

Quebrantahuesos – *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758)

Antoni Margalida

Grup d'Estudi i Protecció del Trencalòs, Apdo. 43, 25520 El Pont de Suert, Lleida

Versión 11-10-2016

Versiones anteriores: 11-02-2011



© A. Margalida

Descripción

La silueta en vuelo es esbelta y estilizada, alas estrechas y cola larga. El quebrantahuesos, a diferencia de otras especies de buitres, tiene la cabeza recubierta de plumas. En el caso de los ejemplares adultos, la coloración de la cabeza, tarsos y región ventral varían del blanco a tonalidades anaranjadas de mayor o menor intensidad. Esta variación se debe al uso de suelos cosméticos (aguas ferruginosas) y la presencia de elementos cromóforos en este tipo de aguas que condicionan las diferentes tonalidades que pueden observarse (Negro et al., 1999, 2002; Negro y Margalida, 2000). La parte superior de las plumas que recubren el cuerpo es negro-ceniza, existiendo un mecanismo estructural de la pluma que la hace más o menos conspicua (Galván et al., 2009), que contrasta con el raquis blanco. Los ojos, con un iris que varía entre el color marfil y tonalidades amarillentas están rodeados de un anillo esclerótico muy conspicuo. Un antifaz negro se extiende desde los ojos hasta la base del pico donde aparecen las barbas que se extienden bajo el pico. En la parte superior de la cabeza aparece una mancha de plumas negras que conforman el denominado capirote. Su diseño es muy variable. En la región auricular también se extiende una mancha negra de filoplumas. Las variaciones observadas en las coloraciones basadas en melanina sugieren una función termoreguladora (Margalida et al., 2008).

Edad y plumaje

El plumaje varía con la edad, habiéndose establecido diferentes fases por varios autores.

Hiraldo et al. (1979) identificaron en pieles de museo las siguientes fases de muda y sus edades aproximadas:

- Fase 1. (4-12 meses). Extremo de la 2ª primaria no redondeado. Plumdas largas sin acerado. Plumdas anchas con el extremo blanco en la espalda. Inicio de la muda de contorno.
- Fase 2. (12-21 meses). Aparecen plumdas lanceoladas en la espalda, tendiendo a desaparecer las de punta blanca. A veces, ceja negra diferenciada. Inicio de la muda de las primeras primarias.
- Fase 3. (21-36 meses). Extremo de la segunda primaria redondeada. Semiplumas marrones en el capirote. Ceja diferenciada (intermedia). Acerado incompleto en las plumdas largas. Final de la muda de plumdas de vuelo y el de la primera muda de las plumdas de contorno.
- Fase 4. (36-43 meses). Plumdas blancas dispersas en la nuca y el pecho. Algunas pequeñas cobertoras alares de dos colores. Nueva muda de contorno.
- Fase 5. (43-60 meses). Semiplumas blancas en el capirote. Bigote bien marcado. Ausencia de plumdas anchas en el dorso. Ceja completa. Plumdas largas de tono muy acerado. Segunda muda de las plumdas de vuelo y finalización de la segunda muda de contorno.
- Fase 6. (60-84 meses). Capirote, nuca y partes inferiores blancas (o más o menos rojizas) con algunas semiplumas y plumdas oscuras esparcidas. Dorso y cobertoras como adultos, con imperfecciones. Finalización de la segunda muda de plumdas de vuelo y contorno. Deben mudar de nuevo parte de las plumdas de contorno para adquirir la librea perfecta de adulto.
- Fase 7. (>7 años). Desaparecen las imperfecciones. Librea adulta perfecta.

Por otro lado, Parellada (1984) estableció 5 clases de edad según el plumaje: joven (0-1 año), inmaduro (1-3 años), inmaduro 3-5 años), subadultos (5-7 años) y adulto (>7 años).

Por su parte, Heredia y Heredia (1991), en base a individuos marcados, establecieron tres fases principales:

- Fase 1. Incluía a los individuos entre 0 y 43 meses. En esta fase carecen de plumdas blancas en la cabeza y predominan los tonos marrones en el resto del cuerpo.
- Fase 2. Incluía el plumaje de transición entre el joven y el adulto. Aparecen plumdas blancas en la cabeza, tonalidades herrumbrosas en el pecho y vientre y un generalizado oscurecimiento de las plumdas de las alas y dorso. Se dividía en tres subfases:
 - Subfase 2.1. Individuos entre 43 y 48 meses (primer plumaje subadulto).
 - Subfase 2.2. Individuos entre 48 y 60 meses (segundo plumaje subadulto).

-Subfase 2.3. Individuos entre 60 y 72 meses (adulto imperfecto).

-Fase 3. Individuos completamente adultos, con cabeza blanca y bigotera negra, partes superiores oscuras con motas blancas y partes inferiores rojizo-anaranjadas.

Según Adam y Llopis (2003), los quebrantahuesos adquieren el plumaje adulto tras dos ciclos de muda. El primer ciclo se iniciaría a al año de edad y finalizaría durante el cuarto. El segundo ciclo se iniciaría a los 3 años y finalizaría a los 7, habiendo variaciones entre individuos.



Figura 1. Fases de plumaje del quebrantahuesos. Según Adam y Llopis (2003). © X. Parellada.

Según Adam y Llopis (2003), cada edad se caracteriza por lo siguiente:

-Juvenil primer año. (Fase 1.1, Figura 1). No presenta muda (réみges secundarias puntiagudas). Alas redondeadas y largas. Cola corta. Cabeza y cuello negro, iris oscuro y barba muy pequeña. Parte superior de la espalda con un escudo blanco en forma de V. Espalda marrón, cobertoras marrones, ocasionalmente salpicadas de plumas blancas. Plumaje del pecho, vientre y calzas marrones, moteados de claro.

-Joven segundo año. (Fase 1.2). Silueta en vuelo todavía maciza, con irregularidades, iniciando las primeras mudas en las réみges primarias internas. Cabeza y cuello negros, en contraste con el pecho marrón. Iris más claro. El escudo dorsal empieza a difuminarse. Espalda marrón, cobertoras marrones más claras salpicadas de plumas blancas. El moteado claro del pecho y calzas ha desaparecido. Empieza la muda de las rectrices.

-Inmaduro tercer año. (Fase 2.1). Silueta en vuelo irregular, dentado creado por la muda de las réみges secundarias. Cabeza y cuello negros, en contraste con el vientre marrón. La cara puede empezar a blanquear y la barba es más visible. El escudo dorsal ya no se distingue y la coloración de la espalda es más homogénea. Espalda marrón, cobertoras marrones más claras que las réみges, ocasionalmente salpicadas de plumas blancas. La muda de las rectrices continúa.

-Subadulto cuarto año. (Fase 2.2). Silueta esbelta, a menudo mudas bien visibles de las réみges primarias externas. Plumas de la cara blancas y la parte superior de la cabeza se aclara. Se aprecia la mancha auricular. El cuello mantiene algunas plumas negras. La coloración marrón de la espalda es homogénea, las cobertoras, más claras que las réみges, pueden estar salpicadas de plumas blancas.

-Adulto imperfecto 5º o 6º año. (Fase 2.3). Silueta esbelta y plumaje abigarrado, mezclando plumas marrones a las de color gris pizarra del adulto. Todavía hay algunas plumas oscuras en el vientre y cuello. Cabeza blanca, presencia de un collar a menudo más largo que en los adultos. La parte inferior de las alas todavía no presenta el contraste entre el aspecto negro de las cobertoras y el gris de las réみges.

-Adulto (7 o más años). (Fase 3). Plumaje limpio y contrastado. La coloración de la cabeza, pecho y vientre varía del blanco al naranja. Presencia frecuente de un collar fino en el pecho.

Las plumas de la espalda son gris pizarra o negro. Parte inferior de las alas presenta un contraste entre el aspecto negro de las cobertoras y el gris de las rémiges, que poseen el borde oscuro (Adam y Llopis, 2003).

Tamaño

La envergadura de la especie en Pirineos es de 2,54 m (rango 2,31-2,64; n = 15), y la longitud 109,8 cm (rango 107,5-112,6; n = 10) (Margalida, A., datos no publicados). La longitud del ala en la Península Ibérica mide de media 815,4 mm (rango= 770-861 mm; n= 19) (Hiraldo et al., 1979).

Masa corporal

La masa corporal media es de 5,79 kg (rango 5,1-6,6; n = 18) (Margalida, A., datos no publicados). La masa corporal media en machos de Pirineos es de 5,18 kg (rango= 3,63-6,05 kg; n= 21). En hembras es de 5,85 kg (rango= 5-7,15 kg; n= 33), siendo significativamente mayor que en machos (López-López et al., 2011¹).

Dimorfismo sexual

Las hembras tienen la longitud y altura del pico y la longitud de la cola significativamente mayor que los machos (Tabla 1) (López-López et al., 2011¹).

Tabla 1. Biometría (cm) de machos y hembras pirenaicos. Según (López-López et al., 2011)¹.

	Machos			Hembras		
	Media	Rango	n	Media	Rango	n
Longitud del pico	4,87	4,4-5,5	22	5,02	4,7-5,4	33
Anchura del pico	2,23	1,6-3,4	22	2,1	1,7-2,9	33
Altura del pico	3	2,7-3,3	22	3,14	2,9-3,5	33
Longitud de la cola	49,66	47-53,1	22	51,9	48-57	31

Parámetros hematológicos

Los pollos presentan valores bajos de recuento de eritrocitos, hematocrito y hemoglobina, en comparación con otras especies similares. También se observaron un nivel mucho más alto de fósforo inorgánico que en otras rapaces (Hernández et al., 1991). Un estudio reciente ha identificado diferencias relacionadas con la edad en diversos parámetros sanguíneos (Hernández y Margalida, 2010).

Variación geográfica

La talla varía clinalmente, siendo las de mayor talla las de Asia Central y las menores las de Etiopía (Hiraldo et al., 1979).

Se han descrito varias subespecies, de las que *G. b. barbatus* Linnaeus 1758 se encuentra en el noroeste de África. *G. b. aureus* Hablizl 1783 se encuentra en Europa y Asia occidental. Se caracteriza por ser algo mayor que la subespecie típica y por tener un collar oscuro más o menos interrumpido en la parte alta del pecho y manchas negras en los lados de la cabeza y garganta. Hiraldo et al. (1979, 1984), en un análisis basado en la talla y la coloración, consideraron válidas solamente dos subespecies: *G. b. barbatus* para las poblaciones del noroeste de África y Eurasia y *G. b. meridionalis* Keyserling y Blasius 1840 para las poblaciones de África oriental y meridional, caracterizada por su menor talla, ausencia de collar negro y tarsos menos emplumados.

Hay escasa variabilidad genética en las poblaciones de Pirineos y los Alpes, aunque hay una cierta diferenciación poblacional (Negro y Torres, 1999). Se ha observado escasa variación en

la región de control del ADN mitocondrial, posiblemente como resultado del declive poblacional de los últimos siglos (Roques et al., 2004). En Pirineos la diversidad de haplotipos y nucleótidos es baja (García et al., 2012¹).

Un análisis filogeográfico de haplotipos mitocondriales ha revelado la existencia de dos clados. Sin embargo, la proporción de haplotipos de los clados muestra una distribución cinal desde la Península Ibérica hasta Asia central. El patrón observado no apoya la distinción entre subespecies pues la diferenciación entre clados no es completa (Godoy et al., 2004; Negro et al., 2005).

Muda

La muda de las rémiges primarias es ascendente (de la más interna hacia fuera) en el joven y a partir de varios centros de muda no fijos (normalmente tres) en inmaduros y adultos. La muda de las rectrices es desordenada en todas las edades (Hiraldo et al., 1979).

La extensión y el calendario de muda de las plumas de vuelo difiere entre clases de edad. Los subadultos (3º-4º año calendario) comienzan la muda a principios de marzo mientras que los adultos a finales de abril. En su 2º año calendario retrasan el inicio de la muda hasta mediados de mayo. La muda en general dura hasta noviembre. Los subadultos tardan tres años en mudar todas las plumas de vuelo mientras que los adultos lo hacen en dos años (Zuberogoitia et al., 2016)¹.

Voz

Generalmente silencioso. Durante los vuelos de cortejo pueden emitir chillidos: fiij o biidj. Los pollos piden alimento: gui, gui o wij, wij (Glutz von Blotzheim et al., 1971; Cramp y Simmons, 1980). Los machos suelen indicar el intento de cópula emitiendo un suave silbido muchas veces imperceptible (Bertan y Margalida, 2005). Durante las interacciones intraspecíficas en vuelo, pueden emitir unos silbidos perceptibles a larga distancia.

Hábitat

Su presencia está ligada a montañas, siendo patente en España una correspondencia entre la distribución histórica del quebrantahuesos y las curvas de nivel superiores a 1.000 m. Las técnicas de vuelo, el hábitat en el que obtiene el alimento y los sitios de nidificación muestran su estrecha dependencia de las zonas montañosas (Hiraldo et al., 1979; Donázar et al. 1993; Margalida et al., 2008).

La densidad de reproductores se correlaciona positivamente con la altitud y con la topografía accidentada y negativamente con las precipitaciones de nieve (Donázar et al., 1993). El quebrantahuesos alcanza mayores densidades en zonas con escasa vegetación y baja densidad de población humana (Margalida et al., 2007).

El uso de hábitats varía estacionalmente. Las aves preadultas y flotantes muestran variación estacional en el uso del espacio pirenaico. Durante el invierno, seleccionan la vertiente sur en su sector central, mientras que la vertiente norte, tanto en su sector central como occidental, es utilizada sobre todo durante el verano (Antor et al., 2005).

Sitios de nidificación

Elije para la nidificación cortados rocosos, emplazando la mayoría de los nidos en cuevas (74,3%) y el resto en cornisas cubiertas por extraplomos (22,9%) y en chimeneas (2,9%) (n= 35) (Hiraldo et al., 1979). Según Canut et al. (1987), en Pirineos anida preferentemente en cuevas (70%), seguido a distancia por repisas extraplomadas (15%), grietas (8%) y cornisas cubiertas (7%). Según otro análisis de Pirineos basado en un tamaño mayor de muestra, las cuevas son el lugar preferido para la nidificación (68%), seguido de repisas extraplomadas (14%), cornisas cubiertas (12%) y grietas (6%) (n= 130) (Heredia, 1991).

Altitud de nidificación

La altitud de nidificación es muy variable. En una muestra pirenaica de 130 nidos, la altitud media fue de 1.256 m y el rango de 700-2.210 m (Heredia, 1991a). De un total de 48 nidos de Pirineos y Prepirineos centro-orientales, la altitud media es de 1.387 m (rango= 650-2.130 m) (Margalida et al., 2005). Donázar et al. (2005) amplían el rango de los nidos pirenaicos a altitudes entre 600 y 2.300 m. Hay un incremento de la altitud media de los nidos en dirección sur-norte de la cordillera pirenaica, debido a que los cortados más apropiados están a más altura. La altitud de los nidos se va incrementando en dirección este-oeste, debido a que los cantiles más apropiados están situados a mayor altura en la zona occidental y el clima tiene a su vez una influencia más atlántica (Heredia, 1991a). En otro análisis más detallado, los valores más elevados se encuentran en el Pirineo central, con una moda de 1.700-1.800 m, mientras que en el Prepirineo la moda es de 1.300-1.400 m y en las Sierras Exteriores entre 900-1.000 m (Canut et al., 1987). En la sierra de Cazorla se citan nidos entre 850 m y 1.730 m (Donázar, 1993).

Orientación de los nidos

En la vertiente sur de Pirineos los nidos se orientan preferentemente hacia el este y el norte (Hiraldo et al., 1979). En el Alto Pirineo, el 56 % (n= 63) de los nidos está orientado al primer cuadrante NE, mientras que en el Prepirineo y en las Sierras Exteriores predominan las orientaciones del segundo y tercer cuadrante entre el este y el suroeste, 71% (n= 37) y 60% (n= 30) respectivamente (Heredia, 1991a). Según Canut et al. (1987), en el Pirineo los nidos se orientan sobre todo hacia el este (22%), noroeste (20%) y norte (20%), en el Prepirineo hacia el norte (25%), este (21%) y suroeste (17%) y en las sierras exteriores hacia el este (32%) y el sur (21%). Estos resultados sugieren que no hay una orientación predominante (Donázar, 1993). Sin embargo, en el Pirineo catalán predominan las exposiciones al sur (58,3%), seguidas de al este (18,8%), al norte (16,7%), y al oeste (6,3%) (Margalida et al., 2005). Según estos autores, en zonas más elevadas se evitan las orientaciones al norte, más expuestas al viento y menos soleadas; en las zonas más bajas, si los nidos no están en cuevas, se evitan las exposiciones al sur para evitar la insolación.

Selección de sitios de nidificación

La probabilidad de ocupación de un cortado para la nidificación se relaciona con el relieve topográfico, altitud, distancia al nido más cercano y distancia al pueblo más próximo. Los quebrantahuesos eligen para nidificar cortados en las zonas de topografía más irregular, lejos de otras parejas nidificantes, a una altitud media y lejos de pueblos (Donázar et al., 1993, Margalida et al., 2008a).

La selección de los sitios de nidificación en Pirineos no ha variado entre 1991 y 2002, a pesar de haberse registrado un incremento de 53 a 93 territorios. Los nidos antiguos y los recientes tienen características similares de topografía, altitud y grado de influencia humana (Donázar et al., 2005; Margalida et al., 2008).

Abundancia

La distancia al nido ocupado más próximo (una medida inversa de la densidad de reproducción) fue en 1991 de 11 km de media (rango= 2,1 – 28 km; n= 51) (Donázar et al., 1993). En 1995, en Cataluña la distancia media entre nidos de parejas vecinas era de 12,7 km (rango= 3-26,2 km; n= 18), estimándose una densidad media de 2,3 territorios/ 1000 km² (García et al., 1996). Entre 1991 y 2002, la distancia entre nidos de parejas vecinas se ha reducido de 11,1 a 8,9 km, con una densidad de 226 km²/territorio en 2002 (Margalida et al., 2008).

Tamaño poblacional

En 1978 había 38 parejas reproductoras en los Pirineos españoles (Heredia 1991a, Carrete et al., 2009). En el año 2010, en el Pirineo español había 117 territorios de los cuales 105 estaban ocupados por unidades reproductoras. En Aragón se encontraban 71 territorios, 38 en Cataluña y 8 en Navarra. En la vertiente francesa de los Pirineos había 35 territorios. En Andorra había un territorio con una unidad reproductora (Heredia, 2005; R. Heredia y M. Razin, com. pers.).

Estatus de conservación

Categoría global IUCN (2009): Preocupación Menor LC (BirdLife International, 2010).

Categoría España IUCN (2004): En Peligro EN (Antor et al., 2005).

Amenazas

Las principales amenazas que hay sobre la especie son las siguientes:

-Venenos. El consumo de cebos envenenados ha sido (Hiraldo et al., 1979) y es en la actualidad una de las principales causas de mortalidad, suponiendo el 90% de las muertes registradas en individuos radio-monitorizados desde 1986 (Margalida et al., 2008b).

Durante el periodo 1990-2010 se registraron en España 53 casos de envenenamiento de quebrantahuesos por cebos ilegales (Margalida, 2012)¹. Durante el periodo 1992-2013 se registraron en España 29 quebrantahuesos entre un total de 6.307 rapaces envenenadas (Cano et al., 2016)¹.

-Caza. La persecución sistemática por caza ilegal ha sido una de las principales causas de mortalidad de la especie (Hiraldo et al., 1979). En la década de los ochenta la muerte por tiro fue el principal factor de mortalidad registrado, causando el 60% de las pérdidas conocidas. En la última década ha supuesto el 16,2% de las muertes registradas (n= 37) (Antor et al., 2005).

Entre 1983 y 2006 se registraron en quebrantahuesos de Pirineos 13 casos de muerte y dos de heridas por disparos (Gil, 2011)¹.

-Colisiones y electrocuciones con tendidos eléctricos. La muerte por colisión es una de las causas que históricamente (Hiraldo et al., 1979) tenía mayor repercusión. Los accidentes con tendidos eléctricos han supuesto el 23,3% de las muertes registradas en la última década (n= 30) (Antor et al., 2005) descendiendo al 19,5% si se tiene en cuenta el total de casos estudiados en los Pirineos españoles entre 1955 y 2006 (Margalida et al., 2008b).

En una muestra de 119 buitres leonados, 8 quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), 8 alimoches (*Neophron percnopterus*) y 34 milanos reales (*Milvus milvus*) de los Pirineos franceses recogidos entre 2005 y 2012, la electrocución fue la causa del 6% de la mortalidad (Berny et al., 2015)¹.

-Perturbaciones por la actividad humana. Las molestias causadas por el hombre cerca de los lugares de nidificación son motivo de fracaso reproductor (Hiraldo et al., 1979; Layna y Rico, 1991; Arroyo y Razin, 2006). Se citan como tales las batidas de caza, las maniobras militares, los vuelos de baja altitud, las prácticas forestales, la construcción de infraestructuras y los deportes de montaña (Arroyo y Razin, 2006).

Entre 1987 y 2011 se registraron en nidos de quebrantahuesos de Pirineos 11 casos de molestias y fracasos de la reproducción causados por actividades de parapente, maniobras militares, escalada, senderismo, tránsito de vehículos y helicópteros, ocho casos de molestias y fracasos de la reproducción por batidas de jabalí, tres casos por fotografía y observación de nidos y un caso por mantenimiento de infraestructuras (Gil, 2011)¹.

-Regulación de la alimentación suplementaria. Las restricciones impuestas por la normativa sanitaria sobre la eliminación de animales muertos para la prevención de encefalopatías espongiformes de transmisión, exigen la retirada de cadáveres de bovinos y ovinos, con la consiguiente reducción de la disponibilidad de alimento (Donázar et al., 2009; Margalida et al., 2010).

Un estudio realizado a largo plazo (1994-2011) mostró que la reducción de alimento disponible a partir de 2005 por los cambios en la política sanitaria de la Unión Europea sobre retirada de carroñas produjo retraso en la fecha de puesta y una tendencia regresiva en el tamaño de puesta, éxito reproductivo y supervivencia. El incremento de mortalidad se habría debido a una mayor exposición a alimento contaminado (Margalida et al., 2014)¹.

-Disminución de la ganadería extensiva. El abandono de usos ganaderos tradicionales está provocando la disminución de la disponibilidad de alimento (Antor et al., 2005).

Los ungulados silvestres son un componente importante de la dieta en Pirineos. Sin embargo, en las sierras exteriores, donde los ungulados silvestres son menos abundantes, dependen del ganado doméstico (Margalida et al., 2011)¹.

-Contaminación química. La contaminación por insecticidas organoclorados y PCBs y la intoxicación por plomo a través de la ingestión de fragmentos de munición de caza son causas potenciales de amenaza (Antor et al. 2005). Se han encontrado evidencias de que la exposición al plomo podría ser un factor significativo de mortalidad (Hernández y Margalida, 2009). La carga total de contaminantes organoclorados en cadáveres de quebrantahuesos muestra una tendencia alcista desde los años noventa, aunque el descenso del éxito reproductor y la productividad en la población pirenaica parece estar relacionado con otros factores (Hernández, 2005a).

Entre 1983 y 2006 se registraron en quebrantahuesos de Pirineos dos casos de intoxicación por plomo (Gil, 2011)¹.

En una muestra de 119 buitres leonados, 8 quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), 8 alimoches (*Neophron percnopterus*) y 34 milanos reales (*Milvus milvus*) de los Pirineos franceses recogidos entre 2005 y 2012, el envenenamiento fue la causa principal de muerte (24,1%). El uso ilegal de pesticidas fue la causa más importante de envenenamiento (53%), seguido del plomo utilizado en la munición de caza (17%). Se ha encontrado una relación positiva entre envenenamiento por plomo y trauma (Berny et al., 2015)¹.

La carne de ungulados silvestres contaminada con plomo de munición además de ser responsable del envenenamiento de quebrantahuesos en Europa representa un importante problema de salud pública al ser comercializada para su consumo humano. Son urgentes acuerdos a nivel internacional para hacer frente a este problema que involucren a científicos, conservacionistas, ganaderos, cazadores y legisladores (Margalida et al., 2013)¹.

-Contaminación por antiparasitarios. Se han detectado antiparasitarios en quebrantahuesos pirenaicos, aunque en baja proporción (<= 1 μg/g). Sin embargo, los niveles observados de diazinón pueden afectar a la termorregulación (Mateo et al., 2015)¹.

-Competencia por el lugar de nidificación. El incremento poblacional del buitre leonado pudo provocar competencia por los sitios de nidificación (Margalida y García, 1999).

Medidas de conservación

-Plan coordinado de actuaciones. Consta de actividades de conservación (potenciar la actividad reproductora de las parejas nidificantes, eliminar las causas de mortalidad no natural y garantizar la protección legal de las áreas críticas), seguimiento y control (disponer de información actualizada y continua sobre la evolución de la población y establecer un seguimiento anual de las medidas adoptadas) e investigación (Heredia, 1991c). Existencia de un grupo de trabajo nacional para la coordinación de esfuerzos y toma de decisiones (Antor et al., 2005).

-Planes de recuperación autonómicos. Cubren la totalidad de los territorios de reproducción: Navarra, Aragón y Cataluña (Antor et al., 2005).

-Seguimiento anual de la reproducción. Tiene el objetivo de control de la evolución de la productividad y del tamaño de la población reproductora (Antor et al., 2005).

-Población preadulta. Seguimiento de la evolución del tamaño de la población preadulta mediante el marcaje de aves y la realización de cuatro censos simultáneos anuales (Antor et al., 2005).

-Seguimiento de los factores de mortalidad. En la actualidad, 16 individuos radiomarcados con emisores GPS son controlados para estudiar las causas de mortalidad (A. Margalida, datos inéditos).

-Seguimiento de aves preadultas. Tiene como finalidad conocer los movimientos y asentamientos estacionales y por lo tanto las áreas importantes para las aves no reproductoras (Antor et al., 2005).

-Corrección de tendidos eléctricos. Tiene como finalidad señalizar y aislar los tendidos y soportes más peligrosos. En aplicación del plan de recuperación del quebrantahuesos en Aragón, se ha propuesto la corrección de 138 líneas eléctricas, 1.127 km y 4.804 postes (Gil, 2009).

-Plan de alimentación suplementaria. Tiene como objetivos incrementar la supervivencia preadulta, reducir el erratismo de los jóvenes y potenciar la capacidad reproductora de las parejas nidificantes (Hiraldo et al., 1979; Terrasse, 1985; Heredia, 1991b; Sesé et al., 2005). En la actualidad hay 27 comederos en Pirineos (Antor et al., 2005; Sesé et al., 2005). Sin embargo, los comederos son utilizados sobre todo (70%) por aves inmaduras (Heredia, 1991b). El seguimiento a largo plazo de 95 individuos marcados en Pirineos ha corroborado una correlación positiva entre alimentación suplementaria y supervivencia, pero solamente en preadultos (Oro et al., 2008). Los comederos han favorecido la formación de grandes agrupaciones de aves no territoriales dentro del área de cría, favoreciendo la saturación del hábitat. La localización de los comederos debería ser planificada con cuidado para evitar consecuencias demográficas indeseadas (Carrete et al., 2006a, b; 2009). La alimentación suplementaria específica a parejas reproductoras se ha propuesto como alternativa aunque los resultados sugieren que no se produce un incremento del éxito reproductor si los factores de mortalidad no-natural continúan operando (Margalida, 2010).

El quebrantahuesos acude pronto a los puntos de alimentación suplementaria para evitar interacciones con el buitre leonado. Esta especie se ve favorecida por una mayor biomasa de alimento en los comederos durante la crianza del pollo (Moreno-Opo et al., 2015)¹.

El depósito en puntos de alimentación suplementaria de pequeños ungulados como ovejas y cabras troceados en piezas pequeñas favorece el consumo por parte del quebrantahuesos (Moreno-Opo et al., 2015)¹.

-Regulación de las batidas de caza. Tiene como objetivo evitar el fracaso reproductivo debido a las molestias causadas (Antor et al., 2005; Arroyo y Razin, 2006).

-Vigilancia de nidos. El éxito de reproducción de 8 nidos vigilados de 6 parejas fue 2,5 veces superior que el de 23 nidos sin vigilancia de las mismas parejas (Layna y Rico, 1991).

-Seguimiento con videocámaras. La monitorización de los nidos con videocámaras permite identificar las causas del fracaso reproductivo y mejorar la productividad (Margalida et al., 2006). Este método permite optimizar el rescate del segundo pollo (Margalida et al., 2005, 2010).

-Programa de cría en cautividad. A partir del proyecto de reintroducción del quebrantahuesos en los Alpes (Llopis y Frey, 2005), se está desarrollando un programa de reproducción en cautividad con el objetivo de su reintroducción en el parque natural de las sierras de Cazorla, Segura y las Villas (Simón et al., 2007) y se ha puesto en marcha un programa de recuperación del quebrantahuesos en el Parque Nacional de Picos de Europa (Báguena y Sánchez-Castilla, 2005).

Se ha propuesto un programa de reintroducción mediante translocaciones basado en la extracción de pollos extra criados en libertad obtenidos en territorios de poca calidad con un programa de alimentación suplementario. Este programa no tendría efectos relevantes a largo plazo sobre la viabilidad de la población donante pero habría una reducción de población durante el periodo inicial, lo que se podría amortigar con la alimentación suplementaria. Este programa sería siete veces más barato que un programa de reproducción en cautividad (Ferrer et al., 2014)¹. Sin embargo, una estimación de la tendencia de población para los próximos 30 años bajo diferentes escenarios demográficos y de extracción de huevos, pollos o volanderos proyecta declive poblacional en el 77% de los 57 escenarios analizados. Entre los 13 escenarios que predicen un incremento de población, solamente cuatro parecen realistas por lo menos si se mantienen constantes la edad en la primera reproducción y la productividad. Estas simulaciones recomiendan la suelta de juveniles criados en cautividad o la remoción solamente del segundo pollo nacido para su crecimiento en cautividad (Margalida et al., 2015)¹.

-Contaminación por antiparasitarios. Se recomienda lavar con agua las patas de cordero para reducir los niveles de antiparasitarios antes de depositarlos en comederos (Mateo et al., 2015)¹.

-Recuperación de ungulados silvestres. Se deberían recuperar las poblaciones de ungulados silvestres para mitigar la dependencia de los ungulados domésticos de los quebrantahuesos (Margalida y Martín-Arroyo, 2013)¹.

Distribución geográfica

El área de distribución histórica de la especie comprende los sistemas montañosos del sur del paleártico, desde las montañas del Atlas (noroeste de África), Península Ibérica, Alpes, Balcanes, Cárpatos y Ródope y varias islas mediterráneas: Mallorca, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Rodas, Chipre y Creta (Glutz von Blotzheim et al., 1971; Cramp y Simmons, 1980; Hiraldo et al., 1979). A lo largo del siglo XX desapareció de la mayor parte de Europa, subsistiendo solamente en la Península Ibérica, Creta y Córcega (Antor et al., 2003). Su distribución histórica en Asia se extiende por Oriente Medio (Turquía, Sinaí, Arabia, Siria, Líbano), Cáucaso, Irán, Pakistán, India, Nepal, China y Mongolia. En la región etiopica se encuentra en las montañas del este de África, desde Etiopía hasta Sudáfrica (Glutz von Blotzheim et al., 1971; Cramp y Simmons, 1980).

Antes de 1900, el quebrantahuesos se encontraba en la mayoría de los sistemas montañosos de la Península Ibérica (Figura 2; Hiraldo et al., 1979).



Figura 2. Distribución del quebrantahuesos en la Península Ibérica antes de 1900. Círculos: citas bibliográficas; círculos negros: citas de reproducción; cuadrados: datos de museos; triángulos: datos de los autores. Según Hiraldo et al. (1979).

Hacia 1950 era ya muy escaso, sólo nidificaba en el norte de Burgos, Pirineos y Cazorla (Valverde, 1956). Actualmente, solamente cuenta con poblaciones reproductoras en los Pirineos, tanto en Navarra como en Aragón y Cataluña y en los Montes Vascos (Heredia, 1991; Antor et al., 2003; Heredia, 1997¹, 2005).

Su distribución invernal coincide con la reproductora en Pirineos (Gil Gallús, 2012)¹.

Se han puesto en marcha programas de reintroducción del quebrantahuesos en la sierra de Cazorla y en Picos de Europa.

Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie en la España peninsular entre un 96% y un 98% en 2041-2070 y el nivel de coincidencia entre la distribución observada y potencial se reduce hasta un rango de entre un 0% y un 5% (Araújo et al., 2011)¹.

Movimientos

Los adultos son generalmente sedentarios todo el año en su territorio. Las observaciones realizadas en Pirineos de ejemplares monitorizados con emisores GPS satelitales muestran que juveniles e inmaduros generalmente realizan vuelos a lo largo de toda la cadena montañosa asociados a la presencia de fuentes predecibles de alimento como los puntos de alimentación suplementaria (A. Margalida, inédito). Estos movimientos se prolongan hasta que alcanza la madurez sexual (>5 años) edad en la que se establecen como territoriales, generalmente en su sistema montañoso natal (Cramp y Simmons, 1980).

Durante su primera quincena de emancipación se muestran muy vinculados a las inmediaciones del nido y sus vuelos son batidos y de corta duración (media= 112 s; n= 6). Durante la segunda quincena aparecen los primeros vuelos de círculo y continúan durmiendo en un radio de 200-350 m del nido. En la tercera quincena se desplazan hasta 8,7 km del nido. Durante la cuarta quincena se observan los primeros vuelos predispersivos. Durante la séptima quincena la frecuencia de cebas por los adultos sigue siendo alta y van perfeccionando la técnica de rotura de huesos en los rompederos. Los vuelos predispersivos pueden alcanzar distancias de hasta 24 km. Los jóvenes abandonan su lugar natal a los 95-247 días de su primer vuelo (Sunyer, 1991).

El inicio de la dispersión tuvo lugar a los 193 días en promedio desde el primer vuelo (rango= 143-231 d). Los jóvenes permanecieron en sus áreas natales durante los primeros dos meses desde la fecha de emplumamiento (López-López et al., 2014¹).

Hasta los nueve meses de vida, el radio medio de sus desplazamientos es de 25,41 km en el Pirineo Axial (n= 8), 32,25 km en las Sierras Interiores (n=8) y 15,09 km en las Sierras Exteriores (n= 9) (Gil et al., 2010).

Antes de hacerse sedentario realiza movimientos de larga distancia; durante el periodo 1990-2004 se han registrado 9 observaciones en la Cordillera Penibética, 80 en la Cordillera Cantábrica, 22 en el Sistema Ibérico y 3 en el Sistema Central (Heredia, 2005).

Todos los movimientos de preadultos de Pirineos (n= 9) se restringieron a la cordillera, mientras que los reintroducidos en Cazorla (n= 13) se movieron por gran parte de la Península Ibérica, incluyendo la Cordillera Cantábrica y los Pirineos. Los reintroducidos en los Alpes (n= 24) no solo se movieron por esta cordillera sino que también se desplazaron al macizo Central, norte de los Apeninos, llanuras del oeste de Europa y costa del mar del Norte (Margalida et al., 2013)¹.

Entendiendo como dispersión natal la distancia entre el lugar de nacimiento del ave y el lugar en el que se produce el primer intento de cría, la información existente hasta ahora aportada gracias al marcaje realizado desde 1987 en los Pirineos indica una distancia media de $48 \pm 28,87$ km (rango 18,2-87,3, n= 5) (Margalida et al., 2005). Otro estudio más reciente aporta una distancia media similar (media= 47,1 km; rango= 13,1-96,3 km; n= 10) (López-López et al., 2013¹).

Ecología trófica

Composición general de la dieta

Su dieta se compone de huesos y carne de cadáveres de vertebrados, fundamentalmente mamíferos, pero también aves y reptiles. Ocasionalmente captura pequeños vertebrados (Glutz von Blotzheim et al., 1971; Hiraldo et al., 1979; Cramp y Simmons, 1980).

Hace 10.000-14.000 años la dieta en España estaba compuesta de *Rupicapra pyrenaica*, *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* y *Capreolus capreolus*. Por el contrario, en tiempos históricos (1940-1950) y en la actualidad (2008) predominan cabras y ovejas (Margalida y Martín-Arroyo, 2013)¹.

La dieta en España, según una recopilación preliminar, está basada en mamíferos domésticos y silvestres (*Capra pyrenaica*, *Rupicapra pyrenaica*, *Vulpes vulpes*, *Rattus* sp., *Oryctolagus cuniculus*), aves (*Columba palumbus*, *Streptopelia turtur*, *Lagopus mutus*, *Alectoris rufa*, *Upupa epops*, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*, *Pica pica*, *Sylvia atricapilla*, *Phylloscopus collybita*) y reptiles (*Timon lepidus*) (Hiraldo et al., 1979). Según otro análisis, de un total de 152 restos recogidos

en nidos y rompederos pirenaicos, el 88% son mamíferos, el 7% aves y el 0,7% reptiles. Entre los mamíferos predominan los ungulados domésticos y el rebecho como ungulado salvaje más representado en la dieta. Entre las aves destaca la paloma torcaz (Heredia, 1991d).

Un estudio más detallado, basado en observaciones con telescopio y videocámaras de 677 presas aportadas a 8 nidos, indica que la dieta durante el periodo reproductor se basa en mamíferos (93%), sobre todo ungulados de tamaño medio (principalmente *Ovis/Capra* y *Rupicapra pyrenaica*), representando las aves el 6% y los reptiles el 1% (Margalida et al., 2009).

Respecto a la captura de presas vivas, se ha registrado en España la captura de un pollo de gaviota (*Larus argentatus*) y de una culebra (Hiraldo et al., 1979). Se conoce el consumo de las propias egagrópilas por los adultos (Margalida y Bertran, 1996) y se ha citado el consumo ocasional de egagrópilas de búho real (Heredia et al., 1990).

La mayoría de los estudios de la dieta en España han sido realizados en Pirineos y son escasos los datos disponibles de otras áreas donde la especie se extinguío, como la sierra de Cazorla (Cano y Valverde, 1959; Otero et al., 1979). González y González (1984) encontraron en un rompedero de Cazorla restos de muflón, Cervidae indet., *Capra* sp. y Caprinae indet.. La comparación de restos en nidos del sur de España durante el periodo 1940-1950 con los examinados en Pirineos durante 2000-2001 muestra una dieta similar, basada en mamíferos domésticos de tamaño medio (oveja y cabra) (Margalida et al., 2009).

A pesar de que la dieta es fundamentalmente ósea, existen diferencias entre la alimentación de los adultos y la seleccionada por éstos durante la etapa de crianza para alimentar al pollo en la que las presas cárnicas a través de pequeños cadáveres, adquiere mayor relevancia (Margalida y Bertran, 1997, Margalida & Bertran, 2001, Margalida et al., 2001).

Disponibilidad de alimento y dieta

Se ha señalado que una de las causas de regresión de poblaciones de aves carroñeras ibéricas es, además de la alteración del hábitat, la baja disponibilidad de alimento (Donázar, 1993). Se ha estimado que la biomasa anual proporcionada por los cadáveres de ungulados domésticos y salvajes supera los requerimientos energéticos estimados para las parejas reproductoras, tanto durante el periodo reproductor como durante el resto del año (Canut et al., 1987; LorenteVillanueva, 1996; Margalida et al., 1997).

La mayor cantidad y diversidad de recursos tróficos se dan en la zona axial o alto Pirineo. En las sierras exteriores hay una fuerte dependencia de los muladeros y rebaños de ganado doméstico (Heredia, 1991d).

Sesgos en los métodos usados para la determinación de la dieta

El mayor problema relacionado con el estudio de la dieta del quebrantahuesos es que se alimenta de los restos de animales muertos, especialmente huesos, los cuales son difíciles de identificar y pueden ser digeridos por completo; las egagrópilas en el quebrantahuesos no son abundantes y ocasionalmente son recicladas para aprovechar los restos óseos no digeridos en primer término (Margalida y Bertran 1996) y la especie utiliza despensas y rompederos donde prepara el alimento, generalmente los restos óseos de mayor tamaño pertenecientes a grandes ungulados, dispersando así parte de la información (Heredia 1991d, Bertran y Margalida 1996, Margalida y Bertran 2001),

A este respecto, los sesgos o diferencias en la determinación de la dieta utilizando diferentes metodologías se han podido estimar testando las diferencias existentes entre métodos de observación directa como son las videocámaras y los telescopios (Margalida et al., 2005) así como los sesgos inherentes a las diferentes metodologías que pueden permitir determinar el espectro trófico de la especie: los restos aportados al nido, los restos presentes en el nido, los restos recogidos tras la crianza y los restos recogidos en rompederos (Margalida et al. 2007).

En el estudio que compara la dieta de la especie con métodos de observación directa (telescopios vs vídeo-cámaras) se monitorizaron intensivamente cuatro parejas focales en las que se aplicaron tres metodologías distintas: la observación de presas aportadas al nido, la observación de restos presentes en el nido (que no contabiliza los aportados durante la jornada de observación) y la recogida de restos tras la crianza. Un cuarto método que consistió en sumar las presas aportadas con las presentes en el nido, también fue testado puesto que a

priori permite aumentar el tamaño de muestra sin provocar sesgos (Margalida et al., 2005). Para determinar los sesgos se compararon las frecuencias obtenidas en las presas presentes en el nido (restos que eran observados en el interior del nido durante el seguimiento de la pareja) y las recogidas tras la crianza (restos recogidos en el nido y a pie de nido tras finalizar la crianza) con las observadas aportadas al nido (como método más objetivo en la determinación de la dieta).

Los restos recogidos sobrevaloraron las presas de gran tamaño pertenecientes a los géneros *Bos/Equus* así como la proporción de aves, infravalorando los ungulados de tamaño medio de los géneros *Ovis/Capra*. Por otro lado, las presas presentes en el nido infravaloraron los micromamíferos. Cuando combinamos restos presentes en el nido con restos aportados, los datos obtenidos con respecto a las presas aportadas mostraron la ausencia de diferencias. Estos resultados sugieren que el método más objetivo para la determinación de la dieta es la observación directa y que éste puede ser optimizado si lo combinamos con los restos presentes en el nido, ya que su inclusión no provoca sesgos y aumenta el tamaño muestral (Margalida et al., 2005).

Un posterior estudio incrementando el número de parejas y considerando también los restos recogidos en rompederos mostró diferencias significativas tanto a nivel anatómico como taxonómico (Margalida et al. 2007, Tabla 2). Así, con respecto a las presas aportadas, los restos presentes en el nido infravaloraron los mamíferos pequeños y micromamíferos mientras que los restos recogidos tras la crianza infravaloraron los mamíferos de tamaño medio y los micromamíferos, sobrevalorando los restos de mamíferos grandes y las aves. Finalmente, los rompederos fueron la metodología menos objetiva, difiriendo significativamente en la práctica totalidad de las categorías consideradas.

Tabla 2. Proporción de tipos de presa en 8 parejas de quebrantahuesos de Pirineos durante 1995-2004 según cuatro tipos de métodos: presas aportadas durante el periodo de observación (n= 526), presas presentes en el nido al comienzo del periodo de observación (n= 494), restos encontrados en el nido al finalizar la reproducción (n= 263) y restos encontrados en rompederos (n= 252). Mamíferos de tamaño medio incluye oveja, cabra, sarro y ciervo; mamíferos de tamaño grande incluye vaca y caballo; mamíferos pequeños incluye conejo, liebre y zorro. Según Margalida et al. (2007).

	Presas aportadas	Presas presentes	Restos tras la crianza	Osarios
<i>Mamíferos</i>				
Tamaño medio	66,9	72,5	50,9	87,3
Grande	4	5,1	16	9,9
Sus sp.	8	10,7	9,9	0,8
Pequeño	11,8	6,9	12,2	2
Micromamíferos	4,5	0,6	1,1	0
Aves	4	3,8	9,9	0
<i>Reptiles</i>	0,8	0,4	0	0

Dieta y selección de alimento

La información sobre la alimentación del quebrantahuesos en los Pirineos proviene de observaciones esporádicas (Terrasse et al., 1961; Suetens, 1974; Terrasse y Terrasse, 1974; Hiraldo et al., 1979; Terrasse, 1981; Heredia y Herrero, 1992), de restos recogidos en los rompederos (Heredia, 1974; Boudouint, 1976) y de contenidos estomacales (Palaus, 1959).

La alimentación de la especie durante la crianza no es muy conocida (Suetens y Van Groenendaal, 1973). Sin embargo, estudios recientes (Margalida et al., 2005) realizados en Pirineos arrojan de forma preliminar luz sobre este aspecto. Como hemos descrito anteriormente, la observación directa es el método más objetivo para cuantificar la dieta de ésta y otras especies. Como refleja la Tabla 3, la dieta de la especie se fundamenta en los mamíferos (95.2%). Las aves sólo representan el 4% de los restos identificados y los reptiles el 0.8% restante. Entre los mamíferos, los restos de ungulados domésticos y salvajes (67% de las presas identificadas) suponen el grueso de la dieta, si bien como especie oportunista, existen

diferencias entre territorios y la especie puede presentar un espectro trófico muy variado adaptado a la disponibilidad de recursos presentes en cada territorio.

Tabla 3. Dieta del quebrantahuesos en los Pirineos durante la crianza (n = 8 territorios). Datos obtenidos mediante observación directa con videocámaras y telescopios (Margalida et al., 2005).

Mamíferos	
<i>Ovis/Capra</i>	320
<i>Rupicapra/Capreolus</i>	17
<i>Cervus/Dama</i>	15
<i>Equus/Bos</i>	21
<i>Sus scrofa</i>	42
<i>Canis/Felis</i>	4
<i>Felis sylvestris</i>	5
<i>Vulpes vulpes</i>	2
<i>Meles meles</i>	4
<i>Martes foina</i>	3
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	23
<i>Lepus europaeus</i>	19
<i>Marmotta marmotta</i>	2
<i>Sorex</i> sp.	3
<i>Microtus/Apodemus</i>	10
<i>Talpa europaea</i>	7
<i>Sciurus vulgaris</i>	1
Aves	
<i>Columba</i> sp.	3
<i>Turdus</i> sp.	3
<i>Scolopax rusticola</i>	1
<i>Alectoris rufa</i>	1
<i>Corvus</i> sp.	1
<i>Apus melba</i>	1
aves indet.	11
Reptiles	
Ofidios	2
<i>Lacerta</i> sp.	2
Vertebrados indet.	83
Total	606

Para conocer la selección de alimento con respecto a la disponibilidad de presas presentes en el territorio es necesario realizar estimas de los recursos disponibles contrastados con los seleccionados por la especie. El primer estudio que ha contrastado la disponibilidad trófica teórica con la seleccionada aportada al nido se realizó en una pareja pirenaica (Margalida y Bertran, 1997). Mediante observación directa con telescopios se comparó la dieta de la pareja con respecto a la disponibilidad teórica de carroña presente en el área de campeo habitual explotada por los adultos (Tabla 4).

Los 59 aportes correspondientes a especies domésticas constituyeron la mayor parte de la dieta del pollo (el 92,2%). Los aportes más consumidos fueron los restos de oveja/cabra (59,4%), con 32 huesos (20 extremidades, 7 columnas, 1 cráneo y 4 huesos) y seis pieles, seguidas de los de conejos *Oryctolagus cuniculus var. dom.* (25%), con 16 restos. El resto de presas domésticas identificadas fueron: un cráneo de perro *Canis sylvestris*, una pata de ternero, un hueso de vacuno/equino y una escápula y un hueso de porcino. Las cuatro presas no domésticas fueron: el cadáver seco de un zorro *Vulpes vulpes*, un mamífero no identificado, una chocha perdiz *Scolopax rusticola*, una paloma no identificada y un ofidio no identificado (Tabla 5), que en conjunto representaron únicamente el 8% del total de presas identificadas.

Los restos óseos de porcino y de vacuno/equino aparecieron con frecuencia muy baja (3% cada uno).

Tabla 4. Presencia, abundancia y disponibilidad de los recursos potencialmente utilizables por una pareja de quebrantahuesos durante la crianza en los Pirineos (Margalida y Bertran, 1997).

Ganado	N	Densidad (n/km ²)	Cadáveres (n)
Ovino	9069	15,1	136
Caprino	502	0,8	7
Vacuno	4398	7,3	135
Equino	271	0,4	15
Porcino	1158	Estabulado	46
Cúnícola	1000	Estabulado	80

Tabla 5. Relación de las presas aportadas al nido por una pareja de quebrantahuesos durante la crianza (Margalida y Bertran 1997).

	n
<i>Mamíferos</i>	
Oveja/cabra	38
Conejo doméstico	16
Cerdo	2
Vaca/Caballo	2
Perro	1
Zorro	1
Mamífero indet.	1
<i>Aves</i>	
Paloma/paloma torcaz	1
Chocha perdiz	1
<i>Reptiles</i>	
Ofidios indet.	1
huesos indet.	2
restos no óseos indet.	9
otros restos indet.	3
Total	78

El análisis de la selección de presas demostró la existencia de una tendencia positiva respecto los grupos ovino/caprino y cúnícola, y una tendencia negativa en la selección del grupo formado por animales de talla más grande (vacuno/equino y, en menor medida, porcino).

De los 75 aportes registrados al nido, el 50,7% fueron restos óseos, un porcentaje significativamente inferior respecto a los datos obtenidos por otros autores que habían aplicado la misma metodología (Suetens y van Groenendaal 1973), lo que sugiere que las presas con contenido cárnico pueden tener más importancia en la dieta del pollo que en la de los adultos.

Los resultados muestran que, tal y como sugieren otros autores (Suetens y van Groenendaal, 1973; Otero et al., 1979; Thibault et al., 1993), los animales domésticos son una parte muy importante de la dieta del quebrantahuesos. A pesar de ello, probablemente hay diferencias entre parejas y subpoblaciones. La presencia de animales domésticos es probablemente inferior en las parejas pirenaicas, que harán más uso de los ungulados salvajes como el rebeco (Heredia 1991d, Donázar, 1993; García y Margalida, 1998), y donde la menor previsibilidad de alimento posiblemente acentuará el carácter oportunista de la especie (Hiraldo et al., 1979).

Un estudio reciente, basado en observaciones con telescopio y videocámaras de las presas aportadas a 8 nidos, indica que los restos de grandes presas (vacas y caballos) son

seleccionados negativamente y que los quebrantahuesos prefieren comer las patas en comparación con otras partes del cuerpo (Margalida et al., 2009).

Uso y funcionalidad de los rompederos

Los ejemplares adultos pueden ingerir huesos de un tamaño de 250 mm de largo y 35 mm de ancho sin dificultad aparente. El problema que supone la ingestión de huesos mayores lo ha resuelto con la utilización de los llamados rompederos.

Los rompederos son superficies rocosas que son utilizados por los quebrantahuesos para la rotura y preparación de los restos óseos. Aunque algunos rompederos sólo se utilicen ocasionalmente, la especie dispone, en las inmediaciones de los nidos, de ubicaciones concretas donde regularmente lleva a cabo esta actividad. Los rompederos acostumbran a estar ubicados en zonas expuestas al viento y con pendiente. Estas características facilitan, por un lado, que el ave pueda remontar fácilmente durante las sesiones de rotura, minimizando el desgaste energético que requiere la realización de esta actividad y, por otro, que se incrementen las posibilidades de fragmentación como consecuencia del rebote de los restos óseos (Heredia, 1991d).

Los rompederos están situados a altitudes entre 860 y 2.300 m (Hiraldo et al., 1979).

Los rompederos son utilizados durante todo el año, pero es durante la crianza cuando se acentúa su importancia (Heredia, 1991d; Margalida y Bertran, 2001), dado que estas ubicaciones se usan con más regularidad para preparar el alimento para el pollo.

Los quebrantahuesos utilizan un término medio de $2 \pm 0,58$ rompederos (rango 1-3) ubicados a una distancia media de los nidos de $789,3 \pm 376,5$ m (rango= 175-2400 m; n = 14) (Margalida y Bertran, 2001).

Los rompederos están situados a altitudes entre 860 y 2.300 m. La altura de suelta de los huesos varía entre 20 y 150 m (Hiraldo et al., 1979).

El 84,9% de los restos encontrados en osarios pertenecen a ungulados de mediado tamaño, el 11,6% a mamíferos grandes, el 2,5% a carnívoros, y el 1% a Suidae. Los restos encontrados son sobre todo escápulas (14,9%), vértebras (13,2%), cráneos (12,5%), tibias (10,7%), mandíbulas (9,3%), costillas (8,3%) y húmeros (7,2%). Muchos de estos restos permanecen en los osarios sin ser consumidos, caracterizándose por el predominio de partes esqueléticas poco nutritivas (Margalida, 2008b).

La comparación de los huesos aportados al nido (seleccionados), con los huesos disponibles en comederos y los observados en osarios sugiere que prefieren aquellos huesos con mayor contenido en ácido oleico independientemente de su longitud, aunque la morfología del hueso y su influencia en su manejo e ingestión puede jugar un papel secundario (Margalida, 2008a).

El tiempo medio empleado para romper los huesos fue de $5,3 \pm 4,2$ minutos (rango= 1-17; n = 50 sesiones de rotura de huesos) y durante las sesiones de rotura, el número medio de lanzamientos realizados para conseguir la fragmentación o la desarticulación del resto fue de $4,5 \pm 5,8$ (rango= 1-35; n = 86 sesiones de rotura de huesos). De las 94 visitas registradas en los rompederos, en el 71,3% de los casos la utilización del rompedero estuvo asociada a la alimentación del pollo, en el 18,1% a la alimentación del adulto y en el 10,6% al almacenamiento de alimento. Durante la crianza, los rompederos son utilizados principalmente para adecuar el tamaño del alimento a las necesidades y a las posibilidades de ingestión del pollo y, en menor medida, para que el adulto se prepare su propia comida.

La preparación del alimento para el pollo mostró diferencias significativas en la frecuencia temporal de utilización de los rompederos, siendo significativamente inferior durante el primer mes de vida del pollo ($0,023 \pm 0,059$ sesiones hr^{-1}) respecto al segundo y al tercer mes ($0,072 \pm 0,123$ y $0,073 \pm 0,108$, respectivamente), pero similar al cuarto ($0,027 \pm 0,052$) (Figura 3).

La variación temporal del uso de los rompederos podría ser debida a una posible variación cualitativa de la dieta del pollo. Aunque en cautividad se ha comprobado que el pollo pocas horas después de la eclosión puede ingerir pequeños restos óseos combinados con carne, durante el primer mes las presas cárnicas probablemente pueden adquirir especial relevancia en la alimentación.

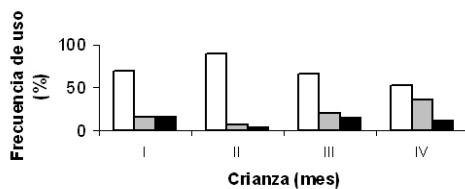


Figura 3. Variación temporal en el uso y funcionalidad de los rompederos para la preparación del alimento. Columnas blancas: preparación del alimento para el pollo; columnas grises: preparación del alimento para el adulto; columnas negras: almacenamiento del alimento (Margalida y Bertran, 2001).

El tiempo medio de estancia en los rompederos dedicado a la preparación del alimento no difirió entre ambos períodos (< 60 días: $4,5 \pm 3,8$ minutos, $n = 27$; > 61 días, $6 \pm 4,5$ minutos, $n = 23$). La significativa disminución de la frecuencia de visitas a los rompederos y del tiempo dedicado a cebar el pollo durante las dos primeras semanas (Margalida y Bertran, 2001) también sugieren la presencia de presas cárnicas en la dieta.

La progresión en la capacidad de tragar por parte del pollo se traduciría en un aporte mayor de restos óseos durante el segundo y el tercer mes. Esta variación en la dieta justificaría un incremento del uso de los rompederos para la preparación de alimento. El hecho de que decrezca bruscamente el uso de rompederos durante el mes precedente al abandono del nido puede estar asociado a dos factores. Por un lado, está la capacidad de ingerir huesos por parte del pollo, que es considerable, y permite a los adultos disminuir el tiempo de preparación en los rompederos. Por otro lado, durante esta etapa se produce la trashumancia, periodo en el que la disponibilidad de recursos tróficos es cuantitativamente la más abundante (Margalida et al., 1997). La abundancia relativa de alimento y la consecuente previsibilidad espacial y temporal de su búsqueda permiten a la especie seleccionar la tipología de restos más adecuados, lo que reduciría el tiempo de preparación en los rompederos. La hipótesis de la variación temporal de la calidad del alimento también estaría corroborada por las diferencias observadas en el comportamiento de los adultos respecto al uso de los rompederos. Mientras que durante los dos primeros meses el alimento es preparado con mayor frecuencia antes de ser aportado al nido, durante los dos últimos meses es más habitual ir al rompedero después de haber aportado los restos al nido. Estas diferencias se deberían al hecho de que, durante la primera mitad de la crianza, las limitaciones del pollo en la ingestión de los huesos obligarían al adulto a preparar la comida antes de entrar en el nido. Los restos cárnicos y los pequeños fragmentos óseos son consumidos por el pollo pero generalmente es el adulto el que acaba ingiriendo el hueso (obs. pers.).

Almacenaje del alimento

El quebrantahuesos puede almacenar alimento para comerlo días o semanas más tarde. El hecho de que los huesos se mantengan en buenas condiciones para el consumo durante largos períodos hace que la especie pueda utilizar sitios donde almacenarlos. Los posaderos donde habitualmente prepara e ingiere los restos, los rompederos y los nidos son las ubicaciones más utilizadas para guardar el alimento. Cuando las condiciones meteorológicas no son favorables o cuando los recursos escasean, el quebrantahuesos visita los rompederos para abastecerse de los restos almacenados. Esto incrementa las interacciones intraespecíficas (y ocasionalmente interespecíficas, véase Bertran y Margalida, 1997; Margalida y Bertran, 2003), dado que estos puntos previsibles en el espacio son visitados frecuentemente por otros quebrantahuesos, principalmente por individuos de la población flotante (Bertran y Margalida, 1996).

El almacenaje de la comida se lleva a cabo en rompederos cercanos al nido, lo que permitiría a los adultos reproductores un control regular que evitaría o reduciría el riesgo del pirateo por parte de conespecíficos (Bertran y Margalida, 1996; Margalida y Bertran, 2003), en nidos no utilizados y en cuevas (Heredia, 1991d).

Cleptoparasitismo

El quebrantahuesos hostiga a otras aves hasta conseguir que suelten la presa, apoderándose de ella. Se ha visto al quebrantahuesos acosando a águilas reales (*Aquila chrysaetos*),

alimoches (*Neophron percnopterus*), cuervos (*Corvus corax*) y chovas (*Phyrrocorax* sp.) (Hiraldo et al., 1979; Margalida y Bertran, 2003).

La mayoría de los casos de cleptoparasitismo se refieren a inmaduros, que a menudo roban restos de adultos en osarios y nidos, más raramente en vuelo (Margalida y Bertran, 2003).

Biología de la reproducción

El quebrantahuesos se caracteriza por tener un dilatado ciclo reproductor que requiere una importante inversión parental. La monogamia es el sistema de emparejamiento más habitual, aunque ocasionalmente se reproduce en poliandria. El quebrantahuesos utiliza como estrategias para proteger la paternidad las cópulas frecuentes y la vigilancia de la pareja (Bertran y Margalida, 2005a). Machos y hembras de quebrantahuesos invierten equitativamente durante la reproducción en el conjunto de las actividades parentales. No obstante, las hembras participan más activamente, aunque no de forma significativa, en el cuidado directo de la progenie (atención del nido y alimentación del pollo) mientras que los machos realizan un esfuerzo significativamente superior en las actividades relacionadas con la construcción del nido y la defensa territorial (Margalida y Bertran, 2005c).

Cortejo

El cortejo comienza dos meses antes de la puesta y tiene lugar en vuelo. Es más parecido al del alimoche y al cortejo de águilas que al de otros buitres. Consiste en el trazado de círculos, picados, agarre de patas y caída y vuelo montado de un adulto sobre otro planeando lentamente (Hiraldo et al., 1979).

Cópula

Los machos suelen indicar el intento de cópula levantando la cabeza, emitiendo un suave silbido muchas veces imperceptible y presentando la zona pectoral a la hembra. Todos estos movimientos van acompañados por la concentración sanguínea en el aro esclerótico, haciéndolo más conspicuo. El proceso de la cópula tiene su inicio cuando el macho monta a la hembra, entreabriendo y batiendo seguidamente las alas para mantener el equilibrio sobre su dorso; el acoplamiento tiene lugar cuando la hembra balancea la cola hacia uno de los lados para facilitar así el contacto de cloacas.

Las cópulas tienen lugar en las proximidades del nido, generalmente en los posaderos que con más frecuencia son utilizados por las parejas. Así, es fácil observar cómo las primeras y últimas cópulas de la jornada ocurren en los lugares donde las aves han pasado o pasarán la noche. En el quebrantahuesos se han observado algunas cópulas a distancias superiores a 10 km del sector de nidificación, lo que sugiere, que estas aves pueden ser sexualmente activas durante sus campeos diarios.

Los intentos de cópula por día observados en 5 parejas fueron $5,08 \pm 2,03$. En el conjunto de las parejas estudiadas, se obtuvo un porcentaje medio de apareamientos aparentemente exitosos (con contacto de cloacas) del $75,1 \pm 18,2\%$ (rango= 56-100%). La duración de las cópulas exitosas fue de $10,2 \pm 1,5$ s ($n= 84$) (Bertran y Margalida, 1999). Los primeros intentos de cópula fueron recogidos entre los días 90 y 50 ($66,7 \pm 14,9$) previos a las puestas. Las parejas exhibieron, un patrón temporal de cópula bimodal con unos picos máximos de actividad sexual entre los días 70-61 y 30-21 anteriores a las puestas. Los apareamientos exitosos se distribuyeron en el tiempo de forma desigual, pero con un incremento significativo de la frecuencia de cópulas exitosas cuya máxima efectividad (90%) se concentró en los 10 días anteriores a la puesta del primer huevo. El número máximo de cópulas exitosas observadas en una jornada fue de seis en una de las parejas, mientras que en otra de las parejas, el intervalo mínimo observado entre dos cópulas exitosas fue de seis minutos.

La actividad sexual generalmente cesó coincidiendo con la puesta del primer huevo.

El ritmo de actividad sexual diurno examinado en una fracción de tiempo que comprendía los 40 días previos a las puestas, revela un patrón con una pronunciada alza a primera hora de la mañana entre las 06:00 y 07:00 h y al atardecer entre las 15:00 y las 16:00 h (hora solar). No obstante, las cópulas fueron proporcionalmente más exitosas según transcurría la jornada (Bertran y Margalida, 1999; Bertran y Margalida, 2005a).

Vigilancia de la pareja

Durante las horas diurnas, ambos性os permanecieron en los sectores de nidificación en proporciones similares (machos: $35,5 \pm 12,3\%$; hembras: $44,3 \pm 13,2\%$), Sin embargo, el tiempo que las hembras permanecieron desasistidas sin la presencia de los machos decreció del $52,4 \pm 19,7\%$ al $14,7 \pm 11,5\%$ en los días inmediatos a las puestas. Observaciones anteriores (Bertran y Margalida, 1996) revelaron que diferentes quebrantahuesos de edades diversas frecuentaron los sectores de nidificación a lo largo del ciclo reproductivo. Generalmente las aves foráneas observadas eran individuos juveniles (1-2 años) o inmaduros/subadultos (3-4 años), aunque se apreció un incremento de adultos durante el mes de noviembre, periodo que coincide con el inicio de la actividad sexual de las parejas (Bertran y Margalida, 2005a).

Caracterización de los nidos

Los nidos consisten en grandes plataformas de ramas. Los materiales básicos utilizados para la estructura están integrados por ramas secas recogidas del suelo y lana de oveja para forrar el interior de la misma. También se observan aportaciones de otros materiales blandos como hierba, musgo, trozos de piel y pelo de diferentes especies (por ejemplo de cabra, yegua, zorro *Vulpes vulpes*, jabalí *Sus scrofa*, entre otros). Las ramas de los nidos estudiados en Cataluña son mayoritariamente de boj *Buxus sempervirens*, encina *Quercus ilex rotundifolia*, pino albar *Pinus sylvestris* y pino negro *Pinus uncinata*. Otros materiales que aparecen representados en menor medida son las ramas de enebro *Juniperus communis*, de piorno *Genista purgans* y de álamo temblón *Populus tremula*. Heredia (1991a) también menciona para el Pirineo occidental el haya *Fagus sylvatica* y el abeto *Abies alba*, lo que probaría que generalmente la variabilidad de ramas depende de la presencia y de la abundancia de las especies arbóreas y arbustivas alrededor del nido utilizado.

Respecto al tamaño, la longitud media de 60 ramas recogidas al azar en tres nidos fue de $83,7 \pm 14,05$ cm (rango= 65,8-100,1) y el diámetro medio de $1,65 \pm 0,22$ cm (rango 1.15-1.9) (Margalida y Bertran, 2000b).

Dimensiones del nido

Las dimensiones de los nidos varían entre parejas y entre los distintos nidos de una misma pareja. Parece ser que las mayores acumulaciones de ramas tienen por objeto intentar nivelar el interior del nido respecto al emplazamiento escogido para nidificar. Según Hiraldo et al. (1979) el diámetro máximo del nido ($n= 7$) mide 177 cm (rango= 160-200 cm), la profundidad máxima 88 cm (rango= 45-120 cm), el diámetro del cuenco 40-110 cm y la profundidad del cuenco 14-40 cm. Heredia (1991a) cita las dimensiones de 11 nidos del Pirineo centro-occidental medidos al marcar el pollo o después de la crianza: altura: 98 cm (rango= 35-190); diámetro medio: 108 cm (rango= 60-180); profundidad del cuenco: entre 14-40 cm. Las dimensiones de dos nidos de los Pirineos orientales (Cataluña), fueron las siguientes: altura: 73,7 cm; diámetro medio: 148 cm (rango 123,5-173,35); profundidad del cuenco: 10,5 cm; dimensiones del cuenco: 62,2 x 50 cm (Margalida et al., 2005).

Número de nidos

El quebrantahuesos dispone de varios nidos que utiliza de manera rotativa (Donázar, 1993; Margalida y García, 1999), ya sea para evitar la acumulación de ectoparásitos o para señalizar el territorio (Margalida y Bertran, 2000b). El número medio de nidos por pareja es de $4,67 \pm 2,62$ nidos (rango 2-11; $n= 15$). Las usurpaciones de nidos por parte de otras especies obligan a las parejas afectadas a construir cada año nuevas estructuras; Por otro lado, en territorios de reciente formación el número de nidos suele ser inferior al de territorios tradicionales o antiguos.

El quebrantahuesos puede ubicar diferentes nidos en un mismo cortado o distribuirlos en cortados distanciados a unos cuantos kilómetros. Los resultados obtenidos en Cataluña indican que la distancia media entre nidos de la misma pareja es de $1.747,6 \pm 2.776,7$ m ($n = 15$ territorios) (Margalida y Bertran, 2000b; Margalida et al., 2005).

Se ha citado un caso de usurpación de un nido de una pareja vecina (Margalida et al., 2003). Margalida y García (2011¹) registraron tres casos de usurpación intraespecífica de nidos de otras parejas.

Construcción del nido

El inicio de los aportes de material al nido tienen lugar, por término medio, $111,2 \pm 10,65$ días antes de la puesta (rango= 91-126; n= 6) (Margalida y Bertran, 2000b). Teniendo en cuenta que las puestas se producen entre la segunda quincena de diciembre y la primera de febrero, esto significa que, entre finales de agosto y principios de septiembre ya puede empezar de nuevo la actividad constructora de los nidos. El inicio de la construcción del nido puede tener lugar tan sólo 3-4 semanas antes de la puesta. Dado que esta especie dispone en sus territorios de diferentes nidos que suelen mantenerse en buen estado, el inicio prematuro de visitas al nido, más que una necesidad de adecuarlos, podría tener relación con otros factores como la señalización de un territorio ocupado o el mantenimiento del vínculo de pareja (Margalida y Bertran, 2000b).

Los aportes de material pueden ser llevados a cabo simultáneamente en diferentes nidos (hasta 5 nidos fueron reconstruidos por una pareja durante el periodo de prepuesta), aunque generalmente el nido escogido para la reproducción es el único que se carga con regularidad.

Ambos sexos instalan el material en el nido sin que haya una dedicación diferenciada. Las hembras, a diferencia de los machos, realizan los aportes de material más pesado procedente de las inmediaciones del nido. El patrón diario de aportes de material al nido muestra que los machos tienden a iniciar la actividad de construcción del nido de forma que el pico de máxima actividad se da entre las 09:00-10:00 h, mientras que las hembras incrementan progresivamente la actividad, con un pico máximo situado entre las 13:00-17:00 h. Sin embargo, no hay diferencias significativas en el patrón horario mostrado por ambos sexos (Margalida y Bertran, 2000b).

El 70,6% (n = 68) de la lana aportada al nido fue recogida de restos caídos de otros nidos y generalmente transportada en el pico. Sin embargo, los materiales más pesados mayoritariamente son acarreados con las patas. La elevada proporción de lana reciclada de otros nidos demuestra la importancia que puede tener este tipo de material para el mantenimiento de la temperatura del nido durante la incubación (Margalida et al., 1997). La aportación de materiales duros, dominantes al inicio de la construcción del nido, disminuye progresivamente, mientras que la aportación de materiales blandos aumenta a medida que se aproxima la puesta.

Tras la puesta también se observan aportes de material, aunque en proporciones mucho más bajas. De un total de 209 aportes de material observados en ocho parejas, únicamente un 18% tuvo lugar una vez transcurrida la puesta. Durante la postpuesta, el 97,3% (n= 37) de los materiales aportados al nido por los quebrantahuesos son blandos y tal como ocurre en la prepuesta, cada sexo aporta material al nido y el tiempo que dedican a esta tarea es similar. Solamente en un 4% de las ocasiones (n= 50 reproducciones) se observó el inicio de la construcción de un nuevo nido durante la crianza, cuando la pareja tenía todavía el pollo en el nido (Margalida et al., 2005).

Los machos de quebrantahuesos asumen un papel significativamente más relevante que las hembras. El estudio realizado en cinco parejas de quebrantahuesos (Margalida y Bertran, 2000a) mostró cómo durante el periodo de prepuesta, la contribución de los machos en la tarea constructora (n= 134 aportes de material) fue significativamente superior a la de las hembras en todas las parejas estudiadas (machos: 77%, hembras: 23%). En lo que se refiere a visitas al nido, independientemente de que aporten o no material, la tendencia mostró el mismo patrón, siendo los machos significativamente más activos que las hembras (machos: $0,27 \pm 0,089$ visitas h-1, rango 0,13-0,43, n= 182; hembras: $0,11 \pm 0,006$ visitas h-1, rango: 0,03-0,178, n= 106). En los machos, la frecuencia de visitas al nido mostró un pico máximo entre los días -30 y -16 antes de la puesta ($0,361 \pm 0,319$ visitas h-1) y en las hembras la frecuencia fue más regular con un máximo de actividad entre -120 y -106 días antes de la puesta ($0,182 \pm 0,254$ visitas h-1) (Margalida y Bertran, 2005c).

Fenología de la puesta

Como consecuencia de un ciclo reproductor extenso, las puestas del quebrantahuesos en los Pirineos se iniciaron a partir de la segunda semana de diciembre y se prolongan hasta finales de febrero (Margalida et al., 2003).

Generalmente el momento de la puesta puede tener lugar tanto durante la noche como de día. La puesta más temprana se produjo el 11 de diciembre y la más tardía durante el mes de marzo ($n = 143$) (Margalida et al., 2001; Margalida et al., 2003). El 79,7% de las puestas tuvieron lugar entre el 21 de diciembre y el 20 de enero. Únicamente se documentó una puesta de reemplazamiento (Margalida y Bertran, 2002). La variación anual de la fecha media de puesta calculada en cinco parejas focales fue muy escasa. La variabilidad interanual de la fecha de puesta estimada en cinco parejas focales durante cinco años de seguimiento fue de $4,16 \pm 1$ días (rango 3,4-6) y la tendencia de cambio anual de – 0,56 días (rango= – 3,6-1,4, Margalida y Bertran, 2000a).

No se encontraron diferencias significativas en la fecha de puesta al agruparlas por subpoblaciones (Fecha 0= 10 de diciembre; Pirineos, media= $24,9 \pm 9,4$; Prepirineos y Sierras exteriores, media= $27,5 \pm 17,2$), aunque sí se encontraron entre la altitud de los nidos y la fecha de la puesta. Las parejas con nidos situados a poca altitud realizaron las puestas de manera más temprana.

El éxito reproductor según la fecha de la puesta no muestra diferencias significativas entre periodos. Aún así, hay una correlación negativa significativa que muestra la existencia de una tendencia en el sentido que las puestas más tardías tienen menor éxito reproductor (Margalida et al., 2005).

Tamaño y asincronía de la puesta

El quebrantahuesos puede realizar puestas de uno y dos huevos (Hiraldo et al., 1979). Las puestas de dos huevos parecen ser las más habituales. En Cataluña, de 20 puestas observadas durante el periodo 1992-1999, 16 (80%) fueron dobles y 4 (20%) simples, siendo la puesta media de $1,8 \pm 0,4$ huevos/pareja (Margalida et al., 2003). Durante el periodo 2000-2004, con la monitorización con videocámaras y observación directa del interior de los nidos pudieron documentarse otras 14 puestas, de las cuales 11 (78,6%) fueron dobles y 3 simples (21,4%). Por tanto, el total de puestas documentadas en la zona central y oriental de los Pirineos durante el periodo 1992-2004 ($n= 34$) muestra cómo el 79,4% de las puestas fueron dobles, siendo el tamaño medio habitual por puesta de 1,79 huevos. Estos resultados se ajustan a los descritos por otros autores que también mencionan puestas mayoritariamente dobles (1,9 huevos, $n= 16$, Hiraldo et al. 1979; 1,6 huevos, $n= 5$, Heredia 1991a).

El intervalo de puesta entre el primer y segundo huevo es de $6 \pm 0,53$ días (rango= 5-7; $n= 7$, Margalida et al., 2004).

Biometría de los huevos

La longitud y la anchura media obtenida en seis huevos fue de $84,4 \pm 2$ y $65,9 \pm 2,1$ mm, respectivamente (rango de longitud: 81,5-87,9 mm; rango de anchura: 62,1-68,9 mm) (Margalida et al., 2003). Hiraldo et al. (1979) exponen una media de longitud y anchura de $82,6 \times 66,1$ mm ($n= 17$). En el quebrantahuesos el primer huevo es un 2% mayor en parejas salvajes ($n= 6$) y un 9% en parejas cautivas ($n= 19$, H. Frey y A. Llopis datos no publicados, en Margalida et al., 2005).

Incubación

En el quebrantahuesos, ambos性es contribuyen en la incubación diurna de forma similar, no existiendo diferencias significativas (machos: $48 \pm 6,6\%$; rango: 35-57; hembras: $52 \pm 6,6\%$; rango: 43-65). Durante la incubación nocturna también participaron ambos性es (Margalida y Bertran, 2005c).

Tanto machos como hembras cubren permanentemente la puesta y el porcentaje de interrupción no supera el 5%, lo que se explica por el elevado riesgo de muerte al que está sometido el embrión a causa de las bajas temperaturas o de las posibilidades de predación (Margalida et al., 1997). El tiempo medio de interrupción hallado en las parejas estudiadas fue de $2,3 \pm 0,6$ min. No obstante, la tolerancia térmica de los huevos/embriones a las bajas temperaturas puede ser importante. Se han observado deserciones que alcanzaron el 24% del tiempo diario de incubación (algunas superiores a las dos horas), sin que por ello murieran los embriones (Margalida et al., 1997).

El tiempo medio de incubación desde la puesta del primer huevo hasta la eclosión fue de $53,7 \pm 0,9$ días (rango 52-56, n= 14). Estos resultados coinciden con algunas observaciones previas realizadas por Heredia (1991c), con 53-55 días (n= 4).

El primer pollo nace tras 53,2 días de media, dilatándose el proceso de eclosión entre < 16 y 24 horas (n= 4). La eclosión del segundo huevo se inicia tras $52,2 \pm 0,75$ días de incubación (rango 51-53, n= 5) y el segundo pollo nace tras $53,5 \pm 0,96$ días de incubación (rango 52-55, n= 6), dilatándose el proceso de eclosión entre < 17 hr y 46 hr (n= 5) (Margalida et al., 2005).

En tres parejas en las que los huevos no llegaron a eclosionar, el tiempo que los adultos permanecieron en el nido antes de abandonarlo se dilató de 64-75 días después de la puesta. No obstante, existen casos que superan estas cifras, como la observación de un nido incubado durante 127 días. El tiempo medio de incubación prolongada en el quebrantahuesos ha sido estimado en 29 días (rango 10-73 días, n = 10), lo que supone un 54% más del tiempo medio de incubación. Las incubaciones prolongadas tienen una mayor duración en puestas tempranas, realizadas por hembras más experimentadas (Margalida y Bertran, 2006).

La frecuencia máxima de relevos diurnos se realiza durante las horas centrales del día, siendo el intervalo horario 11:00-12:59 h cuando más relevan los machos y el de 17:00-18:59 h cuando más lo hacen las hembras. Por término medio, se produce un relevo cada 3,9 h, por lo que la frecuencia media de relevos diarios sería de 2,8 (Margalida et al., 2005).

Puestas de sustitución

En el caso del quebrantahuesos, únicamente han sido documentadas dos puestas de sustitución: una exitosa en el Pirineo francés (Margalida et al., 2001) y la otra no exitosa en un trío poliandrico del Pirineo español (Margalida y Bertran, 2002). En ambos casos se produjo un fracaso reproductor durante las dos primeras semanas de incubación, y la puesta de sustitución tuvo lugar un mes más tarde. El éxito reproductor, en el caso del quebrantahuesos, probablemente fue posible gracias a que la puesta fue temprana y el fracaso reproductor fue prematuro. Esto permitió a la pareja realizar una segunda puesta dentro de los límites de las fechas de puesta más tardías documentadas en los Pirineos, hacia finales de febrero (Heredia, 1991a; Margalida, 2002).

Eclosión

Las fechas de eclosión se extienden entre el 5 de febrero y el 7 de abril, siendo la fecha media de eclosión entre el 21 de febrero y el 3 de marzo (n= 69) (Margalida et al., 2003).

Asincronía de eclosión y agresión fraticida

La asincronía de eclosión en el caso de las puestas dobles es de $6,5 \pm 0,96$ (rango 5-8, n= 6). La reducción de pollada se produce como consecuencia de la agresión fraticida y la muerte por inanición del segundo pollo como consecuencia de ésta. La supervivencia del segundo pollo no se dilata más de 4-9 días (Margalida et al., 2004).

Cuando la disponibilidad de recursos es insuficiente para todos los pollos que compiten por sobrevivir, es previsible que ocurra la rivalidad fraticida, con el resultado de reducción de la pollada. El primer pollo ataca al segundo 25 h después de la eclosión del segundo. Los episodios de agresión duran entre 1 y 90 s y la duración media de los ataques es de $17,1 \pm 7,6$ s (n= 68) y $11,3 \pm 9,5$ s (n= 143). Las interacciones agresivas tienen lugar ante la presencia de al menos uno de los adultos.

Durante la primera semana después de la eclosión, los restos aportados al nido generalmente contienen restos de carne fresca (Margalida y Bertran 2000a, 2001; Margalida et al., 2001). Sin embargo, a pesar de la abundante comida presente en el nido no se observa distribución equitativa de ésta entre ambos hermanos, al contrario hay claro favoritismo hacia el primer pollo, más activo y que pía con más insistencia pidiendo comida.

No se ha observado una relación significativa entre la frecuencia media de cebas y la frecuencia de agresiones ni entre la duración de las cebas y la duración de los ataques, como tampoco entre la duración de las cebas y el número de ataques.

La ausencia de una correlación entre la disponibilidad de comida y el índice de agresión en los nidos estudiados sugiere la inexistencia de relación entre la disponibilidad de comida y la agresión entre hermanos. El segundo pollo muere de inanición facilitada directamente por la

agresión del hermano mayor, intimidando al pollo pequeño y reduciendo por tanto la frecuencia de cebas. Sin embargo, El suministro experimental de alimento en dos nidos mostró un retraso en las agresiones al segundo y tercer día y una supervivencia del segundo pollo de 9 días (Margalida et al., 2010).

En el caso del quebrantahuesos, los segundos pollos mueren entre el cuarto y séptimo día. Aunque la disponibilidad de comida es suficiente, en un nido se documentó un caso de canibalismo. El segundo huevo probablemente actúe como puesta de seguridad ante la inviabilidad del primer huevo (Margalida et al., 2005).

Crianza

Todas las actividades relacionadas con este periodo son atendidas por ambos sexos. Por otro lado, en ambos sexos, la atención al pollo (presencia en el nido) decreció de forma paralela al crecimiento de éste. Igualmente, la frecuencia de cebas y el aprovisionamiento de alimento a los nidos se distribuyeron de forma equitativa y se mantuvieron regulares a lo largo de toda la crianza.

Durante el primer mes de vida, el pollo es cuidado continuamente por sus progenitores durante toda la jornada. Las bajas temperaturas y la posibilidad de depredación parece ser que condicionarían la presencia permanente de alguno de los adultos en el nido (Margalida y Bertran, 2000a).

La presencia en el nido de machos y hembras decrece progresivamente entre la tercera y la quinta quincena de edad del pollo respectivamente. La reducción del tiempo dedicado a atender el pollo se acentúa a partir de los 90 días, coincidiendo con la etapa que precede al abandono del nido y en la que se produce un incremento de los requerimientos energéticos del pollo. El tiempo que el pollo permanece se correlaciona con la edad; registrándose el máximo durante la octava quincena ($84 \pm 4,8\%$). La escasa presencia de los adultos durante la última etapa de estancia en el nido (16%) sería consecuencia del aumento del tiempo dedicado a la búsqueda del alimento.

Respecto a la participación nocturna en la atención del nido, tanto machos como hembras pueden indistintamente pasar la noche en el nido, si bien, a diferencia del periodo de incubación, la participación de las hembras durante la crianza es superior (Margalida y Bertran, 2005c).

Aunque ambos性 aportan alimento al pollo de forma similar (machos: $48,8 \pm 16,1\%$, rango: 25,7-77,8, n= 109, hembras: $51,2 \pm 16,1$; rango: 22,2-74,3, n= 105). No se observa una variación temporal de esta frecuencia respecto a la edad del pollo (Margalida y Bertran, 2000a).

Los dos adultos participan en las tareas de alimentación del pollo. El tiempo medio destinado a la preparación de las presas y posterior alimentación del pollo es similar en ambos sexos (machos: $19 \pm 2,4$ min; hembras: $19 \pm 2,6$ min).

La duración de la actividad de cebar por parte de machos y hembras se relaciona con la edad del pollo. El tiempo medio empleado en esta actividad durante la primera quincena (machos: $7 \pm 2,6$; hembras: $9 \pm 3,3$) es menor que el resto de quincenas. Esto se explicaría por la calidad del alimento seleccionado. Durante la primera quincena, los menores requerimientos energéticos del pollo y la tipología de presas seleccionadas durante esta etapa, con elevado contenido cárnico, facilitarían la manipulación y no requerirían una preparación muy minuciosa (Margalida y Bertran, 1997, 2000a)

La frecuencia media de cebas/hora es de $0,23 \pm 0,02$ en los machos y de $0,27 \pm 0,05$ en las hembras, no existiendo diferencias entre sexos. La frecuencia de cebas aumenta progresivamente hasta la cuarta quincena (Margalida y Bertran, 2000a).

Poliandria cooperativa

El quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* es una especie considerada típicamente monógama. Sin embargo, no es raro que en los Pirineos se reproduzca formando tríos poliándricos (Heredia y Donázar, 1990). Hay un caso de cuarteto (Margalida et al., 1997). En los Pirineos los tríos de quebrantahuesos se distribuyen en las áreas de reproducción tradicionales, principalmente en aquellas donde coincide una alta densidad poblacional con una mayor disponibilidad de recursos tróficos (Heredia y Donázar, 1990). Los factores que han propiciado

este fenómeno todavía no han sido identificados, aunque se ha sugerido que pueden estar relacionados con la saturación del hábitat, lo que dificultaría el asentamiento de aves en edad reproductora pertenecientes a la población flotante en territorios óptimos (Donázar, 1991; Carrete et al. 2006b). Es probable que la limitación de territorios óptimos disponibles haga que aves de la población flotante intenten acceder a aquellos ya ocupados. En los Pirineos se ha venido manifestando un incremento poblacional durante la última década. Esto ha propiciado que la mayoría de unidades reproductoras se establezcan en la zona central pirenaica en detrimento de una expansión en zonas periféricas probablemente menos ricas en recursos.

La estrategia de los machos de quebrantahuesos agregados podría estar más relacionada en conseguir un territorio de calidad y la posibilidad potencial de heredarlo que, en adquirir inicialmente opciones reproductoras que les obligue a establecerse en áreas marginales menos óptimas. Como contrapartida, los machos dominantes pueden verse beneficiados por la colaboración de los subordinados en las tareas reproductoras, reduciendo de esta manera su coste reproductivo (Bertran y Margalida, 2005b).

Unas primeras observaciones (Heredia y Donázar, 1990) pusieron de manifiesto que la poliandria cooperativa es el sistema de reproducción más probable en los tríos de quebrantahuesos pirenaicos; es decir, los machos implicados en cada uno de los grupos compartían pareja y territorio colaborando en las tareas reproductoras, incluyendo las cópulas, si bien no se descartó que uno de ellos fuera dominante respecto al otro en los apareamientos con las hembras (Donázar, 1991).

En los Pirineos españoles, el primer trío poliandrico fue descubierto en 1979 (R. Heredia com. pers.) En 1988 ya se habían formado cinco tríos sobre un total de 43 territorios y 40 parejas reproductoras. El número de tríos fue incrementándose hasta alcanzar los 16 en el año 2000, cifra que pese a los descensos observados en 2001 y 2002, se ha mantenido hasta el año 2003, en que había también un cuarteto (Bertran y Margalida, 2005b).

Se han observado dos tipos de apareamiento en grupos poliándricos: los heterosexuales, donde los machos intentaban copular con las hembras; y los homosexuales, en los cuales los machos interaccionaban (montas) sexualmente entre sí. Montas homosexuales se han documentado de forma regular en grupos que fueron seguidos sistemáticamente (Margalida et al., 1997b) y en observaciones esporádicas en otros tríos pirenaicos (Gómez, 1999).

En conjunto se ha observado un porcentaje medio del 18,9% (d.e. = 8,5, rango: 10,4 – 27,4) de apareamientos homosexuales, de los cuales el 31% tuvo lugar con aparente contacto de cloacas de forma similar a lo observado en los heterosexuales.

Durante los apareamientos homosexuales se observó una mayor proporción de acciones de espulgamiento (el 54% de los casos), en comparación a lo observado en los apareamientos heterosexuales (14%). En las montas homosexuales el espulgamiento fue iniciado la mayor parte de las veces (94%) por el ave que recibía la manta. El acicalamiento mutuo es un comportamiento social habitual en las aves que a menudo se relaciona con la inhibición de la agresividad. La frecuencia de interacciones homosexuales tiende a incrementarse en tríos establecidos, lo que sugiere que este comportamiento puede ayudar a regular la agresión en estos grupos (Bertran et al., 2009).

En cuanto a los apareamientos heterosexuales, las hembras tienen un aparente control social sobre los apareamientos de los machos indistintamente de su estatus, rechazando el 35% de los intentos de cópula. Los diferentes tipos de rechazo, algunos de ellos agresivos, afectaron por igual a los dos machos sin distinción de su rango social. No obstante, los machos dominantes de cada grupo son favorecidos claramente en los apareamientos. Durante el periodo de prepuesta, los machos alfa obtuvieron una marcada proporción de cópulas exitosas respecto a los beta (65,2% frente a 4,5% respectivamente). Los machos secundarios procuran interrumpir, aunque sólo de manera ocasional, los intentos de cópula de los machos alfa (Bertran y Margalida 2002a, 2003, 2004, 2005b). Se ha observado un caso de comportamiento de cópula en el que la hembra monta al macho (Bertran y Margalida, 2006).

Primer vuelo

La edad media con la que el pollo abandona el nido es de $120,9 \pm 6,5$ días (rango 106-133, n= 61) (Margalida et al., 2003).

El vuelo más temprano observado tuvo lugar entre el 21-28 de mayo y el más tardío, el 18-20 de agosto (Margalida, 2002). En tres ocasiones se observó el momento exacto del primer vuelo del pollo. En dos ocasiones los saltos se produjeron sin la presencia de los adultos y en otra ocasión, el primer vuelo se produjo justo cuando los adultos acababan de abandonar el nido.

Los resultados sobre la edad del primer vuelo del pollo demuestran que hay una gran variabilidad (hasta 27 días), aunque el tiempo medio de permanencia del pollo en el nido sería de alrededor de cuatro meses. Los escasos datos que aparecen en la bibliografía describen edades similares (119 días, n= 7, Sunyer, 1991; 112-119 días, n= 26, Heredia, 1991a; 120-130 días) o bien a los 126 días de edad en promedio (rango= 111-134, n= 9) (López-López et al., 2014¹).

Estructura y dinámica de poblaciones

El quebrantahuesos se caracteriza por tener madurez tardía, elevada mortalidad de la puesta, baja productividad y elevada supervivencia de los adultos.

Edad de la primera reproducción

Gracias al marcaje se ha podido documentar que los quebrantahuesos se emparejan a una edad media de $6,15 \pm 1,2$ años (rango 4-8, n= 13) y la edad media de la primera reproducción (intento de puesta) es de $8,4 \pm 1,5$ años (rango 6-10, n= 5) mientras que la primera reproducción exitosa tiene lugar a los $10 \pm 3,6$ años (n= 3). Por tanto, entre el emparejamiento y el primer intento reproductor transcurren por término medio 2 años. Las hembras tienden a emparejarse e intentar la reproducción a una edad más temprana que los machos (4 y 6 años frente a 5 y 8 años, respectivamente). En cautividad la edad media de primera reproducción en las hembras es de 6,80 años y en los machos 7,5 años. En ambos sexos el primer intento reproductor tuvo lugar a los 5 años (Margalida et al., 2005; Antor et al., 2007).

Según estudio más reciente, se reproducen por primera vez a los 10 años en promedio (rango= 6-16 años; n= 23) (López-López et al., 2013)¹. Los machos tienden a reproducirse con éxito con primera vez a los 9,3 años (rango= 8-11, n= 3) y las hembras a los 10,8 años (rango= 7-13; n= 9) (López-López et al., 2013)¹.

Éxito reproductor

En los Pirineos españoles, la población de quebrantahuesos se caracteriza por tener una baja productividad (0,43 pollos/pareja reproductora/año, n= 115, Margalida et al., 2003). En el quebrantahuesos la mayor parte de los fracasos reproductores tienen lugar durante la eclosión (51%, n= 39) (Margalida et al., 2003).

Durante el periodo 1987-1990 el éxito reproductivo medio fue 0,68 y la productividad 0,67. Estos valores mostraron un descenso en comparación con el periodo 1984-1986 (Heredia, 1991a). Durante el periodo 1992-1999, en un estudio realizado en el sector oriental de los Pirineos se comprobó que, tanto la productividad como el éxito reproductor descendieron progresivamente de forma significativa. De los 119 intentos reproductores controlados, en 29 (24%) no hubo puesta aunque sí fueron observados vuelos de celo, cópulas y construcción del nido. En 39 (33%) hubo fracaso reproductor y en 51 (43%) la reproducción se llevó a cabo con éxito. El porcentaje de casos en que no hubo puesta varió entre años entre el 19% y el 36% (Margalida et al., 2005).

Durante el periodo 1992-2004 en 69 casos se precisó el periodo en el que tuvo lugar el fracaso reproductor. De éstos, en 37 casos (53,6%) el fracaso tuvo lugar durante la eclosión (que incluye final de la incubación y/o primeros días de vida del pollo), en 22 (31.9%) durante la crianza y en 10 (14.5%) durante la incubación. Los fracasos reproductores durante la crianza fueron determinados con precisión en 11 ocasiones, mostrando que éstos se produjeron cuando el pollo tenía por término medio 37 días (rango= 10-74; Margalida et al., 2003). No se encontraron diferencias significativas entre las productividades de las dos subpoblaciones consideradas (Pirineos: $0,361 \pm 0,27$ pollos/año; Pre-pirineos y Sierras exteriores: $0,446 \pm 0,27$ pollos/año) ni entre la altitud de los nidos (650-1.100 m: $0,42 \pm 0,15$ pollos/año; 1.200-1.600 m: $0,36 \pm 0,3$ pollos/año; 1.700-2.150 m: $0,56 \pm 0,06$ pollos/año). Sin embargo, al comparar la productividad entre territorios en los que se había constatado una sustitución de uno de los miembros de la pareja o se habían producido interacciones intraespecíficas durante la

integración de un nuevo individuo en el trío o cuarteto ($n= 7$) y territorios en los que la pareja no había sufrido cambios ($n = 11$), las diferencias fueron significativas).

La productividad del quebrantahuesos ha disminuido entre 1978 y 2002. Controlando la heterogeneidad de los territorios, la productividad estuvo relacionada negativamente por la distancia a la pareja reproductora más próxima y a los sitios de alimentación suplementaria donde se congregan los individuos flotantes (Carrete et al., 2006a).

Utilización de los nidos e influencia en el éxito reproductor

Teniendo en cuenta que la construcción del nido supone una inversión importante de tiempo y energía, las expropiaciones pueden influenciar el éxito reproductor. El estudio realizado en Cataluña por Margalida y García (1999) demostró que las parejas con algún nido usurpado disponen en sus territorios de un mayor número de estructuras de nido que las parejas sin nidos usurpados (con nidos usurpados: media= $6 \pm 2,6$ nidos; sin nidos usurpados: media= $2,7 \pm 0,7$ nidos), sin que haya ninguna relación entre el número de nidos y la productividad.

Ante la usurpación de los nidos alternativos, el quebrantahuesos parece inclinarse a construir nuevas estructuras de nido, realizando desplazamientos alternativos no muy lejanos del sector de nidificación originario. Por este motivo, las parejas que tienen nidos usurpados disponen significativamente de más nidos y los sitúan a poca distancia entre ellos. La distancia media entre nidos de la misma pareja tampoco difiere entre los dos grupos (con nidos usurpados: media= $991 \pm 2.005,1$ m; sin nidos usurpados: media= $1.605 \pm 3.628,7$ m). En los Pirineos, las usurpaciones de los nidos alternativos como consecuencia del abandono temporal se ven facilitadas por la gran distancia que hay entre nidos de una misma pareja (media de 1605 m en territorios sin usurpaciones).

Los quebrantahuesos de los territorios que tienen algún nido usurpado cambian de nido durante el ciclo reproductor siguiente en el 91,8% de las ocasiones ($n= 49$), mientras que en los territorios que no cuentan con nidos usurpados cambian el 83,3% ($n= 24$) sin que haya diferencias en las frecuencias de cambio de nido. La rotación anual de los nidos de quebrantahuesos probablemente tenga la funcionalidad de evitar infecciones provocadas por la acumulación de ectoparásitos (Margalida y Bertran, 2000b). Esta hipótesis se vería reforzada por el hecho de que, generalmente, la reutilización de una misma estructura de nido durante dos años consecutivos va precedida del fracaso en la incubación del primer año (ausencia de presas al nido y, por lo tanto, de ectoparásitos), pero no durante la crianza (existen dos casos en cuevas de grandes dimensiones). De los ocho casos de reutilización de un mismo nido durante dos ciclos reproductores consecutivos, solamente uno (1,4%, $n= 73$) se produjo después del éxito reproductor del año anterior.

La tendencia a la usurpación progresiva de los nidos podría tener consecuencias en el éxito reproductor de la especie a largo plazo. La frecuencia de cambio de nido, no obstante, no influye en el éxito o en el fracaso reproductor. Tampoco hay diferencias entre la productividad media en los territorios con y sin nidos usurpados.

La tendencia al descenso de la productividad en la población estudiada es general (García et al., 1996; Heredia y Margalida, 2002; Margalida et al., 2003). La tendencia al incremento de las usurpaciones es evidente. La tendencia general en los parámetros reproductores de la especie en Pirineos muestra un aumento poblacional ligado a un descenso progresivo de la productividad (Heredia y Margalida, 2002; Margalida et al., 2003). Esto podría estar relacionado con un fenómeno de regulación denso-dependiente como consecuencia de interferencias o heterogeneidad del hábitat (Carrete et al. 2006a). A falta de un análisis detallado que teste estas hipótesis, los resultados sugieren que se produce un menor éxito en la reproducción cuanto más se aleja de la media la fecha de puesta. Esto probablemente esté relacionado con una madurez reproductora tardía.

El descenso del éxito reproductor está causado principalmente por un incremento en el porcentaje de fracasos reproductores durante los períodos de incubación y eclosión. La existencia de variabilidad interterritorial sugiere que los fracasos reproductores no siguen el mismo patrón y en cada territorio estarían operando factores distintos.

Los fracasos reproductores durante la incubación probablemente estén relacionados con molestias humanas que provocarían deserciones del nido. Durante la ausencia de los adultos, los factores potenciales de mayor incidencia que podían provocar el fracaso reproductor serían

las bajas temperaturas y la depredación por parte de cóvidos. En cuanto a los fracasos durante la crianza, parece ser que éstos se producen cuando a priori se habría superado la fase más crítica, que podríamos considerar las dos primeras semanas de vida del pollo. Dado que la disponibilidad de alimento aparentemente no operaría como factor limitante (Margalida et al., 1997c), en esta fase podrían intervenir factores como la depredación, la calidad del alimento (presas cárnicas durante las primeras fases de la crianza), las interacciones intraespecíficas o la experiencia de los reproductores y la ingestión de productos tóxicos concentrados en las presas aportados por los adultos al nido (dos muertes de pollos por esta causa, una de ellas acaecida en 2001 en que murieron en el nido el adulto hembra y su pollo de 40 días de edad tras la ingestión de una pata de cordero envenenada y la otra en 2004 en que el cadáver de otro pollo de unos 40 días fue encontrado envenenado bajo el nido).

Supervivencia y longevidad

Hay pocos datos de supervivencia y longevidad en libertad. En quebrantahuesos liberados en los Alpes, se ha estimado una tasa de supervivencia durante el primer año de vida de 0.88 y de 0.96 en años posteriores (Schaub et al., 2009)¹.

Estructura de edades

La población pirenaica fue estimada en 2004 en 278 adultos y 209 inmaduros (Heredia, 2005).

Se ha estimado la población de Aragón, como indicador de la población pirenaica, durante marzo de 2010 mediante captura-recaptura de observaciones en comederos artificiales. El número estimado fue 328 quebrantahuesos (rango= 279-391), de los que 129 eran inmaduros (rango= 107-160) y 227 adultos (rango= 173-311). La población de adultos flotantes fue 49 individuos y adultos no reproductores 93 individuos (Gómez de Segura et al., 2012)¹.

Interacciones

Usurpación de los nidos

En Cataluña, entre 1984 y 1989, fueron nueve los nidos de quebrantahuesos ocupados por otras especies. Posteriormente, entre 1990 y 1996, 19 nidos más fueron ocupados y solamente quedaron 6 territorios (40%) no expropiados. No se encontró ningún caso en el que el nido expropiado fuera posteriormente recuperado por el quebrantahuesos. El estudio realizado demostró que en un periodo de 12 años se documentaron 28 (40%, $n = 70$) usurpaciones de nidos por parte de otras especies. De estos 28 nidos ocupados, 23 fueron expropiados por buitres leonados (81,2%), dos por alimoches *Neophron percnopterus* (7,1%), dos por halcones peregrinos *Falco peregrinus* (7,1%) y uno por cuervos *Corvus corax* (3,6%). Las últimas tres especies ocuparon los nidos entre 1990 y 1996. El buitre leonado es la especie que más nidos usurpó, probablemente porque cuenta en la zona del estudio, con una distribución y unos requerimientos para el emplazamiento del nido similares a los del quebrantahuesos. En la zona occidental pirenaica, esta especie era virtualmente la única usurpadora y el proceso de expropiación parecía estar facilitado por la importante medida corporal y la temprana fenología reproductora de la especie (Fernández y Donázar, 1991). El incremento de usurpaciones de los nidos por parte de los buitres parece ser paralelo al aumento demográfico de esta especie (Margalida y García, 1999).

El mayor número de nidos usurpados en un mismo territorio afectó a dos parejas prepirenaicas a las que los buitres ocuparon 11 y 19 nidos respectivamente.

El proceso de ocupación de nidos se pudo monitorizar regularmente en dos territorios. En un territorio prepirenaico, una pareja de buitres leonados fue detectada en el nido a principios de julio (un mes después del fracaso reproductor de la pareja de quebrantahuesos). Su presencia fue continuada y dormían en el mismo nido hasta el inicio de la reproducción, a principios de enero. El segundo caso se observó en un territorio pirenaico ocupado por un cuarteto poliándrico (Margalida et al., 1997b) donde una pareja de buitres leonados usurpó el nido a mediados de enero; a principios de marzo, la pareja de quebrantahuesos reconstruyó otro nido, pero no llegó a realizar la puesta, mientras que los buitres criaron con éxito.

También se ha observado el proceso contrario; la ocupación de nidos ajenos por parte del quebrantahuesos. Tres parejas de quebrantahuesos fueron observadas ocupando dos nidos de águila real *Aquila chrysaetos* y uno de cuervo. En los tres casos, la usurpación tuvo lugar

durante la formación reciente de las parejas de quebrantahuesos y los primeros intentos reproductores, coincidiendo con el asentamiento en nuevos sectores de nidificación o durante el segundo intento reproductor. En uno de los casos se observaron interacciones agonísticas entre el quebrantahuesos y la pareja de águilas reales propietarias del nido. En enero, durante la incubación del quebrantahuesos, las águilas realizaron continuamente vuelos agresivos e intimidatorios contra el quebrantahuesos que incubaba, o contra el que se aproximaba para hacer el relevo, consiguiendo a veces, que el adulto abandonara la posición de incubación. Las águilas se situaban a pocos metros del nido, atacando al adulto que se acercaba e impidiéndole la entrada. Finalmente, las águilas seleccionaron otro nido en el lado opuesto de la montaña, acabándose así los conflictos entre ambas especies. En otra ocasión, una pareja de quebrantahuesos nidificó en un nido que anteriormente había sido ocupado por una pareja de buitres leonados, que éstos a su vez y con anterioridad, habían usurpado a una pareja de águilas reales (A. Margalida, obs. pers.).

Cleptoparasitismo

El águila real roba presas del quebrantahuesos en vuelo (Margalida y Bertran, 2003). El buitre leonado ocasionalmente ingiere huesos en osarios de quebrantahuesos (Bertran y Margalida, 1997; Margalida y Bertran, 2003) y el cuervo roba restos de los nidos (Margalida y Bertran, 2003).

En nidos de quebrantahuesos se ha encontrado el derméstido *Dermestinus indulatus* (Jacobs, 2002).

Comportamiento de defensa territorial

El quebrantahuesos muestra comportamiento territorial agresivo con el buitre leonado, cuervo, águila real, alimoche y cernícalo vulgar durante la época de reproducción (Bertran y Margalida, 2002; Margalida y Bertran, 2005a).

Estrategias antidepredadoras

El comportamiento agresivo del quebrantahuesos con el cuervo muestra un mayor porcentaje desde los nidos y cuando los pollos son más pequeños, lo que sugiere que hay riesgo de depredación durante los estadios iniciales del periodo de reproducción (Bertran y Margalida, 2004).

Depredadores

No hay datos de depredación de adultos. Se señala al cuervo como depredador potencial de huevos y pollos (Margalida y Bertran, 2005a).

En un caso observado de depredación, un cuervo fue expulsado del nido por el adulto que se posó fuera dejando solo al pollo. Un cuervo aprovechó 15 min después para llevarse al pollo. En otro caso observado, una garduña (*Martes foina*) entró al nido y expulsó al adulto para después depredar el pollo (Gil y Chéliz, 2014)¹.

Parásitos y patógenos

Se conocen los siguientes en quebrantahuesos de la Península Ibérica:

Malófagos: *Colpocephalum barbati* (Price y Beer, 1963), *Falcolipeurus quadripunctatus* (Martín Mateo et al., 1984).

Sifonápteros: *Callopsylla gypaetina* (Peus, 1978).

Se ha descrito *Trichomonas gypaetinii* del tracto gastrointestinal (Martínez-Díaz et al., 2015)¹.

Se han detectado anticuerpos de *Toxoplasma gondii* en quebrantahuesos ibéricos (Cabezón et al., 2011)¹.

Actividad

En el apartado de Reproducción se examinan los patrones de cópula, vigilancia de pareja, construcción del nido, incubación y ceba.

Dominio vital y territorio

Se establecen en un territorio por primera vez a los 7,6 años en promedio (rango= 5-15; n= 38) (López-López et al., 2013)¹.

El tamaño del dominio vital de adultos territoriales utilizando el método del polígono mínimo convexo y basado en observaciones directas en cinco territorios y el seguimiento vía satélite en tres territorios varía entre 250 km² y 650 km² (Margalida et al., 2009).

El tamaño medio del dominio vital de individuos no reproductores (un adulto, cuatro subadultos y un juvenil) en Pirineos fue de 12.057 km² (mínimo polígono convexo) o 11.765 km² (Kernel 95) (Gil et al., 2014¹).

El tamaño del dominio vital de juveniles varía entre 950 y 10.294 km² (media= 4.932 km²; n= 7) según Heredia (1991e) o bien 2.852 km² (máximo polígono convexo) o 358 km² (Kernel 95) (n= 9) (López-López et al., 2014¹).

Durante la prepuesta, de forma paralela a la construcción de los nidos, las parejas defienden el entorno inmediato del sector de nidificación escogido. El quebrantahuesos, como especie territorial, defiende un espacio alrededor del nido que generalmente no supera los 500 m de radio (Bertran y Margalida, 2002b; Margalida y Bertran, 2005d) si bien pueden observarse persecuciones y ataques hasta más allá de 1 km. El comportamiento de defensa territorial se basa en persecuciones en vuelo hacia las aves intrusas durante un espacio de tiempo que generalmente no supera los 20 s.

De un total de 280 ataques observados, el 11,4% fue hacia otros quebrantahuesos (Margalida y Bertran, 2005d). Durante el periodo de prepuesta, de 49 ataques de defensa territorial observados, 41 (84%) los protagonizaron los machos frente a ocho (16%) de las hembras. Las especies mayoritariamente atacadas son las que comparten el mismo sector de nidificación (buitre leonado *Gyps fulvus*, águila real *Aquila chrysaetos*, alimoche *Neophron percnopterus* y cuervo *Corvus corax*). Con respecto al resto de periodos del ciclo reproductor (incubación y crianza), las diferencias intersexuales en la intensidad de la defensa territorial se produjeron durante la prepuesta, periodo en el que los machos fueron significativamente más agresivos (Margarida y Bertran, 2005c).

Se ha citado un caso de cambio de territorio (Margalida et al., 2003).

Comportamiento

Ver detalles de comportamiento de usurpación de nidos en Interacciones y comportamiento de defensa territorial en Dominio vital y territorio. En el apartado de Biología de la reproducción se detalla el comportamiento de cortejo, cópula, vigilancia de la pareja, construcción del nido, incubación, agresión fraticida, ceba y poliandria cooperativa. En el apartado de Dieta se detalla el uso y funcionalidad de los rompederos.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 11-10-2016

Bibliografía

Adam, A., Llopis, A. (2003). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus): Características de la edad y proceso de muda*. Taller de Ecología-Ecologistas en Acción, Linares.

Antor, R. J., Margalida, A., Frey, H., Heredia, R., Lorente, L., Sesé, J. A. (2007). First breeding age in captive and wild Bearded Vultures *Gypaetus barbatus*. *Acta Ornithologica*, 42: 114-118.

Antor, R. J., Margalida, A., Heredia, R. (2003). Quebrantahuesos. *Gypaetus barbatus*. Pp. 164-165. En: Martí, R., Del Moral, J. C. (Eds.) (2003). *Atlas de las Aves Reproductoras de España*.

Dirección General de la Conservación de la Naturaleza-Sociedad España de Ornitología, Madrid.

Antor, R. J., Margalida, A., Heredia, R. (2005). Quebrantahuesos. *Gypaetus barbatus*. Pp. 125-129. En: Madroño, A., González, C., Atienza, J. C. (Eds.). Primera reimpresión. *Libro rojo de las aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad-SEO/BirdLife, Madrid.

Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.

Arroyo, B. E., Razin, M. (2006). Effects of human activities on bearded vulture behaviour and breeding success in the French Pyrenees. *Biological Conservation*, 128: 276-284.

Báguena, G., Sánchez-Castilla, E. (2005). Restauración de poblaciones extintas: la recuperación del quebrantahuesos en los Picos de Europa. Pp. 237-254. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

Berny, P., Vilagines, L., Cugnasse, J. M., Mastain, O., Chollet, J. Y., Joncour, G., Razin, M. (2015). Vigilance Poison: Illegal poisoning and lead intoxication are the main factors affecting avian scavenger survival in the Pyrenees (France). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 118: 71-82.

Bertran, J., Margalida, A. (1996). Patrón anual de observaciones de quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) de diferentes grupos de edad en los sectores de nidificación. *Alauda*, 64: 171-178.

Bertran, J., Margalida, A. (1997). Griffon vultures (*Gyps fulvus*) ingesting bones at the ossuaries of bearded vultures (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Raptor Research*, 31 (3): 287-288.

Bertran, J., Margalida, A. (1999). Copulatory behavior of the Bearded vulture. *Condor*, 101: 161-164.

Bertran, J., Margalida, A. (2002a). Social organization of a trio of Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*): Social and parental roles. *J. Raptor Res.*, 36: 65-69.

Bertran, J., Margalida, A. (2002b). Territorial behavior of Bearded Vultures in response to Griffon Vultures. *J. Field Ornithol.*, 73: 86-90.

Bertran J., Margalida, A. (2003). Male-male mountings in polyandrous Bearded Vultures *Gypaetus barbatus*: An unusual behaviour in raptors. *J. Avian Biol.* 34: 334-338.

Bertran, J., Margalida, A. (2004). Do females control matings in polyandrous bearded vulture trios? *Ethol. Ecol. & Evol.*, 16: 181-186.

Bertran, J., Margalida, A. (2004). Interactive behaviour between bearded vultures *Gypaetus barbatus* and common ravens *Corvus corax* in the nesting sites: predation risk and kleptoparasitism. *Ardeola*, 51 (2): 269-274.

Bertran, J., Margalida, A., (2005a). Actividad sexual en el quebrantahuesos: cópulas frecuentes y vigilancia de la pareja como estrategias para proteger la paternidad. Pp. 39-47. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

Bertran, J., Margalida, A., (2005b). Poliandria cooperativa en el quebrantahuesos: aspectos socio-sexuales y cuidado parental. Pp. 107-116. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

Bertran, J., Margalida, A. (2006). Reverse mountings and copulatory behavior of polyandrous Bearded Vulture trios. *Wilson Journal of Ornithology*, 118: 254-256.

Bertran, A., Margalida, A., Arroyo, B. E. (2009). Agonistic behaviour and sexual conflict in atypical reproductive groups: the case of bearded vulture *Gypaetus barbatus* polyandrous trios. *Ethology*, 115: 429-438.

BirdLife International (2010). *Gypaetus barbatus*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org/>.

Boudouint, Y. (1976). Techniques de vol el cassage d'os chez le gypaète barbu *Gypaetus barbatus*. *Alauda*, 44: 1-21.

Cabezón, O., García-Bocanegra, I., Molina-López, R., Marco, I., Blanco, J. M., Hofle, U., Margalida, A., Bach-Raich, E., Darwich, L., Echeverría, I., Obón, E., Hernández, M., Lavín, S., Dubey, J. P., Almería, S. (2011). Seropositivity and Risk Factors Associated with *Toxoplasma gondii* Infection in Wild Birds from Spain. *Plos One*, 6 (12): e29549.

Cano, C., de la Bodega, D., Ayerza, P., Mínguez, E. (2016). *El veneno en España. Evolución del envenenamiento de fauna silvestre (1992-2013)*. WWF y SEO/BirdLife, Madrid. 48 pp.

Cano, A., Valverde, J. A. (1959). Notas sobre el quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en la sierra de Cazorla. *Ardeola*, 5: 121-126.

Canut, J., García, D., Heredia, R., Marco, J. (1987). Status, características ecológicas, recursos alimenticios y evolución del quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en la vertiente sur de los Pirineos. *Acta Biologica Montana*, 7: 83-99.

Carrete, M., Donázar, J. A., Margalida, A. (2006a). Density-dependent productivity depression in Pyrenean bearded vultures: implications for conservation. *Ecological Applications*, 16: 1674-1682.

Carrete, M., Donázar, J.A., Margalida, A., Bertran, J. (2006b). Linking ecology, behaviour and conservation: does hábitat saturation changes mating systems in bearded vultures? *Biology Letters*, 2: 624-627.

Carrete, M., Margalida, A., Oro, D., Donázar, J. A. (2009). Consecuencias poblacionales de los comederos para aves carroñeras: el quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en el Pirineo español. Pp. 226-253. En: Donázar, J. A., Margalida, A., Campión, D. (Eds.). *Buitres, muladares y legislación sanitaria: perspectivas de un conflicto y sus consecuencias desde la biología de la conservación*. Munibe, Suplemento – Gehigarria, 29. 551 pp.

Cramp, S., Simmons, K. E. L. (Eds.) (1980). *Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic*. Volume II. Hawks to Bustards. Oxford University Press, Oxford.

Donázar, J. A. (1991). Unidades reproductoras inusuales: tríos poliándricos. Pp. 39-46. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.

Donázar, J. A. (1993). *Los buitres ibéricos. Biología y conservación*. J. M. Reyero, Madrid.

Donázar, J. A., Hiraldo, F., Bustamante, J. (1993). Factors influencing nest site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Applied Ecology*, 30 (3): 504-514.

Donázar, J. A., Margalida, A., Bustamante, J., Hernández, F., Romero-Pujante, M., Antor, R. J., García, D., Campión, D., Heredia, R. (2005). Aplicación de modelos predictivos en la selección del cortado de nidificación por el quebrantahuesos en los Pirineos: cambios a largo plazo (1991-2002). Pp. 139-152. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

- Donázar, J. A., Margalida, A., Carrete, M., Sánchez-Zapata, J. A. (2009). Too sanitary for vultures. *Science*, 326: 664.
- Fernández, C., Donázar, J. A. (1991). Griffon vultures *Gyps fulvus* occupying eyries of other cliff nesting raptors. *Bird Study*, 38 (1): 42-44.
- Ferrer, M., Newton, I., Muriel, R., Báguena, G., Bustamante, J., Martini, M., Morandini, V. (2014). Using manipulation of density-dependent fecundity to recover an endangered species: the bearded vulture *Gypaetus barbatus* as an example. *Journal of Applied Ecology*, 51 (5): 1255-1263.
- Galván, I., Negro, J. J., Bortolotti, G. R., Margalida, A. (2009). On silver wings: a fragile structural mechanism increases plumage conspicuousness. *Journal of Avian Biology*, 40: 475-480.
- García, C. B., Gil, J. A., Alcántara, M., González, J., Cortés, M. R., Bonafonte, J. I., Arruga, M. V. (2012). The present Pyrenean population of bearded vulture (*Gypaetus barbatus*): Its genetic characteristics. *Journal of Biosciences*, 37 (4): 689-694.
- García, D., Margalida, A. (1998). Avaluació de la disponibilitat tròfica per al Trencalòs (*Gypaetus barbatus*) al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: importància de les poblacions d'Isards (*Rupicapra pyrenaica*). Pp. 179-188. En: *IV Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes*: Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient, Lleida.
- García, D., Margalida, A., Parellada, X., Canut, J. (1996). Evolución y parámetros reproductores del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Catalunya (NE España). *Alauda*, 64: 339-238.
- Gil, J. A. (2009). Evaluación de riesgos de colisión y electrocución de los tendidos eléctricos de las ZEPAs del ámbito de aplicación del plan de recuperación del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Aragón. *Pirineos*, 164: 165-172.
- Gil, J. A. (2011). Impacto de las actividades humanas en las zonas de cría del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos. *Naturaleza Aragonesa*, 27: 22-27.
- Gil, J. A., Báguena, G., Sánchez-Castilla, E., Antor, R. J., Alcántara, M., López-López, P. (2014). Home ranges and movements of non-breeding Bearded vultures tracked by satellite telemetry in the Pyrenees. *Ardeola*, 61 (2): 379-387.
- Gil, J. A., Chéliz, G. (2014). Fracasos en la reproducción del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*), por predación, en el Pirineo central (Aragón). *Lucas Mallada*, 16: 119-123.
- Gil, J. A., Díez, O., Báguena, G., Lorente, L., Pérez, C., Losada, J. A., Alcántara, M. (2010). *Dispersión juvenil del querantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos (España-Francia)*. Fundación para la conservación del quebrantahuesos, Zaragoza. 111 pp.
- Gil Gallús, J. A. (2012). Quebrantahuesos. *Gypaetus barbatus*. Pp. 166-167. 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. 816 pp.
- Godoy, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F., Donázar, J. A. (2004). Phylogeography, genetic structure and diversity in the endangered bearded vulture (*Gypaetus barbatus*, L.) as revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 13 (2): 371-390.
- Gómez, D. (1999). *Pájaro de barro*. Prames ediciones, Zaragoza.
- Gómez de Segura, A., Martínez, J. M., Alcántara, M. (2012). Population size of the endangered Bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Aragón (Spain): an approximation to the Pyrenean population. *Ardeola*, 59 (1): 43-55.
- González, L. M., González, J. L. (1984). Sobre la distribución pasada y alimentación del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus* L. 1758) en España. *Doñana Acta Vertebrata*, 11 (1): 141-143.

- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M., Bezzel, E. (1971). *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Band 4. Falconiformes. Akademische Verlagsgessellschaft, Wiesbaden.
- Heredia, R. (1974). Nota sobre la alimentación del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*). *Ardeola*, 19: 345-346.
- Heredia, R. (1991). Distribución y status poblacional en España. Pp. 15-25. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R. (1991a). Biología de la reproducción. Pp. 27-38. Heredia, R., Heredia, B. (Eds.). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R. (1991b). Alimentación suplementaria. Pp. 101-108. Heredia, R., Heredia, B. (Eds.). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R. (1991c). El plan coordinado de actuaciones para la protección del quebrantahuesos. Pp. 117-126. Heredia, R., Heredia, B. (Eds.). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R. (1991d). Alimentación y recursos alimenticios. Pp. 79-89. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos: características ecológicas y biología de la conservación*. ICONA, Madrid.
- Heredia, R. (1991e). Dispersión juvenil. Pp. 67-78. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R. (1997). Quebrantahuesos. *Gypaetus barbatus*. Pp. 96-97. En: Purroy, F. J. (Coord.). *Atlas de las aves de España (1975-1995)*. Lynx Edicions, Barcelona. 583 pp.
- Heredia, R. (2005). Status y distribución del quebrantahuesos en España y diagnóstico de la situación de la población en la UE. Pp. 21-37. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Heredia, R., Donázar, J. A. (1990). High frequency of polyandrous trios in an endangered population of Lammergeiers *Gypaetus barbatus* in northern Spain. *Biol. Conserv.*, 53: 163-171.
- Heredia, R., Donázar, J. A., Ceballos, O. (1990). Ingestion of eagle owl *Bubo bubo* pellets by lammergeiers *Gypaetus barbatus*. *Ibis*, 132 (1): 127.
- Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Heredia, R., Herrero, J. (1992). Bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) and Alpine marmot (*Marmota marmota*) interactions in southern Pyrenees. Pp. 227-229. En: Bassano, B., Durio, P., Gallo Ursi, U., Macchi, E. (Eds.). *First Int. Symp. Alpine Marmot*.
- Heredia, R., Margalida, A. (2002). Statut et évolution de la population de Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*) en Espagne. Pp. 61-65. En: LPO-FIR (Ed.). *Proceedings of the International Conference "Conservation of Bearded Vulture populations"*. LPO, Paris.
- Heredia, R., Margalida, A. (2005). Criterios de identificación del quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en función de la edad y las características del plumaje. Pp. 335-339. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónoma Parques Nacionales, Madrid.

- Hernández, M. (2005). Efectos de la contaminación por pesticidas organoclorados en el quebrantahuesos. Pp. 175-188. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Hernández, M., Margalida, A. (2009). Assessing the risk of lead exposure for the conservation of the endangered Pyrenean bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) population. *Environmental Research*, 109: 837-842.
- Hernández, M., Margalida, A. (2010). Hematology and blood chemistry reference values and age-related changes in wild bearded vultures (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Wildlife Diseases*, 46 (2): 390-400.
- Hernández, M., Sunyer, C., Peraita, A. (1991). Hematología y bioquímica sanguínea del quebrantahuesos. Datos sobre los valores comparativos de los pollos. Pp. 91-98. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Hiraldo, F., Delibes, M., Calderón, J. (1979). *El quebrantahuesos Gypaetus barbatus (L.). Sistemática, Taxonomía, Biología, Distribución y Protección*. Monografías, 22. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Hiraldo, F., Delibes, M., Calderón, J. (1984). Comments on the taxonomy of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758). *Bonner Zoologische Beiträge*, 35: 91-95.
- Jacobs, F. (2002). III. 2. *Dermestinus indulatus* Brahm. *Entomo-Info*, 13 (1): 28.
- Layna, J. F., Rico, M. (1991). Incidencia de molestias humanas sobre territorios de nidificación de quebrantahuesos: vigilancia de nidos. Pp. 109-115. Heredia, R., Heredia, B. (Eds.). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- López-López, P., Gil, J. A., Alcántara, M. (2011). Morphometrics and sex determination in the endangered Bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Raptor Research*, 45 (4): 361-366.
- López-López, P., Gil, J. A., Alcántara, M. (2014). Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in Bearded vultures (*Gypaetus barbatus*): new insights from GPS satellite telemetry. *Journal of Raptor Research*, 48 (2): 173-181.
- López-López, P., Zuberogoitia, I., Alcántara, M., Gil, J. A. (2013). Philopatry, natal dispersal, first settlement and age of first breeding of bearded vultures *Gypaetus barbatus* in central Pyrenees. *Bird Study*, 60 (4): 555-560.
- Lorente Villanueva, L. (1996). Disponibilidad de recursos alimenticios para el quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en el Pirineo aragonés. *Lucas Mallada*, 8: 109-119.
- Llopis, A., Frey, H. (2005). La cría en cautividad del quebrantahuesos y su problemática. Pp. 205-236. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A. (2002). Egg-laying and fledging delayed in a polyandrous trio of Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Rev. Catal. d'Orn.*, 19: 35-37.
- Margalida, A. (2008a). Bearded vultures (*Gypaetus barbatus*) prefer fatty bones. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63 (2): 187-193.
- Margalida, A. (2008b). Presence of bone remains in the ossuaries of bearded vultures (*Gypaetus barbatus*): storage or nutritive rejection? *Auk*, 125 (3): 560-564.

- Margalida, A. (2010). Supplementary feeding during the chick-rearing period is ineffective in increasing the breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *European Journal of Wildlife Research*, 56: 673-678.
- Margalida, A. (2012). Baits, Budget Cuts: A Deadly Mix. *Science*, 338 (6104): 192.
- Margalida, A., Arlettaz, R., Donázar, J. A. (2013). Lead Ammunition and Illegal Poisoning: Further International Agreements Are Needed to Preserve Vultures and the Crucial Sanitary Service They Provide. *Environmental Science & Technology*, 47 (11): 5522-5523.
- Margalida, A., Bartoli, M., Boudet, J. (2001). Laying date delayed and clutch replacement in the Bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Pyrenees. *Vulture News*, 44: 27-30.
- Margalida, A., Bertran, J. (1996). Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) ingiriendo sus propias egagrópilas. *Butlletí del Grup Català d'Anellament*, 13: 49-51.
- Margalida, A., Bertran, J. (1997). Dieta y selección de alimento de una pareja de quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos durante la crianza. *Ardeola*, 44 (2): 191-197.
- Margalida, A., Bertran, J. (2000a). Breeding behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: minimal sexual differences in parental activities. *Ibis*, 142: 225-234.
- Margalida, A., Bertran, J. (2000b). Nest-building behaviour of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Ardea*, 88: 259-264.
- Margalida, A., Bertran, J. (2001). Function and temporal variation in use of ossuaries by bearded vultures (*Gypaetus barbatus*) during the nestling period. *Auk*, 118 (3): 785-789.
- Margalida, A., Bertran, J. (2002). First replacement clutch by a polyandrous trio of Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) in the Spanish Pyrenees. *J. Raptor Res.*, 36: 154-155.
- Margalida, A., Bertran, J. (2003). Interspecific and intraspecific kleptoparasitic interactions of the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) at nesting areas. *Journal of Raptor Research*, 37 (2): 157-160.
- Margalida, A., Bertran, J. (2005a). Territorial defence and agonistic behaviour of breeding bearded vultures *Gypaetus barbatus* toward conspecifics and heterospecifics. *Ethology Ecology & Evolution*, 17 (1): 51-63.
- Margalida, A., Bertran, J. (2005b). El comportamiento de defensa territorial del quebrantahuesos ante conespecíficos y heterospecíficos: riesgos de depredación, competencia sexual, trófica y territorial. Pp. 97-106. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A., Bertran, J. (2005c). El cuidado biparental en el quebrantahuesos. Pp. 73-84. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A., Bertran, J. (2005d). Territorial defence behaviour of Bearded vultures *Gypaetus barbatus* against conspecifics and heterospecifics. *Ethology, Ecology & Evolution*, 17: 51-63.
- Margalida, A., Bertran, J. (2006). Prolonged incubation on non-viable eggs in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Acta Ornithologica*, 41: 181-184.
- Margalida, A., Bertran, J., Boudet, J. (2005). Assessing the diet of nestling bearded vultures: a comparison between direct observation methods. *Journal of Field Ornithology*, 76 (1): 40-45.
- Margalida, A., Bertran, J., Boudet, J., Heredia, R. (2004). Hatching asynchrony, sibling aggression and cannibalism in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Ibis*, 146: 386-393.

- Margalida, A., Bertran, J., García, D., Heredia, R. (1997). Observaciones sobre el periodo de incubación del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en los Pirineos. *Ecología*, 11: 439-444.
- Margalida, A., Bertran, J., Heredia, R. (2005). Asincronía de eclosión y agresión fratricida: estrategias adaptativas de la reducción de pollada en el quebrantahuesos. Pp. 85-95. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A., Bertran, J., Heredia, R. (2009). Diet and food preferences of the endangered bearded vulture *Gypaetus barbatus*: a basis for their conservation. *Ibis*, 151 (2): 235-243.
- Margalida, A., Bertran, J., Heredia, R., Boudet, J. (2004). Hatching asynchrony, sibling aggression and cannibalism in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*. *Ibis*, 146: 386-393.
- Margalida, A., Bertran, J., Heredia, R., Boudet, J., Pelayo, R. (2001). Preliminary results of the diet of Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) during the nestling period and applications in conservation and management measures. Pp. 59-62. En: Sakoulis, A., Probonas, M., Xirouchakis, S. (Eds.). *Proceedings of the 4th Workshop of Bearded Vulture*. Natural History Museum of Crete and University of Crete, Irakleio.
- Margalida, A., Boudet, R., Heredia, R., Bertran, J. (2002a). Videocámaras para la monitorización de la nidificación del Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*). *Ecología*, 16: 325-333.
- Margalida, A., Canut, J., García, D. (2003). Territory change and nest site switching in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Raptor Research*, 37: 333-336.
- Margalida, A., Carrete, M., Hegglin, D., Serrano, D., Arenas, R., Donazar, J. A. (2013). Uneven Large-Scale Movement Patterns in Wild and Reintroduced Pre-Adult Bearded Vultures: Conservation Implications. *Plos One*, 8 (6): e65857.
- Margalida, A., Colomer, M. A., Oro, D. (2014). Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecological Applications*, 24 (3): 436-444.
- Margalida, A., Colomer, M. A., Oro, D., Arlettaz, R., Donázar, J. A. (2015). Assessing the impact of removal scenarios on population viability of a threatened, long-lived avian scavenger. *Scientific Reports*, 5: 16962.
- Margalida, A., Colomer, M. A., Sanuy, D. (2011). Can Wild Ungulate Carcasses Provide Enough Biomass to Maintain Avian Scavenger Populations? An Empirical Assessment Using a Bio-Inspired Computational Model. *Plos One*, 6 (5): e20248.
- Margalida, A., Donázar, J. A., Bustamante, J., Hernández, F. J., Romero-Pujante, M. (2008). Application of a predictive model to detect long-term changes in nest-site selection in the bearded vulture *Gypaetus barbatus*: conservation in relation to territory shrinkage. *Ibis*, 150 (2): 242-249.
- Margalida, A., Donázar, J. A., Carrete, M., Sánchez-Zapata, J. A. (2010). Sanitary versus environmental policies: fitting together two pieces of the puzzle of European vulture conservation. *Journal of Applied Ecology*, 47: 931-935.
- Margalida, A., Ecolan, S., Boudet, J., Martínez, J. M., Heredia, R., Bertran, J. (2006). A solar-powered transmitting video-camera for monitoring cliff-nesting raptors. *Journal of Field Ornithology*, 77: 7-12.
- Margalida, A., García, D. (1999). Nest use, interspecific relationships and competition for nests in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in the Pyrenees: influence on breeding success. *Bird Study*, 46: 224-229.
- Margalida, A., García, D. (2011). Intraspecific nest usurpation in the Bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Catalonia (NE Spain). *Ardeola*, 58 (2): 303-308.

- Margalida, A., García, D., Bertran, J. (1997b). A possible case of a polyandrous quartet in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*). *Ardeola*, 44: 109-111.
- Margalida, A., García, D., Bertran, J., Heredia, R. (2003). Breeding biology and success of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis*, 145: 244-252.
- Margalida, A., García, D., Bertran, J., Heredia, R. (2005). Biología de la reproducción del quebrantahuesos en los Pirineos. Pp. 49-71. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A., García, D., Cortés-Avizanda, A. (2007). Factors influencing the breeding density of bearded vultures, Egyptian vultures and Eurasian griffon vultures in Catalonia (NE spain): management implications. *Animal Biodiversity and Conservation*, 30 (2): 189-200.
- Margalida, A., García, D., Heredia, R. (1997c). Estimación de la disponibilidad trófica para el Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) en Cataluña (NE España) e implicaciones sobre su conservación. *Doñana Acta Vert.*, 24: 235-243.
- Margalida, A., García, D., Heredia, R., Bertran, J. (2010). Video-monitoring helps to optimize the rescue of second-hatched chicks in the endangered bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Bird Conservation International*, 20: 55-61.
- Margalida, A., Heredia, R., Bertrán, J. (2005). El uso de videocámaras para la monitorización de la reproducción del quebrantahuesos: metodología y resultados de un sistema aplicado en los Pirineos. Pp. 269-278. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Margalida, A., Heredia, R., Boudet, R. (2002b). Caméras vidéo pour l'étude de la biologie de la reproduction du Gypaète barbu (*Gypaetus barbatus*): un premier bilan. Pp. 115-121. En: LPO/FIR (Eds.). *Proceedings of the International Conference "Conservation of Bearded Vulture populations"*. LPO, Paris.
- Margalida, A., Heredia, R., Razin, M., Hernández, M. (2008b). Sources of variation in mortality of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in Europe. *Bird Conservation International*, 18 (1): 1-10.
- Margalida, A., Mañosa, S., Bertran, J., García, D. (2007). Biases in studying the diet of the bearded vulture. *Journal of Wildlife Management*, 71 (5): 1621-1625.
- Margalida, A., Marín-Arroyo, A. B. (2013). Dietary habits in the endangered Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* from Upper Pleistocene to modern times in Spain: a paleobiological conservation perspective. *Bird Conservation International*, 23 (4): 469-476.
- Margalida, A., Negro, J. J., Galván, I. (2008). Melanin-based color variation in the Bearded Vulture suggests a thermoregulatory function. *Comparative Biochemistry and Physiology, A-Molecular & Integrative Physiology*, 149 (1): 87-91.
- Margalida, A., Sánchez-Zapata, J. A., Eguia, S., Marin Arroyo, A. B., Hernández, F. J., Bautista, J. (2009). Assessing the diet of breeding bearded vultures (*Gypaetus barbatus*) in mid-20th century in Spain: a comparison to recent data and implications for conservation. *European Journal of Wildlife Research*, 55 (4): 443-447.
- Martín Mateo, M. P., Aguirre, J. M., Gallego, J., Colom, L. (1984). Malófagos de rapaces españolas. 1. Estudio de especies de *Falcolipeurus* Bedford 1931 de Aegypidae. *Eos - Revista Española de Entomología*, 60: 87-100.
- Martínez-Díaz, R. A., Ponce-Gordo, F., Rodríguez-Arce, I., Martínez-Herrero, M. C., González González, F., Molina-López, R. A., Gómez-Muñoz, M. T. (2015). *Trichomonas gypaetinii* n. sp., a new trichomonad from the upper gastrointestinal tract of scavenging birds of prey. *Parasitology Research*, 114 (1): 101-112.

- Mateo, R., Sánchez-Barbudo, I. S., Camarero, P. R., Martínez, J. M. (2015). Risk assessment of bearded vulture (*Gypaetus barbatus*) exposure to topical antiparasitics used in livestock within an ecotoxicovigilance Framework. *Science of the Total Environment*, 536: 704-712.
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Arredondo, A., González, L. M., Margalida, A. (2015). Manipulating size, amount and appearance of food inputs to optimize supplementary feeding programs for European cultures. *Biological Conservation*, 181: 27-35.
- Moreno-Opo, R., Trujillano, A., Margalida, A. (2015). Optimization of supplementary feeding programs for European vultures depends on environmental and management factors. *Ecosphere*, 6 (7): 127.
- Negro, J. J., Godoy, J. A., Hiralod, F., Donázar, J. A. (2005). Genética de la conservación de las poblaciones de quebrantahuesos. Pp. 153-163. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónoma Parques Nacionales, Madrid.
- Negro, J. J., Margalida, A. (2000). How Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*) acquire their orange colouration: a comment on Xirouchakis (1998). *J. Raptor Research*, 34: 62-63.
- Negro, J. J., Margalida, A., Hiraldo, F., Heredia, R. (1999). The function of cosmetic colouration in bearded cultures: when art imitates life. *Animal Behaviour*, 58: F14-F17.
- Negro, J. J., Margalida, A., Torres, M. J., Grande, J. M., Hiraldo, F., Heredia, R. (2002). Iron oxides in the plumage of bearded vultures: Medicine or cosmetics? *Animal Behaviour*, 63: F5-F7.
- Negro, J. J., Torres, M. J. (1999). Genetic variability and differentiation of two bearded vulture *Gypaetus barbatus* populations and implications for reintroduction projects. *Biological Conservation*, 87 (2): 249-254.
- Oro, D., Margalida, A., Carrete, M., Heredia, R., Donázar, J. A. (2008). Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PLoS ONE*, 3 (12): e4084: 1-10.
- Otero, C., Castián, R., Senosiain, A., Portillo, F. (1978). *Fauna de Cazorla. Vertebrados*. Monografías, 19. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Palaus, F. J. (1959). Notas para el estudio del *Gypaetus barbatus* en los Pirineos Orientales. *Misc. Zool.*, 1: 97-100.
- Parellada, X. (1984). Contribució a la identificació del Trencalós (*Gypaetus barbatus*). *Rapinyaires Mediterranis*, 2: 13-15.
- Peus, F. (1978). Zwei neue Flohe aus Spanien und der Agais (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae). *Senckenbergiana Biologica*, 59 (1-2): 71-78.
- Price, R. D., Beer, J. R. (1963). Species of *Colpocephalum* (Mallophaga: Menoponidae) parasitic upon the Falconiformes. *Canad. Ent.*, 95: 731-763.
- Roques, S., Godoy, J. A., Negro, J. J., Hiraldo, F. (2004). Organization and variation of the mitochondrial control region in two vulture species, *Gypaetus barbatus* and *Neophron percnopterus*. *Journal of Heredity*, 95 (4): 332-337.
- Schaub, M., Zink, R., Beissmann, H., Sarrazin, F., Arlettaz, R. (2009). When to end releases in reintroduction programmes: demographic rates and population viability analysis of bearded vultures in the Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46 (1): 92-100.
- Sesé, J. A., Antor, R. J., Alcántara, M., Ascaso, J. C., Gil, J. A. (2005). La alimentación suplementaria en el quebrantahuesos: estudio de un comedero del Pirineo occidental aragonés. Pp. 279-304. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.

- Simón, M. A., Couto, S., Lucio Carrasco, A., García-Baquero, M. J., Godino, A., Gutiérrez, J. E., Hernández, F. J., Jiménez, E., Linan, M., Lopez, M., Padial, J. M., Salamanca, J. C., Bautista, F., del Barco, M., Cabrera, L., Macías, E. (2007). The reintroduction of the bearded vulture *Gypaetus barbatus* in Andalusia, southern Spain. *Vulture News*, 56: 29-40.
- Simón, M. A., Llopis, A., Lucio Carrasco, A., Godino, A., Bautista, F., Romero-Pujante, M., Hernández, F. J., del Barco, M., Macías, E., Hortelano, M. A. (2005). El proyecto de reintroducción del quebrantahuesos en Andalucía: resultados del Centro de Cría Guadalentín. Pp. 255-268. En: Margalida, A., Heredia, R. (Eds.). *Biología de la conservación del Quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en España*. Naturaleza y Parques Nacionales. Serie técnica. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- Suetens, W. (1974). Otra breve nota sobre alimentación de *Gypaetus barbatus*. *Ardeola*, 19: 347.
- Suetens, W., Groenendaal, P. V. (1973). Bijdrage tot ecologi en de ethologie van de lammergeier, *Gypaetus barbatus aureus* (Hablizl). *Gerfaut*, 62: 203-214.
- Sunyer, C. (1991). El periodo de emancipación en el quebrantahuesos: consideraciones sobre su conservación. Pp. 47-65. En: Heredia, R., Heredia, B. (Eds.) (1991). *El quebrantahuesos (Gypaetus barbatus) en los Pirineos. Características ecológicas y biología de la conservación*. Colección Técnica. Instituto para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Terrasse, J. F. (1981). Recensement, succès de reproduction et alimentation du gypaète (*Gypaetus barbatus*) dans les Pyrénées françaises. Pp. 76-78. En : Cheylan, G., Thibault, J. C. (Eds.). *Rapaces méditerranéens*, 1. Aix-en-Provence.
- Terrasse, J. F. (1985). The effects of artificial feeding on griffon, bearded and Egyptian vultures in the Pyrenees. *International Council for Bird Preservation Technical Publication*, Supplement No. 5: 429-430.
- Terrasse, J. F., Terrasse, M. (1974). Comportement de quelques rapaces nécrophages dans les Pyrénées. *Nos Oiseaux*, 356: 289-299.
- Terrasse, J. F., Terrasse, M., Boudoint, Y. (1961). Observations sur la reproduction du voutour fauve, du percnoptère et du gypaète barbu dans les Basses-Pyrénées. *Alauda*, 29: 1-24.
- Thibault, J. C., Vigne, J. D., Torre, J. (1993). The diet of young Lammergeiers *Gypaetus barbatus* in Corsica: its dependence on extensive grazing. *Ibis*, 135: 42-48.
- Valverde, J. A. (1956). Notas ornitológicas sobre Santo Domingo de Silos (Burgos). *Munibe*, 1956: 3-31.
- Zuberogoitia, I., Gil, J. A., Martínez, J. E., Erni, B., Aniz, B., López-López, P. (2016). The flight feather moult pattern of the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Ornithology*, 157 (1): 209-217.