

CONTROL INTEGRADO DE COMPLEJOS DE INVASIÓN EN EL PARQUE NACIONAL MARÍTIMO-TERRESTRE DE LAS ISLAS ATLÁNTICAS DE GALICIA

LUIS SANTAMARÍA¹, LUCÍA LATORRE PIÑEIRO¹ Y ASIER R. LARRINAGA¹

RESUMEN

Cuando se presentan situaciones de coexistencia de varias especies invasoras (complejos de invasión) se hace necesario elaborar estrategias de control integrado, ya que la red de interacciones que se establece entre las diferentes especies de los complejos de invasión puede causar respuestas inesperadas o contra-intuitivas a las acciones de control. El Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia alberga en la actualidad al menos dos especies de depredadores exóticos (el gato asilvestrado y el visón americano) que depredan sobre dos especies de herbívoros también exóticos (la rata negra y el conejo europeo). En este capítulo presentamos una caracterización de la abundancia, distribución espacial, patrones demográficos básicos (para los herbívoros), relaciones interespecíficas (depredador-presa) e impacto sobre la biota nativa de las cuatro especies del complejo de invasión citado; e introducimos esta información en modelos demográficos conjuntos con objeto de evaluar diferentes escenarios de gestión de dichas especies. Nuestros resultados muestran que los mamíferos exóticos del Parque representan un riesgo considerable para su biota nativa, tanto por la existencia de efectos directos sobre ésta (principalmente la depredación de aves marinas por el visón americano) como por la existencia de efectos indirectos que pueden multiplicar los anteriores (híper-depredación). La mitigación de estos impactos requiere de programas de control que incorporen el efecto de las interacciones entre estas especies. Las simulaciones desarrolladas a partir de los modelos poblacionales muestran que, para obtener una mitigación eficiente del impacto del visón americano, se requiere un desarrollo de programas de control multiespecífico, que incluyan también a sus presas principales. También indican que la eliminación simultánea de los dos depredadores exóticos puede retrasar seriamente la reducción de su impacto a largo plazo, debido al incremento en la disponibilidad de presas, por lo que los programas de control deberían centrarse exclusivamente en el visón americano. La incertidumbre asociada a los modelos presentados hace recomendable una gran prudencia en su diseño, y la toma continuada de datos durante su ejecución para ir refinando estas predicciones.

Palabras clave: control integrado, complejos de invasión, ecosistemas insulares, modelos demográficos.

SUMMARY

The use of integrated control strategies becomes necessary in ecosystems where several invasive species coexist, forming «invasion complexes», because the network of complex interactions established amongst these different species can lead to unexpected or counterintuitive responses to control actions

¹ Laboratorio de Ecología Espacial, Departamento de Biodiversidad y Conservación, Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA, UIB-CSIC), Miquel Marqués, 21, 07190-Esporles, Islas Baleares.
lsantamaria@imedea.uib-csic.es; lulatorre81@hotmail.com; asier@imedea.uib-csic.es

targeted at single species. The Atlantic Islands of Galicia National Park currently hosts at least two species of exotic predators (feral cat and American mink) that prey on two exotic herbivores (black rat and European rabbit). In this chapter, we present a characterization of the abundance, spatial distribution, basic demographic patterns (of herbivores), interspecific relationships (predator-prey) and impacts on the native biota of the four species included in this invasion complex. Furthermore, we implemented this information in demographic models and used them to evaluate different management scenarios. Our results show that the exotic mammals in the Atlantic Islands of Galicia National Park represent a considerable risk for the native biota, owing to both their direct (mainly, predation of seabirds by American mink) and indirect (hyperpredation, i.e. facilitation of gull predation by minks owing to the presence of rabbits during the non-breeding season, in Sálvora) impacts on native fauna. Simulations developed from population models show that achieving an efficient mitigation of the American mink requires the development of multispecific control programs, which should focus on both predator and prey species. They also indicate that, because the eradication of some species (e.g. mink) is not viable, the simultaneous elimination of both exotic predators (mink and cat) could have negative effects (mediated by the increase in availability of prey species) over the long-term reduction of its impact. Control plans should probably focus on the American mink. The considerable uncertainty associated with the demographic models suggests, however, the need for both a cautious design of control programs and a sustained monitoring of their effects, aimed at iteratively refining both (model predictions and control programs).

Key words: integrated control, invasion complex, island ecosystem, demographic model.

INTRODUCCIÓN

Las invasiones biológicas son fenómenos que están ocurriendo a gran escala y representan actualmente una de las principales amenazas a la biodiversidad del planeta (WILLIAMSON 1996; MOONEY & HOBBS 2000). Además de causar importantes modificaciones en todos los ecosistemas, muchas de las introducciones de especies exóticas que está llevando a cabo el ser humano representan grandes costes económicos para la sociedad, derivados tanto de la reparación del daño provocado por la especie introducida como de los intentos de erradicarla. Los ecosistemas insulares son más susceptibles a los efectos de estas introducciones, debido principalmente a las características intrínsecas de su biota, fruto de su larga historia de aislamiento y de la escasez de enemigos naturales (ej. la ausencia de defensas frente a depredadores/herbívoros) (TRAVERSE & SANTAMARÍA 2004). Una de las especies invasoras con efectos más negativos sobre la biota insular es el gato asilvestrado (*Felis catus*), que representa un importante factor de extinción local de otros animales, especialmente aves marinas

que anidan en islas (NOGALES & MEDINA 1996). Igualmente nocivas suelen ser las invasiones de herbívoros y omnívoros de tamaño medio, como las diferentes especies de rata (*Rattus* spp.) o el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*; PALMER & PONS 1996, 2001; VITOUSEK 2001), dos especies con una elevada fecundidad que suman a su impacto sobre la vegetación los efectos directos o indirectos sobre otros elementos de los ecosistemas (insectos, PALMER & PONS 1996a; plantas vasculares, PALMER & PONS 2001; aves, MARTIN *et al.* 2000, PASCAL *et al.* en prensa; IUCN 2006). Los efectos indirectos mencionados incluyen, entre otros, el desencadenamiento de procesos de híper-depredación sobre especies de vertebrados insulares amenazados (COURCHAMP *et al.* 2000) y la disrupción de sistemas mutualistas (DELGADO GARCÍA 2002).

Tradicionalmente, la gestión de estas especies en islas e islotes (particularmente los incluidos en espacios protegidos) ha consistido en el control continuado o erradicación, centrados casi siempre en gatos y ratas (p. ej. NOGALES *et al.* 2004; ROBERTSON & GEMMELL 2004; ABDELKRIM *et al.* 2005; ORUETA *et al.* 2005; IUCN 2006). Este

enfoque se encuentra fuertemente condicionado por la percepción de que estas especies son responsables de la extinción de un gran número de especies insulares (BURBIDGE & MANLY 2002; NOGALES *et al.* 2004). Esta estrategia ha demostrado sin embargo una eficacia muy limitada, debido a la inviabilidad a largo plazo de los objetivos de erradicación en islotes de tamaño moderadamente grandes (NOGALES 2003; GENOVESI 2005), a la elevada probabilidad de re-invasiones en islotes cercanos a la costa o muy visitados (RUSSELL 2008) y a la aparición de efectos indirectos (en ocasiones, más perjudiciales que los causados directamente por la especie a controlar) de los programas control sobre otras especies invasoras o sobre los diferentes elementos del ecosistema nativo (ej. la vegetación, con efectos en cascada sobre las tasas de erosión; BERGSTROM *et al.* 2009). Mientras que los dos primeros obstáculos para el éxito de las estrategias de erradicación responden a una inadecuada evaluación previa de los costes, riesgos y beneficios esperables de las acciones de control (por ejemplo, RUSSELL *et al.* 2005), la aparición de efectos indirectos o contra-intuitivos puede anticiparse (durante la fase de planificación) o corregirse (durante la fase de ejecución) utilizando enfoques que reconozcan la complejidad de los complejos de invasión y evalúen o simulen las interrelaciones que se establecen entre las distintas especies exóticas y autóctonas. Por ejemplo, el control de depredadores puede llevar a una reducción de las especies autóctonas, por medio de un efecto de liberación de meso-depredadores (COURCHAMP *et al.* 1999a) o por procesos de hiper-depredación (COURCHAMP *et al.* 2000). De igual manera, la presencia de pequeños y medianos herbívoros (percibidos por muchos gestores como un riesgo menor para las especies nativas de las islas) puede facilitar el crecimiento poblacional de las poblaciones de carnívoros invasores, causando así indirectamente la reducción o extinción de especies autóctonas (COURCHAMP *et al.* 1999b y referencias ahí citadas).

Cuando se presentan situaciones de coexistencia de varias especies invasoras, y en particular cuando presentan interacciones fuertes (depredador-presa, comensalismo en períodos vitales

críticos...), se hace necesario elaborar estrategias de control integrado de los complejos de invasión. En estas situaciones, el tratamiento conjunto de las especies invasoras, basado en el conocimiento de las interacciones que modulan su demografía, es de vital importancia para alcanzar los objetivos de gestión propuestos. La complejidad de estos sistemas y la variabilidad inherente a sus interacciones (BOLNICK & PREISSER 2005) generan, sin embargo, una gran demanda de conocimiento previo, necesario para cuantificar tanto la respuesta de los complejos de invasión a las acciones de control como la densidad-dependencia del impacto de las diferentes especies invasoras sobre la biota exótica y nativa. Más allá de la planificación de una estrategia de actuación, este enfoque permite llevar a cabo una evaluación continua de la eficacia de las acciones de control, permitiendo un rediseño continuo de las mismas mediante análisis de coste/beneficio en un entorno de gestión adaptativa.

El Parque Nacional Marítimo-Terrestre de las Islas Atlánticas de Galicia alberga en la actualidad al menos dos especies de depredadores exóticos (el gato asilvestrado, *Felis catus*, y el visón americano, *Mustela vison*) que depredan sobre dos especies de herbívoros exóticos (la rata negra, *Rattus rattus*, y el conejo europeo, *Oryctolagus cuniculus*). En este capítulo, presentamos una caracterización de la abundancia, distribución espacial, patrones demográficos básicos (para los herbívoros), relaciones interespecíficas (depredador-presa) e impacto sobre la biota nativa de las cuatro especies del complejo de invasión citado; e introducimos esta información en modelos demográficos conjuntos con objeto de evaluar diferentes escenarios de gestión de dichas especies. En particular, presentamos resultados que, para los complejos de invasión de la isla de Sálvora (visión americano y conejo europeo) y la de Monteagudo-Faro (visión americano, gato asilvestrado, conejo europeo y rata negra), evalúan la eficacia de: (1) el control individual de cada especie *versus* el control simultáneo de varias de ellas; (2) la utilización de diferentes intensidades de control; y (3) la estacionalidad de las acciones de control (esto último, tan sólo para el complejo de invasión de la isla de Sálvora).

MATERIAL Y MÉTODOS

Distribución espacial del complejo de invasión

Entre septiembre y octubre de 2009 se realizó un muestreo extensivo para establecer la abundancia relativa de las cuatro especies de mamíferos invasores en las islas de Monteagudo y Faro (archipiélago de las Islas Cíes). Para ello, se dividió el área elegida en 18 cuadrículas UTM de 500 x 500 m. La abundancia relativa de conejo se estimó a partir de ocho transectos de 100 m por cuadrícula, distribuidos de forma que cubriesen la mayor parte de la superficie de ésta. Cuando la superficie terrestre era inferior al tamaño de la cuadrícula, se redujo el número de transectos en una cantidad proporcional a dicha superficie. En cada transecto se registró el número de letrinas (con su número aproximado de excrementos), huras y escarbaduras. La abundancia relativa de rata se estimó a partir del consumo de cebos de detección de roedores (Detex Blox®). En cada cuadrícula, se colocaron tres líneas de 100 m, espaciadas de forma que cubriesen la mayor parte de la superficie de la cuadrícula, conteniendo cada una 10 cebos a intervalos de 10 m de distancia. Tres días tras su instalación, se recogieron todos los cebos y se pesaron con el objeto de estimar la cantidad consumida. La abundancia relativa de gato y visón se estimó a partir de conteos de excrementos, realizados a lo largo de los ocho transectos de 100 m utilizados para estimar la abundancia de conejo (véase arriba).

A partir del porcentaje de cebo consumido en cada transecto por la rata, estimamos un índice de abundancia relativa por cuadrícula para esta especie, que consistió en el promedio por cuadrícula del porcentaje consumido en cada estación de cebado. Asimismo, estimamos un índice de abundancia de gato a partir de los excrementos recogidos en cada cuadrícula. En primer lugar dividimos el número de excrementos recogidos en cada cuadrícula por el número medio de excrementos recogidos por cuadrícula en toda la superficie de muestreo a lo largo del año y posteriormente estimamos el índice de abundancia como la media de los valores anuales en 2008

y 2009. En cuanto al visón americano, la escasez de excrementos encontrados durante el muestreo extensivo tan sólo nos permitió indicar la presencia o ausencia de la especie en cada cuadrícula.

El cálculo del índice de conejo fue algo más complejo, debido a que se registraron distintos tipos de rastros dejados por esta especie: número total de escarbaduras, número total de letrinas y número total de excrementos (no se encontró ninguna hura en los transectos muestreados). A partir de estas tres variables, realizamos un análisis de componentes principales y utilizamos el primer componente principal extraído (que explicó el 72,5% de la varianza total y mostró correlaciones de 0,94, 0,90 y 0,69 con el número total de excrementos, número de letrinas y número de escarbaduras respectivamente) como índice de abundancia relativa de conejo (IAR). Un valor de 0 para este índice en una cuadrícula nos indica que dicha cuadrícula tiene una abundancia de conejo similar a la media de todas las cuadrículas muestreadas, mientras que los valores positivos y negativos indican respectivamente abundancias mayores y menores que la media.

Estos índices relativos de abundancia se analizaron conjuntamente con el fin de evaluar las potenciales relaciones entre las diferentes especies invasoras. Por otro lado, las estimas de abundancia relativa de rata y conejo se combinaron con las estimas de densidad obtenidas en las cuadrículas en las que se realizaron los muestreos de captura-marcaje-recaptura, con objeto de obtener estimas de la abundancia total de estas especies en cada isla, necesarias para parametrizar los modelos demográficos.

Abundancia, tamaño poblacional y demografía básica de la rata negra y el conejo europeo

La abundancia, densidad y parámetros demográficos de la rata negra se estimaron a partir de métodos de captura-marcaje-recaptura (CMR a partir de ahora) basados en trapeo convencional (trampas Tomahawk®). Tras comprobar la práctica inexistencia de esta especie en Sálvora

(ninguna captura tras una semana de trapeo con una retícula de 100 trampas), se decidió utilizar dos mallas de captura exclusivamente en las islas Cíes, establecidas respectivamente en: (1) la zona de A Percha, al oeste del pico de Monteagudo, donde se instaló una retícula de 78 trampas espaciadas cada 10 m en un acantilado suave cercano a una colonia de cría de cormorán moñudo; y (2) la duna de Muxieiros, donde se instaló una retícula de 88 trampas espaciadas cada 10 m (Figura 1). Tras un muestreo inicial utilizado para estimar el número de noches de captura necesario para obtener estimas robustas de la abundancia, la duración de las campañas de captura-marcaje-recaptura se fijó en seis noches. En A Percha se realizaron dos campañas anuales (verano y otoño) entre julio de 2008 y julio de 2010. En Muxieiros, se realizaron dos campañas anuales a partir de noviembre de 2008, pero tras la brusca caída de la población causada por la aplicación de veneno en julio de 2009 se decidió interrumpir los muestreos.

Los individuos capturados se marcaron inicialmente con marcas electrónicas pasivas (*pit tags* MUSICC® de AVID®) combinado con marcaje convencional (amputación de dedos, previa aplicación de anestesia general, anestesia local y esterilización de la zona). Este doble marcaje se diseñó para evaluar la eficacia de las marcas electrónicas y posteriormente, en caso de que resultasen efectivas, pasar a usar exclusivamente este tipo de marcas sin embargo, la baja tasa de recapturas entre campañas impidió realizar esta validación, por lo que a partir del segundo año de proyecto tan sólo utilizamos el marcaje convencional, ante la incertidumbre asociada al uso de transpondedores (*pit*). Cada individuo capturado se pesó, midió (longitud hocico-cloaca y longitud cloaca-cola) y fue sometido a una determinación de sexo antes de ser liberado.

La abundancia, densidad y parámetros demográficos del conejo europeo se estimaron igualmente mediante captura-marcaje-recaptura. En la isla de Sálvora, se utilizó una retícula de 90 trampas espaciadas cada 20 m, situada en la zona norte de la isla (al norte del pico de Milreu). Entre junio de 2008 y diciembre de 2010, se realizaron dos campañas anuales (primavera-verano y

otoño) de 10 noches de duración (tras un muestreo inicial utilizado para estimar el número de noches de captura necesario para obtener estimas robustas de la abundancia). En las islas Cíes se utilizó una retícula de 88 trampas, espaciadas cada 20 m, superpuesta a la cuadrícula de trampas de rata de la duna de Muxieiros. Se realizaron dos campañas anuales a partir de noviembre de 2008, pero tras la aplicación de veneno en julio de 2009 se decidió detener los muestreos y concentrar los esfuerzos en el área de A Percha. Tras registrar el peso, sexo y edad (juvenil *vs.* adulto, mediante la palpación de la epífisis tibial, SÁENZ DE BURUAGA *et al.* 2001) de cada individuo capturado, éste fue marcado con una etiqueta metálica auricular numerada (LaQuick®).

Dieta de los depredadores exóticos (visón y gato asilvestrado)

La determinación de la dieta de los depredadores exóticos (gato asilvestrado y visón) se realizó mediante el análisis de las heces recolectadas durante los muestreos destinados a estimar la distribución y abundancia relativa de conejo y rata, complementado con muestreos adicionales extensivos por las islas de Faro y Monteagudo. Estos excrementos fueron conservados en seco o en alcohol y posteriormente, los restos presentes en ellos fueron comparados con colecciones de material de referencia. Este análisis se utilizó tanto para cuantificar las tasas de depredación de los herbívoros exóticos (rata negra y conejo europeo), como para evaluar el impacto de los depredadores exóticos sobre la biota nativa (reptiles, anfibios y aves, fundamentalmente).

Impacto del complejo de invasión sobre la biota nativa

El impacto causado por la herbivoría de conejo europeo y rata negra, así como el causado por la depredación de semillas por parte de la rata negra, se estimó a dos niveles:

- (1) Vegetación: el impacto sobre la cobertura y diversidad de la vegetación se estimó utilizando parcelas de exclusión en la isla de Sálvora.

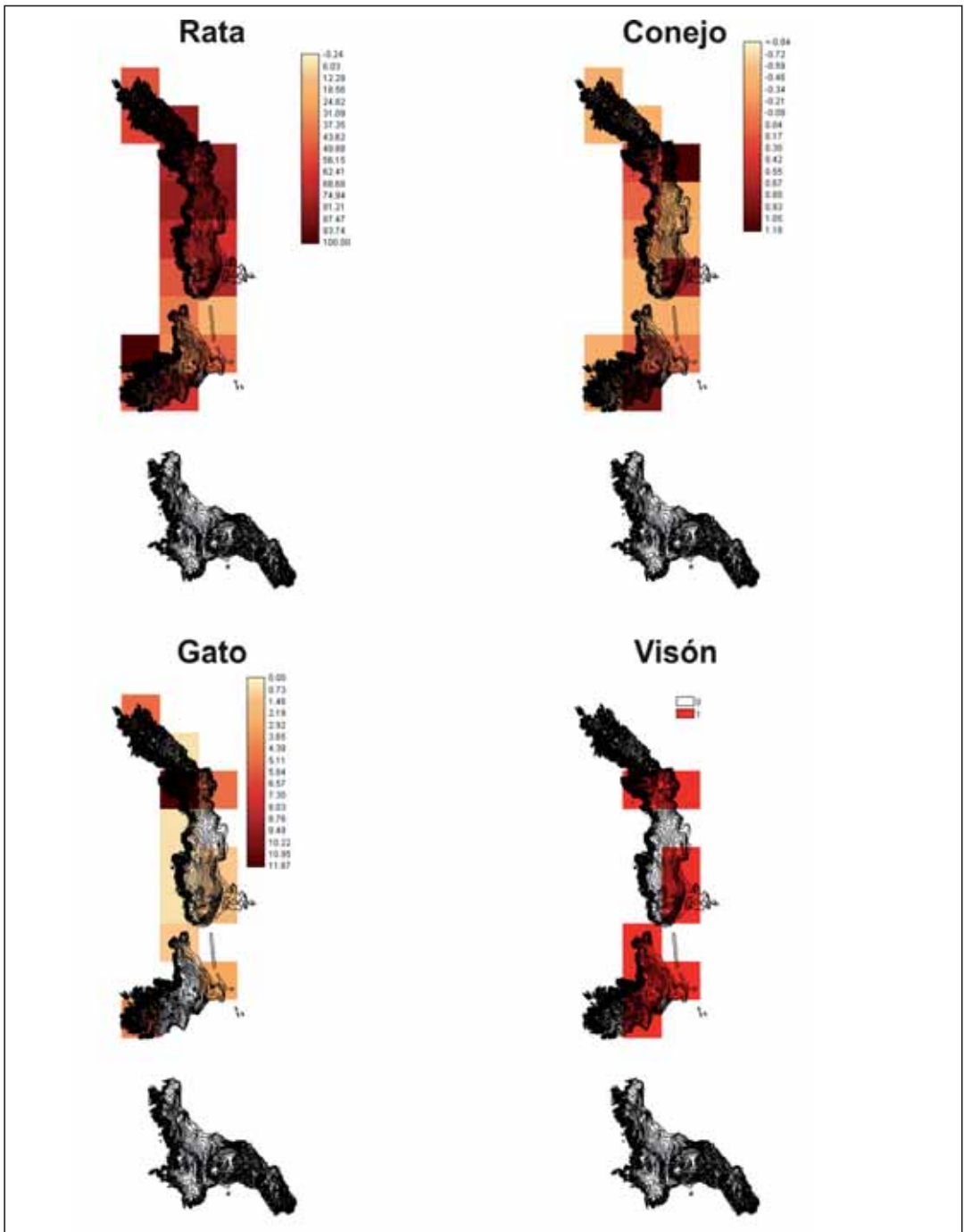


Figura 1. Distribución espacial y abundancia relativa de cuatro especies de mamíferos invasores en las islas de Monteagudo y Faro.
Figure 1. Spatial distribution and relative abundance of four invasive mammal species in Monteagudo and Faro islands.

- (2) Flora singular o amenazada: impacto sobre la supervivencia y reproducción de tres especies focales, seleccionadas por su singularidad y/o grado de amenaza, tanto en la isla de Sálvora como en la duna de Muxieiros (islas Cíes).

En la isla de Sálvora, dada la práctica ausencia de ratas durante el período de muestreo, el estudio se centró en los efectos de dos grupos de herbívoros exóticos: el conejo europeo y los grandes ungulados (caballos, *Equus caballus*, y ciervos, *Cervus elaphus*). Se estimó el impacto de ambos grupos a dos niveles: (1) sobre la cobertura, diversidad y composición específica de la vegetación; y (2) sobre el crecimiento vegetativo y la reproducción de dos especies singulares, *Linaria arenaria* (dado su frágil estado de conservación) y *Armeria pubigera* (por ser una especie endémica). El experimento de exclusión selectiva incluyó tres tratamientos: (1) control, parcelas de 3 x 3 m accesibles a todos los herbívoros; (2) exclusión de ungulados (caballo y ciervo; «exclusión de caballo» a partir de ahora), parcelas de 3 x 3 m valladas con alambre de espino hasta una altura de 1,5 m para impedir el acceso de los grandes herbívoros y permitir el de los conejo y otros pequeños herbívoros; (3) exclusión de ungulados y conejo («exclusión de conejo», a partir de ahora), parcelas de 3 x 3 m valladas con malla conejera desde el suelo (extremo inferior de la malla enterrado a 25 cm) hasta 1,5 m de altura para impedir el acceso a todos los herbívoros exóticos. Las parcelas (42 en total) se instalaron en julio de 2008. Para evaluar el efecto de la variabilidad espacial, se distribuyeron en dos zonas diferenciadas (21 parcelas por zona): una zona costera contigua a la playa de Lagos, al noroeste de la isla («Costa» a partir de ahora), y los llanos contiguos al alto de Milreu («Llanos» a partir de ahora). Ambas zonas tienen sustrato arenoso, pero se diferencian por su cercanía al mar, la fisionomía del terreno y la vegetación dominante. La zona de Llanos coincide con el área donde se llevó a cabo el seguimiento de la población de conejos mediante CMR.

Se midieron los cercados en el momento de su instalación (2008) y posteriormente en un seguimiento anual (julio de 2009 y 2010). Cada medición consistió en la toma de datos sobre: (1)

cobertura vegetal y diversidad de especies, a partir del método de intersección de línea cada 25 cm (121 puntos por parcela, en los que se registró la especie presente y su altura máxima); (2) tamaño, esfuerzo reproductivo (número de inflorescencias, número de flores por inflorescencia) y éxito reproductivo (proporción de flores con semillas) de *Armeria pubigera* (10 individuos por parcela); y (3) número, tamaño (altura, anchura y perímetro) y éxito reproductivo (número de receptáculos y número de semillas por receptáculo) de *Linaria arenaria* (sobre un máximo de 10 individuos por parcela).

En la duna de Muxieiros (isla de Monteagudo, Cíes) se evaluó el impacto de la herbivoría y la depredación de semillas sobre la mortalidad y reclutamiento de plantas nativas singulares o amenazadas. Para ello, se cuantificó el impacto de la herbivoría mediante un experimento en el que se excluyeron los distintos herbívoros exóticos mediante «cercados» individuales aplicados a dos especies focales: armeria (*Armeria pungens*) y camariña (*Corema album*). Para la armeria, se asignaron aleatoriamente tres tratamientos a 56 pies previamente marcados: control (accesible a todos los herbívoros presentes), exclusión de conejo («conejo», a partir de ahora; rodeadas y cubiertas por malla metálica de 2 cm de luz, pero con pequeñas entradas en su base para permitir el acceso de la rata) y exclusión de rata y conejo («rata+conejo», a partir de ahora; similares a las anteriores, pero sin entradas). Las exclusiones se instalaron en julio de 2008 y las plantas se midieron en julio de 2008, 2009 y 2010. En cada muestreo se midió el tamaño (altura, anchura y perímetro), esfuerzo reproductivo (número de inflorescencias) y éxito reproductivo (número de inflorescencias y número de semillas por inflorescencias) de cada planta. Para la camariña se asignaron e instalaron tratamientos similares (control, conejo y rata+conejo) a 120 individuos y se realizó un seguimiento comparable, registrando en este caso el tamaño (altura, anchura y perímetro), esfuerzo reproductivo (número de flores y sexo de la planta) y éxito reproductivo de las hembras (cantidad de frutos).

El impacto de la depredación de semillas por parte de la rata negra se evaluó mediante un ex-

perimento de oferta de semillas de camariña (*Corema album*), retama de Ons (*Cytisus insularis*), guardalobo (*Osyris alba*), zarza (*Rubus ulmifolius*) y nueza negra (*Tamus comunis*). Las semillas se ofertaron, a partir de diciembre de 2008, en placas Petri colocadas sobre el suelo y protegidas del impacto de la lluvia mediante una segunda placa elevada aproximadamente 10 cm sobre la primera (16 semillas por placa, excepto para *O. alba*, de la que sólo se ofertaron 5 semillas). La mitad de las bandejas se correspondían con un tratamiento control, con acceso libre a todos los granívoros presentes, mientras que la otra mitad se cerró con malla metálica (excepto un pequeño acceso para roedores), excluyendo así a las aves. Para evitar el acceso de los insectos a las semillas de este último tratamiento («roedores»), se aplicó en el perímetro interior de la placa una pequeña banda de pegamento de larga duración (TemoBi® de Kollant) y un insecticida específico anti-hormigas (K.B.®). Las bandejas (90 por cada tratamiento) fueron situadas en tres hábitats distintos (arena, bajo camariña y herbazal) siguiendo un diseño anidado (bloques con ambos tratamientos distribuidos aleatoriamente por los tres tipos de hábitat). El número de semillas no depredadas se registró regularmente, en períodos de 20 a 40 días (según la accesibilidad de la isla) hasta abril de 2009 (124 días desde el inicio).

Modelos demográficos

A partir de los datos obtenidos en los experimentos y observaciones descritos más arriba, realizamos dos modelos demográficos que respectivamente analizan: (1) el impacto del visón sobre la población de gaviota patiamarilla de la isla de Sálvora y el efecto indirecto de la abundancia del conejo europeo sobre este impacto, mediado por la aparición de fenómenos de hiper-depredación; y (2) la dinámica depredador-presa del complejo de invasión de las islas Cíes (rata-conejo-gato-visón) y su efecto sobre la población de cormorán moñudo.

Los modelos, basados en las ecuaciones desarrolladas por COURCHAMP *et al.* (1999, 2000) para analizar el efecto de las interacciones depredador-presa entre especies invasoras sobre pobla-

ciones de presas nativas (fenómenos de liberación de meso-depredadores y de hiper-depredación; COURCHAMP *et al.* 1999, 2000) y modificadas posteriormente por otros autores (ej. RUSSELL *et al.* 2009), se desarrollaron en el programa Stella 7r®. Se seleccionó este programa por su sencillez y versatilidad, sobre todo en dos aspectos: la facilidad de comunicación a los usuarios finales, mediante el desarrollo de *demos* y presentaciones automáticas, y la posibilidad de expandir los modelos a un marco espacialmente explícito.

Los modelos desarrollados se utilizaron para evaluar el efecto potencial de varias estrategias de control, que incluyeron: (1) el control independiente de cada una de las especies invasoras, (2) el control conjunto de ambos depredadores, (3) el control conjunto de las poblaciones de presas y (4) el control simultáneo de depredadores y presas. Para cada uno de estos niveles se evaluó el efecto del esfuerzo de control (tanto por ciento de reducción de la población) sobre las poblaciones de todas las especies exóticas y de los indicadores de impacto (gaviota patiamarilla en Sálvora, cormorán moñudo en Cíes).

RESULTADOS

Distribución espacial del complejo de invasión

Para evaluar la relación espacial de las diferentes especies realizamos una prueba de asociación con el software SADIE (PERRY 1995, 1998). Para ejecutar el análisis simulamos abundancias absolutas de cada especie proporcionales a las abundancias relativas, multiplicando éstas por 100 (tras sumarles el valor mínimo de la especie, para las especies con índices estandarizados). Ninguna de las especies mostró un patrón de agregación espacial (Tabla 1; Figura 1). Los índices de agregación estimados (rango: 0,78 y 1,31) indican una tendencia general a la aleatoriedad espacial en las cuatro especies estudiadas. Este resultado sugiere que los determinantes de dichas abundancias funcionan a escalas inferiores a nuestra unidad de muestreo (cuadrículas de 500 x 500 m).

Especie	I_a	P
Rata	1,3100	0,1500
Conejo	0,7780	0,7654
Gato	1,1900	0,2846
Visión	1,0420	0,3390

Tabla 1. Índices de agregación y su significación estadística para las cuatro especies consideradas. El índice indica una distribución espacial aleatoria de las abundancias ($I_a=1$), menor agregación de lo esperado al azar (regularidad, $I_a<1$) o agregación ($I_a>1$). $p<0,025$ indica agregación significativa, $p>0,975$ indica regularidad significativa.

Table 1. Aggregation index and its associated probability (of divergence from a random pattern) for the four study species. $I_a>1$ indicates aggregation, $I_a<1$ regularity, and $I_a=1$ random distribution. None of the species showed significant aggregation or regularity ($P<0.025$ and $p>0.975$, respectively).

Tampoco al analizar la asociación espacial entre especies encontramos patrones claros (Tabla 2; Figura 1). Únicamente el conejo y el visón parecen presentar asociación positiva, aunque este valor solamente es marginalmente significativo. El resto de las pruebas no ofrecieron resultados significativos que indicasen asociación ni disociación. Estos resultados están en consonancia con lo obtenido en el análisis de dieta, en el cual apreciamos que la relación más intensa se da entre el conejo y el visón.

Asociación	I_t	P
Rata-Conejo	0,1499	0,3151
Rata-Gato	0,2819	0,1831
Rata-Visión	-0,0351	0,5527
Conejo-Gato	0,3401	0,1673
Conejo-Visión	0,6058	0,0329
Gato-Visión	0,0094	0,4808

Tabla 2. Índices de asociación inter-específica y su significación estadística para las cuatro especies consideradas. $I_t>0$ indica asociación, $I_t<0$ indica disociación, $I_t=0$ indica distribución al azar de ambas abundancias. $p<0,025$ indica agregación significativa, $p>0,975$ indica disociación significativa.

Table 2. Inter-specific association index and its associated probability (of divergence from a random pattern) for the four study species. $I_t>0$ indicates association, $I_t<0$ dissociation, and $I_t=0$ random distribution. None of the species showed significant aggregation or dissociation ($P<0.025$ and $p>0.975$, respectively).

Abundancia, tamaño poblacional y demografía básica de la rata negra y el conejo europeo

Los modelos de captura-marcaje-recaptura se ajustaron mediante el programa Mark 6.0, comenzando por modelos robustos (POLLOCK *et al.* 1990) y continuando, cuando no se pudo ajustar un modelo robusto satisfactorio, con modelos de poblaciones cerradas para estimar la abundancia en cada campaña (OTIS *et al.* 1978) y modelos de poblaciones abiertas para estimar los parámetros de supervivencia y fecundidad (o la tasa de crecimiento de la población; POLLOCK *et al.* 1990). Se evaluó la existencia de heterogeneidad de captura, variación temporal y respuesta a la captura en todos los casos.

La población de conejo de la duna de Muxieiros presentó una tendencia ascendente durante los años 2008-2009, con densidades muy similares para machos y hembras, indicativas de una razón de sexos cercana a 1 (Figura 2). Las estimas de densidad por el método naif (estimada a partir de la superficie cubierta por la malla de trampeo) arrojan densidades iniciales de 2,84 y 1,42 ind/ha y densidades finales de 4,39 y 4,68 para machos y hembras respectivamente. Las estimas de poblaciones abiertas (modelo de encuentros vivos y muertos de BURNHAM 1993), por otro lado, nos indican que la supervivencia fue similar para ambos sexos y no varió sustancialmente entre períodos de muestreo, con un valor medio de 0,625 (error típico = 0,0848; intervalo de confianza = [0,4507; 0,7720]) para cada período, lo que supone una supervivencia anual de 0,39. Esta supervivencia estimada se corresponde con la supervivencia real de los animales marcados, y no es por tanto una supervivencia aparente que incluya la migración y los procesos de reclutamiento.

En Sálvora, la población de conejo disminuyó durante el primer año, para recuperarse en el segundo año de forma espectacular, presentando siempre abundancias menores en otoño que en verano (Figura 2). Las abundancias de ambos sexos fueron similares, con densidades naif iniciales de 17,54 y 25,10 ind./ha, y densidades finales de 32,11 y 37,01 para machos y hembras respectivamente. Las estimas de supervivencia

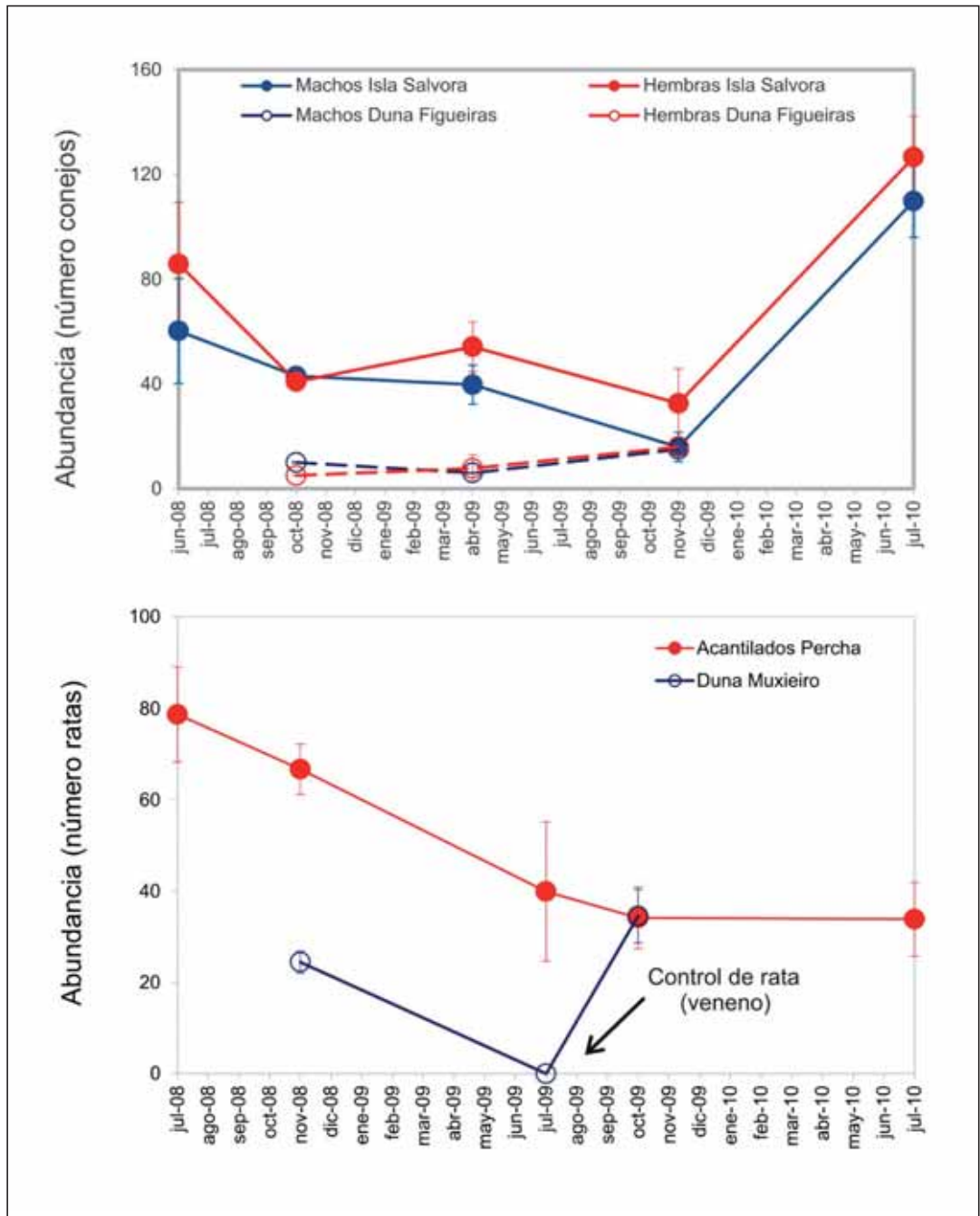


Figura 2. Abundancia estimada de conejo en la duna de Muxieiros (isla de Monteagudo) y la isla de Sálvora (panel superior) y de rata negra en la duna de Muxieiros (Isla de Monteagudo) y en los acantilados de A Percha (Isla de Monteagudo; panel inferior).

Figure 2. Estimated rabbit abundance in the Muxieiros dune-system (Monteagudo Island) and Sálvora island (upper panel) and black rat abundance in the Muxieiros dune-system and A Percha cliffs (Monteagudo island; lower panel).

	Estima	Error típico	I.C. inferior (95%)	I.C. superior (95%)
S	0,3592	0,0641	0,2452	0,4918
λ_{ver08}	1,1391	0,1749	0,7963	1,4818
λ_{inv0809}	0,7937	0,1162	0,5659	1,0216
λ_{ver09}	0,4895	0,0831	0,3267	0,6523
λ_{inv0910}	5,8964	1,0266	3,8842	7,9087

Tabla 3. Parámetros de supervivencia aparente (incluye migración) y tasa de crecimiento de la población de conejo en Sálvora, estimados a partir de un modelo de poblaciones abiertas (PRADEL 1996).

Table 3. Apparent survival (including migration) and population growth rate estimates for rabbits at Sálvora island, based on an open population model (PRADEL 1996).

proporcionadas por un modelo de poblaciones abiertas con fecundidad (PRADEL, 1996) fueron constantes y similares para ambos sexos (Tabla 3). En estos modelos, sin embargo, la supervivencia incluye los procesos de migración. La variación entre períodos de la tasa de crecimiento poblacional (definida como la razón entre la población de un año y la del año anterior) es acorde con lo observado en las estimas de abundancia (estimadas por modelos de poblaciones cerradas), con una tasa de crecimiento particularmente elevada en el otoño 2009 y la primavera de 2010, período en que la población se quintuplicó.

La población de rata negra de la duna de Muxieiros no pudo ser seguida satisfactoriamente, ya que las acciones de control mediante la aplicación de veneno en el área durante la primavera de 2009 provocó el desplome de la población local (no se capturó ni un solo individuo en las 90 trampas durante las seis noches de muestreo). Este incidente nos impidió ajustar modelos de poblaciones abiertas para estimar parámetros demográficos. Los modelos de poblaciones cerradas aplicados a las campañas anterior y posterior a la «desaparición» de la población, sin embargo, evidencian la rápida recuperación de la población, que en tan sólo seis meses llegó a superar en un 50% la abundancia previa a la campaña de control (Figura 2). Las densidades inicial y final, estimada por el método naíf, fueron de 7,15 y 10,10 ind./ha.

La abundancia de rata negra en A Percha muestra una disminución inicial y acusada en la abundancia, con un período final de estabilidad poblacional, según las estimas proporcionadas por el modelo robusto (Figura 2). La mayor dis-

minución se dio entre el otoño de 2008 (109,40 ind./ha) y el verano de 2009 (55,47 ind./ha), coincidiendo con la llegada (o incremento) del visón americano a la zona, evidenciada por la aparición de individuos depredados en las colonias de cormorán moñudo de A Percha. La estabilización a partir del otoño de 2009 en torno a densidades de 47 ind./ha podría reflejar el efecto del programa de control de este depredador invasor. La supervivencia aparente se mantuvo constante entre campañas, siendo de 0,8181 (error típico = 0,0382, intervalo de confianza = [0,7311; 0,8816]) por período, lo que se corresponde con una supervivencia anual de 0,6693.

Dieta de los predadores exóticos (visón y gato silvestrado)

Para caracterizar la dieta de las dos especies de depredadores se recurrió al uso simultáneo de tres medidas diferentes: el número de presas, la biomasa estimada y la frecuencia de ocurrencia. Para el número de presas, se consideró la proporción de presas de cada grupo o especie con respecto al número total de presas detectadas. La biomasa de cada tipo de presas se estimó multiplicando dicho número de presas por el peso estimado de cada especie. Para los cálculos de biomasa no se tuvieron en cuenta los datos de las especies de pequeño tamaño y escaso peso, así como en los casos en que se consideró una posible ingestión secundaria, es decir, en aquellos casos en que los restos podrían corresponderse con el contenido de los estómagos de las presas. Finalmente, la frecuencia de ocurrencia se corresponde con la proporción de excrementos de

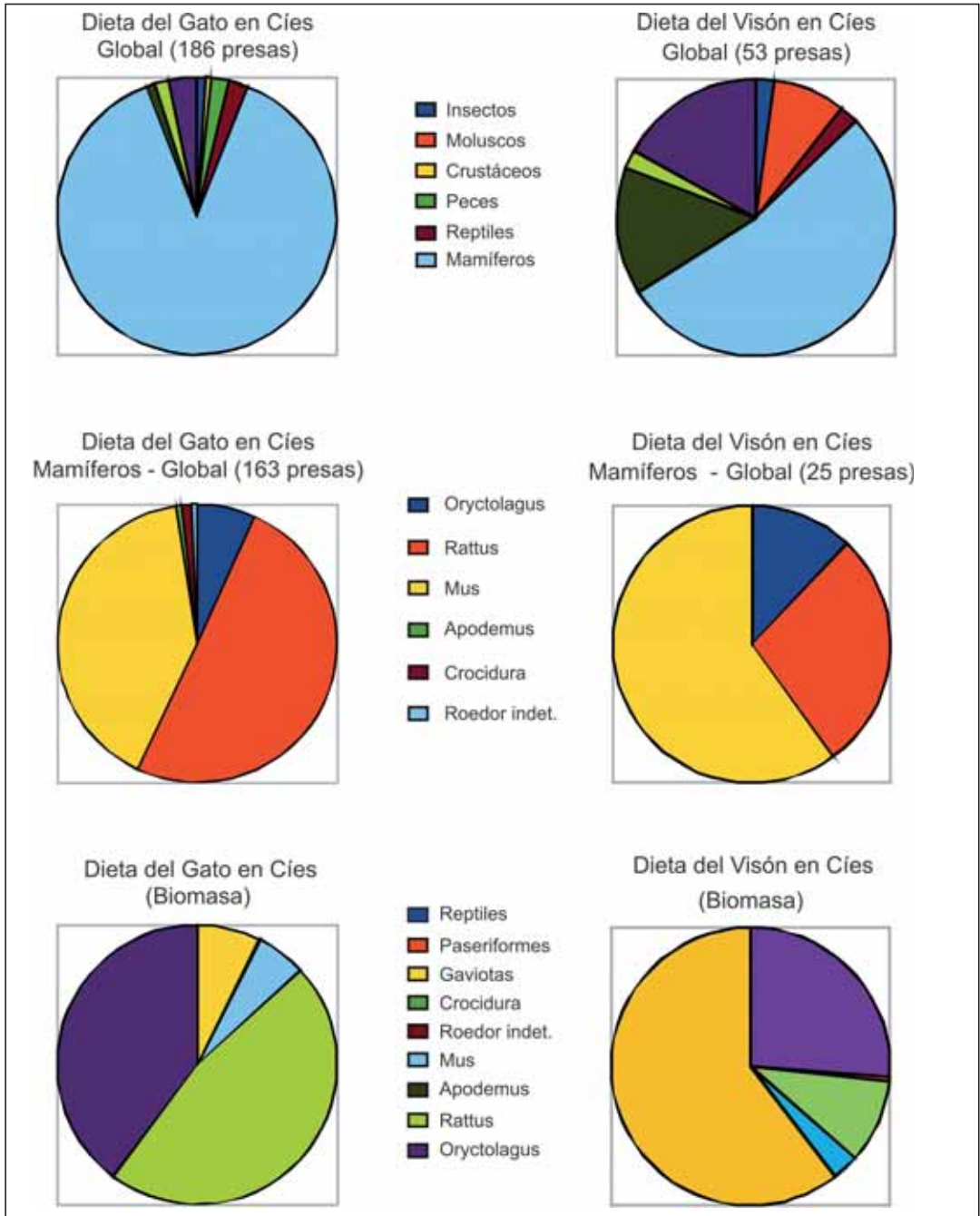


Figura 3. Dieta del gato asilvestrado y del visón americano en las islas Cíes, expresada como número de presas identificadas de cada especie en excrementos recogidos durante 2008 y 2009, así como su correspondiente biomasa estimada.

Figure 3. Diet of feral cat and American mink in Cíes islands, expressed in both number and biomass of different prey species identified in faecal samples collected during 2008 and 2009.

cada especie de depredador que contenía restos de una determinada especie de presa.

Atendiendo al número de presas identificadas en los excrementos recogidos en Cíes, encontramos una primera diferencia entre ambas especies de depredadores: la dieta del gato está dominada por dos especies (la rata negra, *Rattus rattus*, y el ratón común, *Mus musculus*), mientras que la dieta de visón parece ser mucho más diversa (Figura 3). Sin embargo, cuando prestamos atención a la biomasa ingerida, estimada a partir del número de presas, ambas especies presentan una dieta dominada por dos especies (diferentes para cada depredador), con aportaciones menores de otras dos especies. Así, aunque el gato consumió un mayor número de ratones que de conejos, la biomasa total ingerida fue mucho mayor para este último que para el primero, siendo la rata una especie abundante en términos de número de presas y de biomasa. En el caso del visón, la variación es aún mayor, ya que las dos especies dominantes en términos de biomasa presentaron abundancias medias escasas en términos de número de presas. Los datos obtenidos en términos de frecuencia de ocurrencia son similares a los obtenidos por medio del número de presas, indicando que las presas más abundantes son también las más frecuentes en la dieta de ambas especies (datos no mostrados).

En resumen, aunque la diversidad de presas consumidas por gato y visón implica que podrían ejercer presión sobre una amplia variedad de especies autóctonas y alóctonas, ambos parecen altamente dependientes de un bajo número de especies. El gato basa su dieta en la rata negra y el conejo, con pequeños aportes de ratón y gaviota, mientras que el visón depende fundamentalmente del conejo y las aves marinas (gaviotas), con aportes menores de ratón y rata.

Impacto del complejo de invasión sobre la biota nativa

La presencia de reptiles y aves marinas en las dietas del visón y gato de Cíes fue muy minoritaria, lo que podría sugerir un impacto moderado para las abundancias de visón presentes hasta la fecha. El impacto del visón sobre las aves marinas es, sin

embargo, mucho mayor que el sugerido por su dieta: en el año 2009, la depredación en las colonias de cormorán moñudo resultó en la mortalidad directa del 5% de los adultos y el abandono de la reproducción por alrededor del 90% de la población de las islas Cíes (MUNILLA & VELANDO 2010).

Entre todas las variables que describen la vegetación estudiada en el experimento de exclusión selectiva de herbívoros de la isla de Sálvora (cobertura total, cobertura de especies anuales, cobertura de especies perennes, índice de diversidad de Shannon-Wiener), tan sólo se detectó un efecto marginalmente significativo del tratamiento sobre la cobertura de especies anuales en la localidad de mayor abundancia de conejo (Llanos): tras dos años de tratamiento la cobertura de especies anuales disminuyó en las exclusiones de caballo ($t_{49}=-1,82$; $p<0,10$) y aumentó en las exclusiones de conejo ($t_{49}=-2,85$; $p<0,01$), ambas en relación a los cercados control.

El efecto de los tratamientos sobre la composición de especies se analizó mediante un análisis de correspondencias sobre la abundancia de las especies presentes en cada una de las parcelas durante los tres años de seguimiento. Los dos primeros ejes extraídos del análisis explican juntos el 27% de la varianza total e indican que la principal fuente de variación fue temporal: entre el primer año de seguimiento (esto es, previamente a la instalación de los cercados, cuando todas las parcelas representan tratamientos control) y el segundo y tercer año (Figura 4, panel superior). El elevado solapamiento entre las parcelas de los tres tratamientos dentro de cada año, y entre las medidas del segundo y tercer año, sugiere que esta variación no está relacionada con los experimentos, y discrimina el año 2008 de los dos posteriores. La correlación con las diferentes especies indica que esta fuente de variación temporal afectó principalmente a las abundancias de *Linaria arenaria* y *Erodium cicutarium*, cuya abundancia disminuyó considerablemente en 2009 y 2010. Los ejes 3 y 4 explican en conjunto el 19% de la varianza total (Figura 4, panel inferior) y revelan una tendencia a la aparición de diferencias entre los tratamientos de control, exclusión de caballo y exclusión de conejo que comienza a definirse en 2010 (nótese el

amplio solapamiento de los tres tratamientos en 2009, en la parte inferior del gráfico, y la tendencia a desplazarse hacia el cuadrante superior derecho de la exclusión de caballo). Este efecto parece relacionado principalmente con la mayor abundancia de musgo, *Sedum anglicum* y *Anchusa calcarea* en las exclusiones de caballo, y *Lobularia maritima* y *Cistus salvifolius* en los controles.

El efecto de los tratamientos de exclusión selectiva de herbívoros sobre *Linaria arenaria* resulta difícil de evaluar, debido a la gran heterogeneidad espacial y temporal que muestra la abundancia de esta especie. Así, no se detectó ningún efecto significativo de los tratamientos o la localidad sobre su abundancia (interacción tratamiento-tiempo: $F_{4,93}=0,10$; $P>0,5$), esfuerzo reproductivo (producción de flores) y éxito reproductivo (producción de semillas). En cuanto a las variables que describían su tamaño (número de tallos basales, altura y perímetro), tan sólo la altura varió de forma marginalmente significativa entre tratamientos (interacción tratamiento-tiempo: $F_{3,10}=3,60$, $P<0,1$): su disminución a lo largo de los tres años de estudio fue menor en las exclusiones de conejo que en las control y las exclusiones de caballo.

El efecto de los tratamientos de exclusión selectiva de herbívoro sobre las plantas de *Armeria pubigera* fue similar al descrito para *Linaria*: ausencia de efectos significativos sobre la reproducción (número de inflorescencias y tasa de producción de semillas) y efectos marginalmente significativos sobre el crecimiento vegetativo de la roseta basal, cuyo volumen aumentó menos en el tratamiento control que en las exclusiones de caballo y de conejo (interacción tratamiento-año, $F_{4,751}=2,10$, $P<0,01$).

Es importante tener en cuenta que durante el invierno de 2009 murieron la mayor parte de los caballos presentes en la isla (probablemente debido al rigor extremo de las condiciones climatológicas). Por ello, el tratamiento de las exclusiones de herbívoros, especialmente la de ungulados («caballo»), no ha tenido una aplicación estable en el tiempo, lo que dificulta su interpretación.

En las islas Cíes, los tratamientos de exclusión selectiva de herbívoro no tuvieron efectos signifi-

cativos sobre ninguna variable: ni el crecimiento vegetativo (volumen estimado de la planta, $F_{4,146}=60,18$, $P>0,1$) ni la reproducción (producción de inflorescencias: $F_{4,148}=0,79$, $P>0,1$) de *Armeria pungens*, ni el crecimiento vegetativo (volumen estimado de la planta, $F_{4,246}=0,05$, $P>0,1$) ni la producción de frutos ($F_{3,44}=0,57$, $P>0,1$) de la camariña. Hay que tener en cuenta que, a partir de (al menos) abril de 2009, se realizaron campañas de control de rata en esta zona, por lo que el efecto de la herbivoría por esta especie ésta probablemente infraestimado.

En contraste con lo descrito en los párrafos previos para la herbivoría, la depredación de semillas por rata (y probablemente *Mus musculus*) tuvo efectos claros sobre la supervivencia de las semillas de todas las especies ofrecidas. Cuatro meses tras el comienzo del experimento tan sólo sobrevivían aproximadamente el 24% de las semillas, aunque dicha supervivencia difería significativamente entre las bandejas abiertas a todos los granívoros (7%) y aquellas a las que solo tenían acceso los roedores (40%). La estima de los efectos aislados de cada especie (asumiendo su aditividad) indica que los roedores consumieron casi el doble de semillas (el 60% de la oferta inicial) que los granívoros nativos (el 33% restante). La depredación de semillas varió significativamente también entre hábitats, con mortalidades progresivamente menores en el herbazal (80%), bajo arbustos (76%) y sobre suelo desnudo (71%). La especie más consumida fue la zarza (*Rubus ulmifolius*: 83%) y la menos consumida, la camariña (67%).

Modelos demográficos

Presentamos en primer lugar el modelo demográfico desarrollado para las interacciones visón-conejo-gaviota en la isla de Sálvora, debido a su mayor sencillez. Este modelo está basado en ecuaciones diferenciales de interacción depredador-presa basadas en los modelos de Lotka-Volterra, modificadas según COURCHAMP *et al.* (1999, 2000) y RUSSELL *et al.* (2009) con el objeto de incorporar los efectos de la selección de varias presas por el mismo depredador. El modelo incorpora una descripción sencilla de la dinámica poblacional de ambas presas (conejo, C, y gaviota

patiamarilla, G) basada en ecuaciones logísticas y un término que describe la depredación por visón e incorpora tanto la tasa de depredación (γ) como la preferencia de éste por los diferentes tipos de presas (η):

$$dC/dt = \varepsilon_C * r_C * C * (1 - C / K_C) - V * \gamma_C * \eta_C * C / (\eta_C * C + \eta_G * G + \eta_O * O) - \varepsilon \tau * \tau_C * C$$

$$dG/dt = \varepsilon_G * r_G * G * (1 - G / K_G) - V * \gamma_G * \eta_G * G / (\eta_C * C + \eta_G * G + \eta_O * O)$$

La dinámica poblacional del visón está basada en un modelo logístico, en el que la capacidad de carga está determinada por la abundancia de las diferentes presas y la tasas de depredación sobre cada una de éstas:

$$dV/dt = \varepsilon_V * r_V * V * (1 - V / (C/\gamma_C + \delta_G * G/\gamma_G + O/\gamma_O)) + \mu_V - \varepsilon \tau * \tau_V * V$$

La ecuación incorpora un tercer recurso trófico («otras presas», O, fundamentalmente peces y roedores en la isla de Sálvora) de disponibilidad constante, que por un lado asegura la estabilidad del modelo cuando se alcanzan valores nulos de alguna de las especies, y por otro refleja la disponibilidad de alimento para inmigrantes de visón que explotan la isla de forma transitoria. Se incorpora asimismo una tasa de migración de visón (μ_V) para tener en cuenta la llegada de nuevos individuos desde la costa cercana, por lo que la población de esta especie solo puede llegar a extinguirse si igualamos dicha tasa a cero.

El modelo utiliza intervalos trimestrales como unidad temporal, con objeto de incorporar la variabilidad temporal existente en la disponibilidad de la gaviota patiamarilla (δ_C), que sólo está disponible como presa durante los tres meses de nidificación. Se incorpora también la variabilidad temporal en la preferencia de las diferentes presas (η), parametrizada a partir de los datos de dieta de ROMERO SUANCES (2010), que encontró picos de consumo de conejo durante el segundo trimestre del año (abril-junio) y picos de consumo de otras presas (principalmente micromamíferos) durante el cuarto trimestre (octubre-diciembre). La amplitud de la variación trimestral en la tasa de crecimiento poblacional se introduce a través de un parámetro adicional (ε).

Finalmente, las ecuaciones que describen la dinámica poblacional de las dos especies invasoras (conejo y visón) incorporan un término que describe el efecto de los programas de control, expresado en términos de mortalidad *per capita*, con objeto de incorporar la dependencia entre el número de capturas y la abundancia de éstas. Este término depende de dos parámetros, que respectivamente describen la tasa de control (τ) y su estacionalidad (trimestre en que se aplica el control: ε_τ).

Siempre que fue posible, el modelo se parametrizó con valores obtenidos en la propia área de estudio (resultados de los apartados anteriores y datos de ROMERO SUANCES 2010; Tabla 4), recurriendo cuando fue necesario a valores extraídos de la literatura. Dada la incertidumbre en la estima de algunos parámetros, se realizó un análisis extenso de sensibilidad, en el que las variaciones independientes de cada parámetro abarcaron 10 valores diferentes que cubrían el 200% (+100% y -100%) del valor utilizado en el modelo. El análisis reveló que los parámetros que más influyen en los resultados del modelo son las tasas de crecimiento poblacional de las tres especies (conejo, gaviota y visón), las tasas de depredación y preferencia del visón por ambas presas (conejo y gaviota) y la capacidad de carga de la población de conejo. Sin embargo, la mayoría de estos parámetros requirieron desviaciones superiores al 50% del parámetro para resultar en cambios importantes en la dinámica a largo plazo del modelo. Tanto la estacionalidad como la abundancia y depredación de otras presas tuvieron efectos insignificantes sobre los resultados del modelo.

En las islas de Faro y Monteagudo desarrollamos un modelo que consideraba simultáneamente las cuatro especies exóticas (visón, gato, conejo y rata), basado también en ecuaciones diferenciales de interacción depredador-presa similares a las anteriores, y que implementó las formulaciones de COURCHAMP *et al.* (1999, 2000) y RUSSELL *et al.* (2009) para incorporar tanto los efectos de la selección entre varias presas por el mismo depredador como la depredación simultánea de varios depredadores sobre la misma presa. El modelo incorpora una descripción sencilla de la dinámica poblacional de ambas presas (conejo,

Parámetro	Unidades	Valor
Tasa anual de crecimiento poblacional de conejo	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	1,46
Tasa anual de crecimiento poblacional de gaviota	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0,05
Tasa anual de crecimiento poblacional de visón	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0,6
Estacionalidad conejo	Variación inv.-verano	6
Estacionalidad gaviota	Variación inv.-verano	9
Estacionalidad visón	Variación inv.-verano	9
Capacidad de carga de la población de conejo	Ind.	2.000
Capacidad de carga de la población de gaviota	Ind.	2.000
Tasa de depredación de conejo por visón	Ind.*ind. ⁻¹ *trim. ⁻¹	16
Tasa de depredación de gaviota por visón	Ind.*ind. ⁻¹ *trim. ⁻¹	16
Tasa preferencia del visón por el conejo		0 a 9
Tasa preferencia del visón por la gaviota		0 a 9
Tasa preferencia del visón por otras presas		1
Tasa de migración de visón	Ind.*trim. ⁻¹	0,5
Control de conejo	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0 a 0,9
Control de visón	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0 a 0,9
Momento control conejo	Trimestre del año	1 a 4
Momento control visón	Trimestre del año	1 a 4
Valores iniciales de población:		
Conejo	Individuos	1.000
Gaviota	Individuos	1.000
Visón	Individuos	1

Tabla 4. Parámetros introducidos en el modelo demográfico de visón, conejo y gaviota patiamarilla en la isla de Sálvora.

Table 4. Parameters introduced in the demographic model of mink, rabbit and gull populations at Sálvora Island.

C, y rata, R) similar a la descrita anteriormente, pero expandida para incluir la mortalidad causada por un segundo depredador (el gato, G):

$$dC/dt = r_C * C * (1 - C / K_C) - V * \gamma_{CV} * (\eta_{CV} * C / (\eta_{CV} * C + \eta_{RV} * R + \eta_{OV} * O))$$

$$- G * \gamma_{CG} * (\eta_{CG} * C / (\eta_{CG} * C + \eta_{RG} * R + \eta_O * O)) - \tau_C * C$$

$$dR/dt = r_R * R * (1 - R / K_R) - V * \gamma_{RV} * (\eta_{RV} * R / (\eta_{CV} * C + \eta_{RV} * R + \eta_{OV} * O))$$

$$- G * \gamma_{RG} * (\eta_{RG} * R / (\eta_{CG} * C + \eta_{RG} * R + \eta_O * O)) - \tau_R * R$$

La dinámica poblacional del visón y el gato también son similares a las descritas para el modelo

anterior, en el que la capacidad de carga está determinada por la abundancia de las diferentes presas y la tasas de depredación sobre cada una de éstas:

$$dV/dt = r_V * V * (1 - V / (C/\gamma_{CV} + R/\gamma_{RV} + O/\gamma_{OV})) + \mu_V - \tau_V * V$$

$$dG/dt = r_G * G * (1 - G / (C/\gamma_{CG} + R/\gamma_{RG} + O/\gamma_{OG})) - \tau_V * G$$

A diferencia del modelo de Sálvora, este modelo utiliza intervalos anuales como unidad temporal.

Como en el modelo anterior, las ecuaciones que describen la dinámica poblacional de las cuatro

especies invasoras (rata, conejo, gato y visón) incorporan un término que describe el efecto de los programas de control, expresado en términos de mortalidad *per capita*, con objeto de incorporar la dependencia entre el número de capturas y la abundancia de éstas (τ).

Al igual que en el caso de Sálvora, el modelo se parametrizó, dentro de lo posible, con valores obtenidos en la propia área de estudio, recurriendo

a valores extraídos de la literatura cuando fue necesario (Tabla 5). Se realizó un extensivo análisis de sensibilidad, en el que las variaciones independientes de cada parámetro abarcaron 10 valores diferentes que cubrían el 200% (+100% y -100%) del valor utilizado en el modelo. El análisis reveló que la mayoría de los parámetros requirieron desviaciones superiores al 50% del parámetro para resultar en cambios importantes en la dinámica a largo plazo del modelo.

Parámetro	Unidades	Valor
Tasa anual de crecimiento poblacional de conejo	Ind.* ind. ⁻¹ *año ⁻¹	1,46
Tasa anual de crecimiento poblacional de rata	Ind . *ind. ⁻¹ *año ⁻¹	3
Tasa anual de crecimiento poblacional de visón	Ind . *ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0,6
Tasa anual de crecimiento poblacional de gato	Ind . *ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0,25
Capacidad de carga de la población de conejo	Ind .	1.188
Capacidad de carga de la población de rata	Ind.	35.434,5
Tasa de depredación de conejo por visón	Ind.*ind. ⁻¹	64
Tasa de depredación de rata por visón	Ind.*ind. ⁻¹	400
Tasa de depredación de otras presas (ratones) por visón	Ind.*ind. ⁻¹	2.600
Tasa de depredación de conejo por gato	Ind.*ind. ⁻¹	80
Tasa de depredación de rata por gato	Ind.*ind. ⁻¹	505
Tasa de depredación de otras presas (ratones) por gato	Ind.*ind. ⁻¹	3.300
Tasa preferencia del visón por el conejo		8
Tasa preferencia del visón por la rata		3
Tasa preferencia del visón por otras presas		1
Tasa preferencia del gato por el conejo		4
Tasa preferencia del gato por la rata		4
Tasa preferencia del gato por otras presas		1
Tasa de migración de visón	Ind.*año ⁻¹	2
Control de conejo	Ind.*ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0 a 0,9
Control de rata	Ind . *ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0 a 0,9
Control de visón	Ind . *ind. ⁻¹ *año ⁻¹	0 a 0,9
Abundancias iniciales:		
Conejo	Ind .	800
Rata	Ind .	24.000
Visón	Ind .	0
Gato	Ind .	20

Tabla 5. Parámetros introducidos en el modelo demográfico de visón, gato, rata y conejo en las islas de Faro y Monteagudo.

Table 5. Parameters introduced in the demographic model of mink, cat, rat and rabbit populations of Faro and Monteagudo islands.

El impacto de las especies invasoras sobre la población del cormorán moñudo se incorporó mediante un sencillo modelo poblacional, basado en los parámetros publicados por MUNILLA & VELANDRO (2010). El modelo describe las probabilidades de transición de una población compuesta por cuatro clases de edad (pollos, juveniles de 1^{er} año, juveniles de 2^o año y adultos) con transiciones reguladas por probabilidades de 0,42, 0,7, 0,57 y 0,57, respectivamente, y tasas reproductivas de juveniles de 2^o año y adultos de 0,34. El efecto del visón implica la depredación de adultos ($0,05 \text{ adultos visón}^{-1} \text{ año}^{-1}$, para ajustar la depredación a una tasa del 5% de los adultos para una población de 10 visones) y una tasa de abandono de nidos que crece linealmente hasta saturarse en un 90% de abandono para una población de 30 visones. La tasa de depredación por rata aumenta linealmente en base a una tasa de $1,9 \times 10^{-6} \text{ pollos rata}^{-1} \text{ año}^{-1}$, calculada para obtener una depredación del 5% de los pollos para una población total de 26.000 ratas.

Los modelos desarrollados se utilizaron para evaluar el efecto potencial de varias acciones de control, que incluyeron (1) el control independiente de cada una de las especies invasoras, (2) el control conjunto de ambos depredadores, (3) el control conjunto de las poblaciones de presas y (4) el control simultáneo de depredadores y presas. Para cada uno de estos niveles, se evaluó el efecto de diez niveles de esfuerzo de control (mortalidad *per capita* del 0 al 90% de la población, en intervalos del 10%) sobre las poblaciones de todas las especies exóticas y de las especies indicadoras de impacto (gaviota patiamarilla en Sálvora, cormorán moñudo en Cíes).

Las simulaciones realizadas con el modelo de Sálvora indican que, si bien es posible reducir el daño a la población de gaviota y asegurar su estabilidad futura aplicando exclusivamente controles sobre la población de visón, esto requiere un esfuerzo permanente (ya que la inmigración de visones representa un riesgo continuo de restablecimiento de la población) con una eficiencia que asegure la eliminación del 70% de la población (véase por ejemplo en la Figura 5b). El efecto de esta estrategia es además inestable, ya que depende del efecto relativo de la eliminación del

visón sobre la población de gaviota y la de conejo. Por ejemplo, para el conjunto de parámetros utilizado, eficiencias de control del 20-40% aseguran la persistencia de la población de gaviota (aunque con mortalidades iniciales cercanas al 75%), pero eficiencias superiores (50-60%) resultan en aumentos de la abundancia de conejo y caídas sostenidas de la población de gaviotas.

Por otro lado, el control sostenido de la presa principal (el conejo) basta para desencadenar su extinción en un período de 5-6 años, y la reducción en la disponibilidad de presas durante la mayor parte del año basta para reducir la población de visón a niveles que aseguran la persistencia poblacional de la gaviota (véase por ejemplo en la Figura 5a). Sin embargo, el descenso de la población de conejo va acompañado de un aumento transitorio en la depredación de gaviotas, por lo que la recuperación de su población va precedida de una considerable mortalidad de las mismas (del 25 al 50% de la población, según la intensidad del control de conejo). Por ello, la opción más recomendable parece ser la utilización de programas combinados de control de visón y conejo. Esta opción se ejemplifica en los paneles (c) y (d) de la Figura 5. Como puede observarse, la utilización de programas de control combinados (75% de visón + 75% de conejo) reduce la mortalidad inicial de gaviota y posibilita la limitación temporal del programa de control aprox. a 8 años (nótese la pequeña diferencia entre ambos paneles, una vez tenida en cuenta la variación en las escalas verticales de ambos y para las diferentes especies).

Las simulaciones también indican que, a pesar de ser más eficientes en términos de reducción de la población controlada, los controles aplicados durante el período invernal son menos eficientes en términos de reducción del impacto sobre la población de gaviotas. El motivo reside, probablemente, en la reducción que los programas primaverales-estivales suponen sobre el número de individuos depredados durante ese mismo año.

Las simulaciones realizadas con el modelo de Cíes indican claramente las complejidades introducidas por la presencia de dos especies invasoras más. El efecto tampoco que las interacciones

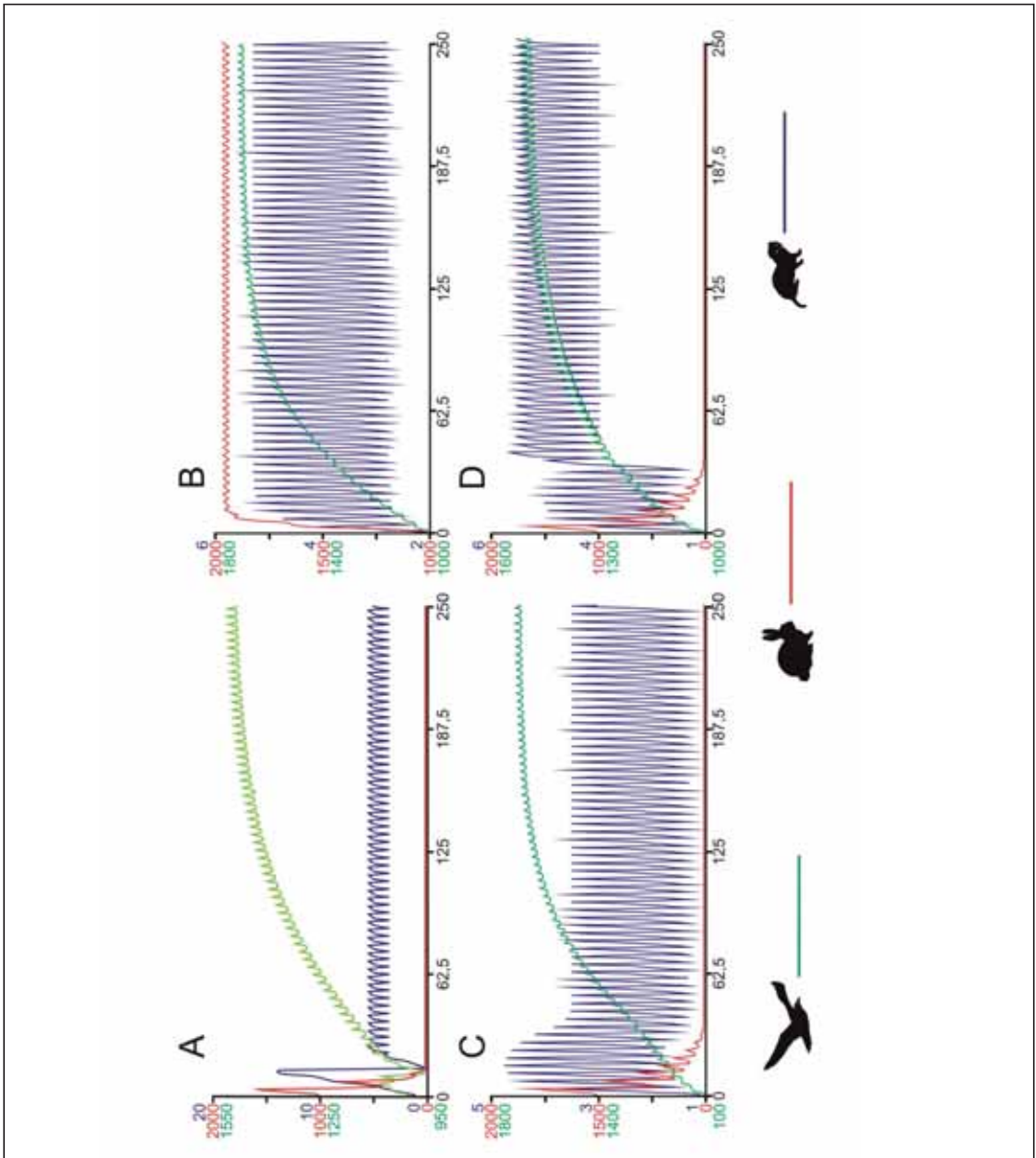


Figura 5. Resultados del modelo demográfico de visón, conejo y gaviota en la isla de Sálvora, mostrando el efecto de diferentes estrategias de control de los mamíferos exóticos sobre las poblaciones de las tres especies. A: sin control de visón, 75% reducción de la población de conejo en verano, aplicado permanentemente; B: 75% reducción de visón en verano, sin control conejo, aplicado permanentemente; C: 75% control visón y 75% control conejo en verano, aplicado permanentemente; D: 75% control visón y 75% control conejo en verano, aplicado durante los primeros ocho años.

Figure 5. Results from the demographic model of mink, rabbit and gull in Sálvora island, showing the effects of different control strategies for exotic mammals on the populations of the three species. A: no mink management, 75% reduction of rabbit population in summer, applied permanently; B: 75% reduction of mink population in summer, no rabbit management, applied permanently; C: 75% reduction of both mink and rabbit population in summer, applied permanently; D: 75% reduction of both mink and rabbit population in summer, applied during the first eight years.

entre especies tienen sobre las variaciones en la abundancia de alguna de ellas reduce la eficacia de las medidas de control y en algunos casos (como el control combinado de ambos depredadores) resulta en picos poblacionales de las especies presa que suponen considerables riesgos para las especies nativas (tanto por su impacto directo como por el riesgo de que a éstas sigan explosiones poblacionales de los depredadores). La combinación de parámetros utilizada en el modelo indica un previsible y rápido declive de la población de cormorán moñudo si no se acometen programas de control del visón. Estos programas, sin embargo, bastarían para ralentizar el declive de las poblaciones de cormorán, pero no para detenerlo, si no cambian sus parámetros poblacionales. Como hemos mencionado, el control combinado de visón y gato resulta menos eficiente que el control del visón en exclusiva, y acelera el declive de las poblaciones de cormorán, debido al aumento paralelo de las poblaciones de presas (rata y conejo). El control combinado de visón y una de sus presas tampoco basta para asegurar la recuperación de la colonia de cormorán. El control combinado del visón y sus dos presas principales, el conejo y la rata resulta, en nuestras simulaciones, en la ralentización más importante del declive de las poblaciones de cormorán (mantenimiento del 30% de la población inicial a los 50 años).

CONCLUSIONES

Los mamíferos exóticos del Parque Nacional de Islas Atlánticas representan un riesgo considerable para su biota nativa, tanto por la existencia de efectos directos sobre ésta (principalmente, la depredación de aves marinas por el visón americano) como por la existencias de efectos indirectos que pueden actuar de forma sinérgica (híper-depredación, o facilitación de la depredación de gaviotas por visones, en Sálvora). La mitigación de estos impactos requiere de programas de control que incorporen el efecto de las interacciones entre estas especies. El desarrollo de modelos poblacionales representa una herramienta útil que permite optimizar dichos programas de control y evitar efectos contra-intuitivos. Las simulaciones desarrolladas demuestran que, para

obtener una mitigación eficiente del impacto del visón americano se requiere el desarrollo de programas de control multiespecífico. La incertidumbre asociada a los modelos presentados recomienda prudencia en su diseño, y la toma continuada de datos durante su ejecución para ir refinando estas predicciones.

Los resultados proporcionan indicaciones claras que pueden utilizarse para diseñar programas de control de los mamíferos exóticos del Parque encaminados a minimizar su impacto sobre las especies nativas. Aunque es imprescindible tener en cuenta las limitaciones de los datos presentados (principalmente, por su limitada extensión temporal) y las incertidumbres que rodean a las simulaciones que hemos descrito, podemos sugerir las siguientes acciones:

1. Acompañar el programa de control de visón con programas de control de sus principales presas: el conejo en Sálvora, y el conejo y la rata en Cíes.
2. Reconsiderar el control combinado de visón y gato en Islas Cíes, salvo que nuevos datos demuestren un impacto más severo del gato sobre la fauna nativa. De realizarlo, llevar a cabo un cuidadoso seguimiento del impacto del programa de control sobre las presas exóticas, para detectar potenciales picos de población y actuar sobre ellos.
3. A largo plazo, abordar el problema de la migración del visón desde la costa, ya que este es el mayor condicionante del éxito de los programas de control de esta especie.
4. Utilizar los programas de seguimiento para estimar las tasas de crecimiento poblacional y depredación de las diferentes especies del complejo de invasión, ya que éstas son las principales fuentes de incertidumbre de los modelos desarrollados.
5. Realizar programas de seguimiento a largo plazo de la dinámica poblacional e impacto de los herbívoros exóticos sobre la vegetación del Parque, ya que las estimas actuales no pueden considerarse fiables por la corta proyección temporal de las observaciones.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDELKRIM, J., PASCAL, M., CALMET, C. & SAMADI, S. 2005. Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: examples from insular Norway rat populations. *Conservation Biology* 19: 1509-1518.
- BERGSTROM, D.M., LUCIEER, A., KIEFER, K., WASLEY, J., BELBIN, L., PEDERSEN, T.K. & CHOWN, S.L. 2009. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *Journal of Applied Ecology* 46: 73-81.
- BOLNICK, D.I. & PREISSER, E.L. 2005. Resource competition modifies the strength of trait-mediated predator-prey interactions: a meta-analysis. *Ecology* 86: 2.771-2.780.
- BURBIDGE, A.A. & MANLY, B.F.J. 2002. Mammal extinctions on Australian islands: causes and conservation implications. *Journal of Biogeography* 29: 465-473.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS, M. & SUGIHARA, G. 2000. Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology* 69: 154-164.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS, M. & SUGIHARA, G. 1999a. Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *Journal of Animal Ecology* 68: 282-292.
- COURCHAMP, F., LANGLAIS, M. & SUGIHARA, G. 1999b. Control of rabbits to protect birds from cat predation. *Biological Conservation* 89: 219-225.
- DELGADO GARCÍA, J.D. 2002. Interaction between introduced rats and a frugivore bird-plant system in a relict island forest. *Journal of Natural History* 36: 1.247-1.258.
- IUCN/SSC INVASIVE SPECIES SPECIALIST GROUP (ISSG) [16-01-2006] Global Invasive Species Data-Base. <http://www.issg.org/database/welcome/>.
- MARTIN, J.-L., THIBAUT, J.-C. & BRETAGNOLLE, V. 2000. Black rats, island characteristics and colonial nesting birds in the Mediterranean: current consequences of an ancient introduction. *Conservation Biology* 14: 1452-1466.
- MOONEY, H.A. & HOBBS, R.J. 2000. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington DC, USA.
- NOGALES, M., MARTÍN, A., TERSHY, B.R., DONLAN, J., VEITCH, D., PUERTA, N., WOOD, B. & ALONSO, J. 2004. A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology* 18(2): 310-319.
- NOGALES, M. & MEDINA, F.M. 1996. A review of the diet of feral domestic cats (*Felis catus f. catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 61: 1-6.
- ORUETA, J.F., ARANDA, Y., GÓMEZ, T., TAPIA, G.G. & SÁNCHEZ-MÁRMOL, L. 2005. Successful eradication of invasive rodents from a small island through pulsed baiting inside covered stations. *Biological Invasions* 7: 141-147.
- PALMER, M. & PONS, G.X. 1996. Diversity in western Mediterranean islets: effects of rat presence on a beetle guild. *Acta Oecologica* 17: 297-305.
- PALMER, M. & PONS, G.X. 2001. Predicting rat presence on small islands. *Ecography* 24: 121-126.
- PERRY, J.N. 1995. Spatial-analysis by distance indexes. *Journal of Animal Ecology* 64: 303-314.
- PERRY, J.N. 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79: 1.008-1.017.
- PERRY, J.N. & DIXON, P. 2002. A new method to measure spatial association for ecological count data. *Ecoscience* 9(2): 133-141.
- ROBERTSON, B.C. & GEMMELL, N.J. 2004. Defining eradication units to control invasive pests. *Journal of Applied Ecology* 41: 1.042-1.048.
- RUSSELL, J.C., TOWNS, D.R., ANDERSON, S.H. & CLOUT, M.N. 2005. Intercepting the first rat ashore. *Nature* 437: 1.107.
- RUSSELL, J.C., TOWNS, D.R. & CLOUT, M.N. 2008. Review of rat invasion biology. Implications for island biosecurity. *Science for Conservation* 286: 53pp.

- RUSSELL, J.C., LECOMTE, V., DUMONT, Y. & LE CORRE, M. 2009. Intraguild predation and mesopredator release effect on long-lived prey. *Ecological Modelling* 220: 1.098-1.104.
- SABO, J.L. 2005. Stochasticity, predator-prey dynamics, and trigger harvest of nonnative predators. *Ecology* 86(9): 2.329-2.343.
- SÁENZ DE BURUAGA, M., LUCIO, A. & PURROY, F.J. 2001 Reconocimiento de sexo y edad en especies cinegéticas. Editorial Edileasa.
- TRAVESET, A. & SANTAMARÍA, L. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. En: J.M. Fernández-Palacios & C. Morici (eds.). *Ecología Insular – Insular Ecology*. pp. 251-276. Asociación Española de Ecología Terrestre - Cabildo Insular de La Palma.
- VITOUSEK, P.M. 2001. Diversity and biological invasions of Oceanic Islands. En: O.E. Wilson (ed.) *Biodiversity*. pp. 181-189. National Academic press, Washington D.C.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & May, London, UK.