sangre (Velando y Munilla, 2008). En cuanto al efecto del petróleo sobre la disponibilidad de alimento, en las Illas Cíes, así como en otras muchas colonias europeas, el principal alimento del cormorán es el lanzón (Ammodytidae) (ver Ecología trófica), un pez bentónico que captura en fondos arenosos y rocosos, ambos medios afectados por el derrame del *Prestige*. Durante los tres años siguientes al *Prestige* la presencia de lanzones en la dieta de los cormoranes disminuyó un promedio del 50%, lo que provocó un descenso paralelo en el éxito reproductivo (Velando et al., 2005a, 2005b; Velando y Munilla, 2008). En conjunto, los datos apuntan hacia un efecto indirecto y persistente del *Prestige* sobre la reproducción del cormorán moñudo, mediado por la disminución de las poblaciones de los peces que constituyen su alimento preferido.

Los cormoranes moñudos del delta del Ebro presentan elevados niveles de mercurio (Arcos et al., 2002).

Depredación

Los carnívoros introducidos (gatos asilvestrados, visones americanos) representan una causa importante de mortalidad sobre las poblaciones de cormoranes en la Península Ibérica (ver apartado de Depredadores).

Molestias derivadas de actividades humanas

Una vez que la caza desde embarcación y el expolio de los pollos en los nidos puede darse ya como una actividad erradicada, el principal problema derivado de la actividades humanas son las molestias ocasionadas a los cormoranes bien sea en las colonias de reproducción o bien en sus áreas de alimentación. Cuando se produce el acceso a las colonias de nidificación las

molestias pueden ocasionar el abandono temporal de los nidos, lo que puede acarrear la muerte por frío de los pollos o los huevos. Además, los cormoranes incuban con las patas (Cramp y Simmons, 1977), por lo que si son sorprendidos por una amenaza pueden arrojar en su huida los huevos o pollos pequeños fuera del nido. En Asturias, en 2012 se ha confirmado el abandono de una colonia probablemente debido a las continuas molestias producidas por las actividades de tiro al plato que se realizan periódicamente en sus proximidades (D. Álvarez datos propios). En Vizcaya se han detectado perturbaciones importantes debidas a la pesca deportiva desde tierra en las cercanías de los nidos (Jon Hidalgo, com. pers.).

Otro tipo de impacto son las molestias provocadas por el turismo náutico, especialmente graves cuando se producen en las áreas de alimentación. Así, en las Illas Cíes, se ha comprobado cómo la presión del turismo náutico fuerza a los cormoranes a abandonar sus mejores áreas de alimentación, afectando negativamente además al tiempo que diariamente emplean en alimentarse (Velando y Munilla, 2011).

Cambio climático

Existen evidencias que indican que el mal tiempo, concretamente los temporales de componente sur que suelen azotar las costas de Galicia durante el invierno, pueden afectar negativamente a la reproducción y la supervivencia invernal de jóvenes y adultos (Velando et al., 1999b; Velando y Freire, 2002). Si las condiciones ambientales son adversas, la supervivencia de los cormoranes moñudos puede verse muy comprometida durante el invierno. Por ejemplo, un incremento de la frecuencia de chubascos fuertes puede provocar una alta mortalidad, tanto en pollos como en adultos (Harris y Wanless, 1996). En el caso de las Illas Cíes, se ha observado una fuerte asociación negativa entre el éxito reproductor anual y el número de días con vientos fuertes y lluvias abundantes durante el periodo de cría. Si las condiciones adversas son persistentes, puede llegar a producirse un colapso reproductor (prácticamente todos los adultos reproductores renuncian a nidificar) como ocurrió en 1998 (Velando y Freire, 2002).

Las evidencias sugieren que en los días de mal tiempo los cormoranes pueden tener dificultades para conseguir alimento debido a la elevada turbidez del agua y porque, bajo tales condiciones, los lanzones tienden a permanecer enterrados en el fondo (Velando et al., 1999b; Frederiksen et al., 2005). Los modelos climáticos prevén una mayor inestabilidad atmosférica en nuestras latitudes en los próximos años, como consecuencia del aumento de la temperatura global del planeta; esta inestabilidad podría provocar, entre otras cosas, un aumento de los episodios caracterizados por intensas precipitaciones (Visbeck et al., 2001), lo que podría acabar teniendo efectos notables en la dinámica poblacional de la especie (Frederiksen et al., 2004, 2008).

Sobreexplotación pesquera

En algunas localidades el cormorán moñudo consume especies de peces que son objeto de pesquerías comerciales, por lo que la sobrepesca puede afectar a la disponibilidad de presas y tener efectos en la dinámica sus poblaciones (Furness, 2001; Daunt et al., 2008; Frederiksen et al., 2008). En la Península Ibérica las especies de las que se alimenta el cormorán no tienen gran valor comercial. Sin embargo, en Galicia existe una pequeña pesquería de lanzón, la cual es una especie muy importante en la dieta del cormorán (ver Ecología trófica). En la Ría de Vigo, las capturas de lanzón han disminuido considerablemente en los últimos años (Velando y Munilla, 2008), desconociéndose sin embargo si este descenso es debido un colapso de la pesquería o a un menor interés comercial por esta especie.

Medidas de conservación

Se han propuesto diversas acciones prioritarias de conservación encaminadas principalmente a la reducción de la mortalidad. Están recogidas en Velando y Álvarez (2004) y Velando y Munilla (2008) y se pueden resumir en los siguientes puntos:

- Regulación, incluyendo la prohibición expresa cuando se considerase necesaria, de la pesca con artes de enmalle en las proximidades de las localidades de cría más importantes.
- Estudio de los efectos de la posible sobreexplotación pesquera de especies importantes en la alimentación del cormorán moñudo y, en su caso, planteamiento de limitaciones a la misma.

- Erradicación de los carnívoros depredadores (gato y visón americano) presentes en las colonias de cría.
- Aumento de la efectividad en la lucha contra los derrames accidentales de petróleo (mareas negras) y del lavado en alta mar de tanques con restos de hidrocarburos.
- Protección efectiva de los enclaves de cría más importantes, evitando posibles molestias derivadas del uso público, especialmente en la época de reproducción.
- Aumento del control de las molestias producidas por el turismo náutico en las áreas de alimentación.
- Investigación encaminada a conocer el grado real de aislamiento de la población ibérica, así como los posibles efectos a largo plazo del cambio climático.

Distribución geográfica

El cormorán moñudo es una especie endémica del Paleártico occidental, encontrándose en las costas de la Península de Kola en Rusia, Escandinavia, Islas Británicas, Islandia, Francia, Península Ibérica y Marruecos. También se encuentra en la región mediterránea, desde España a Turquía y Mar Negro (Cramp y Simmons, 1977; Bauer y Glutz von Blotzheim, 1987).

En España cuenta en el Atlántico con poblaciones reproductoras en Galicia, Asturias, Cantabria y País Vasco. En las costas mediterráneas de la península es muy escasa, con pequeñas poblaciones reproductoras en Cataluña y Andalucía (Paracuellos y Nevado, 2003). También se encuentra en las islas Columbretes (Castellón) (Carda y del Moral, 1997). En las islas Baleares se encuentran la mayor parte de las poblaciones españolas (Capella et al., 1986; Álvarez et al., 2003).

En invierno, las Rías Bajas en la costa gallega y las islas Baleares en el Mediterráneo son los enclaves con mayor número de cormoranes. En la costa cántabro-atlántica la distribución es más dispersa. En la costa mediterránea, la población invernal se concentra sobre todo en Girona, aunque también se distribuye por la Comunidad Valenciana y Almería (Velando y Álvarez, 2012).

Voz

Los machos son mucho más ruidosos que las hembras. Especialmente en la época de cría emiten sonoros y guturales ronquidos del tipo “a-aarks”, audibles a gran distancia (hasta unos 300 m). Los ronquidos se complementan con chasquidos producidos en la garganta en una serie del tipo “ar(k)-ik- ar(k)-ik- ar(k)-ik...”, así como con movimientos laterales repetitivos del cuello e inflado de la bolsa gular. Estos sonidos, normalmente asociados con comportamientos agresivos o de defensa, también pueden emitirlos al abandonar el nido o acercarse a cebar a los pollos. Las hembras no emiten ronquidos y se limitan a producir chasquidos y leves siseos a modo de silbidos, moviendo igualmente el cuello de manera compulsiva y apuntando con el pico hacia la fuente de alarma. Machos y hembras se pueden distinguir por sus voces ya a la quinta o sexta semana de vida, cuando éstas pierden la capacidad de emitir sonidos graves. Los pollos pequeños emiten un suave silbido del tipo “wee-ick”, que cambia a un repetitivo “wee-u” durante las cebas y a un más ronco “wee-aa” cuando se sienten amenazados (Cramp y Simmons 1977; Nelson, 2005).

Movimientos

Especie generalmente sedentaria, únicamente las poblaciones del norte de Noruega y Rusia son migradoras (Cramp y Simmons, 1977). Hacia el sur los movimientos son más cortos (Galbraith et al., 1981, 1986), tratándose, normalmente, de movimientos postgenerativos relacionados principalmente con la disponibilidad de alimento (Potts, 1969). El cormorán moñudo presenta una alta variabilidad en los patrones de movimientos, tanto entre poblaciones, como entre años dentro de la misma población (Galbraith et al., 1986; Pasquet y Monnat, 1990). En Francia, Gran Bretaña, Irlanda y Noruega se han observado importantes movimientos entre las distintas localidades (Potts, 1969; Johansen, 1975; Swann y Ramsay,

1979; Galbraith et al., 1986; Pasquet y Monnat, 1990) mientras que en el Mediterráneo se ha sugerido que la colonización de las islas Columbretes por el cormorán moñudo sólo puede ser explicada por la llegada de adultos desde la isla de Mallorca, situada a 160 km de distancia (Martínez-Abraín et al., 2001). En la Península Ibérica únicamente se han recuperado hasta la fecha dos aves anilladas en el norte de Europa, lo que indica que existe un gran aislamiento entre las poblaciones del Cantábrico y Atlántico y las situadas en el norte de Europa.

En Galicia, los adultos del Parque Nacional de las Illas Atlánticas son marcadamente sedentarios, permaneciendo habitualmente durante todo el año en las proximidades de las colonias de cría (Velando y Munilla, 2008). Por el contrario, los movimientos de los juveniles durante su primer año de vida tienen un alcance más significativo, existiendo además diferencias entre islas: las aves de primer año de las Illas Cíes se mueven una media de 24 km, con un máximo de 100 km, mientras que las de la Illa de Ons lo hacen una media de 12 km, con un máximo de 21 km (Velando y Munilla, 2008). En Asturias, la mayoría de los individuos permanecen en un radio de 10-15 km alrededor de la colonia de nacimiento, aunque un porcentaje significativo se mueve mucho más lejos durante los movimientos postgenerativos, llegando incluso a desplazarse más de 300 km (Figura 3). La mayoría de estos movimientos los realizan aves jóvenes al poco de emanciparse de sus padres. La distancia media de los movimientos de juveniles en Asturias es de $52,6 \pm 11,2$ km, siendo la distancia máxima de 460 km. Como caso excepcional, en 2007 se observó en Holanda un cormorán moñudo que había sido anillado en una colonia asturiana a 2.079 km de distancia, lo que constituye la primera cita de un cormorán moñudo ibérico en el norte de Europa (Álvarez, 2009).

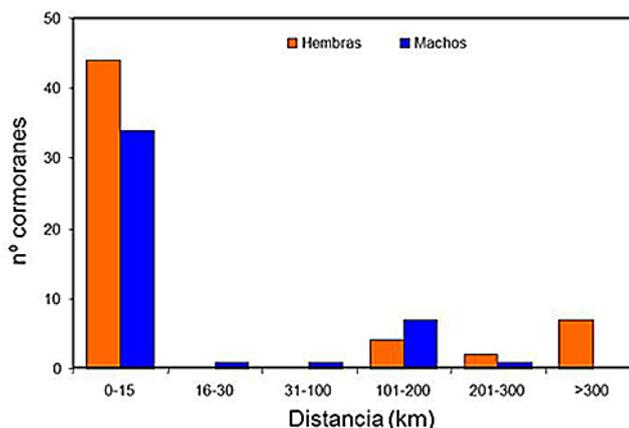


Figura 3. Movimientos dispersivos de los cormoranes moñudos anillados en las colonias occidentales de Asturias (n=101). Fuente: D. Álvarez (datos propios).

A pesar de los movimientos de los juveniles, el cormorán moñudo presenta una elevada filopatría, criando el 75% de las aves de las Illas Cíes y de la Illa de Ons en un radio de 200 m alrededor de su colonia natal (Velando, 1997; Velando y Freire, 1999b). Estos datos coinciden con los registrados en otras localidades europeas, por ejemplo en Escocia, donde el 95% de las aves criaron en la misma isla en la que habían nacido (Aebischer, 1995). Las tasas de fidelidad a la colonia de cría de las aves adultas son aún mayores que las de los juveniles. Aebischer (1995) registró que sólo el 0,8% de los cormoranes anillados como adultos en las colonias de cría se movieron a otras colonias a lo largo de su vida.

Ecología trófica

Hábitat de alimentación y estrategias de pesca

El cormorán moñudo es una especie permanentemente ligada al medio marino, aunque algunos ejemplares inmaduros pueden adentrarse en rías y estuarios durante los temporales invernales o en periodos puntuales de especial abundancia de alimento (Greenstreet et al., 1993). En la época de reproducción se alimentan alrededor de las colonias dentro de un radio medio de 7 km, con un máximo de 17 km en Escocia (Wanless et al., 1991a); en las Illas Cíes

las zonas de alimentación se localizan en un radio de 2 km alrededor de las colonias (Velando y Munilla, 2008, 2011).

En la familia de los cormoranes el comportamiento de alimentación es dependiente de las características físicas del medio (Wilson y Wilson, 1989); la profundidad del agua y la topografía afectan al tiempo de buceo, al tiempo que permanecen en el fondo y a las velocidades alcanzadas. El cormorán moñudo se alimenta típicamente en el fondo (Wanless et al., 1991b) normalmente a profundidades de entre 8 y 30 m (Tabla 3), aunque en algunas ocasiones se han registrado inmersiones de hasta 80 m (Guyot, 1985, 1988; Wanless et al., 1991b). Durante la incubación, en la isla de May realizan de media 1,4 viajes de alimentación por jornada, con una duración media de 4,75 h, ausentándose del nido más de seis horas diarias (Wanless et al., 1991b, 1997). Durante la época de cría, normalmente vuelan directos hacia las zonas de alimentación, bucean varias veces a lo largo de 5-15 min y regresan al nido. Las inmersiones duran entre 1 y 100 s, siendo la inmersión media de unos 40 s (Barrett y Furness 1990). En la isla de May, en cada inmersión capturan entre 0 y 9 peces con una media de 2,7 presas (Wanless et al., 1993a). En la misma localidad, la ganancia en peso en cada viaje de alimentación varía entre 30 y 260 g y los que ganan más peso son aquellos que hacen inmersiones más largas (Sato et al., 2008).

Durante las inmersiones, los cormoranes descienden y ascienden casi verticalmente (en un ángulo de 60-90° con respecto a la superficie) y la velocidad de descenso varía entre 1,2 y 1,8 m/s; realizan menos movimientos de propulsión con las patas cuanto mayor es la profundidad, ya que aprovechan más los deslizamientos (Watanuki et al., 2005). Se ha comprobado que la alimentación en aguas de menor profundidad es más eficiente, ya que les permite estar más tiempo en el fondo y por tanto aumentan las posibilidades de captura (Wilson y Wilson, 1989).

Tabla 3. Profundidades (m) medias, máximas y mínimas y tiempo medio (s) de inmersión del cormorán moñudo. Fuentes: ¹Wanless et al. (1991b); ²Wanless et al. (1993b); ³y ⁴Wanless et al. (1997); ⁵Barret y Furness (1990); ⁶Grémillet et al. (1998); ⁷Velando y Munilla (2008, 2011).

Localidad	Prof. media	Prof. máx.-min.	Tiempo medio
Isla de May (Escocia) ¹	33	42 - 15	35,5
Isla de May ²	30	50 - 7	62
Isla de May ³	24,6	45 - 4	-
Sumburgh Head (Escocia) ⁴	26,1	61 - 4	-
HornØy (Noruega) ⁵	28		40
Islas Chausey (Francia) ⁶	11,2		38
Illas Cíes ⁷	14,4	29 - 2	-

Los cormoranes tienen estrategias de alimentación oportunista y no parece que haya individuos especializados en un tipo concreto de hábitat o presa (Watanuki et al., 2008). Aunque se ha descrito al cormorán moñudo como una especie de alimentación típicamente solitaria, la alimentación en grupos cooperativos también ha sido registrada en numerosas ocasiones (Pearson, 1968; Cramp y Simmons, 1977; Cooper, 1985; Young, 1990; Casaux y Barrera-Oro, 1993; Watanuki et al., 2008). En la Isla de May, en las zonas rocosas los cormoranes tienen una alimentación solitaria, mientras que en las arenosas, donde consumen lanzones, se alimentan en grupo (Watanuki et al., 2008). En las Illas Cíes pescan en grupos cooperativos numerosos (las denominadas *ralleiras*), que se distribuyen por las aguas de la vertiente oriental de las islas (Velando y Freire, 1999a). El comportamiento de estos grupos sugiere una estrategia de pesca de bancos de lanzones en fondos arenosos de poca profundidad (Velando et al., 2005a; Velando y Munilla, 2008). Las ventajas adaptativas de la alimentación en grupos incluirían una mayor facilidad para localizar y seguir a los bancos de peces (más individuos buscando las presas). Por otro lado, esta estrategia sugiere la necesidad de perseguir a los peces con la vista y tal vez por ello sea una estrategia frecuente a bajas profundidades y muy afectada por la falta de visibilidad durante temporales (Velando et al., 1999b).

En el enlace <http://seabird.wikispaces.com/European+Shag> se puede encontrar información complementaria sobre la ecología trófica del cormorán moñudo.

Composición de la dieta

La composición de la dieta del cormorán moñudo, la cual varía en relación con los cambios anuales de disponibilidad de presas (Carss, 1993), se ha analizado en numerosas localidades en base al estudio de los otolitos presentes en las egagrópilas (Tabla 4) (Johnstone et al., 1990; Harris y Wanless, 1993). Aunque se alimenta de una gran variedad de peces bentónicos, demersales y pelágicos, diversas especies de lanzón (Ammodytidae) constituyen las presas más comunes durante el período de cría en la mayor parte de las localidades estudiadas, tanto en las Islas Británicas (Steven, 1933; Lumsden y Haddow, 1946; Snow, 1960; Pearson, 1968; Rae, 1969; Harris y Wanless, 1991), como en Francia (Grémillet et al., 1998) o en Islandia (Lilliendahl y Solmundsson, 2006; Swann et al., 2008). No obstante, los gádidos ocupan un lugar preferente en Noruega (Barret y Furness, 1990).

Tabla 4. Dieta del cormorán moñudo en las localidades que cuentan con estudios. Los datos están expresados como porcentaje de presencia (localidades en cursiva) o porcentaje de frecuencia numérica (resto de localidades). Fuentes: Cornwall, Inglaterra (Steven, 1933); Islas Farne, Escocia (Pearson, 1968); Clyde, Escocia (Lumsden y Haddow, 1946); Loch Ewe, Escocia (Mills, 1969); Islas Shetland, Escocia (Harris y Riddiford, 1989); Isla de May, Escocia (Harris y Wanless, 1991); Hornøy, Bleiksøy y Rogaland, Noruega (Barret y Furness, 1990); Córcega, Francia (Guyot, 1988). Península Ibérica: Illas Cíes¹ (Velando y Freire, 1999a); Illas Cíes² (Moreno et al., 2011b); Illa de Ons¹ (Velando y Freire, 1999a); Illa de Ons² (Moreno et al., 2011b); Sagres, Lobeiras, Ansarón y Pantorgas (Moreno et al., 2011b); Caladonia (Álvarez, 1998); Oleiros, A Coruña (Á. Barros datos propios).

	Ammodytidae	Atherinidae	Gobidae	Clupeidae	Labridae	Gadidae	Otros
<i>Cornwall</i>	51	-	2	30	13	3	14
Islas Farne	81	-	-	-	-	4	15
Clyde	78	-	3	0.6	1	13	4
Loch Ewe	41	-	-	-	-	59	-
<i>Islas Shetland</i>	100	-	-	-	-	-	-
Isla de May	95	-	11	-	-	45	15
Hørnøy	56	-	-	-	-	40	3
Bleiksøy	15	-	-	-	-	69	16
Rogaland	15	-	-	-	20	50	15
<i>Córcega</i>	33	5	-	-	78	-	28
Illas Cíes1	75	3	6	-	5	7	4
Illas Cíes2	55	13	12	-	12	1	7
Illas de Ons1	38	20	30	-	5	4	3
<i>Illas de Ons2</i>	64	5	3	-	19	5	6
<i>Sagres</i>	37	8	4	-	38	9	4
<i>Lobeiras</i>	26	15	2	-	52	4	2
<i>Ansarón</i>	32	7	11	-	45		5
<i>Pantorgas</i>	8	17	1	-	68	1	5
<i>Caladonia</i>	-	35	-	-	52	11	2
<i>Oleiros</i>	34	6	16	-	44	12	28

En las Rías Baixas los lanzones son la base principal de la dieta durante la estación reproductora (Velando y Freire 1999a; Velando y Munilla, 2008). En base a una muestra de 1.003 egagrópilas recogidas entre 1992 y 2007 durante el periodo reproductor (febrero a junio) en el Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia, Velando y Munilla (2008) observaron que durante la época de cría los cormoranes se alimentan predominantemente de peces de la familia Ammodytidae. Otras presas importantes son los lábridos (Labridae), *Atherina presbyter*,

las fanecas del género *Trisopterus* y los góbidos (Gobiidae). Aparte de los anteriores, únicamente el género *Pollachius* aparece representado con una frecuencia superior al 5%. En el Cantábrico, donde abundan más los fondos rocosos que los arenosos, los cormoranes moñudos tienen una dieta más diversa, basada sobre todo en lábridos y otras especies habituales de estos fondos. En las colonias de Oleiros (A Coruña), donde las aves se alimentan en ambos tipos de fondo, la base de la dieta está formada tanto por lábridos como por lanzones (Tabla 2). Las diferencias espaciales a pequeña escala en la dieta son notables. Así, la dieta varía bastante entre poblaciones muy próximas como las Illas Cíes, la Illa de Ons y Sagres, lo que sugiere que el tipo de fondo alrededor de las colonias condiciona la alimentación (Velando y Munilla, 2008; Moreno et al., 2011b).

La talla media de las presas en las Rías Baixas es de de 9,8 cm (Velando y Munilla, 2008), muy similar a lo encontrado en la isla de May (9,7 cm), si bien el tamaño medio de la presas en esta localidad varía con los años (Wanless et al., 1993a). Barret y Furness (1990) para las poblaciones noruegas, muestran variaciones entre poblaciones en la longitud de las presas: los ammodítidos varían de 10 a 12 cm de media y los gádidos de 6 a 14 cm de media.

Biología de la reproducción

Cortejo y estrategias reproductivas

El cormorán moñudo comienza la reproducción muy temprano, ya que algunos machos empiezan a acotar los sitios de nido en el mes de diciembre (la subespecie mediterránea en noviembre). La estrategia reproductiva más frecuente es la monogamia, con un alto porcentaje de copulas extrapareja (Graves et al., 1992, 1993), aunque también se dan casos de parasitismo de nido (Graves y Ortega-Ruano, 1992) y de poliginia (un 4% en las islas Farne), consistentes en el emparejamiento de un macho viejo con dos hembras (Potts, 1968; Potts et al., 1980) e incluso de un macho con tres hembras (Harris, 1982). Los adultos que no están en buenas condiciones para la cría se toman “años sabáticos” (Røv, 1990; Aebischer y Wanless, 1992).

En el cormorán moñudo son los machos los que eligen los sitios de nido e intentan atraer a las hembras mediante una serie de movimientos rítmicos de cabeza, conocidos como “dardos”, seguidos de comportamientos ritualizados que se realizan en el territorio (Graves y Ortega-Ruano, 1994; Fig. 1). La frecuencia de “dardos” de los machos influye en el número de aproximaciones de las hembras y en el de cópulas extra-pareja (Graves y Ortega-Ruano, datos no publicados). La frecuencia de “dardos” cambia según la calidad del sitio de nido; en la isla de May (Escocia) se observó cómo los machos de peor calidad, situados en los nidos peores, aumentaban su frecuencia de “dardos” cuando se adueñaban de sitios de mayor calidad aprovechando que sus propietarios se encontraban fuera pescando (Ortega-Ruano, com. pers.). Una vez producido el emparejamiento, éste se mantiene gracias a diversos comportamientos de vínculo (Snow, 1963; Ortega-Ruano y Graves, 1991; Graves y Ortega-Ruano, 1994) (Figura 4).

La paternidad extra-pareja oscila anualmente entre 0 y 18%; de media un 12% de las nidadas incluyen un pollo cuyo padre es un macho distinto del que cuida de los pollos (Graves et al., 1993). En la Isla de May existe una fuerte relación entre la paternidad extra-pareja y el éxito reproductivo anual en las colonias. Las hembras tienen cópulas extra pareja especialmente con los machos con un mayor éxito reproductivo, lo que sugiere que seleccionan a los machos de mayor calidad para sus fecundaciones extramaritales (hipótesis genética; Graves y Ortega-Ruano, 1992; Graves et al., 1993).

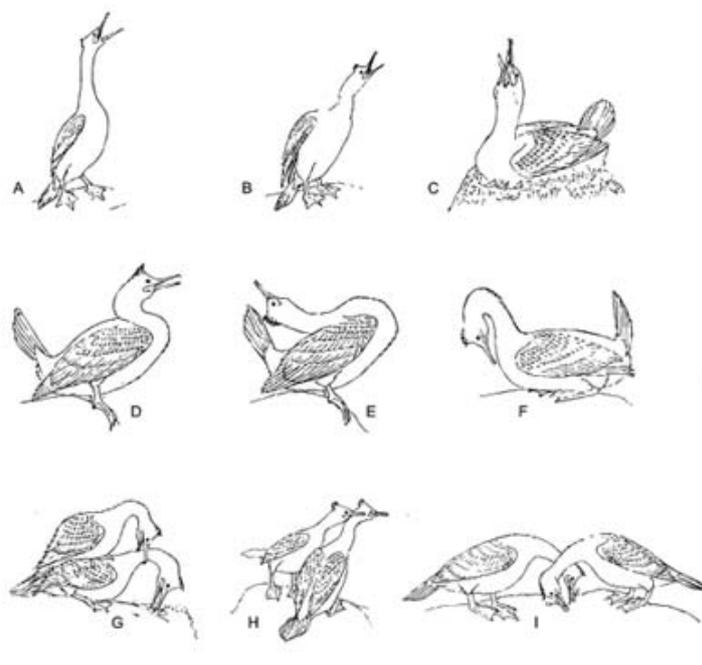


Figura 4. Representación esquemática de los comportamientos sociales estereotipados del cormorán moñudo. (A) conducta post-aterizaje, (B) amenaza con pico, (C) pico hacia arriba, (D) dardo, (E) cuello hacia atrás, (F) encorvado, (G) monta, (H) baile de cuellos y (I) presentación mutua de material (redibujado de Johnsgard, 1993).

El macho aporta el material de nido (palos, algas, hierbas y otros materiales) y lo presenta a la hembra de forma ritualizada, la cual se encarga de colocarlo (Snow, 1963), construyendo nidos grandes y voluminosos (Figura 5). En otras especies de cormoranes se ha señalado que la construcción del nido debe ser una de las tareas más costosas en la prepuesta (Berry, 1976; Berstein y Maxon, 1984; Cooper, 1986). En las Illas Cíes el tamaño del nido predice el éxito reproductivo (Velando, 1997) y se ha sugerido que las hembras utilizan el volumen de material de nido para la selección de pareja (Velando, 1997).



Figura 5. Cormorán moñudo incubando en su nido. (C) Á. Barros

Cuidado parental

Los cormoranes incuban con las membranas interdigitales de las patas; la incubación dura unos 31 días y es realizada por los dos miembros de la pareja. La hembra pone huevos muy pequeños en relación a su tamaño, con un volumen que oscila entre 33,3 y 50,9 cm³ (Asturias: media \pm desviación estándar, 44,48 \pm 0,44 cm³; n = 151; Galicia: 45,24 \pm 0,7 cm³; n = 579, datos propios). La ovoposición provoca un aumento ligero de la tasa metabólica basal, únicamente del 0,06 % (Astheimer y Grau 1990; Grau, 1996). Se ha encontrado una relación fuerte entre el tamaño del huevo y la edad de la hembra: las hembras de mayor edad ponen huevos más grandes (Snow, 1960; Coulson et al., 1969; Amundsen y Stokland, 1990). En la Isla de May, se han documentado casos de segundas puestas en una temporada que culminaron con éxito (Wanless y Harris, 1997).

Los pollos permanecen en el nido unos 50 días (Velando et al., 2000), durante los cuales son atendidos por ambos padres (Snow, 1963). Pasado ese tiempo, los jóvenes del año se agrupan en 'guarderías' y allí siguen siendo cebados por sus padres durante 40 días más (Velando, 2001), tras lo cual se independizan por completo (Daunt et al., 2007b). En las guarderías existe una jerarquía social que afecta a la situación en el posadero y a las molestias e intentos de cleptoparasitismo por otros juveniles cuando son cebados por los padres, siendo los pollos más tempranos los más dominantes (Velando, 2000, 2001). La función de las denominadas 'guarderías' puede que no esté relacionada con su denominación, i.e. protección y vigilancia por los adultos. Las aves del año, especialmente los machos, compiten entre sí por los mejores sitios, poniendo en práctica patrones de comportamiento importantes en su vida como adultos (Carter y Hobson, 1988; Velando, 2001). Otras funciones de las guarderías pueden ser el mantenimiento del calor corporal y la defensa frente al comportamiento agresivo de los adultos y de los depredadores (Davis, 1982; Evans, 1984). Los juveniles entran y salen del posadero, realizan ejercicios de natación (nadan, bucean, y chapotean) y vuelan siguiendo a los adultos, presumiblemente hacia las zonas de alimentación (Velando, 2001).

Fecha y tamaño de puesta

La fecha de puesta está condicionada por factores climatológicos, como la temperatura, el viento y la luz, aunque el factor más importante es la abundancia de comida a escala local (Aebischer, 1986). Existe una alta variabilidad anual en la fecha de la primera puesta. Tanto en el Reino Unido como en la Bretaña francesa se han encontrado nidos incluso en noviembre (Snow, 1960; Cadiou, 1994). En la Península Ibérica las primeras puestas suelen producirse a mediados o finales de febrero. Rodríguez Silvar (1977) cita una primera puesta en la isla de Ons el 20 enero de 1974, mientras que en la colonia de Mar de Fóra (Fisterra, A Coruña) encontró la primera puesta el 1 de febrero de 1975. Además este autor señala que el 90% de las puestas en Mar de Fóra se producen durante la segunda semana de marzo. En Galicia, las primeras puestas tienen lugar entre finales de febrero y la primera decena de marzo (Tabla 5). En Asturias se ha constatado un adelanto en la fecha de puesta del primer huevo en la última década, que parece relacionarse con el aumento de la temperatura registrado en ese periodo (Álvarez y Pajuelo, 2011). En esta región, la fecha de primera puesta para un período de 12 años osciló entre el 15 de enero y el 7 de marzo (D. Álvarez datos propios).

Tabla 5. Fenología de la puesta en la Illa de O Faro (Illas Cíes). Según Velando (1997).

	primera puesta	puesta media	ultima puesta
1994	03-mar	03-abr	22-may
1995	10-mar	02-abr	07-jun
1996	28-feb	24-mar	18-may

En el cormorán moñudo, la fecha de puesta es un factor determinante en el éxito reproductivo de los individuos (Velando, 1997). El efecto negativo de la fecha de puesta afecta también a la condición de los pollos (reflejado la longitud de los telómeros) lo que puede conllevar consecuencias a lo largo de su vida (Hall et al., 2004). En la isla de May, Aebischer (1993) tuvo la oportunidad de estudiar el efecto de la fecha de puesta en el éxito reproductor gracias a un experimento natural: una tempestad destruyó varios nidos con puestas tempranas y las

parejas afectadas reiniciaron sus puestas. El grupo de parejas con puestas retrasadas por el temporal tuvo un éxito reproductor superior al de las parejas tardías, indicando que el efecto de la fecha de puesta sobre el éxito reproductor se debió a que las aves que criaron temprano eran de mayor calidad.

La puesta modal del cormorán moñudo es de tres huevos por nido en todas las localidades estudiadas (Asturias: 70.3%; Galicia: 66%), con un rango que oscila entre 1 y 7 huevos (Asturias: $2,6 \pm 0,08$; $n = 54$; Galicia: $3,12 \pm 0,1$; $n = 262$; datos propios). En las puestas completas, el segundo huevo es un 3% mayor que el primero y un 2,3% mayor que el tercero (Stokland y Amundsen, 1988). En la Tabla 6 se muestran los tamaños de puesta registrados en otras localidades europeas.

Tabla 6. Tamaño medio de puesta del cormorán moñudo en distintas localidades europeas. Fuentes: ¹Barret et al., 1986; ²Potts et al., 1980; ³Potts, 1966; ⁴Snow, 1960; ⁵Debout, 1985.

Localidad	Tamaño medio de puesta
Noruega ¹	2,9
Islas Farne (Escocia) ²	3,01
Escocia ³	3,08
Isla de Lundy (Inglaterra) ⁴	3
Islas Chausey (Francia) ⁵	2,95

Las puestas de más de tres huevos probablemente son debidas a otro tipo de estrategias de comportamiento como el parasitismo o la poliginia. Graves y Ortega-Ruano (1992) en su estudio molecular de la paternidad señalan el caso de un pollo sin relación con la hembra y concluyen que puede deberse a un caso de poliginia (véase asimismo Potts et al., 1980). En las Illas Cíes no resulta infrecuente encontrar huevos solitarios en puntos de la colonia alejados de los nidos, lo que podría indicar intentos fallidos de parasitismo (Velando, 1997). En las Illas Cíes las puestas de más de tres huevos suponen el 17% del total y en general tienen escaso éxito (Velando, 1997).

Éxito de eclosión y éxito reproductor

En las Illas Cíes se encontró que la causa más importante de la variación en el número de pollos que produce un nido (pollos que llegan a volar) reside en el éxito de eclosión, puesto que un alto porcentaje de huevos (38%) o bien son infértiles, o son abandonados. En la islas Farne la infertilidad es de un 13% (Potts et al., 1980) y en Lundy algo mayor, en torno al 30 % (Snow, 1960). En cambio, una vez que nacen los pollos la supervivencia es elevada: en 1994 la mortalidad fue del 29%, del 4% en 1995 y del 13% en 1996, dependiendo en todos los casos de las condiciones meteorológicas (Velando et al., 1999b). Tanto en las colonias asturianas como en las gallegas existe una correlación significativa entre la precipitación durante los meses de abril y mayo y el éxito reproductor (Velando et al., 1999b; Frederiksen et al., 2008; Álvarez y Pajuelo, 2011). La mortalidad de los pollos ha sido relacionada especialmente con la dificultad que tienen los cormoranes adultos para alimentarse con malas condiciones meteorológicas (Velando et al. 1999b), aunque tampoco son descartables los efectos directos del frío en los pollos.

El éxito reproductor, entendido como el número de pollos por pareja que construye un nido, varía entre años y entre colonias. En algunos años con condiciones meteorológicas especialmente adversas, la productividad es muy baja. Por ejemplo, en las Illas Cíes fue tan sólo 0,125 pollos por nido en 1998, mientras que el mínimo en Asturias se registró en 2008, con 0,37 pollos por nido en As Pantorgas y 0,28 en Castríos-Represas. En la Tabla 8 se presenta el éxito reproductor registrado en diversas localidades del norte de la Península Ibérica y en la Tabla 4 el registrado en distintas localidades europeas.

Tabla 7. Éxito reproductor en colonias ibéricas. Se presenta el valor promedio \pm desviación estándar, el rango y el número de años con datos por localidad. Fuente: datos propios.

Localidad	Éxito reproductor	Rango	Número de años
A Forcada	1,28 \pm 0,53	1,28-2,67	5
Castríos-Represas	1,36 \pm 0,19	0,28-2,14	7
As Pantorgas	1,56 \pm 0,32	0,37-2,22	10
Oleiros	1,59 \pm 0,1	1,12-2,06	11
Sagres	1,34 \pm 0,06	0,88-1,53	6
Illa de Ons	1,17 \pm 0,04	0,9-1,78	11
Illas Cíes	1,06 \pm 0,27	0,125-1,87	18

Tabla 8. Éxito reproductor del cormorán moñudo en otras localidades españolas y en distintas regiones de Europa. Fuentes: ¹Álvarez y Velando, 2007; ²De Pablo, 2005; ³Barret et al., 1986; ⁴Walsh y Brindley, 1994; ⁵Potts et al., 1980; ⁶Aebischer, 1993; ⁷Olsthoorn y Nelson, 1990; ⁸Snow, 1960.

Localidad	Éxito reproductor
Vizcaya ¹	1,55
Castellón ¹	1,17
Girona ¹	2,33
Menorca ²	1,38
Noruega ³	1,9
Islas Shetland (Escocia) ⁴	1,52
Inglaterra ⁴	0,77
Islas Farne (Escocia) ⁵	1
Isla de May (Escocia) ⁶	1,2
Buchan (Escocia) ⁷	1,6
Isla de Lundy (Inglaterra) ⁸	1,86

Crecimiento de los pollos

Los pollos del cormorán moñudo, como los de todos los pelecaniformes, son nidícolas y nacen completamente desnudos de plumón (Figura 6), motivo por el que son continuamente cubiertos por ambos padres hasta los 13-15 días de vida, cuando empiezan a regular su propia temperatura corporal (Østnes et al., 2001). Ante situaciones de restricción del alimento, priorizan el crecimiento corporal diario; para ello reducen sus tasas metabólicas, la temperatura corporal y el tamaño de ciertas vísceras y músculos, mientras que aumentan el consumo de las reservas de grasa (Møe et al., 2004).



Figura 6. Pollo de cormorán moñudo recién eclosionado. © D. Álvarez

En las Illas Cíes, sobre una muestra de 130 pollos, el peso corporal y la longitud del tarso fueron los parámetros con una tasa de crecimiento más rápida (Tabla 9). La longitud del culmen y del ala tuvo un crecimiento muy similar, mientras que la cabeza fue la medida que creció con mayor lentitud. El máximo aumento de peso se produjo en machos y hembras hacia el día 20 de vida, si bien a partir de ese mismo día los machos ganaron peso más rápidamente que las hembras, un 18% frente a un 17%. De esta forma, a los 35 días los machos fueron

claramente más pesados que las hembras (machos 1614 ± 12.8 g; hembras 1406 ± 13.0 g (Velando, 1997). Los machos son el sexo más costoso de criar, lo que puede influir en las estrategias individuales de proporción de sexos. Así, las hembras más tempranas, que se encuentran en mejor condición, tienen puestas sesgadas hacia los machos (Velando et al., 2002).

Tabla 9. Picos de máximo incremento diario en las variables morfométricas (mm/día) y peso corporal (g/día) en machos y hembras de cormorán moñudo. Según Velando (1997).

	Machos		Hembras	
	Pico	Día	Pico	Día
Incremento diario				
Culmen (mm/día)	1,94	15	1,94	15
Cabeza (mm/día)	3,51	12	3,37	12
Ala (mm/día)	7,26	24	7,13	24
Tarso (mm/día)	2,72	10	2,86	10
Peso (g/día)	75,53	20	66,41	19

Vínculo de pareja

Potts et al. (1980), en su estudio de las colonias de las islas Farne, señalan una asociación entre el vínculo de pareja y la fidelidad al sitio de cría: los machos que tuvieron éxito en las temporadas previas conservaban la pareja y el sitio de cría. Por su parte, Aebischer et al. (1995), al estudiar la fidelidad a la pareja y al sitio de cría en la isla de May y en las islas Farne, encontraron que el 75 % de los sitios ocupados el año anterior volvían a ocuparse al año siguiente, mientras que las aves que se mudaban escogían sitios que habían sido ocupados durante la estación reproductora anterior. En el 31% de los casos se produjeron divorcios, los cuales fueron más frecuentes entre los machos que se habían movido y estuvieron en función de la distancia a la que se habían trasladado. Un 83% de las hembras permanecieron fieles a los machos que repitieron sitio de cría, frente a un 6% de los machos que se mudaron de sitio. Estos autores proponen que, al comenzar la temporada de cría, las hembras regresan al emplazamiento que ocuparon el año anterior, asociándose con su pareja si ésta se encuentra en las inmediaciones; en caso contrario, buscarían otro macho.

Coloniabilidad

En las Illas Cíes, un estudio sobre la estructura espacial de los nidos (Velando y Freire, 1999b, 2001), reveló una agregación de parejas de baja calidad alrededor de parejas de alta calidad. En estas islas, el 75 % de los nidos se construyen en un sitio que fue ocupado en la estación anterior y el resto en un sitio nuevo; la calidad de los sitios nuevos y el éxito reproductor de las parejas que los ocupan son significativamente inferiores a los reocupados (Velando, 1997). En esta especie, los machos van adquiriendo los mejores sitios para criar con la edad y la experiencia (Aebischer et al., 1995; Daunt et al., 1999). Fundamentalmente son los reclutas los que ocupan los sitios nuevos (Velando y Freire, 1999b). Además, los machos con mayor experiencia y en mejores condiciones llegan antes a las colonias, se hacen con los mejores sitios y tienen hijos de mayor calidad, mientras que los jóvenes, al llegar más tarde, quedan relegados a los peores sitios (Potts et al., 1980; Aebischer, 1985, 1993; Aebischer y Wanless, 1992; Daunt et al., 2001a).

Pueden existir dos presiones selectivas para que aves de baja condición y jóvenes críen cerca de individuos de mayor calidad o edad. Una sería la posibilidad de obtener cópulas extramaritales por parte de la hembra (Graves et al., 1993) y otra las posibilidades de cambiar de pareja o de sitio de cría en la siguiente estación. En el cormorán moñudo existe una estrecha relación entre el divorcio y la fidelidad al sitio del nido, pues los cambios de pareja se producen con aves que habían criado en las inmediaciones del nido el año anterior (Aebischer et al., 1995).

Estructura y dinámica de poblaciones

Supervivencia y longevidad

La mortalidad de los pollos parece afectada por el orden de nacimiento en la nidada pero sólo en algunas localidades. Así en las Islas Británicas se ha reportado que el último en nacer crece menos y sufre mayor mortalidad en las nidadas de dos y de tres pollos (Snow, 1960; Nelson, 1964; Amundsen y Stokland, 1988). Sin embargo, un estudio realizado en las Illas Cíes durante los años 1994 y 1995 no encontró efectos negativos en el crecimiento o supervivencia del tercer pollo, el cual creció de igual forma que el resto (Velando, 1997). Así, los efectos del orden de nacimiento en la supervivencia de los pollos podrían ser significativos sólo en localidades o años con estrés alimentario.

Las condiciones tempranas que experimentan los cormoranes afectan a su posterior supervivencia; en concreto, los niveles altos de estrés oxidativo en volantones afectan negativamente a la probabilidad de reclutamiento (Noguera et al., 2012). Una vez que abandonan el nido, la supervivencia es menor durante el primer año y aumenta durante los tres primeros años de vida en todas las localidades estudiadas (Tabla 10). Los cormoranes juveniles son menos eficaces que los adultos a la hora de alimentarse (Carss, 1993; Daunt et al., 2007a); compensan esta deficiencia dedicando más horas del día a pescar, lo que explica el hecho de que la mayor tasa de mortalidad de las aves jóvenes se dé en los meses de enero y febrero, cuando los días son más cortos (Daunt et al., 2007b).

Una vez que llegan a la edad adulta no se han encontrado diferencias en la supervivencia con la edad (Harris et al., 1994a, 1994b). En Europa la longevidad máxima registrada para el cormorán moñudo corresponde a un ave encontrada muerta en un arte de pesca en Noruega a la edad de 17 años (Staaav, 1998). La longevidad máxima registrada en la Península Ibérica corresponde a un ave anillada en junio de 1994 en la Illa de O Faro, en el Parque Nacional de las Illas Atlánticas de Galicia, que fue observada en una colonia de la misma isla en mayo de 2012, es decir, con 18 años de vida (datos propios).

Tabla 10. Parámetros poblacionales de diferentes colonias de cormorán moñudo. Los datos están tomados de: ¹Aebischer (1986, 1995), ²Potts (1968) y Potts et al. (1980), ³Velando y Freire (2002) y ⁴Álvarez (datos no publicados).

	Supervivencia			Éxito reproductor pollos/nido	Reclutamiento aves 2 años
	adultos	2 años	1 año		
Isla de May (Escocia) ¹	0,85	0,74	0,5	1,12	53%
Islas Farne (Escocia) ²	0,83	0,75	0,51	1,03	65%
Illas Cíes ³	0,72	0,7	0,42	1,45	47%
Occidente Asturias ⁴	0,79	0,66	0,41	1,47	

Interacciones con otras especies

Las relaciones con otras especies de aves marinas, como por ejemplo la pardela cenicienta *Calonectris diomedea*, el paíño común *Hydrobates pelagicus* o la gaviota sombría *Larus fuscus*, que pueden compartir algunas colonias con los cormoranes, probablemente son irrelevantes. Aunque el cormorán moñudo comparte con frecuencia el área de alimentación con otras muchas especies de aves marinas (cormorán grande, álcidos, gaviotas, etc), no se dispone de información acerca de la posible interacción con estas especies. En cuanto a interacciones con aves no marinas, en la provincia de A Coruña dos nidos de cuervo (*Corvus corax*) situados en acantilados fueron ocupados por cormoranes moñudos, sin que hayan sido recuperados por los cuervos en años posteriores (A. Barros, datos propios).

Los nidos contienen numerosas especies de artrópodos aunque la mayoría solamente tienen presencia ocasional (Alonso y Garrido, 2009; Alonso Pérez, 2010). No se han encontrado diferencias en la composición de la microfauna de los suelos en el interior y exterior de nidos de cormorán moñudo (Aira et al., 2006).

Depredadores

La mayor parte de los integrantes de la familia Phalacrocoracidae sufren una fuerte depredación por parte de distintas especies de gaviotas y cuervos (Hatch y Hatch, 1990; Post y Seals, 1991). En la isla de May, donde los nidos se construyen sobre repisas del acantilado, la depredación por parte de la gaviota argéntea (*Larus argentatus*) es un hecho muy frecuente (J.E. Ortega-Ruano com. pers.). En la Península Ibérica, a pesar de que en ocasiones se ha acusado a las gaviotas patiamarillas (*Larus michahellis*) de suponer un peligro para los pollos de los cormoranes, lo cierto es que las interacciones entre ambas especies son prácticamente nulas y no se han registrado casos de depredación natural de pollos de cormorán por parte de gaviotas. En lo referente a las puestas, aunque los eventos de depredación son muy escasos, en Galicia se registró mayor depredación en la Illa de Ons que en las Illas Cíes (Velando, 1997). La nidificación en cavidades, característica de las Illas Cíes, probablemente proteja a las puestas de la depredación por gaviotas. Así, en la Isla de Lundy los nidos hipogeos también presentan una mayor productividad frente a los situados en repisas abiertas en el acantilado (Snow, 1960). En Asturias, tras muchas decenas de visitas a las colonias, únicamente se registró la depredación por gaviotas en un nido que permaneció abandonado durante más de 20 minutos (D. Álvarez, datos propios). En conjunto, los datos sugieren que las gaviotas patiamarillas no tienen efectos significativos sobre las poblaciones de cormoranes en la Península Ibérica.

En cuanto a las ratas (*Rattus norvegicus* y *R. rattus*), estas son muy abundantes en algunas colonias del occidente asturiano, así como en Galicia. Sin embargo, la depredación de huevos y pollos probablemente es anecdótica, dedicándose las ratas básicamente a aprovechar los cadáveres de los pollos y los huevos abandonados (datos propios).

Un caso bien distinto es el de los carnívoros introducidos por el hombre en las colonias. Los gatos (*Felis silvestris catus*) han sido los responsables directos de numerosas extinciones de aves en ecosistemas insulares (Dickman, 1996). No existen casos de depredación de cormoranes por gatos en España, pero la presencia de gatos podría haber provocado el abandono de nidos en algunas zonas (Velando y Munilla, 2008).

Un hecho muy preocupante en los últimos años ha sido la llegada, por medios propios a partir de poblaciones asilvestradas en la costa continental, de visones americanos (*Neovison vison*) a algunas colonias atlánticas y cantábricas. En Asturias, en el año 2008 se confirmó la depredación de nidos de cormorán moñudo en la colonia de Castríos (Tapia de Casariego), un pequeño islote muy cercano a la costa. Ese año los visones depredaron 6 nidos y sólo sobrevivieron 2 pollos de uno de los nidos. En este caso, la entrada en la colonia del visón provocó además un descenso del 50% en la población reproductora al año siguiente (D. Álvarez, datos propios). Es interesante señalar que las colonias asturianas se asientan en pequeños islotes o acantilados, por lo que no es posible que cuenten con poblaciones permanentes de visones, sino que estos deben de acceder regularmente desde la costa y regresar a ella después de depredar sobre los cormoranes.



Figura 7. Cormorán moñudo adulto reproductor depredado por visón americano en una colonia de las Illas Cíes. (C) A. Velando

En las Illas Cíes, los visones están presentes de manera regular desde al menos el año 2004. A pesar de las campañas de erradicación emprendidas en los últimos años, en la actualidad aún permanecen poblaciones estables en las tres islas principales del archipiélago. Desde 2009 se ha detectado la depredación del visón americano sobre pollos y adultos de cormorán moñudo (Figura 7). Concretamente, en el citado año se encontraron en las tres islas los cadáveres de 24 adultos depredados en sus nidos, lo que supuso el 5% de la población reproductora de ese año (datos propios). Aunque los efectos de esta nueva causa de mortalidad sobre la población de cormoranes están actualmente en fase de estudio, todo apunta a que pueden ser importantes y en cualquier caso estarían contribuyendo de manera significativa a acelerar el declive, ya de por sí importante, de la especie.

Parásitos y patógenos

La mayor parte de los estudios relativos a los parásitos y patógenos que afectan al cormorán moñudo han sido realizados en Escocia. Potts (1969) analizó las posibles causas de muerte de 24 cormoranes moñudos recuperados durante el invierno. Uno de los animales presentaba coccidiosis, enfermedad renal provocada por un protista parásito. Otro estaba infestado por los piojos *Pectinopygus brevicornis* y *Megrinia serrulata*, mientras que 19 cadáveres contenían niveles importantes del ácaro subcutáneo *Neottialges evansi*. Otras tres aves estaban afectadas por enfermedades bacterianas causadas por *Escherichia coli*, *Listerella monocytogenes* y *Staphylococcus aureus*. Este autor consideró que la causa final de la muerte de todas las aves se debió a una mala condición física (falta de reservas de grasa) derivada de un prolongado período de mal tiempo, si bien los parásitos y patógenos citados podrían haber contribuido en mayor o menor grado al debilitamiento de la salud de las aves.

En 1968 tuvo lugar un episodio de mortalidad masiva de aves marinas provocada por una toxina paralizante producida por dinoflagelados del género *Gonyaulax* (Coulson et al., 1968). La especie más afectada por esta “marea roja” fue el cormorán moñudo, muriendo el 80% de la población reproductora de las islas Farne. De los 42 cormoranes analizados, uno presentaba además coccidiosis, otro aspergillosis (enfermedad fúngica) y un tercero estaba afectado por la bacteria *Erysipelothrix insidiosa*.

Mediante el uso de endoscopía se observó que en una muestra de cormoranes moñudos de la isla de May todos los ejemplares presentaban *Contraecum rudolphii* en el aparato digestivo (Burthe et al., 2013). La presencia de *Contraecum* se ha relacionado con efectos negativos en el crecimiento, especialmente en el tercer pollo (Reed et al., 2012). Además, la presencia de *C. rudolphii* y *Anisakis simplex* ha sido relacionada con una modificación secundaria de la proporción de sexos de las nidadas, al producir una mayor mortalidad en los pollos macho (Reed et al. 2008). En las islas Shetland, el 69% de los cormoranes moñudos muertos a causa del petróleo vertido en el accidente del Braer estaban infestados por el gusano acantocéfalo *Andracantha tunitae* (Munro et al., 1995).

En Galicia, en una muestra de 100 cormoranes moñudos recogidos muertos durante el invierno, Abollo et al. (2001) encontraron elevados niveles de infección por dos especies de nemátodos ascaridoideos (*Anisakis*), *Contraecum septentrionale* y *C. rudolphii*. Al igual que Potts (1969), estos autores consideran que los parásitos probablemente no fueron los responsables directos de la muerte de las aves. Por otra parte, los cormoranes recogidos muertos durante el derrame del *Prestige* mostraron elevados niveles de coccidiosis (Abollo y Pascual, 2005).

En cuanto a los ectoparásitos, están descritas dos especies de piojos que se alimentan de las plumas de los cormoranes moñudos, el amblicero *Eidemanniella pellucida* (Daunt et al., 2001b) y el malófago *Pectinopygus brevicornis* (Martín, 1990). Además, en Galicia es frecuente observar garrapatas (*Ixodides* sp.) tanto en pollos como en adultos, con diversos grados de infestación; se han encontrado diferencias importantes en el porcentaje de aves infestadas (22% frente al 80%) por estos parásitos en dos zonas de la Illa de Ons separadas entre sí tan sólo por un kilómetro (Velando, 1997).

Actividad

No hay datos ibéricos.

Dominio vital

No hay datos ibéricos.

Comportamiento social

Ver Hábitat, ecología trófica y Biología de la reproducción.

Bibliografía

- Abollo, E., Gestal, C., Pascual, S. (2001). Anisakid infection in the European shag *Phalacrocorax aristotelis aristotelis*. *Journal of Heminthology*, 75: 209-214.
- Abollo, E., Pascual, S. (2005). Renal coccidiosis in the European cormorant *Phalacrocorax aristotelis aristotelis* from the Galician coast. *Journal of Marine Biology*, 85: 1017-1019.
- Aebischer, N. J. (1985). *Aspects of the biology of the shag* (*Phalacrocorax aristotelis*). Tesis doctoral no publicada. Universidad de Durham.
- Aebischer, N. J. (1986). Retrospective investigation of an ecological disaster in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*: a general method based on long term marking. *Journal of Animal Ecology*, 55: 613-619.
- Aebischer, N. J. (1993). Immediate and delayed effects of a gale in late spring on the breeding of the Shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 135: 225-232.
- Aebischer, N. J. (1995). Philopatry and colony fidelity of Shag *Phalacrocorax aristotelis* on the east coast of Britain. *Ibis*, 137: 11-28.
- Aebischer, N. J., Potts, G. R., Coulson, J. C. (1995). Site and mate fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* at two British colonies. *Ibis*, 137: 19-28.
- Aebischer, N. J., Wanless, S. (1992). Relationships between colony size and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study*, 39: 43-52.
- Aira, M., Monroy, F., Domínguez, J. (2006). Composición de la microfauna y características bioquímicas de los suelos en el interior y exterior de nidos de cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*, L.) en las Islas Cíes, España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural Sección Biológica*, 101 (1-4): 71-75.
- Alonso Pérez, A. I. (2010). Artrópodos asociados a nidos de cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis* Linnaeus, 1761). *Boletín BIGA*, 8: 1-87.
- Alonso, A., Garrido, J. (2009). Arthropods in shag (*Phalacrocorax aristotelis*) nests from the national park of the Atlantic Islands (NW Spain): occurrence and abundance at different breeding phases. *Vie et Milieu*, 59 (1): 59-68.
- Álvarez, D. (1998). The diet of shags *Phalacrocorax aristotelis* L. in the Cantabrian sea (North of Spain) during the breeding season. *Seabird*, 20: 22-30.
- Álvarez, D. (2009). Primera cita de un cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) ibérico en el norte de Europa. *Revista de Anillamiento*, 24: 6-9.
- Álvarez, D., Muntaner, J., Velando, A. (2003). Cormorán Moñudo *Phalacrocorax aristotelis*. Pp. 102-103. En: Martí, R., Del Moral, J. C. (Eds.). *Atlas de las aves reproductoras de España*.

Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

Álvarez, D., Pajuelo, M. A. (2011). Southern populations of European shag *Phalacrocorax aristotelis* advance their laying date in response to local weather conditions but no to large-scale climate. *Ardeola*, 58: 239-250.

Álvarez, D., Velando, A. (2007). *El Cormorán moñudo en España y Gibraltar. Población en 2006-2007 y método de censo*. SEO/Birdlife. Madrid

Amundsen, T., Stokland, J.G. (1988). Adaptive significance of asynchronous hatching in the shag: a test of the brood reduction hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 57: 329-344.

Amundsen, T., Stokland, J. G. (1990). Egg size and parental quality influence nestling growth in the shag. *Auk*, 107: 410-413.

Araújo, J., Muñoz-Cobo, J., Purroy, F. J. (1976). Notes on sea-birds 54. Populations of sea birds in the Cabrera archipelago (Balearic Islands). *Ardea*, 64 (1-2): 83-84.

Arcos, J.M., Ruiz, X., Bearhop, S., Furness, R.W. (2002). Mercury levels in seabirds and their fish prey at the Ebro Delta (NW Mediterranean): the role of trawler discards as a source of contamination. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 281-290.

Astheimer, L. B., Grau, C. R. (1990). A comparison of yolk growth rates in seabird eggs. *Ibis*, 132: 380-394.

Bárcena, F., de Souza, J. A., Fernández de la Cigofia, E., Domínguez, J. (1987). Las colonias de aves marinas de la costa occidental de Galicia. Características, censo y evolución de sus poblaciones. *Ecología*, 1: 187-209.

Barlow, E. J., Daunt, F., Wanless, S., Álvarez, D., Reid, J. M., Cavers, S. (2011). Weak large-scale population genetic structure in a philopatric seabird, the European Shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 153: 768-778.

Barrett R. T., Furness R. W. (1990). The prey and diving depths of seabirds on Hørnøy, North Norway after a decrease in the Barents Sea Capelin stocks. *Ornis Scandinavica*, 21: 179-186.

Barrett, R. T., Strann, K.-B., Vader, W. (1986). Notes on the eggs and chicks of North Norway Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Seabird*, 9: 73-83.

Bernis, F. (1968). *Aves Migradoras Ibéricas*. Sociedad Española de Ornitología. Madrid.

Bernstein, N. P., Maxon, S. J. (1984). Sexual distinct daily activity patterns of blue-eyed shags in Antarctica. *The Condor*, 86: 151-156.

Berry, H.H. (1976). Physiological and behavioural ecology of the Cape Cormorant *Phalacrocorax capensis*. *Madoqua* 8, 59-62.

BirdLife International (2004). *Birds in Europe: their conservation status*. BirdLife International.

BirdLife International (2012). *Phalacrocorax aristotelis*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>.

Burthe, S., Newell, M.A., Goodman, G., Butler, A., Bregnballe, T., Harris, E., Wanless, S., Cunningham, E.J.A., Daunt, F. (2013). Endoscopy as a novel method for assessing endoparasite burdens in free-ranging European shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *Methods in Ecology and Evolution*, 4 (3) : 207-216.

Cadiou, B. (1994). Un évènement rarissime: L'Élevage de deux nichées avec succès par un couple de cormorans huppés *Phalacrocorax aristotelis*. *Alauda*, 62: 134-135.

Calvo, B., Bolton, M. (1997). Sexing Shags *Phalacrocorax aristotelis* from external measurements using discriminant analysis. *Ringing and Migration*, 18: 50-56.

- Capella, L., Jara, J. L., Mayol, J., Muntaner, J., Pons, M. (1986). The 1986 census of the breeding population of shags in the Balearic Islands. *NATO ASI Series Series G Ecological Sciences*, 12: 505-508.
- Carda, J., del Moral, E. (1997). El cormoran moñudo *Phalacrocorax aristotelis* desmarestii en las Islas Columbretes. *G.I.A.M.*, 23: 11-12.
- Carss, D. N. (1993). Shags *Phalacrocorax aristotelis* at cage fish farms in Argyll, Western Scotland. *Bird Study*, 40: 203-211.
- Carter, H. R., Hobson, K. A. (1988). Creching behavior of brand's cormorant chicks. *Condor*, 90: 395-400.
- Causax, R.J., Barrera-Oro, E.R. (1993). The diet of blue-eyed shag, *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* feeding in the Bransfield Strait. *Antarctic Science* 5, 335-338.
- Cooper, J. (1985). Diving patterns of Cormorants Phalacrocoridae. *Ibis*, 128: 562-570.
- Cooper, J. (1986). Biology of the Bank Cormorant, Part 4: Nest construction and characteristics. *Ostrich*, 57: 170-179.
- Coulson, J. C., Potts, G. R., Deans, I. R., Fraser, S. M. (1968). Exceptional mortality of Shags and other seabirds caused by paralytic shellfish poison. *British Birds*, 61: 381-404.
- Coulson, J. C., Potts, G. R., Horobin, J. (1969). Variation in the eggs of the shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Auk*, 86: 232-245.
- Cramp, S., Simmons, K. E. L. (1977). *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Vol I. Ostrich to Ducks. Oxford University Press, Oxford.
- Danchin, E., Wagner, R. H. (1997). The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 342-347.
- Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P., Wanless, S. (2007b). From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters*, 3: 371-374.
- Daunt, F., Monaghan, P., Harris, M. P., Wanless, S. (2003). Sexual ornament size and breeding performance in female and male European Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 145: 54-60.
- Daunt, F., Monaghan, P., Wanless, S., Harris, M.P., Griffiths, R. (2001a). Sons and daughters: age-specific differences in parental rearing capacities. *Functional Ecology* 15, 211-216.
- Daunt, F., Monaghan, P., Wanless, S., Harris, M.P. (2001b). Parental age and offspring ectoparasite load in shags. *Ardea* 89, 449-455.
- Daunt, F., Wanless, S., Greenstreet, S. P. R., Jensen, H., Hamer, K. C., Harris, M. P. (2008). The impact of the sandeel fishery closure in the northwestern North Sea on seabird food consumption, distribution and productivity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65: 362-381.
- Daunt, F., Wanless, S., Harris, M. P., Monaghan, P. (1999). Experimental evidence that age-specific reproductive success is independent of environmental effects. *Proceedings of the Royal Society*, 266: 1489-1493.
- Daunt, F., Wanless, S., Harris, M. P., Money, L., Monaghan, P. (2007a). Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology*, 21: 561-567.
- Davis, L. S. (1982). Creeching behaviour of Adelie Penguin chicks (*Pygoscelis adeliae*). *New Zealand Journal of Zoology*, 9 : 279-286.

- Debout, G. (1985). Quelques données sur la nidification du Cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*) à Chausey, Manche. *Alauda*, 53: 161-166.
- De Juana, E. (1984). The status and conservation of seabirds in the Spanish Mediterranean. *International Council for Bird Preservation Technical Publication*, Supplement No. 2: 347-361.
- De Pablo, F. (2004). Incidencia de la pesca profesional en la mortalidad del cormorán moñudo, *Phalacrocorax aristotelis desmarestii*, en Menorca (Islas Baleares). *Bolleti de la Societat d'Historia Natural de les Balears*, 47: 25-30.
- De Pablo, F. (2005). Contribución a la situación del cormorán moñudo en Menorca (Islas Baleares). *Anuari Ornitológic de les Balears*, 20: 99-107.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J. (1992). *Handbook of the Birds of the World*. Vol.1. Lynx Edicions, Barcelona.
- Dickman, C. R. (1996). Impact of exotic generalist predators on the native fauna of Australia. *Wildlife Biology*, 2: 185-195.
- Evans, P. G. H. (1984). Status and conservation of seabirds in Northwest Europe (excluding Norway and the USSR). *ICBP Technical Publication*, 2: 293-321.
- Flumm, D. S. (1993). Do Mediterranean Shags occur in southwest England? *British Birds*, 86: 166-173.
- Frederiksen, M., Daunt, F., Harris, M. P., Wanless, S. (2008). Stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, 77: 1020-1029.
- Frederiksen, M., Harris, M. P., Daunt, F., Rothery, P., Wanless, S. (2004). Scale-dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, 10: 1214-1221.
- Frederiksen, M., Wright, P. J., Harris, M. P., Roderick M. A., Heubeck, M., Wanless, S. (2005). Regional patterns of kittiwake *Rissa tridactyla* breeding success are related to variability in sandeel recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 300: 201-211.
- Furness, R. W. (2001). Management implications of interactions between fisheries and sandeel-dependent seabirds and seals in the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 59: 261-269.
- Galbraith, H., Baillie, R., Furness, R.W., Russell, S. (1986). Regional variations in the dispersal of shags *Phalacrocorax aristotelis* in northern Europe. *Ornis Scandinavica*, 17: 68-74.
- Galbraith, H., Russell, S., Furness, R.W. (1981). Movements and Mortality of Isle of May Shags as shown by Ringing Recoveries. *Ringling and Migration*, 3: 181-189.
- Grau, C. R. (1996). Nutritional needs for egg formation in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis*, 138: 756-764.
- Graves, J., Hay, R. T., Scallan, M., Rowe, S. (1992). Extra-pair paternity in the shag, *Phalacrocorax aristotelis* as determined by DNA. *Journal of Zoology*, 226: 399-408.
- Graves, J., Ortega-Ruano, J. E. (1992). Shags on the Isle of May: who mates with whom? *Scottish Birds*, 16: 236-239.
- Graves, J., Ortega-Ruano, J.E. (1994). Patterns of interaction in the courtship behaviour of shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *Etología*, 4: 1-9.
- Graves, J., Ortega-Ruano, J., Slater, J. B. (1993). Extra-pair copulations and paternity in shags: do females choose better males? *Proceedings Royal Society of London*, 253: 3-7.
- Greenstreet, S. P. R., Morgan, R. I. G., Barnett, S., Redhead, P. (1993). Variation in the numbers of shags *Phalacrocorax aristotelis* and common seals *Phoca vitulina* near the mouth of an Atlantic salmon *Salmo salar* river at the time of the smolt run. *Journal of Animal Ecology*, 62: 565-576.

- Grémillet, D., Argentin, G., Schulte, B., Culik, B. M. (1998). Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and Shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis*, 140 : 113-119.
- Guyot, I. (1985). La reproduction du Cormoran Huppé *Phalacrocorax aristotelis* en Corse. En *Oiseaux Marins nicheurs du Midi et de la Corse. Annales du CROP 2*. Aix-En-Provence.
- Guyot, I. (1988). Relationships between shag feeding areas and human fishing activities in Corsica (Mediterranean Sea). Pp. 22-23. En: Tasker, M. L. (Ed.) *Seabird Food and Feeding Ecology*. Proc. 3rd Int. Conf. Seabird Group. Sandy, Seabird Group.
- Hall, M. E., Nasir, L., Daunt, F., Gault, E.A., Croxall, J. P., Wanless, S., Monaghan, P. (2004). Telomere loss in relation to age and early environment in long-lived birds. *Proceedings of the Royal Society*, 271: 1571-1576.
- Harris, M. P. (1982). Promiscuity in the Shag as shown by time-lapse photography. *Bird Study*, 29: 149-154.
- Harris, M. P., Buckland, S. T., Russell, S. M., Wanless, S. (1994a). Year-and age-related variation in the survival of adult European Shags over a 24-year period. *The Condor*, 96: 600-605.
- Harris, M. P., Riddiford, N. J. (1989). The food of some young seabirds on Fair Isle in 1986-1988. *Scottish Birds*, 15: 119-125.
- Harris, M. P., Russell, S. M., Wanless, S. (1994b). Post fledging survival to breeding age of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to year, date of fledging and brood size. *Journal of Avian Biology*, 25: 268-274.
- Harris, M. P., Wanless, S. (1991). The importance of the lesser sandeel *Ammodytes marinus* in the diet of shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ornis Scandinavica*, 22: 375-382.
- Harris, M. P., Wanless, S. (1993). The diet of Shags *Phalacrocorax aristotelis* during the chick-rearing period assessed by three methods. *Bird Study*, 40: 135-139.
- Harris, M. P., Wanless, S. (1996). Differential responses of Guillemot *Uria aalge* and Shag *Phalacrocorax aristotelis* to a late winter wreck. *Bird Study*, 43: 220-230.
- Hatch, S. A., Hatch, M. A. (1990). Components of breeding productivity in a marine bird community: key factors and concordance. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1680-1690.
- Johansen, O. (1975). The relation between breeding grounds and wintering grounds in Norway as shown by ringing recoveries. *Sterna*, 14: 1-21.
- Johnsgard, P. A. (1993). *Cormorants, Darters, and Pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Johnstone, I. G., Harris, M. P., Wanless, S., Graves, J. A. (1990). The usefulness of pellets for assessing the diet of adult Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Bird Study*, 37: 5-11.
- Kennedy, M., Gray, R. D., Spencer, H. G. (2000). The phylogenetic relationships of the shags and cormorants: can sequence data resolve a disagreement between behavior and morphology? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 345-359.
- Lilliendahl, K., Solmundsson, J. (2006). Feeding ecology of sympatric European shags *Phalacrocorax aristotelis* and great cormorants *P. carbo* in Iceland. *Marine Biology*, 149: 979-990.
- Lumsden, W. H. R., Haddow, A. J. (1946). The food of the shag (*Phalacrocorax aristotelis*) in the Clyde sea area. *Journal of Animal Ecology*, 15: 35-42.
- Martín, M. P. (1990). Malófagos de aves marinas. Especies parásitas de aves Pelecaniformes (Insecta: Mallophaga). *García de Orta. Série de Zoología*, 17: 37-51.

- Martínez-Abraín, A., Oro, D., Jiménez, J. (2001). The Dynamics of a Colonization Event in the European Shag: The Roles of Immigration and Demographic Stochasticity. *Waterbirds*, 24: 97-102.
- Martínez-Abraín, A., Oro, D., Velando, A., Genovart, M., Gerique, C., Bartolomé, M.A., Sarzo, B., Villuendas, E. (2006a). Morphometrical similarities between central and peripheral populations of the European shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Marine Ornithology*, 34: 21-24.
- Martínez-Abraín, A., Velando, A., Genovart, M., Gerique, C., Bartolomé, M. A., Villuendas, E., Sarzo, B., Oro, D. (2006b). Sex-specific mortality of European shags during an oil spill: demographic implications for the recovery of colonies. *Marine Ecology Progress Series*, 318: 271-276.
- Mills, D. (1969). The food of the shag in Loch Ewe, Ross-shire. *Scottish Birds*, 5: 264-268.
- Mitchell, P. I., Newton, S. F., Ratcliffe, N., Dunn, T. E. (2004). *Seabird Populations of Britain & Ireland: Results of the Seabird 2000 census (1998-2002)*. T. & A.D. Poyser, London.
- Moe, B., Brunvoll, S., Mork, D., Brobakk, T. E., Bech, C. (2004). Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *Journal of Experimental Biology*, 207: 4067-4076.
- Moreno, R., Jover, L., Díez, C., Sopera, C. (2011a). Seabird feathers as monitors of the levels and persistence of heavy metal pollution after the *Prestige* oil spill. *Environmental Pollution*, 159: 2454-2460.
- Moreno, R., Jover, L., Velando, A., Munilla, I., Sanpera, C. (2011b). Influence of trophic ecology and spatial variation on the isotopic fingerprints of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 442: 229-239.
- Munilla, I., Díez, C., Velando, A. (2007). Are edge bird populations doomed to extinction? A retrospective analysis of the common guillemot collapse in Iberia. *Biological Conservation*, 137: 359-371.
- Munro, J. F., Crompton, D. W. T., Stoddart, R. C. (1995). *Andracantha tunitae* (Acanthocephala) in the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*) from Shetland, Scotland. *Journal of Parasitology*, 81: 496-498.
- Muntaner J. (2004). Cormorán moñudo del Mediterráneo. *Phalacrocorax aristotelis desmarestii*. Pp. 62-65. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid.
- Nelson, B. (1964). Factors influencing clutch size and chick growth in the North Atlantic Gannet *Sula bassana*. *Ibis*, 106: 63-77.
- Nelson, B. (2005). *Pelicans, Cormorants, and their Relatives: the Pelecaniforms*. Oxford University Press.
- Noguera, J. C., Kim, S-Y., Velando, A. (2012). Pre-fledgling oxidative damage predicts recruitment in a long-lived bird. *Biology Letters*, 8: 61-63.
- Olsthoorn, J. C. M., Nelson, J. B. (1990). The availability of breeding sites for some British seabirds. *Bird Study*, 37: 145-164.
- Ortega-Ruano, J., Graves, J. (1991). Reverse mounting during the courtship of the European Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *Condor*, 93: 859-863.
- Østnes, J.E., Bjørn, M.J., Bech, C. (2001). Growth and development of homeothermy in nestling European Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *The Auk*, 118 : 983-995.
- Paracuellos, M., Nevado, J. C. (2003). Nesting seabirds in SE Spain: Distribution, numbers and trends in the province of Almería. *Scientia Marina*, 67 (Supplement 2): 125-128.

- Pasquet, E., Monnat, J. Y. (1990). Dispersion géographique des Cormorans huppés juvéniles de la mer Celtique. *L'Oiseau et R.F.O.*, 60: 94-109.
- Pearson. T. H. (1968). The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, 37: 53-102.
- Post, W., Seals, C. A. (1991). Breeding biology of a newly-established Double-crested Cormorants populations in South Carolina, USA. *Colonial Waterbirds*, 14: 34-38.
- Potts, G. R. (1966). *Studies on a marked population of the shag with special reference to the breeding biology of birds of known age*. Tesis doctoral. Universidad de Durham.
- Potts, G. R. (1968). Success of eggs of the shag on the Farne islands, Northumberland, in relation to their content of Dieldrin and DDE. *Nature*, 217: 1282-1284.
- Potts, G. R. (1969). The influence of eruptive movements, age, population size and other factors on the survival of the Shag (*Phalacrocorax aristotelis*). *Journal of Animal Ecology*, 38: 53-102.
- Potts, G. R. (1971). Molt in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*, and the ontogeny of the "Staffelmauser". *Ibis*, 113: 298-305.
- Potts, G. R., Coulson, J. C., Deans, I. R. (1980). Population dynamics and breeding success of the Shag, *Phalacrocorax aristotelis*, on the Farne islands, Northumberland. *Journal of Animal Ecology*, 49: 465-484.
- Rae, B. B. (1969). The food of cormorants and shags in Scottish estuarine and coastal waters. *Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Marine Research*, 1: 1-16.
- Reed, T. E., Daunt, F., Hall, M. E., Phillips, R. A., Wanless, S., Cunningham, E. J. A. (2008). Parasite Treatment Affects Maternal Investment in Sons. *Science*, 321: 1681-1682.
- Reed, T. E., Daunt, F., Kiploks, A. J., Burthe, S. J., Granroth-Wilding, H. M. V., Takahashi, E. A., Newell, M., Wanless, S., Cunningham, E. (2012). Impacts of parasites in early life: contrasting effects on juvenile growth for different family members. *PLOS One*, 7: e32236.
- Rodríguez Silvar, J. (1977). *Distribución y cría del cormorán moñudo, Phalacrocorax aristotelis (L.) en las costas gallegas*. Tesina de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de Santiago. 78 pp.
- Rodríguez Silvar, J., Bermejo Díaz De Rábago, A. (1976). Distribución y censo de las colonias de cormorán moñudo *Phalacrocorax aristotelis (L.)* en las costas de Galicia. *Ardeola*, 23: 3-25.
- Røv, N. (1990). Bestandsforhold hos toppskarv i Norge. *NINA Forskningsrapport*, 7: 1-28.
- Sanpera, C., Valladares, S., Moreno, R., Ruiz, X., Jover, L. (2008). Assessing the effects of the Prestige oil spill on the European shag (*Phalacrocorax aristotelis*): trace elements and stable isotopes. *The Science of the Total Environment*, 407: 242-249.
- Sato, K., Daunt, F., Watanuki, Y., Takahashi, A., Wanless, S. (2008). Quantification of prey acquisition estimated from stroke frequencies in flying shags. *Journal of Experimental Biology*, 211: 58-65.
- Sewell, J., Harris, R., Hinz, H., Voltier, S., Hiscock, H. (2007). *An assessment of the impact of selected fishing activities on european marine sites and a review of mitigation measures*. Seafish Technology. The Marine Biological Association and the University of Plymouth.
- Sibley, C. G., Monroe, B. L. Jr. (1990). *Distribution y taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven.
- Siegel-Causey, D. (1988). Phylogeny of Phalacrocoracidae. *Condor*, 90: 885-905.
- Snow, B. (1960). The breeding biology of the shag *Phalacrocorax aristotelis* on the island of Lundy, Bristol Channel. *Ibis*, 102: 554-575.

- Snow, B. (1963). The behaviour of the shag. *British Birds*, 56: 77-103, 164-186.
- Staab, R. (1998). Longevity list of birds ringed in Europe. *Euring Newsletter*, 2: 9-18.
- Steven, J. (1933). The food consumed by shags and cormorants around shores of Cornwall (England). *Journal of Marine Biology*, 19: 277-292.
- Stokland, J. N., Amundsen, T. (1988). Initial size hierarchy in broods of the shag: relative significance of egg size and hatching asynchrony. *The Auk*, 105: 308-315.
- Swann, R. L., Ramsay, D. K. (1979). An Analysis of Shag Recoveries from North West Scotland. *Ringing and Migration*, 2: 137-143.
- Swann, R. L., Harris, M. P., Aiton, D. G. (2008). The diet of European Shag *Phalacrocorax aristotelis*, Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla* and Common Guillemot *Uria aalge* on Canna during the chick-rearing period 1981–2007. *Seabird*, 21: 44-54.
- Tasker, M. L., Camphuysen, C. J., Cooper, J., Garthe, S., Montevecchi, W. A., Blaber, S. J. M. (2000). The impacts of fishing on marine birds. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 531-547.
- Van Tets, G. F. (1976). Australasia and the origin of shags and cormorants, Phalacrocoridae. *Proceedings 16th International Ornithology Conference*: 121-124.
- Vaurie, C. (1965). *The birds of the Palearctic fauna. Non-Passeriformes*. H. F. & G. Witherby, London.
- Velando, A. (1997). *Ecología y comportamiento del cormorán moñudo (Phalacrocorax aristotelis) en las islas Cíes y Ons*. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo.
- Velando, A. (2000). The importance of the hatching date on dominance of young shags. *Animal Behaviour*, 60: 181-185.
- Velando, A. (2001). Postfledging crèche behaviour in European shag. *Journal of Ethology*, 19: 116-122.
- Velando, A., Álvarez, D. (2004). Cormorán moñudo, *Phalacrocorax aristotelis aristotelis*. Pp. 60-62. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.) *Libro Rojo de las Aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid.
- Velando, A., Álvarez, D. (2012). Cormorán moñudo *Phalacrocorax aristotelis*. Pp. 134-135. En: Del Moral, J. C., Molina, B., Bermejo, A., Palomino, D. (Eds.). *Atlas de las aves en invierno en España 2007-2010*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente-SEO/Birdlife. Madrid.
- Velando, A., Álvarez, D., Mouriño, J., Arcos, F., Barros, A. (2005b). Population trends and reproductive success of European Shag following the Prestige oil spill in the Iberian Peninsula. *Journal of Ornithology*, 146: 116-120.
- Velando, A., Docampo, F., Álvarez, D. (1999a). The status of the European shag *Phalacrocorax aristotelis* population on the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Atlantic Seabirds*, 1: 97-106.
- Velando, A., Freire, J. (1999a). Intercolony and seasonal differences in the breeding diet of European shags on the Galician coast (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, 188: 225-236.
- Velando, A., Freire, J. (1999b). Coloniabilidad y conservación de aves marinas: El caso del cormorán moñudo. *Etología*, 7: 55-62.
- Velando, A., Freire, J. (2001). How general is the central-periphery distribution among seabird colonies? Nest spatial pattern in the European shag. *The Condor*, 103: 544-554.
- Velando, A., Freire, J. (2002). Population modelling of European shag at their southern limit: conservation implications. *Biological Conservation*, 107: 59-69.

- Velando, A., Freire, J. (2003). Nest-Site Characteristics, Occupation and Breeding Success in the European Shag. *Waterbirds*, 26: 473-483.
- Velando, A., Graves, J., Freire, J. (2000). Sex-specific growth in the European Shag *Stictocarbo aristotelis*, a seabird with size dimorphism. *Ardea*, 88: 127-136.
- Velando, A., Graves, J., Ortega-Ruano, J.E. (2002). Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Ibis*, 144: 9-16.
- Velando, A., Munilla, I. (2008). *Plan de Conservación del Cormorán moñudo en el Parque Nacional de las Islas Atlánticas*. Universidade de Vigo.
- Velando, A., Munilla, I. (2011). Disturbance to a foraging seabird by sea-based tourism: implications for reserve management in marine protected areas. *Biological Conservation*, 144: 1167-1174.
- Velando, A., Munilla, I., Leyenda, P. M. (2005a). Short-term indirect effects of the Prestige oil spill on a marine top predator: changes in prey availability for European shags. *Marine Ecology Progress Series*, 302: 263-274.
- Velando, A., Ortega-Ruano, J. E., Freire, J. (1999b). Chick mortality in European shag *Stictocarbo aristotelis* related to food limitations during adverse weather events. *Ardea*, 87: 51-59.
- Visbeck, M. H., Hurrell, J. W., Polvani, L. Cullen, H. M. (2001). The North Atlantic Oscillation: Past, present, and future. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 12876-12877.
- Walsh, P., Brindley, E. (1994). Great Britain and Ireland seabird breeding success in 1993. *The Seabird Group, Newsletter*, 68: 3-6.
- Wanless, S., Burger, A. E., Harris, M. P. (1991b). Diving depths of shags *Phalacrocorax aristotelis* breeding on Isle of May. *Ibis*, 133: 37-42.
- Wanless, S., Corfield, T., Harris, M.P., Buckland, S.T., Morris, J.A. (1993b). Diving behaviour of the shag *Phalacrocorax aristotelis* in relation to water depth and prey size. *Journal of Zoology*, 231: 11-25.
- Wanless, S., Harris, M. P. (1997). Successful double-brooding in European Shags. *Colonial Waterbirds*, 20: 291-294.
- Wanless, S., Harris, M. P., Morris, J. A. (1991a). Foraging range and feeding locations of shags (*Phalacrocorax aristotelis*) during chick rearing. *Ibis*, 133: 37-42.
- Wanless, S., Harris, M. P., Burger, A. E., Buckland, S. T. (1997). Use of time-ap-depth recorders for estimating depth and diving performance of European shags. *Journal of Field Ornithology*, 68: 547-561.
- Wanless, S., Harris, M. P., Russell, S. (1993a). Factors influencing food-load sizes brought in by shags *Phalacrocorax aristotelis* during chick rearing. *Ibis*, 135: 19-24.
- Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Sato, K., Naito, Y. (2005). Regulation of stroke and glide in a foot-propelled avian diver. *Journal of Experimental Biology*, 208: 2207-2216.
- Watanuki, Y., Daunt, F., Takahashi, A., Wanless, S., Sato, K. (2008). Microhabitat use and prey capture of a bottom feeding top predator, the European Shag, shown by camera loggers. *Marine Ecology Progress Series*, 356: 283-293.
- Wilson, R. P., Wilson, M. T. (1989). Foraging behaviour in four sympatric cormorants. *Journal of Animal Ecology*, 57: 943-955.
- Yesou, P., Buchheim, A., Bermejo, A. (2005). Which subspecies of shag occurs in Galicia? *British Birds*, 98 (7): 369-370.

Barros, A., Alvarez, D., Velando, A. (2013). Cormorán moñudo – *Phalacrocorax aristotelis*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Young, J. G. (1990). Shags up-ending and fishing together on foot. *British Birds*, 83: 279.